

PETER LÖWENBERG NETO

**BIOGEOGRAFIA DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA) NAS REGIÕES ANDINA E  
NEOTROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia) da Universidade Federal do Paraná como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Claudio J. B. de Carvalho

CURITIBA, PARANÁ, BRASIL

2007

Peter Löwenberg Neto

**BIOGEOGRAFIA DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA) NAS REGIÕES ANDINA E  
NEOTROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia) da Universidade Federal do Paraná como requisito para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas.

A presente dissertação foi defendida no dia 22 de Fevereiro de 2007 às 9h no Anfiteatro 10 do Setor de Ciências Biológicas, Universidade de Federal do Paraná, Curitiba, Paraná.

Na ocasião, a banca examinadora era composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho (orientador)  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

Prof. Dr. José Alexandre Felizola Diniz Filho  
Universidade de Goiás - UFG

Prof. Dr. José Albertino Rafael  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Luciane Marinoni (suplente)  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

Dedico mais essa conquista a Deus e aos meus pais, José Luiz e Gladis, pelo apoio incondicional, confiança e total suporte no meu crescimento pessoal e profissional.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Deus pelo nascer e por do sol e pela natureza que Ele criou para que pudéssemos estudá-la. Também, agradeço meus pais, José Luiz e Gladis, e meu irmão Fábio pelo total apoio em todas as etapas da minha vida. Meu pai pelos ensinamentos de disciplina, honestidade, benevolência e sabedoria. Minha mãe pelas pequenas e constantes ações de carinho, amor, união e refúgio. E o Fábio pela confiança, personalidade e exemplo de sucesso na superação de obstáculos. Agradeço à Vanessa Viquetti pelo amor, carinho, atenção, paciência, apoio e companheirismo nos planos futuros.

Meus sinceros agradecimentos ao Prof. Claudio José Barros de Carvalho pelo exemplo profissional, confiança, amizade, sinceridade e efetiva orientação. À Elaine Soares pela revisão meticulosa e pertinentes sugestões nas versões preliminares desta dissertação.

Aos integrantes da sala 359, Rodrigo Gonçalves, Luiz Roberto Faria Jr., Anamaria Dal Molin, Danielle Parizotto, e Jaime Rodríguez, agradeço pela boa convivência, companheirismo, amizade, discussões e alguns cafés.

A Profa. Márcia Couri (MNRJ) agradeço a hospitalidade na minha visita ao Museu Nacional, disponibilização de tempo e da bibliografia do museu e pelo envio dos “comuts”.

Ao Prof. José Alexandre Diniz Filho (UFG) pelas discussões, exemplo profissional, e colaboração no capítulo 2. Ao Prof. Brad Hawkins (UC Riverside, EUA) pelas trocas de e-mails e ensinamentos sobre riqueza de espécies em grandes escalas e demais assuntos. Ao Thiago Rangel pela extensão de macroecologia para o ArcView e pelas dicas com o SAM.

Agradeço ao Mauro Gil Cardoso Muller e sua família, Eliane, Gabriel e Heloísa, pela ótima convivência familiar e pelo empréstimo do computador. A Paulo César Viquetti e Lindaura Viquetti pelo apoio e hospitalidade em todas as minhas idas à Joinville e excelente convivência familiar.

Aos integrantes da sala 360, Elaine Soares, Antônio Aguiar, Paschoal Grossi, Flávia Rodrigues e Fernando Dias agradeço pela boa convivência e amizade.

Ao Fábio Carvalho e Dilermano Lima pela hospitalidade em Goiânia e pelas novas amizades. Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (UFG) por ter feito minha passagem por Goiânia bastante facilitada.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia do Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Agradeço o serviço prestado pelas bibliotecárias do Setor de Ciências Biológicas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedida durante todo o período de mestrado.

## PREFÁCIO

A Biogeografia é uma ciência que busca entender, entre outros aspectos, por que os organismos estão onde estão, por que há espécies com grande área de ocorrência enquanto outras espécies estão restritas a pequenas áreas, por que há regiões do globo onde há mais espécies e regiões com poucas espécies. Em outras palavras, é uma ciência que enfatiza os elementos espacial e temporal da diversidade dos organismos.

A partir de meados do século XX, métodos analíticos em análises biogeográficas começaram a ser desenvolvidos. Além disso, paradigmas geológicos começavam a se consolidar, como a teoria de tectônica de placas, e com isso a idéia da vicariância no estabelecimento dos padrões de distribuição ganhava credibilidade. Após este período de revolução de paradigmas, diversos métodos foram criados, desenvolvidos e melhorados. Atualmente existem mais de 30 métodos envolvendo diversas abordagens e que buscam responder a diferentes perguntas.

Os muscídeos compreendem uma família de dípteros caliptrados com aproximadamente 4.500 espécies no planeta Terra. Para as regiões de estudo a família apresenta cerca de 840 espécies em 84 gêneros.

O aparecimento de Muscidae é bastante remoto. Pesquisadores apontaram que o surgimento da família ocorreu no Cretáceo médio ou superior. Em relação a registros paleontológicos, conhece-se um âmbar contendo espécies de Muscidae, proveniente da República Dominicana. As espécies *Phaonia succini*, *Phaonia electra* (Azeliinae) e *Archaeopolieta tertiaria* (Muscinae) foram descritas e o âmbar reconhecido com idade de 25 milhões de anos, do Mioceno-Oligoceno.

Em relação ao panorama geral de conhecimento das famílias de Diptera, Muscidae é bem conhecida, tendo, inclusive, um catálogo atualizado publicado recentemente. Existem quatro hipóteses filogenéticas para a Família. Além disso, três tribos e 11 gêneros apresentam propostas de relacionamento.

O presente trabalho buscou entender os padrões biogeográficos da família nas Regiões Andina e Neotropical. Neste caso, os padrões biogeográficos podem ser entendidos como áreas de distribuição, áreas de endemismo, áreas de diversificação, padrões de riqueza de espécies e até mesmo padrões de ausência de ocorrência ou conhecimento geográfico. Por abranger tantas facetas biogeográficas, a dissertação em si compreende três unidades discretas.

No capítulo 1, os padrões de distribuição, de diversificação e as áreas de endemismo foram o foco da análise. Utilizou-se a metodologia da Pan-biogeografia para reconhecer tais aspectos biogeográficos da família e discutir certas congruências entre endemismo, riqueza e vicariância.

No capítulo 2, buscou-se reconhecer os padrões de riqueza de alguns gêneros e verificar se tais padrões foram respostas à eventos evolutivos e históricos. A hipótese de conservação de nicho foi utilizada na tentativa de inserir uma abordagem evolutiva e temporal no parâmetro de riqueza de espécies.

E por fim, o capítulo 3 trata-se do apontamento de áreas prioritárias para futuros estudos da família na América do Sul. Este estudo utilizou-se de distribuição potencial modelada pelo nicho e várias ferramentas de Sistema de Informação Geográfica (SIG).

Cada capítulo apresenta a sua particularidade. O primeiro trata-se de uma abordagem considerada mais histórica, envolvendo métodos analíticos e discutidos sob paradigmas evolutivos de ampla escala temporal. Já o capítulo segundo, envolve questionamentos tradicionalmente abordados pela ecologia, mas que foram respondidos à luz da evolução e influência de fatores históricos. E o terceiro, foi inteiramente desenvolvido sob paradigmas ecológicos de nicho e de influência de fatores ambientais contemporâneos.

A dissertação em si compreende a soma de todo o conhecimento gerado por estes três capítulos. Apesar de eles apresentarem um amplo espectro de abordagem biogeográfica, tanto em relação à escala temporal quanto à natureza dos objetivos delineados, eles apresentam conformidades entre si e que serão aproveitadas para o entendimento geral da evolução da ocupação espacial de Muscidae e no avanço do conhecimento da biogeografia das Regiões Neotropical e Andina.

## ÍNDICE

<b>AGRADECIMENTOS.....</b>	<b>IV</b>
----------------------------	-----------

<b>PREFACIO.....</b>	<b>V</b>
----------------------	----------

## **CAPÍTULO 1 – PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO E ÁREAS DE DIVERSIFICAÇÃO DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA) NAS REGIÕES ANDINA E NEOTROPICAL**

Resumo e Palavras-Chave.....	1
1. Introdução.....	2
2. Objetivo.....	4
2.1 Objetivos específicos.....	4
3. Metodologia.....	5
3.1 Dados e ocorrência e táxons utilizados.....	5
3.2 Área de estudo.....	6
3.3 Análise de Parcimônia de Endemismos.....	6
3.4 Análise de Traços.....	7
4. Resultados.....	8
4.1 Análise de Parcimônia de Endemismos em quadrícula de 5° e 2°.....	8
4.2 Análise de Traços para o reconhecimento de áreas de diversificação.....	12
5. Discussão.....	15
5.1 Áreas de Endemismo.....	15
5.2 Áreas de Diversificação.....	17
5.3 Diversificação, endemismo e riqueza de espécies.....	21
6. Conclusões e Considerações Finais.....	23
7. Referências Bibliográficas.....	24

**CAPITULO 2 - PADRÕES ESPACIAIS DA RIQUEZA DE ESPÉCIES NAS REGIÕES ANDINA E NEOTROPICAL PELA CONSERVAÇÃO DE NICHOS DE 11 GÊNEROS DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA)**

Resumo e Palavras-Chave.....	29
1. Introdução.....	30
2. Objetivo.....	33
2.1 Objetivos específicos.....	33
3. Metodologia.....	34
4. Resultados.....	38
5. Discussão.....	42
6. Conclusões e Considerações Finais.....	45
7. Referências Bibliográficas.....	46

**CAPITULO 3 - ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA FUTUROS ESTUDOS DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA) NA AMÉRICA DO SUL**

Resumo e Palavras-Chave.....	50
1. Introdução.....	51
2. Objetivo.....	53
2.1 Objetivos específicos.....	53
3. Metodologia.....	54
4. Resultados.....	56
4.1 Ocorrência de Muscidae nas Regiões Neotropical e Andina.....	56
4.2 Mapa da riqueza de espécies e áreas com ausência de conhecimento...57	
4.3 Ocorrência dos gêneros de Muscidae em Ecorregiões e Regiões Biogeográficas.....	58
4.4 Distribuição potencial na América do Sul e intersecção de critérios.....	59
5. Discussão.....	62
6. Conclusões e Considerações Finais.....	64
7. Referências Bibliográficas.....	65

<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>68</b>
----------------------------------	-----------

**PADRÕES ESPACIAIS E ÁREAS DE DIVERSIFICAÇÃO DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA) NAS  
REGIÕES ANDINA E NEOTROPICAL**

**RESUMO**

A Biogeografia é a ciência relacionada em entender por que os organismos estão onde estão. Busca encontrar padrões espaciais das espécies e associar aos processos que geraram tais padrões. O presente estudo tem por objetivo reconhecer padrões espaciais de endemismo de Muscidae e identificar áreas importantes na diversificação da família. A Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE) foi utilizada para o reconhecimento de áreas de endemismo e estabelecimento da homologia primária. A análise foi executada baseada em quadrículas de 5° e 2° com 728 espécies de Muscidae nas Regiões Neotropical e Andina. A análise de traços foi utilizada para o reconhecimento de homologias primárias e para o apontamento de áreas importantes na diversificação dos grupos. Apenas espécies de 11 gêneros, que apresentam hipótese filogenética, foram utilizadas na análise de traços. As análises de parcimônia detectaram 16 e oito áreas de endemismo em quadrículas de 5° e 2° respectivamente. As áreas que tiveram certa coincidência espacial foram delimitadas por diferentes espécies, o que suporta a importância dos padrões de endemismo encontrados para a família. As províncias de Chaco, Puna, Floresta Valdiviana, Yungas, Floresta de *Araucaria angustifolia*, sub-regiões do Chile Central, Paranaense e Sub-Antártica foram corroboradas pelas espécies de Muscidae. Os traços generalizados suportados por filogenia apontaram cinco áreas importantes na diversificação dos grupos: Istmo do Panamá-Chocó, Amazônica, Atlântica e Chilena Central. Estas áreas de diversificação são importantes não apenas para os grupos analisados, mas para a família como um todo. As áreas coincidem com áreas de endemismo e áreas de alta riqueza de espécies. Sob o ponto de vista vicariante, isso clarifica a essência histórica da exclusividade das espécies e justifica alta riqueza de táxons nas áreas.

**PALAVRAS-CHAVE:**

Análise de traços, Área de endemismo, Biogeografia, Diversificação, Muscidae, PAE.

## 1. INTRODUÇÃO

---

A Biogeografia é uma ciência que busca entender o dinâmico cenário de causas e consequências do espaço geográfico e dos organismos ao longo do tempo. Através do reconhecimento de padrões de ocorrência dos táxons é possível hipotetizar processos importantes na configuração passada e atual da biodiversidade. Esta ciência consegue reunir, em poucos paradigmas, uma miríade de assuntos. Os ramos da ciência ligados a Terra, como a geologia, a geografia e a paleontologia, e diversos ramos das ciências biológicas, como a evolução, a sistemática filogenética e a ecologia são requisitadas como fontes de idéias e teorias para responder perguntas das mais diversas naturezas (Crisci *et al.*, 2003). Ela pode ser abordada em diversos pontos de um contínuo espaço-temporal dependendo da escala das perguntas. As extremidades do intervalo compreendem desde pequenas áreas ao longo de dezenas de anos até áreas continentais ou globais em milhares de anos.

O estudo da Biogeografia de Muscidae tem início em meados da década de 60 do século passado quando Hennig, sob o paradigma dispersionista, iniciou o estudo espacial da família no novo mundo (Hennig, 1965). Alguns estudos foram feitos para entender os padrões de distribuição de Muscidae (Carvalho *et al.*, 2003) e de alguns gêneros como *Souzalopesmyia* (Carvalho, 1999), *Apsil* e *Reynoldsia* (Carvalho & Couri, 2002), *Palpibracus* (Soares & Carvalho, 2005b), *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005), *Brachygasterina* (Carvalho & Pont, 2006) e *Philornis* (Couri *et al.* prelo).

A partir da metade do século XX, diversas metodologias foram elaboradas para reconhecer os padrões de distribuição dos organismos, entre elas a Pan-biogeografia (Croizat, 1958). A Pan-biogeografia apresenta diversas abordagens (Craw *et al.* 1999; Morrone, 2005), entre elas a Análise de Parcimônia de Endemismos (Rosen, 1988; Craw, 1988; Morrone, 1994a) e a Análise por Traços (Craw *et al.* 1999).

A Análise de Parcimônia de Endemismos (PAE) foi utilizada com o objetivo de reconhecer endemismos nas áreas divididas por quadrículas (Morrone, 1994a). As quadrículas dividem a área em unidades eqüipotenciais gerando um cenário de reconhecimento de endemismos livres de interferências ou tendências das demais delimitações bióticas. Esta modalidade de PAE vem sendo utilizada largamente em estudos biogeográficos para o reconhecimento de padrões e no delineamento e comparação de homologias primárias (Morrone & Lopretto, 1994, Quijano-Abril *et al.*, 2006). No presente estudo o cladograma resultante da análise foi considerado, apenas, para comparações com as filogenias dos grupos sem qualquer inferência de relacionamento entre as áreas (Brooks & Van Veller, 2003).

A Análise de Traços é uma abordagem metodológica que enfatiza a dimensão espacial da vida. Ela reconhece, também, a importância das localidades como fonte primária e fundamental de informação para uma efetiva análise biogeográfica envolvida por mudanças evolutivas (Craw *et al.*, 1999). Através da distância mínima geográfica entre os pontos é possível hipotetizar a distribuição dos táxons. A coincidência espacial entre dois ou mais traços constituem um traço generalizado. O traço generalizado é um dos principais elementos do método. Ele representa padrões de distribuição encontrados hoje de biotas ancestrais que foram fragmentadas, principalmente, por eventos de mudança climática ou tectônica (Craw, 1988). Assim como as áreas de endemismo eles constituem componentes bióticos (Morrone, 2004a) e hipóteses de homologia primária (Morrone, 2001b). Os componentes bióticos são utilizados como unidades em um esquema de hierarquia biogeográfica. Vários componentes bióticos constituem sub-regiões, que por sua vez constituem regiões e esses, reinos biogeográficos (Morrone, 2001a).

A homologia biogeográfica é estabelecida por elementos espaciais equivalentes. Após a hipotetização dos componentes bióticos (homologia primária) eles são testados com a filogenia dos organismos que os constituem (homologia secundária) podendo ser corroborados ou não (Morrone, 2001b). No presente estudo, as metodologias buscaram estabelecer os elementos homólogos em independentes análises.

Áreas de diversificação são hipóteses de locais geográficos onde a cladogênese dos grupos ocorreu. Para o reconhecimento dessas áreas é necessário ter a informação espacial da ocorrência dos organismos associados às informações do relacionamento entre eles. No presente estudo empregou-se elementos da análise de traços para o reconhecimento destas áreas.

Os traços generalizados são entendidos como biotas ancestrais que foram fragmentados por eventos remotos (Craw, 1988). Os traços suportados por espécies irmãs constituem a congruência dos táxons, ou seja, a interface espacial e temporal dos organismos. Acredita-se que esses traços evidenciem indícios da ocorrência geográfica da diversificação dos táxons. As áreas podem ser entendidas como sendo o substrato espacial onde eventos vicariantes ocorreram e foram os agentes no processo de especiação e conseqüente diversificação dos clados. Além disso, diversos traços generalizados de vários gêneros, cada qual suportado por suas espécies irmãs, e constituindo nós inter-genéricos evidenciam a área como importante na dinâmica evolutiva dos organismos (Crisci *et al.*, 2003). Sob paradigmas vicariantes, é de se esperar que as áreas de diversificação apresentem uma dinâmica e complexa história biogeológica (Brooks *et al.*, 1992).

## **2. OBJETIVO**

---

O presente estudo tem como objetivo reconhecer áreas de endemismo e áreas de diversificação de Muscidae nas Regiões Neotropical e Andina.

### 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reconhecer áreas de endemismo;
- Reconhecer áreas de diversificação de táxons monofiléticos;
- Comparar as áreas de endemismos encontradas com as províncias e regiões propostas por Morrone (2006);
- Comparar os resultados com os padrões já conhecidos para Muscidae;
- Associar eventos geológicos à vicariância, dispersão ou extinção para explicar os padrões de distribuição.

### 3. METODOLOGIA

---

#### 3.1 DADOS DE OCORRÊNCIA E TÁXONS

Um banco de dados da distribuição geográfica de Muscidae foi construído com informações encontradas tanto na literatura quando em material identificado depositado na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP). A busca bibliográfica teve como base o catálogo de Muscidae Neotropical (Carvalho *et al.*, 2005) e artigos complementares publicados posteriormente.

O banco de dados foi estruturado com os campos: gênero, espécie, País, Estado, localidade, longitude, latitude, altitude, local de depósito, número de exemplares, *status* do espécime, referência bibliográfica, coletor, ano de coleta, determinador e ano de identificação. As coordenadas geográficas referentes às localidades brasileiras foram consultadas no banco de dados do IBGE através do sítio geoLoc - *speciesLink* (<http://smlink.cria.org.br/geoloc>) e as demais localidades da América Latina no sítio FuzzyG 2.1 (<http://dma.jrc.it/fuzzyg.asp>).

Foram computadas apenas as espécies consideradas não sinantrópicas. As espécies sinantrópicas são aquelas que necessitam associação às ocupações humanas (Linhares, 1981). Por esta razão, acredita-se que essas espécies apresentariam padrões de distribuição tendenciosos que resultariam em interferência na análise biogeográfica. Apesar de Carvalho *et al.* (2002) ter apresentado uma relação com 38 espécies de Muscidae associadas ao homem, apenas as seguintes espécies foram consideradas sinantrópicas e excluídas da análise: *Atherigona orientalis*, *Brontaea debilis*, *B. delecta*, *B. normata*, *B. quadristigma*, *Haematobia irritans*, *Musca domestica*, *Muscina stabulans*, *Ophyra aenescens*, *Psilochaeta chalybea*, *P. chlorogaster*, *P. fulvolateralis*, *P. pampiana*, *P. violescens*, *Stomoxys calcitrans* e *Synthesiomyia nudiseta*.

Os dados geográficos de Muscidae não cobrem uniformemente a área de estudos. Algumas áreas remotas, que ecologicamente permitiriam a ocorrência de espécies de Muscidae, apresentam ausência de ocorrência. Por motivos logísticos, é possível que as coletas e inventariamentos entomológicos sejam feitos em lugares de fácil acesso, próximos às cidades (Romo *et al.*, 2006). Contudo, é impossível distinguir se a ausência de ocorrência é devida à falta de amostragem ou por limitantes históricos. Por isso, toda a informação disponível foi utilizada na construção do banco de dados. Ao todo, 95% da literatura de Muscidae Neotropical e todos os espécimes identificados depositados em DZUP foram consultados. As hipóteses de distribuição foram delineadas com o conhecimento atual disponível podendo ser complementadas com conhecimento futuro. Em um panorama geral da Dipterologia Neotropical, Muscidae é uma família bastante conhecida (Brown, 2005).

### 3.2 ÁREA DE ESTUDO

A área delimitada para este estudo foi a região compreendida, politicamente, entre o México (32°N) e o Chile (55°S). Biogeograficamente a área é composta de duas principais regiões e duas Zonas de Transição: as Regiões Neotropical e Andina e as Zonas de Transição Mexicana e Sul-Americana (Morrone, 2006; Apêndice II). As sub-regiões e províncias do esquema biogeográfico foram determinadas por vários organismos. Isso permite que esses componentes bióticos sejam considerados como hipóteses de homologia primária (Morrone, 2001b).

