

PETER LÖWENBERG NETO

Hipótese de conservação tropical explica a evolução de Muscidae (Insecta: Diptera) na América do Sul

Tese de doutoramento apresentada ao colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia) da Universidade Federal do Paraná como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutor em Ciências.

Orientador: Claudio J. B. de Carvalho
Co-orientador: Bradford A. Hawkins

CURITIBA, PARANÁ, BRASIL

AGOSTO DE 2009

Não havia data, nem assinatura, nem endereço. Li:

— "Hoje à noite, às quinze para as oito, receberá a visita de um cavalheiro que deseja consultá-lo sobre assunto da maior importância. Os serviços que prestou recentemente a uma das Casas Reais da Europa provaram que é pessoa em que se pode confiar assuntos importantes de uma magnitude que não se pode exagerar. Essa informação sua foi por muitas pessoas dada. Em casa a essa hora esteja então e não leve a mal se uma máscara o visitante usar".

— É realmente um mistério – comentei. — Que acha que significa isso?

— Não tenho os fatos ainda. É erro grave formular teorias antes de obter os fatos. Sem querer, começamos a torcer os fatos para se adaptarem às teorias, em vez de formular teorias que se ajustem aos fatos. Mas quanto ao bilhete, o que deduz dele?

Examinei cuidadosamente a caligrafia e o papel.

— O homem que escreveu isso – falei finalmente procurando imitar o processo de meu companheiro – era provavelmente uma pessoa de recursos. Papel desta qualidade custa pelo menos meia coroa o pacote. É excepcionalmente grosso.

Excepcional, é isso mesmo – disse Holmes. — Esse papel não é inglês. Segure-o contra a luz.

Fiz o que mandava e vi um E maiúsculo com um g pequeno, um P e um G grandes com um t pequeno tecidos no papel.

— Que deduz disso? – perguntou Holmes.

— Deve ser o nome do fabricante, sem dúvida.

— Nada disso. O G com o t pequeno quer dizer Gesellschaft, que em alemão significa Companhia. É uma abreviatura, é claro, reparai. E agora o Eg. vamos olhar no Dicionário Geográfico. — Tirou um volume marrom pesado das estantes. — Eglow, Eglonitz... aqui está, Egria. Fica em país de língua alemã...na Boêmia, não muito longe de Carlsbad. "Notável por ter sido a cena da morte de Walienstein, e por numerosas fábricas de vidro e de papel". Ha, lia, meu amigo, que diz disso? – Seus olhos brilhavam e desprende uma grande nuvem azul e triunfante do cigarro.

— O papel foi feito na Boêmia – respondi.

— Exatamente. E o homem que escreveu o bilhete é alemão. Reparou na construção peculiar da frase "Essa informação sua foi por muitas pessoas dada". Um francês ou um russo nunca escreveria isso. É uma construção tipicamente alemã. Portanto, só resta descobrir o que deseja esse alemão que escreve em papel da Boêmia e prefere usar uma máscara que mostrar o rosto. E aí vem ele, se não me engano, para resolver todas as nossas dúvidas.

Enquanto falava, ouviu-se o som surdo de cascos de cavalos e rodas rangendo contra o meio-fio, seguidos do ruído insistente da campainha. Holmes assoviou.

Arthur Ignatius Conan Doyle (1891) Um escândalo na Boêmia

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 e torno público um agradecimento especial à minha esposa Vanessa pelo amor, carinho, atenção, paciência, apoio incondicional e companheirismo.

Meus sinceros agradecimentos ao Dr. Claudio José Barros de Carvalho pelo exemplo profissional, confiança, amizade, sinceridade e parceria científica; e ao Dr. Bradford A. Hawkins (UCI, EUA) por ter me recebido muito bem em seu laboratório e ter contribuído com questionamentos e sugestões para o melhoramento desta tese. A Dra. Márcia Couri (MNRJ) agradeço a hospitalidade na minha visita ao Museu Nacional, disponibilização do computador e de todos os espécimes de Muscidae da coleção de Diptera do museu.

Aos integrantes da sala 359, da sala 360 e aos professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia e do Departamento de Zoologia (UFPR) agradeço pela boa convivência, companheirismo, amizade e discussões científicas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) agradeço pela bolsa de doutoramento concedida durante a maior parte do período e agradeço ao colegiado Programa de Pós-Graduação em Entomologia (UFPR) e ao programa de estágio doutoral no exterior da CAPES pela concessão da bolsa sanduíche.

SUMÁRIO

Agradecimentos.....	iii
Lista de figuras.....	vi
Resumo.....	1
Abstract.....	2
1. Introdução.....	3
1.1 A narrativa histórica de Muscidae na América do Sul.....	6
2. Objetivo.....	9
2.1 Objetivos específicos.....	9
3. Metodologia.....	10
3.1 Banco de dados geográfico e táxons analisados.....	10
3.2 Estimativa da distribuição geográfica.....	11
3.3 Distância à raiz e a superárvore de Muscidae.....	14
3.4 Análise estatística e o esquema biogeográfico.....	15
4. Resultados.....	18
4.1 Distribuição geográfica de Muscidae.....	18
4.2 A superárvore de Muscidae e a distância à raiz.....	18
4.3 Padrão geográfico do sinal filogenético.....	21
5. Discussão.....	29
5.1 Estimativa da distribuição geográfica de Muscidae.....	29
5.2 A superárvore de Muscidae e a distância à raiz.....	30
5.3 Padrão geográfico do sinal filogenético.....	31
5.4 O clima do Cenozóico e a narrativa histórica de Muscidae na América do Sul.....	32
5.5 Concordância da narrativa histórica de Muscidae e da biota Neotropical.....	34
6. Conclusões.....	38
7. Referências bibliográficas.....	39

8. Apêndices.....	48
Apêndice 1. Lista das espécies de Muscidae utilizadas na análise.....	48
Apêndice 2. Conjunto de variáveis ambientais BIOCLIM utilizadas na estimativa das áreas de distribuição.....	61
Apêndice 3. Mapas da distribuição agregada das espécies de Muscidae.....	62
Apêndice 4. Valor de distância a raiz dos táxons terminais.....	63
Apêndice 5. Regressão linear das variáveis ambientais na distância à raiz.....	64
Apêndice 6. Regressão com pesagem geográfica das variáveis na distância à raiz.....	65

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.....19 e 20
 Superárvore de Muscidae resultante do consenso de maioria de três árvores igualmente parcimoniosas. Os ramos com valor “2/3” foram conciliados pelo consenso de duas árvores e ramos sem valor foram conciliados em consenso total. Em negrito, táxons terminais com ocorrência na América do Sul e utilizados na análise; entre parênteses, abreviação do nome da subfamília: Ac = Achantipterinae, Mu = Muscinae, Az = Azeliinae, Re = Reinwarditiinae; Di = Dichaetomyiinae; Ph = Phaoniinae; At = Atherigoninae; My = Mydaeinae e Co = Coenosiinae; após o nome da subfamília, região biogeográfica de ocorrência do táxon terminal: AFR = Afrotropical; AUS = Australásia; NEA = Neártica; NEO = Neotropical; ORI = Oriental; PAL = Paleártica.
- Figura 2.....23
 Disposição geográfica dos valores de distancia à raiz média (DRM). Na região da Argentina: *DRM = 9,5. Valores de DRM dispostos em classes de tamanhos iguais.
- Figura 3.24
 Disposição geográfica dos valores de distancia à raiz média (DRM). Na região da Argentina: *_{DRM} = 9,5. Valores de DRM dispostos em desvios padrões da média calculada da frequência geográfica dos valores (média geográfica = 10,31). Mapa sem relevo.
- Figura 4.....25
 Relação entre a temperatura média anual (°C) e a distância à raiz média de Muscidae na América do Sul.
- Figura 5.....25
 Árvore de regressão (RT) das variáveis ambientais e componentes bióticos na métrica filogenética ($r^2 = 0,71$). Abaixo de cada nó, o nome da variável mais importante e o seu ganho proporcionado ao conjunto. Acima de cada caixa, os valores da variável que explicam os intervalos significativos da DRM.
- Figura 6.....26
 Esquema biogeográfico de Muscidae baseado nos intervalos de temperatura e componentes bióticos que explicam a variação dos valores de DMR. Componentes biotérmicos conforme o detalhamento progressivo da árvore de regressão (Fig. 5).
- Figura 7.....27
 Esquema biogeográfico de Muscidae baseado nos intervalos de temperatura e componentes bióticos que explicam a variação dos valores de DMR. Separação do componente com temperatura > 22,8°C (Fig. 6) em duas regiões: Caribenha + Noroeste da Amazônia e Sudeste da Amazônia + Chaquenha (parcial) + Paranaense (parcial) (Fig. 5).
- Figura 8.....28
 Relacionamento entre os componentes conforme a progressão dos valores significativos de DRM identificados pela temperatura na árvore de regressão. A informação entre parênteses é a porção explicativa da variável (Figs. 6 e 7).

Resumo

A conservação tropical é uma hipótese biogeográfica que assume o surgimento mais provável das linhagens em regiões de clima tropical e que a ocorrência da maioria das linhagens em regiões extratropicais e temperadas aconteceu apenas recentemente. Como consequência, a hipótese geograficamente prevê que, devido a conservação de nicho, linhagens mais antigas ocupam áreas tropicais (quentes); e linhagens mais recentes ocupam áreas que sofreram o avanço do esfriamento climático. Além do poder explicativo desta hipótese verificado para diversos táxons, acredita-se que a hipótese forneça uma explicação biogeográfica para Muscidae porque (1) a narrativa histórica de Muscidae tem paralelo com a evolução da biota Neotropical e (2) a trajetória evolutiva da biota Neotropical, assim como toda a biosfera, fora influenciada por mudanças paleoclimáticas. Logo, espera-se que (3) a Hipótese de Conservação Tropical explique o padrão geográfico da evolução de Muscidae na América do Sul. O objetivo deste estudo é testar se a hipótese de conservação tropical (HCT) explica o padrão geográfico da evolução de Muscidae na América do Sul. Um banco de dados geográficos foi construído com informações da ocorrência geográfica das espécies obtidas da literatura e de coleções biológicas. Os pontos de ocorrência foram utilizados para estimar a distribuição geográfica das espécies pelo programa MaxEnt com o conjunto de 19 variáveis ambientais (BIOCLIM) e sob critérios conservadores. Uma superárvore de Muscidae foi construída para a obtenção dos valores de distância à raiz (DR). Os valores de DR foram dispostos geograficamente conforme a distribuição dos táxons e analisadas visualmente. Além disso, regressões estatísticas (OLS, GWR, RT) testaram a correlação da temperatura e outras variáveis ambientais na métrica filogenética. A disposição geográfica dos valores de distância à raiz média por hexágono (DRM) corroborou o padrão espacial esperado pela HCT: concentração de baixos valores de DRM em regiões tropicais da América do Sul e concentração de altos valores de DRM em regiões extratropicais do cone sul do continente e ao longo da cordilheira dos Andes. A temperatura foi a variável ambiental que melhor explicou a variação da métrica filogenética e a sua relação forte e negativa endossou o padrão previsto pela hipótese. A árvore de regressão (RT) permitiu explicar os valores intermediários de DRM e, a partir disso, construir um esquema biogeográfico baseado em componentes biotérmicos. Acredita-se que a origem de Muscidae seja tropical e que na América do Sul a sua trajetória evolutiva foi diretamente afetada pelo esfriamento progressivo após a máxima termal do Paleoceno-Eoceno e introgressões marinhas ocorridas no Mioceno. Esta narrativa histórica de Muscidae foi congruente com a previsão da HCT e corroborou feições biogeográficas já conhecidas da biota Neotropical. Os elementos centrais da Hipótese de Conservação Tropical, origem tropical e resposta evolutiva frente ao esfriamento climático, fornecem uma simples e abrangente conjectura da evolução geográfica dos organismos, inovadora para biogeografia histórica e que explicou o padrão geográfico da evolução de Muscidae na América do Sul sob o cenário de mudanças paleoclimáticas.

Palavras-chave: biogeografia histórica, Cenozóico, MaxEnt, mudança climática, superárvore.

Abstract

The tropical conservatism hypothesis (TCH) assumes that most organisms' lineages have originated in areas of tropical (i.e. warm) climate and that they occupied extratropical and temperate areas only more recently. TCH geographically predicts that older taxa tend to occupy warm areas; while younger taxa tend to occupy extratropical and temperate areas. We tested if the geographic predictions of the Tropical Conservatism hypothesis could explain the evolutionary pattern of the Muscidae in South America. We proposed this hypothesis based on evidences that (i) the spatial evolution of the Muscidae had parallel with the spatial evolution of the Neotropical biota; and (ii) the evolution of the Neotropical biota was affected by Cenozoic climate change. As a logical feedback, we expected that (iii) TCH explained the historical narrative of the Muscidae in South America under the paleoclimate change scenario. We compiled the largest database of Muscidae geographic occurrence with information from literature and biological collections. Geographic distributions were estimated by the MaxEnt modeling technique, and a supertree of the Muscidae was assembled by MRP methodology. We calculated the root distance (RD), number of nodes between each terminal taxa and the phylogenetic root, to quantify the amount of evolutionary changes in term of speciations. The mean root distance (MRD) within each hexagon cell was calculated and its geographic display was visually analyzed. We statistically examined (OLS, GWR, RT) temperature correlates with the variance of the phylogenetic metric and Regression Tree (RT) results were employed to delineate biothermal components and to construct an area-cladogram. Visual inspection of the geographic display of the phylogenetic metric showed that lower values of MRD was highly concentrated at tropical warm areas of SA; and higher values of MRD was highly concentrated at the extratropical cone, southernmost SA and Andes mountain chain. Regression analyzes endorsed our visual interpretation and showed a relatively strong and negative correlation between temperature and MRD. We believe that Muscidae originated at tropical areas and at South America the historical narrative of the family was directly affected by the climate cooling after the Paleocene-Eocene maximum thermal and marine introgressions occurred in Miocene. The biogeographic scenario and the area-cladogram of the Muscidae were congruent with the geographic predictions of the TCH and with the Neotropical biota historical narrative as well. The Tropical Conservatism hypothesis explained comprehensively the spatial evolution of the Muscidae in SA and supported six previously known biogeographic features of the Neotropical biota. The core elements of the TCH, tropical origin and evolutionary response to climate cooling, provide a simple and outstanding conjecture of geographic evolution under paleoclimate change scenario outstandingly novel for historical biogeography approach.

Key-words: climate change, Cenozoic, historical biogeography, MaxEnt, supertree.

1. Introdução

Em análise espacial há um ramo científico chamado Biogeografia que compreende o estudo da distribuição geográfica dos seres vivos (Crisci *et al.* 2006). A biogeografia é, por natureza, uma ciência multidisciplinar e esta característica promove que, em um contexto espacial e temporal, o conhecimento biológico se concilie com o conhecimento abiótico e geológico para entender os padrões e os processos da natureza (Crisci *et al.* 2003). Em biogeografia, a busca pelo “padrão” e pelo “processo” é importante, pois eles estruturam a sua ontologia em duas práticas (Posadas *et al.* 2006): (1) a prática descritiva, que busca reconhecer e descrever o arranjo espacial dos organismos; e (2) a prática interpretativa, que busca interpretar as causas que geraram o padrão descrito.

Na prática interpretativa é onde reside a mais tradicional dicotomia da biogeografia (de Candolle 1820): a biogeografia histórica e a biogeografia ecológica. A diferença fundamental entre a biogeografia histórica e a ecológica é a escala espacial e temporal de análise e, como consequência disso, a natureza dos processos envolvidos. Entender em escala global as causas do padrão espacial de espécies de um táxon monofilético, por exemplo, exige que eventos geológicos remotos sejam invocados (e.g. deriva continental, mudança climática) e interpretados conjuntamente com mecanismos evolutivos (vicariância, dispersão e extinção). Já entender as causas espaciais de padrões locais, como a de uma comunidade em um fragmento florestal, exige o entendimento da influência de distúrbios ambientais e conversão de habitats, eventos em escala local e muitíssimo recentes na escala geológica.

Apesar de estar bem estabelecido na literatura que a biogeografia histórica e a biogeografia ecológica são linhas independentes de pesquisa (Crisci *et al.* 2003; Posadas *et al.* 2006), há um senso que permeia a interpretação dos biogeógrafos de que a divisão entre biogeografia histórica e ecológica é didática e representa apenas diferentes perspectivas de um mesmo objeto de estudo (Wiens & Donoghue 2004; Crisci *et al.* 2006; Morrone 2007). Esta idéia tem sustentado estudos de revisão teórica (e.g. Crisci *et al.* 2006; Morrone 2007) e, sobretudo, a busca por um denominador comum que permita, no contexto geográfico, a integração de agentes históricos e ecológicos.

Uma linha de pensamento bastante promissora é considerar que eventos históricos resultaram de interações materiais e energéticas dos organismos com o ambiente no passado (Wiens & Donoghue 2004). Ou seja, apesar da biogeografia histórica estar focado em mecanismos como vicariância, dispersão e extinção, estes eventos, quando reduzidas as suas proporções espaciais e temporais, não passam de interações ecológicas dos organismos com o

meio. Esta perspectiva fundamentou a proposta de uma abordagem integrativa na qual a conservação e a evolução de nicho são os processos que conectam o fluxo de matéria e energia com a herança da informação biológica no espaço e no tempo (Wiens & Donoghue 2004).

A conservação de nicho é a tendência das espécies em reter as características ecológicas dos ancestrais (Wiens & Graham 2005). Ela basicamente reflete a falta de capacidade da linhagem em ocupar áreas com condições diferentes a área do ancestral e corrobora a dificuldade das linhagens tropicais em ocupar áreas temperadas (Hawkins & DeVries 2009). Em contrapartida, a evolução de nicho permite que as espécies ou linhagens ocupem novos habitats e regimes climáticos e persistam às mudanças ambientais (Wiens & Donoghue 2004).

Uma questão que permanece em aberto é a legitimidade da conservação/evolução de nicho como um processo evolutivo. Uma interpretação mais profunda dos conceitos (*e.g.* Pearmann *et al.* 2008) suporta que ele não seja um processo propriamente, mas sim, um fenômeno ou uma idiosincrasia da diversificação observado *a posteriori*. No entanto, os conceitos de conservação e evolução de nicho, sendo processos ou não, tem fornecido um panorama explicativo para diversas facetas da evolução, como especiação alopátrica, estrutura de comunidades, resposta a eventos de mudança climática, história humana recente e padrões globais de riqueza de espécies (Wiens & Graham 2005).

Para ilustrar as vantagens da integração de elementos ecológicos e históricos no conceito de conservação de nicho, Wiens & Donoghue (2004) elaboraram uma teoria chamada “Uma teoria integrativa para os padrões de biodiversidade” e aplicaram-na para explicar um caso biogeográfico bastante conhecido: o padrão espacial da riqueza de espécies. O modelo integrativo combinou três idéias básicas (Wiens & Donoghue 2004): (1) muitos grupos de organismos que apresentam alta riqueza de espécies tropicais se originaram na região tropical e apenas recentemente ocuparam a região temperada ou não ocuparam; (2) uma razão pela qual muitos organismos se originaram em regiões tropicais é porque as regiões tropicais no passado ocupavam uma área muito mais extensa que hoje. Há apenas 30-40 milhões de anos atrás as áreas temperadas começaram a aumentar de tamanho. Se grande parte do globo era tropical por um longo período, então é possível inferir que maior parte dos organismos tenha se originado em regiões tropicais; (3) muitas linhagens são adaptadas para o clima tropical e apenas algumas linhagens se adaptaram para regiões frias e congelantes. A conservação do nicho tropical é a responsável por manter a disparidade da riqueza de espécies entre regiões tropicais e temperadas ao longo do tempo.

Com este modelo, Wiens & Donoghue (2004) criticam o modo pelo qual a riqueza de espécies era analisada na perspectiva ecológica, considerando apenas a correlação do número de espécies e com variáveis ambientais, e enfatiza a idéia de que para se entender por que há mais espécies na região tropical é necessário resgatar a história das linhagens e entender quando e como os processos de especiação, dispersão e extinção geraram o padrão de riqueza.

Evidências tem se acumulado na literatura de que as mudanças paleoclimáticas foram um evento global (Zachos *et al.* 2001, para revisão) e que a evolução dos organismos foi diretamente afetada pelas mudanças climáticas do passado (*e.g.* Janis 1993). Um estudo que tratou das respostas evolutivas dos mamíferos frente a mudanças climáticas do Cenozóico (Blois & Hardly 2009) compilou evidências que suportam que o clima afetou a abundância das populações, diversidade genética, morfologia, amplitude geográfica e, em nível de comunidade, afetou a estabilidade, imigração, especiação, extinção, sucessão funcional, sucessão biótica e diversidade de espécies (Blois & Hardly 2009). Especiação e arranjo geográfico de muitas plantas também foram afetados por mudanças paleoclimáticas (Latham & Ricklefs 1993, Pennington *et al.* 2004, Jaramillo *et al.* 2006).

Um dos pontos importantes da abordagem é que ela invoca o cenário de mudanças paleoclimáticas da Terra para entender a narrativa histórica dos grupos. Esta perspectiva favorece o modelo de integração em dois aspectos: as mudanças paleoclimáticas foram eventos de magnitude global (Zachos *et al.* 2001, para revisão), afetaram a maioria dos grupos e em quase todas as partes do planeta, e isso proporciona ao modelo grande poder explicativo; a compilação da narrativa dos eventos, origem tropical e resposta evolutiva ao resfriamento climático, fornece ao modelo um respaldo geológico e isso promove uma narrativa histórica baseada em paleoclima sem precedentes na biogeografia histórica.

Atualmente o modelo é conhecido como “Hipótese de Conservação Tropical” (HTC) e estudos testando esta hipótese tem explicado satisfatoriamente bem a evolução espacial dos organismos. Em um estudo com Aves no continente americano, o padrão geográfico da distância à raiz (DR) foi totalmente compatível com a hipótese: na região tropical da América do Sul observou-se alta concentração de espécies com valores baixos de DR que denotam linhagens relativamente mais antigas; e nas regiões temperadas, América do Norte, observou-se alta concentração de espécies com valores altos de DR que denotam linhagens relativamente mais recentes. O padrão espacial do sinal filogenético foi completamente explicado pelas mudanças climáticas ocorridas no Cenozóico após a máxima termal do Eoceno (Hawkins *et al.* 2006). Um segundo estudo, com Aves em escala global, também endossou a previsão da hipótese: observou-se alta concentração de espécies mais antigas nas

regiões tropicais da América do Sul, África e região Indo-malaio; e concentração de espécies mais recentes em áreas extratropicais e de alta altitude dos mesmos continentes (Hawkins *et al.* 2007).

