

KIRSTERN LICA FOLLMANN HASEYAMA

**O que os métodos de eventos contam sobre a
história da região Neotropical**

Curitiba
2008

KIRSTERN LICA FOLLMANN HASEYAMA

O que os métodos de eventos contam sobre a história da região Neotropical

Monografia apresentada à disciplina BZ027, Estágio em Zoologia, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Ciências biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho

Curitiba
2008

In memoriam
Tsukio Haseyama



© UFS, Inc.

Charles Schulz

Agradecimentos

Agradeço ao professor Cláudio José Barros de Carvalho pela orientação e por me acolher no laboratório quando eu achava que DIVA era uma cantora famosa e talentosa. Agradeço também pelas conversas, pelas histórias e por sempre dividir boa música.

Agradeço aos colegas de laboratório Alessandre, Bia, Cecília, Danilo, Diana, Elaine, Jéssica, Karine, Mauren, Melisse e Peter pela companhia neste ano e meio. Agradeço aos mestrandos pela ajuda com a inscrição e prova do mestrado; à doutoranda Elaine um agradecimento especial pela ajuda com a biogeografia e ao Peter pelo mesmo motivo e também pela cessão de muitos dados para esta monografia; as graduandas Bia e Karine pela companhia nestes dias de muito trabalho e a Jéssica por sempre saber de tudo que acontece dentro e fora da universidade. E é claro, me lembrar do que eu precisava saber (venha logo para o mestrado!). Um agradecimento todo especial à Peppermint Patty, minha irmã ruiva por não ser uma pessoa... você sabe o quê. E é claro, por me localizar em um mundo de tabelas e coisas muito mais confusas do que isso. Por ter caminhado comigo nos primeiros passos que me trouxeram até esta monografia e gostar de Jefferson Airplane.

Agradeço a meus caros colegas de graduação, por quatro anos incríveis (está certo, às vezes nem tão incríveis assim). Em especial à Adriana, Cheila, Maysa, Pollyana e Sara, por toda a ajuda para eu estar aqui agora e por toda a paciência com as minhas esquisitices. À Maysa não posso deixar de agradecer pela companhia em intermináveis noites no restaurante e à Polly pela companhia em tantas coisas que nem me lembro mais.

Ao Eduardo Almeida, por receber a mim e a Aninha, cheias de dúvidas de validade contestável e por ter criado o Cladson.

Agradeço à minha família, sem a qual eu não estaria aqui, não só por questões óbvias de nascimento e criação, mas por questões bem mais delicadas, que têm a ver com sacrifício, com distância, com paciência, com acreditar. Em especial, é claro, aos meus pais.

Agradeço a todas as pessoas que de alguma maneira me fizeram chegar aqui. Desculpem se esqueci de alguém. Mas não se preocupem, *what goes around comes around*.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	1
1.1	BREVE INTRODUÇÃO À BIOGEOGRAFIA.....	2
1.2	BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA: MÉTODOS.....	3
1.2.1	DIVA.....	5
1.2.2	TreeFiter.....	8
2	OBJETIVOS.....	10
2.1	OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	10
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	10
3.1	BUSCA BIBLIOGRÁFICA	10
3.2	TÁXONS UTILIZADOS, COM FONTE DA FILOGENIA NA LITERATURA.....	10
3.3	CONSTRUÇÃO DO BANCO DE DADOS.....	12
3.4	ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA.....	12
4	RESULTADOS.....	13
4.1	HIPÓTESES APRESENTADAS PELO TreeFitter.....	13
4.1.1	<i>Gênero Bithoracochaeta</i>	13
4.1.2	<i>Gênero Cyrtoneurina</i>	16
4.1.3	<i>Gênero Cyrtoneuropsis</i>	24
4.1.4	<i>Gênero Philornis</i>	29
4.1.5	<i>Gênero Polietina</i>	32
4.1.6	<i>Gênero Pseudoptilolepis</i>	35
4.1.7	<i>Gênero Souzalopesmyia</i>	38
4.2	HIPÓTESES APRESENTADAS PELO DIVA.....	39
4.2.1	<i>Gênero Bithoracochaeta</i>	39
4.2.2	<i>Gênero Cyrtoneurina</i>	40
4.2.3	<i>Gênero Cyrtoneuropsis</i>	41
4.2.4	<i>Gênero Philornis</i>	44
4.2.5	<i>Gênero Polietina</i>	46
4.2.6	<i>Gênero Pseudoptilolepis</i>	47
4.2.7	<i>Gênero Souzalopesmyia</i>	48
5	DISCUSSÃO.....	49
5.1	<i>TreeFitter</i>	49
5.2	<i>DIVA</i>	51
6	CONCLUSÕES.....	51
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52

1. INTRODUÇÃO

1.1 Breve introdução à biogeografia

A maneira mais simples de definir a biogeografia é como “o estudo da distribuição geográfica dos seres vivos” (Crisci *et al.* 2003). No entanto, a simplicidade de sua definição esconde a complexidade teórica e prática. Esta complexidade pode ser resumida em uma frase do livro *Historical biogeography, an introduction* (Crisci *et al.* 2003, p. 2): “a biogeografia significa diferentes coisas para diferentes pesquisadores”.

A biogeografia é uma ciência de longa data. A idéia de que todos os seres vivos teriam surgido em um único local e posteriormente colonizado o resto do planeta é a teoria biogeográfica mais antiga e conhecida, por se encontrar na Bíblia, mais especificamente no Gênesis (Papavero *et al.* 1997). Esse conceito está embutido no trabalho de Carolus Linnaeus, que no século XVIII acreditava que todas as espécies teriam surgido em uma ilha, e que posteriormente os continentes teriam emergido do mar, ocorrendo a dispersão destes organismos (Humphries & Parenti 1999).

Ainda naquele século, os naturalistas Alexander von Humboldt, Aimé Jacques Alexandre Goujaud Bonpland e Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon abririam uma nova corrente de pensamento, propondo que a história dos organismos e a história da terra caminham juntas (Humphries & Parenti 1999). No século seguinte, o botânico suíço Augustin Pyrame de Candolle, ao estudar a distribuição da flora, apontou vinte regiões botânicas, que coincidem parcialmente com algumas áreas de endemismo hoje aceitas. De Candolle apontou ainda que as espécies deviam ser moldadas por “forças ainda desconhecidas”, refutando a imutabilidade das espécies, que ainda era o paradigma vigente (Humphries & Parenti 1999). Augustin Pyrame de Candolle dividiu a biogeografia em duas frentes: a ecológica, que analisa a distribuição individual ou populacional em escalas geográficas e temporais pequenas, e a histórica, que se ocupa da distribuição de espécies ou táxons superiores em escala geográfica e temporal maior (Morrone 2004).

Nos dois séculos seguintes, duas descobertas iriam influenciar de forma definitiva a biogeografia. Primeiramente, no século XIX, a teoria evolutiva se desenrolou no trabalho de Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck, em 1809 e posteriormente sistematizada e expandida no livro “Origem das Espécies”, de Charles Robert Darwin (1859).

Já em 1915, Alfred Wegener propôs a teoria da Tectônica de Placas, que veio a quebrar o paradigma dispersionista dos centros de origem, que é fortemente embasado

na imutabilidade da Terra. No entanto, somente na década de 60 a idéia de que os continentes se movem sobre o manto foi amplamente aceita pela comunidade científica, devido a avanços na pesquisa geológica, que traziam novas evidências comprobatórias (Crisci 2001). A aceitação desta teoria teve conseqüências para a biogeografia. Uma delas foi o trabalho de Léon Croizat, de 1958, que delineou a pan-biogeografia. Nele estavam a clássica frase “a vida e a terra evoluem juntas” e a idéia de que a distribuição dos organismos resulta, essencialmente, da formação de barreiras, ou seja, da vicariância (Crisci *et al.* 2003).

Willi Hennig, entomólogo alemão, sistematizou em 1950 o que seria chamado sistemática filogenética (Morrone & Crisci 1995), que permite que relações filogenéticas sejam hierarquicamente organizadas em um tipo de gráfico que foi chamado de cladograma. Posteriormente, surgiu a biogeografia filogenética, que utiliza a filogenética para explicar a história da distribuição dos táxons sob um viés dispersionista.

Se a vida e a terra evoluem juntas (Croizat 1964, *apud* Humphries & Parenti 1999), então o método descrito acima, que pode ser utilizado para organizar qualquer informação comparativa, deveria também servir à biogeografia vicariante (Forey *et al.* 1992), seguindo três passos básicos (Morrone & Carpenter 1994):

1. Construção de cladogramas de táxon-área a partir de cladogramas de táxon;
2. Conversão de cladogramas de táxon-área em cladogramas resolvidos (se necessário);
3. Construção do cladograma geral de áreas.

1.2. Biogeografia histórica: métodos

Existem na literatura muitas propostas para uma “taxonomia” de métodos biogeográficos. Será apresentada aqui a de Morrone (2005): primeiramente a biogeografia pode ser dividida em ecológica e histórica; a biogeografia histórica, por sua vez, pode ser dividida em dispersionista e vicariante, sendo que a dispersionista procura centros de origem e usa a dispersão como explicação para a distribuição atual dos organismos, enquanto a vicariante procura padrões de distribuição gerais comparando diferentes grupos de seres vivos; a biogeografia vicariante pode ser dividida em pan-biogeografia e cladística; a divisão da biogeografia cladística é complexa, e Morrone (2005) não consegue sugerir uma dicotomia satisfatória. Uma das

sugestões citadas pelo autor é a de Ronquist & Nylin (1990), que dividiu a biogeografia cladística em de padrão e de eventos. Os métodos de padrão, como o próprio nome sugere, procuram explicar a história evolutiva dos seres vivos através dos seus padrões de distribuição atuais.

Os métodos de eventos, por sua vez, utilizam-se de modelos para reconstruir os possíveis processos que levaram à distribuição atual dos seres vivos. Para tanto propõem diferentes custos aos processos de dispersão, extinção, duplicação e vicariância, segundo as suas probabilidades. A partir da análise da filogenia e da distribuição geográfica, estes processos são sugeridos de forma a minimizar os custos, e uma ou mais hipóteses ótimas são apresentadas.

Existem hoje cinco métodos mais conhecidos que se encaixam na definição de métodos de eventos, segundo Crisci *et al.* (2003): Máxima Coespeciação (MC) (Page 1994; Ronquist 1998), “Jungles” (Charleston 1998), Análise Bayesiana (Huelsenbeck *et al.* 2000), Análise de Dispersão e Vicariância (DIVA) (Ronquist 1996) e TreeFitter (Ronquist 2000).

Estes métodos surgiram como uma alternativa para a reconstrução de cenários co-evolutivos (ou modelos de processos), em particular a associação parasita-hospedeiro. Cenários co-evolutivos são hipóteses que descrevem como as associações entre espécies mudam ao longo do tempo e como estas associações afetam ou são afetadas pela especiação (Ronquist & Nylin 1990). Nos estudos co-evolutivos, existem três eventos principais (Ronquist & Nylin 1990): colonização (criação de novas associações sem especiação do hospedeiro), exclusão (perda de associações) e especialização sucessiva (especiação de uma espécie em função da outra). Isto seria equivalente em biogeografia à dispersão, extinção e vicariância, respectivamente.

Ronquist & Nylin (1990) chamaram a atenção para o fato de que os problemas propostos pelos estudos co-evolutivos são análogos aos da biogeografia histórica. Basta que os hospedeiros sejam trocados por áreas. Isto já estava sendo feito com métodos de padrão como Análise de Parcimônia de Brooks, o BPA (Brooks 1981), mas de forma insatisfatória, segundo Ronquist & Nylin (1990). Os motivos apresentados são quatro: primeiro, os métodos de padrão comparam as filogenias de parasitos e hospedeiros para reconstruir os cenários co-evolutivos. De acordo com os autores citados anteriormente, as congruências filogenéticas são moldadas por fatores extrínsecos (como a distribuição das espécies e fatores abióticos) e intrínsecos (fatores da biologia das espécies), enquanto o que realmente pesa nos modelos de processos são os fatores intrínsecos;

segundo, os métodos de parcimônia utilizam a co-especiação alopátrica como modelo nulo, o que nem sempre corresponde à realidade; terceiro, os métodos de parcimônia apenas detectam os padrões moldados por eventos históricos, como a vicariância, e não detectam processos como exclusão e colonização; por último, há o problema de como lidar organismos com mais de uma associação.

Nos métodos de padrão, estes casos podem ser tratados de três maneiras, segundo as premissas 0, 1 ou 2 da análise de componentes. Na premissa 0, os táxons de ampla distribuição fazem as áreas de sua distribuição serem consideradas monofiléticas. Na premissa 1, as áreas podem ser monofiléticas ou parafiléticas e na 2, as áreas podem ser mono, para, ou polifiléticas (Morrone & Crisci 1995). Para Ronquist e Nylin (1990), seria apropriado considerar além da vicariância, também a hipótese de dispersão ou colonização. Assim, os autores sugerem neste trabalho um método cujo modelo nulo prevê que uma espécie 1, associada com uma espécie A ao sofrerem co-especiação, as espécies 2 e 3, descendentes de 1 estarão associadas com B e C, descendentes de A. Todas as situações analisadas que fugirem deste modelo (com exceção da coespeciação), receberão custos diferentes, segundo a sua probabilidade. Estes custos serão associados em uma matriz bidimensional e uma reconstrução visando a solução mais parcimoniosa será apresentada. O mesmo vale para seu uso na biogeografia histórica, substituindo a relação de parasita-hospedeiro pela relação táxon-área. Este método ficou conhecido como “*tracking/swithing analysis*” (Ronquist 2003).

Desde a proposta dos métodos de eventos, criou-se muita polêmica a respeito de sua validade. Um dos argumentos a favor deste tipo de abordagem é que em alguns grupos a dispersão pode ser um fator importante, como nos animais capazes de vôo (Palmer & Cambefort 2000) ou de serem levados como plâncton aéreo. Outro é que as barreiras biológicas podem surgir e desaparecer ao longo do tempo, o que enfraquece o argumento dos métodos de padrão. Ainda nesse sentido, existem áreas muito complexas, onde barreiras surgiram e desapareceram diversas vezes ao longo do tempo, como a Holoártica (Ronquist 1997) e Mediterrânea (Sanmartín 2003). Por outro lado, autores contrários aos métodos de eventos lançaram críticas severas, chegando a comparar a necessidade de se dar diferentes pesos a diferentes eventos com um jogo computacional (Cavalcanti 2007).

1.2.1. DIVA

Em 1997, Frederik Ronquist publicou o artigo *Dispersal-Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography*. Nele, propunha um método que levasse em consideração não só a vicariância, mas também a dispersão e a extinção. Segundo o autor, a maioria dos métodos até então existentes considerava apenas um cenário evolutivo ramificado decorrente de sucessivos eventos vicariantes, o que seria um erro, levando em conta que as barreiras biológicas podem aparecer e desaparecer ao longo do tempo, afetando diferentes espécies de maneiras distintas. Um cenário mais realista seria o reticulado, onde os ramos podem desaparecer (extinção), se ramificar sem evento abiótico correlacionado (especiação simpátrica ou dispersão) ou ainda bifurcar-se da maneira como os outros métodos prevêm (vicariânica). Frederik Ronquist assume que a principal forma de especiação seja a alopatria em função da vicariância, porém os demais eventos que podem levar a especiação não podem ser desconsiderados.

Juntamente com o trabalho, foi lançado o programa que implementou o método proposto, o qual foi chamado de *dispersal-vicariance analysis* ou DIVA (Ronquist 1996). O programa analisa as filogenias dos táxons terminais para a raiz de modo similar a otimização de caracteres. Os táxons terminais vão determinar a distribuição dos nós terminais, e estes a distribuição dos ancestrais. As combinações possíveis são dadas e os custos são calculados por uma equação matemática. A partir destes custos é construída uma matriz tridimensional, onde cada célula especifica o custo de uma combinação particular do estado do ancestral, descendente 1 e descendente 2 (figura 1). Quando a distribuição ótima permitir custo zero, então o evento é vicariante. Caso o custo seja 1, são necessárias interpretações *a posteriori* para determinar se o evento responsável pela distribuição observada nos terminais foi de dispersão ou extinção.