A Região Neotropical pertence ao Reino Holotropical e está mais relacionada, principalmente, à Região Afrotropical. As Zonas de Transição Sul-Americana e Mexicana são regiões híbridas que compreendem uma interface entre as regiões Neotropical e Andina e Neotropical e Neártica respectivamente. A Região Andina pertence ao Reino Austral e está mais relacionada com as Regiões Afro temperadas, Australiana Temperada, Antártica, Nova Guiné e Nova Zelândia. As Regiões Neotropical e Andina, apesar de serem muito próximas espacialmente, pertencem a Reinos distintos devido a suas diferentes formações e origens (Morrone, 2002).

### 3.3 ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMISMO

Para o reconhecimento das áreas de endemismos de Muscidae foi utilizada a análise de parcimônia de endemismos como proposto por Morrone (1994a), incluindo, também, espécies que ocorressem em apenas uma quadrícula. Primeiramente, sobre o mapa da região foram construídas duas malha de quadrículas de 5° por 5° (aprox. 550 x 550 km) e 2° por 2° (aprox. 220 x 220 km). Na seqüência, os pontos de distribuição das espécies de Muscidae foram dispostos no mapa e construiu-se uma matriz quadrículas vs. táxons para cada análise. Foram consideradas 728 espécies espacialmente informativas. O programa de geoprocessamento ArcGis 9 (ESRI, 2004) foi utilizado para a disposição dos dados e para as análises espaciais. Cada matriz, então, foi submetida ao algoritmo de parcimônia NONA 2.0 (Goloboff, 1993) na opção “busca heurística” a fim de se obter os cladogramas. Resultando mais de um cladograma igualmente parcimonioso, buscou-se, então, um cladograma de consenso estrito. Os clados suportados por duas ou mais espécies exclusivas foram considerados endêmicos (Platnick, 1991; Morrone, 1994a).

### 3.4 ANÁLISE DE TRAÇOS

Os traços individuais foram construídos com as espécies dos gêneros com hipótese filogenética. Os seguintes gêneros foram analisados independentemente: *Apsil* (Carvalho & Couri, 2002), *Bithoracochaeta* (Couri & Motta, 2000), *Brachygasterina* (Carvalho & Pont, 2006), *Cyrtoneurina* e *Cyrtoneuropsis* (Pamplona, 1999), *Palpibracus* (Soares & Carvalho, 2005a), *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005), *Philornis* (Couri *et al.* prelo), *Pseudoptilolepis* (Schuehli & Carvalho, 2005), *Reynoldsia* (Carvalho & Couri, 2002), *Souzalopesmyia* (Carvalho, 1999). Os traços individuais foram confeccionados utilizando-se a extensão Trazos2004® (Rojas, 2004) para o ArcViewGIS 3.2a. Quando dois ou mais traços individuais coincidiam, construiu-se um traço generalizado. A intersecção entre dois ou mais traços generalizados constituiu um nó (Craw *et al.*, 1999).

As áreas importantes na diversificação das espécies foram delimitada como sendo os traços generalizados suportados por espécies filogeneticamente próximas e que constituíram nós inter-genéricos.

## 4. RESULTADOS

### 4.1 ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMISMOS EM QUADRÍCULAS DE 5° E 2°

Na análise de quadrículas de 5°, o mapa a Região Neotropical foi dividido em 145 quadrículas, sendo 103 ocupadas por muscídeos. A análise de parcimônia das quadrículas de 5° vs. espécies resultou em 13 áreas de endemismos (Fig. 1 e Tab. 1).

Para cobrir os limites da região de análise com a malha de 2° de lado foi preciso a construção de 637 quadrículas. As espécies de Muscidae ocuparam aproximadamente 45% das quadrículas resultando em uma matriz de 290 quadrículas por 728 espécies. A análise de parcimônia reconheceu oito áreas de endemismo (Fig. 2 e Tab. 2). As árvores resultantes da análise de parcimônia sob 5° e 2° podem ser verificadas no Apêndice III.

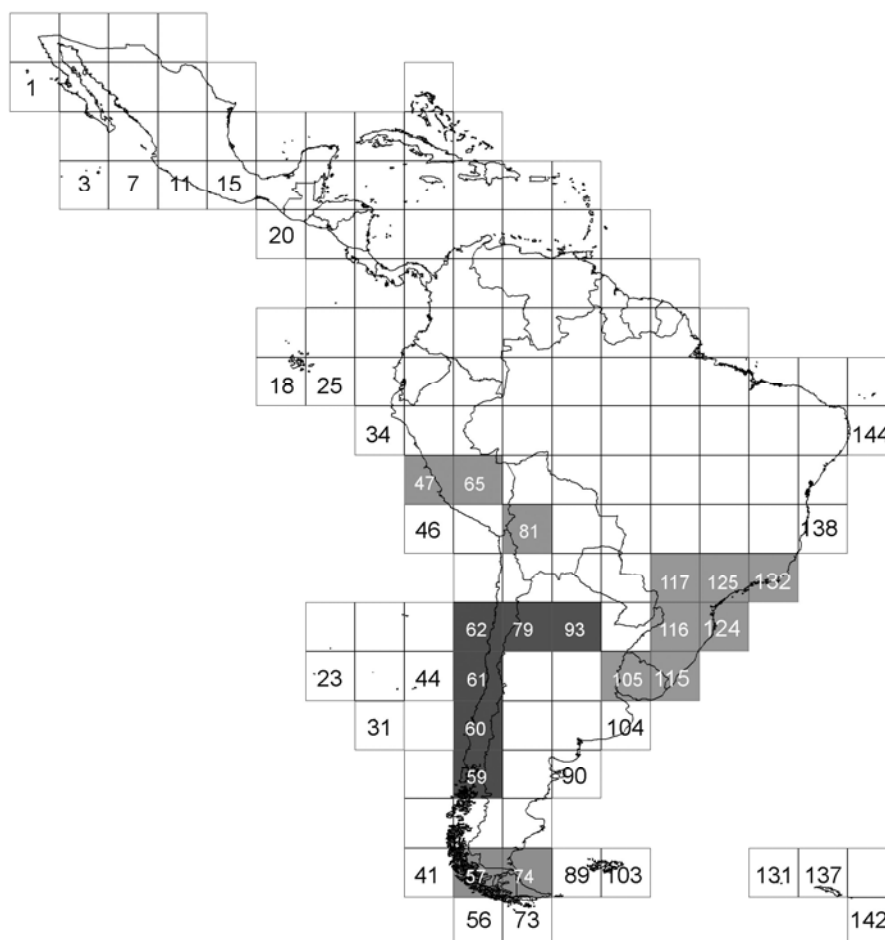


Figura 1 – Áreas de Endemismos reconhecidas sob quadrículas de 5°. As espécies que suportam os agrupamentos podem ser consultadas na Tabela 1.

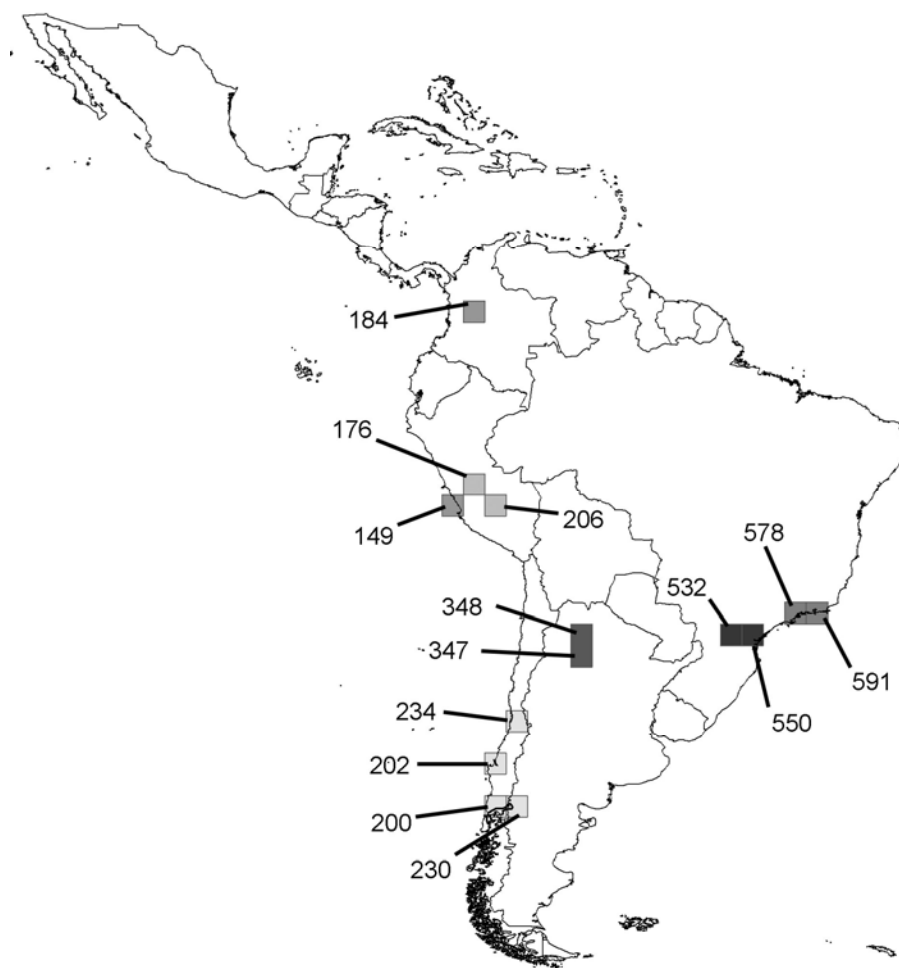


Figura 2 – Áreas de endemismos reconhecidas sob quadrículas de 2°. As espécies que suportam os agrupamentos podem ser consultadas na Tabela 2.

Tabela 1. Áreas de endemismo reconhecidas em quadrículas de 5° e espécies que as suportam. Localização das áreas em relação às províncias e sub-regiões biogeográficas.

Quadrículas de 5°	Espécies	Províncias/Sub-regiões
<b>A</b> (54, 74)	<i>Brachygasterina fulvohumeralis</i> , <i>Coenosia tarsata</i> , <i>Palpibracus pilosus</i> e <i>Reynoldsia pectinata</i>	Patagônia Central, Patagônia Sub-andina
<b>B</b> ((59, 60) 61) 62)	<i>Coenosia mediocris</i> e <i>Neodexiopsis dubia</i>	Coquimbo, Santiago, Maule, Floresta Valdiviana, Patagônia Sub-andina
<b>B<sub>1</sub></b> ((59, 60) 61)	<i>Brachygasterina major</i> , <i>Coenosia argentifrons</i> , <i>Palpibracus peruvianus</i> , <i>P. separatus</i> , <i>Syllimnophora femorata</i> e <i>S. zebrina</i>	Maule, Floresta Valdiviana, Patagônia Sub-andina

Quadrículas de 5°	Espécies	Províncias/Sub-regiões
<b>B<sub>2</sub></b> (59, 60)	<i>Apsil flavithorax</i> , <i>Coenosia uniformis</i> , <i>Helina xena</i> , <i>Palpibracus trivittatus</i> , <i>Reynoldsia pteropleuralis</i> , <i>R. scutellata</i> , <i>Spathipheromyia atra</i> e <i>Syllimnophora inconspicua</i>	Maule, Floresta Valdiviana, Patagônia Sub-andina
<b>C</b> (79, 93)	<i>Azelia neotropica</i> e <i>Helina argentina</i>	Chaco
<b>D</b> ((65, 81) 47)	<i>Helina biseta</i> , <i>Notoschoenomyza spinicosta</i> e <i>Spiligona trichops</i>	Puna
<b>D<sub>1</sub></b> (65, 81)	<i>Coenosia neotropica</i> , <i>C. setiventris</i> , <i>C. tumida</i> , <i>Lispoides abnorminervis</i> , <i>L. triplex</i> , <i>Spathipheromyia apicalis</i> , <i>Spiligona hirticeps</i> e <i>Syllimnophora candidifrons</i>	Puna
<b>E</b> ((((((125, 132) 124) 116) 117) 115) 105)	<i>Dolicophaonia trigona</i> , <i>Myospila obscura</i> , <i>Neotrixia felsina</i> , <i>Phaonia nigriventris</i> e <i>Phaonia trispila</i>	Pampa, Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>E<sub>1</sub></b> ((((((125, 132) 124) 116) 117) 115)	<i>Bithoracochaeta plumata</i> , <i>Dolicophaonia plaumanni</i> , <i>Limnophora paranaensis</i> , <i>Neodexiopsis flavipes</i> , <i>Neomuscina inflexa</i> e <i>Phaonia similata</i>	Pampa, Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>E<sub>2</sub></b> ((((((125, 132) 124) 116) 117)	<i>Cordiluroides megalopyga</i> , <i>Dolicophaonia catharinensis</i> , <i>D. giacomeli</i> , <i>Helina praecipua</i> , <i>Limnophora elegans</i> , <i>Neodexiopsis fulvifrontis</i> , <i>Phaonia bigoti</i> , <i>P. lentiginosa</i> , <i>Plumispina similis</i> e <i>Polietina univittata</i>	Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>E<sub>3</sub></b> ((((((125, 132) 124) 116)	<i>Cyrtoneurina biseta</i> , <i>Dolicophaonia noctiluca</i> , <i>D. simplex</i> , <i>Limnophora vittata</i> , <i>Neodexiopsis vulgaris</i> , <i>Pilispina pilitibia</i> e <i>Pseudotilolepis chrysell</i>	Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>E<sub>4</sub></b> ((((((125, 132) 124)	<i>Neivamyia flavicornis</i> , <i>Neodexiopsis tinctifacies</i> , <i>Pilispina paula</i> e <i>Xenomorellia montanhosa</i>	Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>E<sub>5</sub></b> (125, 132)	<i>Cyrtoneuropsis walkeri</i> , <i>Pilispina fumipennis</i> , <i>Pseudotilolepis latipalpis</i> , <i>Souzalopesmyia carioca</i> e <i>Syllimnophora nigra</i>	Floresta Atlântica Brasileira, Floresta Paranaense, Cerrado, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>

Tabela 2. Áreas de endemismo reconhecidas em quadrículas de 2° e espécies que as suportam. Localização das áreas em relação às províncias e sub-regiões biogeográficas.

<b>Quadrículas de 2°</b>	<b>Espécies</b>	<b>Províncias/Sub-regiões</b>
<b>F</b> ((200, 230) 202 234)	<i>Syllimnophora femorata</i> e <i>Syllimnophora zebrina</i>	Santiago, Maule, Floresta Valdiviana, Patagônia Central
<b>F<sub>1</sub></b> ((200, 230) 202)	<i>Spathipheromyia atra</i>	Maule, Floresta Valdiviana, Patagônia Sub-andina
<b>F<sub>2</sub></b> (200, 230)	<i>Apsil apicata</i> , <i>A. pennata</i> e <i>Helina bigoti</i>	Floresta Valdiviana
<b>G</b> (347, 348)	<i>Azelia neotropica</i> , <i>Helina argentina</i> , <i>Neodexiopsis cacumina</i> e <i>Neodexiopsis neomacrocera</i>	Chaco
<b>H</b> (176, 206)	<i>Limnophora barbitarsis</i> e <i>Neodexiopsis diaphana</i>	Yungas
<b>I</b> (149, 184)	<i>Neodexiopsis pilosa</i> , <i>Ophyra nigrohalterata</i> e <i>Oxytonocera nigrohalterata</i>	-
<b>J</b> (532, 550)	<i>Cyrtoneuroopsis incognita</i> , <i>Dolicophaonia giacomeli</i> , <i>Neodexiopsis facilis</i> , <i>Neodexiopsis pura</i> , <i>Neodexiopsis uber</i> , <i>Neomuscina tinctinervis</i> e <i>Neurotrixa marinonii</i>	Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>
<b>L</b> (578, 591)	<i>Coenosia longipede</i> , <i>Neodexiopsis alacris</i> e <i>Neodexiopsis calopyga</i>	Floresta Atlântica Brasileira, Floresta de <i>Araucaria angustifolia</i>

## 4.2 ANÁLISE DE TRAÇOS PARA O RECONHECIMENTO DE ÁREAS DE DIVERSIFICAÇÃO

Os traços individuais das espécies dos gêneros ocorreram em toda a área de estudo, desde o México até o sul do Chile e Argentina. Dos 11 gêneros analisados, apenas dois deles resultaram em nenhum traço generalizado: *Reynoldsia*, com seis espécies especialmente informativas ocorrendo no sul do Chile e oeste da Argentina e *Souzalopesmyia*, com quatro espécies ocorrendo no Peru, Bolívia e Brasil. Os gêneros *Bithoracochaeta* e *Pseudoptilolepis* foram traços generalizados, contudo nenhum deles foi suportado por espécies irmãs. Os traços individuais de todas as espécies podem ser consultados no apêndice IV.

As áreas de diversificação foram constituídas por traços generalizados suportados por espécies irmãs e que formavam nós com traços de outros gêneros igualmente suportados por espécies irmãs (Fig. 3 e Tab. 3). Para Muscidae, quatro importantes áreas de diversificação foram reconhecidas: Istmo do Panamá-Choco (*Cyrtoneurina* e *Cyrtoneuropsis*), Amazônica (*Cyrtoneuropsis*, *Philornis* e *Polietina*), Atlântica (*Cyrtoneurina*, *Cyrtoneuropsis* e *Polietina*) e Chilena Central (*Apsil*, *Brachygasterina* e *Palpibracus*) (Fig. 6).

Tabela 3. Espécies irmãs que suportam traços generalizados

<b>Espécies irmãs</b>	<b>Área de diversificação</b>	<b>Traços</b>	<b>Figura</b>
<i>Cyrtoneurina confusa</i> + <i>C. geminata</i> *	Istmo do Panamá-Choco		3A
<i>Cyrtoneuropsis inuber</i> + <i>C. veniseta</i>	Istmo do Panamá-Choco	m, n, u	3B
<i>Cyrtoneuropsis mimica</i> + <i>C. multomaculata</i>	Istmo do Panamá-Choco	o	3B
<i>Cyrtoneuropsis beebei</i> + <i>C. protocetosa</i>	Amazônica	c'	3C
<i>Philornis glaucinis</i> + <i>P. trinitensis</i>	Amazônica		3D
<i>Polietina nigra</i> + <i>P. prima</i>	Amazônica		3E
<i>Cyrtoneurina confusa</i> + <i>C. geminata</i> *	Atlântica		3F
<i>Cyrtoneuropsis mimica</i> + <i>C. multomaculata</i>	Atlântica	m'	3G
<i>Polietina nigra</i> + <i>P. prima</i>	Atlântica		3E
<i>Polietina bicolor</i> + <i>P. univittata</i> + <i>P. minor</i> *	Atlântica		3H
<i>Apsil biseta</i> + <i>A. maculipennis</i>	Chilena Central		4I
<i>Apsil dilata</i> + <i>A. spatulata</i>	Chilena Central		4I
<i>Brachygasterina major</i> + <i>B. violaceiventris</i>	Chilena Central		4J
<i>Palpibracus peruvianus</i> + <i>P. trivittatus</i>	Chilena Central	h	4K
<i>Palpibracus fasciculatus</i> + <i>P. nigriventris</i>	Chilena Central	m	4K

\* clado politômico

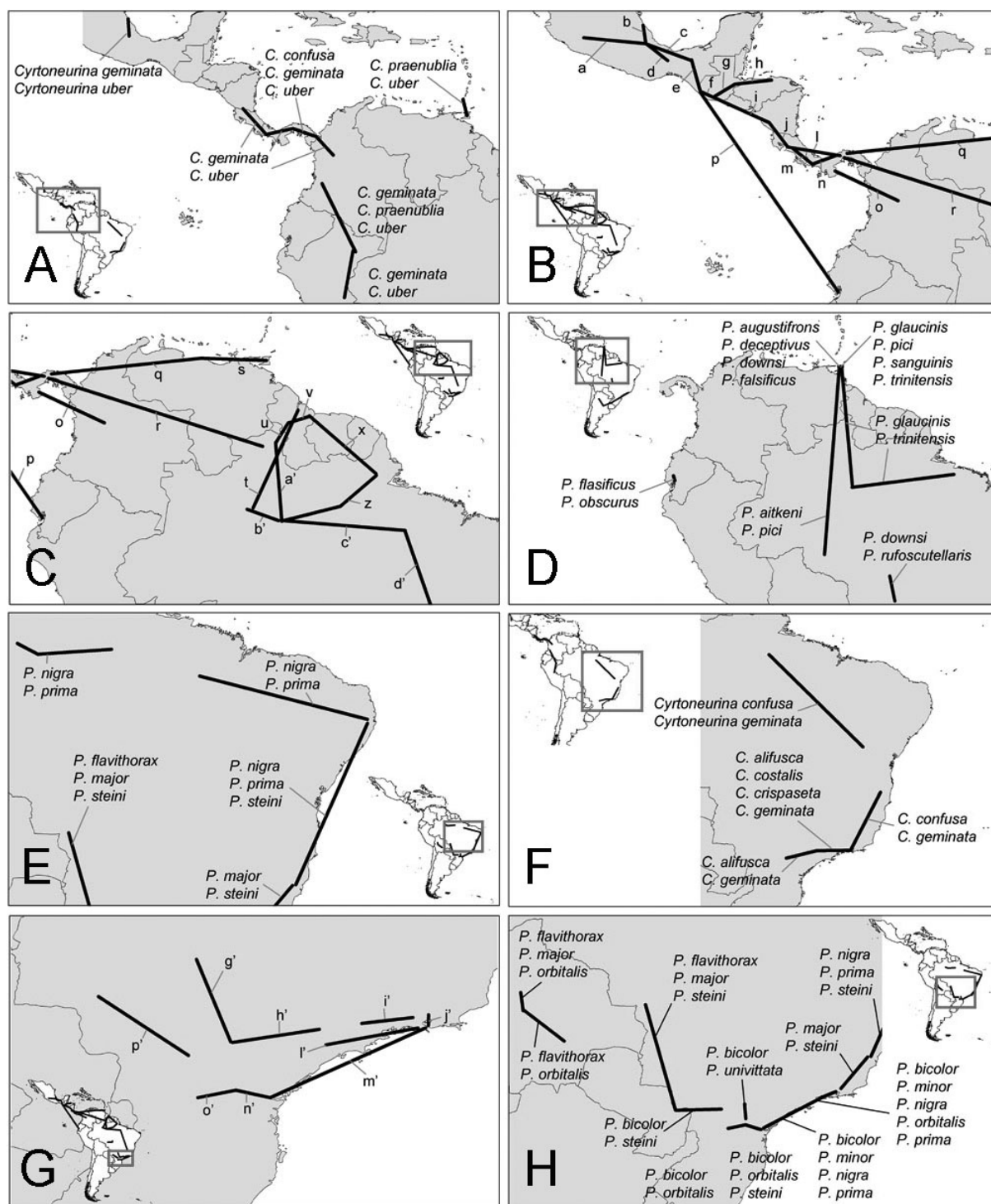


Figura 3 – Traços generalizados: A) *Cyrtoneurina*; B e C) *Cyrtoneuropsis* - m) *C. dubia* + *C. inuber* + *C. veniseta*; n) *C. inuber* + *C. veniseta*; o) *C. mimica* + *C. multomaculata*; u) *C. conspersa* + *C. inuber* + *C. veniseta*; c') *C. beebei* + *C. inuber* + *C. multomaculata* + *C. protosetosa* + *C. rescita* + *C. veniseta*; D) *Philornis*; E) *Polietina*; F) *Cyrtoneurina* - m') *C. mimica* + *C. multomaculata* + *C. varicolor*; G) *Cyrtoneuropsis*; H) *Polietina*.