Estudos da biogeografia de dois táxons ectotérmicos suportaram as previsões da HCT e enfatizaram a importância da temperatura na evolução dos grupos. O primeiro estudo foi realizado com pererecas (Anura: Hylidae) do mundo utilizando datação molecular, reconstrução de área ancestral e distribuição geográfica. A interpretação da informação molecular e geográfica revelou que os híldeos se originaram nas áreas tropicais da América do Sul e se diversificaram em áreas mais temperadas apenas recentemente. A temperatura apresentou forte relação com o sinal filogenético, sendo interpretada como fator limitante da ocupação de clados tropicais em regiões extratropicais (Wiens *et al.* 2006). O segundo estudo foi realizado com as borboletas na América do Norte onde verificou que as espécies mais antigas ocupam a parte sul do continente e as espécies mais recentes ocupam a parte norte do continente. Surpreendentemente, áreas montanhosas da região sul do continente apresentaram espécies mais recentes que regiões baixas de mesma latitude, enfatizando a relação da temperatura com os atributos filogenéticos, e a evolução da tolerância ao frio foi interpretada como uma novidade fundamental para explicar os padrões geográficos (Hawkins & DeVries 2009).

1.1 A narrativa histórica de Muscidae na América do Sul

O atual conhecimento da biogeografia de Muscidae na América do Sul indica que a narrativa histórica da família apresenta elementos congruentes com a evolução da biota neotropical. O primeiro estudo realizado focado na biogeografia da família na América do Sul foi elaborado pela compilação da informação de sete gêneros (de Carvalho *et al.* 2003). A distribuição das espécies de *Apsil*, *Bithoracochaeta*, *Cyrtoneurina*, *Cyrtoneuropsis*, *Palpibracus*, *Reynoldsia* e *Souzalopesmyia*, analisadas pela análise de traços, análise parcimoniosa de endemismos e biogeografia cladística, revelaram que o padrão espacial de áreas de endemismo foi congruente com os principais eventos geológicos da região Neotropical (de Carvalho *et al.* 2003).

O estudo da biogeografia cladística do gênero *Polietina* verificou que a distribuição e o relacionamento das espécies apresentaram congruência com um esquema híbrido de áreas neotropicais (Nihei & de Carvalho 2007a). Para verificar esta congruência foi executada a

análise de parcimônia de Brooks (“BPA”) entre as espécies de *Polietina* e dois esquemas biogeográficos da região Neotropical: o de Amorim & Pires (1996) e o de Morrone (2001). Nenhum dos esquemas foi totalmente corroborado em um primeiro momento, no entanto, quando a subregião Amazônica (*sensu* Morrone 2001) foi dividida em duas áreas (NW e SE *sensu* Amorim & Pires 1996), a congruência espacial e relacional foi encontrada. Este resultado suporta a Amazônia como uma área historicamente composta, como descrita em estudos anteriores com outros táxons neotropicais (Amorim 2001; Camargo & Pedro 2003).

Um terceiro estudo utilizou 11 gêneros de Muscidae, aproximadamente 100 espécies, para testar a congruência espacial entre os grandes componentes bióticos da região Neotropical (Noroeste e Sudeste *sensu* Amorim & Pires 1996) e a tendência evolutiva das espécies da família (Löwenberg-Neto *et al.* 2008). Foi utilizada a métrica filogenética de distância à raiz e as espécies separadas em “basais” e “derivadas”. Observou-se que maior concentração de espécies basais foi encontrada no grande componente Noroeste, e que maior concentração de espécies derivadas foi encontrada no componente Sudeste (Löwenberg-Neto *et al.* 2008), suportando que ambos, Muscidae e componentes Neotropicais, apresentam a mesma tendência evolutiva. Apesar de ter sido especulado que o resfriamento após a máxima termal do Eoceno teria sido responsável pelo estabelecimento dos componentes, esta dicotomia é mais bem explicada por eventos de introgressões marinhas ocorridas nas terras baixas da Amazônia (Amorim 2001, Nihei & de Carvalho 2007a, Amorim 2009).

Um quarto estudo envolvendo quase todas as espécies da família buscou reconhecer as áreas de endemismo e áreas de diversificação na América do Sul (Löwenberg-Neto & de Carvalho 2009). As áreas de endemismo foram delineadas pela análise parcimoniosa de endemismo com 728 espécies e as áreas de diversificação foram interpretadas pela ocorrência espacial de nós biogeográficos e traços generalizados suportados por espécies irmãs. Surpreendentemente as áreas de diversificação foram coincidentes com áreas de endemismo, com áreas de alta concentração de espécies e com áreas que no passado apresentaram grande dinamismo geológico (Löwenberg-Neto & de Carvalho 2009).

O conhecimento biogeográfico de Muscidae na América do Sul é fragmentado e ainda não há uma narrativa histórica completa da trajetória evolutiva da família (Löwenberg-Neto & de Carvalho 2009). A Hipótese de Conservação Tropical foi invocada para explicar a evolução de Muscidae não apenas porque há evidências de que a HCT tem poder de explicação para diversos táxons (*e.g.* Hawkins *et al.* 2006, Wiens *et al.* 2006), mas também porque: (1) a evolução espacial de Muscidae apresenta paralelo com a evolução da biota Neotropical; e (2) a trajetória evolutiva da biota neotropical foi afetada pelas mudanças

paleoclimáticas. Se as duas premissas são verdadeiras, logo se espera que (3) a Hipótese de Conservação Tropical explique a evolução de Muscidae na América do Sul.

Para a área de estudo, espera-se que baixos valores de distância à raiz média (DRM) se concentrem na região tropical do continente, denotando a ocorrência de linhagens com origem relativamente mais antigas nestas regiões, e que valores altos de DRM se concentrem em regiões extratropicais, no cone sul do continente e ao longo da cordilheira dos Andes, denotando a ocorrência de linhagens com origem relativamente mais recente. Além disso, como sugerido por grupos ectotérmicos (Wiens *et al.* 2006, Hawkins & DeVries 2009), espera-se que a temperatura tenha influência na evolução da família.

2. Objetivo

Testar a hipótese de conservação tropical como explicação da evolução espacial de Muscidae na América do Sul.

2.1 Objetivos Específicos

- 1) Estimar a distribuição geográfica das espécies;
- 2) Hipotetizar o relacionamento evolutivo dos gêneros de Muscidae;
- 3) Contabilizar a métrica filogenética e associá-la à distribuição geográfica dos táxons;
- 4) Descrever o padrão geográfico da métrica filogenética e comparar com a previsão da hipótese de conservação tropical;
- 5) Verificar relação da métrica filogenética com as variáveis ambientais;
- 6) Compilar um esquema biogeográfico que represente espacialmente a hipótese de conservação tropical de Muscidae na América do Sul;
- 7) Comparar o esquema biogeográfico com a história da biota na região Neotropical.

3. Metodologia

3.1 Banco de dados geográfico e táxons analisados

O banco de dados geográfico das espécies de Muscidae foi construído a partir de informações publicadas na literatura e informações apresentadas nas etiquetas de material identificado em coleções biológicas. Na busca bibliográfica, o catálogo de Muscidae Neotropical (de Carvalho *et al.* 2005) foi utilizado como guia para artigos publicados desde 1758 até 2002; artigos mais recentes, publicados até Fevereiro de 2009, foram buscados no sítio “Web of Knowledge” (<http://isiknowledge.com>). Na visita a coleções biológicas foram incorporados ao banco de dados informação de 18.352 espécimes identificados depositados em duas coleções, Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP, Curitiba, PR) e Coleção de Diptera do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ, Rio de Janeiro, RJ).

Para cada espécie de Muscidae foi criada uma tabela e para cada entrada da tabela foi inserida informação para os seguintes campos: nome da espécie, país, estado, município e localidade de ocorrência, longitude (graus, minutos decimais), latitude (graus, minutos decimais) e altitude (m), coleção biológica de depósito, gênero (macho ou fêmea), número de espécimes coletados na localidade, exemplar da série tipo, referência bibliográfica, coletor e ano de coleta, identificador e ano de identificação. Quando as coordenadas geográficas da localidade do exemplar não estavam disponíveis na fonte, no caso artigo ou etiqueta, as coordenadas geográficas assumidas eram a marco zero do município de ocorrência.

O banco de dados geográfico de Muscidae Neotropical contou com 808 espécies, contudo, as análises foram feitas apenas com 656 espécies (58 gêneros) por três razões: (1) foram excluídos os gêneros com espécies sinantrópicas porque a distribuição geográfica delas poderia estar relacionada às áreas de ocupação humana e, conseqüentemente, conduzir a uma interpretação tendenciosa dos resultados. Espécies dos seguintes gêneros foram excluídas: *Atherigona*, *Brontaea*, *Haematobia*, *Musca*, *Muscina*, *Ophyra*, *Psilochaeta*, *Stomoxys* e *Synthesiomyia*; (2) foram analisadas apenas espécies dos gêneros que foram previamente inclusos em uma análise filogenética. A informação filogenética associada à distribuição geográfica foi usada para o reconhecimento espacial dos padrões evolutivos, por este motivo, todos os gêneros analisados deveriam ter sido contemplados previamente em uma filogenia de Muscidae; e (3) como a métrica filogenética foi calculada ao nível taxonômico de gênero, foram excluídas as espécies de *Morellia* s.l. que é um gênero confirmadamente parafilético

(Schuehli *et al.* 2007, Nihei & de Carvalho 2007b). Uma lista completa das espécies analisadas pode ser consultada no Apêndice 1.

3.2 Estimativa da distribuição geográfica

Os pontos de ocorrência foram utilizados para modelar a distribuição geográfica das espécies pela técnica do MaxEnt (Phillips & Dudík 2008). Em um contexto geográfico, a técnica baseada no algoritmo de máxima entropia é capaz de estimar as probabilidades das distribuições geográficas com apenas (a) dados de presença dos táxons e (b) variáveis ambientais (Phillips *et al.* 2004). A partir dos pontos de presença, a técnica reconhece os valores ambientais locais e estima, no universo espacial das variáveis, a distribuição geográfica mais homogênea (máxima entropia) para cada espécie (Phillips *et al.* 2006).

Estudos comparativos focados na acurácia das técnicas de modelagem com apenas pontos de presença têm mostrado que o desempenho do MaxEnt é superior ao desempenho das demais técnicas (*e.g.* GARP, DOMAIN, BIOCLIM). A avaliação dos modelos é normalmente feita baseada em índices obtidos *a posteriori*, como o valor da área sob a curva do operador receptor característico e o índice Kappa (ver detalhes em Elith *et al.* 2006) que ilustram estatisticamente a concordância espacial entre os pontos de ocorrência conhecidos e a área estimada (*e.g.* Phillips *et al.* 2004; Papes & Gaubert 2007). Nos estudos comparativos, os índices e os resultados das técnicas são comparados sob diferentes cenários analíticos: subamostras (Hernandez *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2007; Peterson *et al.* 2007); amostras de tamanhos diferentes (Hernandez *et al.* 2006; Wisz *et al.* 2008); ajuste a um modelo nulo (Phillips *et al.* 2006; Raes & Steege 2007); diferentes regiões geográficas (Elith *et al.* 2006; Graham *et al.* 2007); diferentes táxons (Guisan *et al.* 2007); e erros induzidos nos dados de ocorrência das espécies (Graham *et al.* 2007).

Os estudos comparativos mostraram que as técnicas de modelagem são melhores que o modelo nulo, que a modelagem de táxons espacialmente mais restrito é mais precisa e que o desempenho das técnicas tende a melhorar com o aumento de pontos de presença da amostra (Hernandez *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2007). O MaxEnt especificamente foi a técnica que apresentou a melhor correspondência espacial da modelagem de subamostras com amostras completas (Hernandez *et al.* 2006; Elith *et al.* 2006), melhor correspondência da área modelada com os pontos conhecidos (Peterson *et al.* 2007), apresentou o melhor desempenho com amostras com erros espaciais ([desvio padrão = 5 Km], Graham *et al.* 2007) e melhor

desempenho com amostras pequenas, intermediárias e grandes ([5, 10, 25, 50, 75 e 100 pontos], Hernandez *et al.* 2006; [10, 30 e 100 pontos], Wisz *et al.* 2008).

A grande virtude do MaxEnt é a acurácia na modelagem de táxons com poucos pontos conhecidos. A precisão da técnica está relacionada com um evento de regularização, própria do algoritmo, que assegura maior compromisso da área estimada com os pontos de ocorrência conhecidos, limitando a extrapolação geográfica e diminuindo os erros de comissão (Hernandez *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2007). Esta característica pode parecer conservadora para estudos de espécies invasoras (*e.g.* Peterson *et al.* 2007), no entanto, é fundamental para o estudo de espécies raras em conservação (*e.g.* Papes & Gaubert 2007) e estudos evolutivos que exigem fidedignidade aos pontos conhecidos (*e.g.* Kozak & Wiens 2006).

No programa MaxEnt (versão 3.2.1 disponível em <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>) os pontos de ocorrência das espécies foram inseridos juntamente com as variáveis climáticas do conjunto BIOCLIM. BIOCLIM é um conjunto de 19 variáveis ambientais, derivadas da temperatura e da pluviosidade, combinadas para simular tendências climáticas anuais, sazonalidade e condições extremas e limitantes (Apêndice 2). Este conjunto de variáveis proporciona um ambiente de análise bastante conservador quando comparadas a outros conjuntos de dados, como IPCC, CRR, NDVI, e AVHRR (Peterson & Nakazawa 2008). O conjunto de dados BIOCLIM faz parte do banco de dados “WorldClim” (Hijmans *et al.* 2005) e foi obtido no sítio <http://www.worldclim.org/>. Após a inserção dos dados de ocorrência das espécies e das variáveis ambientais, a execução da análise ocorreu sob parâmetros padrão do programa.

Os resultados foram obtidos em formato logístico (escala probabilística de 0 a 1) e a estimativa de distribuição geográfica de cada espécie foi avaliada quanto a sua acurácia pelos valores da área sob a curva (ASC) do operador receptor característico (ORC). No gráfico do ORC é plotado a proporção de (1) positivos verdadeiros, ou seja, $[a/(a + c)]$, onde a é presença observada e estimada e c é presença observada, mas não estimada pelo modelo (omissão), e a proporção de (2) falsos positivos, ou seja, $[b/(b + d)]$, onde b é ausência observada e presença estimada (comissão) e d é ausência observada e estimada. A soma dos positivos verdadeiros e dos falsos positivos é sempre 1. Espera-se que uma estimativa geográfica aleatória tenha proporção semelhante entre (1) positivos verdadeiros e (2) falsos positivos, resultando em gráfico linear com ângulo de 45°, intersecção na origem (0,0) e, conseqüentemente, área sob a curva (ASC) igual a 0,5. Já uma estimativa geográfica relativamente precisa necessita apresentar uma proporção de mais (1) positivos verdadeiros e menos (2) falsos positivos, resultando em uma curva, também com intersecção na origem,

mas com trajetória acima da estimativa aleatória e com valores de ASC superiores a 0,5, sendo 1,0 indicativo de ajuste perfeito entre o estimado e o observado (Hanley & McNeil 1982, Fielding & Bell 1997).

Na presente análise, o valor da ASC de cada espécie foi utilizado como parâmetro para avaliar a acurácia da área de distribuição estimada: espécies que não atingiram o mínimo ASC de 0,85, que é um valor de boa precisão ([0,7 – 0,9 bom], [$> 0,9$ ótimo], Manel *et al.* 2001; Masuoka *et al.* 2009), foi descartada e os pontos originais analisados. Apesar de ter sido apontada algumas fraquezas como parâmetro de avaliação (Lobo *et al.* 2008; Peterson *et al.* 2007), a ASC é ainda uma das métricas mais utilizadas para avaliar *a posteriori* a qualidade das áreas modeladas (*e.g.* Williams *et al.* 2009, Puschendorf *et al.* 2009), pois é facilmente obtida dos resultados gerados pelo programa MaxEnt (Phillips & Dudík 2008) e, independentemente dos limites (*thresholds*), ela fornece uma noção geral da precisão do modelo.

As estimativas de áreas que tiveram valores da ASC superiores a 0,85 foram exportadas em formato .asc e importadas no programa ArcInfo (versão 9.2.4, ESRI) para serem individualmente editadas. A edição foi realizada para assegurar a fidedignidade das áreas modeladas com o atual conhecimento da distribuição dos táxons e contou com duas sucessivas modificações: a primeira modificação foi a exclusão de áreas com probabilidades inferiores a 0,6 e a transformação da área remanescente ($> 0,6$) em um polígono de distribuição da espécie; a segunda modificação foi a exclusão de áreas modeladas além de grandes barreiras geográficas (*e.g.* cordilheira dos Andes) que não havia coincidência com os pontos de ocorrência original. Este procedimento foi realizado para assegurar que a área modelada não extrapolasse a distribuição do táxon para além de barreiras limitantes, inserindo, em uma perspectiva continental, o princípio biogeográfico de que áreas ecologicamente similares separadas por barreiras abrigam composições diferentes de espécies (Buffon 1761).

Após o procedimento metodológico descrito acima, o polígono final da distribuição de cada espécie era equivalente à intersecção entre (1) a área modelada com probabilidade igual ou superior a 0,6 e (2) a área com amplitude coincidente aos pontos conhecidos e limitados pelo relevo. O conjunto analisado de distribuições geográficas contou com os polígonos finais das espécies e com os pontos de ocorrência das espécies cujas modelagens não atingiram a ASC de 0,85.

Em um mapa, os polígonos de distribuição e os pontos de ocorrência foram agregados e o número de espécies por hexágonos de 27,5 Km de diâmetro foi calculado. Para verificar a

acurácia de todo o conjunto de dados modelados, o padrão de distribuição das espécies foi visualmente comparado a um mapa piloto construído por outra metodologia. No mapa piloto, a distribuição geográfica de todas as espécies fora estimada pela distância mínima geográfica entre os pontos de ocorrência, fora posteriormente agregadas em um mapa e o número de espécies por hexágonos de 110 Km de diâmetro fora calculado (Apêndice 3). A estimativa modelada foi aceita se ambos os mapas apresentassem semelhante padrão quantitativo (número de espécies) e espacial.

3.3 Distância à raiz e a superárvore de Muscidae

Para a visualização da estrutura filogenética dos táxons no espaço geográfico foi utilizada a distância à raiz (Kerr & Currie 1999). Distância à raiz (DR) é uma métrica simples que representa o número de cladogêneses de um táxon terminal até a raiz da filogenia (*e.g.* Svenning *et al.* 2008). Para um dado cladograma, a métrica de distância à raiz relativiza os táxons terminais que se diversificaram antes dos terminais que se diversificaram posteriormente sem levar em conta, no entanto, as modificações evolutivas que não geraram especiações (anagêneses). Em análise biogeográfica evolutiva a distância à raiz é uma métrica bastante apropriada porque valoriza os eventos espaciais de diversificação (Löwenberg-Neto *et al.* 2008).

Para quantificar as distâncias à raiz é necessário adotar uma hipótese filogenética que retrate o relacionamento entre os táxons. Para Muscidae atualmente há disponíveis duas filogenias construídas focadas no relacionamento interno da família, a primeira baseada em caracteres morfológicos (de Carvalho 1989) e a segunda baseada em genes mitocondriais e nucleares (Schuehli *et al.* 2007). Além destas duas citadas, a filogenia molecular de “Muscoidea” (Kutty *et al.* 2008) e a filogenia morfológica de *Philornis*, *Passeromyia* e gêneros aliados (Couri & de Carvalho 2003) fornecem alguma informação sobre o relacionamento interno de Muscidae. Complementarmente às hipóteses mais abrangentes, há disponível filogenia para Azeliini (Savage & Wheeler 2004), Coenosiini (Couri & Pont 2000), Muscini (Nihei & de Carvalho 2007b) e Reinwarditiinae (Soares 2008), todas baseadas em caracteres morfológicos.

Por conta das várias fontes de informação, decidiu-se compilar as filogenias disponíveis em uma superárvore. A superárvore foi construída por meio da metodologia de representação em matriz com parcimônia (RMP, Baum 1992, Ragan 1992). Este método

compreende uma técnica indireta de compilar superárvores na qual as árvores-fonte são codificadas em uma matriz e otimizadas pelo algoritmo de parcimônia (Bininda-Emonds *et al.* 2002). Na construção da matriz são codificados os táxons terminais em relação aos nós informativos e não há a necessidade das árvores-fonte compartilharem todos os terminais. Terminais descendentes de um mesmo nó são codificados “1”; os demais terminais da árvore em questão são codificados “0”; e os terminais não contemplados na dada árvore fonte são codificados “?” (Bininda-Emonds 2004).

A matriz de Muscidae foi construída considerando gêneros como táxons terminais (n=128) e submetida à busca heurística, sem pesagem, com o algoritmo de parcimônia NONA (Goloboff 1993). As árvores mais parcimoniosas foram obtidas pelo consenso de maioria (Cotton & Wilkinson 2007).

Uma vez obtida a superárvore, a distância à raiz foi calculada para cada gênero terminal e o valor foi vinculado aos polígonos ou pontos de distribuição geográfica das espécies do gênero. Na seqüência, as distribuições de todas as espécies da análise foram agrupadas em um mapa para o cálculo da distância à raiz média (DRM) por hexágono (27,5 Km de diâmetro). Os valores de distância à raiz média mostram o perfil evolutivo dos táxons presentes em uma determinada área. Quando os valores são observados em uma escala continental, eles indicam áreas onde há maior concentração de espécies que se diversificaram antes e onde há maior concentração de espécies que se diversificaram mais tarde, retratando a estruturação e tendência evolutiva dos táxons na ocupação espacial (*e.g.* Hawkins *et al.* 2006; Löwenberg-Neto *et al.* 2008).

Os valores de DRM foram dispostos em dois mapas: o primeiro mapa foi construído com valores de DRM em classes iguais (Fig. 2A) e o segundo mapa foi construído baseado na média geográfica dos valores de DRM (média de DRM que leva em conta a frequência dos valores quando dispostos geograficamente) e classes estabelecidas em desvios padrão desta média (Fig. 2B). Ambos os mapas retrataram a informação bruta de DRM, no entanto, no mapa B os valores filogenéticos foram polarizados e diferenciados por diferentes cores para facilitar a comparação visual.

3.4 Análise estatística e o esquema biogeográfico

A análise estatística foi empregada para verificar se a disposição geográfica da informação filogenética tinha relação com a temperatura e outras condições ambientais. No

programa SAM – “Spatial Analysis in Macroecology” (Rangel *et al.* 2006) versão 3.1 (disponível em <http://www.ecoevol.ufg.br/sam/>) foram executadas as seguintes análises: (1) regressão linear pelo método dos mínimos quadrados ordinários e (2) regressão com pesagem geográfica, ambos entre os valores de distância à raiz média (DRM) e as variáveis ambientais resolvidos para hexágonos de 110 km de diâmetro ($n = 3.315$).

As variáveis ambientais utilizadas foram as seguintes: (1) temperatura média anual e (2) precipitação média anual, ambas obtidas do conjunto de dados do Worldclim (<http://www.worldclim.org/>); (3) Evapotranspiração real (AET); (4) concentração de carbono orgânico no solo e (5) pH do solo, obtidas do conjunto de dados do “Atlas of the biosphere” (<http://www.sage.wisc.edu/>). Os dados de solo foram utilizados porque muitas espécies da família têm o hábito de empupar no solo (Skidmore 1985).