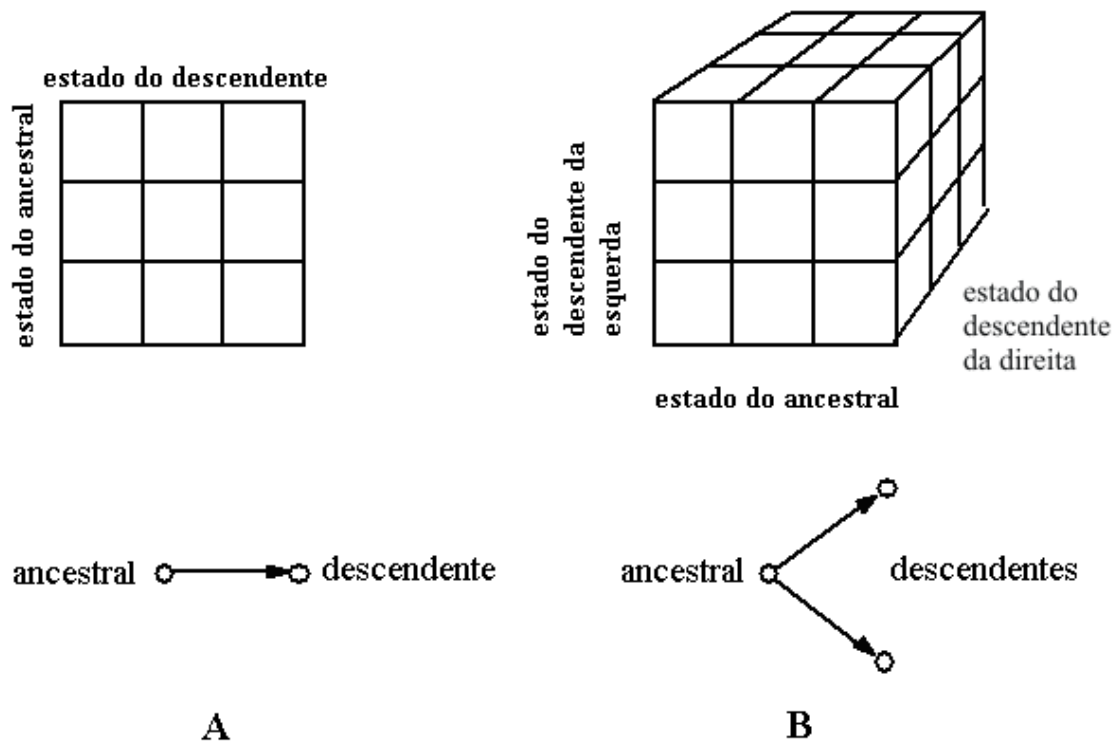


Figura 1: A. matriz de custos bidimensional; B. matriz de custos tridimensional. Adaptado de Ronquist (1997).

Ronquist (1997) aponta como ponto forte do programa o fato dele permitir reconstruções de cenários evolutivos de forma reticulada.

No entanto, o próprio autor recomenda cautela no uso do referido programa, e aponta seus pontos fracos. Um deles trata das áreas ancestrais (Ronquist 1996). O autor diz que a reconstrução tem a tendência de ficar menos confiável a medida em que se aproxima da raiz do cladograma. Isto ocorre porque as filogenias de gêneros ou espécies são partes menores da árvore da vida. Assim, os nós mais antigos de um clado são mais fortemente influenciados pelo resto da árvore da vida. No programa DIVA este aspecto se manifesta pela tendência de o ancestral ficar distribuído pela maioria, senão todas as áreas em que os táxons terminais se distribuem. Ainda no que tange à distribuição, grupos que contenham muitos táxons terminais de ampla distribuição causam sérios problemas à análise, pois esta é feita a partir da distribuição dos táxons terminais. Quando estes são amplamente distribuídos, o número de possíveis combinações cresce muito e a análise torna-se não informativa (Ronquist 1996). Sobre os eventos, apesar de este ser um programa de quatro eventos, a extinção só aparecerá caso os custos sejam modificados. No modo *default*, a extinção não é considerada. Outro problema é que o programa aceita apenas árvores inteiramente dicotômicas. Isto se dá, pois a distribuição do ancestral é inferida a partir da distribuição dos descendentes (Ronquist 1998). Assim

sendo, há uma limitação matemática, pois uma tricotomia não geraria uma matriz de custos tridimensional, como exigido pelo programa. Há ainda duas limitações numéricas. Por se tratar de um programa muito simples, o programa DIVA não consegue lidar com mais de 180 táxons ou distribuições que abranjam mais de 15 áreas (Ronquist 1996).

Desde seu lançamento, vários trabalhos foram feitos utilizando-se deste programa. Dentre 45 trabalhos analisados, oito eram sobre insetos, nove sobre aves e a maioria, 19, sobre plantas, entre outros táxons.

1.2.2 TreeFitter

Os métodos de comparação de cladogramas de parasito e hospedeiro ou táxon e área se iniciaram com o trabalho de Roderic Page de 1988, *Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms*, em que ele respondia à pergunta lançada por Norman Platnick e Gareth Nelson no trabalho de 1978, *A method of analysis for historical biogeography*: existe um padrão nas relações entre táxons que ocupam as mesmas áreas de endemismo? Para responder a esta pergunta, Roderic Page criou uma série de algoritmos para comparar e construir cladogramas, que foram implementados no programa de computador COMPONENT.

Treze anos mais tarde, um novo método de comparação de árvores foi proposto por Ronquist em 2003 no seu trabalho *Parsimony analysis of coevolving species associations*. Para utilizar-se do novo método, o autor criou o programa TreeFitter (Ronquist 2000), usando a mesma interface do programa anterior, DIVA. Assim como DIVA, o TreeFitter também baseia suas análises em quatro tipos de eventos, com os seguintes custos: codivergência ou vicariância, que ocorre quando parasita e hospedeiro sofrem especiação simultaneamente, ou quando ocorre especiação em função da formação de uma barreira recebe o custo zero; duplicação, que ocorre quando há especiação de parasitos independentemente do hospedeiro ou, em biogeografia histórica, quando há especiação simpátrica ou por barreira temporária também recebe custo zero; extinção tem o custo de um; e a troca de hospedeiro ou dispersão leva o custo de dois (Ronquist 2000). Estes custos fazem com que seja mais parcimoniosa a vicariância em relação à dispersão. Estes valores podem ser alterados utilizando-se comandos do programa. São permitidos apenas números maiores ou iguais à zero (na prática, o custo mínimo é 0,01, por questões operacionais).

Assim como todos os métodos de parcimônia, uma reconstrução mais parcimoniosa será o resultado de uma análise, independentemente dos dados fornecidos, até mesmo quando estes são dados casuais (Ronquist 2003). Para contornar este problema, o programa compara os resultados com mil árvores aleatórias criadas a partir da filogenia e distribuição dadas. Caso os custos das árvores aleatórias sejam menores que da reconstrução ótima em mais de 5% dos casos, então a probabilidade da reconstrução ter sido dada pelo acaso supera o nível de significância de 0,05. Este tipo de teste já havia sido proposto anteriormente por Page (1988), um dos pioneiros na defesa do uso da estatística na biogeografia. Outro teste oferecido pelo programa é o da probabilidade dos eventos, que são automaticamente descartados, caso superem o valor de significância.

O programa TreeFitter, de acordo com Ronquist (2000), foi criado para satisfazer as seguintes exigências:

- ❖ Para todo problema, deve existir um número finito de soluções;
- ❖ Se as árvores de parasitos e hospedeiros forem isomórficas, então deverá haver apenas uma reconstrução ótima;
- ❖ Para cada evento em que o programa é baseado, deve existir um problema que o utilize na solução;
- ❖ Os eventos que envolvem alternância de associações devem ter um custo positivo, os demais devem ter custo zero;

O programa TreeFitter é o primeiro a cumprir estes itens, bem como é o primeiro programa de reconciliação de árvores a possuir o modelo de quatro eventos implementados corretamente (Ronquist 2000). A inclusão do evento dispersão é de fundamental importância, e ainda não havia sido implementada pela dificuldade da organização de um algoritmo que fosse capaz de lidar com ela (Ronquist 2000).

Cabe ressaltar que os objetivos e resultados dos dois métodos, DIVA e TreeFitter são diferentes. DIVA procura reconstruir as áreas de distribuição ancestral e assim permitir ao pesquisador realizar inferências sobre a evolução biogeográfica de um determinado táxon, através de cladogramas não hierárquicos. Já o TreeFitter, que foi originalmente proposto para estudos co-evolutivos, procura, para fins biogeográficos, criar cladogramas de táxon-área hierárquicos. No entanto, os resultados de ambos métodos têm em comum demonstrar os eventos que possivelmente ocorreram para formar o padrão atualmente visto na distribuição do táxon estudado. Assim, apesar de diferentes, os resultados são comparáveis em certo nível.

2. OBJETIVOS

Aplicar os métodos de eventos como implementados nos programas DIVA e TreeFitter com dados de Muscidae (Diptera) e comparar os resultados, de forma a investigar o que eles revelam sobre a história da região Neotropical.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

1. Realizar a análise biogeográfica de sete gêneros de Muscidae com os programas DIVA e TreeFitter.
2. Analisar o que os resultados mostram sobre a história biogeográfica da região Neotropical, em comparação com resultados de outras análises biogeográficas encontradas na literatura.
3. Evidenciar as qualidades dos referidos programas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Busca bibliográfica

Para a realização deste trabalho, foi feita uma busca bibliográfica. Trabalhos que deram a base teórica foram retirados dos sítios eletrônicos Portal da CAPES e “Google Acadêmico”, da Biblioteca do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná e do acervo pessoal do Professor Claudio José Barros de Carvalho. Os dados de coleta das espécies foram retirados também da literatura e do banco de dados de Muscidae (MSc. Peter Lowenberg Neto, comunicação pessoal).

3.2 Táxons utilizados, com a fonte da filogenia na literatura.

Foram utilizados sete gêneros de Muscidae, essencialmente neotropicais. Os pré-requisitos para a seleção desses gêneros foram: (1) disponibilidade de filogenias publicadas e (2) dados sobre localização geográfica das espécies.

- Gênero neotropical *Bithoracochaeta* Stein, com as espécies: *B. flavicoxa* Malloch, *B. nigricornis* Malloch, *B. pacifera* Giglio-Tos, *B. leucoprocta* Wiedemann, *B. atricornis* Malloch, *B. annulata* Stein, *B. variconis* Coquillett, *B. maricaensis* Couri & Mota e *B. plumata* Albuquerque (Carvalho *et al.* 2003);
- Gênero neotropical *Cyrtoneurina* Giglio-Tos, com as espécies: *C. uber* Giglio-Tos, *C. confusa* Snyder, *C. arleriopsis* Couri, *C. biseta* Snyder, *C. geminata* (Stein), *C. costalis* Walker e *C. crispaseta* Snyder (Carvalho *et al.* 2003);

- Gênero neotropical *Cyrtoneuropsis* Malloch, com as espécies: *C. armipes* Stein, *C. conspersa* Stein, *C. flaviantennata* Couri, *C. gluta* Giglio-Tos, *C. walkeri* Pont, *C. fuscicosta* Curran, *C. gemina* Wiedemann, *C. steini* Snyder, *C. seriata* Stein, *C. immunda* Stein, *C. dubia* Snyder, *C. fuscisquama* Snyder, *C. incognita* Snyder, *C. polystigma* Wulp, *C. varicolor* Hough, *C. mellina* Stein, *C. inuber* Giglio-Tos, *C. veniseta* Stein, *C. wulpi* Snyder, *C. similata* Couri, *C. mimica* Snyder, *C. multomaculata* Stein, *C. maculipennis* Macquart, *C. praenubila* Snyder, *C. spiloptera* Wiedemann, *C. protosetosa* Snyder, *C. beebei* Curan, *C. neotrifa* Snyder, *C. ocasinalis* Couri, *C. pararescita* Couri e *C. rescita* Walker (Carvalho *et al.* 2003);

- Gênero americano *Philornis* Rodhain & Villeneuve, mas essencialmente neotropical, com as espécies: *P. aitkeni* Dodge, *P. albuquerquei* Couri, *P. amazonensis* Couri, *P. angustifrons* Loew, *P. bellus* Couri, *P. blanchardi* Garcia, *P. carinatus* Dodge, *P. cinnamominus* Stein, *P. convexus* Stein, *P. deceptivus* Dodge & Aitken, *P. diminutus* Couri, *P. downsi* Dodge & Aitken, *P. falsificus* Dodge & Aitken, *P. fasciventris* Wulp, *P. frontalis* Couri, *P. fumicosta* Dodge, *P. gagnei* Couri, *P. glaucinis* Dodge & Aitken), *P. grandis* Couri, *P. insularis* Couri, *P. lopesi* Couri, *P. masoni* Couri, *P. medianus* Couri, *P. mima* Townsend, *P. mimicola* Dodge, *P. molestus* Meinert, *P. nielseni* Dodge, *P. niger* Dodge & Aitken, *P. obscurus* Wulp, *P. obscurinervis* Couri, *P. petersoni* Couri, *P. pici* Macquart, *P. querelus* Dodge & Aitken, *P. rettenmeyeri* Dodge, *P. rufoscutellaris* Couri, *P. sabroskyi* Albuquerque, *P. sanguinis* Dodge & Aitken, *P. schildi* Dodge, *P. seguyi* Garcia, *P. setinervis* Dodge, *P. spermophilae* Townsend, *P. steini* Pont, *P. torquans* Nielsen, *P. trinitensis* Dodge & Aitken, *P. umanani* Garcia, *P. univittatus* Dodge, *P. vespidualicola* Dodge, *P. vulgaris* Dodge, *P. zeteki* Dodge, (Couri & Carvalho 2003);

- Gênero neotropical *Polietina* Schnabl & Dziedzicki, com as espécies: *P. flavidicincta* Stein, *P. rubella* Wulp, *P. concinna* Wulp, *P. orbitalis* Stein, *P. wulpi* Couri & Carvalho, *P. steini* Enderlein, *P. minor* Albuquerque, *P. bicolor* Albuquerque, *P. univittata* Couri & Carvalho, *P. nigra* Couri & Carvalho, *P. prima* Couri & Machado, *P. flavithorax* Stein, *P. major* Albuquerque, *P. basicincta* Stein, *P. concinna* Wulp, *P. mellina* Stein, *P. rubella* Wulp e *P. wulpi* Couri & Carvalho, (Nihei & Carvalho 2007);

- Gênero neotropical *Pseudotilolepis* Snyder, com as espécies: *P. fulvapoda* Snyder, *P. nudapleura* Snyder, *P. nigripoda* Snyder, *P. fluminensis*

Albuquerque, *P. chrysell*a Schuehli & Carvalho, *P. crocina* Schuehli & Carvalho, *P. centralis* Schuehli & Carvalho e *P. elbida* Schuehli & Carvalho, (Schuehli & Carvalho 2005);

- Gênero neotropical *Souzalopesmyia* Albuquerque, com as espécies: *S. amazonica* Albuquerque, *S. carioca* Albuquerque, *S. paraenses* Carvalho, *S. singularis* Stein e *S. sulina* Carvalho, (Carvalho 1999).

3.3 Construção do banco de dados

Os dados de localização geográfica obtidos na literatura e no banco de dados de Muscidae foram organizados em planilhas, constando gênero, espécie, país, cidade, localidade, latitude e longitude. Estes dados foram inseridos no programa Arc View GIS versão 3.2 (ESRI 1999) com o *shape file* fornecido por Peter Lowenberg Neto (comunicação pessoal). O *shape* é um arquivo que permite ao usuário ver em um mapa onde se localiza um determinado ponto georeferenciado. No caso, o *shape file* utilizado estava baseado nas áreas de Morrone (2006) para a América Latina e Caribe. Neste trabalho, a Amazônia é considerada uma área única. No entanto, vários autores consideram que a região amazônica não deve ser considerada como uma unidade biogeográfica (Cracraft 1985; Amorim & Pires 1996; Amorim 2001; Nihei & Carvalho 2007). Portanto, a região amazônica foi utilizada *sensu* Nihei e Carvalho (2007), ou seja, dividida em duas porções, noroeste e sudeste, sendo a noroeste mais proximamente relacionada com o Caribe e a sudeste com a Mata Atlântica (Amorim, 2001).

Alguns táxons se apresentam em localidades na região Neártica e Zona de Transição Mexicana (Morrone 2006). Nestes casos, foram todos colocados em uma mesma área, a qual foi denominada genericamente de Neártica.

3.4 Análise biogeográfica

A partir do reconhecimento das áreas de endemismo ocupadas pelos táxons, foram organizados os *input files* necessários para rodar os programas utilizados para análise, DIVA versão 1.2 e TreeFitter versão 1.3B1.