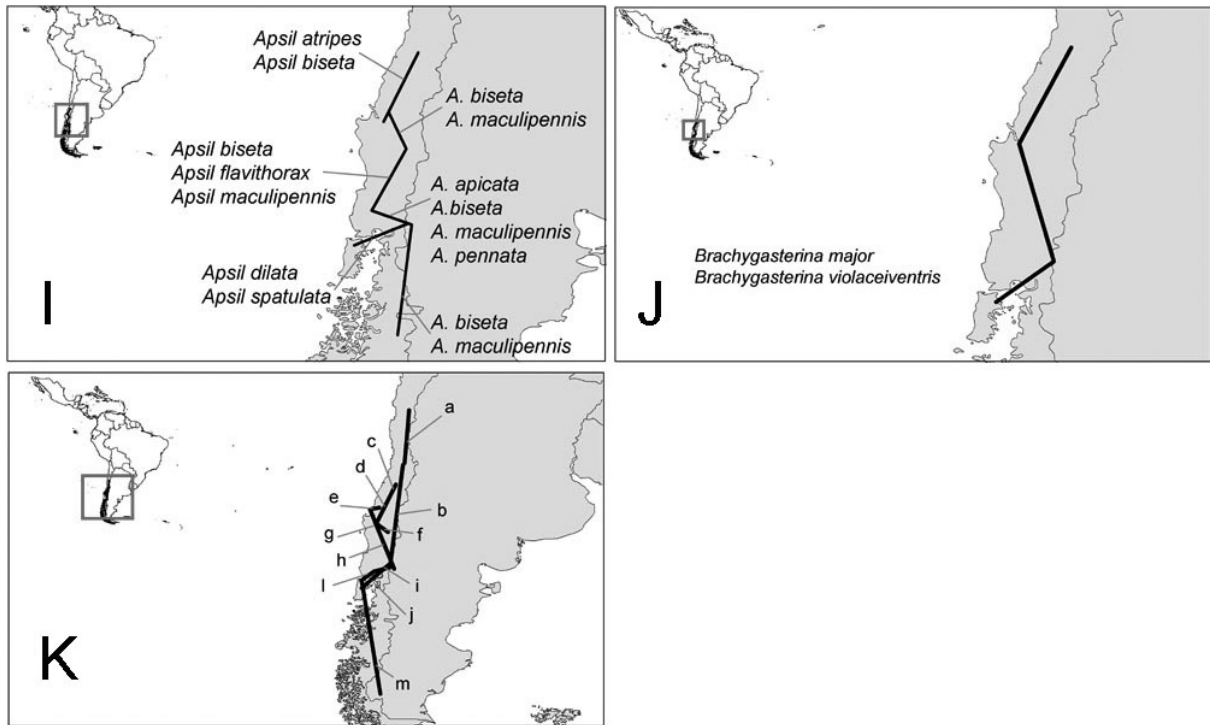


Figura 4 – Traços generalizados: I) *Apsil*; J) *Brachygasterina*; K) *Palpibracus* - h) *P. peruvianus* + *P. trivittatus*; m) *P. fasciculatus* + *P. nigriventris*.

## 5. DISCUSSÃO

---

### 5.1 ÁREAS DE ENDEMISMO

Com o atual conhecimento da distribuição dos muscídeos foi possível detectar 29 áreas de endemismos, sendo 21 delas reconhecidas sob as quadrículas de 5<sup>o</sup> e oito sob as quadrículas de 2<sup>o</sup>. As áreas de endemismos foram coincidentes em ambas as análises, com exceção das áreas de endemismo “D” e “H” que estiveram próximas entre si e das áreas “A” e “I” que foram novidades nas respectivas análises.

Com a diminuição da quadrícula, há uma tendência inerte da escala em exprimir informações mais locais e com isso há um refinamento espacial dos padrões. Contudo, é possível que em relação à escala continental de análise, informações mais locais sejam menos relevantes que informações dadas por quadrículas de maior tamanho.

A questão do tamanho das quadrículas em análise de parcimônia de endemismos vem sendo estudada e uma das principais questões é em relação ao comprimento do cladograma e número de sinapomorfias. Para quadrículas maiores há uma diminuição do comprimento do cladograma e maior número de sinapomorfias (Escalante & Morrone, 2001; Morrone & Escalante, 2002). Ou seja, quanto maior a área considerada como unidade amostral, maior a probabilidade de conter maior número de espécies e estas serem exclusivas.

As áreas de endemismo “B”, “D”, “E” e “F” apresentaram um padrão hierarquizado de aninhamento entre as áreas de endemismos. Isso representa um padrão de endopatria, ou seja, áreas de endemismos dentro de áreas de endemismos (Papavero *et al.*, 1996; Espinosa *et al.*, 2001). A endopatria é uma característica comum aos padrões biogeográficos. Representa, principalmente, o reconhecimento de componentes bióticos (Espinosa *et al.*, 2001). Assim, as províncias podem ser hierarquizadas dentro de sub-regiões e as sub-regiões em regiões e reinos biogeográficos.

As áreas de endemismo reconhecidas pelas diferentes análises e que tiveram certa coincidência espacial foram delimitadas, no geral, por espécies distintas. As áreas de endemismo “E”, “J” e “L” tiveram apenas a espécie *Dolichophaonia giacomeli* em comum, as áreas “C” e “G” tiveram as espécies *Azelia neotropica* e *Helina argentina* em comum e as áreas “B” e “F” apenas as espécies *Spathipheromyia atra*, *Syllimnophora femorata* e *Syllimnophora zebrina*. As discrepâncias podem ser atribuídas à questão do tamanho das quadrículas e multiplicidade entre elas. As quadrículas de 5<sup>o</sup> e 2<sup>o</sup> não são múltiplas entre si e por isso a menor não divide em partes iguais a maior, resultando em molduras deslocadas e de tamanhos diferentes. Também, a área de endemismo é uma questão de escala. Dependendo do tamanho das quadrículas, os resultados podem ser diferentes (Peterson & Watson, 1998).

Apesar de tais discrepâncias, a coincidência espacial das áreas endêmicas por diferentes espécies e diferentes tamanhos de quadrículas corrobora as regiões indicadas como importantes na biogeografia de Muscidae.

As áreas de endemismo de Muscidae foram reconhecidas na parte sul do continente, acima do paralelo 10 S. Na análise de 5º, a maioria das áreas delimitadas ocuparam mais de uma província biogeográfica, com exceção das áreas de endemismo “A”, “C” e “D” que corroboraram as províncias da Patagônia Central, do Chaco e de Puna respectivamente. Já nas áreas delimitadas pela análise sob quadrículas de 2º, a maioria esteve restrita às províncias, com exceção das áreas “F” e “I”.

A área de endemismo “B” coincide com as províncias de Coquimbo e Santiago da sub-região Chilena Central, Maule e Bosque Valdiviano da sub-região Sub-Antártica. Ela coincide, também, parcialmente com áreas delimitadas em análises prévias dos gêneros *Apsil*, *Reynoldsia* e *Palpibracus* (Carvalho *et al.*, 2003).

A área apresenta as espécies irmãs de *Palpibracus* em um padrão aninhado de diversificação. *Palpibracus peruvianus* ocorre nas quadrículas 59, 60 e 61, a sua espécie irmã, *Palpibracus trivittatus*, ocorre em 59 e 60 e a espécie irmã desse agrupamento, *Palpibracus albuquerquei*, ocorre exclusivamente na quadrícula 60. Além disso, *Palpibracus separatus* ocorre nas quadrículas 59, 60 e 61 e sua espécie irmã, *Palpibracus carvalhoi*, ocorre exclusivamente na quadrícula 60.

A quadrícula 59 da análise de 5º apresenta um grupo de três espécies monofiléticas de *Apsil*: *Apsil pennata* (*Apsil dilatata* + *Apsil spatulata*) formando o grupo irmão do restante das espécies. Também, a ocorrência das espécies irmãs *Palpibracus peruvianus* e *Palpibracus trivittatus*, esta última na quadrícula adjacente número 60, reforça a importância da área na diversificação dos grupos. A quadrícula 59 contém, também, quatro espécies endêmicas de *Reynoldsia*: *R. brevitarsis*, *R. coxata*, *R. rufoapicata* e *R. trochanterata*. Contudo, levando em conta a hipótese filogenética para o gênero, apenas *R. coxata* e *R. brevitarsis* são mais proximamente relacionadas, sendo a primeira irmã do grupo que contém a segunda mais as espécies *R. aurifera* e *R. scutellata*.

A área de endemismo “D” situa-se na Zona de Transição Sul-americana entre as Regiões Neotropical e Andina, ocorrendo na província de Puna, Sub-região Páramo Punhena. As zonas de transição constituem uma interface entre regiões biogeográficas e apresentam organismos de ambas as regiões. Pode ser entendido como uma zona de hibridização biótica promovida por elementos ecológicos e históricos (Morrone, 2004b) reconhecida, principalmente, através de nós biogeográficos. Próxima a área “D”, mas não coincidente, está a área de endemismo “H”. Ela não está contida na zona de transição e corrobora a província de Yungas da sub-região Amazônica.

A delimitação da área de endemismo “l” parece ser apenas um resultado preliminar. A área foi delimitada por três espécies não relacionadas com dois pontos de ocorrência: Cordillera na Colômbia e Callanga no Peru. Quando hipotetizada pelo método manual a área adquire maior magnitude, ocorrendo nas províncias de Cauca, Napo, Ucayali, Yungas, Páramo Norandino e Puna, Região Neotropical e Zona de Transição.

Apesar da discussão em relação ao tamanho da quadrícula de análise, os presentes resultados sugerem que as distintas análises podem ser complementares entre si. Assim como outras análises biogeográficas são dependentes da escala, como riqueza de espécie, as áreas de endemismo também são (Peterson & Watson, 1998). Componentes bióticos diferentes podem ser detectados em diferentes escalas, contribuindo, assim, para um entendimento mais profundo da hierarquia das regiões biogeográficas.

## 5.2 ÁREAS DE DIVERSIFICAÇÃO

Diferentemente das áreas de endemismo, os traços foram feitos apenas para um conjunto de nove gêneros. Os gêneros *Reynoldsia* e *Souzalopesmyia* não tiveram nenhuma coincidência de traços individuais. Os traços generalizados ocorreram em toda área de estudo, desde o norte do México até o sul do Chile.

Dos nove gêneros analisados, três constituíram traços generalizados na sub-região Caribenha: *Bithoracochaeta*, *Cyrtoneurina* e *Cyrtoneuropsis*. *Bithoracochaeta* não apresentou nenhum traço na área com suporte filogenético. Já *Cyrtoneurina* constituiu um traço com as espécies relacionadas *C. confusa*, *C. germinata* e *C. uber*. Próximo a esse traço, *Cyrtoneuropsis* apresentou traços suportados por espécies irmãs: o traço “m” ocorrendo na província do Ocidente do Istmo do Panamá, o traço “n” entre as províncias do Ocidente do Istmo do Panamá e do Oriente da América Central e o traço “o” conectado o Ocidente do Istmo do Panamá à Cauca. A sub-região apresenta uma história biogeológica bastante complexa marcada por diversos eventos de movimentação, fragmentação e fusão continental (Rosen, 1975). Por apresentar uma confluência espacial destes traços generalizados, suportados por espécies proximamente relacionadas, pode-se apontar a área como importante na diversificação dos grupos (Fig, 6).

Além disso, a sucessão de traços e, principalmente, de nós corroboram a região como sendo uma interface entre biotas, uma zona de transição secundária como sugerida para futuros estudos por Morrone (2004b) e já indicada como um nó biogeográfico ou “portal” no estudo de Croizat (1964).

A sub-região Amazônica caracterizou-se pela presença de traços generalizados suportado por espécies relacionadas de *Cyrtoneuropsis*, *Philornis* e *Polietina*. Este resultado

suporta a área de vicariância Amazônica, já assinalada para *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005). Assim como a sub-região Caribenha, a Amazônia apresenta uma história geobiológica bastante complexa, composta por um mosaico de áreas de endemismo (Cracraft & Prum 1988, Amorim & Pires 1996, Silva & Oren 1996). Considerando a hipótese da vicariância como agente na diversificação das espécies é possível relacionar alguns eventos possivelmente importantes na região, como: o soerguimento dos Andes, cuja extremidade norte foi a última parte a emergir, iniciou-se no meio do período Cretáceo e durou até o período Neogeno; grandes incursões marinhas (Hoorn, 1993), movimentos tectônicos (Croizat, 1976), dinâmica dos rios da bacia Amazônica (Salo *et al.* 1986) e flutuações do nível do mar causadas pelos ciclos de Milankovitch (Morroig & Cerqueira, 1997). Todos esses eventos podem ter contribuído para a diversificação das espécies e atuais padrões de distribuição da Família.

Na sub-região Paranaense, as espécies relacionadas de *Cyrtoneurina*, *Cyrtoneuropsis* e *Polietina* apresentaram confluência de traços generalizados suportados por espécies irmãs (Fig. 3). Reincidentemente, essa área é atribuída como área de vicariância, já reconhecida para espécies do gênero *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005), também como componente Atlântico no estudo do gênero *Partamona* (Hymenoptera) (Camargo & Pedro, 2003) e como área de endemismo da Serra do Mar para aves (Cracraft, 1988). O principal evento geológico ocorrido na área foi a consolidação dos sistemas de montanhas da Serra do Mar e da Serra da Mantiqueira no Plioceno e Oligoceno respectivamente e o conseqüente surgimento de vales (Petri & Fulfaró, 1983; Amorim & Pires, 1996).

Os traços que ocorrem nas sub-regiões do Chile Central e Sub-Antártica sugerem uma história biogeográfica da família bastante complexa. Os gêneros *Apsil*, *Brachygasterina* e *Palpibracus* apresentaram traços generalizados nesta região. A presença de espécies proximamente relacionadas constituindo traços generalizados para os gêneros sugere que a área é importante para a diversificação dos grupos, constituindo uma área de vicariância remota (Fig. 6) que corrobora a “Biota Austral Pretérita” apontada por Morrone (1994b).

Os resultados do estudo feito com uma tribo de Curculionidae (Coleoptera) para a região possibilitaram a hipotetização dos seguintes padrões: 1) a Biota Austral Pretérita era originalmente restrita a parte sul da Região Andina, sub-regiões Chile Central e Sub-Antártica; 2) a Biota se dispersou para ocupar toda a extensão da sub-região; 3) a Biota é influenciada pelo soerguimento dos Andes (Morrone, 1994b).

Soares & Carvalho (2005b) sugerem que os padrões de distribuição de *Palpibracus* podem ser explicados por eventos geológicos ocorridos na área. Eventos de introgressões marinhas, ocorrida entre 26-20 milhões de anos atrás, durante o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior, podem ter sido responsáveis pela diversificação das espécies. Além disso,

a configuração dos Andes como é hoje na região do Chile Central começava a se desenvolver neste período.

Tais ingressões marinhas foram responsáveis, também, pela desconexão da Ilha de Chiloé do continente (Donato *et al.*, 2003) e explica alguns casos mais específicos de diversificação. *Palpibracus* apresenta dois traços generalizados que ligam a ilha ao continente, os traços “j” e “l”. *Brachygasterina* apresenta um traço constituído pelas espécies irmãs *B. major* e *B. violaceiventris* e *Apsil* apresenta um traço, também, constituído por espécies irmãs *A. dilata* e *A. spatulata*, que conecta a ilha ao continente. Além disso, esse traço de *Apsil* faz intersecção, ou seja, constitui um nó com os traços de *A. apicata*, *A. biseta*, *A. flavithorax*, *A. maculipennis* e *A. pennata*. Comparando o cladograma do gênero com a disposição dos traços é possível sugerir que o evento possa ter possibilitado a primeira cladogênese do gênero, o separando em dois grandes grupos. Contudo, dependendo da idade absoluta de diversificação dos grupos, a hipótese da introgressão marinha pode ser substituída ou complementada pela hipótese de mudanças climáticas, devido ao último evento de glaciação.

Para um estudo da flora terrestre da região, a ilha de Chiloé teve importância fundamental. Próximo ao paralelo 42° S foi o limite da expansão da calota polar sul, devido ao evento de glaciação no Pleistoceno até 15.000 anos atrás. A região dos lagos chilenos ficou totalmente tomada pela cobertura glacial, com exceção do noroeste da Ilha de Chiloé. Por isso a área é considerada como o primeiro e principal refúgio da vegetação Magalhânica deslocada vinda do sul (Villagrán & Hinojosa, 2005).

O evento de glaciação ocasionou o deslocamento da distribuição das espécies para o norte e a atual ocorrência de *Palpibracus* (Soares & Carvalho, 2005b) e dos outros gêneros no extremo sul é explicada por dispersão posterior ao evento glacial, corroborando o padrão da “Biota Austral Pretérita” seguida de dispersão (Morrone, 1994b). Este evento pode explicar, também, o fato de os traços generalizados dos três gêneros apresentarem um eixo principal norte-sul e com sucessivos nós biogeográficos. Não é possível reconhecer se os nós foram estabelecidos no deslocamento do sul para o norte ou do norte para o sul. Como visto na discussão sobre as áreas de endemismo, há mais de uma hipótese de relacionamento entre as áreas. Apenas é possível verificar que os nós dos gêneros apresentam um padrão latitudinal com intervalos de ocorrência (Fig. 5A). Esses intervalos entre os nós podem ter sido ocasionados devido às diferenças nas taxas de degelo, resultando em conseqüentes mudanças repentinas seguidas de períodos estacionários ao longo dos anos (Mark *et al.*, 2002). É possível considerar que os nós biogeográficos sejam entendidos como sendo áreas de alta diversidade biológica (Heads, 2004), não apenas para as espécies dos gêneros em questão, mas para a Família como um todo (Fig. 5B).

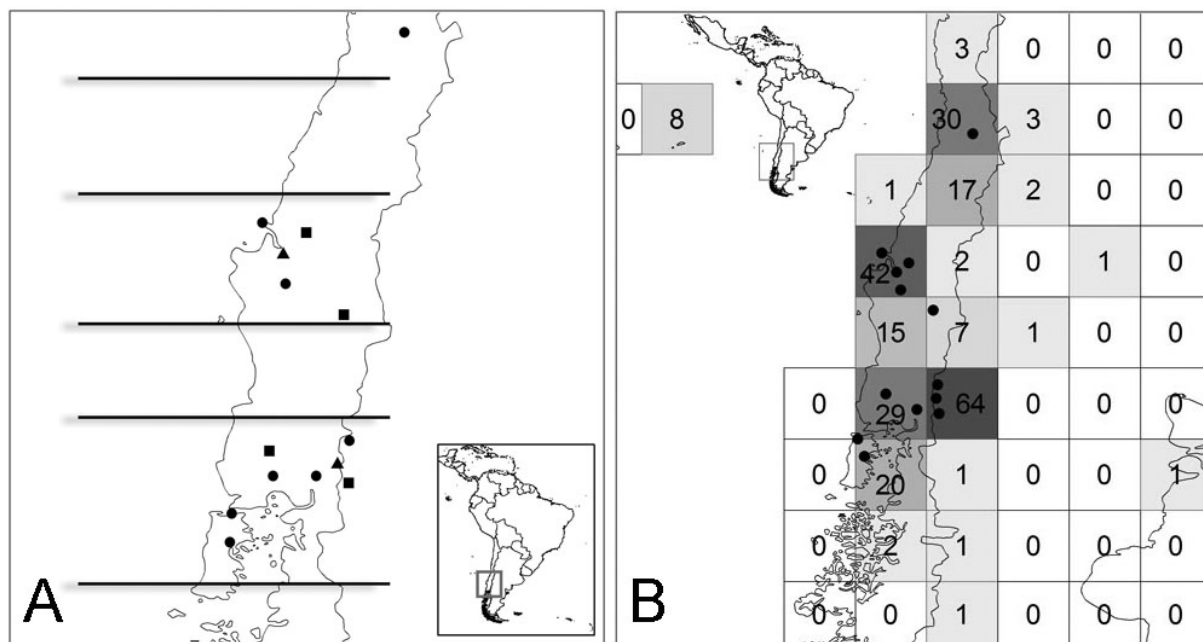


Figura 5 – A) Nós biogeográficos de *Apsil* (quadrados), *Brachygasterina* (triângulos) e *Palpibracus* (pontos). As linhas delimitam os intervalos latitudinais dos nós. B) Pontos pretos são os nós biogeográficos. Números e tons de cinza representam a riqueza de espécies de Muscidae em quadrículas de 2°.