Nos estudos biogeográficos que utilizaram a distância à raiz, a interpretação espacial da informação filogenética foi feita de forma dicotômica. Os grupos eram divididos em (1) táxons com diversificação relativamente mais antiga (“basais”), sendo o terço dos táxons com os valores mais baixos de DR; e (2) táxons com diversificação relativamente mais recente (“derivados”), sendo o terço dos táxons com os valores mais elevados de DR (*e.g.* Hawkins *et al.* 2006). A tendência evolutiva espacial era visualizada pelo contraste geográfico entre os dois terços extremos (*e.g.* Löwenberg-Neto *et al.* 2008).

No presente estudo, uma novidade metodológica foi empregada para detalhar os intervalos de DRM: a árvore de regressão. A árvore de regressão é um método estatístico de classificação que aceita variáveis contínuas e categóricas e permite detalhar as relações em um contexto hierarquizado, evidenciando a contribuição de cada variável progressivamente. Na presente análise, o método possibilitou que intervalos significativos da métrica filogenética fossem identificados e explicados pelas variáveis. O resultado disso foi a identificação não apenas das classes de valores extremos, mas das classes intermediárias significativas de DRM.

A árvore de regressão foi executada com o programa CART (versão 6.0, disponível em <http://www.salford-systems.com>) sob os seguintes parâmetros: método dos mínimos quadrados; validação cruzada *V-fold*; e melhor árvore com menor erro padrão. Foram analisadas todas as variáveis ambientais utilizadas nas regressões anteriores acrescidas de componentes bióticos.

Os componentes foram acrescidos para competir com as variáveis ambientais na explicação dos valores filogenéticos. Como comentando na introdução, acredita-se que a evolução de Muscidae tenha paralelo com a evolução da biota Neotropical. Ora, se esta

hipótese for verdadeira, é de se esperar que os componentes bióticos estabelecido por estudos de biogeografia cladística possa explicar, completamente ou parcialmente, a estruturação espacial e relacional da família. Os componentes adotados foram as subregiões do esquema baseado em insetos (Morrone 2006): subregiões Andina (And), Paranaense (Par), Chaquenha (Cha), Caribenha (Car), Zona de Transição (ztSA) e Amazônica. A última subregião com a divisão em Noroeste (AmNW) e Sudeste (AmSE), como proposto no esquema baseado no gênero *Polietina* (Nihei & de Carvalho 2007a).

O esquema biogeográfico de Muscidae foi construído baseado nos intervalos das variáveis ambientais que explicaram significativamente as classes de DRM e o cladograma de área foi hipotetizado baseado na progressão dos valores médios de DRM das classes significativas.

4. Resultados

4.1 Distribuição geográfica de Muscidae

Todas as 656 espécies da análise tiveram suas distribuições modeladas e geraram um conjunto de dados cuja mediana da ASC foi de 0,9375. No entanto, nem todas as áreas estimadas foram utilizadas na análise. As áreas modeladas das espécies com ASC inferiores a 0,85 (n = 236) foram retiradas e, ao invés das áreas, os seus pontos de ocorrência foram utilizados. O conjunto de dados modelados com os pontos de ocorrência das espécies (n = 420) apresentou valor mediano de ASC em 0,9723 (Apêndice 1) e foi utilizado na análise.

As distribuições modeladas e os pontos de ocorrência foram agregados a um mapa e o mapa foi comparado ao mapa piloto construído com a mínima distância geográfica entre os pontos de ocorrência. Através de comparação visual foi observado que o padrão espacial de ocorrência e os valores do número de espécies de ambos os mapas foi semelhante (Apêndice 3).

4.2 A superárvore de Muscidae e a distância à raiz

A codificação das oito árvores-fonte de Muscidae gerou uma matriz com 124 gêneros terminais e 185 nós informativos. A matriz foi submetida ao algoritmo que otimizou três árvores igualmente parcimoniosas (comprimento = 241), as quais foram conciliadas pelo consenso de maioria (Fig. 1). A superárvore de Muscidae, quando substituído o gênero terminal pelo nome da sua subfamília, teve a seguinte relação: (Ac (Mu (Az (Di (Di Re) (Ph (Ph (At My (My Co))))))), onde Ac = Achantiapterinae, Mu = Muscinae, Az = Azeliinae, Re = Reinwarditiinae; Di = Dichaetomyiinae; Ph = Phaoniinae; At = Atherigoninae; My = Mydaeinae e Co = Coenosiinae.

Com a obtenção da superárvore de Muscidae foi possível calcular a distância à raiz de cada um dos 58 gêneros terminais (Apêndice 4). O valor mínimo foi 4 para *Itatingamyia* (Azeliinae), o valor máximo foi 22 para *Schoenomyza* e *Spathipheromyia* (Coenosiini), e a média foi 12,05 (n = 58).

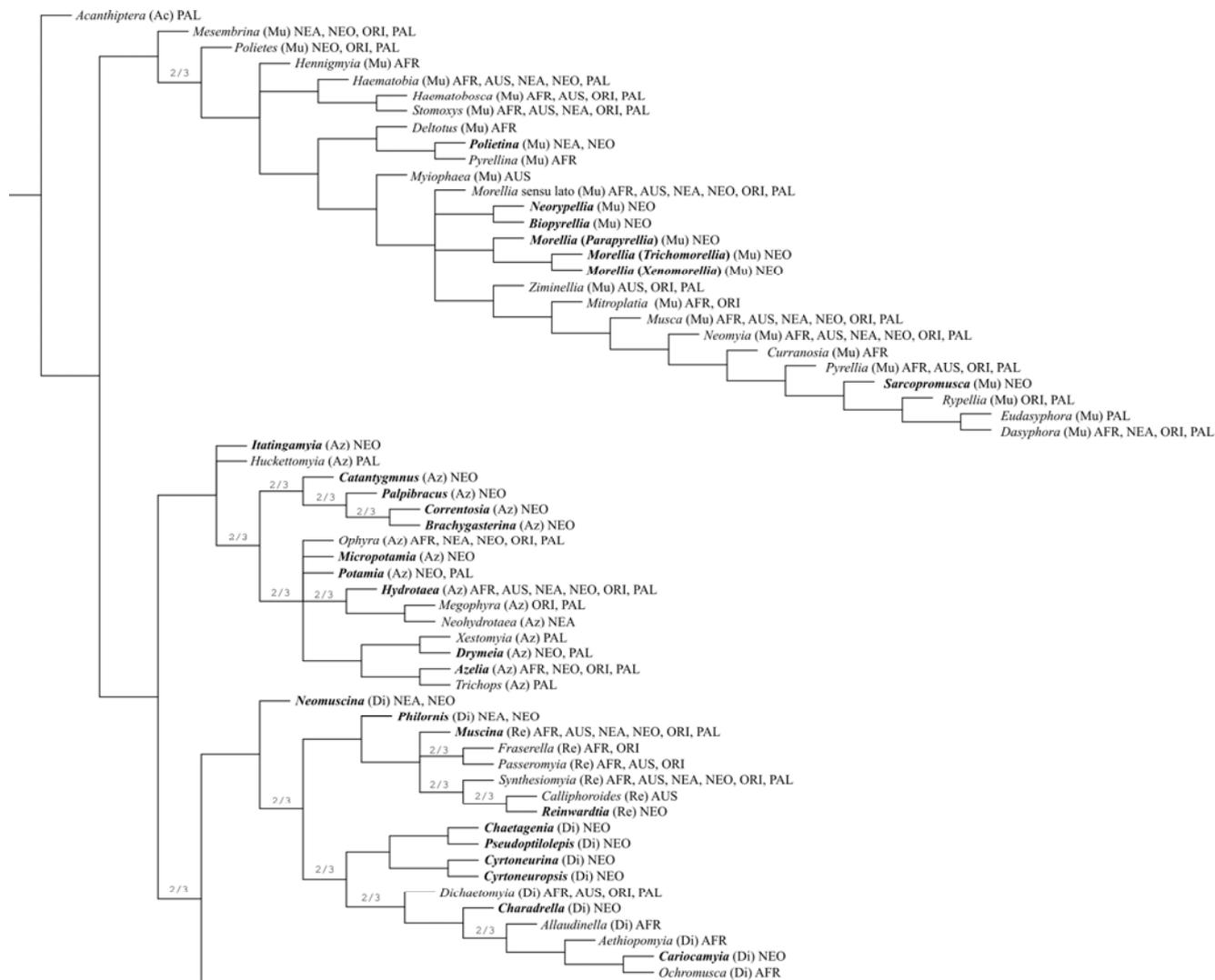




Figura 1. Superárvore de Muscidae resultante do consenso de maioria de três árvores igualmente parcimoniosas. Os ramos com valor “2/3” foram conciliados pelo consenso de duas árvores e ramos sem valor foram conciliados em consenso total. Em negrito, táxons terminais com ocorrência na América do Sul e utilizados na análise; entre parênteses, abreviação do nome da subfamília: Ac = Achantipterinae, Mu = Muscinae, Az = Azeliinae, Re = Reinwarditiinae; Di = Dichaetomyiinae; Ph = Phaoniinae; At = Atherigoninae; My = Mydaeinae e Co = Coenosiinae; após o nome da subfamília, região biogeográfica de ocorrência do táxon terminal: AFR = Afrotropical; AUS = Australásia; NEA = Neártica; NEO = Neotropical; ORI = Oriental; PAL = Paleártica.

4.3 Padrão geográfico do sinal filogenético

Os valores de distância à raiz dos gêneros terminais foram associados às distribuições das espécies e, então, calculada a distância à raiz média por hexágono (DRM). O valor mínimo de distância à raiz média foi 5 e o valor máximo foi 20. Para a área sem a informação de riqueza de espécies na Argentina, o valor médio foi calculado considerando a DR dos gêneros das espécies presentes na região (8 spp.) e foi de 9,5.

A visualização da disposição geográfica dos valores de distância à raiz média revelou que os valores baixos de DRM foram encontrados, com exceção dos Andes, na região tropical da América do Sul e revelaram que a região alberga as espécies cujas linhagens se diversificaram relativamente antes. Em contrapartida, os altos valores de DRM foram encontrados em regiões extratropicais e subantárticas no cone sul da América do Sul e ao longo da cadeia de montanha dos Andes e mostraram que a região alberga espécies cujas linhagens se diversificaram relativamente depois (Figs. 2 e 3).

O teste de regressão linear mostrou que a temperatura média anual foi a variável que apresentou a melhor relação com os valores de DRM (Apêndice 5). A relação foi relativamente forte e negativa, ou seja, com o aumento da temperatura houve diminuição nos valores de DRM e com a diminuição da temperatura houve aumento dos valores de DRM (Fig. 4). Esta relação foi confirmada pela regressão com pesagem geográfica que mostrou que a variação da temperatura média anual estava inversamente relacionada com a variação da DRM em quase toda América do Sul (Apêndice 4).

O método de detalhamento progressivo (RT) foi a modalidade de regressão que melhor explicou a variação da métrica filogenética ($r^2 = 0,71$). Os resultados reiteraram a importância da temperatura no arranjo espacial da DRM e endossaram os padrões geográficos da métrica filogenética descritos pela interpretação visual.

No primeiro nó da árvore (Fig. 5), a temperatura explicou 52% da variação de DRM e separou os valores em dois blocos espaciais: (1) áreas com temperatura abaixo de 20,8°C, que compreendem o cone sul e ao longo da cordilheira dos Andes, com valor médio de DRM igual a 12,7; e (2) áreas com temperaturas superiores a 20,8°C, que compreendem o restante do continente, com valor médio de DRM igual a 9,2. O bloco 1 foi subdividido em áreas com temperaturas inferiores a 15,2°C e valor médio de DRM igual a 13,7 e em áreas com temperaturas superiores a 15,2°C e inferiores a 20,8°C e valor médio de DRM igual a 11,5. O bloco 2, áreas com temperatura superior a 20,8°C, foi subdividido pela temperatura em áreas com temperaturas superiores a 20,8°C e inferiores a 22,8°C e valor médio de DRM igual a

10,1 e áreas com temperaturas superiores a 22,8°C e valor médio de DRM de 9,1. Esta última região foi subdividida pela variável “componentes bióticos” em duas áreas: Caribenha + Noroeste da Amazônia com valor médio de DRM de 9,3 e Sudeste da Amazônia + Chaquenha com valor médio de DRM de 8,8.

O detalhamento progressivo da relação entre a temperatura e os valores de DRM permitiu a construção de um esquema de áreas baseado nos intervalos significativos de temperatura (Fig. 6). Os componentes bióticos “Car + AmNW” e “AmSE + Cha (parcial) + Par (parcial)” tiveram participação em explicar a disposição dos valores de DRM na área delimitada por temperaturas superiores a 22,8°C (Fig. 7). O relacionamento geral entre os componentes foi hipotetizado em um cladograma de área levando em consideração o crescimento dos valores da métrica filogenética explicadas pela temperatura (Fig. 8).

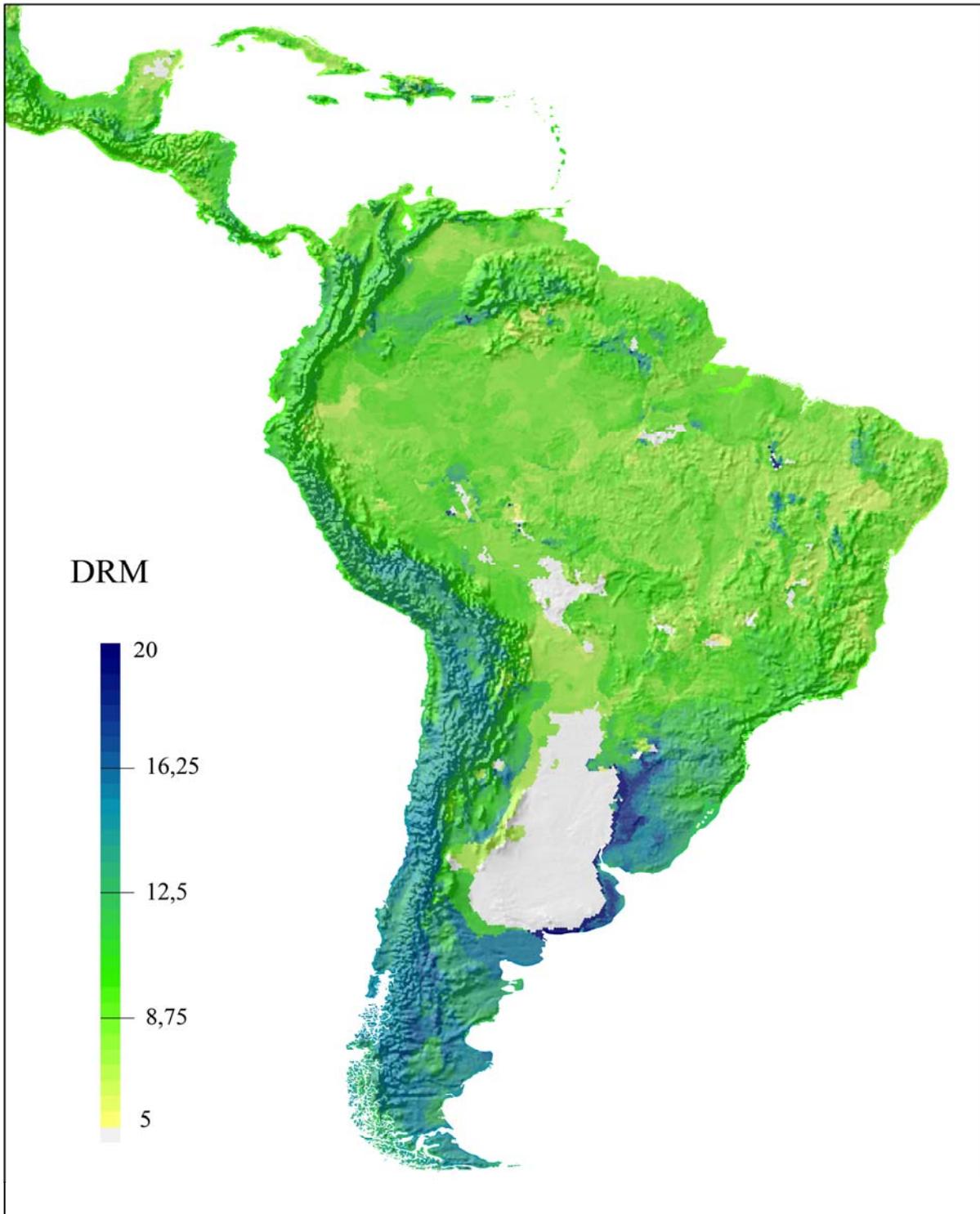


Figura 2. Disposição geográfica dos valores de distancia à raiz média (DRM). Na região da Argentina: $*_{\text{DRM}} = 9,5$. Valores de DRM dispostos em classes de tamanhos iguais.

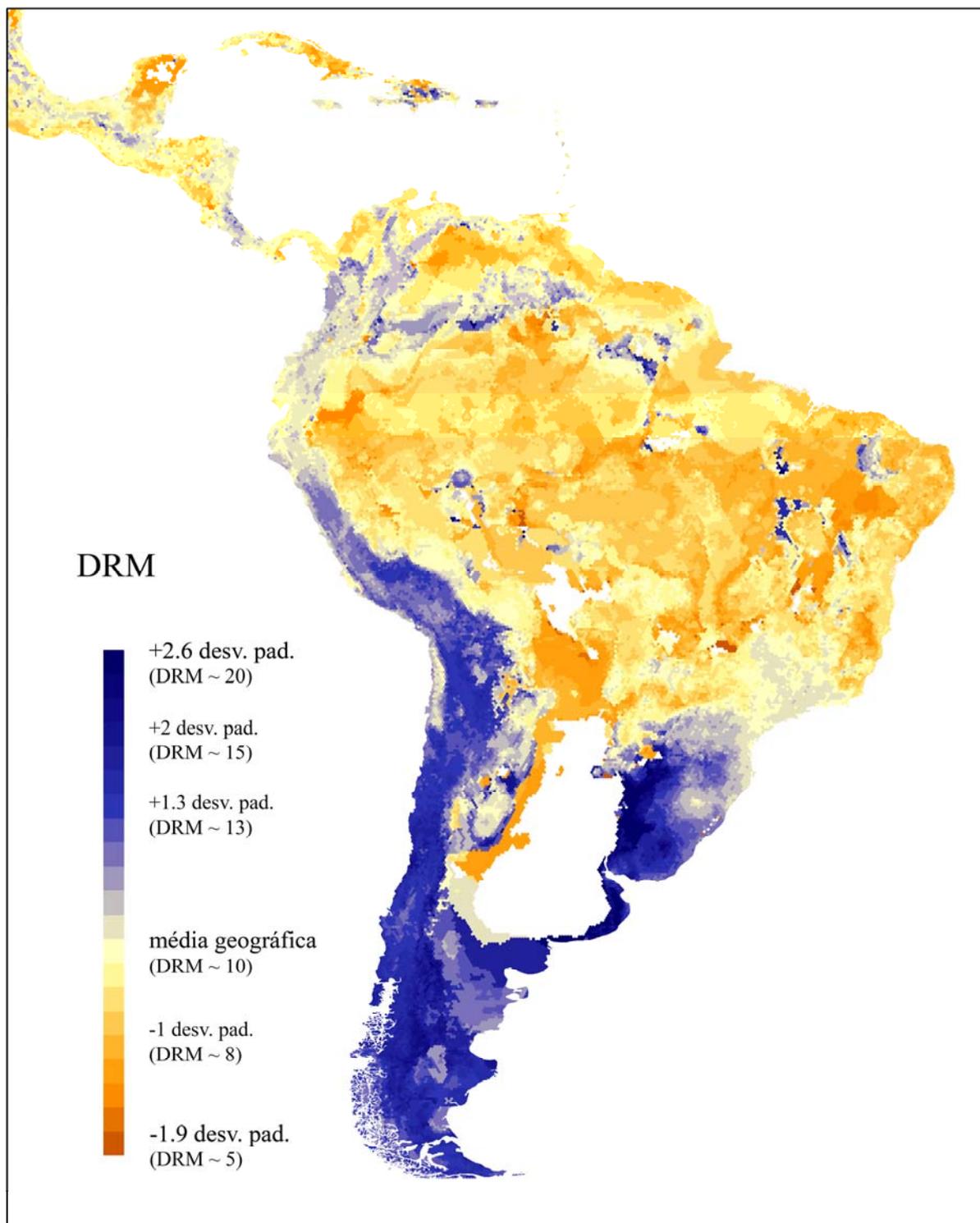


Figura 3. Disposição geográfica dos valores de distancia à raiz média (DRM). Na região da Argentina: $*_{\text{DRM}} = 9,5$. Valores de DRM dispostos em desvios padrões da média calculada da frequência geográfica dos valores (média geográfica = 10,31). Mapa sem relevo.

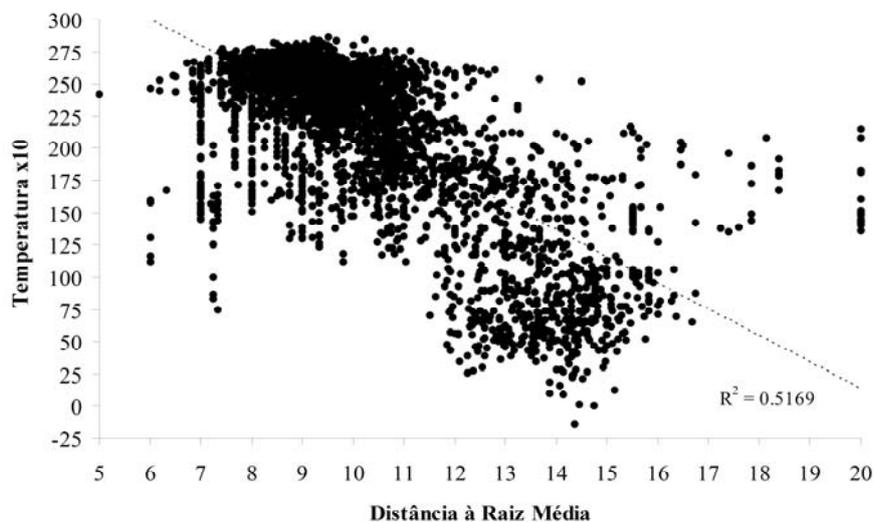


Figura 4. Relação entre a temperatura média anual ($^{\circ}\text{C}$) e a distância à raiz média de Muscidae na América do Sul.