Como os programas não aceitam politomias, as espécies que se encontravam em clados politômicos tiveram dois tipos de tratamento: para o uso no DIVA, os clados foram resolvidos arbitrariamente, pois o programa não permite a inserção de mais de

uma árvore por análise. Para o uso no TreeFitter, todas as possibilidades de resolução dos clados foram colocadas nos *input files*. As exceções foram os gêneros *Cyrtoneuropsis* e *Philornis*, em que havia respectivamente 81 e 243 possibilidades de resolução. Estes dois gêneros tiveram suas politomias resolvidas arbitrariamente.

O programa TreeFitter oferece uma série de opções, para modificar custos e o tratamento dos táxons de ampla distribuição. As premissas 0, 1 e 2 da análise de componentes são inaplicáveis aos métodos de eventos (Sanmartín & Ronquist 2004), então foram criadas pelos autores três opções, que foram utilizadas neste trabalho: *Recent*, em que apenas uma área é considerada ancestral e as demais tratadas como dispersão recente; *Ancient*, em que as distribuições amplas são tratadas como falha em responder à vicariância (todas as áreas são consideradas ancestrais e as distribuições explicadas através de extinções), e *Free*, em que as distribuições amplas são consideradas politomias que podem ser resolvidas por quaisquer tipos de eventos.

Os resultados do TreeFitter foram comparados com os resultados de Nihei e Carvalho (2007) obtidos a partir de dados de *Polietina*, com o método da Análise de Parcimônia de Brooks (método de padrão) e utilizando-se das mesmas áreas de endemismo deste trabalho. A exceção é a região Neártica, ausente no trabalho supracitado.

4. RESULTADOS

4.1 Hipóteses apresentadas pelo TreeFitter

4.1.5. Gênero *Bithoracochaeta*

O gênero *Bithoracochaeta* encontra-se distribuído nas subregiões Paraná, Chaco, Noroeste Amazônico e Caribe, e a região Neártica.

Na análise feita pelo programa TreeFitter no modo *Recent* foram geradas seis hipóteses igualmente parcimoniosas, cada uma com custo de 6,72 e probabilidade de 100% de não serem dadas ao acaso. Uma das árvores (figura 2) apresentou a relação do Paraná como grupo irmão do Chaco, reproduzindo o resultado de Nihei e Carvalho (2007). Todas as hipóteses (figuras 2 a 7) apresentaram Caribe e Neártico como grupo irmão. Nenhuma das hipóteses requereu dispersão. No entanto, todas apresentaram um evento de extinção no Caribe, e as hipóteses representadas pelas figuras 3, 5 e 7 apresentaram também eventos de extinção para Paraná e Neártico.

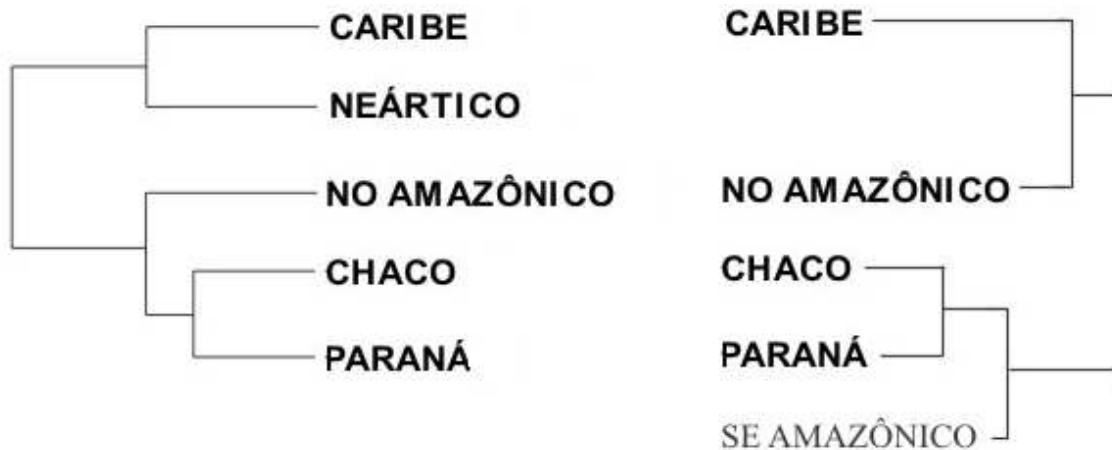


Figura 2: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 3: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

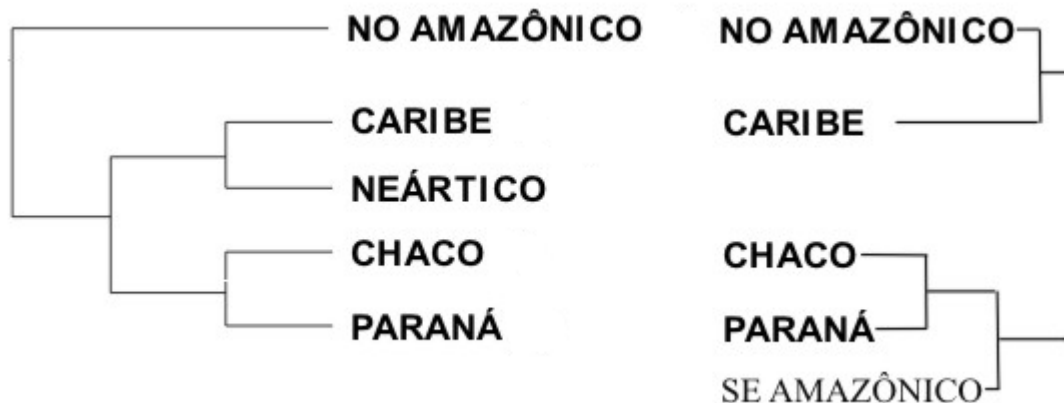


Figura 4: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 5: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

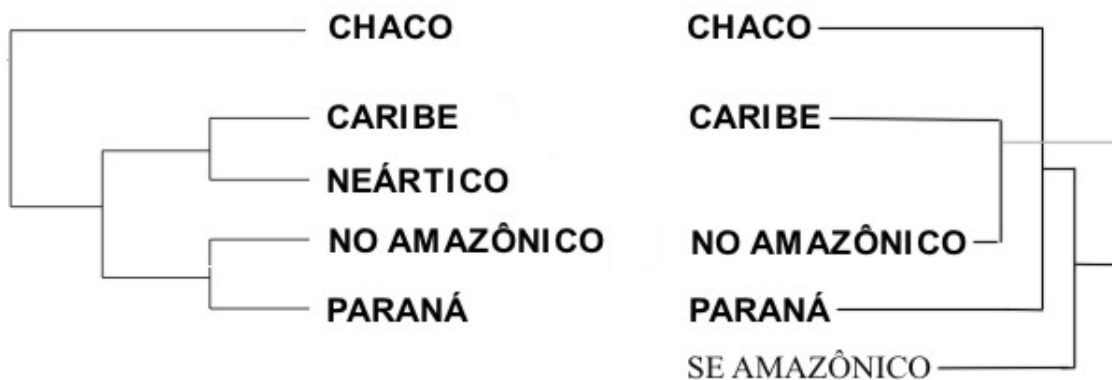


Figura 6: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 7: à esquerda, uma das hipóteses mais parcimoniosas obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient*, foi gerada uma única hipótese, com custo de 93,63 e probabilidade de 100% de não ser dada ao acaso (figura 8). Ela apresenta uma série de

eventos de extinção no Caribe, Neártico e nós Chaco-Caribe, Noroeste Amazônico-Caribe e Paraná-Caribe. Dois eventos de dispersão são sugeridos: do Neártico para o Caribe e do Neártico para o nó Paraná-Caribe.



Figura 8: à esquerda, a hipótese obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free* foi gerada uma única hipótese, a qual teve um custo de 97,86 e uma probabilidade de 0.4% de ser dada ao acaso (figura 9). Ela apresenta uma série de extinções para o Caribe e os clados Caribe-Paraná e Chaco-Paraná. Outro evento apontado foi uma dispersão do Neártico para o Caribe.



Figura 9: à esquerda, a hipótese obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Bithoracochaeta*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptada de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.6 Gênero *Cyrtoneurina*

O gênero *Cyrtoneurina* se encontra distribuído pelas subregiões Paraná, Chaco, Noroeste Amazônico, Sudeste Amazônico, Caribe e região Neártica.

Na análise feita pelo TreeFitter no modo *Recent*, foram propostas 12 hipóteses igualmente parcimoniosas, ao custo de 0,18 (figuras 10 a 21). A reconstrução

matematicamente mais provável está representada na figura 16 e tem uma chance de 6.4% de ser dada ao acaso. Neste mesmo sentido, a menos provável é o cladograma da figura 11 com uma chance de 15.9% de ser dada ao acaso. Todas as hipóteses mostram Paraná como grupo irmão do Chaco e este clado como grupo irmão do Caribe ou Noroeste Amazônico. Os cladogramas representados nas figuras 10 e 11 apresentam o Neártico como grupo irmão do Sudeste Amazônico, hipótese muito pouco provável. Nenhum dos cladogramas requereu dispersões ou extinções na sua construção.



Figura 10: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 11: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 12: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

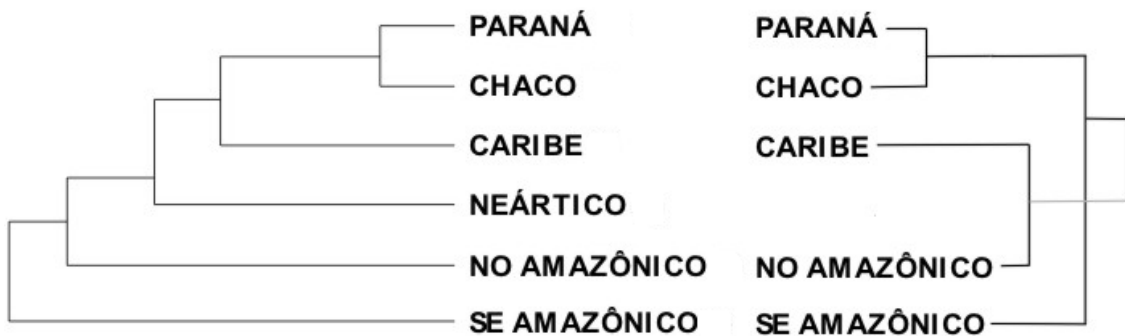


Figura 13: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

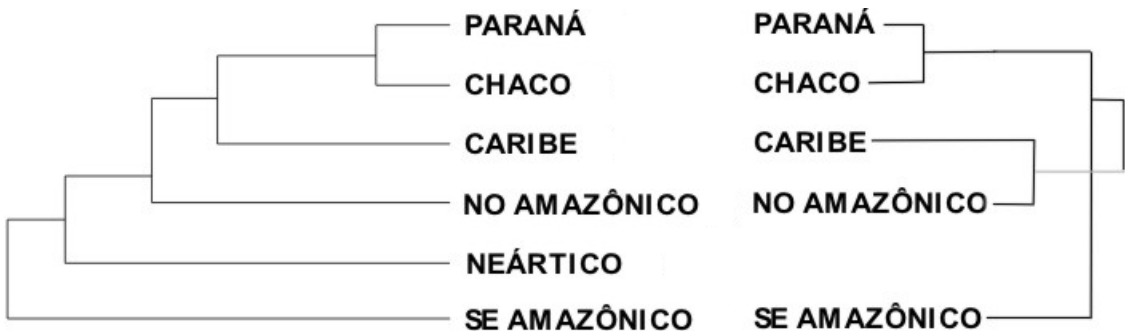


Figura 14: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 15: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

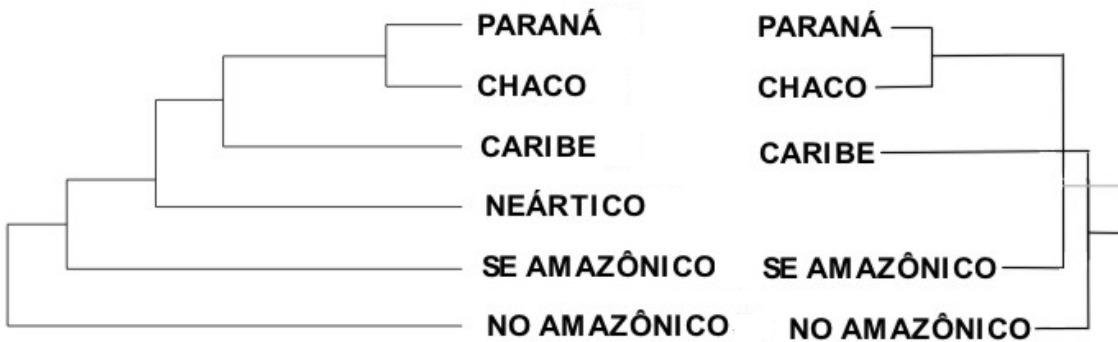


Figura 16: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

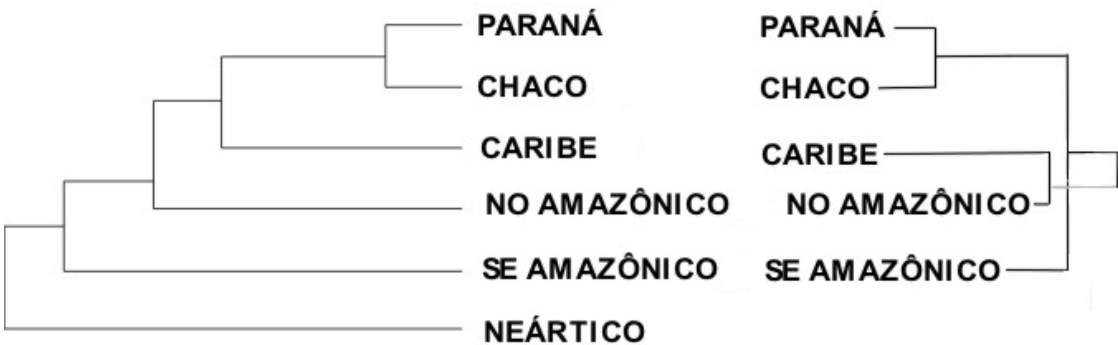


Figura 17: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 18: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 19: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 20: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 21: à esquerda, uma das 12 hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient* o programa propôs duas hipóteses ao custo de 42,0. A primeira (figura 22) possui uma probabilidade de 0.2% de ser dada ao acaso e a segunda (figura 23) de 0.1%. As duas apresentam dois eventos de extinção e um de dispersão. Os eventos de extinção para os dois cladogramas são no Paraná e no nó Paraná-Caribe; os eventos de dispersão são do nó Chaco-Neártico para o Paraná no primeiro caso e do nó Chaco-Sudeste Amazônico para o Paraná no segundo.



Figura 22: à esquerda, uma das duas hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 23: à esquerda, uma das duas hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Cyrtonneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free* foram geradas seis hipóteses, cada uma ao custo de 27,59 (figuras 24 a 29). Os cladogramas mais prováveis possuem uma chance de 100% de não serem dados ao acaso (figuras 26 e 29); a hipótese menos provável apresenta uma chance de 0.4% de ser dada ao acaso (figura 25). Para todos os cladogramas o mesmo evento de extinção foi proposto, no nó Neártico-Paraná.