### 5.3 DIVERSIFICAÇÃO, ENDEMISMO E RIQUEZA DE ESPÉCIES

As áreas de diversificação identificadas apresentam grande importância, não apenas para os gêneros utilizados na análise de traços, mas para a família como um todo. As áreas do Atlântico e do Chile Central-Sub-Antártico apresentaram coincidência espacial com áreas de endemismo delimitadas com todas as espécies de Muscidae (Figs. 1, 2 e 6). Isso corrobora as áreas de endemismo como sendo entidades históricas (Harold & Mooi, 1994) e não apenas simpatria de espécies exclusivas na área. Além disso, as áreas, tanto de endemismo quanto as assinaladas como de diversificação, apresentam coincidência com áreas de alta riqueza de espécies (Fig. 6).

No estudo feito por Orme *et al.* (2005), em âmbito global, foi verificado que a riqueza de espécies de aves apresentou apenas 10% de coincidência espacial com as áreas de endemismo. Contudo, as áreas de endemismo foram delimitadas por 25% das espécies com menor amplitude de distribuição. Já em outro estudo com aves na África, foram feitas comparações, através de modelos nulos, entre os padrões de riqueza e de endemismo das áreas. Foi encontrado que as áreas com alta diversidade de espécies e as áreas endêmicas eram coincidentes e não aleatórias. A estas áreas foi atribuída importância histórica na diversificação dos grupos (Jetz *et al.*, 2004).

Em um cenário envolvido por paradigmas vicariantes, a coincidência espacial de riqueza, endemismo e vicariância pretérita é esperada (Brooks *et al.* 1992). As áreas de diversificação clarificam a essência histórica da exclusividade das espécies e justificam alta riqueza de táxons nas áreas por serem considerados mecanismos primários e diretos no processo de diversificação dos grupos.



Figura 6 – Áreas de diversificação de Muscidae e quadrículas com maior riqueza de espécies.

## **6. CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Áreas de endemismo de Muscidae foram reconhecidas nas Regiões Andina e Neotropical. No total, 21 áreas foram reconhecidas, sendo 16 sob quadrículas de 5° e oito sob quadrículas de 2°.

As áreas de endemismo delimitadas em diferentes tamanhos de quadrículas e por diferentes espécies reiteram a importância das mesmas nos padrões espaciais de Muscidae. Acredita-se que diferentes escalas de análise contribuam para um aprofundamento do entendimento da hierarquia dos componentes bióticos.

As províncias do Chaco, Puna, Floresta Valdiviana, Yungas, Floresta de *Araucaria angustifolia* além das sub-regiões do Chile Central, Paranaense e Sub-Antártica foram corroboradas pelas espécies de Muscidae.

As áreas do Choco-Istmo do Panamá, da Amazônia, do Atlântico e do Chile são áreas importantes tanto na diversificação das espécies analisadas quanto para a Família como um todo. Em um cenário envolvido por paradigmas vicariantes, a coincidência espacial de riqueza, endemismo e vicariância pretérita são esperados. As áreas de diversificação clarificam a essência histórica da exclusividade das espécies e justificam alta riqueza de táxons nas áreas por serem considerados mecanismos primários e diretos no processo de diversificação dos grupos.

Na região Neotropical, as áreas de diversificação prévias foram corroboradas e uma nova área foi reconhecida, Istmo do Panamá-Chocó. Os padrões de endemismo de Muscidae na região Andina previamente conhecidos foram confirmados. Ao inserir informação de outras espécies na análise foi possível contribuir para o avanço no detalhamento dos processos ocorridos na região.

Todos os eventos geológicos relacionados com a diversificação das espécies são hipóteses que precisam ser testadas. A idade absoluta dos eventos de cladogênese é fundamental para uma atribuição segura dos eventos geológicos (Donoghue & Moore, 2003). A negligência da congruência temporal entre eventos geológicos e de diversificação acarreta em uma interpretação falsa da história dos organismos, principalmente em se tratando de áreas complexas como as encontradas para Muscidae.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Amorim, D.S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. 183-219 pp. *In*: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (eds), *Biodiversity in Brazil: a first approach*, CNPq, São Paulo.
- Brooks, D.R., Mayden, R.L. & McLennan, D.A. (1992) Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 55-59.
- Brooks, D.R. & Van Veller, M.G. (2003) Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 819–825.
- Brown, B.V. (2005) Malaise trap catches and the crisis in the Neotropical Dipterology. *American Entomologist*, 51: 180-183.
- Camargo, J.M.F. & Pedro, S.R.M. (2003) Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia*, 47: 311-372.
- Carvalho, C.J.B. de (1999) Revision, cladistics and biogeography of the Neotropical genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101: 123-137.
- Carvalho, C.J.B. de, Bortolanza, M., Cardoso da Silva, M.C. & Soares, E.D.G. (2003) Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera). *In*: Morrone, J.J. & Llorente, J. (Edits) *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, pp. 263-274.
- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002) Cladistic and biogeography analysis of *Apsil* Malloch and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae) of Southern South America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104: 309-317.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005) A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 860: 1-282.
- Carvalho, C.J.B. de, Moura, M.O. & Ribeiro, P.B. (2002) Chave para adultos de dípteros (Muscidae, Faniidae, Anthomyiidae) associados ao ambiente humano no Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46: 107-114.
- Carvalho, C.J.B. de & Pont, A.C. (2006) Taxonomy, cladistics and biogeography of the South American genus *Brachygasterina* Macquart (Diptera: Muscidae). *Zootaxa* 1151: 1-26.
- Couri, M.S., Carvalho, C.J.B. de & Löwenberg-Neto, P. (no prelo) Phylogeny of *Philornis* Meinert (Diptera, Muscidae) species and track analysis of the species in South America. *Zootaxa*.
- Couri, M.S. & Motta, H.C.G. (2000) Análise cladística de *Bithoracochaeta* Stein (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 44: 105-108.
- Cracraft, J. (1988) Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology* 37: 221-236.

- Cracraft, J. & Prum, R.O. (1988) Patterns and process of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical Birds. *Evolution* 42, 603-620.
- Craw, R.C. (1988) Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. In: Myers, A.A. & Giller, P.S. (eds) *Analytical biogeography*, Chapman & Hall, London. pp. 437–481.
- Craw, R.C. (1989) Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37, 291–310.
- Craw, R.C.; Grehan, J.R. & Heads, M.J. (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.
- Crisci J.V., Katinas, L. & Posadas, P. (2003) *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge.
- Croizat, L., (1958) *Panbiogeography*, vols. I, IIa, and IIb. Published by the author, Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado pelo Autor, Caracas, Venezuela.
- Croizat L. (1976) Biogeografía Analítica y sintética (“Panbiogeography”) de las Américas. *Boletim de la academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 35, 1–890.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D.R., Jaureguizar, E.O. & Cladera, G. (2003) Historical biogeography of the Andean region: Evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 339-352.
- Donoghue, M.J. & Moore, B.R. (2003) Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 261-270.
- Escalante, T. & Morrone, J.J. (2001) ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. p. 167-172.
- Espinosa, D., Aguilar, C. & Escalante, T. (2001) Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. p. 167-172.
- ESRI (2004) Programa de geoprocessamento ArcGIS 9. *Environmental Systems Research Institute*, EUA.
- Goloboff, P.A. (1993) *NONA versão 2.0*. Disponível em: <http://www.cladistics.com>.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43: 261-266.
- Heads, M. (2004) What is a node? *Journal of Biogeography*, 31: 1883-1891.

- Hennig, W. (1965) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 141: 1-100.
- Hoorn, C. (1993) Marine incursions and the influence of Andean tectonism on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105, 207–309.
- Jetz, W., Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7: 1180-1191.
- Linhares, A.X. (1981) Sinantropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 25: 189-215.
- Mark, B.G., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T. & Goodman, A.Y. (2002) Rates of deglaciation during last glaciation and Holocene in Cordillera Vilcanota-Quechcaya ice cap region, southeastern Peru. *Quaternary Research*, 57: 287 – 298.
- Marroig, G. & Cerqueira, R. (1997) Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *Journal of Comparative Biology*, 2, 103–119.
- Morrone, J.J. (1994a) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J.J. (1994b) Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4: 188-194.
- Morrone, J.J. (2001a) Biogeografía de América Latina y el Caribe. *M & T – Manuales & Tesis SEA*, vol. 3. Zaragoza, 148 p.
- Morrone, J.J. (2001b) Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions*, 7: 297-300.
- Morrone, J.J. (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29: 149-152.
- Morrone, J.J. (2004a) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48: 149-162.
- Morrone, J.J. (2004b) La Zona de Transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomologica Chilena*, 28: 41-50.
- Morrone, J.J. (2005) Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography*, 32: 1281 – 1286.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467 – 494.

- Morrone, J.J. & Escalante, T. (2002) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, 29: 1-10.
- Morrone, J.J. & Lopretto, E.C. (1994) Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography*, 21: 97-109.
- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005) Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 313-326.
- Orme, D.L., Davies, R.G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V.A., Webster, A.J., Ding, T.S., Rasmussen, P.C., Ridgely, R.S., Stattersfield, A.J., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J. & Owens, I.P.F. (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436: 1016-1019.
- Pamplona, D. (1999) Nova caracterização de *Cyrtoneurina* Giglio-Tos, 1893 e descrição de *Paracyrtoneurina* gen. Nov. (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 43: 9-24.
- Papavero, N., Llorente, J. & Abe, J.M. (1996) Formal definitions of some new biological and geological terms use in biogeography. *Biogeographica* 70, 193-203.
- Peterson, A.T. & Watson, D.M. (1998) Problems with areal definitions of endemism: the effects of spatial scaling. *Diversity and Distributions*, 4: 189-194.
- Platnick, N. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botanic*, 4: 11-12.
- Posadas, P. & Morrone, J.J. (2001) Biogeografía cladística de la subregión Subantártica: Un análisis basado en taxones de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera), pp. 267-271. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad del México, 277p.
- Quijano-Abril, M.A., Callejas-Posada, R. & Miranda-Esquivel, D.R. (2006) Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*, 33: 1266-1278.
- Petri, S. & Fulfaro, V.J. (1988) Geologia do Brasil (Fanerozóico). EDUSP. 631 p.
- Romo, H., García-Barros, E. & Lobo, J.M. (2006) Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography*, 29: 873-885
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers, A.A. & Giller, P.S. (Eds.) *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. Chapman & Hall, New York, pp. 437-481.
- Rosen, D.E. (1975) A vicariance model of Caribbean Biogeography. *Systematic Zoology*, 24: 431-466.

- Rojas, C.A. (2004) Extensão *Trazos2004*® para ArcView 3.x
- Salo, J.; Kalliola, R.; Häkkinen, I.; Mäkinen, Y.; Niemelä, P.; Puhakka, M.; Coley, P.D. (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 322, 254–258.
- Schuehli, G.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005) Revision and cladistics of the Neotropical genus *Pseudoptilolepis* Snyder (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 23-34.
- Silva, J.M.C. & Oren, D.C. (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 59, 427-437.
- Soares, E.D.G. & Carvalho, C.J.B. de (2005a) Taxonomia, análise cladística e descrição de uma nova espécie de *Palpibracus* Rondani (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 171-180.
- Soares, E.D.G. & Carvalho, C.J.B. de (2005b) Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): An integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism, and component analysis. pp. 485-494. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.) *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad del México, 277p.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L.F. (2005) Esquema biogeográfico de Chile. pp. 551-577. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.) *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad del México, 277p.

**PADRÕES ESPACIAIS DA RIQUEZA DE ESPÉCIES NAS REGIÕES ANDINA E NEOTROPICAL PELA  
CONSERVAÇÃO DE NICHOS DE 11 GÊNEROS DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA)**

RESUMO

Os organismos não estão uniformemente distribuídos pela superfície da Terra. Existem áreas com maior riqueza de espécies, normalmente relacionadas às baixas latitudes, e áreas mais temperadas com menor riqueza de espécies. Diversas explicações já foram propostas, contudo carecem de uma abordagem histórico-evolutiva. Frente a este obstáculo, o presente estudo tem por objetivo testar a hipótese de conservação de nicho de gêneros de Muscidae nas Regiões Neotropical e Andina na explicação da riqueza de espécies. Foram utilizados os seguintes gêneros com hipótese filogenética: *Apsil*, *Bithoracochaeta*, *Brachygasterina*, *Cyrtoneurina*, *Cyrtoneuropsis*, *Palpibracus*, *Philornis*, *Polietina*, *Pseudoptilolepis*, *Reynoldsia* e *Souzalopesmyia*. As espécies foram divididas em “basais” e “derivadas” conforme seus valores de Distância à Raiz (DR). A distribuição das espécies foi delineada pelo mínimo polígono convexo e mapas de riqueza total, basal e apical foram confeccionados em quadrículas de 2° (220 x 220 Km). As riquezas foram submetidas à regressão GLS para verificar se os padrões respondiam às variáveis ambientais contemporâneas. As variáveis ambientais tiveram pouco poder de explicação. O padrão encontrado para Muscidae corrobora o padrão de riqueza encontrado para Aves, ou seja, maior riqueza de espécies basais em áreas equatoriais e maior riqueza de espécies derivadas em regiões temperadas. Este padrão é explicado pela Hipótese do Resfriamento Pós Máxima Termal do Paleoceno-Eoceno. Como o padrão de riqueza de Muscidae também corrobora o relacionamento entre os componentes da Região Neotropical, pode-se atribuir que o estabelecimento dos componentes NW e SE aconteceu devido a mudanças climáticas do Paleogene, mais recente que a hipótese do Lago Amazônico. As espécies que ocorrem na Região Andina não apresentaram o padrão de riqueza estruturado evolutivamente, pois as espécies corroboram a hipótese da Biota Austral seguida de dispersão.

**PALAVRAS-CHAVE:**

Conservação de nicho, mudanças climáticas, Muscidae, Paleogene, riqueza de espécies.

## 1. INTRODUÇÃO

---

Muscidae é uma família de dípteros caliptrados que apresenta aproximadamente 4.500 espécies ocorrendo globalmente, com exceção do Ártico e da Antártida. Nas regiões Neotropical e Andina a família encerra cerca de 850 espécies em 84 gêneros (Carvalho *et al.*, 2005).

Em um aspecto geral, a família apresenta uma biologia bastante diversificada. As larvas podem ser saprófagas, hematófagas, parasitas, fitófagas ou carnívoras. Elas podem ser encontradas habitando esterco de mamífero, matéria vegetal em decomposição, fungos, ninhos de aves e insetos, lama, margens de rios e em córregos. Os adultos ocorrem na maioria dos habitats existentes, com exceção de ambientes mais áridos e/ou extremamente frios. Há uma preferência das espécies em ocupar florestas, bordas de mata, campos, áreas pantanosas e proximidade de cursos d'água (Skidmore, 1985).

Um dos principais temas da Biogeografia é a existência de um gradiente de riqueza de espécies estabelecido nos continentes, comumente correlacionado à latitude (Fischer, 1960). Há dois séculos, os naturalistas veteranos já entendiam que os organismos não ocupam a superfície da Terra de modo uniforme. Áreas de baixa latitude, principalmente entre os trópicos, albergam grande número de espécies enquanto que áreas ao redor dos extremos polares são habitadas por pequeno número. Este cenário de ocorrência da biodiversidade é aceito, principalmente, para organismos terrestres e há um consenso de que a riqueza de espécies tenha este padrão globalmente (Hawkins *et al.*, 2003).

Desde o início dos estudos em biogeografia, quando naturalistas realizavam grandes expedições ao redor do mundo, o clima tem sido considerado um fator importante no gradiente de riqueza (Hawkins, 2004). A análise da riqueza de espécies em escalas continentais e globais tem revelado um padrão de correlação com o clima atual. Áreas que contêm grande número de espécies normalmente são quentes e úmidas (Wright *et al.*, 1993; Hawkins *et al.*, 2003). A associação entre o clima e a riqueza de espécies está fundamentada, principalmente, em um balanço entre os aportes energéticos e hídricos. Tais fatores seriam agentes diretos na produtividade, no estresse hídrico e na dinâmica de especiação e extinção (Hawkins, 2004).

Em um estudo realizado em âmbito global, levando em conta a diversidade de plantas, vertebrados e invertebrados, evidenciou-se uma correlação entre a riqueza e o balanço energético-hídrico. No hemisfério norte, o gradiente de riqueza estava mais relacionado à disponibilidade energética enquanto que, no hemisfério sul, a disponibilidade hídrica teve maior influência nos padrões de riqueza (Hawkins *et al.*, 2003).

Muitas dezenas de hipóteses têm sido elaboradas para explicar porque as espécies não ocupam o globo de forma uniforme. Abordagens em relação ao clima, topografia, energia,

competição, tamanho de nicho, heterogeneidade de habitats, tamanho das áreas e outras idéias são sugeridas na tentativa de explicar os padrões de riqueza (Pianka, 1966; Rahbek & Graves, 2001; Willig *et al.*, 2003).

Os processos relacionados ao estabelecimento dos padrões de riqueza ainda são controversos. Tanto processos ecológicos quanto históricos são importantes na diversidade de organismos (Ricklefs, 1987; 2006). As primeiras hipóteses que tentaram explicar os padrões de riqueza foram construídas sob paradigmas ecológicos (Ricklefs, 2004; e.g. Dobzhansky, 1950, Pianka, 1966). Mais recentemente, abordagens mais históricas têm sido associadas à abordagem ecológica em estudos sobre este assunto (Mittelbach *et al.*, 2007). Eventos geológicos como glaciações recentes na América do Norte (Hawkins & Porter, 2003) ou mudanças climáticas do Paleogene na Austrália e na América (Hawkins *et al.*, 2005; Hawkins *et al.*, 2006) abordam a problemática em uma maior amplitude temporal.

Na Austrália foi verificado que o padrão espacial da riqueza de Aves é fundamentado na história dos grupos. Grupos derivados de aves tiveram ocorrência mais relacionada à ambientes secos enquanto que os grupos mais basais foram encontrados associados à regiões mais úmidas. Este padrão foi corroborado também com plantas e pode ser vinculado a um evento de aridez nas regiões oeste e central da Austrália ocorrida no Mioceno (Hawkins *et al.*, 2005).

O padrão apresentado no estudo acima citado pode ser interpretado como uma evidência de conservação de nicho. A hipótese de conservação de nicho está relacionada, principalmente, à idéia de que há uma tendência de os organismos preservarem características de seus ancestrais. As formas mais derivadas estariam relacionadas às respostas evolutivas frente às mudanças ambientais (Wiens & Graham, 2005). Esta hipótese tem sido corroborada em diversos estudos, tanto com animais quanto com plantas (Losos *et al.* 2003; Graham *et al.* 2004) e foi sugerida como relevante para estudos biogeográficos e de gradientes de riqueza (Peterson *et al.*, 1999; Wiens & Donoghue, 2004).

A riqueza de espécies é um parâmetro acumulativo ao longo do tempo. Não é possível entender, a partir deste parâmetro, as idades absolutas de diversificação dos grupos. Por isso, acredita-se que a abordagem pela conservação de nicho, ou seja, comparar a riqueza de táxons basais e derivados da Família, mesmo que em idades relativas, incorpore o elemento temporal no esclarecimento do padrão resultante.

A conservação de nicho foi testada como potencial explicação dos padrões de riqueza de espécies de aves no novo mundo. Os autores analisaram a riqueza de espécies basais e derivadas em relação a variáveis climáticas contemporâneas e passadas. Concluíram que o gradiente de riqueza de aves apresenta uma estruturação evolutiva. Espécies apicais foram encontradas mais relacionadas às regiões frias e a espécies basais foram encontradas em regiões mais quentes, semelhantes à cenários pretéritos (Hawkins *et al.*, 2006).

Acredita-se que o estudo distribucional da diversidade de Muscidae, assim como a de outros insetos, possa esclarecer mais precisamente alguns padrões de riqueza espacial sob paradigmas evolutivos. Diferentemente de táxons como Aves e Mamíferos, os insetos apresentam ciclo de vida relativamente curto. Este fato acarreta em maior número de gerações em relação a outros organismos. Isso propicia um aumento na taxa de surgimento de novidades e linhagens evolutivas em resposta às pressões ambientais. Também, os fatores climáticos e de topografia têm influência direta na biologia da maioria dos insetos, sendo, muitas vezes, fatores limitantes de ocupação espacial e de sobrevivência (Blum, 1985, Ribeiro *et al.*, 2001).

O entendimento dos processos relacionados com o estabelecimento dos padrões de riqueza de espécies nos continentes ainda é pouco consolidado, carecendo, principalmente, de uma abordagem histórico-evolutiva. O presente projeto buscará associar informações evolutivas ao entendimento dos padrões atuais da riqueza de espécies de 11 gêneros de Muscidae, tão bem quanto contribuir para o esclarecimento dos padrões encontrados na América Latina.