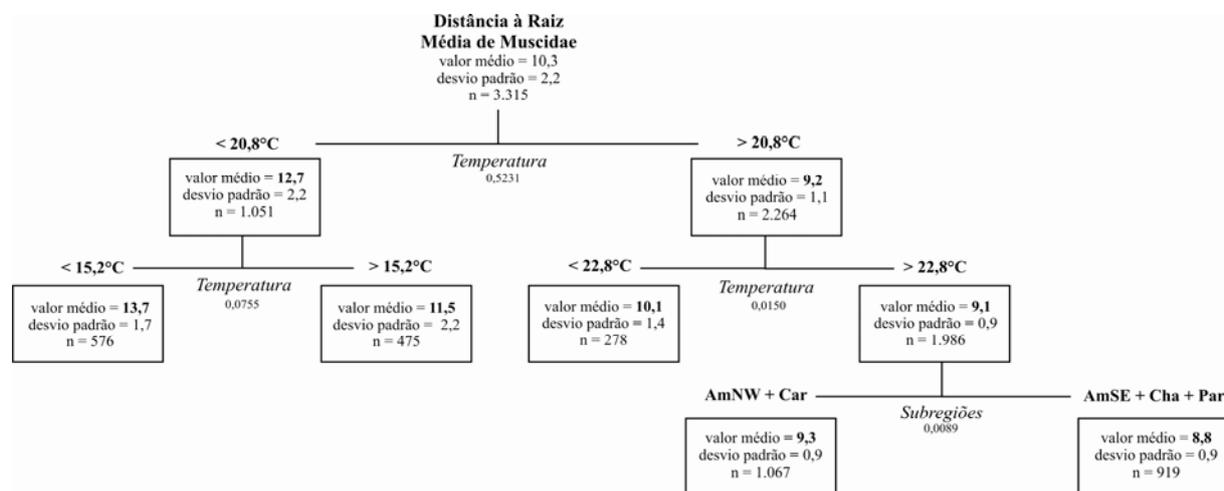


Figura 5. Árvore de regressão (RT) das variáveis ambientais e componentes bióticas na métrica filogenética ($r^2 = 0,71$). Abaixo de cada nó, o nome da variável mais importante e o seu ganho proporcionado ao conjunto. Acima de cada caixa, os valores da variável que explicam os intervalos significativos da DRM.

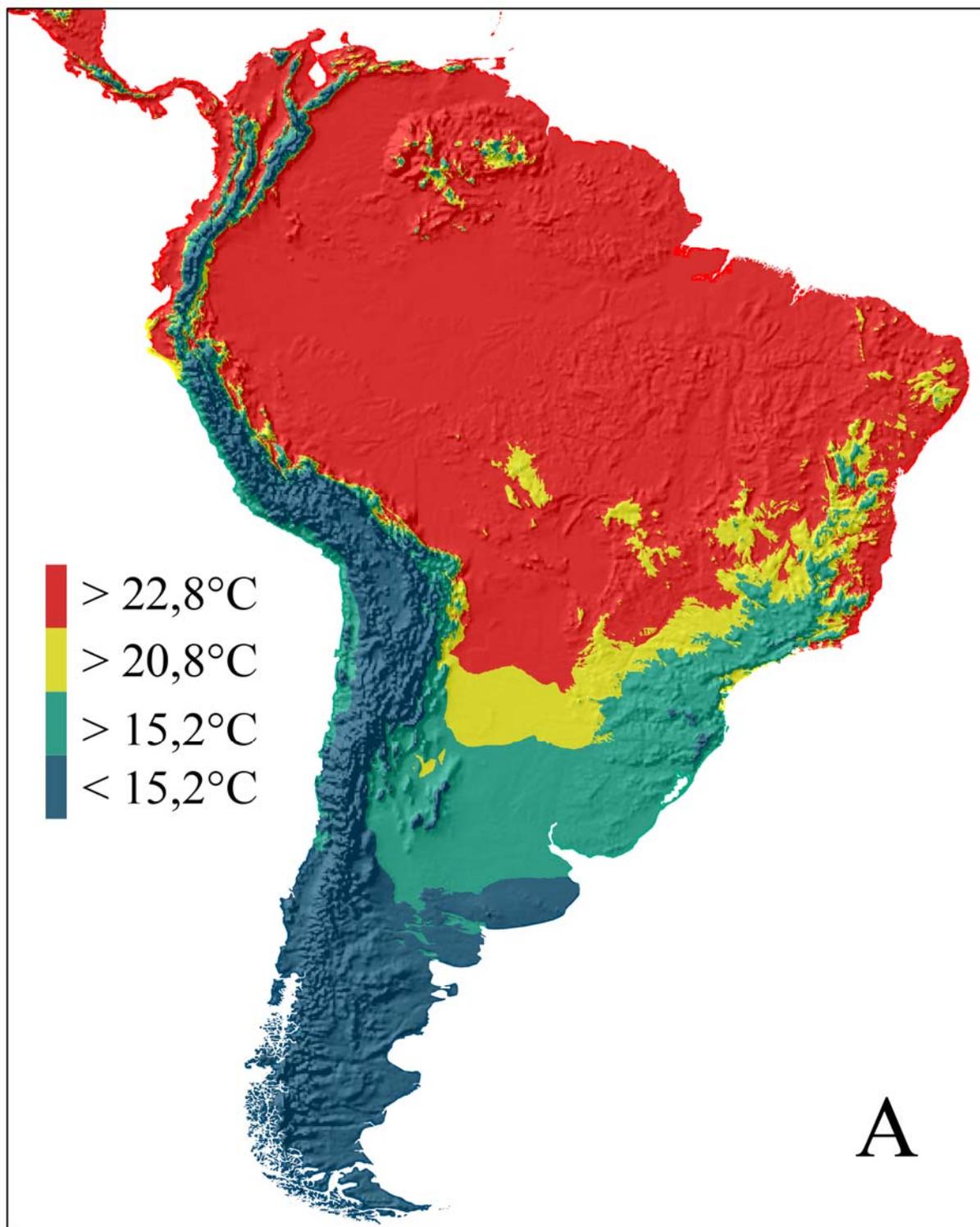


Figura 6. Esquema biogeográfico de Muscidae baseado nos intervalos de temperatura e componentes bióticos que explicam a variação dos valores de DMR. Componentes biotérmicos conforme o detalhamento progressivo da árvore de regressão (Fig. 5).

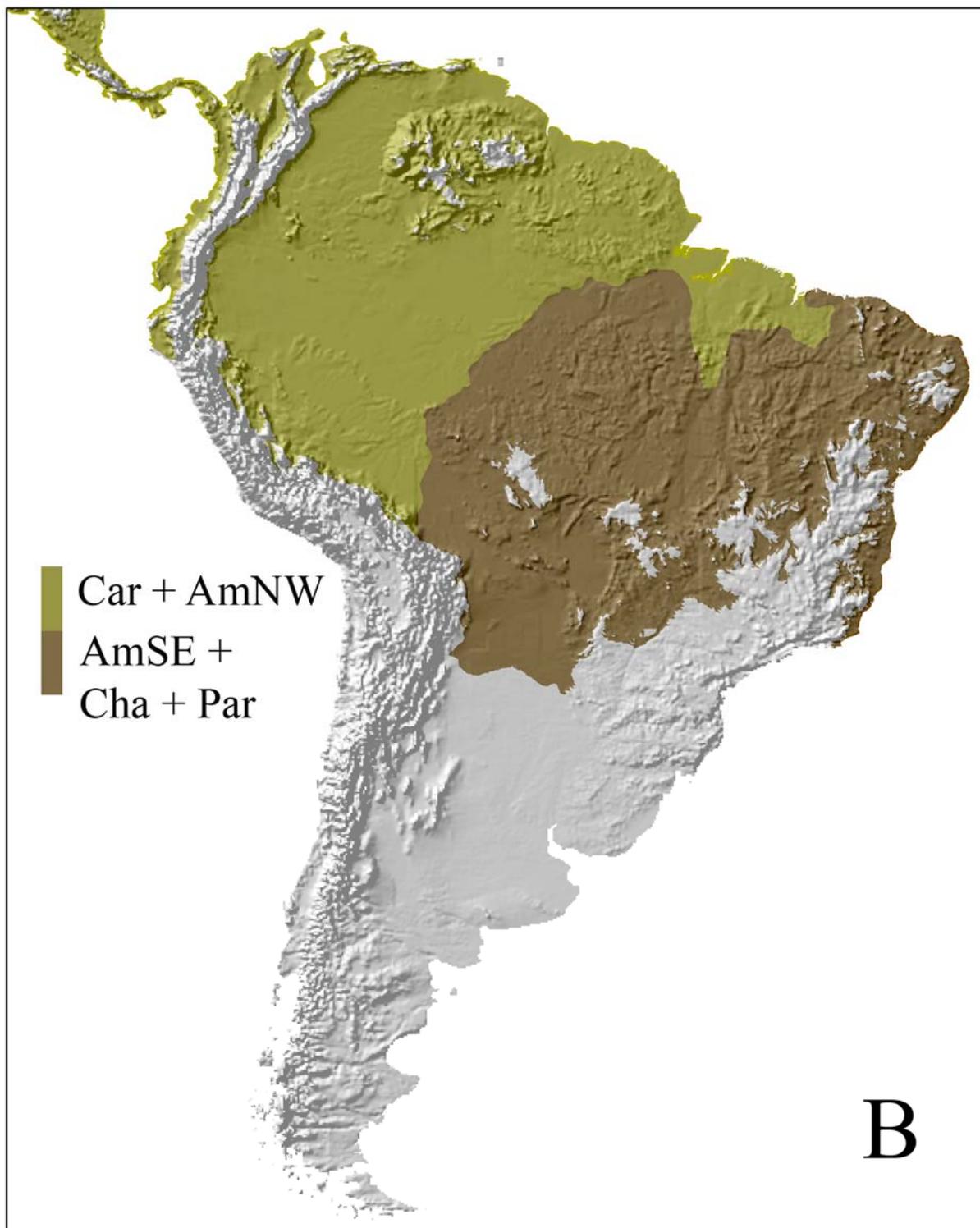


Figura 7. Esquema biogeográfico de Muscidae baseado nos intervalos de temperatura e componentes bióticos que explicam a variação dos valores de DMR. Separação do componente com temperatura $> 22,8^{\circ}\text{C}$ (Fig. 6) em duas regiões: Caribenha + Noroeste da Amazônia e Sudeste da Amazônia + Chaquenha (parcial) + Paranaense (parcial) (Fig. 5).

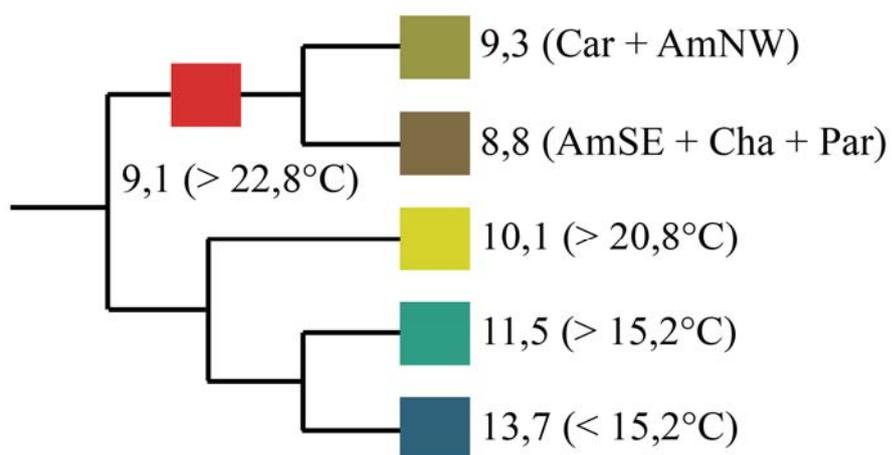


Figura 8. Relacionamento entre os componentes conforme a progressão dos valores significativos de DRM identificados pela temperatura na árvore de regressão. A informação entre parênteses é a porção explicativa da variável (Figs. 6 e 7).

5. Discussão

5.1 Estimativa da distribuição geográfica de Muscidae

A utilização da técnica do MaxEnt para estimar a distribuição das espécies de Muscidae na América do Sul conjuntamente com os critérios e edições posteriores apresentaram três pontos favoráveis: (1) geração de detalhamento espacial das áreas de distribuição quando comparadas com a metodologia da mínima distância geográfica; (2) inclusão no contexto geográfico de elementos que remetem ao nicho climático; e (3) manutenção da fidedignidade da estimativa com os pontos de distribuição das espécies.

No entanto, como apresentado nos resultados, aproximadamente um terço das espécies modeladas não tiveram uma estimativa estatisticamente aceita. Estes táxons tinham em comum a característica de ter poucos pontos de ocorrência conhecidos e, apesar de a técnica lidar bem com poucos pontos de ocorrência, a modelagem gerou muitas áreas com falsas presenças. Estas estimativas foram descartadas e a utilização dos pontos de ocorrência destas espécies foi uma maneira de utilizar a informação disponível.

Em relação ao padrão espacial do conjunto de dados analisados (modelagem + pontos de ocorrência), duas questões chamaram a atenção. A primeira questão que chamou a atenção foi o fato da região sudeste do Brasil ter uma concentração excepcional de espécies (Apêndice 3). A Floresta Atlântica alberga diversas áreas de endemismo de Muscidae (de Carvalho *et al.* 2003, Nihei & de Carvalho 2005), foi uma área de diversificação no passado (Nihei & de Carvalho 2005, Löwenberg-Neto & de Carvalho 2009) e certamente proporciona condições ecológicas favoráveis para a ocorrência das espécies. Entretanto, é possível que a excepcional alta concentração de espécies seja resultado de maior esforço amostral na região (*e.g.* Romo *et al.* 2006).

Esta possível tendência no conhecimento espacial de Muscidae não afeta em nada a análise evolutiva. Isso porque a tendência geográfica das coletas não tem uma relação causal com a métrica filogenética: há a tendência em conhecer melhor regiões de fácil acesso (Romo *et al.* 2006), mas dificilmente há uma tendência em capturar mais espécies “basais” ou mais espécies “derivadas”. Por isso, o sinal filogenético é preservado mesmo em amostras desiguais (Hawkins *et al.* 2005, Hawkins *et al.* 2006).

A segunda questão que chamou a atenção foi uma enorme área com ausência de espécies nas terras baixas da Argentina que compreende os Pampas, Espinal e parte do Chaco. Apesar de haver ocorrência de oito espécies na região, *Bithoracochaeta leucoprocta* (La

Germania, AR), *Dolichophaonia cacheuta* (San Javier, AR), *D. trigona* (Entre Ríos, AR), *Lispe setuligera* (Rufino, AR), *Myospila cyanea* (San Cristóbal, AR), *Philornis blanchardi* (Corrientes, AR), *P. pici* (Rosário, AR) e *P. torquans* (Bell Ville, AR), a área foi considerada desfavorável para ocorrência pelo procedimento utilizado para a modelagem das distribuições. Estas espécies tinham a característica comum de ter maior concentração de pontos em outras regiões que não a região da Argentina, o algoritmo omitiu a distribuição nesta região e favoreceu regiões onde os pontos mais se concentravam. Na análise do sinal filogenético, este viés gerado pelo protocolo conservador foi contornado com o cálculo da DR das espécies presentes na área e a DRM calculada para a região de ausência.

5.2 A superárvore de Muscidae e a distância à raiz

A topologia da superárvore de Muscidae foi similar à topologia de subfamílias apresentada por de Carvalho (1989) e isso já era esperado. A técnica da MRP apresenta uma propriedade intrínseca de favorecer a topologia de árvores mais inclusivas. Em outras palavras, árvores de alta hierarquia contribuem com mais caracteres para a matriz que as árvores de baixa hierarquia ou árvores parciais. Esta tendência na abrangência da árvore poderia ser interpretada como um problema em um primeiro momento, no entanto, esta propriedade é baseada no mérito das árvores: árvores mais inclusivas fornecem mais informações à matriz e, conseqüentemente, são naturalmente eleitas para contribuir mais para a resolução global (Bininda-Emonds *et al.* 2002).

No caso de Muscidae, esta propriedade da superárvore foi aceita sem alardes por dois motivos: (1) na metodologia de construção de superárvore é possível pesar a contribuição de nós, de árvores e tentar equilibrar o efeito intrínseco de árvores-fonte abrangentes (*e.g.* Bininda-Emonds & Sanderson 2001). No entanto, as pesagens servem para valorizar a informação que tem mais chance de ser compatível com a “verdadeira” relação. O relacionamento das subfamílias proposto por de Carvalho (1989), com exceção da hipótese molecular de Schuehli *et al.* (2007) que carece de amostragem de táxons terminais para uma melhor resolução, é corroborado por todas as subseqüentes filogenias de Muscidae (Couri & de Carvalho 2003, Kutty *et al.* 2008), suportando de Carvalho (1989) como uma hipótese bastante robusta; e (2) o objetivo da superárvore não era resolver problemas taxonômicos, mas sim apresentar uma compilação coerente e conservadora da informação disponível. A

superárvore de Muscidae representa a mais ampla e conservadora hipótese de relacionamento já conjecturada para a família.

5.3 Padrão geográfico da informação filogenética

O padrão geográfico da métrica filogenética de Muscidae na América do Sul foi consistente com a previsão geográfica de origem tropical e resposta evolutiva ao resfriamento climático. Tanto na observação dos mapas (Figs. 2 e 3) quanto nas análises de regressão com a temperatura (Figs. 4 e 5, Apêndices 5 e 6), linhagens com origem relativamente mais antiga ocuparam áreas que hoje e no passado eram de clima quente e linhagens com origem relativamente mais recente ocuparam áreas de clima frio.

A hipótese de conservação tropical invoca as mudanças paleoclimáticas como o principal evento no arranjo espaçotemporal dos organismos. Apesar do conhecimento *a priori* disso, foi surpreendente que a temperatura, como substituto do clima, endossou a premissa do clima como evento principal na disposição geográfica do sinal filogenético.

A interpretação da relação entre uma métrica filogenética e uma variável ambiental não é temporalmente trivial. O modelo de regressão prevê que com a diminuição da temperatura há um aumento dos valores de DRM e com o aumento da temperatura há uma diminuição dos valores. Contudo, como se trata de uma métrica evolutiva e sabe-se que a temperatura variou no passado (Zachos *et al.* 2001), infere-se que esta relação não seja apenas atual, mas que exista desde quando a variável ambiental começou a afetar a evolução da família e veio se mantendo ao longo do tempo geológico. Esta relação da temperatura com o sinal filogenético foi encontrada no estudo de borboletas da América do Norte (Hawkins & DeVries 2009) e permite especular que a temperatura no passado influenciou diretamente a evolução espacial dos invertebrados terrestres.

O padrão geográfico do sinal filogenético corroborou, tanto pela observação dos mapas quanto pelas análises estatísticas com a temperatura que a hipótese de conservação tropical, origem tropical e resposta evolutiva ao resfriamento climático, explicou de modo satisfatório a evolução de Muscidae na América do Sul. Na literatura não há outra hipótese biogeográfica que preveja este conjunto de padrões.

5.4 O clima do Cenozóico e a narrativa histórica de Muscidae na América do Sul

O clima do início do Paleoceno era caracterizado pela progressiva ascensão térmica. O planeta naquela época tinha plena atividade vulcânica, emitia grandes quantidades de gases de efeito estufa (Svensen *et al.* 2004) e tinha uma configuração dos continentes que favorecia que as correntes marítimas dissipassem o calor da região equatorial para regiões de alta latitude (Storey *et al.* 2007). O nível oceânico era mais elevado que o atual e o clima era quente e úmido na maior parte do globo. Acredita-se que as florestas tropicais ocupavam grande parte da América do Sul e que a distribuição das espécies de Muscidae ocorria por toda esta extensão. O ápice do aquecimento global se deu anteriormente a movimentação tectônica que desconectou a América do Sul e a Austrália da Antártida e fundiu a África e a Índia na Ásia há 37 milhões de anos antes do presente. Esta reconfiguração dos continentes, período Eoceno, modificou as correntes marítimas que deixaram de dissipar calor para as regiões de alta latitude. Na Época do Oligoceno surgiu uma corrente circulando a antártica que progressivamente esfriou o pólo e regiões de alta latitude, culminando com as baixas temperaturas experimentadas pelo globo (Zachos *et al.* 2001).

No período Neogene, o globo experimentou uma segunda ascensão térmica, chamada de ótimo climático do Médio-Mioceno (Zachos *et al.* 2001, Blois & Hadly 2009). Neste período ocorreu ingressões marinhas nas terras baixas da Amazônia (Räsänen *et al.* 1995, Potter 1997, Nores 1999, Donato *et al.* 2003) e acredita-se que este evento tenha separado o componente biotérmico $>22.8^{\circ}\text{C}$ em dois componentes, Car + AmNW e AmSE + Cha + Par (Figs. 6 e 7). Apesar de que varias introgressões marinhas mais antigas ocorreram na região (Amorim 2009), acredita-se que a introgressão que afetou a evolução de Muscidae tenha ocorrido no Mioceno ou mais recentemente: Muscidae diversificou-se no Eoceno e o evento de introgressão provavelmente ocorreu após a máxima termal do Paleoceno-Eoceno.

Para entender como as mudanças no paleoclima estabelecem os padrões espaciais, é aceitável invocar um modelo de diversificação que assume tanto dispersão quanto vicariância (Wiens & Donoghue 2004, Wiens *et al.* 2009). Na biogeografia cladística busca-se resgatar o relacionamento entre as áreas de endemismo e a congruência topologia entre os táxons (Harold & Mooi 1994, Humphries & Parenti 1999). Nesta abordagem o paradigma interpretativo é a hipótese de Máxima Vicariância (Humphries & Parenti 1999) que assume que os padrões espaciais são resultados de eventos de vicariância, e que discrepâncias deste modelo são interpretadas como dispersões. Uma vez que o relacionamento entre as áreas de

endemismo foi hipotetizado, buscam-se feições geográficas conspícuas (*e.g.* serras, vales, oceanos) que sejam congruentes com a divisão espacial e temporal das linhagens.

Uma fraqueza deste modelo é que para explicar a congruência dos padrões vicariantes de diversos táxons seria necessário assumir que dispersão também gera padrão de distribuição e o modelo de MaxVic não prevê como os táxons ancestrais se expandiram suficientemente para serem afetados por eventos vicariantes (Halas *et al.* 2005). Não é surpreendente que, sob esta perspectiva, a biogeografia cladística seja bem sucedida em resgatar apenas a narrativa histórica de poucos táxons (*e.g.* espécies de um gênero) com distribuição restrita (*e.g.* táxons endêmicos) e alopátrica, em um contexto não complexo (ver crítica em Brooks 2005).

Na interpretação dos padrões por eventos climáticos, a questão que emerge é quanto à natureza e os efeitos do clima. Dada as circunstâncias atmosféricas do clima, as barreiras ocasionadas pelo clima e pelas mudanças climáticas são dinâmicas e geologicamente inconspícuas, ou seja, não há evidências na superfície da Terra que indiquem como a mudança climática pode ter separado espacialmente os táxons. Por isso, mudanças climáticas não são invocadas como eventos vicariantes e quando o são, a biogeografia cladística carece de recursos metodológicos para testar este pressuposto.

Acredita-se que os efeitos do clima na evolução da biota podem ser de dois tipos: barreiras contínuas, como variação gradual de temperatura nas montanhas ou resfriamento progressivo, por exemplo, e isso pode ocasionar um padrão de expansão biótica ou diversificação por pressão adaptativa (*e.g.* Blois & Hadly 2009); e o clima pode gerar barreiras discretas, como climas estáveis por longos períodos, e isso ocasionar vicariância por isolamento geográfico da linhagem (*e.g.* Mercer & Roth 2003). De fato, não é totalmente compreendido como as mudanças do clima afetam a dinâmica espacial da evolução dos organismos; no entanto, a adoção de um modelo de diversificação que inclua tanto dispersão (expansão biótica) quanto vicariância (especiação) é o primeiro passo para a compreensão deste complexo sistema (Croizat 1964, Erwin 1988, Katinas *et al.* 1999, Lieberman 2003, Wiens & Donoghue 2004, Brooks 2005, Wiens *et al.* 2009).