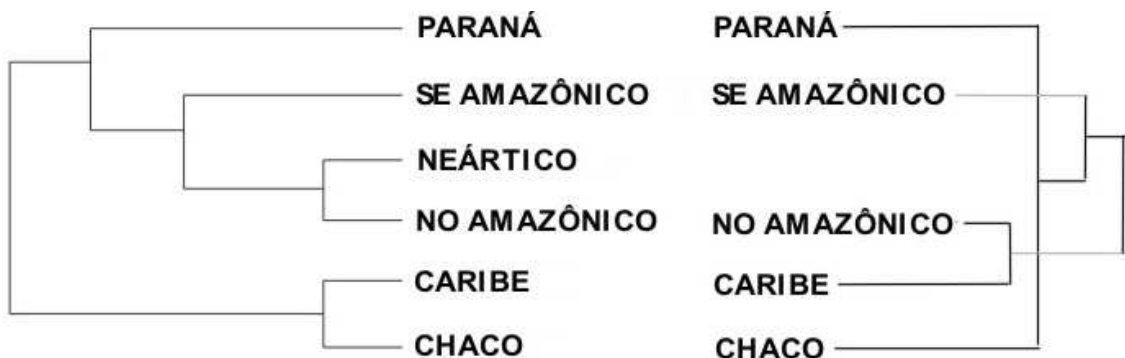


Figura 24: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtonneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

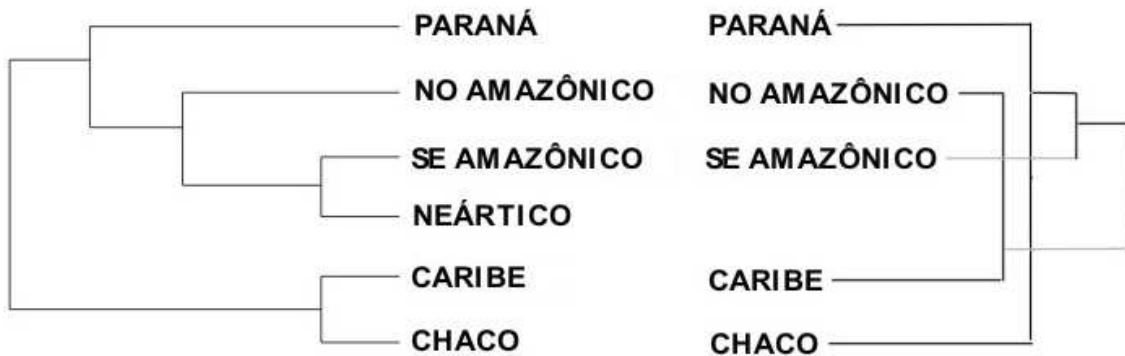


Figura 25: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 26: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

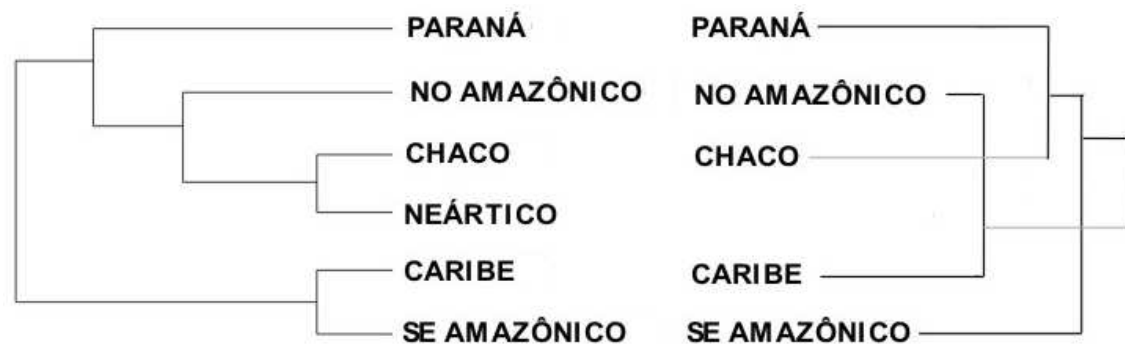


Figura 27: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 28: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 29: à esquerda, uma das seis hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneurina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.7. Gênero *Cyrtoneuropsis*

O gênero *Cyrtoneuropsis* se encontra distribuído pelas subregiões Paraná, Chaco, Noroeste Amazônico, Sudeste Amazônico, Caribe e região Neártica.

Na análise feita pelo TreeFitter no modo *Recent* foram obtidos dois cladogramas ao custo de 3,29. A primeira hipótese (figura 30) possui uma chance de 0.2% de ser dada ao acaso; a segunda (figura 31) de 0.3%. As duas apontam os mesmos eventos, sendo uma extinção no nó Caribe-Paraná e uma dispersão do Paraná para o Caribe.

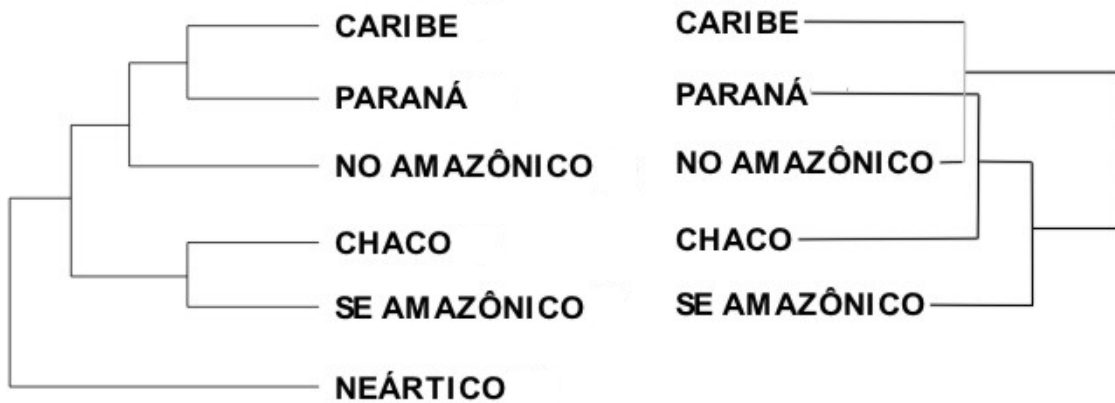


Figura 30: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

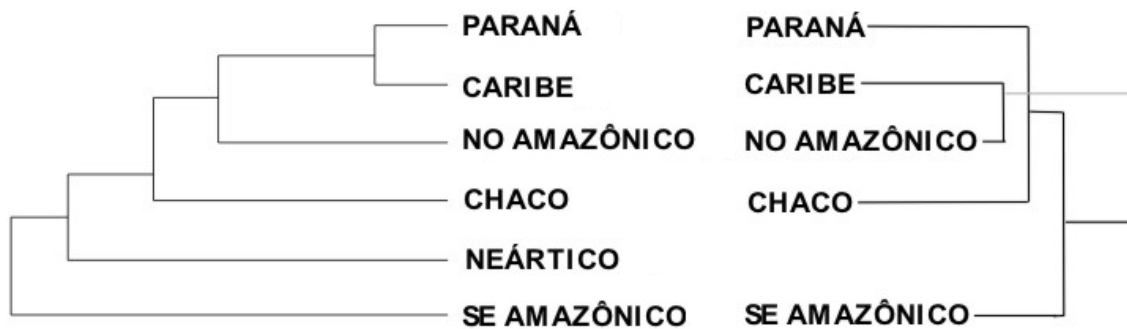


Figura 31: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient*, uma única hipótese foi proposta (figura 32), com o custo de 52,30 e probabilidade de 13.6% de ser dada ao acaso. Nenhum evento de dispersão foi apontado, mas sim uma série de extinções, no Caribe, Paraná, e nos nós Chaco-Sudeste Amazônico, Caribe-Sudeste Amazônico e Noroeste Amazônico-Sudeste Amazônico.



Figura 32: à esquerda, a reconstrução obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free* foram propostos nove cladogramas ao custo de 50,81 (figuras 33 a 41). Os cladogramas mais prováveis estão representados pelos cladogramas 35 e 41, com 3.7% de chance de serem dados ao acaso. O cladograma 41 apresenta o Chaco como grupo irmão do Neártico, hipótese improvável. O cladograma 38 é o que possui a menor probabilidade de refletir a realidade, tendo uma chance de 4.6% de ser dado ao acaso.

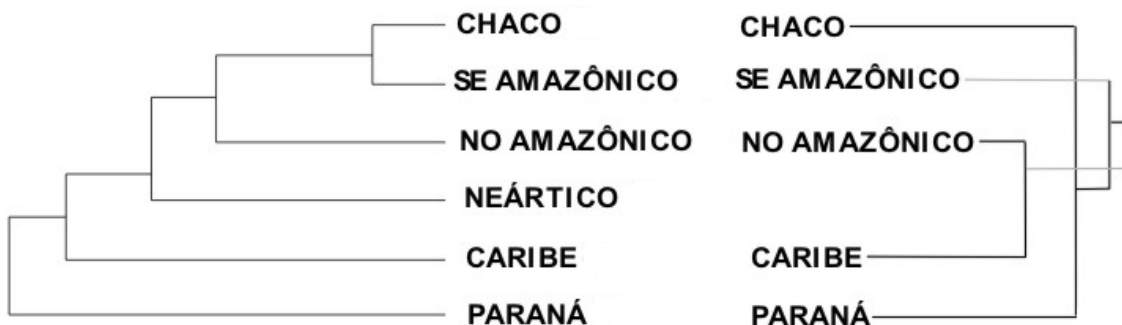


Figura 33: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

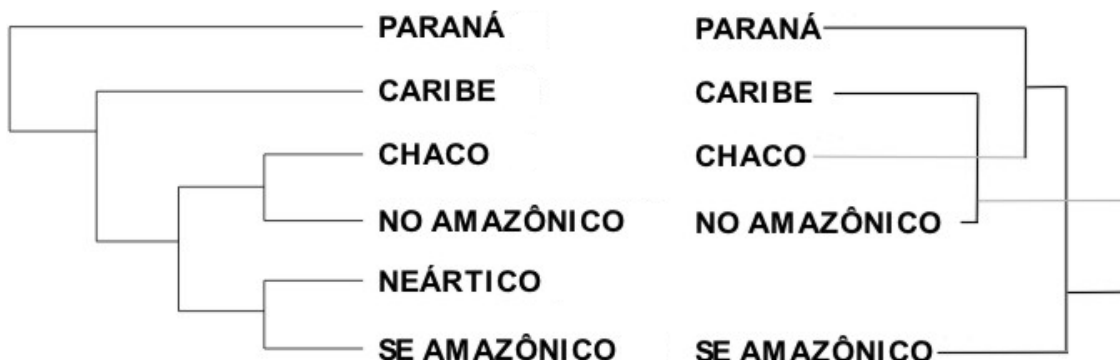


Figura 34: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

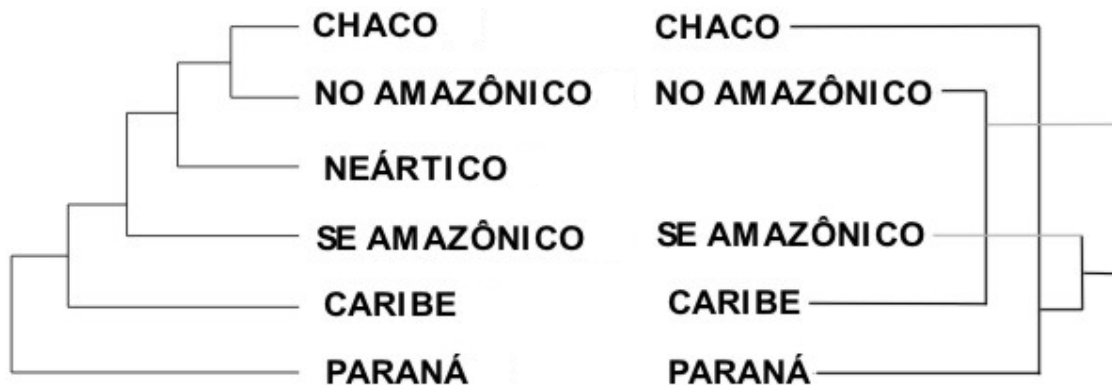


Figura 35: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

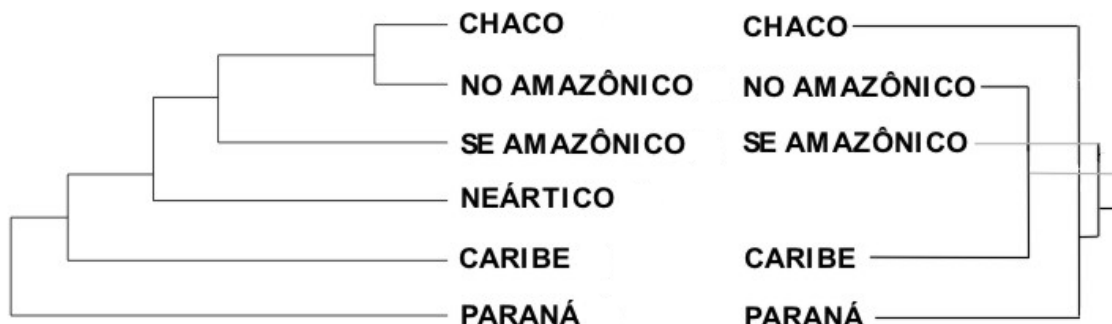


Figura 36: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

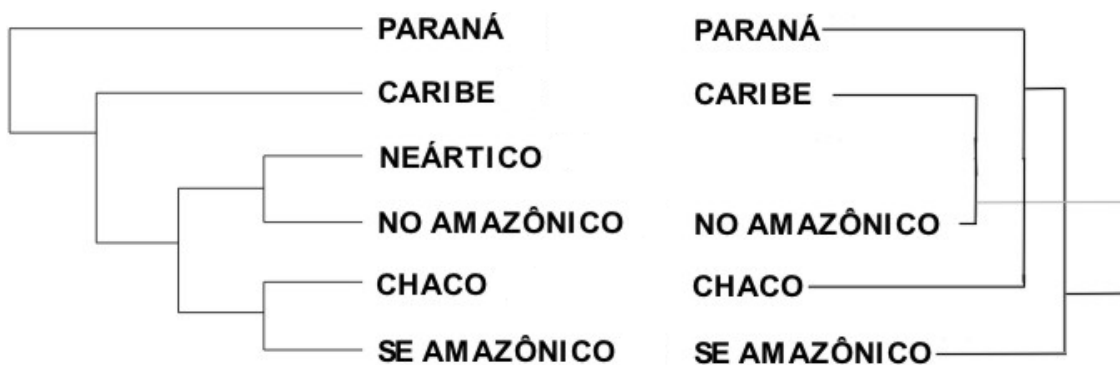


Figura 37: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

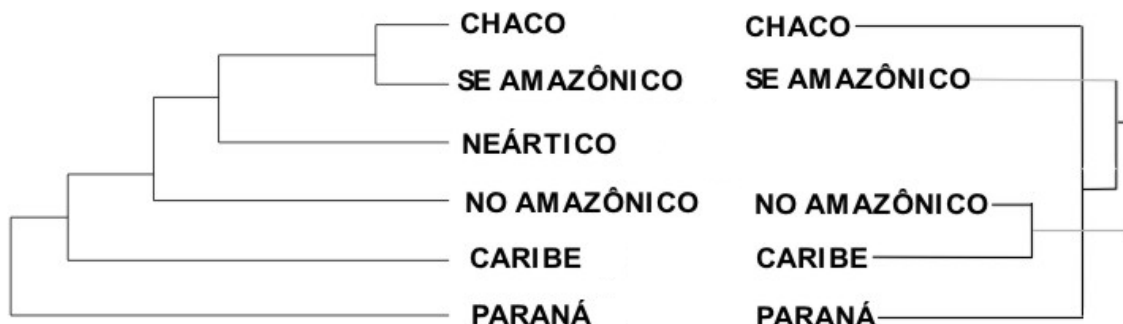


Figura 38: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

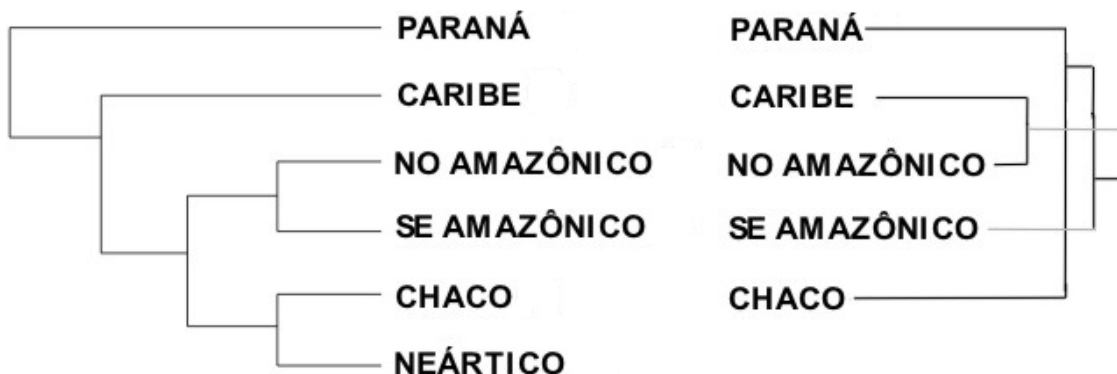


Figura 39: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 40: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

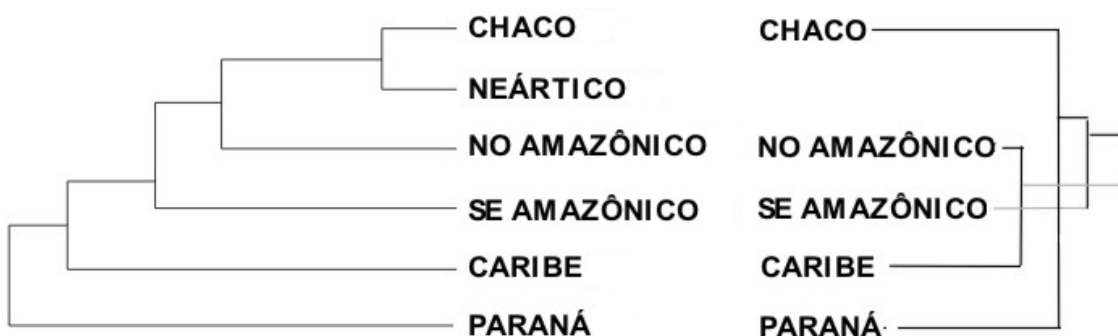


Figura 41: à esquerda, uma das nove reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Cyrtoneuropsis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.8. Gênero *Philornis*

O gênero *Philornis* se encontra distribuído pelas subregiões Caribe, Chaco, Noroeste Amazônico, Paraná, Sudeste Amazônico, e região Neártica.