## **2. OBJETIVOS**

---

O presente estudo tem por objetivo testar a hipótese de conservação de nicho no padrão de riqueza de Muscidae e contribuir para o entendimento dos padrões na América Latina.

### 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Discriminar as espécies conforme relacionamento filogenético para a análise;
- Comparar os padrões de riqueza com variáveis ambientais contemporâneas;
- Comparar aos padrões estabelecidos pela Biogeografia Cladística.

### 3. METODOLOGIA

---

Para o teste da hipótese de conservação de nicho, as informações dos relacionamentos filogenéticos dos grupos são fundamentais. Por isso, foram analisadas apenas as espécies de 11 gêneros da Família que apresentam hipóteses filogenéticas (Tab. 1).

Foi, então, construído um banco de dados da distribuição geográfica das espécies. O banco de dados teve como base o catálogo de Muscidae Neotropical (Carvalho *et al.*, 2005) e artigos complementares publicados posteriormente. As coordenadas geográficas referente às localidades brasileiras foram consultadas no banco de dados do IBGE através do sítio geoLoc - *speciesLink* (<http://splink.cria.org.br/geoloc>) e as demais localidades da América Latina no sítio FuzzyG 2.1 ([http:// dma.jrc.it/fuzzyg.asp](http://dma.jrc.it/fuzzyg.asp)).

A informação filogenética de cada gênero foi empregada com a finalidade de dividir as espécies em grupos basais e derivados. Foram calculadas as distâncias à raiz (DR) dos táxons terminais para cada filogenia de gênero. Esse valor representa o número de nós entre a raiz do cladograma e o táxon terminal e quantifica as mudanças evolutivas ocorridas na linhagem. O valor foi dividido pelo número total de nós do cladograma e este coeficiente foi associado ao táxon terminal. Aproximadamente 33% dos táxons com altos coeficientes formaram o grupo derivado e os 33% valores menores formaram o grupo de espécies basais (Hawkins *et al.*, 2006). As demais espécies, de valores intermediários, foram utilizadas para gerar o mapa de riqueza total (Tab. 2).

A partir dos pontos de distribuição foram hipotetizadas as amplitudes de ocorrência das espécies através do mínimo polígono convexo. Os mapas de riqueza foram confeccionados em quadrículas de 2° de latitude e longitude, aproximadamente 220 km x 220 km. Diferentes mapas de riqueza foram feitos para conjuntos de espécies derivadas, basais, diferença entre riquezas e riqueza total. Tanto os mapas de riqueza quanto os polígonos das espécies foram feitos utilizando-se o programa de geoprocessamento ArcGis 9 (ESRI, 2004).

Um mapa da diferença da riqueza basal e derivada (= derivada – basal) foi confeccionado. Os maiores valores positivos são quadrículas que apresentam mais espécies derivadas enquanto que os menores valores e negativos são quadrículas que apresentam mais espécies basais. Este mapa foi comparado com o mapa de relacionamento dos componentes biogeográficos proposto por Amorm & Pires (1996) para a região Neotropical

As informações ambientais contemporâneas utilizadas nas análises foram: 1) Precipitação anual total, média dos últimos 30 anos; 2) Umidade relativa do ar média anual; 3) Temperatura média anual; 4) Temperatura média nos meses de Dezembro, Janeiro e Fevereiro; 5) Temperatura média nos meses de Junho, Julho e Agosto (New *et al.*, 1999); 6) Elevação (NOAA).

Os dados de riqueza foram submetidos à análise de autocorrelação (I de Moran) tão bem quanto os resíduos da regressão OLS “ordinary least-squares” para verificar se havia estruturação espacial. Caso os resíduos apresentassem autocorrelação positiva, as riquezas e as variáveis ambientais eram submetidas à regressão GLS “generalized least squares” que assume a estruturação espacial dos resíduos (Diniz-Filho *et al.*, 2003) e a regressão OLS parcial. As análises estatísticas foram executadas no programa SAM – “Spatial Analysis in Macroecology” (Rangel *et al.*, 2006).

Tabela 1 – Táxons utilizados na análise, número de espécies do gênero (segundo Carvalho *et al.*, 2005), número e percentagem de espécies com 3 ou mais pontos conhecidos e referências das filogenias utilizadas para os gêneros.

Gênero	Espécies	Espécies com 3 ou mais pontos conhecidos	Hipótese filogenética
<i>Apsil</i>	10	7 (70%)	Carvalho & Couri, 2002
<i>Bithoracochaeta</i>	10	7 (70%)	Couri & Motta, 2000
<i>Brachygasterina</i>	4	3 (75%)	Carvalho & Pont, 2006
<i>Cyrtoneurina</i>	10	6 (60%)	Pamplona, 1999
<i>Cyrtoneuroopsis</i>	33	29 (88%)	Pamplona, 1999
<i>Palpibracus</i>	17	11 (65%)	Soares & Carvalho, 2005a
<i>Philornis</i>	48	14 (30%)	Couri <i>et al.</i> , no prelo
<i>Polietina</i>	18	10 (55%)	Nihei & Carvalho, 2005
<i>Pseudoptilolepis</i>	6	6 (100%)	Schuehli & Carvalho, 2005
<i>Reynoldsia</i>	9	5 (55%)	Carvalho & Couri, 2002
<i>Souzalopesmya</i>	5	2 (40%)	Carvalho, 1999

Tabela 2 – Espécies utilizadas na análise com valores de distância à raiz (DR), número de nós do cladograma do gênero, razão entre o DR e o número de nós do cladograma, e o *status* considerado para cada espécie em relação às demais.

Espécie	DR	Nós do cladograma	DR/Nós do cladograma	Status
<i>Apsil atripes</i>	2	7	0,2857143	Basal
<i>Apsil dilata</i>	3	7	0,4285714	-
<i>Apsil spatulata</i>	3	7	0,4285714	-
<i>Apsil apicata</i>	4	7	0,5714286	Derivada
<i>Apsil biseta</i>	4	7	0,5714286	Derivada
<i>Apsil maculipennis</i>	4	7	0,5714286	Derivada
<i>Apsil maculiventris</i>	4	7	0,5714286	Derivada
<i>Bithoracochaeta flavicoxa</i>	2	6	0,3333333	Basal
<i>Bithoracochaeta leucoprocta</i>	2	6	0,3333333	Basal
<i>Bithoracochaeta calopus</i>	3	6	0,5	-
<i>Bithoracochaeta annulata</i>	4	6	0,6666667	Derivada
<i>Bithoracochaeta varicornis</i>	4	6	0,6666667	Derivada
<i>Bithoracochaeta maricaensis</i>	5	6	0,8333333	Derivada
<i>Bithoracochaeta plumata</i>	5	6	0,8333333	Derivada

<i>Brachygasterina major</i>	2	6	0,3333333	Basal
<i>Brachygasterina stubeli</i>	2	6	0,3333333	Basal
<i>Brachygasterina violaceiventris</i>	3	6	0,5	Derivada
<i>Cyrtoneurina uber</i>	1	6	0,1666667	Basal
<i>Cyrtoneurina confusa</i>	2	6	0,3333333	Basal
<i>Cyrtoneurina biseta</i>	3	6	0,5	-
<i>Cyrtoneurina geminata</i>	3	6	0,5	-
<i>Cyrtoneurina costalis</i>	4	6	0,6666667	Derivada
<i>Cyrtoneurina crispaseta</i>	4	6	0,6666667	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis armipes</i>	1	25	0,04	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis conspersa</i>	2	25	0,08	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis flaviantennata</i>	2	25	0,08	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis dubia</i>	3	25	0,12	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis fuscicosta</i>	3	25	0,12	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis gemina</i>	3	25	0,12	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis gluta</i>	3	25	0,12	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis walkeri</i>	3	25	0,12	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis fuscisquama</i>	4	25	0,16	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis steini</i>	4	25	0,16	Basal
<i>Cyrtoneuroopsis immunda</i>	5	25	0,2	-
<i>Cyrtoneuroopsis incognita</i>	5	25	0,2	-
<i>Cyrtoneuroopsis seriata</i>	5	25	0,2	-
<i>Cyrtoneuroopsis polystigma</i>	6	25	0,24	-
<i>Cyrtoneuroopsis varicolor</i>	8	25	0,32	-
<i>Cyrtoneuroopsis wulpi</i>	8	25	0,32	-
<i>Cyrtoneuroopsis mellina</i>	9	25	0,36	-
<i>Cyrtoneuroopsis inuber</i>	10	25	0,4	-
<i>Cyrtoneuroopsis maculipennis</i>	10	25	0,4	-
<i>Cyrtoneuroopsis veniseta</i>	10	25	0,4	-
<i>Cyrtoneuroopsis beebei</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis mimica</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis multomaculata</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis neotrita</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis ocasionallis</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis spilopectera</i>	11	25	0,44	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis protosetosa</i>	12	25	0,48	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis paraescita</i>	13	25	0,52	Derivada
<i>Cyrtoneuroopsis rescita</i>	13	25	0,52	Derivada
<i>Palpibracus veneris</i>	1	13	0,0769231	Basal
<i>Palpibracus fasciculatus</i>	4	13	0,3076923	Basal
<i>Palpibracus lancifer</i>	4	13	0,3076923	Basal
<i>Palpibracus nigriventris</i>	4	13	0,3076923	Basal
<i>Palpibracus univittatus</i>	4	13	0,3076923	Basal
<i>Palpibracus peruvianus</i>	5	13	0,3846154	-
<i>Palpibracus trivittatus</i>	5	13	0,3846154	-
<i>Palpibracus confusus</i>	6	13	0,4615385	-
<i>Palpibracus pilosus</i>	7	13	0,5384615	Derivada
<i>Palpibracus similis</i>	8	13	0,6153846	Derivada
<i>Palpibracus separatus</i>	9	13	0,6923077	Derivada
<i>Philornis downsi</i>	3	39	0,0769231	Basal
<i>Philornis fumicosta</i>	4	39	0,1025641	Basal
<i>Philornis grandis</i>	4	39	0,1025641	Basal
<i>Philornis falsificus</i>	5	39	0,1282051	Basal
<i>Philornis porteri</i>	5	39	0,1282051	Basal
<i>Philornis deceptivus</i>	9	39	0,2307692	-
<i>Philornis vulgaris</i>	9	39	0,2307692	-
<i>Philornis trinitensis</i>	10	39	0,2564103	-
<i>Philornis glaucinus</i>	11	39	0,2820513	-
<i>Philornis pici</i>	11	39	0,2820513	-
<i>Philornis masoni</i>	12	39	0,3076923	-

<i>Philornis angustifrons</i>	<b>14</b>	39	0,3589744	Derivada
<i>Philornis torquans</i>	<b>14</b>	39	0,3589744	Derivada
<i>Philornis sanguinis</i>	<b>16</b>	39	0,4102564	Derivada
<i>Polietina steini</i>	<b>2</b>	11	0,1818182	Basal
<i>Polietina bicolor</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina flavithorax</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina major</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina minor</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina nigra</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina prima</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina univittata</i>	<b>4</b>	11	0,3636364	-
<i>Polietina orbitalis</i>	<b>5</b>	11	0,4545455	Derivada
<i>Polietina wulpi</i>	<b>5</b>	11	0,4545455	Derivada
<i>Pseudoptilolepis chrysela</i>	<b>3</b>	7	0,4285714	Basal
<i>Pseudoptilolepis nudapleura</i>	<b>3</b>	7	0,4285714	Basal
<i>Pseudoptilolepis fluminensis</i>	<b>4</b>	7	0,5714286	-
<i>Pseudoptilolepis fulvapoda</i>	<b>4</b>	7	0,5714286	-
<i>Pseudoptilolepis crocina</i>	<b>5</b>	7	0,7142857	Derivada
<i>Pseudoptilolepis nigripoda</i>	<b>5</b>	7	0,7142857	Derivada
<i>Reynoldsia pectinata</i>	<b>2</b>	6	0,3333333	Basal
<i>Reynoldsia pteropleuralis</i>	<b>3</b>	6	0,5	-
<i>Reynoldsia rufoapicata</i>	<b>3</b>	6	0,5	-
<i>Reynoldsia aurifera</i>	<b>4</b>	6	0,6666667	Derivada
<i>Reynoldsia scutellata</i>	<b>4</b>	6	0,6666667	Derivada
<i>Souzalopesmyia paraensis</i>	<b>3</b>	4	0,75	Derivada
<i>Souzalopesmyia singularis</i>	<b>4</b>	4	1	Derivada

#### 4. RESULTADOS

---

Os grupos dos táxons basais, derivados e com DR mediano foram formados, respectivamente, por 31, 34 e 35 espécies, totalizando 100 espécies espacialmente informativas (Tab. 2).

O mapa de riqueza total evidenciou um padrão de alta riqueza de espécies em uma faixa noroeste-sudeste na América do Sul. As áreas de grande riqueza de espécies compreendem desde o Istmo do Panamá, Amazônia, países do noroeste da América do Sul até o sudeste do Brasil na Floresta Atlântica. Além disso, foi observado um padrão de riqueza na região central do Chile (Fig. 1).

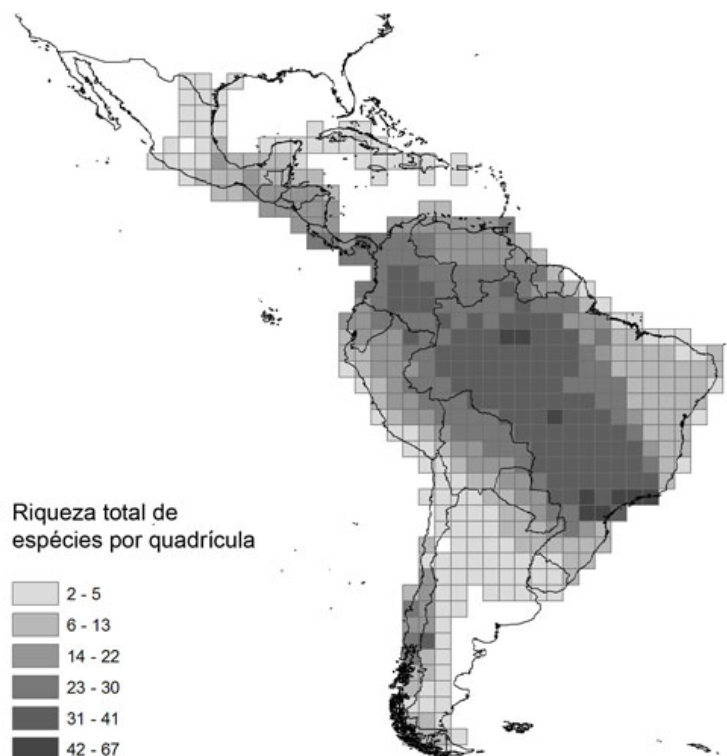


Figura 1 – Riqueza Total em quadrículas de 2°.

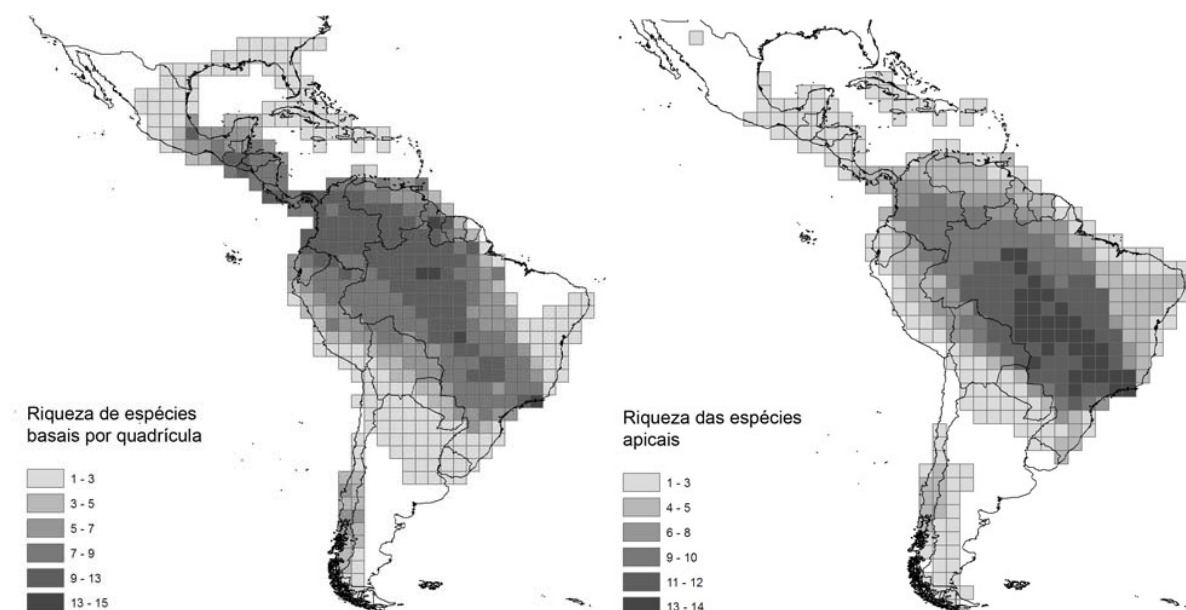


Figura 2 – Riqueza das espécies basais e apicais em quadrículas de 2°.

As riquezas das espécies basais e derivadas apresentaram padrões espaciais bem delineados formando gradientes de riqueza (Fig. 2). Em relação à riqueza total, a riqueza de espécies basais apresentou um padrão de alta riqueza estabelecido mais ao noroeste. As espécies basais ocorrem, principalmente, nas regiões da América Central e com ampla abrangência nos países Sul-Americanos do Brasil, Colômbia, Equador e Venezuela (Fig. 2). No Brasil a maior concentração se dá na região Amazônica, diminuindo a amplitude até a Floresta Atlântica no sudeste brasileiro.

As espécies derivadas apresentaram uma concentração de espécies mais ao sudeste do continente. Esse padrão, juntamente com as espécies basais, de certo modo, complementa ao sul o padrão de riqueza total que é estabelecido pela soma de todas as espécies. As espécies derivadas apresentaram uma concentração espacial na região centro-sudeste do Brasil (Fig. 2).

Tanto o correlograma da riqueza total quanto das riquezas basais e derivadas apresentou uma clina espacial e valores semelhantes (Fig. 3). Os maiores valores do I de Moran foram observados à distâncias até 2.000 Km, tendo a intersecção com a nula autocorrelação à 4.000 Km, atingindo valores negativos e voltando a valores positivos de I à 10.000 Km de distância (Fig. 3).

Devido a autocorrelação dos resíduos da regressão OLS, a regressão GLS foi também executada. As variáveis ambientais contemporâneas de temperatura, precipitação pluviométrica e relevo apresentaram pouco poder de explicação do padrão espacial das

riquezas (Tab. 3). O coeficiente obtido pela regressão GLS foi bastante semelhante com a percentagem de explicação das variáveis ambientais predictoras da regressão OLS parcial (Tab. 4).

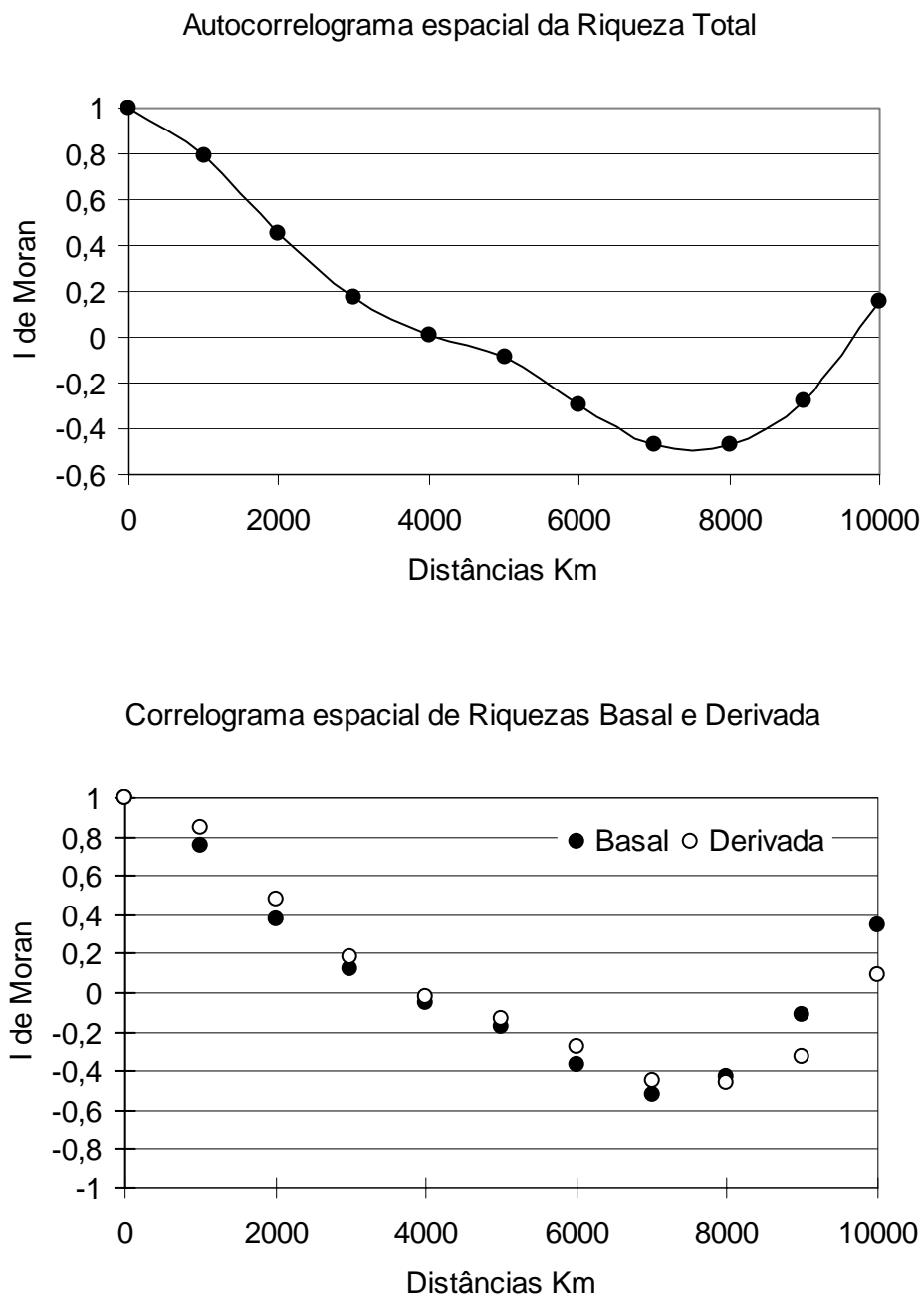


Figura 3 – Autocorrelogramas espaciais das Riquezas Total, Basal e Derivada.