Baseado no presente estudo, acredita-se que a origem de Muscidae seja tropical, na América do Sul a linhagem ancestral de Muscidae ocupava grande parte do continente e com o esfriamento progressivo do sul do continente e da cordilheira dos Andes as linhagens se derivaram às novas condições. Mais recentemente, introgressões marinhas ocorridas nas terras baixas da Amazônia separaram as linhagens tropicais em dois componentes.

Considerando a narrativa histórica de Muscidae descrita acima e o detalhamento progressivo do efeito espacial da temperatura na métrica filogenética (Fig. 5), foi possível

delimitar componentes bióticos baseados na temperatura (Fig. 6) e construir um cladograma geral de áreas baseado na progressão dos valores de DRM dos componentes biotérmicos. Novamente, foi surpreendente que o relacionamento entre os componentes (Fig. 8) mostrou uma gradiente geograficamente compatível com a hipótese de conservação tropical, e que permitiu a interpretação espacial da evolução de Muscidae no contexto das mudanças climáticas do Cenozóico.

5.5 Concordância da narrativa histórica de Muscidae e da biota Neotropical

Assumindo que a biogeografia de Muscidae tem paralelo com a evolução da biota Neotropical e que a evolução da biota Neotropical fora afetada por mudanças no paleoclima, a explicação da evolução de Muscidae pela hipótese de conservação tropical irá fornecer (i) uma nova e abrangente explicação da evolução geográfica da família; e, como uma consequência dedutiva, (ii) espera-se que algumas feições da biogeografia Neotropical possam ser corroboradas pelo esquema de Muscidae explicado pelas mudanças climáticas do Cenozóico.

Como verificado nos resultados, a HCT representa a melhor explicação já conjecturada para inferir a evolução espacial da família. Seguindo a lógica dedutiva, agora se espera que o cenário de mudanças paleoclimáticas corrobore, parcialmente ou completamente, feições biogeográficas da biota Neotropical.

A comparação entre a narrativa bioclimática de Muscidae e o conhecimento da biogeografia Neotropical corroborou alguns padrões já descritos para a região.

1) A delimitação do componente biotérmico $> 22.8^{\circ}\text{C}$ por valores baixos de DRM sugerem que as condições de temperatura atuais são similares a do passado. Estas condições sugerem que o continente era coberto por um extenso e quente paleoclima, criando condições para que uma ampla floresta tropical ocupasse grande parte do continente (Wolfe 1985). Esta grande floresta do passado suporta, em linhas gerais, a similaridade da biota da Amazônia e da Floresta Atlântica encontrada atualmente (Nihei & de Carvalho 2007a; Amorim 2009). Além disso, a extensiva floresta tropical do passado associada a eventos de aridificação (Roig-Juñent *et al.*, 2006) corroboram a idéia de que o Cerrado é uma formação vegetacional modificada de floresta (Silva 1995, 1997, de Vivo 1997) e que alberga uma biota híbrida, ambigualmente relacionada com a floresta Amazônica e a Floresta Atlântica (Morrone 2006).

A extensão geográfica deste componente biotérmico no nordeste do Brasil e norte da Floresta Atlântica (área vermelha, Fig. 6) suporta outras duas feições biogeográficas conhecidas (2 e 3):

2) a biota do norte da floresta Atlântica é mais relacionada com a Amazônia do que com a parte sul da floresta Atlântica (Camargo & Pedro 2003, Santos *et al.* 2003). O estudo realizado com plantas arbóreas na região nordeste do Brasil testou a hipótese de que, no passado, uma formação florestal conectava a Amazônia, a Caatinga e a floresta Atlântica e que o padrão biogeográfico encontrado hoje é resultado da fragmentação desta biota ancestral (Santos *et al.* 2003). Como consequência, esperou-se que a biota do norte da Floresta Atlântica fosse mais relacionada com a biota da Amazônia e Caatinga do que com a biota do sul da Floresta Atlântica. A distribuição e a filogenia dos táxons corroboraram a hipótese delineada, mostrando que o Centro Pernambuco era mais relacionado com a Amazônia do que com a floresta Atlântica ao sul do Rio São Francisco e que a Caatinga, que apresenta enclaves florestais, poderia ser interpretada como uma derivação da floresta ancestral que hoje alberga tanto elementos Atlânticos quanto Amazônicos (Santos *et al.* 2003).

3) A floresta Atlântica é uma formação historicamente e ecologicamente composta (Amorim & Pires 1996, Olson & Dinerstein 2002). Se tomada a delimitação da subregião Paranaense (Morrone 2006), que é similar a ecorregião Floresta Atlântica (Olson & Dinerstein 2002), é possível observar que os componentes biotérmicos dividem a Floresta Atlântica em duas faixas: (a) áreas ao norte, com temperaturas superiores a 22,8°C, do Rio de Janeiro, RJ (23° S) à João Pessoa, PB (7° S); e (b) áreas ao sul, com temperaturas entre 15,2°C e 22,8°C, no restante sul da Floresta Atlântica. A dicotomia da floresta Atlântica já foi descrita tanto em estudos ecorregionais (*e.g.* Olson & Dinerstein 2002) como em estudos de caráter histórico (*e.g.* Amorim & Pires 1996). Eles são suportados pela coincidência de áreas de endemismo de mamíferos (Costa *et al.* 2000, Costa 2003), aves (Silva *et al.* 2004) artrópodes, vertebrados e plantas (Sigrist & de Carvalho 2008).

O surpreendente foi observar que o gradiente de temperatura na Floresta Atlântica foi congruente com duas hipóteses de diversificação dos táxons. Um estudo com aves da floresta atlântica reconheceu três áreas de endemismos, que corroboram a dicotomia da Floresta Atlântica, e hipotetizou que os grupos mais antigos ocupam a área de endemismo mais ao norte e que as áreas mais ao sul albergam os táxons mais recentes (Silva *et al.* 2004). O estudo da biogeografia cladística de opiliões corroborou o mesmo padrão de diversificação norte-sul, apresentando os grupos mais antigos na parte norte da floresta Atlântica e os grupos mais recentes na parte sul (Pinto-da-Rocha & Silva 2005).

4) Os componentes termobióticos que compreendem as áreas entre 15,2°C e 22,8°C (área verde e área amarela, Fig. 6) delimitaram áreas equivalentes ao componente sul da Floresta Atlântica (Amorim & Pires 1996). No estudo em comparação, que foi construído baseado na distribuição de vertebrados e insetos, o componente sul ocupa a área desde o sudeste do Brasil até o centro oeste do continente nas áreas baixas adjacentes a cordilheira do Andes no norte da Argentina.

É comum que estudos biogeográficos invoquem a orogenia da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira para explicar padrões espaciais na Floresta Atlântica (*e.g.* Amorim & Pires 1996, Pinto-da-Rocha & Silva 2005). De fato, a presença geográfica destas cadeias montanhosas foi determinante para a diversificação de Muscidae na Floresta Atlântica: devido a diferenças altitudinais, as montanhas contribuíram para esfriar o clima regional e promovem a heterogeneidade de condições ambientais (*e.g.* Ruggiero & Hawkins 2008). Esta área, por exemplo, alberga táxons mais derivados que quaisquer terras baixas de mesma latitude (Fig. 5A).

5) Para Muscidae, a região Andina é mais proximamente relacionada à região Neotropical que regiões do reino Austral. Em estudos anteriores da biogeografia de Muscidae assumiu-se que a região Andina e a região Neotropical não tinham relacionamento próximo entre si e eram tratadas como componentes historicamente isolados (Löwenberg-Neto *et al.* 2008, Löwenberg-Neto & de Carvalho 2009). Segundo Morrone (2002), a região Andina pertence ao reino Austral que equivale ao oeste do Gondwana onde a região era geograficamente mais próxima do sul da África e da Austrália do que da região Neotropical (Morrone 2002). Tem-se ciência de que uma análise biogeográfica global é necessária para checar se Muscidae tem relações circum-Antárticas previstas pela narrativa geológica do oeste da Gondwana, no entanto a narrativa histórica baseada em mudanças paleoclimáticas suporta a região Andina como uma área derivada e mais proximamente relacionada à região Neotropical, como descrito por estudos biogeográficos anteriores (Kuschel 1960, Morrone & Lopretto 1994, Maury *et al.* 1996, Katinas *et al.* 1999, Amorim 2009).

6) A zona de transição Sul-americana (Morrone 2004a, 2004b) apresenta um gradiente de componentes biotérmicos que suportam sua natureza híbrida. O componente biotérmico com temperaturas abaixo de 15,2°C (área azul escuro, Fig. 6) é coincidente com a delimitação prévia da região Andina que compreendia toda a cordilheira dos Andes (*sensu* Morrone 2001). Uma análise de traços de plantas e animais reconheceu três padrões espaciais na região Andina (Katinas *et al.* 1999): (1) endemismo, distribuição de táxons exclusivamente na região; (2) relação com uma região (Austral ou Neotropical) e; (3) relação com mais de uma

região (distribuição cosmopolita). A relação entre a região Andina e Neotropical ocorreu de duas maneiras: Patagônia e região Neotropical, como suportado pelo padrão 5 descrito acima; e províncias de Páramo e Puna com a região Neotropical (Katinas *et al.* 1999). O último padrão de relacionamento entre a região Andina e as províncias Neotropicais foi suportado por diversos táxons (Morrone 2006) e utilizado para classificar seis províncias (Páramo Norandino, Deserto Peruano Costeiro, Puna, Atacama, Prepuna e Monte) em zona de transição Sul-americana (Morrone 2004a, 2004b).

No esquema biogeográfico baseado em temperaturas é possível observar que as províncias renomeadas como zona de transição são coincidentes com áreas que, devido à diferença altitudinal, apresentam gradiente de componentes biotérmicos (Fig. 6). Este gradiente térmico suporta que estas áreas alberguem tanto biota Andina quanto Neotropical, endossando a natureza híbrida da zona de transição.

É interessante notar que, mesmo que tectonismo e introgressões marinhas têm sido invocados para explicar a evolução espacial da biota Neotropical (Amorim 2009), há similaridade da tendência da evolução geográfica quando se compara os padrões geográficos previsto pelas mudanças paleoclimáticas (HCT) e a narrativa histórica dos componentes bióticos. A hipótese de relacionamento espacial da região Neotropical, suportada pela distribuição e relacionamento de vertebrados, invertebrados e plantas (Amorim & Pires 1996, Amorim 2009), narra a seguinte seqüência de acontecimentos: o componente Caribenho foi o primeiro a se diferenciar do restante do continente. No continente, ocorreu a separação dos dois grandes componentes: Noroeste, que compreende parte da Amazônia e a Mesoamérica; e Sudeste, que compreende parte sul da Amazônia e Floresta Atlântica. O evento invocado para explicar esta dicotomia foram as introgressões marinhas ocorridas nas terras baixas da bacia Amazônica. Para alguns grupos, a região circumantártica, que inclui os campos sulinos, patagônia e a cordilheira dos Andes, é o componente que derivou do restante da região Neotropical, e por isso ele é mais relacionado com o componente sul da Floresta Atlântica (Amorim 2009) do que com os componentes do reino Austral (Katinas *et al.* 1999; Morrone 2002).

Em termos gerais, a narrativa histórica resgatada pela biogeografia cladística apresenta a mesma tendência evolutiva da disposição geográfica de táxons basais em áreas tropicais e táxons derivados em áreas temperadas. Apesar da similaridade entre as duas abordagens parecer preliminar e inicialmente especulativa, ela suporta a idéia de que diferentes perspectivas podem resgatar a mesma narrativa histórica.

6. Conclusões

A hipótese de conservação tropical explicou de modo parcimonioso a evolução espacial de Muscidae na América do Sul. Os elementos centrais da hipótese, origem tropical e resposta evolutiva frente ao resfriamento climático, fornecem uma simples e extraordinária conjectura da evolução espacial dos organismos inovadora para a biogeografia histórica. Apesar de ainda não se compreender completamente como as mudanças climáticas afetam a especiação, dispersão e extinção, as mudanças climáticas do Cenozóico tiveram expressiva contribuição para a evolução espacial de Muscidae e da biota Neotropical.

A relação entre a temperatura e a métrica filogenética não é temporalmente trivial e infere-se que a relação encontrada hoje represente apenas um momento desta relação ao longo do tempo geológico. A novidade metodológica em detalhar os valores filogenéticos pela árvore de regressão permitiu um avanço interpretativo do relacionamento dos componentes que não há precedentes. Felizmente, os intervalos de DRM foram melhores explicados pela temperatura que permitiu a construção do primeiro esquema biogeográfico e do primeiro cladograma de área baseados em temperatura. Esta relação gerou componentes biotérmicos e cladograma de área compatíveis com as previsões da HCT e com a tendência geral da evolução da biota Neotropical (Amorim 2009).

Devido à magnitude global das mudanças paleoclimáticas, é inegável que elas tenham afetado a evolução da biota Neotropical. A biogeografia cladística resgatou com sucesso diversos padrões evolutivos, no entanto, a abordagem apresenta impedimentos metodológicos em lidar com mudanças climáticas e isso é um obstáculo para o entendimento mais profundo da evolução espacial de biota Neotropical. Sob a perspectiva de mudanças pretéritas do clima, seis feições biogeográficas já conhecidas foram corroboradas e acredita-se que estudos futuros irão seriamente considerar as mudanças climáticas do Cenozóico como possível explicação do padrão espacial e evolutivo de táxons Neotropicais.

7. Referências bibliográficas

- Amorim DS 2001 Dos amazonias. In: La biogeografía en America Latina. Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. (ed. Llorente-Bousquets J & Morrone JJ; Flores O) pp. 245-255. Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Amorim DS 2009 Neotropical Diptera diversity: richness, patterns, and perspectives. In Diptera Diversity: Status, Challenges and tools (ed. T Pape & R Meier) pp. 71-97. Koninklijke Brill NV
- Amorim DS & Pires MRS 1996 Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. Biodiversity in Brazil: a first approach (ed. CEM Bicudo & NA Menezes) pp. 183–219. CNPq, São Paulo
- Baum BR 1992 Combining trees as a way of combining data sets for phylogenetic inference, and the desirability of combining gene trees. *Taxon* 41:3-10
- Bininda-Emonds ORP 2004 The evolution of supertrees. *Trends in Ecology and Evolution* 19:315
- Bininda-Emonds ORP & Sanderson MJ 2001 Assessment of the accuracy of matrix representation with parsimony analysis supertree construction. *Systematic Biology* 50:565-579
- Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL & Steel MA 2002 The (super) tree of life: procedures, problems, and prospects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 33:265-289
- Blois JL & Hadly EA 2009 Mammalian Response to Cenozoic Climatic Change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:181-208
- Brooks DR 2005 Historical biogeography in the age of complexity: expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:79-94
- Buffon GLL Comte de 1761 Histoire naturelle générale. Imprimerie Royale, Paris.
- Camargo JMF & Pedro SRM 2003 Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia* 47:311-372
- de Candolle AP 1820 Géographie botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 18 359-422
- de Carvalho CJB 1989 Classificação de Muscidae (Diptera): uma proposta através da análise cladística. *Revista Brasileira de Zoologia* 6:627-648
- de Carvalho CJB, Bortolanza M, Cardoso da Silva MC & Soares EDG 2003 Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera). Una perspectiva Latinoamericana de la

- biogeografía (ed. by J.J. Morrone and J. Llorente), pp. 263–274. Universidad Autónoma del México, Ciudad del México
- de Carvalho CJB, Couri MS, Pont AC, Pamplona D & Lopes SM 2005 A catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* 860:1-282
- Costa LP 2003 The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30:71-86
- Costa LP, Leite YLR, Fonseca GAB e Fonseca MT 2000 Biogeography of South American forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32:872-881
- Cotton JA & Wilkinson M 2007 Majority-rule supertrees. *Systematic Biology* 56:445-452
- Couri MS & de Carvalho CJB 2003 Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63:223-232
- Couri MS & Pont A 2000 Cladistic analysis of coenosiini (Diptera: Muscidae: Coenosiinae) *Systematic Entomology* 25:373-392
- Crisci JV, Katinas L & Posadas P 2003 *Historical Biogeography: an introduction*. Harvard University Press.
- Crisci JV, Sala OE, Katinas L & Posadas P 2006 Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany* 19:1-10
- Croizat L 1964 *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Published by the author, Caracas, Venezuela
- Donato M, Posadas P, Miranda-Esquivel DR, Ortiz-Jaureguizar E & 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
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, Overton JM, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS & Zimmermann NE 2006 Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151
- Erwin TL 1981 Taxon pulses, vicariance, and dispersal: an evolutionary synthesis illustrated by carabid beetles. *Vicariance biogeography – a critique* (ed. G Nelson & DE Rosen) pp. 159-196. Columbia University Press, New York

- Fielding AH & Bell JF 1997 A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38-49
- Goloboff PA 1993 NONA versão 2.0 disponível em <http://www.cladistics.com> (acessado em 9 de Dezembro de 2008).
- Graham CH, Elith J, Hijmans RJ, Guisan A, Peterson AT, Loiselle BA & The Nceas Predicting Species Distributions Working Group 2007 The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology* 45:239–247
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT 2007 What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77:615-630
- Halas D, Zamparo D & Brooks DR 2005 A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography* 32:249-260
- Hanley JA & McNeil BJ 1982 The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology* 143:29-36
- Harold AS & Mooi RD 1994 Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43:261-266
- Hawkins BA, DeVries PJ 2009 Tropical niche conservatism and the species richness gradient of North American butterflies. *Journal of Biogeography* (DOI: 10.1111/j.1365-2699.2009.02119.x)
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF & Soeller SA 2005 Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography* 32:1035-1042
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Jaramillo CA & Soeller SA 2006 Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography* 33:770-780
- Hawkins BA, Diniz-Filho JAF, Jaramillo CA & Soeller SA 2007 Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist* 170:S16-S27
- Hernandez PA, Graham CH, Master LL & Albert DL 2006 The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A 2005 Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978
- Humphries CJ & Parenti L 1999 *Cladistic biogeography*, 2nd ed. Academic Press, London
- Janis CM 1993 Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24:467-500
- Jaramillo C, Rueda MJ & Mora G 2006 Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311:1893-1896
- Katinas L, Morrone JJ & Crisci JV 1999 Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Australian Journal of Botany* 47:111-130
- Kerr JT & Currie DJ 1999 The relative importance of evolutionary and environmental controls on broad-scale patterns of species richness in North America. *Ecoscience* 6:329-337
- Kozak KH & Wiens JJ 2006 Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution* 60:2604-2621
- Kuschel G 1960 Terrestrial zoology in southern Chile. *Proceedings of the Royal Society of London B* 152:540-550
- Kutty SN, Pape T, Pont A, Wiegmann BM & Meier R 2008 The Muscoidea (Diptera: Calyptratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49:639-652
- Latham EL & Ricklefs RE 1993 Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives* (ed. RE Ricklefs and D Schluter) pp. 294-314. University of Chicago Press, Chicago
- Lieberman BS 2003 Paleobiogeography – the relevance of fossils to biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:51-69
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A & Real R 2008 AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151
- Löwenberg-Neto P & de Carvalho CJB 2009 Areas of endemism and spatial diversification of the Muscidae (Insecta: Diptera) in the Andean and Neotropical regions. *Journal of Biogeography* 36:1750-1759

- Löwenberg-Neto P, de Carvalho CJB & Diniz-Filho JAF 2008 Spatial congruence between biotic history and species richness of Muscidae (Insecta: Diptera) in the Andean and Neotropical regions. *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research* 46:374-380
- Manel S, Williams HC & Ormerod SJ 2001 Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38:921-931
- Masuoka MP, Burke R, Colaccico M, Razuri H, Hill D & Murrell KD 2009 Predicted geographic ranges for north american sylvatic *Trichinella* species. *Journal of Parasitology* 95:829-837
- Maury EA, Pinto-da-Rocha R & Morrone JJ 1996 Distribution of *Acropsopilio chilensis* Silvestri, 1904 in southern South America (Opiliones, Palpatores, Caddidae). *Biogeographica* 72:127-132
- Mercer JM & Roth L 2003 The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science* 299:1568-1572
- Morrone JJ 2001 Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA, Vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza
- Morrone JJ 2002 Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29:149-152
- Morrone JJ 2004a Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162
- Morrone JJ 2004b La zona de transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28:41-50
- Morrone JJ 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 JJ 2007 Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520
- Morrone JJ & Lopretto EC 1994 Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21:97-109
- Nihei SS & de Carvalho CJB 2005 Distributional patterns of the Neotropical fly genus *Polietina* Schnabl and Sziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45:313-326

- Nihei SS & de Carvalho CJB 2007a Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology* 32:260-275
- Nihei SS & de Carvalho CJB 2007b Phylogeny and classification of Muscini (Diptera, Muscidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:493-532
- Nores M 1999 An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26:475-485
- Olson DM & Dinerstein E 2003 The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199-224
- Papes M & Gaubert P 2007 Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions* 13:890–902
- Pearmann PB, Guisan A, Broennimann O & Randin CF 2008 Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23:149-158
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M & Peterson AT 2007 Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102–117
- Pennington RT, Lavin M, Prado DE, Pendry CA, Pell SK & Butterworth CA 2004 Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B – Biological Sciences* 359:515-537
- Peterson AT & Nakazawa Y 2008 Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* 17:135-144
- Peterson AT, Papes M & Eaton M 2007 Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30:550-560
- Phillips SJ & Dudík M 2008 Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175
- Phillips SJ, Dudík M & Schapire RE 2004 A Maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004*
- Phillips SJ, Dudík M & Schapire RE 2006 Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259

- Pinto-da-Rocha R & Silva MB 2005 Faunistic similarity and historic biogeography of the harvestmen of Southern and Southeastern Atlantic rain forest of Brazil. *The Journal of Arachnology* 33:290-299
- Posadas P, Crisci JV, Katinas L 2006 Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments* 66:389-403
- Potter PE 1997 The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences* 10:331-344
- Puschendorf R, Carnaval AC, VanDerWal J, Zumbado-Ulate H, Chaves G, Bolaños F & Alford RA 2009 Distribution models for the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* in Costa Rica: proposing climatic refuges as a conservation tool. *Diversity and Distributions* 15:401-408
- Raes N & Steege H A null-model for significance testing of presence-only species distribution models. *Ecography* 30:727-736
- Ragan MA 1992 Phylogenetic inference based on matrix representation of trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1:53-58
- Rangel TFLVB, Diniz-Filho JAF & Bini M 2006 Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15:321-327
- Räsänen ME, Linna AM, Santos JCR & Negri FR 1995 Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269:386-390
- Roback SS 1951 A classification of the muscoid calyptrate Diptera. *Annals of Entomological Society of America* 44:327-361
- Roig-Juñet S, Dominguez MC, Floresa GE & Mattonib C 2006 Biogeographic history of South American arid lands: A view from its arthropods using TASS analysis. *Journal of Arid Environments* 66:404-420
- Romo H, García-Barros E & Lobo JM 2006 Identifying recorder-induced geographic bias in an Iberian butterfly database. *Ecography* 29:873-885
- Ruggiero A & Hawkins BA 2008 Why do mountains support so many species of birds? *Ecography* 31:306-315
- Santos AMM, Cavalcanti DR, Silva JMC & Tabarelli M 2003 Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34:437-446
- Savage J & Wheeler TA 2004 Phylogeny of the Azeliini (Diptera: Muscidae). *Studia Dipterologica* 11:259-299

- Schuehli GS, de Carvalho CJB & Wiegmann BM 2007 Molecular phylogenetics of the Muscidae (Diptera: Calyptratae): new ideas in a congruence context. *Invertebrate Systematics* 21:263-278
- Sigrist MS & de Carvalho CJB 2008 Detection of areas of endemism on two spatial scales using Parsimony Analysis of Endemicity (PAE): the Neotropical region and the Atlantic Forest. *Biota Neotropica* 8:33-42
- Silva JMC 1995 Birds of the Cerrado Region, South America. *Steenstrupia* 21:69-92
- Silva JMC 1997 Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South America. *Biodiversity and Conservation* 6:435-450
- Silva JMC, Sousa MC & Castelletti CHM 2004 Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography* 13:85-92
- Skidmore P 1985 The biology of the Muscidae of the world. *Series Entomologica* 29:1-550
- Soares EDG 2008 Reinwardtiinae (Diptera: Muscidae) é um grupo monofilético?: uma abordagem cladística morfológica e molecular. Tese de Doutorado, UFPR.
- Svenning J, Borchsenius F, Bjorholm S & Balslev H 2008 High tropical net diversification drives the New World latitudinal gradient in palm (Arecaceae) species richness. *Journal of Biogeography* 35:394-406
- Svensen H, Planke S, Malthes-Sørensen A, Jamtveit B, Myklebust R, Eidem TR & Rey SS 2004 Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. *Nature* 429:542-545
- Wiens JJ 2007 Global patterns of diversification and species richness in Amphibians. *The American Naturalist* 170:S86-S106
- Wiens JJ & Donoghue MJ 2004 Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19:639-644
- Wiens JJ & Graham CH 2005 Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519-539
- Wiens JJ, Graham CH, Moen DS, Smith SA & Reeder TW 2006 Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: Treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168:579-596
- Wiens JJ, Sukumaran J, Pyron RA & Brown RM 2009 Evolutionary and biogeographic origins of high tropical diversity in old world frogs (Ranidae). *Evolution* 63:1217-1231
- Williams JN, Seo C, Thorne J, Nelson JK, Erwin S, O'Brien JM & Schwartz MW 2009 Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15:565-576

- Wisz MS, Hijmans RJ, Li J, Peterson AT, Graham CH, Guisan A & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group 2008 Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14:763-773
- Wolfe JA 1985 Distribution of major vegetational types during Tertiary. *Geophysical Monograph* 32:357-375
- de Vivo M 1997 Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semi-arid vegetation of northeastern Brazil. *Journal of Comparative Biology* 2:63-74
- Zachos J, Pagani M, Sloan L, Thomas E & Billups K 2001 Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686-693

8. Apêndices

Apêndice 1

Espécies de Muscidae analisadas e valor da área sob a curva (ASC) das espécies com distribuição modelada. O valor “pontos” corresponde às espécies que tiveram a distribuição modelada com valor de ASC inferior a 0,85 e, por isso, os pontos de ocorrência foram utilizados na análise.