Na análise do gênero no modo *Recent*, foram geradas três hipóteses ao custo de 21,30 (figuras 42 a 44). A árvore matematicamente mais provável tem uma chance de 1.4% de ser dada ao acaso (figura 42) e a menos provável possui uma chance de 2% (figura 43). Todas as três hipóteses apresentam dois eventos de extinção, um no Paraná e outro no Neártico. Quanto às dispersões, também todos os eventos são comuns às três: do Caribe para o Paraná, do Caribe para o Chaco, do Caribe para o Neártico, do Paraná para o Caribe, do Sudeste Amazônico para o Caribe, do Caribe para o nó Noroeste Amazônico-Paraná, do Paraná para o nó Caribe-Chaco, do Noroeste Amazônico para o nó Caribe-Chaco e do Noroeste Amazônico para o nó Neártico-Caribe.



Figura 42: à esquerda, uma das três reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

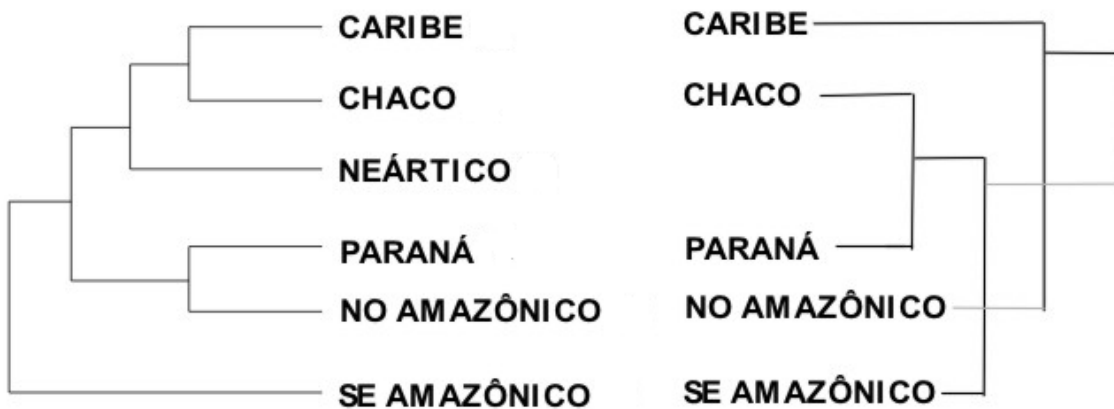


Figura 43: à esquerda, uma das três reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

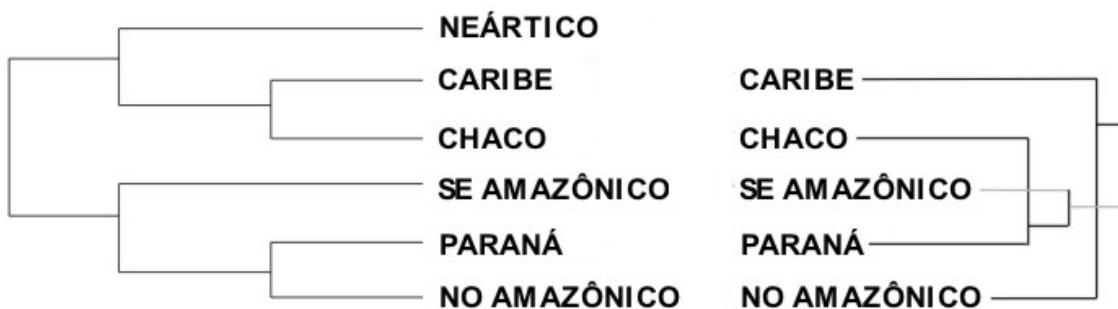


Figura 44: à esquerda, uma das três reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient* foram gerados dois cladogramas ao custo de 50,36, sendo que os dois possuem uma probabilidade de 100% de não serem dados ao acaso (figuras 45 e 46). Algumas extinções foram propostas para ambos cladogramas: no Caribe, Chaco, Paraná, Noroeste Amazônico, nos nós Caribe-Paraná, Caribe-Noroeste Amazônico e

Chaco-Paraná. As dispersões também foram idênticas: do Paraná para o Caribe e do nó Caribe-Noroeste Amazônico para o Neártico.

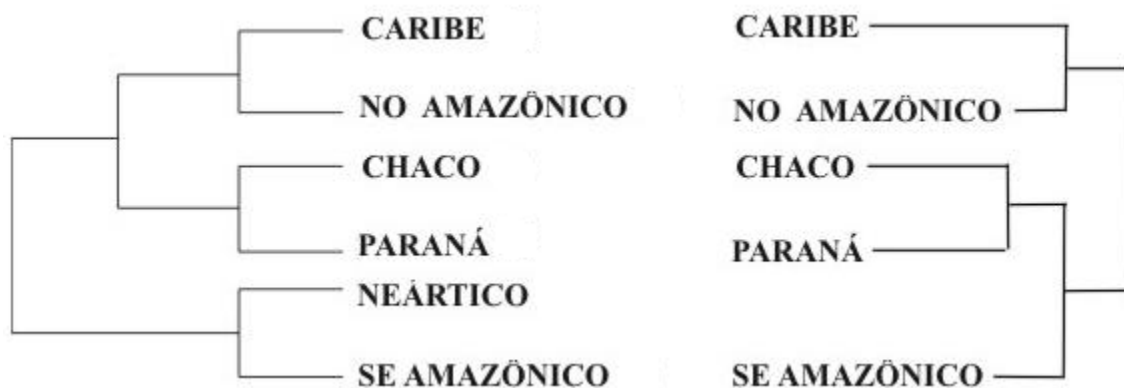


Figura 45: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

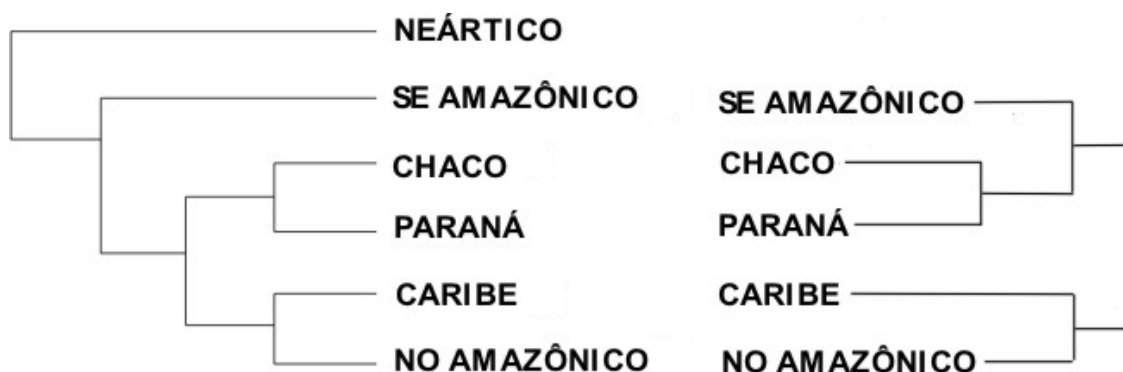


Figura 46: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free* uma única reconstrução foi proposta (figura 47), ao custo de 51,47 e com uma probabilidade de 2.2% de ser dada ao acaso. As extinções propostas foram para o Caribe, Chaco, Paraná, Noroeste Amazônico e os nós Chaco-Neártico, Caribe-Noroeste Amazônico e Paraná-Neártico. As dispersões foram do Caribe para o Noroeste Amazônico, do Caribe para o Neártico, do Chaco para o Caribe, do Paraná para o Caribe, do Noroeste Amazônico para o nó Paraná-Neártico, do nó Chaco-Neártico para o Caribe, do mesmo nó para o nó Noroeste Amazônico-Caribe e do nó Paraná-Neártico para o nó Noroeste Amazônico-Caribe.

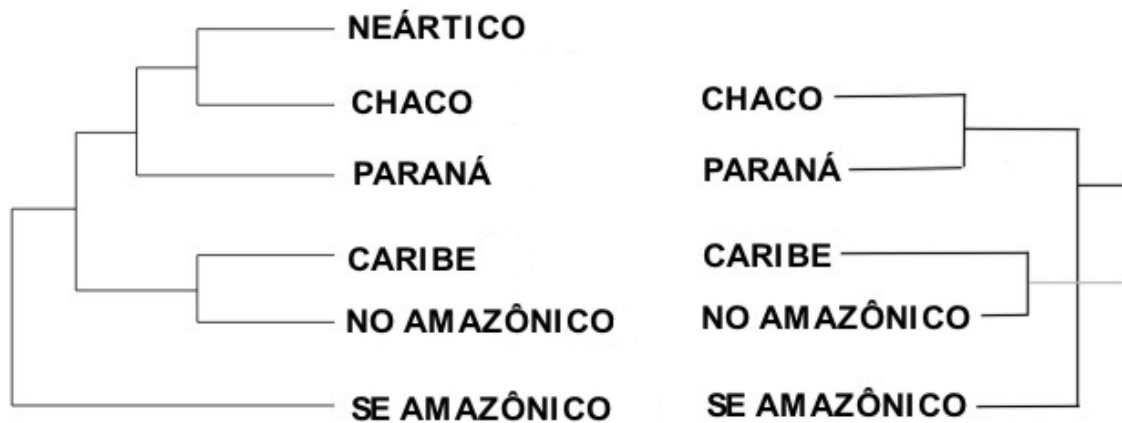


Figura 47: à esquerda a reconstrução obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Philornis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.9. Gênero *Polietina*

O gênero se encontra distribuído pelas subregiões Caribe, Chaco, Noroeste Amazônico, Sudeste Amazônico, Paraná e região Neártica.

No modo *Recent* foram geradas sete hipóteses ao custo de 1,12 (figuras 48 a 54). A árvore matematicamente mais provável apresenta uma chance de 0% de ser dada ao acaso e está representada na figura 51. As menos prováveis possuem uma chance de 0.9% de serem dadas ao acaso (cladogramas 50, 53 e 54). Todas as reconstruções apresentam uma extinção no Caribe e nenhuma dispersão. Este resultado discorda com Nihei e Carvalho (2007) que apontam uma dispersão em *Polietina* da região Caribenha para o Sudeste Amazônico, Paraná e Chaco.

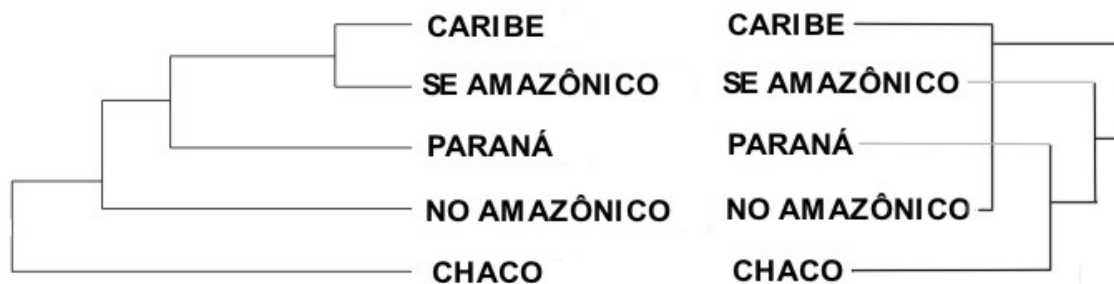


Figura 48: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

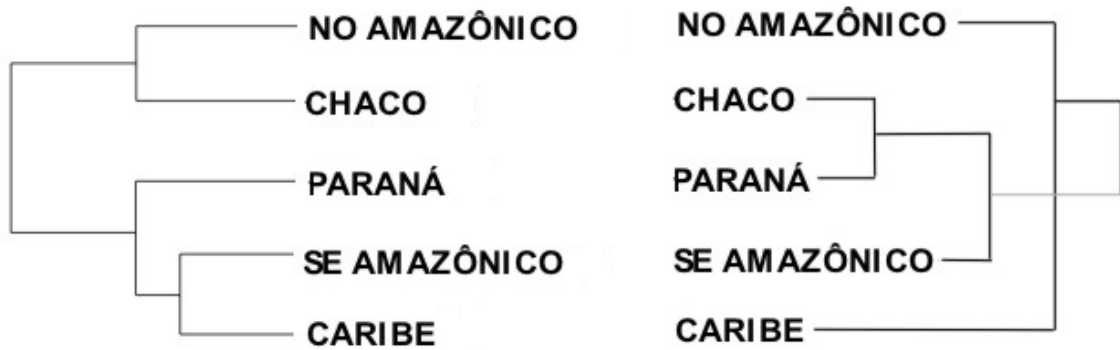


Figura 49: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

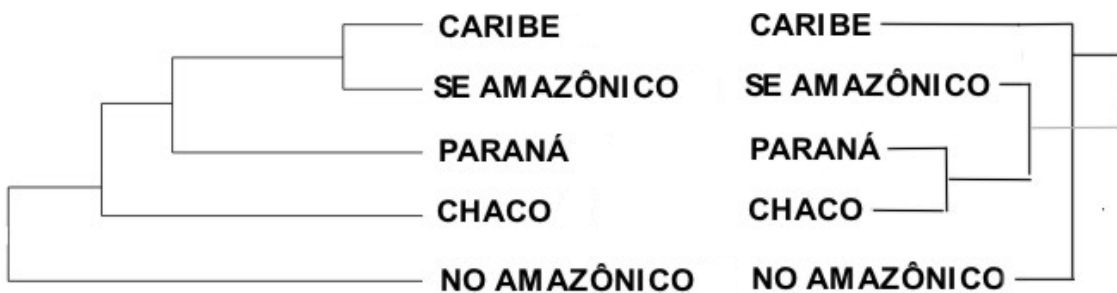


Figura 50: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

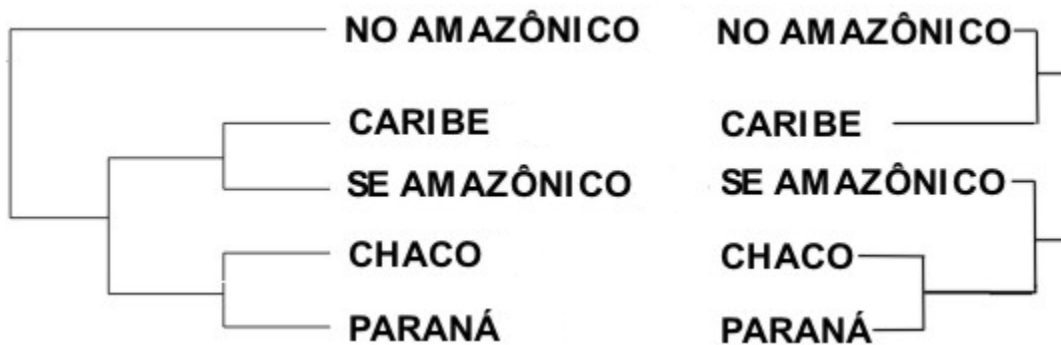


Figura 51: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

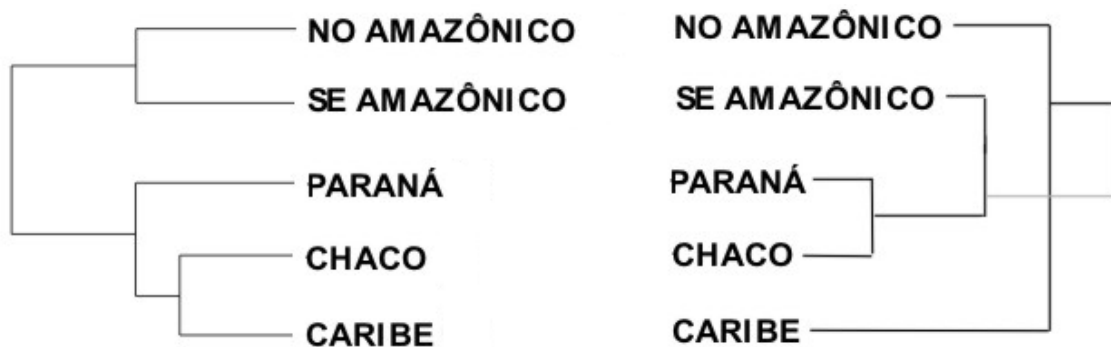


Figura 52: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

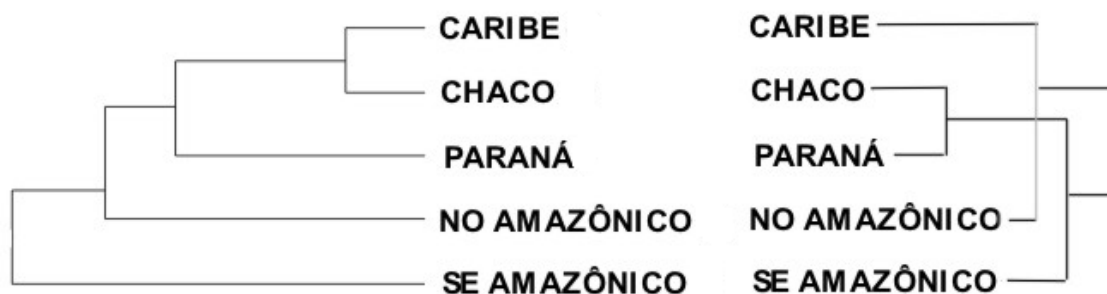


Figura 53: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 54: à esquerda, uma das sete hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient* uma única hipótese foi colocada (figura 55) com o custo de 11,12 e a probabilidade de 7.1% de ser dada ao acaso. Foram propostas extinções no Caribe, Paraná e nos nós Caribe-Noroeste Amazônico e Paraná-Sudeste Amazônico.