Tabela 3 – Coeficientes de determinação das regressões multivariadas OLS e GLS ( $p < 0.05$ ).

Riqueza	OLS $R^2$	GLS $R^2$
Total	0,544	0,382
Basal	0,593	0,423
Derivada	0,483	0,332

Tabela 4 – Percentagem de explicação das variáveis na regressão OLS parcial.

Riqueza	Regressão OLS Parcial						
	Variáveis	Variância	Espaço	Não explicado	Total Variáveis	Total Espaço	Total V + E
Total	0,386	0,158	0,099	0,356	0,544	0,257	0,643
Basal	0,509	0,084	0,041	0,366	0,593	0,125	0,634
Derivada	0,317	0,166	0,176	0,341	0,483	0,342	0,659

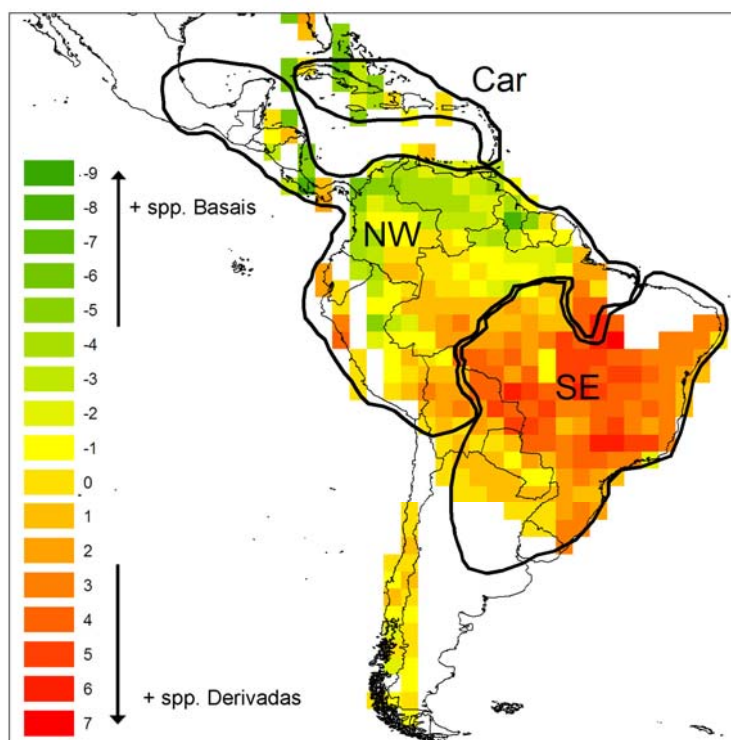


Figura 4 - Diferença entre a riqueza de espécies basais ( $n=31$ ) e derivadas ( $n=34$ ). Componentes biogeográficos ((Car (NW, SE)) segundo Amorim & Pires (1996).

## 5. DISCUSSÃO

---

As riquezas basais e derivadas apresentaram um gradiente de riqueza bastante conciso na região. Contudo, diferentemente de algumas hipóteses que correlacionam o clima atual com a riqueza de espécies (Wright *et al.*, 1993; Hawkins *et al.*, 2003), as variáveis ambientais contemporâneas não tiveram poder de explicação total dos padrões de riqueza encontrados para os táxons analisados de Muscidae. Esse fato evidencia, principalmente, que há uma estruturação evolutiva da ocupação espacial e que os padrões de riqueza de espécies atuais foram influenciados por fatores históricos (Ricklefs, 1987; 2006).

O padrão de riqueza encontrado para Muscidae corrobora o padrão encontrado para aves do Novo Mundo (Hawkins *et al.*, 2006). Ou seja, a alta riqueza de espécies basais está mais relacionada às baixas latitudes enquanto que alta riqueza de espécies derivadas foi encontrada estabelecida em áreas mais temperadas. No caso das aves, áreas do norte da América do Norte apresentaram grandes índices de riqueza de espécies derivadas. Isso se deveu, principalmente, às mudanças climáticas ocorridas no Paleogene (Hawkins *et al.*, 2006).

No final do Período Cretáceo houve uma redução dos níveis dos oceanos nos continentes, principalmente, por conta do soerguimento continental e da redução da movimentação das placas tectônicas (Hallam, 1992). Neste período as altas taxas de emissões de CO<sub>2</sub> na atmosfera, devido à atividade vulcânica, propiciaram um ascendente aquecimento global (Briggs, 1996). Sob estas condições de efeito estufa durante toda a Época, o final do Paleoceno é marcado pela Máxima Termal do Paleoceno-Eoceno (MTPE), 55 milhões de anos atrás (Kennet & Stott, 1991). Devido a um drástico aquecimento de 5° a 8° C na temperatura em regiões de alta latitude, nesse período a Terra apresenta a menor diferença entre as temperaturas dos pólos e do equador e maior média já registrada (Bains *et al.*, 1999). Após esse período, que durou cerca de 200.000 anos, a temperatura global começa a diminuir devido a recirculação oceânica no hemisfério sul pela desconexão da América do Sul, Antártida e Austrália e nunca mais volta a atingir índices tão elevados de temperatura.

Em relação à família, Carvalho *et al.* (2003) atribuem o surgimento de Muscidae para o Cretáceo inferior a médio (Couri & Carvalho, 2003). O estudo biogeográfico foi realizado levando em conta a distribuição de espécies de seis gêneros e a idade da família foi atribuída pela associação aos eventos geológicos indicados por Amorim & Pires (1996) (Carvalho *et al.*, 2003). Quando tomada à idade mínima de sua família irmã Anthomyiidae (Michelsen, 1991), Muscidae pode ter surgido até o Eoceno inferior, 40 milhões de anos (Michelsen, 2000). Entretanto, acredita-se que a idade do surgimento da família possa ser mais recente que apontada por Carvalho *et al.* (2003) e Couri & Carvalho (2003) com plena

diversificação no Paleogene e início do Neogene. Além disso, fósseis de Muscidae foram datados do Mioceno-Oligoceno. As espécies *Phaonia succini*, *Phaonia electra* (Azeliinae) e *Archaepolietes tertiaria* (Muscinae) foram descritas de um âmbar encontrado na República Dominicana de 15 - 20 milhões de anos (Pont & Carvalho, 1997).

Levando em conta a hipótese da conservação de nicho, acredita-se que as espécies mais basais ocupavam as áreas de altas temperaturas favoráveis que, virtualmente, era qualquer parte do continente. Ao passar do tempo, a temperatura global foi abaixando e frente a mudanças ambientais ocorridas, principalmente, em áreas de altas latitudes, as espécies foram se expandindo, adaptando e diversificando. Por isso, em regiões equatoriais encontram-se padrões de maior riqueza de Muscidae e de Aves basais relictuais, cuja temperatura se assemelha as condições pretéritas, enquanto que a maior riqueza de táxons derivados é encontrada em direção aos pólos. Na regressão OLS parcial, a riqueza basal foi a que teve maior percentagem de explicação pelas variáveis ambientais contemporâneas. Aproximadamente 50% da riqueza basal puderam ser explicadas pelas atuais condições ambientais (Tab. 4).

Sendo assim, se corroborado por demais grupos de organismos, é possível que a explicação da riqueza de espécies, em regiões tropicais, diretamente relacionadas com variáveis ambientais contemporâneas seja uma pseudo-interpretação temporal. Sob a luz da conservação de nicho, há a possibilidade de que as influências tenham sido consolidadas em condições ambientais pretéritas e que estão presentes até os dias de hoje sem que tenha sofrido mudanças extremas. Como é o caso da região tropical da América do Sul em baixas altitudes cujas condições ambientais atuais, principalmente em relação à temperatura, são bem semelhantes às encontradas no Paleogene. No estudo para aves do Novo Mundo foi visto que tanto as condições de temperatura moderna quanto condições pós Eocênicas tiveram o mesmo poder estatístico de explicação da riqueza de espécies (Hawkins *et al.*, 2006).

Os concisos padrões de riqueza de Muscidae para espécies basais e apicais, principalmente na Região Neotropical, corroboram a hipótese de relacionamento entre os componentes biogeográficos apresentado por Amorim & Pires (1996). A riqueza de espécies basais está mais relacionada com os componentes Car e NW enquanto que a riqueza de espécies derivadas com o componente SE, sendo a relação proposta como (Car (NW + SE)) (Fig. 4). Adicionalmente, este relacionamento entre as áreas foi testado e corroborado em um estudo de *Polietina*, que apresentou um avanço no detalhamento das relações entre alguns componentes (Nihei & Carvalho, no prelo).

Em relação ao estudo do relacionamento entre as áreas de Amorim & Pires (1996), foi argumentado sobre a basalidade do componente caribenho (Car) em relação ao grupo irmão Noroeste (NW) e Sudeste (SE). A separação dos componentes NW e SE foi atribuída,

principalmente, ao evento de formação do lago amazônico, ao longo do rio Amazonas, Madeira e Mamoré, ocorrida no Cretáceo Superior. Os relacionamentos foram delineados baseando-se em informações de distribuição e filogenia de macacos calictrídeos e dípteros não braquíceros (Amorim & Pires, 1996).

Contudo, como visto anteriormente, o padrão de riqueza de Muscidae corrobora, também, os padrões de riqueza estabelecido para Aves (Hawkins *et al.*, 2006) e ambos estão relacionados com o esfriamento pós-máxima termal do Paleoceno-Eoceno, evento mais recente que a hipótese de formação dos componentes (Amorim & Pires, 1996) (Fig. 4).

A aceitação dos novos axiomas implica na mudança de hipótese do processo de estabelecimento dos componentes NW e SE. Possivelmente tais relações se estabeleceram devido às mudanças climáticas ocorridas no Paleogene em detrimento da hipótese da formação do Lago Amazônico no Cretáceo (Amorim & Pires, 1996). Além disso, os Plathyrrhini, cujos dados foram utilizados no delineamento e relacionamento dos componentes, é datado da Época do Eoceno com crescente diversificação no Oligoceno (Kay *et al.*, 1997; Schneider, 2000; Schneider *et al.*, 2001).

Já na Região Andina, no sul da América do Sul, as riquezas de espécies de Muscidae, tanto basal quanto derivada, não apresentaram um padrão bem definido (Fig. 2). O refutamento da hipótese de conservação de nicho no estabelecimento da riqueza indica que especialmente a riqueza não foi fundamentada em elementos evolutivos, mas possivelmente influenciada por eventos históricos.

A isso se pode atribuir eventos geológicos locais no estabelecimento da biota. Como visto no Capítulo 1, os gêneros *Apsil*, *Brachygasterina*, *Palpibracus* e *Reynoldsia* que ocorrem na região, corroboraram a hipótese de Biota Austral Pretérita seguida de dispersão (Morrone, 1994). Eventos de introgressões marinhas, ocorrida entre 26-20 milhões de anos atrás, durante o Oligoceno Superior e o Mioceno Inferior, foram responsáveis pela diversificação das espécies. O padrão de riqueza pela conservação de nicho poderia ter sido detectado como consequência desse evento vicariante. Contudo, a glaciação ocorrida no Pleistoceno com presença de calota glacial na região deslocou as espécies para o norte, sendo as suas ocorrências no extremo sul atribuídas à dispersão pós-glacial (Soares & Carvalho, 2005b). Devido a posterior dispersão de um evento de glaciação muito recente, 15.000 anos atrás, nenhum padrão mais evidente fundamentado em vicariância pode ser detectado e, por isso, a riqueza de espécies não apresentou uma estruturação evolutiva na região.

## **6. CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS**

---

Os padrões de riqueza de espécies foram influenciados diretamente por fatores históricos concordando com a assertiva colocação de Ricklefs (1987, 2006) em relação a abordagem evolutiva dos processos. No presente estudo, elementos considerados da “Biogeografia Ecológica” como a abordagem pela riqueza de espécies e explicações por variáveis ambientais criou subsídios para entender possíveis processos considerados como elementos da “Biogeografia Histórica”, como o relacionamento entre áreas. Contudo, o entendimento histórico da biota de uma particular região, como foi a do Chile, criou subsídios para entender o padrão de riqueza ou a ausência do padrão. Acredita-se que ambos os ramos da biogeografia possam contribuir para o entendimento mutuo em direção a um ponto convergente teórico e filosófico.

O padrão de riqueza de Muscidae na Região Neotropical está estruturado filogeneticamente e é explicado pelas mudanças climáticas iniciadas no Paleogene. Já o padrão de riqueza de Muscidae na Região Andina não está estruturado pela filogenia devido à diversificação dos grupos seguida de dispersão provocada por eventos de glaciações recentes.

O relacionamento geral de áreas proposto por Amorim & Pires (1996) é corroborada pelo padrão de riqueza apresentado por Muscidae e, principalmente em relação ao estabelecimento dos componentes NW e SE, pode ser explicado pela Hipótese de Resfriamento Pós-Máxima Termal do Paleoceno-Eoceno.

A riqueza de espécies é um parâmetro acumulativo ao longo do tempo. É possível que ocorra espécies basais no componente SE e vice-versa. Assim, mesmo assumindo certa interferência, o parâmetro é bastante robusto para reconhecer os padrões mais gerais, dificilmente detectados pela Biogeografia Cladística.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Amorim, D.S. & Pires, M.R.S. (1996) Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. 183-219 pp. *In*: Bicudo, C.E.M. & Menezes, N.A. (eds), *Biodiversity in Brazil: a first approach*, CNPq, São Paulo.
- Bains, S., Corfield, R.M. & Norris, R.D. (1999) Mechanisms of climate warming at the end of the Paleocene. *Science*, 285: 724–727.
- Blum, M.S. (1985) *Fundamentals of insect physiology*. John Wiley & Sons. 598p.
- Briggs, J.C. (1996) *Global Biogeography*. Elsevier. 452p.
- Carvalho, C.J.B. de (1999) Revision, cladistics and biogeography of the Neotropical genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 101: 123-137.
- Carvalho, C.J.B. de, Bortolanza, M., Cardoso da Silva, M.C. & Soares, E.D.G. (2003) Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera). *In*: Morrone, J.J. & Llorente, J. (Edits) *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, pp. 263-274.
- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002) Cladistic and biogeography analysis of *Apsil* Malloch and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae) of Southern South America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104: 309-317.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005) A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 860: 1-282.
- Carvalho, C.J.B. de & Pont, A.C. (2006) Taxonomy, cladistics and biogeography of the South American genus *Brachygasterina* Macquart (Diptera: Muscidae). *Zootaxa* 1151: 1-26.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2003) Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology*, 63: 223-232.
- Couri, M.S., Carvalho, C.J.B. de & Löwenberg-Neto, P. (em preparação) Phylogeny of *Philornis* Meinert (Diptera, Muscidae) species and track analysis of the species in South America. *Zootaxa*.
- Couri, M.S. & Motta, H.C.G. (2000) Análise cladística de *Bithoracochaeta* Stein (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 44: 105-108.
- Croizat, L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado pelo Autor, Caracas, Venezuela.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 53-64.
- ESRI (2004) Programa de geoprocessamento ArcGIS 9. *Environmental Systems Research Institute*, EUA.
- Fischer, A.G. (1959) Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14: 64-81.

- Graham, C.H., Ron, S.R., Santos, J.C., Schneider, C.J., Mortiz, C. (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58: 1781-1793.
- Hallam, A. (1992) *Phanerozoic sea level changes*. Columbia University Press, Nova Iorque.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Gue'gan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84: 3105–3117.
- Hawkins, B.A. (2004) Are we making progress toward understanding the global diversity gradient? *Basic and Applied Ecology*, 5: 1-3.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F. & Soeller, S.A. (2005) Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, 32: 1035–1042.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F., Jaramillo, C.A. & Soeller, S.A. (2006) Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33: 770-780.
- Kennett, J.P. & Stott, L.D. (1991) Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*, 353: 225 – 229.
- Kay, R.F., Callum, R. & Williams, B.A. (1997) Anthropoid origins. *Science*, 275: 797-804.
- Losos, J.B., Leal, M., Glor, R.E., de Queiroz, K., Hertz, P.E. *et al.* (2003) Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, 424: 542-550.
- Michelsen, V. (1991) Revision of the aberrant New World genus *Coenosopsia* (Diptera: Anthomyiidae), with a discussion of anthomyiid relationships. *Systematic Entomology*, 16: 85-104.
- Michelsen, V. 2000. Oldest authentic record of a fossil calyprate fly (Diptera): a species of Anthomyiidae from early Coenozoic Baltic amber. *Studia Dipterologica*, 7: 11-18.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schuster, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- Morrone, J.J. (1994) Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4: 188-194.
- New, M.G., Hulme, M. & Jones, P.D. (1999) Representing 20th century space-time climate variability. I: Development of a 1961-1990 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, 12: 829 - 856.

- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005) Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 313-326.
- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. de (no prelo) Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dzedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical areas relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology*.
- Pamplona, D. (1999) Nova caracterização de *Cyrtoneurina* Giglio-Tos, 1893 e descrição de *Paracyrtoneurina* gen. Nov. (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 43: 9-24.
- Peterson, A.T., Soberón, J. & Sánchez-Cordero, V. (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100: 33-46.
- Pont, A.C. & Carvalho, C.J.B. de (1997) Three species of Muscidae (Diptera) from Dominican amber. *Studia Dipterologica*, 4: 173-181.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Science*, 98: 4534-4539.
- Rangel, T.F.L.V.B, Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2006) Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Journal of Biogeography*, 15: 321-327.
- Ribeiro, P.B., Carvalho, C.J.B. de, Regis, M. & Costa, P.R.P. (2001) Exigências térmicas e estimativa do número de gerações de *Ophyra aenescens* Wiedemann, 1830 (Diptera, Muscidae, Azelinae) em Pelotas, RS. *Arquivos do Instituto Biológico*, 68: 75-82.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R.E. (2006) Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87: S3-S13 Suppl. S.
- Schneider, H. (2000) The current status of the New World monkey phylogeny. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 72: 165-172.
- Schneider, H., Canavez, F.C., Sampaio, I. Moreira, M.A.M., Tagliaro, C.H. & Seunánez, H.N. (2001) Can molecular data place each neotropical monkey in its own branch? *Chromosoma*, 109: 515-523.
- Schuehli, G.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005) Revision and cladistics of the Neotropical genus *Pseudoptilolepis* Snyder (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 23-34.
- Skidmore, P. (1985) The biology of the Muscidae of the world. *Series Entomologica*, 29, 1–550.

- Soares, E.D.G. & Carvalho, C.J.B. de (2005a) Taxonomia, análise cladística e descrição de uma nova espécie de *Palpibracus* Rondani (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 171-180.
- Soares, E.D.G. & Carvalho, C.J.B. de (2005b) Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): An integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism, and component analysis. pp. 485-494. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Eds.) *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad del México, 277p.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 519-539.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Willing, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 273-309.
- Wright, D.H., Currie, D.J. & Maurer, B.A. (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. pp. 66-74. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago.

**ÁREAS PRIORITÁRIAS PARA FUTUROS ESTUDOS DE MUSCIDAE (DIPTERA, INSECTA)  
NA AMÉRICA DO SUL**

**RESUMO**

Muscidae apresenta aproximadamente 850 espécies conhecidas na Região Neotropical. Atualmente o conhecimento biogeográfico da Família está restrito a levantamentos faunísticos pontuais e estudos de Biogeografia Histórica. O presente estudo tem por objetivo indicar áreas para estudos futuros da Família na América do Sul. O estudo utilizou o banco de dados de Muscidae com informação geográfica de 728 espécies baseando-se na literatura e espécimes da DZUP. A América Latina foi dividida em quadrículas de 2° para o reconhecimento das áreas de ausência. O GARP foi utilizado para modelar a distribuição potencial das espécies baseando-se nos seguintes fatores ambientais: temperatura máxima, mínima, precipitação pluviométrica e relevo. As áreas alvo para futuros estudos foram estabelecidas pela coincidência dos seguintes critérios: 1) ausência de conhecimento; 2) distribuição potencial; 3) sub-região biogeográfica e ecorregião. O Brasil é indicado como alvo para futuros estudos por apresentar várias áreas com ausência de conhecimento. Contudo, verificou-se que a Amazônia, parte do Cerrado e da Caatinga não apresentam condições ambientais favoráveis para a ocorrência da maioria dos gêneros analisados. Quando associados ao possível número de táxons ocorrentes, o Uruguai, as Ilhas Malvinas, o Chile e a Argentina são os países que apresentam os maiores índices de otimização de coletas. Desses últimos, indica-se a Argentina como país prioritário pela grande área com ausência de conhecimento.

**PALAVRAS-CHAVE:**

América do Sul, Biogeografia, Coletas, Distribuição Potencial, Muscidae.