#	Espécie	ASC
1	<i>Apsil apicata</i> Malloch, 1934	0.9879
2	<i>Apsil atripes</i> Malloch, 1934	0.9952
3	<i>Apsil biseta</i> Malloch, 1934	0.9369
4	<i>Apsil dilata</i> Malloch, 1934	0.996
5	<i>Apsil diminuta</i> Couri, 2002	pontos
6	<i>Apsil flavipalpis</i> (Malloch, 1934)	0.9858
7	<i>Apsil flavithorax</i> Couri, 2005	0.9994
8	<i>Apsil maculipennis</i> Malloch, 1934	0.9935
9	<i>Apsil maculiventris</i> Malloch, 1929	0.9923
10	<i>Apsil pennata</i> Malloch, 1929	0.9878
11	<i>Apsil spatulata</i> Malloch, 1934	0.9959
12	<i>Azelia neotropica</i> Snyder, 1957	0.9939
13	<i>Biopyrellia bipuncta</i> (Wiedemann, 1830)	0.9359
14	<i>Bithoracochaeta annulata</i> Stein, 1911	0.8832
15	<i>Bithoracochaeta calopus</i> (Bigot, 1885)	0.97
16	<i>Bithoracochaeta equatorialis</i> Couri & Marques, 2001	0.9712
17	<i>Bithoracochaeta flavicoxa</i> Malloch, 1934	pontos
18	<i>Bithoracochaeta leucoprocta</i> (Wiedemann, 1830)	0.9314
19	<i>Bithoracochaeta maricaensis</i> Couri & Motta, 1995	0.9301
20	<i>Bithoracochaeta nigricoxa</i> Couri, 2005	0.9461
21	<i>Bithoracochaeta plumata</i> Albuquerque, 1955	0.948
22	<i>Bithoracochaeta varicornis</i> (Coquillett, 1900)	0.97
23	<i>Brachygasterina andina</i> Carvalho & Pont, 2006	pontos
24	<i>Brachygasterina fulvohumeralis</i> Malloch, 1922	0.9998
25	<i>Brachygasterina maculata</i> Couri, Carvalho & Pont, 2007	pontos
26	<i>Brachygasterina major</i> Malloch, 1934	0.9899
27	<i>Brachygasterina stubeli</i> (Röder, 1886)	0.9802
28	<i>Brachygasterina violaceiventris</i> Macquart, 1851	0.9926
29	<i>Catatygmus veneris</i> (Bigot, 1888)	0.9786
30	<i>Chaetagenia stigmatica</i> Malloch, 1928b	0.8614
31	<i>Charadrella albuquerquei</i> Carvalho, 1985	0.9826
32	<i>Charadrella macrosoma</i> Wulp, 1896	0.9621
33	<i>Charadrella malacophaga</i> Lopes, 1938	0.9789
34	<i>Coenosia argentifrons</i> (Malloch, 1934)	0.9892
35	<i>Coenosia atrifrons</i> Stein, 1911	0.9962
36	<i>Coenosia aurifera</i> (Malloch, 1934)	pontos
37	<i>Coenosia camorinensis</i> Albuquerque, 1956	pontos
38	<i>Coenosia chaetosa</i> Malloch, 1934	pontos
39	<i>Coenosia crassicauda</i> Stein, 1911	pontos
40	<i>Coenosia curviventris</i> Albuquerque, 1959	pontos
41	<i>Coenosia enormis</i> Albuquerque, 1956	pontos
42	<i>Coenosia ignobilis</i> Stein, 1911	0.9715
43	<i>Coenosia inaequalis</i> Malloch, 1934	pontos

44	<i>Coenosia iniqua</i> Stein, 1911	0.9944
45	<i>Coenosia inusitata</i> (Malloch, 1934)	pontos
46	<i>Coenosia latitibia</i> Albuquerque, 1957	pontos
47	<i>Coenosia leucotrichia</i> Albuquerque, 1956	pontos
48	<i>Coenosia longipede</i> Albuquerque, 1956	0.9964
49	<i>Coenosia mediocris</i> Stein, 1911	0.9955
50	<i>Coenosia minuscularis</i> Albuquerque, 1956	pontos
51	<i>Coenosia neotropica</i> Carvalho <i>et al.</i> , 1993	0.991
52	<i>Coenosia picta</i> Stein, 1911	pontos
53	<i>Coenosia pilitibia</i> Stein, 1911	pontos
54	<i>Coenosia plumbea</i> Albuquerque, 1954	0.9928
55	<i>Coenosia plumiseta</i> Stein, 1911	0.859
56	<i>Coenosia procera</i> Stein, 1911	0.9884
57	<i>Coenosia projecta</i> Malloch, 1934	pontos
58	<i>Coenosia rotundiventris</i> Stein, 1911	pontos
59	<i>Coenosia setiventris</i> Stein, 1911	0.9971
60	<i>Coenosia strenua</i> Stein, 1911	pontos
61	<i>Coenosia tarsata</i> Snyder, 1957	0.9922
62	<i>Coenosia tinctipenis</i> Albuquerque, 1956	pontos
63	<i>Coenosia trichophthalma</i> Albuquerque, 1959	pontos
64	<i>Coenosia tumida</i> Stein, 1911	0.991
65	<i>Coenosia uniformis</i> Malloch, 1934	0.9868
66	<i>Coenosia vittithorax</i> Stein, 1911	pontos
67	<i>Coenosia wulpi</i> Pont, 1972	pontos
68	<i>Cordiluroides bistriata</i> (Wulp, 1896)	0.993
69	<i>Cordiluroides insularis</i> (Williston, 1896)	0.9281
70	<i>Cordiluroides listrata</i> Albuquerque, 1954	0.9942
71	<i>Cordiluroides megalopyga</i> Albuquerque, 1954	0.9887
72	<i>Cordiluroides paulistensis</i> Couri & Gonçalves, 2002	pontos
73	<i>Correntosia bicolor</i> Malloch, 1934	pontos
74	<i>Correntosia carnifex</i> (Stein, 1911)	0.9985
75	<i>Cyrtoneurina alifusca</i> Couri, 1982	0.9642
76	<i>Cyrtoneurina arleriopsis</i> Couri, 1982	0.9981
77	<i>Cyrtoneurina biseta</i> Snyder, 1954	0.9748
78	<i>Cyrtoneurina confusa</i> Snyder, 1954	0.897
79	<i>Cyrtoneurina costalis</i> (Walker, 1853)	0.966
80	<i>Cyrtoneurina crispaseta</i> Snyder, 1954	0.8881
81	<i>Cyrtoneurina geminata</i> (Stein, 1904)	0.919
82	<i>Cyrtoneurina monstrata</i> (Wulp, 1896)	0.9401
83	<i>Cyrtoneurina uber</i> Giglio-Tos, 1893	0.8933
84	<i>Cyrtoneuropsis armipes</i> (Stein, 1911)	0.9065
85	<i>Cyrtoneuropsis beebei</i> (Curran, 1934)	0.8501
86	<i>Cyrtoneuropsis brunnea</i> (Hough, 1900)	0.9866
87	<i>Cyrtoneuropsis conspersa</i> (Stein, 1911)	0.9349
88	<i>Cyrtoneuropsis dubia</i> (Snyder, 1954)	0.9547
89	<i>Cyrtoneuropsis flaviantennata</i> (Couri, 1982)	0.9941
90	<i>Cyrtoneuropsis fuscicosta</i> (Curran, 1934)	0.926
91	<i>Cyrtoneuropsis fuscisquama</i> (Snyder, 1954)	0.9968
92	<i>Cyrtoneuropsis gemina</i> (Wiedemann, 1830)	0.8529
93	<i>Cyrtoneuropsis gluta</i> (Giglio-Tos, 1893)	0.939
94	<i>Cyrtoneuropsis immunda</i> (Stein, 1911)	0.973
95	<i>Cyrtoneuropsis incognita</i> (Snyder, 1954)	0.9766
96	<i>Cyrtoneuropsis inuber</i> (Giglio-Tos, 1863)	0.9443
97	<i>Cyrtoneuropsis maculipennis</i> Macquart, 1843	0.973

98	<i>Cyrtoneuroopsis maranhensis</i> Couri, Barros & Orsini, 2009	pontos
99	<i>Cyrtoneuroopsis mellina</i> (Stein, 1918)	0.9799
100	<i>Cyrtoneuroopsis mimica</i> (Snyder, 1954)	0.9278
101	<i>Cyrtoneuroopsis multomaculata</i> (Stein, 1904)	0.91
102	<i>Cyrtoneuroopsis neotrita</i> (Snyder, 1954)	0.9176
103	<i>Cyrtoneuroopsis ocasionalis</i> (Couri, 1982)	0.9435
104	<i>Cyrtoneuroopsis pallipes</i> (Stein, 1918)	0.99
105	<i>Cyrtoneuroopsis paraescita</i> (Couri, 1995)	0.8751
106	<i>Cyrtoneuroopsis polystigma</i> (Wulp, 1896)	0.9382
107	<i>Cyrtoneuroopsis praenubila</i> (Snyder, 1954)	0.8694
108	<i>Cyrtoneuroopsis protosetosa</i> (Snyder, 1954)	0.9307
109	<i>Cyrtoneuroopsis rescita</i> (Walker, 1861)	0.9184
110	<i>Cyrtoneuroopsis seriata</i> (Stein, 1911)	0.8729
111	<i>Cyrtoneuroopsis similata</i> (Couri, 1982)	0.9528
112	<i>Cyrtoneuroopsis spilopectera</i> (Wiedemann, 1830)	0.9486
113	<i>Cyrtoneuroopsis steini</i> (Snyder, 1954)	0.9665
114	<i>Cyrtoneuroopsis varicolor</i> (Hough, 1900)	0.9783
115	<i>Cyrtoneuroopsis veniseta</i> (Stein, 1904)	0.9346
116	<i>Cyrtoneuroopsis walkeri</i> (Pont, 1972)	0.9912
117	<i>Cyrtoneuroopsis wulpi</i> (Snyder, 1954)	0.964
118	<i>Dolichophaonia anoctiluca</i> (Carvalho, 1983)	0.9463
119	<i>Dolichophaonia brasiliensis</i> (Albuquerque, 1958)	0.9532
120	<i>Dolichophaonia cacheuta</i> (Snyder, 1957)	pontos
121	<i>Dolichophaonia catamacla</i> (Snyder, 1957)	pontos
122	<i>Dolichophaonia catharinensis</i> (Carvalho, 1983)	0.9696
123	<i>Dolichophaonia compressipalpis</i> (Stein, 1911)	0.9688
124	<i>Dolichophaonia elongata</i> (Albuquerque, 1958)	0.9176
125	<i>Dolichophaonia femorata</i> (Stein, 1911)	0.9931
126	<i>Dolichophaonia gallicola</i> (Albuquerque, 1958)	0.9804
127	<i>Dolichophaonia giacomeli</i> (Carvalho, 1981)	0.9938
128	<i>Dolichophaonia jamaicensis</i> (Carvalho, 1983)	pontos
129	<i>Dolichophaonia limbinervis</i> (Stein, 1918)	pontos
130	<i>Dolichophaonia machadoi</i> (Albuquerque, 1958)	0.9999
131	<i>Dolichophaonia noctiluca</i> (Albuquerque, 1958)	0.962
132	<i>Dolichophaonia paranaensis</i> Carvalho, 1993	pontos
133	<i>Dolichophaonia plaumanni</i> (Carvalho, 1983)	0.9916
134	<i>Dolichophaonia regina</i> (Carvalho, 1993)	pontos
135	<i>Dolichophaonia santoamarensis</i> (Albuquerque, 1958)	0.9366
136	<i>Dolichophaonia sensitarsis</i> (Carvalho, 1983)	pontos
137	<i>Dolichophaonia simplex</i> (Albuquerque, 1958)	0.9822
138	<i>Dolichophaonia spontanea</i> Carvalho, 1993	0.9665
139	<i>Dolichophaonia tachnoides</i> (Albuquerque, 1958)	0.9946
140	<i>Dolichophaonia texensis</i> (Malloch, 1923)	0.8983
141	<i>Dolichophaonia trigona</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	0.9937
142	<i>Dolichophaonia trigonata</i> (Wulp, 1896)	0.991
143	<i>Dolichophaonia unica</i> Carvalho, 1993	pontos
144	<i>Dolichophaonia vockerothi</i> (Carvalho, 1983)	pontos
145	<i>Drepanocnemis dorae</i> Stein, 1911	0.9968
146	<i>Drepanocnemis griseovirens</i> Malloch, 1928	0.9901
147	<i>Drepanocnemis hirticipes</i> Stein, 1911	0.9617
148	<i>Drymeia aterrima</i> Wulp, 1896	pontos
149	<i>Graphomya amazonensis</i> Couri & Marques, 2005	0.9303
150	<i>Graphomya analis</i> (Macquart, 1851)	0.9626
151	<i>Graphomya auriceps</i> Malloch, 1934	pontos

152	<i>Graphomya chilensis</i> Bigot, 1888	pontos
153	<i>Graphomya maculata</i> (Scopoli, 1763)	0.8659
154	<i>Graphomya meridionalis</i> Townsend, 1892	0.9584
155	<i>Graphomya mexicana</i> Giglio-Tos, 1893	0.938
156	<i>Graphomya occidentalis</i> Arntfield, 1975	0.965
157	<i>Graphomya panamensis</i> Dodge, 1965	pontos
158	<i>Graphomya podexaurea</i> (Enderlein, 1935)	0.9058
159	<i>Graphomya stipata</i> (Walker, 1953)	pontos
160	<i>Graphomya tropicalis</i> Malloch, 1934	0.8578
161	<i>Helina acrinis</i> Snyder, 1941	0.9908
162	<i>Helina acrosticalis</i> Snyder, 1941	pontos
163	<i>Helina aczeli</i> Snyder, 1957	pontos
164	<i>Helina adelpha</i> (Schiner, 1868)	pontos
165	<i>Helina albuquerquei</i> (Pont, 1972)	0.9952
166	<i>Helina angustipennis</i> (Stein, 1911)	pontos
167	<i>Helina anubes</i> Snyder, 1941	0.9915
168	<i>Helina argentina</i> Snyder, 1957	0.9966
169	<i>Helina augustipennis</i> (Stein, 1911)	pontos
170	<i>Helina auricolis</i> Albuquerque, 1980	pontos
171	<i>Helina australis</i> (Carvalho & Pont, 1993)	pontos
172	<i>Helina bigoti</i> Malloch, 1934	0.9878
173	<i>Helina biseta</i> (Stein, 1904)	0.9794
174	<i>Helina caerulea</i> (Snyder, 1949)	pontos
175	<i>Helina caneo</i> Snyder, 1941	pontos
176	<i>Helina chilensis</i> Malloch, 1934	pontos
177	<i>Helina circulatrix</i> (Walker, 1861)	pontos
178	<i>Helina connexa</i> Malloch, 1934	0.9907
179	<i>Helina consanguinea</i> (Stein, 1911)	0.9801
180	<i>Helina crepedoseta</i> Snyder, 1940	0.9845
181	<i>Helina crocea</i> Snyder, 1940	0.9588
182	<i>Helina dasyophthalma</i> Malloch, 1928	0.9721
183	<i>Helina discolor</i> (Stein, 1911)	0.9514
184	<i>Helina discreta</i> (Wulp, 1896)	0.9178
185	<i>Helina echinogaster</i> (Stein, 1911)	pontos
186	<i>Helina equator</i> Snyder, 1941	pontos
187	<i>Helina etesia</i> (Giglio-Tos, 1893)	pontos
188	<i>Helina eurycephala</i> (Stein, 1911)	0.9574
189	<i>Helina fallax</i> (Stein, 1911)	pontos
190	<i>Helina fulvapoda</i> Snyder, 1940	0.9281
191	<i>Helina fulvocalyprata</i> Malloch, 1934	pontos
192	<i>Helina fuscomarginata</i> (Snyder, 1949)	pontos
193	<i>Helina gigantea</i> Albuquerque, 1956	pontos
194	<i>Helina golbachi</i> Snyder, 1957	pontos
195	<i>Helina inepta</i> (Stein, 1911)	pontos
196	<i>Helina inepta</i> (Stein, 1911)	pontos
197	<i>Helina lasiosterna</i> Snyder, 1941	pontos
198	<i>Helina leucocephala</i> (Wulp, 1896)	0.978
199	<i>Helina longipila</i> (Stein, 1918)	0.9231
200	<i>Helina luteola</i> Albuquerque, 1956	pontos
201	<i>Helina maculipes</i> (Stein, 1918)	pontos
202	<i>Helina marginipennis</i> (Stein, 1904)	0.9754
203	<i>Helina meraca</i> (Wulp, 1896)	pontos
204	<i>Helina neotropica</i> (Snyder, 1951)	pontos
205	<i>Helina nigrimana</i> (Macquart, 1851)	0.9904

206	<i>Helina nigrina</i> (Wiedemann, 1830)	0.9418
207	<i>Helina nivaloides</i> Albuquerque, 1956	pontos
208	<i>Helina nobilis</i> Albuquerque, 1956	pontos
209	<i>Helina parvula</i> (Wulp, 1896)	0.939
210	<i>Helina pedella</i> (Wiedemann, 1830)	0.9418
211	<i>Helina piliceps</i> (Stein, 1911)	pontos
212	<i>Helina poeciloptera</i> (Schiner, 1868)	0.9932
213	<i>Helina praecipua</i> (Walker, 1853)	0.9704
214	<i>Helina prima</i> (Malloch, 1921b)	pontos
215	<i>Helina prolatifrons</i> Snyder, 1940	pontos
216	<i>Helina refusa</i> (Giglio-Tos, 1893)	pontos
217	<i>Helina regobarrosi</i> Albuquerque, 1958	0.9964
218	<i>Helina rubripalpis</i> (Wulp, 1896)	0.9438
219	<i>Helina rufiguttata</i> (Macquart, 1851)	0.9458
220	<i>Helina rufoapicata</i> Malloch, 1934	pontos
221	<i>Helina sera</i> (Giglio-Tos, 1893)	pontos
222	<i>Helina signatipennis</i> (Wulp, 1896)	0.9172
223	<i>Helina simplex</i> Malloch, 1934	pontos
224	<i>Helina subreptitia</i> (Albuquerque & Lopes, 1979)	0.9035
225	<i>Helina tarsalis</i> (Stein, 1918)	pontos
226	<i>Helina trichops</i> (Stein, 1918)	pontos
227	<i>Helina umbrosa</i> (Wulp, 1896)	0.995
228	<i>Helina viola</i> Malloch, 1934	pontos
229	<i>Helina walkeri</i> Carvalho & Pont, 1993	pontos
230	<i>Helina xena</i> Malloch, 1934	0.9968
231	<i>Hydrotaea acuta</i> Stein, 1898	pontos
232	<i>Hydrotaea cyaneiventris</i> Macquart, 1851	0.962
233	<i>Hydrotaea nicholsoni</i> Curran, 1939	0.9751
234	<i>Hydrotaea nubilicosta</i> Malloch, 1923	pontos
235	<i>Hydrotaea villosa</i> Stein, 1904	0.9967
236	<i>Hydrotea dentipes</i> (Fabricius, 1805)	0.9783
237	<i>Insulamyia inusitata</i> Couri, 1982	pontos
238	<i>Itatingamyia bivittata</i> Albuquerque, 1979	pontos
239	<i>Limnophora aczeli</i> (Snyder, 1957)	0.888
240	<i>Limnophora alacris</i> Stein, 1911	pontos
241	<i>Limnophora albuquerquei</i> (Lopes & Couri, 1987)	0.9374
242	<i>Limnophora altaneira</i> (Albuquerque, 1954)	0.9523
243	<i>Limnophora aurifacies</i> Stein, 1911	0.9723
244	<i>Limnophora barbitarsis</i> Stein, 1911	0.999
245	<i>Limnophora brevihirta</i> Malloch, 1934	0.8791
246	<i>Limnophora breviseta</i> Stein, 1911	pontos
247	<i>Limnophora corvina</i> (Giglio-Tos, 1893)	0.9777
248	<i>Limnophora cubana</i> Johnson, 1919	pontos
249	<i>Limnophora deleta</i> (Wulp, 1896)	0.965
250	<i>Limnophora elegans</i> Macquart, 1843	0.9652
251	<i>Limnophora exul</i> Williston, 1896	0.9953
252	<i>Limnophora garrula</i> (Giglio-Tos, 1893)	0.9826
253	<i>Limnophora gracilitarsis</i> Stein, 1911	0.9618
254	<i>Limnophora iniqua</i> (Stein, 1911)	0.9782
255	<i>Limnophora integra</i> Stein, 1911	0.9827
256	<i>Limnophora lopesae</i> (Carvalho & Pont)	0.8615
257	<i>Limnophora marginata</i> Stein, 1904	0.927
258	<i>Limnophora marginipennis</i> Stein, 1911	0.9038
259	<i>Limnophora minuscula</i> (Wulp, 1896)	pontos