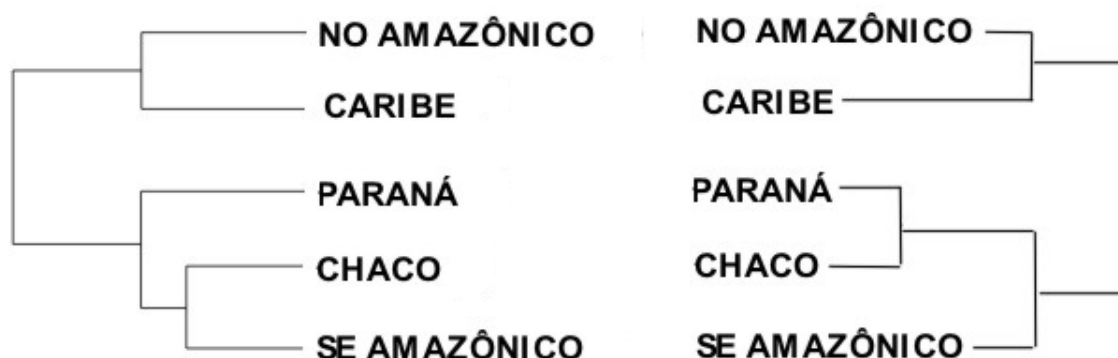


Figura 55: à esquerda a hipótese obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free* foram geradas duas hipóteses, ao custo de 12,23. A hipótese matematicamente mais provável possui uma probabilidade de 26.85% de ser dada ao acaso (figura 57) e a menos provável possui uma probabilidade de 29.2% (figura 56). As duas propostas requerem extinções no Caribe, Paraná e os nós Caribe-Chaco e Noroeste Amazônico-Chaco (para o primeiro cladograma) ou Sudeste Amazônico-Chaco (para o segundo cladograma). Nenhum evento de dispersão foi proposto.



Figura 56: à esquerda, uma das duas hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Free* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.



Figura 57: à esquerda, uma das duas hipóteses obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Free* para *Polietina*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.10 Gênero *Pseudoptilolepis*

O gênero se encontra distribuído pelas subregiões Sudeste Amazônico, Caribe, Chaco e Paraná.

No modo *Recent*, foram geradas quatro hipóteses, ao custo de 0,07 (figuras 58 a 61). A árvore mais provável possui 7.1% de ser dada ao acaso e corresponde a figura 61. A menos provável possui uma chance de 23.7% de ser dada ao acaso (figura 59). Nenhum evento de dispersão ou extinção foi proposto. Os três primeiros cladogramas mostram Caribe como grupo irmão do Paraná, e o último mostra Chaco como grupo irmão do Paraná, hipótese mais provável.

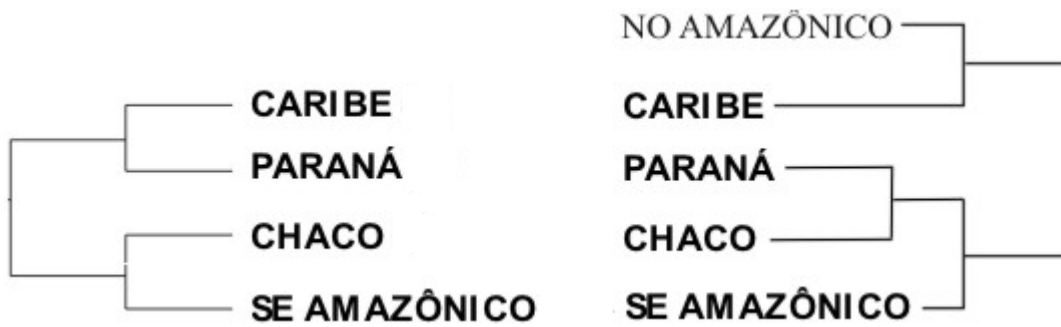


Figura 58: à esquerda, uma das quatro reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Recent* para *Pseudoptilolepis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

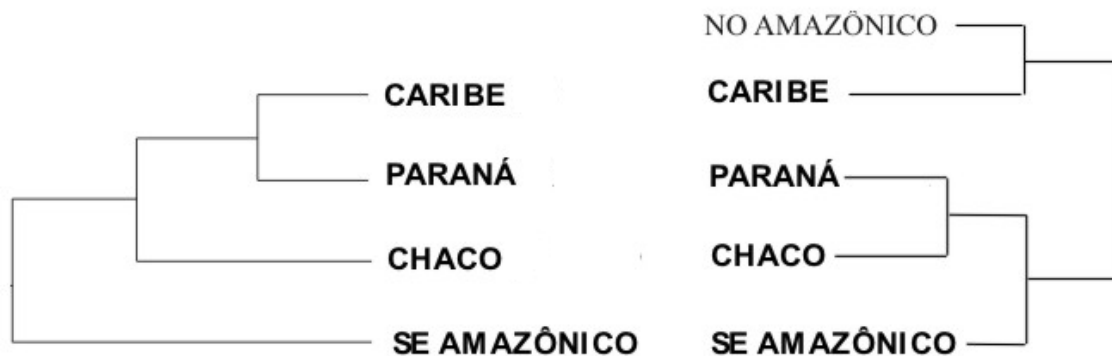


Figura 59: à esquerda, uma das quatro reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Recent* para *Pseudoptilolepis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

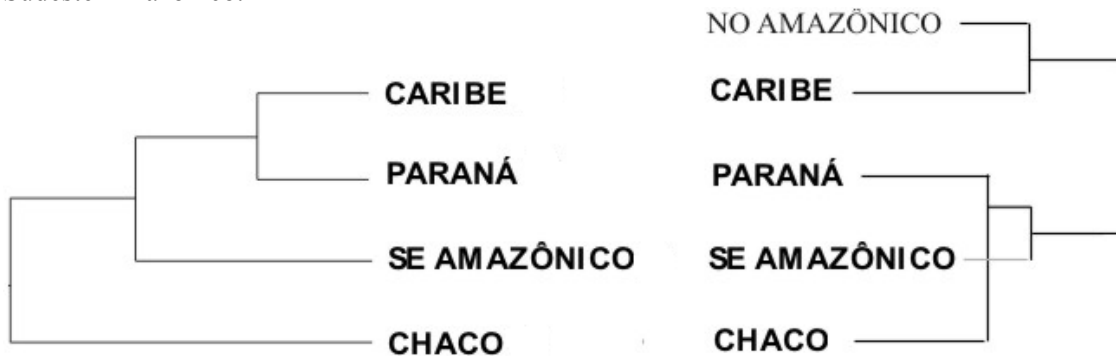


Figura 60: à esquerda, uma das quatro reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Recent* para *Pseudoptilolepis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

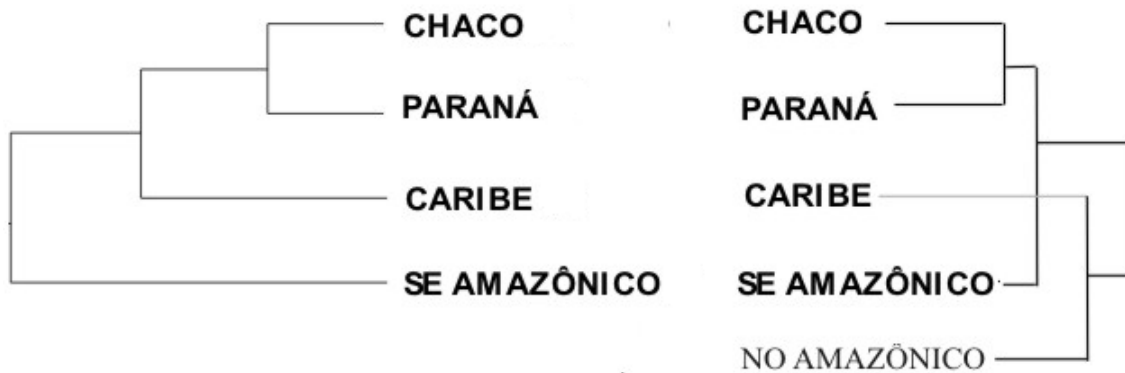


Figura 61: à esquerda, uma das quatro reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Recent* para *Pseudoptilolepis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient*, foram geradas duas hipóteses, ao custo de 8,07. A árvore mais provável possui uma chance de 59.6% de ser dada ao acaso (figura 62) e a menos provável de 100% (figura 63). As duas reconstruções requerem extinções no Caribe e no Paraná. Para a primeira ainda há extinções nos nós Chaco-Caribe e Sudeste Amazônico-Caribe; para a segunda, no nó Caribe-Chaco. Nenhuma dispersão foi proposta. No modo *Free* houve uma única hipótese, idêntica à segunda proposta do modo *Ancient* (figura 63).

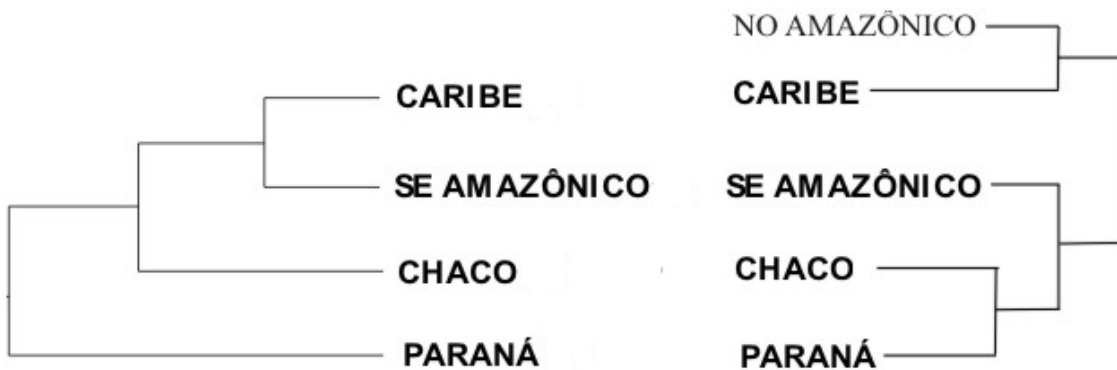


Figura 62: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Ancient* para *Pseudoptilolepis*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

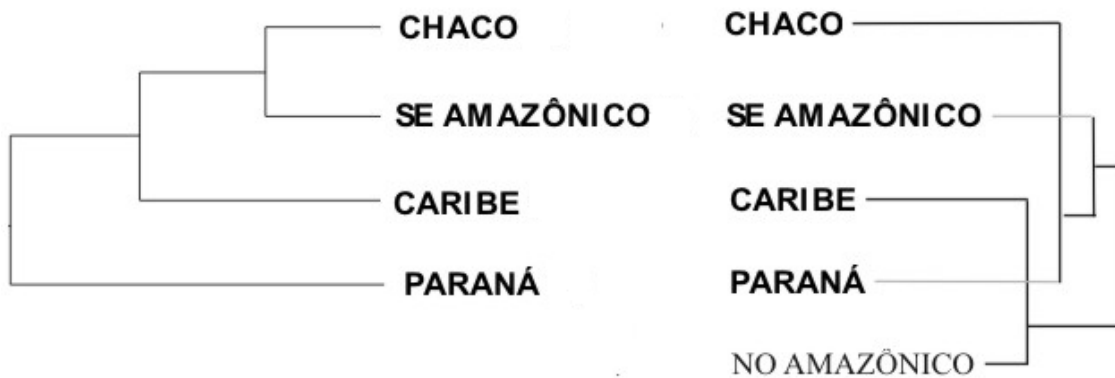


Figura 63: à esquerda, uma das duas reconstruções obtidas pelo programa TreeFitter 1.3 no modo *Ancient* para *Pseudoptilolepis*, sendo o cladograma 2 também o único resultado obtido no modo *Free*, idêntico ao do modo *Ancient*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.1.11 Gênero *Souzalopesmyia*

O gênero encontra-se distribuído nas subregiões Chaco, Noroeste Amazônico e Paraná.

No modo *Recent* foi gerada uma única hipótese, com custo de 1,04 e probabilidade de 1.17% de ser dada ao acaso (figura 64). Uma extinção foi proposta para o Paraná e nenhuma dispersão. A reconstrução se mostra de acordo com os resultados de Nihei e Carvalho (2007) para as áreas neotropicais, e em desacordo com Carvalho (1999) sobre a evolução de *Souzalopesmyia*. Segundo o autor, *S. paraensis* teria chegado à sua localização atual (Chaco e Noroeste Amazônico) por dispersão.

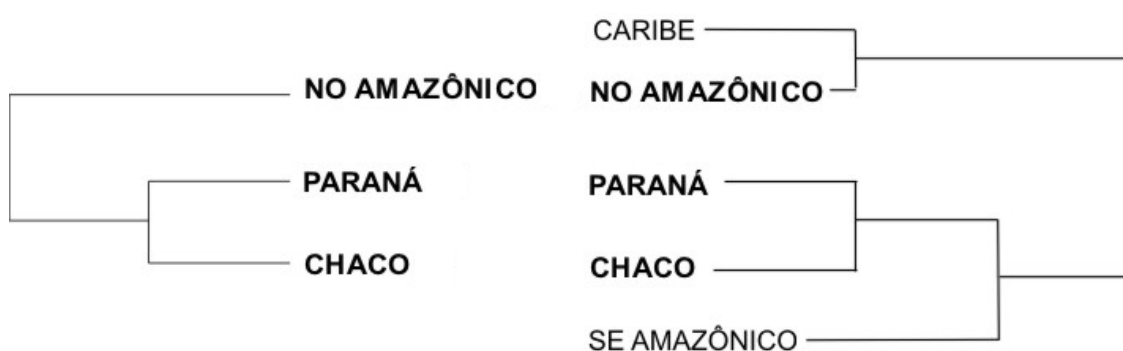


Figura 64: à esquerda, a reconstrução obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Recent* para *Souzalopesmyia*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Ancient* também obteve-se um resultado único, com custo de 6,04 e probabilidade de 100% de ser dada ao acaso (figura 65). Foram propostas extinções no

Paraná, Noroeste Amazônico e no nó Chaco-Noroeste Amazônico, e nenhuma dispersão.