## 1. INTRODUÇÃO

---

Muscidae é uma família de dípteros caliptrados que apresenta aproximadamente 4.500 espécies descritas em 180 gêneros que ocorrem em todas as regiões biogeográficas, com exceção da Antártica e do Ártico. Para as Regiões Neotropical e Andina, cerca de 840 espécies em 84 gêneros de Muscidae são conhecidas (Carvalho *et al.* 2005).

Em um aspecto geral, a família apresenta uma biologia bastante diversificada. As larvas podem ser saprófagas, hematófagas, parasitas, fitófagas ou carnívoras. A subfamília Coenosiinae e algumas espécies do gênero *Phaonia* apresentam larvas adaptadas para a vida aquática com pernas falsas e processo espiracular anal alongado. As larvas podem ser encontradas habitando esterco de mamífero, matéria vegetal em decomposição, fungos, ninhos de aves e insetos, lama, margens de rios e córregos. Os adultos ocorrem na maioria dos habitats existentes, com exceção de ambientes mais áridos e/ou extremamente frios. Há uma preferência das espécies em ocupar florestas, bordas de mata, campos, áreas pantanosas e proximidade de cursos d'água. Essa heterogeneidade de ocupação de habitats permite que algumas espécies tenham uma relação mais próxima com as atividades humanas. Algumas espécies estão relacionadas com a hematofagia e ectoparasitismo de animais domésticos, outras importantes epidemiologicamente por serem vetores de agentes etiológicos e outras relacionadas com a higiene humana (Skidmore, 1985).

Em relação a padrões bióticos de ocupação espacial existem diversas classificações e divisões dos componentes. As ecorregiões são formações bióticas que apresentam como principal estruturação a relação entre o clima e as formações vegetacionais (Josse *et al.*, 2003). Já o esquema biogeográfico busca hierarquizar os componentes bióticos por critérios naturais e que remetem a composição e o relacionamento entre as áreas a uma estruturação histórica (Morrone, 2006). No presente estudo buscou-se explorar a ocorrência de Muscidae em ambos os panoramas espaciais.

Atualmente as informações referentes à ocupação espacial de Muscidae estão relacionadas, principalmente, a estudos biogeográficos de caráter histórico como, por exemplo, o estudo dos gêneros de *Souzalopesmyia* (Carvalho, 1999), *Apsil* e *Reynoldsia* na região do Chile e Argentina (Carvalho & Couri, 2002), *Palpibracus* (Soares & Carvalho, 2005), *Polietina* (Nihei & Carvalho, 2005) e de Muscidae na América Latina (Carvalho *et al.*, 2003). Também, alguns levantamentos faunísticos pontuais realizados recentemente no Paraná (Costacurta *et al.*, 2003; Rodríguez-Fernandéz, 2003; Lara, 2005) no Rio Grande do Sul (Krüger, 2006) e no Rio de Janeiro (Espindola, 2006) fazem parte do conhecimento espacial de Muscidae. Além disso, estudos biogeográficos utilizando táxons de Muscidae foram realizados para a Região Sul do Brasil (Löwenberg-Neto & Carvalho, 2004) e na

indicação de áreas prioritárias para a conservação do Cerrado (Prevedello & Carvalho, 2006).

Contudo, para um contínuo avanço do conhecimento, tanto geográfico quanto taxonômico da Família, é necessário que áreas com ausência de conhecimento venham a ser exploradas. A indicação de áreas para futuros estudos, fundamentada em premissas científicas e no atual conhecimento de Muscidae, é um passo fundamental para a otimização de esforços no conhecimento geográfico pleno da Família.

É possível que a ausência de táxons em uma região seja resultante da não amostragem da região. Ou, então, por limitantes históricos ou ecológicos os táxons não ocorram na área. Por isso, as hipóteses normalmente são delineadas e fundamentadas no conhecimento disponível, podendo ser alteradas com a obtenção de novas informações.

A ausência de conhecimento foi o ponto inicial da indicação das áreas. Foram consideradas áreas com ausência de conhecimento qualquer área onde não se houve registro de nenhuma espécie da família. O segundo passo foi indicar, dentre todas as áreas com ausência de conhecimento, quais teriam potencialidade ecológica de ocorrência, ou seja, quais áreas teriam condições ambientais que permitissem a ocorrência de Muscidae. Para tanto, foi hipotetizada a distribuição potencial dos táxons baseando-se em seus nichos em relação às variáveis ambientais. O princípio da modelagem através do nicho consiste basicamente em reconhecer os valores das variáveis de onde há a ocorrência dos táxons e verificar, dentro do universo da análise, locais em que apresentem semelhantes condições.

O GARP ou "*Genetic Algorithm for Rule Set Production*" é um método utilizado para modelar a distribuição dos táxons através de um algoritmo genético (Stockwell & Peters, 1999). O algoritmo busca otimizar as combinações possíveis, baseado-se, principalmente, em mecanismos semelhantes à da evolução orgânica e de genética de populações, incluindo mutações nas variáveis ambientais delimitadoras dos nichos e re-seleção de modelos com maior aptidão (Stockwell & Noble, 1992). O método tem sido amplamente utilizado na modelagem da distribuição potencial para fins epidemiológicos (Peterson *et al.*, 2002), introdução de espécies invasoras em novos ambientes (Peterson & Vieglais, 2001) e estudos em competição inter-específica (Anderson *et al.*, 2002).

Frente a todos os aspectos conhecidos e desconhecidos no estudo de Muscidae, o presente estudo tem por objetivo indicar áreas para futuros estudos de Muscidae baseando-se no conhecimento geográfico e na distribuição potencial modelada através do nicho na América do Sul.

## **2. OBJETIVO**

---

O presente estudo tem por objetivos indicar áreas para futuros estudos de Muscidae baseando-se no conhecimento geográfico e na distribuição potencial modelada através do nicho na América do Sul.

### 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Elaborar um mapa de riqueza/ausência de espécies de Muscidae;
- Modelar a distribuição de Muscidae em função dos seus nichos;
- Propor áreas favoráveis para futuros estudos e coletas de muscídeos.

### 3. METODOLOGIA

---

Foi utilizado o banco de dados da distribuição geográfica de Muscidae construído com informações encontradas tanto na literatura quanto em material identificado depositado na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP) no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

O banco de dados apresenta apenas as espécies consideradas não sinantrópicas. As espécies sinantrópicas são aquelas que necessitam associação às ocupações humanas (Linhares, 1981). Acredita-se que essas espécies apresentariam padrões de distribuição tendenciosos que resultariam em interferência na análise biogeográfica. Apesar de Carvalho *et al.* (2002) ter apresentado uma relação com 38 espécies de Muscidae associadas ao homem, algumas delas são encontradas em habitats naturais sendo apenas as espécies dos seguintes gêneros excluídas da análise: *Atherigona* sp., *Brontaea* sp., *Haematobia* sp., *Musca* sp., *Muscina* sp., *Ophyra* sp., *Psilochaeta* sp., *Stomoxys* sp. e *Synthesiomya* sp.

As áreas alvo para futuros estudos de Muscidae foram apontadas em áreas de coincidência espacial dos seguintes critérios: 1) ausência de ocorrência de qualquer espécie de Muscidae; 2) coincidência de nove a dez modelos de distribuição potencial (classe 8-10 dos mapas); 3) ocorrência do táxon na mesma sub-região biogeográfica e ecorregião.

Baseando-se no conhecimento compilado no banco, foi empregado ferramentas de Sistema de Informação Geográfica (SIG) conjuntamente com algoritmos de modelagem de distribuição. Utilizou-se o programa ArcGIS 9 (ESRI, 2004) para a elaboração dos mapas de distribuição, construção das quadrículas e execução de análises espaciais. Uma malha de quadrículas de 2º, 220 km x 220 km foi construída para a montagem dos mapas de riqueza e ausência. A riqueza das espécies nas quadrículas foi calculada baseando se na distribuição em pontos das espécies.

Para modelar a distribuição potencial dos gêneros de Muscidae na América do Sul foi utilizado o GARP (Stockwell & Peters, 1999). A análise foi executada levando em conta os seguintes fatores abióticos: elevação (relevo), temperatura mínima, temperatura máxima e precipitação média. Os dados de altitude são oriundos do USGS (<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/hydro/>) e os climatológicos foram utilizados do *CRU Global Climate Dataset* (<http://ipcc-ddc.cru.uea.ac.uk/>).

Foram executadas 200 corridas para dois tipos de regras, “atomic” e “range”, com limite de convergência 0.01, 0% de omissão no modo “Best subsets” (Anderson & Peterson, 2003). Para cada táxon, 10 melhores modelos foram gerados e somados em um mapa. Foi testada a regra do tipo “logistic regression” que apresentou resultados semelhantes à regra “range”.

A análise para Muscidae foi executada de duas formas distintas:

1. Modelagem da distribuição levando em conta informações geográficas de todas as 728 espécies;
2. Modelagem por gênero somando os 10 melhores modelos;

Para o segundo grupo de dados, apenas táxons com no mínimo 20 localidades diferentes de ocorrência foram analisados (Stockwell & Peterson, 2002). Os gêneros analisados e o número de pontos considerados foram: *Apsil* (54), *Biopyrellia* (77), *Bithoracochaeta* (175), *Brachygasterina* (37), *Charadrella* (20), *Coenosia* (90), *Cordiluroides* (28), *Cyrtoneurina* (114), *Cyrtoneuropsis* (367), *Dolichophaonia* (117), *Graphomya* (41), *Helina* (185), *Hemichlora* (20), *Hydrotaea* (75), *Limnophora* (251), *Lispe* (51), *Lispoides* (42), *Morellia* (249), *Mydaea* (32), *Myospila* (79), *Neodexiopsis* (263), *Neomuscina* (174), *Neurotrixa* (36), *Ophyra* (31), *Palpibracus* (103), *Parapyrellia* (35), *Phaonia* (297), *Philornis* (187), *Polietina* (202), *Pseudoptilolepis* (92), *Reynoldsia* (22), *Sarcopromusca* (58), *Schoenomyza* (29), *Schoenomyzina* (20), *Spathipheromyia* (60), *Stomopogon* (31), *Syllimnophora* (78) e *Trichomorellia* (33).

As regiões ecológicas utilizadas seguem a proposta de Josse *et al.* (2003) para ecorregiões terrestres. O sistema elaborado considera diversos critérios como estrutura vegetal e fenologia, topografia, solo, clima, altitude além de levar em conta informações de estudos pretéritos. Já a classificação biogeográfica segue a proposta de Morrone (2006) para a América Latina e Caribe. Consiste basicamente na descrição dos padrões dos componentes bióticos de distribuição histórica.

Para o reconhecimento dos países alvo de estudo, foi feita uma pesagem em relação ao número de gêneros possíveis de serem encontrados em cada país. As classes da soma das áreas alvo dos 38 gêneros tiveram os seguintes fatores multiplicadores: classe 1 – 7 gêneros (x1), 8 – 13 (x2), 14 – 20 (x3), 21 – 26 (x4) e 27 – 32 (x5). Os fatores multiplicadores representam uma ponderação em relação à probabilidade de ocorrência das espécies que é utilizado no coeficiente de otimização de esforços de coleta. Os valores multiplicados foram somados e divididos pelo número total de quadrículas do respectivo país para se ter o valor médio ponderado das quadrículas.

#### 4. RESULTADOS

---

##### 4.1 OCORRÊNCIA DE MUSCIDAE NAS REGIÕES NEOTROPICAL E ANDINA

Os muscídeos estão distribuídos por toda as Regiões Andina e Neotropical, desde o sul da Patagônia até o sul dos Estados Unidos (Fig. 1). As espécies de Muscidae estão presentes em todas as 22 ecorregiões e nas 70 regiões biogeográficas. Tanto o mapa das ecorregiões (Josse *et al.*, 2003) quanto o das províncias biogeográficas (Morrone, 2006) podem ser consultados no apêndice II e V.

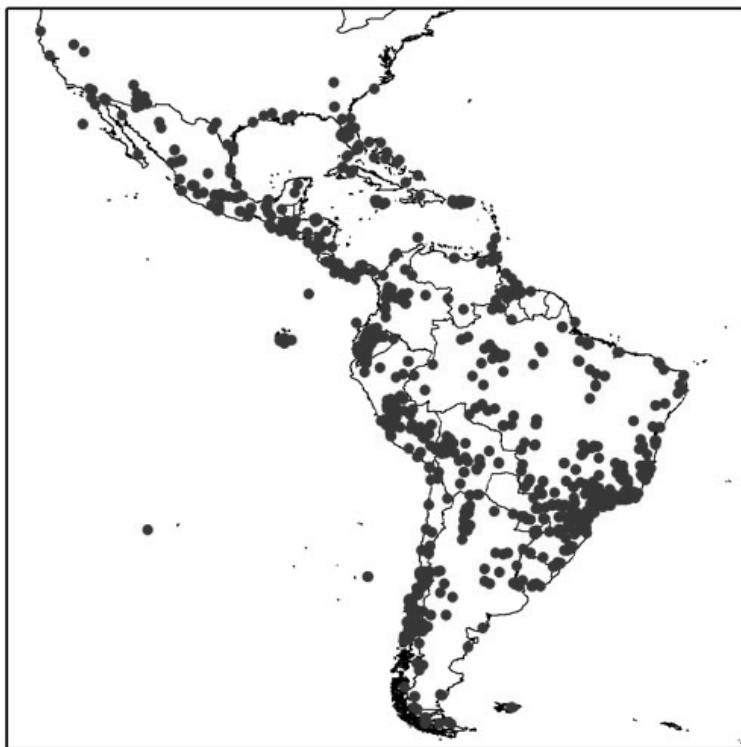


Figura 1 – Distribuição das espécies de Muscidae na América Latina e sul dos EUA.

#### 4.2 MAPA DE RIQUEZA DE ESPÉCIES E ÁREAS COM AUSÊNCIA DE CONHECIMENTO

Com a criação da malha no mapa pôde-se contabilizar o número de espécies por quadrículas. A quadrícula com maior riqueza teve 168 espécies e 349 quadrículas, aproximadamente 55%, tiveram ausência de conhecimento de muscídeos (Fig. 2).

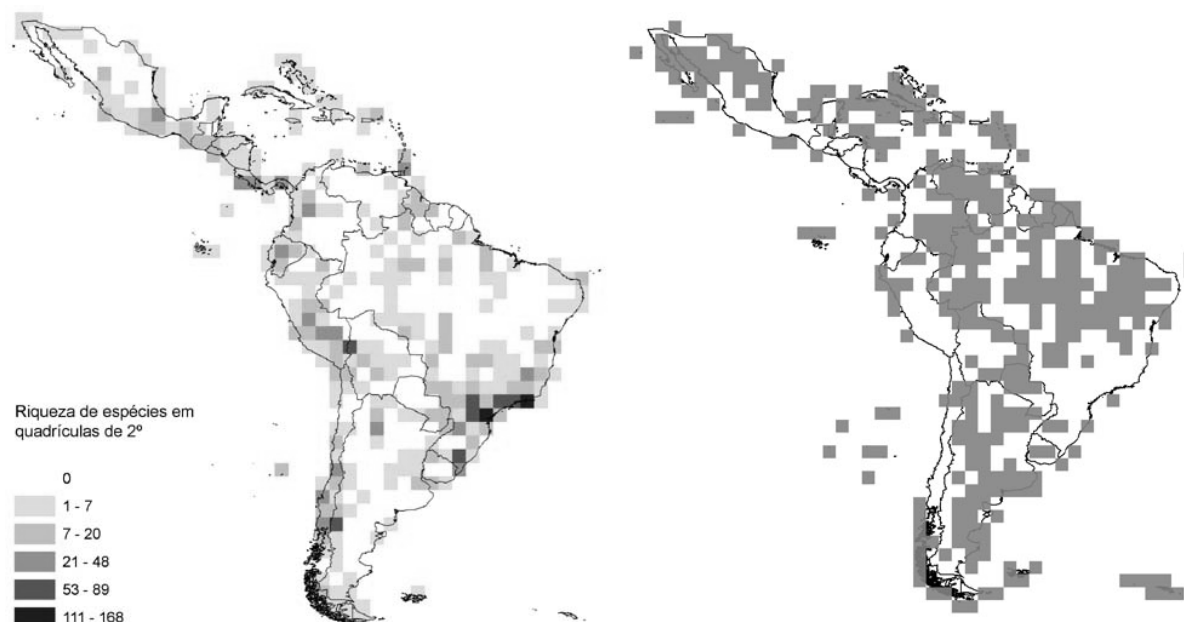


Figura 2 – Mapa da riqueza de espécies de Muscidae (esquerda) e ausência de conhecimento (direita - quadrículas cinza) em quadrículas de 2°.

As quadrículas de 2° com o maior número de espécies ( $n > 60$ ) estão localizadas nas ecorregiões Andes Norte-Central Úmido (**409**), Cerrado (**406**), Floresta Atlântica (**410**) e Patagônia (**604**). Já as províncias biogeográficas onde são encontradas as quadrículas com maior número de espécies são: Yungas (**47**), Bosque Atlântico Brasileiro (**53**), Bosque Paranaense (**54**), Bosque de *Araucaria angustifolia* (**55**), Puna (**58**), Bosque Valdiviano (**65**), Patagônia Central (**69**) e Patagônia Sub-Andina (**70**). Todas as ecorregiões tiveram quadrículas de 2° com nenhuma ocorrência de muscídeos. Com exceção das províncias Depressão de Balsas (**9**), Sierra Madre do Sul (**10**), Chiapas (**14**), Porto Rico (**22**), Santiago (**62**) e Maule (**64**) todas as demais tiveram quadrículas de 2° com ausência de conhecimento.

#### 4.3 OCORRÊNCIA DOS GÊNEROS DE MUSCIDAE EM ECORREGIÕES E REGIÕES BIOGEOGRÁFICAS

Muscidae apresenta distribuição em todas as 22 ecorregiões e nas 70 províncias biogeográficas da área de estudo.

O gênero que apresentou ocorrência em maior número de regiões ecológicas foi *Limnophora*, ausente, apenas, no Deserto Quente Norte-Americano **(302)** e na Sierra Madre **(305)**. Dos 73 gêneros analisados, 11 ocorrem em apenas uma região ecológica. Os gêneros e suas respectivas ecorregiões são: *Albertinella* na Amazônia **(408)**, *Azelia* e *Drepanocnemis* nos Andes Norte-Central Úmido **(409)**, *Drymeia* no Semi-deserto Madreano **(301)**, *Insulamyia* e *Itatingamyia* na Floresta Atlântica **(410)**, *Mulfordia* nos Andes Norte-Central Úmido **(409)**, *Muscina* na Meso-América Estacional de Terras Altas **(403)**, *Neomusciniopsis* na Caatinga **(501)**, *Potamia* no Deserto Peruano-Chileno **(504)** e *Scenetes* no Caribe **(411)**. A Floresta Atlântica **(410)** foi a região que teve o maior número de gêneros de Muscidae, totalizando 48.

Quanto às regiões biogeográficas, Muscidae esteve presente em todas as 70 províncias. *Limnophora* foi, também, a que teve maior amplitude de distribuição, ocorrendo em 34 províncias biogeográficas. Com exceção de *Scenetes* e inclusão de *Thaumasiochaeta*, 11 gêneros de ocorrência em apenas uma ecorregião ocorreram em apenas uma província biogeográfica: *Albertinella* em Imerí **(36)**, *Azelia* no Chaco **(50)**, *Dalcyella* em Santiago **(62)**, *Drymeia* na Sierra Madre Ocidental **(6)**, *Insulamyia* no Bosque Atlântico Brasileiro **(53)**, *Itatingamyia* no Bosque Paranaense **(54)**, *Mulfordia* em Yungas **(47)**, *Muscina* na Costa Pacífica Mexicana **(11)**, *Neomusciniopsis* na Caatinga **(48)**, *Potamia* no Deserto Peruano Costeiro **(57)** e *Thaumasiochaeta* em Puna **(58)**. Muscidae esteve presente em todas as Ecorregiões e Províncias Biogeográficas.

#### 4.4 DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL NA AMÉRICA DO SUL E INTERSECÇÃO DE CRITÉRIOS

Abaixo são apresentados os mapas de distribuição potencial de Muscidae e intersecção dos critérios utilizados para a indicação de áreas alvo para estudos futuros. A Figura 4 é o resultado da modelagem potencial com todas as espécies de Muscidae e intersecção de 9-10 modelos com áreas de ausência de conhecimento. Já a Figura 5 é resultante da soma dos melhores modelos de cada gênero e intersecção com áreas de ausência de conhecimento. Os mapas de cada gênero podem ser consultados no Apêndice VI.