260	<i>Limnophora narona</i> (Walker, 1849)	pontos
261	<i>Limnophora nigragentata</i> (Albuquerque, 1954)	0.9831
262	<i>Limnophora ovativentris</i> (Macquart, 1851)	pontos
263	<i>Limnophora paranaensis</i> (Albuquerque, 1954)	0.9921
264	<i>Limnophora patagonica</i> Malloch, 1934	0.9488
265	<i>Limnophora paulistana</i> (Lopes & Khouri, 1991)	pontos
266	<i>Limnophora pica</i> (Macquart, 1851)	0.9253
267	<i>Limnophora piliseta</i> Stein, 1919	0.9492
268	<i>Limnophora platystoma</i> (Thomson, 1869)	pontos
269	<i>Limnophora porteri</i> Brethes, 1919	pontos
270	<i>Limnophora pura</i> Stein, 1911	0.9532
271	<i>Limnophora saeva</i> (Wiedemann, 1830)	0.9436
272	<i>Limnophora snyderi</i> (Lopes & Couri, 1987b)	0.9265
273	<i>Limnophora vittata</i> Macquart, 1851	0.9604
274	<i>Lispe albitarsis</i> (Stein, 1898)	0.988
275	<i>Lispe bahama</i> Snyder, 1958	pontos
276	<i>Lispe cotidiana</i> (Snyder, 1954)	pontos
277	<i>Lispe latana</i> Snyder, 1949	0.9848
278	<i>Lispe levis</i> (Stein, 1911)	0.9753
279	<i>Lispe lisarba</i> (Snyder, 1949)	pontos
280	<i>Lispe nasoni</i> (Stein, 1898)	0.9996
281	<i>Lispe serotina</i> Wulp, 1896	0.9677
282	<i>Lispe setuligera</i> (Stein, 1911)	0.9695
283	<i>Lispe tentaculata</i> (De Geer, 1776)	0.9935
284	<i>Lispe vilis</i> (Stein, 1911)	0.8484
285	<i>Lispoides abnorminervis</i> (Stein, 1911)	0.987
286	<i>Lispoides argenriceps</i> Malloch, 1934	0.972
287	<i>Lispoides argentina</i> Malloch, 1934	pontos
288	<i>Lispoides atrisquama</i> (Stein, 1904)	0.9787
289	<i>Lispoides diluta</i> (Stein, 1911)	pontos
290	<i>Lispoides elegantula</i> (Pont , 1972)	pontos
291	<i>Lispoides gracilis</i> (Stein, 1911)	0.9821
292	<i>Lispoides guatemala</i> Snyder, 1951	0.9244
293	<i>Lispoides inaequifrons</i> Malloch, 1934	0.9874
294	<i>Lispoides insularis</i> Hennig, 1957	pontos
295	<i>Lispoides laevis</i> (Stein, 1911)	pontos
296	<i>Lispoides latifrons</i> (Snyder, 1957)	pontos
297	<i>Lispoides lopesi</i> (Albuquerque, 1955)	0.9991
298	<i>Lispoides nigrbasis</i> (Stein, 1911)	0.9856
299	<i>Lispoides propinqua</i> (Stein, 1911)	pontos
300	<i>Lispoides pubiceps</i> (Stein, 1911)	0.9882
301	<i>Lispoides triplex</i> (Stein, 1911)	0.9867
302	<i>Lispoides uniseta</i> (Malloch, 1934)	pontos
303	<i>Micropotamia amazonica</i> (Albuquerque & Lopes, 1982)	0.9948
304	<i>Micropotamia cilitibia</i> (Albuquerque, 1955)	0.9315
305	<i>Micropotamia fucisquama</i> (Wulp, 1896)	pontos
306	<i>Morellia (Trichomorellia) callidimera</i> (Bigot, 1887)	pontos
307	<i>Morellia (Trichomorellia) nigritiba</i> (Snyder, 1949)	pontos
308	<i>Morellia (Trichomorellia) trichops</i> (Malloch, 1923)	0.9563
309	<i>Morellia (Xenomorellia) holti</i> (Malloch, 1923)	0.9748
310	<i>Morellia (Xenomorellia) montanhesa</i> (Albuquerque, 1952)	0.9771
311	<i>Micropotamia minuscula</i> (Albuquerque, 1955)	0.9296
312	<i>Mulfordia ferruginea</i> Malloch, 1928	pontos
313	<i>Mulfordia secunda</i> Snyder, 1951	pontos

314	<i>Mydaea nubivena</i> Snyder, 1941	pontos
315	<i>Mydaea plaumanni</i> Snyder, 1941	0.9949
316	<i>Myospila cyanea</i> (Macquart, 1843)	0.9633
317	<i>Myospila fluminensis</i> Couri & Lopes, 1988	0.9501
318	<i>Myospila matogrossensis</i> Couri & Lopes, 1988	0.8551
319	<i>Myospila meditabunda</i> (Fabricius, 1781)	0.8555
320	<i>Myospila obscura</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	0.9898
321	<i>Myospila pallidicornis</i> (Bigot, 1887)	0.9375
322	<i>Neivamyia antunesi</i> Lopes, 1955	pontos
323	<i>Neivamyia flavicornis</i> (Malloch, 1928)	0.9931
324	<i>Neivamyia latifrons</i> Malloch, 1932	0.9805
325	<i>Neivamyia travassosi</i> Lopes & Mangabeira, 1938	pontos
326	<i>Neodexiopsis alacris</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.995
327	<i>Neodexiopsis albisquamae</i> (Albuquerque, 1959)	pontos
328	<i>Neodexiopsis annulipes</i> (Macquart, 1843)	0.9736
329	<i>Neodexiopsis antennata</i> Couri, 1987	pontos
330	<i>Neodexiopsis arizona</i> Snyder, 1958	pontos
331	<i>Neodexiopsis barbiventris</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.9374
332	<i>Neodexiopsis brevicornis</i> (Malloch, 1934)	0.9998
333	<i>Neodexiopsis cacumina</i> Snyder, 1957	0.9947
334	<i>Neodexiopsis calopyga</i> (Loew, 1872)	0.9903
335	<i>Neodexiopsis cambuquirensis</i> (Albuquerque, 1954)	0.989
336	<i>Neodexiopsis cinerea</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9902
337	<i>Neodexiopsis cirratipila</i> Snyder, 1957	0.9659
338	<i>Neodexiopsis clavacula</i> Snyder, 1957	pontos
339	<i>Neodexiopsis crassicrurus</i> Snyder, 1957	pontos
340	<i>Neodexiopsis crispiseta</i> Snyder, 1957	pontos
341	<i>Neodexiopsis croceafrons</i> Snyder, 1957b	0.8578
342	<i>Neodexiopsis declivis</i> (Stein, 1904)	pontos
343	<i>Neodexiopsis devia</i> (Curran, 1934)	pontos
344	<i>Neodexiopsis diaphana</i> Stein, 1911	0.9985
345	<i>Neodexiopsis discolorisexus</i> Snyder, 1957a	pontos
346	<i>Neodexiopsis ditiportus</i> Snyder, 1957	pontos
347	<i>Neodexiopsis dubia</i> (Bigot, 1885)	0.9929
348	<i>Neodexiopsis ebenifemur</i> Snyder, 1957	pontos
349	<i>Neodexiopsis elegans</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.9463
350	<i>Neodexiopsis emmesa</i> (Malloch, 1934)	0.8745
351	<i>Neodexiopsis erecta</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9692
352	<i>Neodexiopsis facilis</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9914
353	<i>Neodexiopsis flavipalpis</i> Albuquerque, 1956	0.9913
354	<i>Neodexiopsis flavipes</i> Williston, 1896	0.9914
355	<i>Neodexiopsis fulvifrontis</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.9754
356	<i>Neodexiopsis geniculata</i> (Bigot, 1885)	0.8907
357	<i>Neodexiopsis genupuncta</i> (Stein, 1904)	pontos
358	<i>Neodexiopsis hydrotaeiformis</i> Snyder, 1958	pontos
359	<i>Neodexiopsis incurva</i> Stein, 1911	pontos
360	<i>Neodexiopsis intoniclunis</i> Snyder, 1957	pontos
361	<i>Neodexiopsis itatiaiensis</i> (Albuquerque, 1954)	pontos
362	<i>Neodexiopsis lanigera</i> (Stein, 1918)	pontos
363	<i>Neodexiopsis latifrons</i> (Thomson, 1869)	pontos
364	<i>Neodexiopsis latimaculata</i> (Albuquerque, 1956)	pontos
365	<i>Neodexiopsis legitima</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9692
366	<i>Neodexiopsis lineata</i> (Stein, 1904)	pontos
367	<i>Neodexiopsis lunatisigna</i> (Snyder, 1957)	pontos

368	<i>Neodexiopsis macrocera</i> (Wulp, 1896)	pontos
369	<i>Neodexiopsis magnicornis</i> Snyder, 1958	pontos
370	<i>Neodexiopsis maldonadoi</i> Snyder, 1957	pontos
371	<i>Neodexiopsis mesofulvata</i> (Albuquerque, 1959)	0.9854
372	<i>Neodexiopsis micans</i> Snyder, 1957	pontos
373	<i>Neodexiopsis microchaeta</i> (Malloch, 1934)	0.9982
374	<i>Neodexiopsis neoaustralis</i> Snyder, 1957	0.9863
375	<i>Neodexiopsis neoflavipes</i> Snyder, 1957	pontos
376	<i>Neodexiopsis neomacrocera</i> Snyder, 1957	0.9848
377	<i>Neodexiopsis nigerrima</i> (Malloch, 1934)	0.9925
378	<i>Neodexiopsis novissima</i> Couri & Albuquerque, 1979	pontos
379	<i>Neodexiopsis novissimum</i> Couri & Albuquerque, 1979	pontos
380	<i>Neodexiopsis obtusiloba</i> (Malloch, 1934)	0.9552
381	<i>Neodexiopsis paranaensis</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.965
382	<i>Neodexiopsis parvula</i> Albuquerque, 1958	pontos
383	<i>Neodexiopsis paulistensis</i> Albuquerque, 1956	0.9944
384	<i>Neodexiopsis pectinata</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.9679
385	<i>Neodexiopsis peninsula</i> Snyder, 1958	0.999
386	<i>Neodexiopsis peruviana</i> Snyder, 1958	0.9988
387	<i>Neodexiopsis pilosa</i> (Stein, 1904)	0.9514
388	<i>Neodexiopsis plumbifrons</i> (Albuquerque, 1956)	pontos
389	<i>Neodexiopsis ponti</i> Couri, 1987	0.9738
390	<i>Neodexiopsis preacuta</i> Snyder, 1958	pontos
391	<i>Neodexiopsis priscipagus</i> Snyder, 1958	pontos
392	<i>Neodexiopsis punctulata</i> (Wulp, 1896)	0.8612
393	<i>Neodexiopsis pura</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9926
394	<i>Neodexiopsis quintivena</i> Snyder, 1957b	pontos
395	<i>Neodexiopsis rara</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9566
396	<i>Neodexiopsis rava</i> Snyder, 1957	pontos
397	<i>Neodexiopsis recedens</i> (Stein, 1904)	0.9386
398	<i>Neodexiopsis rex</i> Curran, 1928	pontos
399	<i>Neodexiopsis rufipes</i> (Macquart, 1851)	0.9785
400	<i>Neodexiopsis rufitibia</i> (Stein, 1919)	0.999
401	<i>Neodexiopsis rustica</i> (Albuquerque, 1956)	0.957
402	<i>Neodexiopsis setipuncta</i> Snyder, 1957	0.952
403	<i>Neodexiopsis sima</i> Snyder, 1957	pontos
404	<i>Neodexiopsis similis</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	0.9692
405	<i>Neodexiopsis sociabilis</i> Blanchard, 1937	pontos
406	<i>Neodexiopsis subtilis</i> Couri & Albuquerque, 1979	pontos
407	<i>Neodexiopsis sulina</i> Couri, 1987	pontos
408	<i>Neodexiopsis tenuicornis</i> (Wulp, 1896)	0.8937
409	<i>Neodexiopsis tinctifacies</i> (Albuquerque, 1958)	0.9886
410	<i>Neodexiopsis truncata</i> (Stein, 1911)	0.9994
411	<i>Neodexiopsis uber</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	0.9914
412	<i>Neodexiopsis uspallata</i> Snyder, 1957	pontos
413	<i>Neodexiopsis vitilis</i> Giglio-Tos, 1894	pontos
414	<i>Neodexiopsis vulgaris</i> Couri & Albuquerque, 1979	0.9951
415	<i>Neodexiopsis xanthopoda</i> (Albuquerque, 1956)	pontos
416	<i>Neomuscina apicata</i> (Stein, 1904)	pontos
417	<i>Neomuscina atincta</i> Snyder, 1949	0.9547
418	<i>Neomuscina atincticosta</i> Snyder, 1949	0.9877
419	<i>Neomuscina capalta</i> Snyder, 1949	0.857
420	<i>Neomuscina currani</i> Snyder, 1949	0.9493
421	<i>Neomuscina dorsipuncta</i> (Stein, 1918)	0.8966

422	<i>Neomuscina douradensis</i> Lopes & Khouri, 1996	pontos
423	<i>Neomuscina goianensis</i> Lopes & Khouri, 1995	0.9071
424	<i>Neomuscina inflexa</i> (Stein, 1918)	0.9784
425	<i>Neomuscina instabilis</i> Snyder, 1949	0.9335
426	<i>Neomuscina macrops</i> Snyder, 1949	pontos
427	<i>Neomuscina mediana</i> Snyder, 1949	0.9059
428	<i>Neomuscina mexicana</i> (Macquart, 1943)	0.968
429	<i>Neomuscina mimosa</i> Lopes & Khouri, 1996	pontos
430	<i>Neomuscina neosimilis</i> Snyder, 1949	0.9796
431	<i>Neomuscina neotropica</i> (Curran, 1934)	0.9588
432	<i>Neomuscina nigricosta</i> Snyder, 1949	pontos
433	<i>Neomuscina nudistigma</i> Snyder, 1949	0.9384
434	<i>Neomuscina paramediana</i> Lopes & Khouri, 1996	0.9196
435	<i>Neomuscina parilis</i> (Giglio-Tos, 1893)	pontos
436	<i>Neomuscina pictipennis</i> (Bigot, 1878)	0.9379
437	<i>Neomuscina ponti</i> Lopes & Khouri, 1995	0.9585
438	<i>Neomuscina rufoscutella</i> Dodge, 1955	0.9976
439	<i>Neomuscina sanespra</i> Snyder, 1949	0.9885
440	<i>Neomuscina schadei</i> Snyder, 1949	0.9639
441	<i>Neomuscina scutellata</i> (Johnson, 1919)	pontos
442	<i>Neomuscina similata</i> Snyder, 1949	0.8589
443	<i>Neomuscina stabilis</i> (Stein, 1911)	0.8958
444	<i>Neomuscina tauota</i> Lopes, 1984	pontos
445	<i>Neomuscina tinctinervis</i> (Stein, 1918)	0.8974
446	<i>Neomuscina tripunctata</i> (Wulp, 1896)	0.9187
447	<i>Neomuscina triseta</i> Snyder, 1949	0.983
448	<i>Neomuscina vecta</i> (Giglio-Tos, 1893)	pontos
449	<i>Neomuscina vitoriae</i> Lopes & Khouri, 1995	0.9164
450	<i>Neomuscina zosteris</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	0.979
451	<i>Neomusciniopsis latifrontata</i> Albuquerque & Lopes, 1982	pontos
452	<i>Neorypellia neglecta</i> (Townsend, 1939)	0.8886
453	<i>Neurotrixa felsina</i> (Walker, 1849)	0.9876
454	<i>Neurotrixa marinonii</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9937
455	<i>Neurotrixa sulina</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0.9756
456	<i>Notoschoenomyza annulata</i> (Stein, 1911)	0.9987
457	<i>Notoschoenomyza chrysiceps</i> Malloch, 1934	pontos
458	<i>Notoschoenomyza costata</i> Snyder, 1957	pontos
459	<i>Notoschoenomyza diminuta</i> Couri & Marques, 2004	0.9026
460	<i>Notoschoenomyza immaculata</i> (Walker, 1863)	0.9844
461	<i>Notoschoenomyza kuscheli</i> Hennig, 1955	pontos
462	<i>Notoschoenomyza spinicosta</i> (Stein, 1904)	0.9869
463	<i>Notoschoenomyza sulfuriceps</i> Malloch, 1934	pontos
464	<i>Oxytonocera nigrohalterata</i> (Stein, 1904)	0.9514
465	<i>Pachyceramyia cordyluroides</i> (Stein, 1898)	0.999
466	<i>Pachyceramyia enigmatica</i> Albuquerque, 1955	pontos
467	<i>Pachyceramyia longispina</i> (Malloch, 1923)	pontos
468	<i>Palpibracus albuquerquei</i> Carvalho, 1989	0.9977
469	<i>Palpibracus apicalis</i> (Malloch, 1934)	0.9858
470	<i>Palpibracus carvalhoi</i> Lopes & Khouri, 1996	pontos
471	<i>Palpibracus chilensis</i> (Bigot, 1885)	0.9923
472	<i>Palpibracus confusus</i> (Malloch, 1928)	0.9878
473	<i>Palpibracus fasciculatus</i> (Malloch, 1934)	0.9922
474	<i>Palpibracus lancifer</i> (Malloch, 1934)	0.9959
475	<i>Palpibracus nigriventris</i> (Malloch, 1928)	0.9994

476	<i>Palpibracus peruvianus</i> (Malloch, 1929)	0.9935
477	<i>Palpibracus pilosus</i> Macquart, 1851	0.899
478	<i>Palpibracus separatus</i> (Malloch, 1934)	0.9784
479	<i>Palpibracus similis</i> (Malloch, 1934)	0.9538
480	<i>Palpibracus spicatus</i> (Malloch, 1934)	0.9544
481	<i>Palpibracus trivitattus</i> (Malloch, 1934)	0.9908
482	<i>Palpibracus univittatus</i> (Bigot, 1857)	0.9939
483	<i>Parapyrellia oportuna</i> Albuquerque & Lopes, 1979	pontos
484	<i>Pentacricia aldrichii</i> Stein, 1898	pontos
485	<i>Phaonia abdita</i> (Giglio-Tos, 1893)	0.9103
486	<i>Phaonia advena</i> Snyder, 1957	0.9698
487	<i>Phaonia annulata</i> (Albuquerque, 1957)	0.9636
488	<i>Phaonia aurantica</i> (Albuquerque & Medeiros, 1980)	pontos
489	<i>Phaonia bigoti</i> (Albuquerque, 1957)	0.9859
490	<i>Phaonia bipunctata</i> (Schiner, 1868)	0.8601
491	<i>Phaonia californiensis</i> (Malloch, 1923)	0.9269
492	<i>Phaonia curvata</i> (Stein, 1904)	0.9892
493	<i>Phaonia hugonis</i> Carvalho, 1989	0.9946
494	<i>Phaonia latinervis</i> (Stein, 1904)	0.899
495	<i>Phaonia lentiginosa</i> Snyder, 1957	0.9784
496	<i>Phaonia maculosa</i> Stein, 1911	pontos
497	<i>Phaonia major</i> Carvalho, 1984	0.9544
498	<i>Phaonia mexala</i> (Snyder, 1957)	pontos
499	<i>Phaonia mexicana</i> Carvalho, 1984	0.9908
500	<i>Phaonia minuta</i> Carvalho, 1984	0.999
501	<i>Phaonia nigerrima</i> Carvalho, 1984	pontos
502	<i>Phaonia nigriventris</i> (Albuquerque, 1954)	0.9744
503	<i>Phaonia praesuturalis</i> (Stein, 1904)	0.9264
504	<i>Phaonia punctinervis</i> Stein, 1911	0.9118
505	<i>Phaonia punoensis</i> Coelho, 1998	pontos
506	<i>Phaonia quercus</i> Coelho, 1998	0.9792
507	<i>Phaonia robusta</i> Carvalho, 1984	0.9837
508	<i>Phaonia shannoni</i> (Carvalho & Pont, 1993)	0.9902
509	<i>Phaonia similata</i> (Albuquerque, 1957)	0.9951
510	<i>Phaonia soratiensis</i> Coelho, 1998	pontos
511	<i>Phaonia tetragona</i> Gaminara, 1930	pontos
512	<i>Phaonia triseta</i> Curran, 1931	0.9711
513	<i>Phaonia trispila</i> (Bigot, 1885)	0.9905
514	<i>Phaonia venicurva</i> (Stein, 1904)	pontos
515	<i>Philornis aitkeni</i> Dodge, 1963	pontos
516	<i>Philornis albuquerquei</i> Couri, 1983	0.9468
517	<i>Philornis amazonensis</i> Couri, 1983	0.8556
518	<i>Philornis angustifrons</i> (Loew, 1861)	0.9175
519	<i>Philornis bellus</i> Couri, 1984	pontos
520	<i>Philornis blanchardi</i> Garcia, 1952	pontos
521	<i>Philornis carinatus</i> Dodge, 1968	0.8756
522	<i>Philornis deceptivus</i> Dodge & Aitken, 1968	0.9491
523	<i>Philornis diminutus</i> Couri, 1984	pontos
524	<i>Philornis downsi</i> Dodge & Aitken, 1968	0.9727
525	<i>Philornis falsificus</i> Dodge & Aitken, 1968	0.9451
526	<i>Philornis fasciventris</i> (Wulp, 1896)	0.9832
527	<i>Philornis frontalis</i> Couri, 1984	pontos
528	<i>Philornis fumicosta</i> Dodge, 1968	pontos
529	<i>Philornis gagei</i> Couri, 1983	0.9434