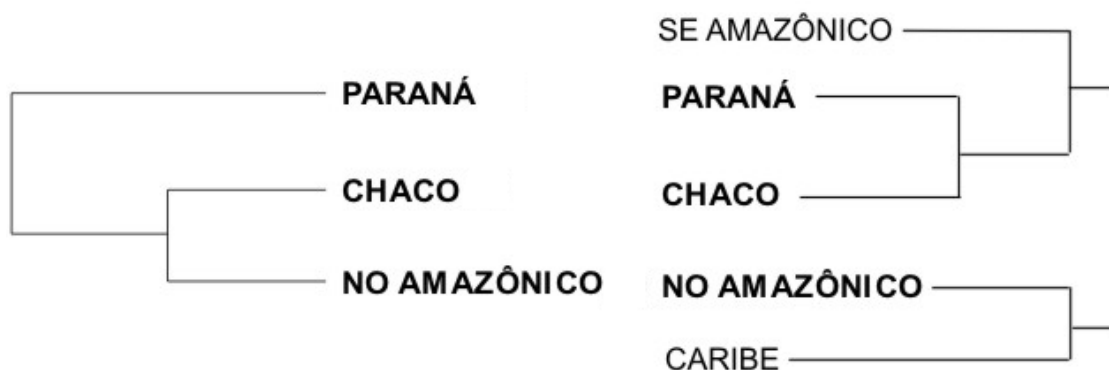


Figura 65: à esquerda, a reconstrução obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Ancient* para *Souzalopesmyia*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

No modo *Free*, foi também gerado um único cladograma, com custo de 4,04 e probabilidade de 45.7% de ser dado ao acaso (figura 66). Nenhum evento de dispersão ou extinção foi proposto.

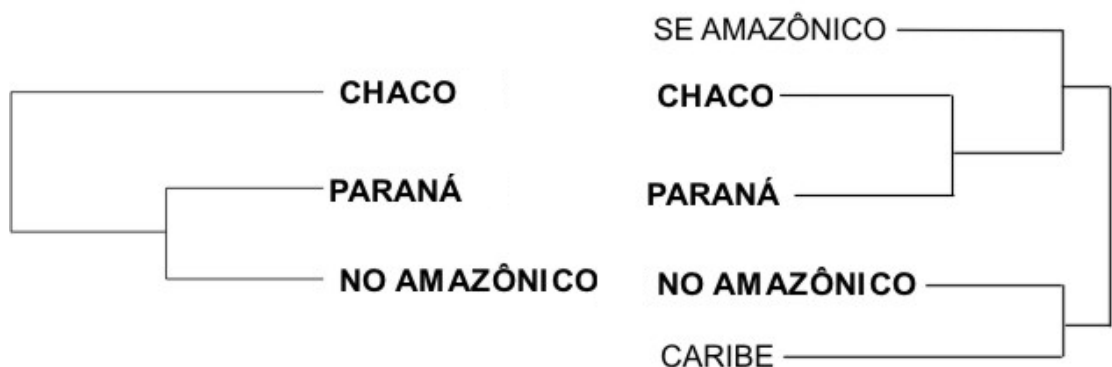


Figura 66: à esquerda, a reconstrução obtida pelo programa TreeFitter1.3 no modo *Free* para *Souzalopesmyia*. À direita, para as subregiões neotropicais, adaptado de Nihei e Carvalho (2007). NO AMAZÔNICO= Noroeste Amazônico; SE AMAZÔNICO= Sudeste Amazônico.

4.2 Reconstruções apresentadas pelo DIVA

4.2.5 Gênero *Bithoracochaeta*

Na análise do gênero *Bithoracochaeta* foram propostas 15 dispersões. Foi apresentada uma única possibilidade de área ancestral, contando com todas as áreas onde o gênero se distribui atualmente (figura 67).

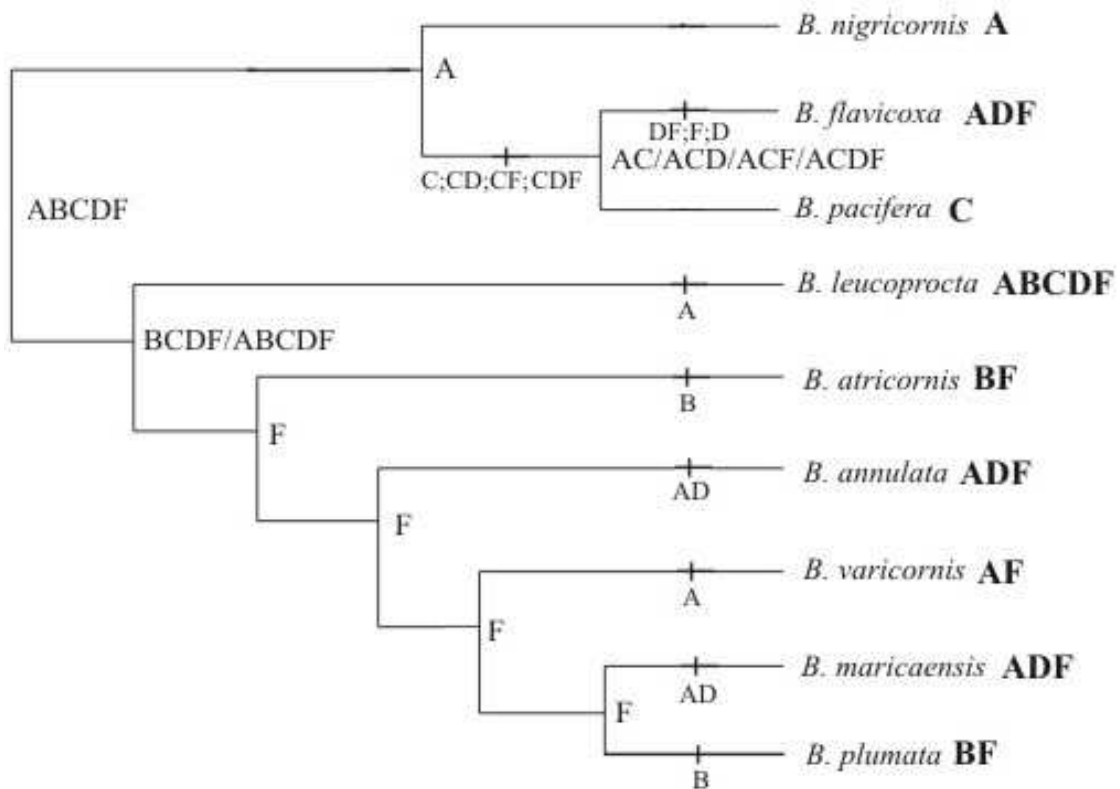


Figura 67: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Bithoracochaeta*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (†) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; C= Neártico; D= Noroeste Amazônico; F= Paraná.

A reconstrução baseia-se na vicariância, apresentando dispersões apenas nos táxons terminais e para o ancestral de *B. flavicoxa* e *B. pacifera*.

4.2.6 Gênero *Cyrtonneurina*

Na análise do gênero *Cyrtonneurina* foram propostas 13 dispersões (figura 68). Foi apresentada uma única possibilidade de área ancestral, com todas as áreas ocupadas atualmente pelo gênero, com exceção do Sudeste Amazônico (E).

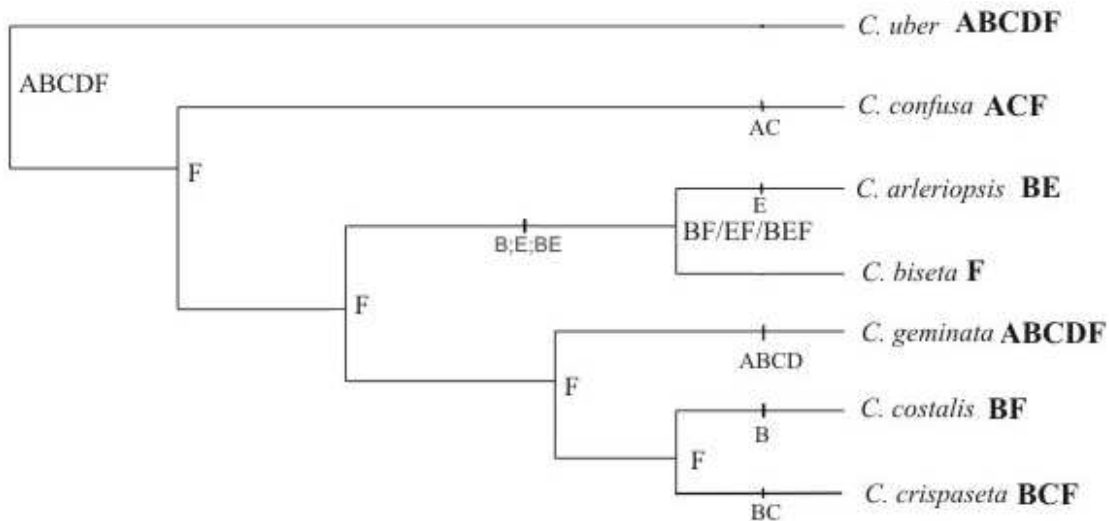
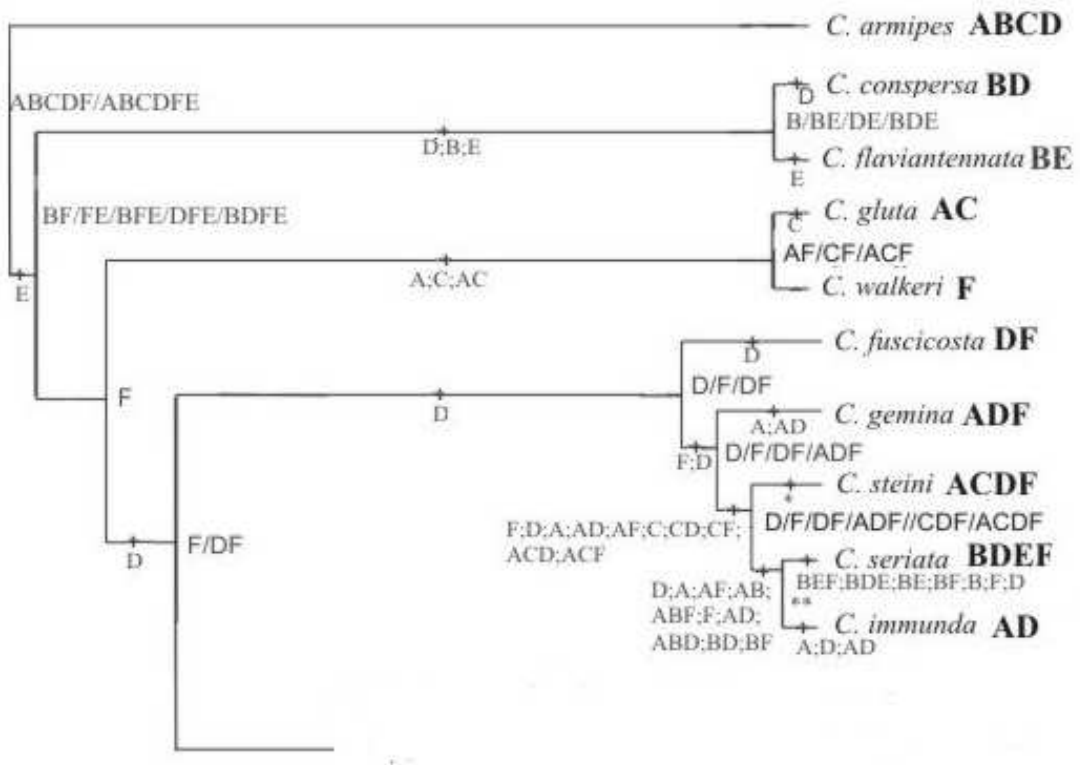


Figura 68: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Cyrtoneurina*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (†) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; C= Neártico; D= Noroeste Amazônico; E= Sudeste Amazônico; F= Paraná.

Para este gênero foi proposta também uma especiação majoritariamente pela vicariância. A exceção é o ancestral de *C. arleriopsis* e *C. biseta*, que deve ter se dispersado do Paraná (F) para o Chaco (B) ou o Sudeste Amazônico (E) ou os dois, discordando com os resultados do TreeFitter, que não apresentaram dispersões.

4.2.7 Gênero *Cyrtoneuropsis*

Na análise do gênero *Cyrtoneuropsis* foram propostas 58 dispersões. Foram apresentadas duas propostas de área ancestral, uma contando com o Sudeste Amazônico (E) e outra não (figura 69, em duas partes).



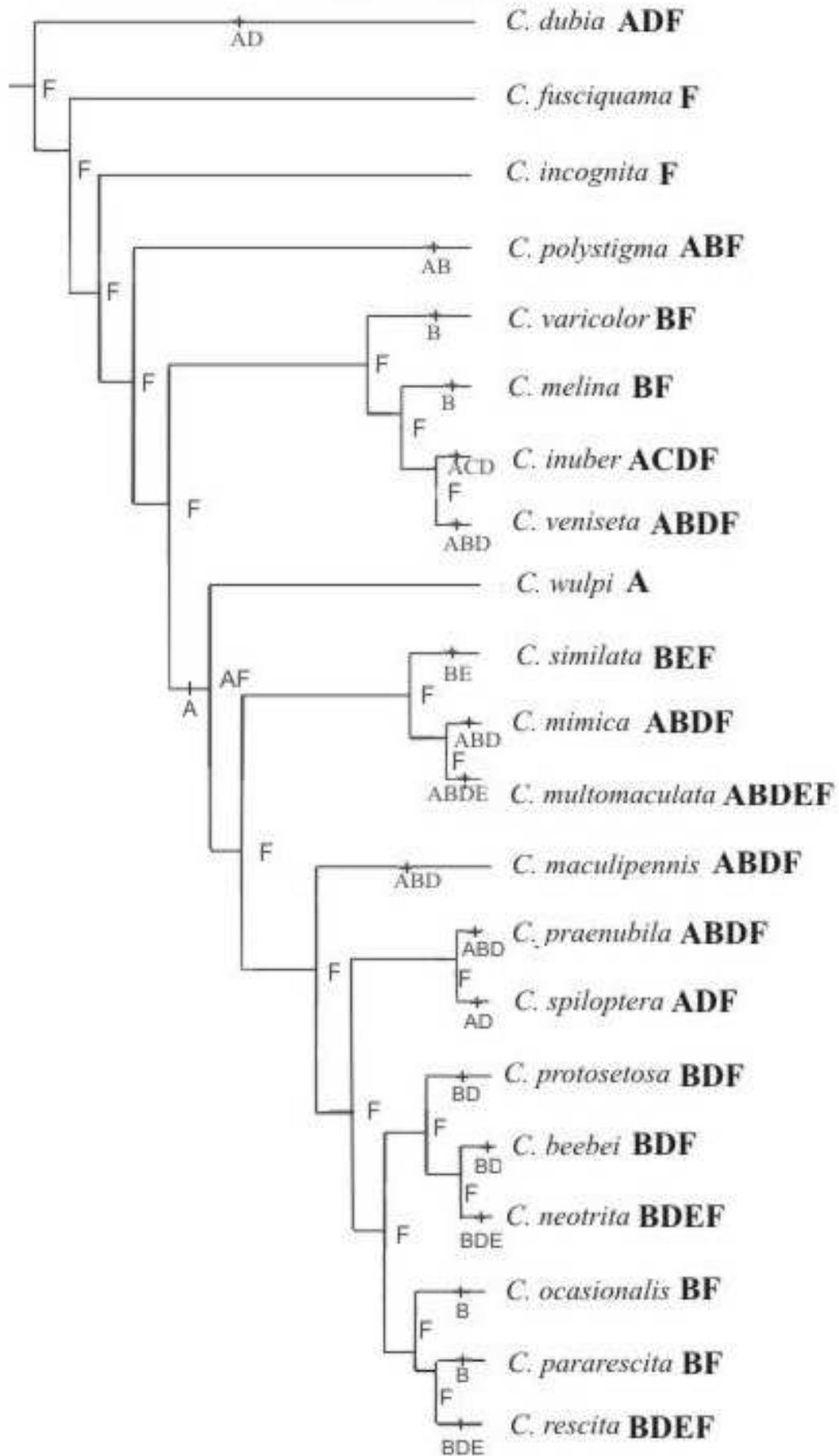
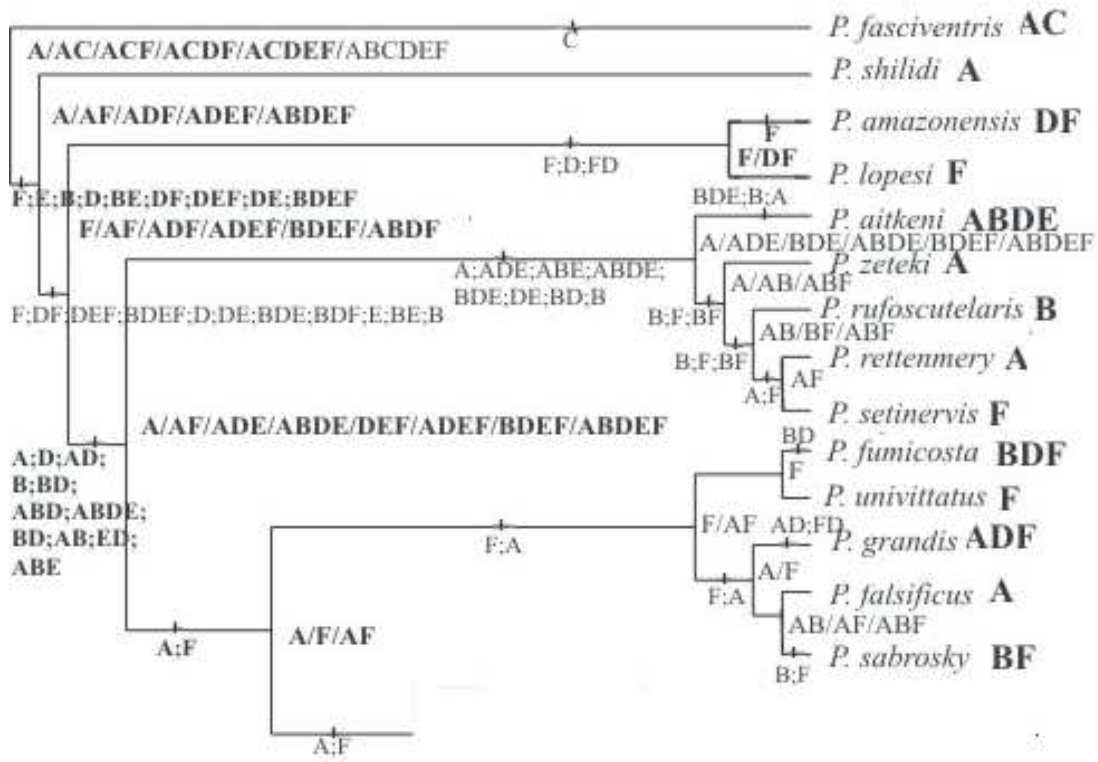