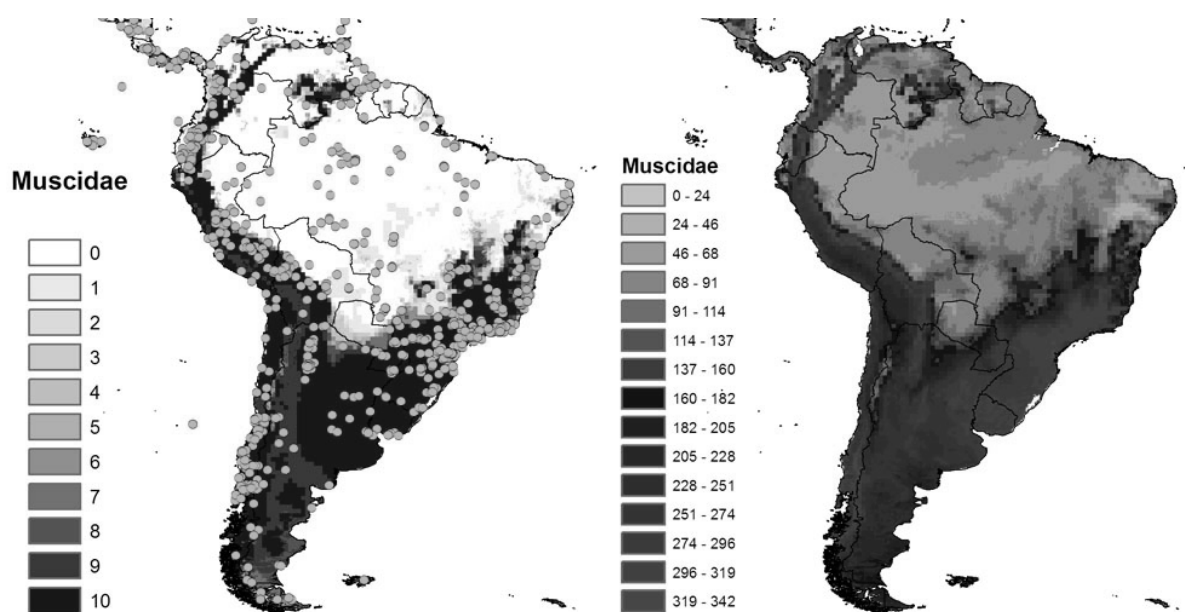


Figura 3 – Mapas de Muscidae: **A)** resultado da distribuição potencial (número de modelos) com todos os pontos de ocorrência da Família; **B)** números de modelos da soma dos 38 gêneros analisados (38 gêneros x 10 modelos = 380 modelos);

Para cada gênero da análise foi padronizado o número de espécies geograficamente informativas (Tab. 3). O mapa da Figura 6 mostra a contribuição de cada gênero padronizado por quadrícula.

A indicação de países alvo na América do Sul foi ponderada e os valores apresentados na Tabela 4.

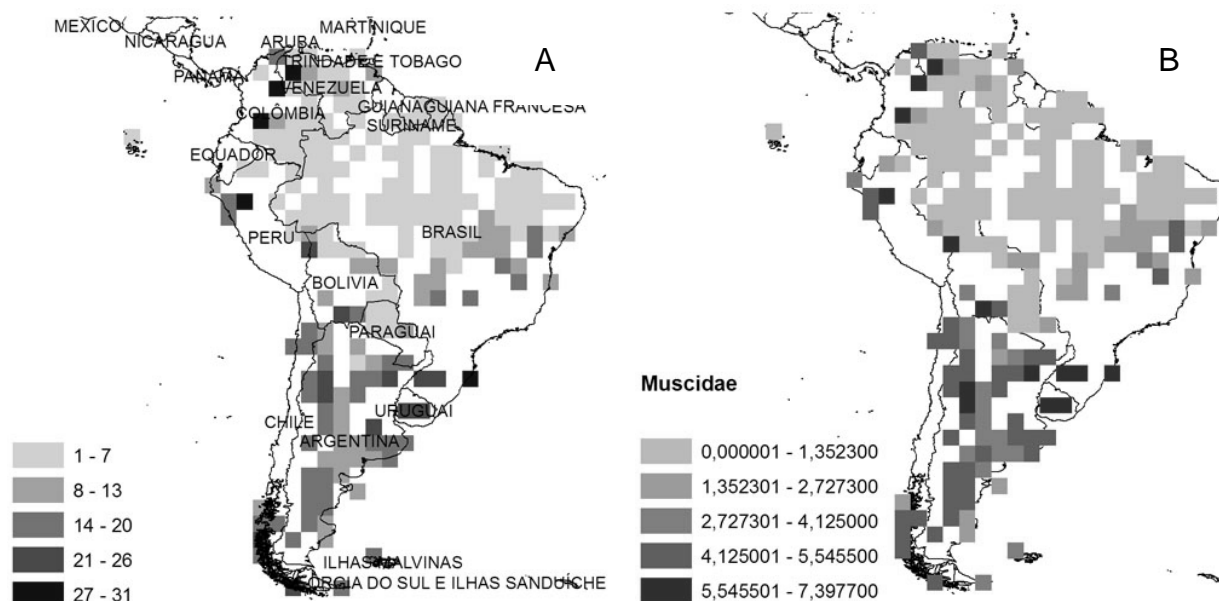


Figura 4 – **A)** Número de gêneros por quadrícula que constituem as áreas alvo, soma das áreas alvo dos 38 gêneros; **B)** Contribuição do número de espécies de cada gênero na soma das áreas alvo. Os valores são referentes à soma dos índices apresentados na tabela 3 por quadrícula;

Tabela 3 – Número de espécies geograficamente informativas de cada gênero e índice relativo ao gênero *Neodexiopsis* com maior número de espécies (88).

Gênero	Espécies	Índice	Gênero	Espécies	Índice
<i>Apsil</i>	11	0,125	<i>Myospila</i>	6	0,068182
<i>Biopyrellia</i>	1	0,011364	<i>Neodexiopsis</i>	88	1
<i>Bithoracochaeta</i>	11	0,125	<i>Neomuscina</i>	34	0,386364
<i>Brachygasterina</i>	6	0,068182	<i>Neurotrixa</i>	3	0,034091
<i>Charadrella</i>	3	0,034091	<i>Ophyra</i>	6	0,068182
<i>Coenosia</i>	36	0,409091	<i>Palpibracus</i>	17	0,193182
<i>Cordiluroides</i>	5	0,056818	<i>Parapyrellia</i>	2	0,022727
<i>Cyrtoneurina</i>	9	0,102273	<i>Phaonia</i>	41	0,465909
<i>Cyrtoneuropsis</i>	33	0,375	<i>Philornis</i>	47	0,534091
<i>Dolichophaonia</i>	27	0,306818	<i>Polietina</i>	14	0,159091
<i>Graphomya</i>	11	0,125	<i>Pseudoptilolepis</i>	10	0,113636
<i>Helina</i>	79	0,897727	<i>Reynoldsia</i>	9	0,102273
<i>Hemichlora</i>	1	0,011364	<i>Sarcopromusca</i>	2	0,022727
<i>Hydrotaea</i>	6	0,068182	<i>Schoenomyza</i>	18	0,204545
<i>Limnophora</i>	36	0,409091	<i>Schoenomyzina</i>	6	0,068182
<i>Lispe</i>	11	0,125	<i>Spathipheromya</i>	13	0,147727
<i>Lispoides</i>	18	0,204545	<i>Stomopogon</i>	9	0,102273
<i>Morellia</i>	18	0,204545	<i>Syllimnophora</i>	30	0,340909
<i>Mydaea</i>	17	0,193182	<i>Trichomorellia</i>	7	0,079545

Tabela 4 – Número de quadrículas indicadas como áreas alvo para os países, número de quadrículas de cada classe do número de gêneros (conforme Figura 45B), total do cálculo por pesagem e razão entre total do cálculo da pesagem e áreas alvo.

País	Áreas Alvo	%	(x1)	(x2)	(x3)	(x4)	(x5)	Total*	Total/ Áreas alvo <sup>a</sup>
			1 - 7	8 - 13	14 - 20	21 - 26	27 - 32		
Argentina	45	20,83	1	17	23	4	0	120	2,6667
Bolívia	13	6,02	7	4	1	1	0	22	1,6923
Brasil	97	44,91	74	14	4	4	1	135	1,3917
Chile	9	4,17	0	1	6	2	0	28	3,1111
Colômbia	13	6,02	10	0	1	0	2	23	1,7692
Equador	1	0,46	1	0	0	0	0	1	1
Guiana	1	0,46	1	0	0	0	0	1	1
Guiana Francesa	2	0,93	2	0	0	0	0	2	1
Ilhas Maldivas	1	0,46	0	0	1	0	0	3	3
Paraguai	6	2,78	4	1	1	0	0	9	1,5
Peru	7	3,24	4	1	0	1	1	15	2,1429
Suriname	3	1,39	3	0	0	0	0	3	1
Uruguai	2	0,93	0	0	0	2	0	8	4
Venezuela	16	7,41	12	3	0	0	1	23	1,4375
<b>Total</b>	<b>216</b>	<b>100,00</b>	<b>119</b>	<b>41</b>	<b>37</b>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>395</b>	<b>1,83</b>

\* soma dos valores das classes multiplicados pelos fatores entre parênteses;

a – valor médio de cada quadrícula por país.

## 5. DISCUSSÃO

---

A regra tipo “Atomic” é a mais conservadora apresentada pelo programa. Ela busca apenas valores iguais aos das localidades fornecidas, diferentemente da regra tipo “Range” que é baseada em envelope, ou seja, intervalos entre os valores máximo e mínimo da variável. Em um primeiro momento, acreditou-se que as regras baseadas em envelopes poderiam dar uma pseudo-interpretação dos intervalos inter-específicos da variável, já que os táxons analisados foram gêneros. Contudo, os resultados da regra tipo “Atomic” foram esparsos e inconclusivos. A regra tipo “Range” gerou intervalos nas variáveis tomando como fonte dados de espécies diferentes e essa amplitude pode ser aceita se considerado que o gênero em si tenha toda a plasticidade fenotípica apresentada pelas suas espécies. Sendo assim, este aspecto é tomado como um elemento biológico na modelagem para grupos naturais.

Algumas hipóteses de gênero ainda não foram testadas quanto a sua monofilia, sendo alguns gêneros conhecidamente parafiléticos. De qualquer modo, os resultados de ambos os tipos de modelagem feita para a família foram semelhantes (Figs. 4A e 5A). Isso demonstra que apesar de ter sido utilizada algumas unidades artificiais na análise com os gêneros, a essência de grupo natural da família foi preservada e o resultado final não influenciado pela natureza dos gêneros.

Os gêneros *Apsil*, *Palpibracus* e *Reynoldsia*, que apresentam as suas distribuições conhecidas na região oeste do sul da América do Sul, resultaram em distribuição potencial bastante semelhante. Todos os gêneros apresentaram distribuição potencial desde a Terra do Fogo, Patagônia até o noroeste do Peru, ao longo da formação dos Andes. Até o recente trabalho de Carvalho & Pont (2006) a distribuição do gênero *Brachygasterina* era apenas conhecida na Região Andina, oeste do sul da América do sul, semelhante à distribuição dos gêneros antes mencionados. O atual conhecimento de espécies de *Brachygasterina* no norte da Zona de Transição corrobora a potencial distribuição indicada pela modelagem para *Apsil*, *Palpibracus* e *Reynoldsia*.

As condições de temperatura, precipitação e elevação contemporâneas utilizadas pelos modelos para a Região Andina e Zona de Transição, explicam, por quatro gêneros, as favoráveis condições para a dispersão após formação da Biota Austral Pretérita (Morrone, 1994). Além disso, os demais gêneros, com exceção dos gêneros com distribuição fortemente amazônica, apresentaram potencialidade de ocorrer na zona de transição. Pode-se apontar que esse é um dos motivos pelo qual a Zona de Transição é considerada um componente historicamente e ecologicamente híbrido (Morrone, 2004).

Os gêneros que apresentaram pontos conhecidos na Amazônia, como *Cyrtoneurina*, *Cyrtoneuroopsis*, *Philornis*, *Polietina*, *Pseudoptilolepis*, foram os únicos táxons que tiveram

suas distribuições potenciais indicadas para a região. Apesar de apresentar grande área desconhecida, a região da Amazônia foi considerada, pela modelagem de nicho, uma das menos favoráveis à ocorrência massiva de Muscidae, tanto na análise com todas as 728 espécies da Família, quanto pela soma dos 38 gêneros modelados (Fig. 3). Mesmo considerando o número de espécies em cada gênero (Tab. 4 e Fig. 4B) as demais áreas se apresentaram mais favoráveis à ocorrência de espécies da Família.

Muscidae é conhecido por apresentar grande diversidade de ocupação de habitats e as espécies apresentam uma preferência em ocupar florestas, bordas de mata, campos, áreas pantanosas e proximidade de cursos d'água (Skidmore, 1985). Entretanto, não há conhecimento de nenhum aspecto biológico ou ecológico que limitasse a ocorrência da Família em regiões Amazônicas.

O resultado da análise com todas as espécies de Muscidae (Fig. 3A) e o resultado da soma da modelagem dos 38 gêneros analisados (Fig. 4B) foram bastante semelhante. O padrão geral de potencialidade de ocorrência ficou em áreas ao sul da diagonal de áreas secas e abertas composta pelo Chaco, Cerrado e Caatinga. Áreas da Patagônia, do Chile e ao longo dos Andes foram reconhecidas como áreas favoráveis à ocorrência de Muscidae, tão bem quanto as Terras Altas da Guiana, Floresta Atlântica, Pampas e parte da Patagônia (Fig. 4).

O Brasil foi o país com o maior número de indicações de áreas alvo seguido pela Argentina e Venezuela. Esses países apresentam grande extensão territorial e altos índices de ausência de conhecimento. Contudo, o Uruguai, as Ilhas Malvinas, o Chile e a Argentina foram os países com as maiores médias ponderadas de gêneros por quadrícula (Tab. 4). Os altos valores apresentados por quadrículas nesses países, evidenciam locais bastante favoráveis para futuros estudos associados à otimização de esforços de coleta e expedições.

## **6. CONCLUSÕES E CONSIDERAÇÕES FINAIS**

---

O gênero *Limnophora* foi o que apresentou maior amplitude de ocorrência dentre os gêneros analisados, tanto em relação às ecorregiões quanto às províncias biogeográficas. A Floresta Atlântica foi a ecorregião com maior conhecimento de Muscidae, totalizando a ocorrência de 48 gêneros da Família.

A modelagem de nicho pela regra do tipo envelope (“Range”) para dados de ocorrência inter-específicos apresentou melhores resultados que a regra atômica que gerou informações inconclusivas. Ao modelar a distribuição potencial em nível genérico, considerou-se que a informação dos táxons terminais foi utilizada como um parâmetro biológico na modelagem e entendida como potencial plasticidade fenotípica do gênero.

No geral as áreas de distribuição potencial contribuíram bastante no delineamento das áreas alvo. 75% dos gêneros apresentaram coincidência maior que 90% das áreas alvo com as áreas de distribuição potencial.

O Brasil é indicado como um país alvo para futuros estudos por apresentar bastantes áreas com ausência de conhecimento. Contudo, verificou-se que a Amazônia, parte do Cerrado e da Caatinga não apresentam condições ambientais favoráveis para a ocorrência da maioria dos gêneros analisados.

Quando associados ao possível número de táxons ocorrentes, o Uruguai, as Ilhas Maldivas, o Chile e a Argentina são os países que apresentam os maiores índices de otimização de coletas. Desses últimos, indica-se a Argentina como país prioritário pela grande área com ausência de conhecimento.

A fonte primordial de informação geográfica dos organismos são as coletas feitas, principalmente, pelos pesquisadores que, por motivos logísticos, acabam por estudar áreas com facilidade de acesso. Tais informações são armazenadas em coleções biológicas e servem de subsídios para estudos biogeográficos. O presente estudo foi uma tentativa de montar diretrizes por meio de ferramentas biogeográficas e de SIG para a otimização de esforços para futuras coletas e estudos.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Anderson, R.P., Lew, D. & Peterson, A.T. (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162: 211-232.
- Anderson, R.P., Laverde, M. & Peterson, A.T. (2002) Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 93:3-16.
- Carvalho, C.J.B. de (1999) Revision, cladistics and biogeography of the Neotropical genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 101: 123-137.
- Carvalho, C.J.B. de, Bortolanza, M., Cardoso da Silva, M.C. & Soares, E.D.G. (2003) Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera). In: Morrone, J.J. & Llorente, J. (Edits) *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, pp. 263-274.
- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002) Cladistic and biogeography analysis of *Apsil* Malloch and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae) of Southern South America. *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 104: 309-317.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005) A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 860: 1-282.
- Carvalho, C.J.B. de, Moura, M.O. & Ribeiro, P.B. (2002) Chave para adultos de dípteros (Muscidae, Faniidae, Anthomyiidae) associados ao ambiente humano no Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46: 107-114.
- Carvalho, C.J.B. de & Pont, A.C. (2006) Taxonomy, cladistics and biogeography of the South American genus *Brachygasterina* Macquart (Diptera: Muscidae). *Zootaxa* 1151: 1-26.
- Costacurta, N.C., Marinoni, R.C. & Carvalho, C.J.B. de (2003) Fauna de Muscidae (Diptera) em três localidades do Estado do Paraná, Brasil, capturada por armadilha Malaise. *Revista Brasileira de Entomologia*, 47, 389-397.
- Espindola, C.B. (2006) Composição e estrutura de comunidades de muscóides (Diptera) em Paracambi, RJ. Tese de Doutorado, PG-Zoologia, UFRJ-MNRJ.
- ESRI (2004) Programa de geoprocessamento ArcGIS 9. *Environmental Systems Research Institute*, EUA.
- Josse, C., Navarro, G., Comer, P., Evans, R., Faber-Langendoen, D., Fellows, M., Kittel, G., Menard, S., Pyne, M., Reid, M., Schulz, K., Snow, K. & Teague, J. (2003) *Ecological Systems of Latin America and the Caribbean: A Working Classification of Terrestrial Systems*. NatureServe, Arlington, VA.
- Krüger, R.F. (2006) Análise da Riqueza e da estrutura das assembléias de Muscidae (Diptera) no Bioma Campos Sulinos, Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado, PPG-Entomologia, UFPR.

- Lara, A.P.C. (2005) Fauna de Muscidae e Anthomyiidae (Diptera) no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná. Dissertação de Mestrado. PPG-Entomologia, UFPR.
- Linhares, A. X. (1981). Sinantropy of Calliphoridae and Sarcophagidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 25: 189-215.
- Löwenberg-Neto, P. & Carvalho, C.J.B. de (2004) Análise Parcimoniosa de Endemicidade (PAE) na delimitação de áreas de endemismos: inferências para conservação da biodiversidade da Região Sul do Brasil. *Natureza & Conservação*, 2: 58-65.
- Morrone, J.J. (1994) Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 4: 188-194.
- Morrone, J.J. (2004) La Zona de Transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomologica Chilena*, 28: 41-50.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467 – 494.
- Nihei, S.S. & Carvalho, C.J.B. (2005) Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl & Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45: 313-326.
- Peterson, A.T., Sanchez-Cordero, V., Beard, C.B. & Ramsey, J.M. (2002). Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases* 8: 662-667.
- Peterson, A. T., & Vieglais, D.A. (2001) Predicting species invasions using ecological niche modeling. *BioScience* 51:363-371.
- Prevedello, J.A. & Carvalho, C.J.B. de (2006) Conservação do Cerrado brasileiro: o método pan-biogeográfico como ferramenta para a seleção de áreas prioritárias. *Natureza & Conservação*, 4: 39-57.
- Rodríguez-Fernández, J.I. (2004) Estrutura e Diversidade de Assembléias de Muscidae (Diptera) em alguns Biótopos do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado. PPG-Entomologia, UFPR.
- Soares, E.D.G. & Carvalho, C.J.B. de (2005) Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): An integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism, and component analysis. pp. 485-494. In: Llorente, J.B. and J.J. Morrone (Edits.) *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad del México, 277p.
- Skidmore, P. (1985) The biology of the Muscidae of the world. *Series Entomologica*, 29, 1–550.

- Stockwell, D.R.B. & Noble, I.R. (1992) Induction of Sets of Rules from Animal Distribution Data - A Robust and Informative Method of Data-Analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33, 385-390.
- Stockwell, D.R.B. & Peters, D. (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13, 143-158.
- Stockwell, D.R.B. & Peterson, A.T. (2002) Effects of sample size on accuracy of species distributions. *Ecological Modelling*, 148: 1-13.

## **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

---

Os resultados obtidos nos três capítulos de análise biogeográfica de Muscidae representam um avanço no conhecimento espacial da família, tão bem quanto à consolidação dos padrões de ocorrência. Não obstante, as hipóteses conjecturadas fundamentam um avanço na história espacial e criaram hipóteses de padrões e processos mais gerais ocorridos na área de estudo e que podem ser futuramente testadas.

No capítulo um foi possível corroborar hipóteses prévias para a família e tecer novas em relação aos padrões de endemismo e diversificação. Tais informações foram importantes para esclarecer a ausência de uma estruturação evolutiva na riqueza de espécies que ocorrem na região Andina, discutida no capítulo dois.

A coincidência, mesmo que parcial, entre as áreas de endemismo, as áreas de diversificação e as áreas com alta riqueza de espécies consolidam a importância e eventos vicariantes na história espacial do grupo.

O padrão de riqueza encontrado para Muscidae na Região Neotropical pode ser explicado como respostas evolutivamente espaciais às mudanças climáticas continentais ocorridas a partir do Paleogene. O vetor de relacionamento entre componentes biogeográficos foi corroborado pela riqueza polarizada de Muscidae e os eventos de mudanças climáticas foram dedutivamente atribuídas como agente principal no estabelecimento dos componentes. Tais afirmações poderão ser mais corroboradas ou refutadas assim que dados já existentes de filogenia molecular da família sejam utilizados para hipotetizar as idades absolutas de diversificação dos grupos de Muscidae.

A modelagem de nicho do capítulo três evidenciou um aspecto interessante sobre a distribuição potencial: poucas espécies foram consideradas aptas a ocorrer na região amazônica. Não há nenhuma informação biológica da família que indique tal padrão. Apesar disso, a região foi considerada alvo de futuros estudos por constituir ampla área sem conhecimento.

Didaticamente a biogeografia enquanto ciência é dividida em Histórica e Ecológica. Ambas ocupam as extremidades de um contínuo espaço-temporal. Contudo é possível que haja uma interface epistemológica não métrica entre elas. A proximidade entre elas pode ser estabelecida através de perguntas construídas sob paradigmas de uma e respondidas a luz da metodologia ou conhecimento da outra.