530	<i>Philornis glaucinis</i> Dodge & Aitken, 1968	0.9005
531	<i>Philornis grandis</i> Couri, 1984	0.8577
532	<i>Philornis insularis</i> Couri, 1983	pontos
533	<i>Philornis lopesi</i> Couri, 1983	pontos
534	<i>Philornis masoni</i> Couri, 1986	0.9517
535	<i>Philornis medianus</i> Couri, 1984	pontos
536	<i>Philornis mima</i> (Townsend, 1927)	pontos
537	<i>Philornis mimicola</i> Dodge, 1968	0.8587
538	<i>Philornis nielseni</i> Dodge, 1968	pontos
539	<i>Philornis niger</i> Dodge & Aitken, 1968	0.9685
540	<i>Philornis obscurinervis</i> Couri, 1984	pontos
541	<i>Philornis obscurus</i> (Wulp, 1896)	0.8708
542	<i>Philornis pici</i> (Macquart, 1854)	pontos
543	<i>Philornis querulus</i> Dodge & Aitken, 1968	pontos
544	<i>Philornis rettenmeyeri</i> Dodge, 1963	pontos
545	<i>Philornis rufoscutellaris</i> (Couri, 1983)	0.9428
546	<i>Philornis sabroskyi</i> Albuquerque, 1957	0.9622
547	<i>Philornis sanguinis</i> Dodge & Aitken, 1968	pontos
548	<i>Philornis schildi</i> Dodge, 1963	pontos
549	<i>Philornis seguyi</i> Garcia, 1952	0.9401
550	<i>Philornis setinervis</i> Dodge, 1963	0.9964
551	<i>Philornis spermophilae</i> (Townsend, 1895)	pontos
552	<i>Philornis steini</i> (Pont, 1972)	0.8546
553	<i>Philornis torquans</i> (Nielsen, 1913)	0.9486
554	<i>Philornis trinitensis</i> Dodge & Aitken, 1968	pontos
555	<i>Philornis umanani</i> Garcia, 1952	0.9703
556	<i>Philornis univittatus</i> Dodge, 1968	pontos
557	<i>Philornis vespidualis</i> Dodge, 1968	0.9075
558	<i>Philornis vulgaris</i> Couri, 1984	pontos
559	<i>Philornis zeteki</i> Dodge, 1963	pontos
560	<i>Pilispina benevenuta</i> (Albuquerque, 1957)	pontos
561	<i>Pilispina differa</i> (Couri & Carvalho, 1993)	pontos
562	<i>Pilispina fumipennis</i> (Albuquerque, 1954)	0.9951
563	<i>Pilispina medinai</i> (Snyder, 1957)	0.9852
564	<i>Pilispina paula</i> (Medeiros, 1980)	0.8816
565	<i>Pilispina pilitibia</i> Albuquerque, 1954	0.9639
566	<i>Plumispina longipilis</i> Albuquerque, 1954	0.9507
567	<i>Plumispina similis</i> Costacurta & Carvalho, 2003	0.9848
568	<i>Polietina bicolor</i> Albuquerque, 1956	0.9702
569	<i>Polietina flavithorax</i> (Stein, 1904)	0.9235
570	<i>Polietina major</i> Albuquerque, 1956	0.9629
571	<i>Polietina minor</i> (Albuquerque, 1956)	0.9434
572	<i>Polietina nigra</i> Couri & Carvalho, 1996	0.9431
573	<i>Polietina orbitalis</i> (Stein, 1904)	0.9722
574	<i>Polietina prima</i> (Couri & Machado, 1990)	0.8865
575	<i>Polietina rubella</i> (Wulp, 1896)	pontos
576	<i>Polietina steini</i> (Enderlein, 1927)	0.9473
577	<i>Polietina univittata</i> Couri & Carvalho, 1996	0.9951
578	<i>Polietina wulpi</i> Couri & Carvalho, 1997	0.9788
579	<i>Potamia plumata</i> (Carvalho, 1981)	0.987
580	<i>Potamia scraba</i> (Giglio-Tos, 1893)	0.9884
581	<i>Pseudoptilolepis centralis</i> Schuehli & Carvalho, 2005	0.9271
582	<i>Pseudoptilolepis chrysellae</i> Schuehli & Carvalho, 2005	0.9828
583	<i>Pseudoptilolepis confusa</i> Snyder, 1949	0.9634

584	<i>Pseudoptilolepis crocina</i> Schuehli & Carvalho, 2005	0.8903
585	<i>Pseudoptilolepis elbida</i> Schuehli & Carvalho, 2005	pontos
586	<i>Pseudoptilolepis fluminensis</i> Albuquerque, 1954	0.9617
587	<i>Pseudoptilolepis fulvapoda</i> Snyder, 1949	0.9914
588	<i>Pseudoptilolepis latipalpis</i> (Stein, 1918)	0.9985
589	<i>Pseudoptilolepis nigripoda</i> Snyder, 1949	0.9146
590	<i>Pseudoptilolepis nudapleura</i> Snyder, 1949	0.98
591	<i>Reynoldsia aurifera</i> (Bigot, 1885)	0.9765
592	<i>Reynoldsia brevitarsis</i> Malloch, 1934	pontos
593	<i>Reynoldsia coxata</i> Malloch, 1934	0.9821
594	<i>Reynoldsia pectinata</i> Malloch, 1934	0.9997
595	<i>Reynoldsia pteropleuralis</i> Malloch, 1934	0.9887
596	<i>Reynoldsia rufoapicata</i> Malloch, 1934	0.9944
597	<i>Reynoldsia scutellata</i> Malloch, 1934	0.9892
598	<i>Reynoldsia trochanterata</i> Malloch, 1934	pontos
599	<i>Rhabdoptera striatipennis</i> (Stein, 1911)	0.9883
600	<i>Sarcopromusca pruna</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	0.9713
601	<i>Sarcopromusca sarcophagina</i> (Wulp, 1896)	0.8621
602	<i>Scenetes cardini</i> Malloch, 1936	0.9816
603	<i>Schoenomyza albomedia</i> Malloch, 1934	pontos
604	<i>Schoenomyza argyriceps</i> Malloch, 1934	pontos
605	<i>Schoenomyza armipes</i> Malloch, 1934	0.9928
606	<i>Schoenomyza aurifrons</i> Malloch, 1918	pontos
607	<i>Schoenomyza bella</i> Malloch, 1934	pontos
608	<i>Schoenomyza biseriata</i> Malloch, 1934	pontos
609	<i>Schoenomyza breviventris</i> Stein, 1911	0.9894
610	<i>Schoenomyza evittata</i> Malloch, 1934	pontos
611	<i>Schoenomyza fuscifacies</i> Malloch, 1934	pontos
612	<i>Schoenomyza latvittata</i> Malloch, 1934	pontos
613	<i>Schoenomyza mallochi</i> Pont, 1972	pontos
614	<i>Schoenomyza napensis</i> Couri, 1996	pontos
615	<i>Schoenomyza neobiseriata</i> Snyder, 1957	pontos
616	<i>Schoenomyza neotropica</i> Carvalho & Pont, 1993	pontos
617	<i>Schoenomyza nigrithorax</i> Stein, 1911	pontos
618	<i>Schoenomyza tarsalis</i> Malloch, 1934	pontos
619	<i>Schoenomyza univittata</i> Malloch, 1934	0.9858
620	<i>Schoenomyza willinki</i> Snyder, 1957	pontos
621	<i>Schoenomyzina biseta</i> (Stein, 1911)	0.9994
622	<i>Schoenomyzina emdeni</i> Hennig, 1955	pontos
623	<i>Schoenomyzina fuscicosa</i> Malloch, 1934	0.9928
624	<i>Schoenomyzina pallicornis</i> Malloch, 1934	0.9928
625	<i>Schoenomyzina triangularis</i> Malloch, 1934	0.9919
626	<i>Schoenomyzina unicolor</i> (Stein, 1911)	pontos
627	<i>Scutellomusca scutellaris</i> (Fabricius, 1805)	0.8826
628	<i>Souzalopesmyia amazonica</i> Albuquerque, 1951	0.9988
629	<i>Souzalopesmyia carioca</i> Albuquerque, 1951	0.9018
630	<i>Souzalopesmyia paraensis</i> Carvalho, 1999	0.9804
631	<i>Souzalopesmyia singularis</i> (Stein, 1911)	0.9796
632	<i>Souzalopesmyia sulina</i> Carvalho, 1999	pontos
633	<i>Spathipheromyia albiceps</i> Malloch, 1934	pontos
634	<i>Spathipheromyia apicalis</i> (Stein, 1911)	0.9974
635	<i>Spathipheromyia atra</i> Malloch, 1934	0.9868
636	<i>Spathipheromyia chilensis</i> Malloch, 1934	0.9999
637	<i>Spathipheromyia fenestrata</i> (Bigot, 1888)	pontos

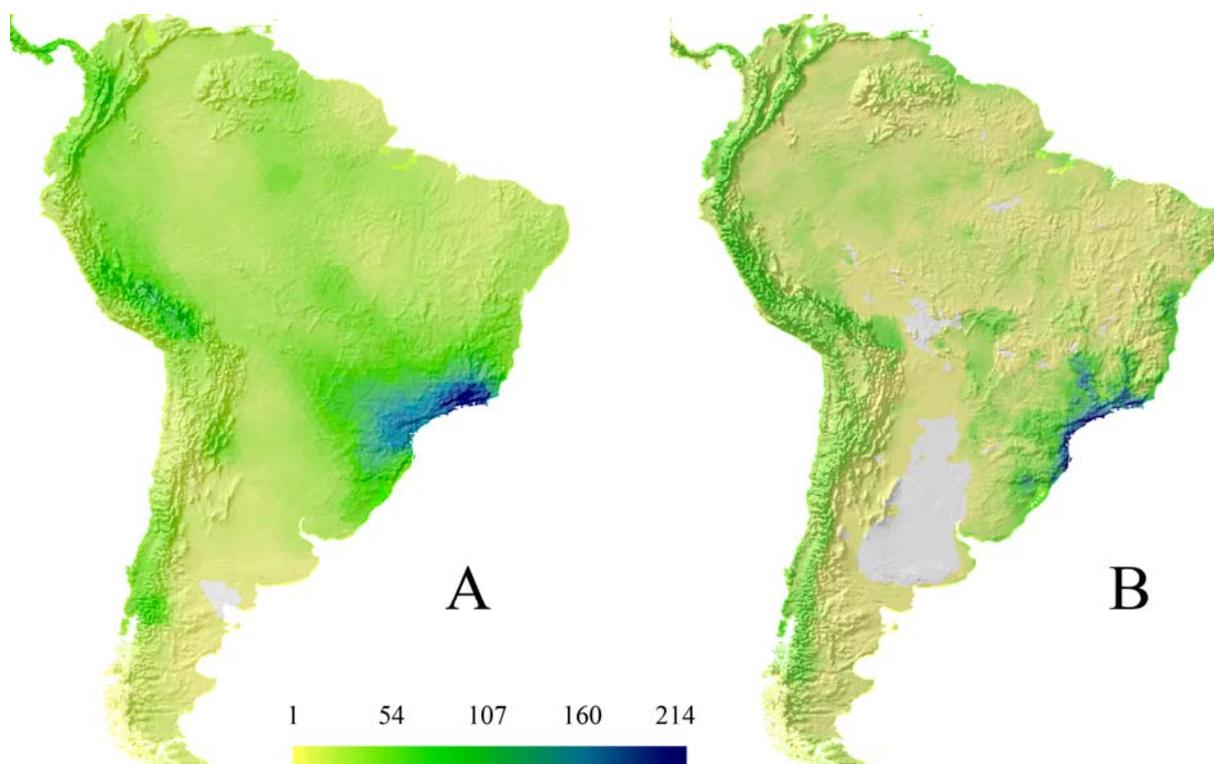
638	<i>Spathipheromyia fuscipalpis</i> (Stein, 1911)	0.9894
639	<i>Spathipheromyia guttipennis</i> (Thomson, 1896)	0.9659
640	<i>Spathipheromyia insularis</i> Malloch, 1934	pontos
641	<i>Spathipheromyia magellani</i> Malloch, 1934	pontos
642	<i>Spathipheromyia minuta</i> (Malloch, 1934)	pontos
643	<i>Spathipheromyia nigra</i> (Stein, 1911)	pontos
644	<i>Spathipheromyia picta</i> (Stein, 1911)	0.9997
645	<i>Spiligona hirticeps</i> (Stein, 1911)	0.9604
646	<i>Spiligona trichops</i> (Stein, 1911)	0.9612
647	<i>Syllimnophora aliena</i> (Stein, 1911)	0.9764
648	<i>Syllimnophora angustifrons</i> Malloch, 1934	0.9442
649	<i>Syllimnophora atrovittata</i> (Stein, 1904)	0.9798
650	<i>Syllimnophora femorata</i> (Stein, 1911)	0.9868
651	<i>Syllimnophora inconspicua</i> Malloch, 1934	0.9575
652	<i>Syllimnophora nigra</i> (Lopes & Couri, 1987)	0.9835
653	<i>Syllimnophora pauciseta</i> (Stein, 1904)	0.8904
654	<i>Syllimnophora stigmatica</i> (Lopes & Couri, 1987)	0.9503
655	<i>Thaumasiochaeta pilitarsis</i> Stein, 1911	0.9926
656	<i>Thaumasiochaeta variegata</i> (Stein, 1911)	0.9802
<hr/>		
	Mediana (n = 420)	0.97225

Apêndice 2

Conjunto de variáveis ambientais BIOCLIM utilizadas na estimativa das áreas de distribuição

BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Amplitude media da temperature diurna (média mensal (temp Máx – temp Mín))
BIO3	Isotermalidade (amplitude média diurna/amplitude da temperatura anual)
BIO4	Sazonalidade térmica (desvio padrão *100)
BIO5	Temperatura máxima do mês mais quente
BIO6	Temperatura mínima do mês mais frio
BIO7	Amplitude da temperatura annual
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente
BIO11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO12	Precipitação anual
BIO13	Precipitação do mês mais úmido
BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO15	Sazonalidade pluvial (coeficiente de variação)
BIO16	Precipitação do trimestre mais úmido
BIO17	Precipitação do trimestre mais seco
BIO18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio

Apêndice 3



Mapas da distribuição agregada das espécies de Muscidae: A) mapa piloto construído com os pontos de ocorrência e traços individuais das espécies. Número de espécies resolvido em hexágonos de 110 km de diâmetro; B) mapa dos dados utilizados na análise construído com as distribuições modeladas e pontos dos táxons que não atingiram o ASC mínimo de 0,85. Número de espécies resolvido em hexágonos de 27,5 km de diâmetro.

Apêndice 4

Lista dos táxons terminais e respectivos valores de distância à raiz (DR) conforme a superárvore de Muscidae

	Gênero	DR	Subfamília
1	<i>Itatingamyia</i> Albuquerque	4	Azeliinae
2	<i>Neomuscina</i> Townsend	5	Dichaetomyiinae
3	<i>Catantymus</i> Enderlein	6	Azeliinae
4	<i>Micropotamia</i> Carvalho	6	Azeliinae
5	<i>Potamia</i> Robineau-Desvoidy	6	Azeliinae
6	<i>Hydrotaea</i> Robineau-Desvoidy	7	Azeliinae
7	<i>Palpibracus</i> Rondani	7	Azeliinae
8	<i>Philornis</i> Meinert	7	Dichaetomyiinae
9	<i>Dolichophaonia</i> Carvalho	7	Phaoniinae
10	<i>Helina</i> Robineau-Desvoidy	7	Phaoniinae
11	<i>Phaonia</i> Robineau-Desvoidy	7	Phaoniinae
12	<i>Souzalopesmyia</i> Albuquerque	7	Phaoniinae
13	<i>Azelia</i> Robineau-Desvoidy	8	Azeliinae
14	<i>Brachygasterina</i> Macquart	8	Azeliinae
15	<i>Correntosia</i> Malloch	8	Azeliinae
16	<i>Drymeia</i> Meigen	8	Azeliinae
17	<i>Polietina</i> Schnabl & Dzierdzicki	8	Muscinae
18	<i>Scutellomusca</i> Townsend	8	Mydaeinae
19	<i>Muscina</i> Robineau-Desvoidy	8	Reinwardtiinae
20	<i>Chaetagenia</i> Malloch	9	Dichaetomyiinae
21	<i>Charadrella</i> Wulp	9	Dichaetomyiinae
22	<i>Cyrtoneurina</i> Giglio-Tos	9	Dichaetomyiinae
23	<i>Cyrtoneuropsis</i> Malloch	9	Dichaetomyiinae
24	<i>Pseudoptilolepis</i> Snyder	9	Dichaetomyiinae
25	<i>Biopyrellia</i> Townsend	9	Muscinae
26	<i>Morellia</i> (<i>Parapyrellia</i>) (Townsend)	9	Muscinae
27	<i>Neorypella</i> Pont	9	Muscinae
28	<i>Morellia</i> (<i>Trichomorellia</i>) (Stein)	10	Muscinae
29	<i>Morellia</i> (<i>Xenomorellia</i>) (Malloch)	10	Muscinae
30	<i>Graphomya</i> Robineau-Desvoidy	10	Mydaeinae
31	<i>Myospila</i> Rondani	10	Mydaeinae
32	<i>Reinwardtia</i> Brauer & Bergenstamm	10	Reinwardtiinae
33	<i>Limnophora</i> Robineau-Desvoidy	11	Coenosiinae
34	<i>Lispe</i> Latreille	11	Coenosiinae
35	<i>Scenetes</i> Malloch	11	Mydaeinae
36	<i>Drepanocnemis</i> Stein	12	Coenosiinae
37	<i>Rhabdoptera</i> Stein	12	Coenosiinae
38	<i>Spiligona</i> Schnabl	12	Coenosiinae
39	<i>Mydaea</i> Robineau-Desvoidy	12	Mydaeinae

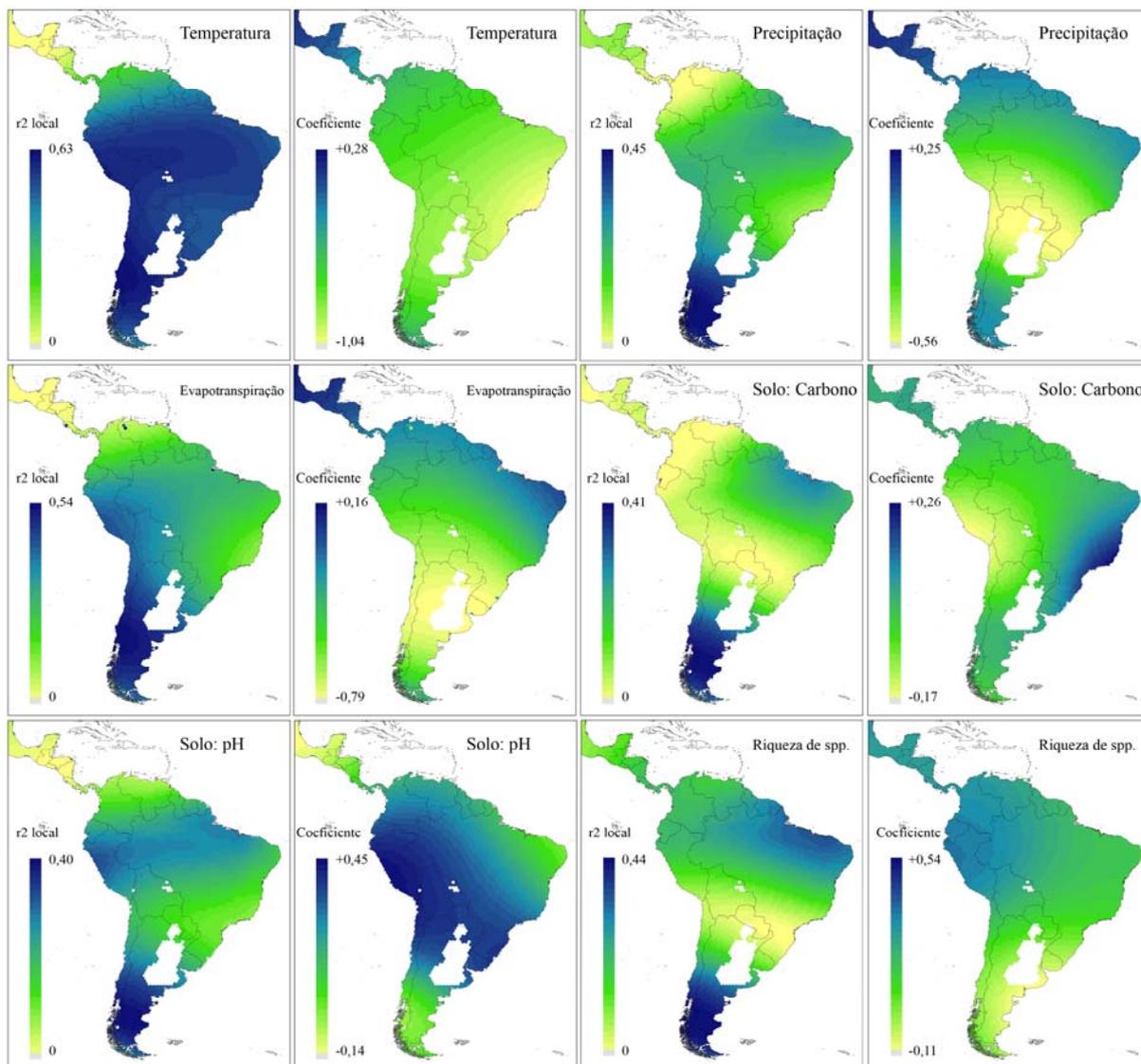
40	<i>Pachyceramyia</i> Albuquerque	14	Coenosiinae
41	<i>Agenamyia</i> Albuquerque	15	Coenosiinae
42	<i>Sarcopromusca</i> Townsend	15	Muscinae
43	<i>Pentacricia</i> Stein	17	Coenosiinae
44	<i>Coenosia</i> Meigen	19	Coenosiinae
45	<i>Oxytonocera</i> Stein	19	Coenosiinae
46	<i>Plumispina</i> Albuquerque	19	Coenosiinae
47	<i>Apsil</i> Malloch	20	Coenosiinae
48	<i>Bithoracochaeta</i> Stein	20	Coenosiinae
49	<i>Cordiluroides</i> Albuquerque	20	Coenosiinae
50	<i>Insulamyia</i> Couri	20	Coenosiinae
51	<i>Neodexiopsis</i> Malloch	20	Coenosiinae
52	<i>Reynoldsia</i> Malloch	20	Coenosiinae
53	<i>Schoenomyzina</i> Malloch	20	Coenosiinae
54	<i>Stomopogon</i> Malloch	20	Coenosiinae
55	<i>Notoschoenomyza</i> Malloch	21	Coenosiinae
56	<i>Pilispina</i> Albuquerque	21	Coenosiinae
57	<i>Schoenomyza</i> Haliday	22	Coenosiinae
58	<i>Spathipheromyia</i> Bigot	22	Coenosiinae

Apêndice 5

Coefficientes de determinação (r^2) da regressão linear (quadrados mínimos ordinários) das variáveis ambientais na distância à raiz ($p < 0,001$).

	Temp.	Precip.	Evapot.	Solo: carbono	Solo: pH	Todas
Distância à raiz média	0,517	0,06	0,184	< 0,01	0,185	0,568

Apêndice 6



Regressão com pesagem geográfica das variáveis ambientais na distância à raiz média (DRM). Para cada variável foi apresentado o r^2 local, que informa se a relação é fraca, média ou forte, e o coeficiente padrão da variável, que informa se a relação é positiva, nula ou negativa. Legenda em classes de tamanhos iguais.