Figura 69: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Cyrtoneuropsis*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (+) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; C= Neártico; D= Noroeste Amazônico; E= Sudeste Amazônico; F= Paraná. *= F;D;FD;AD;AF;A;C;ACD;ACF;AC; **=D/AF/ABF/DF/ADF/BDF/ABDF/AFE/ABFE/DFE/ADFE/BDFE/ABDFE.

Para *Cyrtoneuropsis*, foram propostas várias dispersões, entre praticamente todas as áreas, enquanto a análise pelo TreeFitter mostrou apenas uma dispersão, do Paraná para o Caribe.

4.2.8 Gênero *Philornis*

Na análise do gênero *Philornis* foram propostas 40 dispersões. Esta reconstrução mostrou várias possibilidades de área ancestral para o táxon, mas sempre com o Caribe (A): somente Caribe, Caribe e Neártico (C), Caribe, Neártico e Paraná (F), Caribe, Neártico, Noroeste Amazônico (D) e Paraná, Caribe, Neártico, Noroeste Amazônico, Sudeste Amazônico (E) e Paraná e por fim, Caribe, Neártico, Noroeste Amazônico, Sudeste Amazônico, Paraná e Chaco (B) (todas as áreas ocupadas pelo gênero atualmente) (figura 70, em duas partes). Muitas dispersões foram propostas para os nós e com muitas variações, tornando a reconstrução pouco informativa, assim como a anterior, de *Cyrtoneuropsis*.



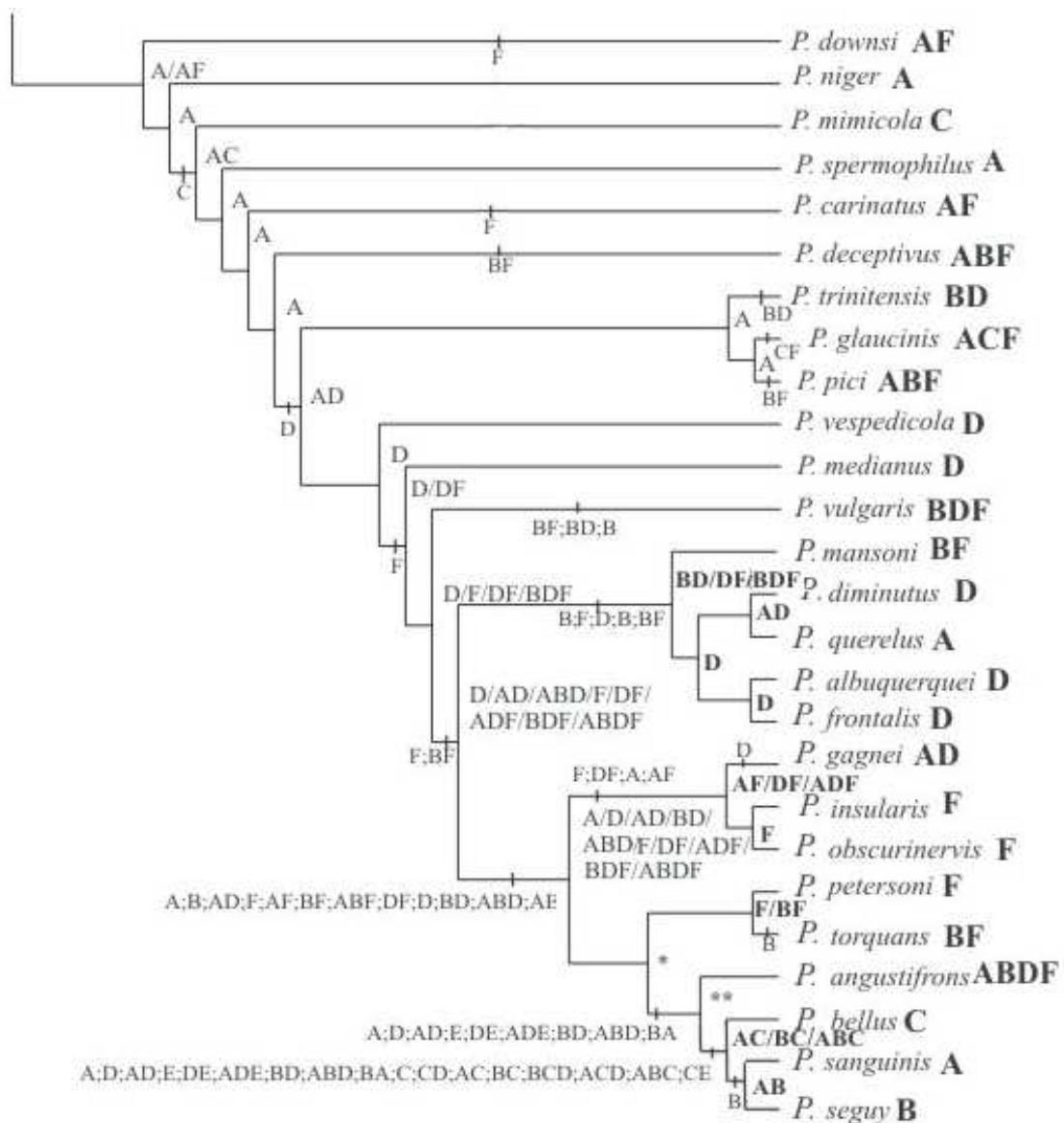


Figura 70: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Philornis*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (†) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; C= Neártico; D= Noroeste Amazônico; E= Sudeste Amazônico; F= Paraná.

4.2.9 Gênero *Polietina*

A análise feita pelo programa DIVA (figura 71), mostrou como área de ocupação do ancestral quatro possibilidades, todas elas ocupando o Caribe (A), tal qual *Philornis*. A primeira opção foi Caribe e Paraná (F), a segunda, Caribe, Chaco (B) e Paraná, a terceira, Caribe, Noroeste amazônico (D) e Paraná e a última todas as áreas ocupadas atualmente pelo gênero.

A distribuição ancestral de *P. nigra* e *P. prima*, que não foi solucionada no trabalho de Nihei e Carvalho (2007), foi apontada como sendo as subregiões Paraná e Noroeste Amazônico, excluindo-se o Caribe.

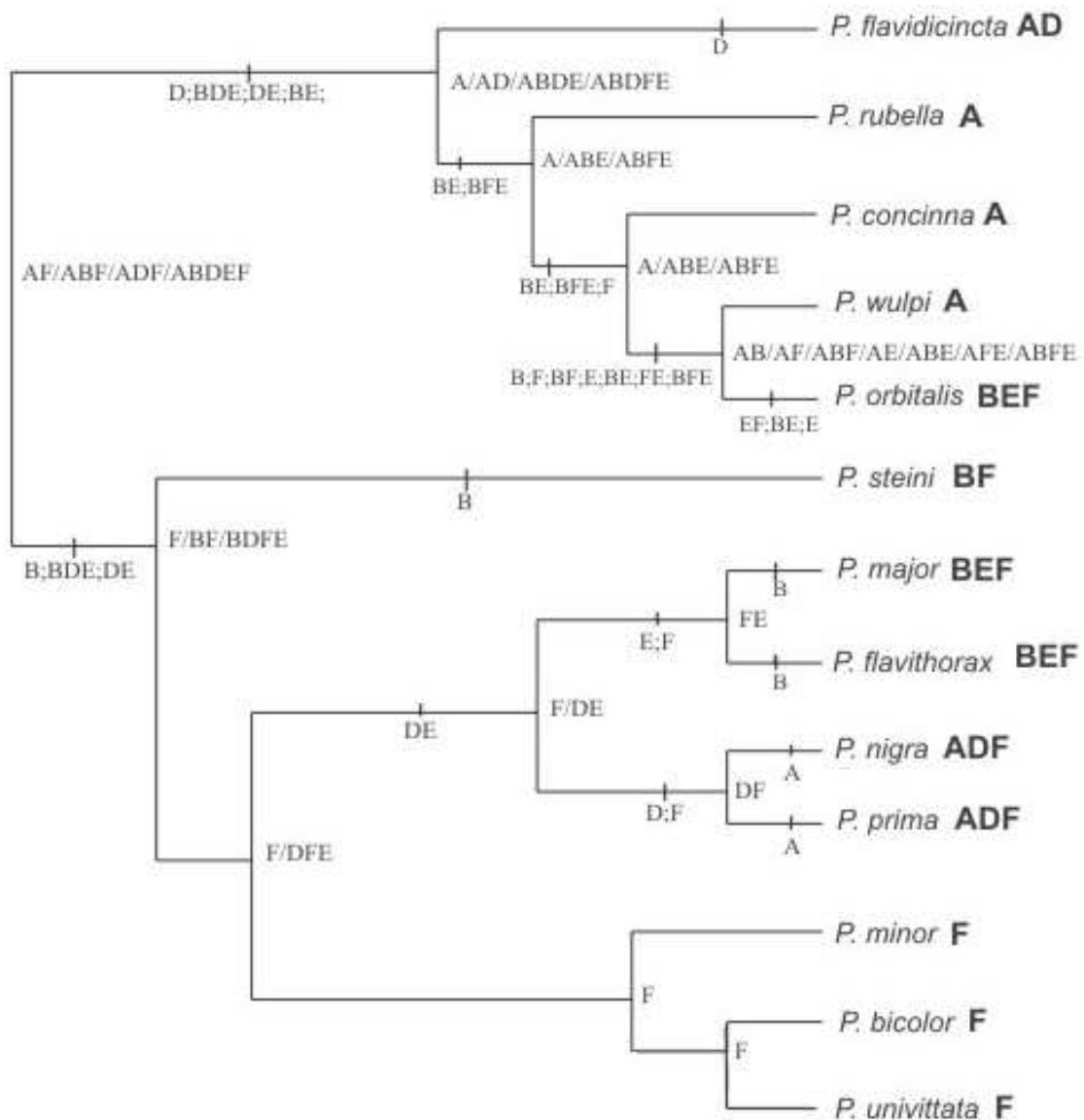


Figura 71: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Polietina*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (†) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; D= Noroeste Amazônico; E= Sudeste Amazônico; F= Paraná.

4.2.10 Gênero *Pseudoptilolepis*

Na análise de *Pseudoptilolepis* foram propostas nove dispersões. Foi apresentada uma única proposta de área ancestral, com Caribe (A) e Paraná (E) (figura 72). De acordo com DIVA, a evolução do gênero se deu no Paraná, depois de um evento vicariante que separou esta subregião do Caribe. A ausência de dispersões dos

ancestrais está de acordo com os resultados do TreeFitter, que não encontrou nenhuma dispersão para o gênero.

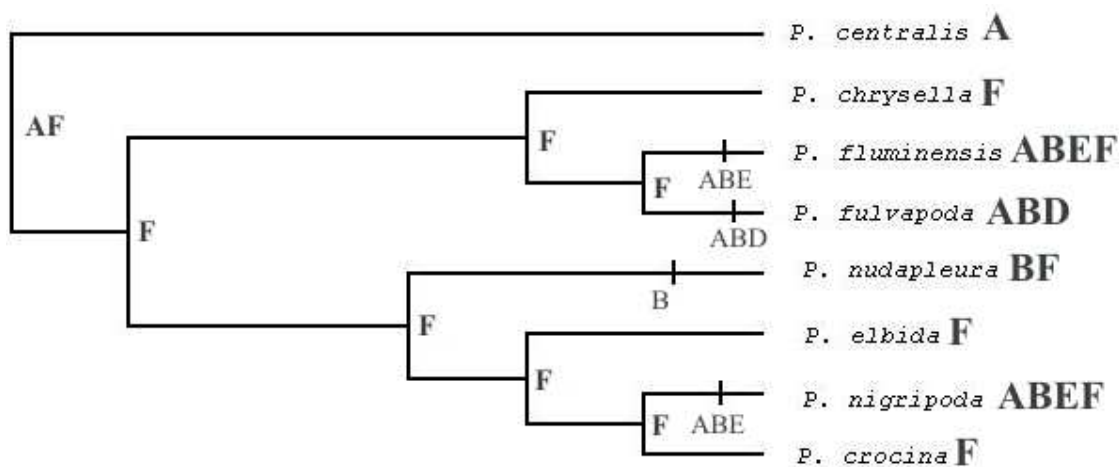


Figura 72: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Pseudoptilolepis*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (+) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. A= Caribe; B= Chaco; D= Noroeste Amazônico; E= Sudeste Amazônico; F= Paraná.

4.2.11 Gênero *Souzalopesmyia*

Na análise feita pelo programa DIVA (figura 73), foram geradas duas possibilidades de área ancestral comum: apenas as subregiões Noroeste Amazônico (D) e Paraná (E) ou as três áreas onde o gênero se encontra atualmente.

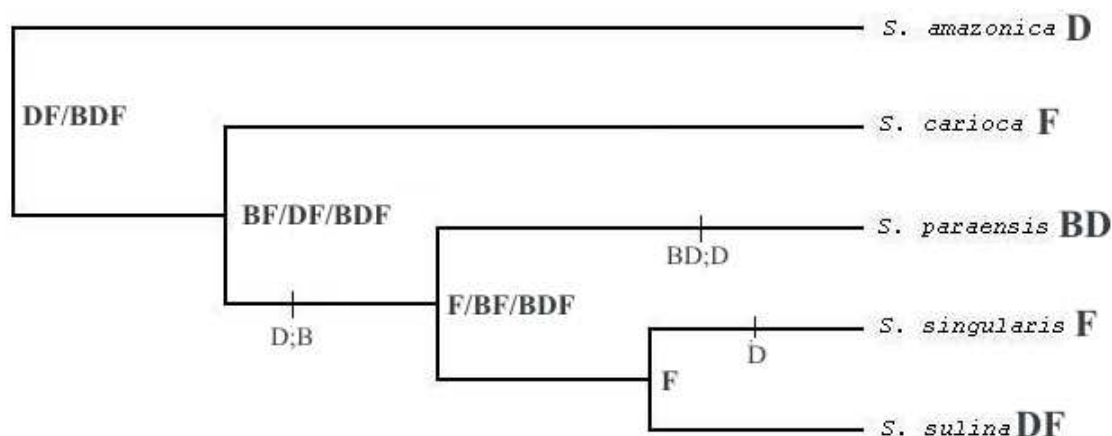


Figura 73: reconstrução apresentada pelo DIVA para o gênero *Souzalopesmyia*. As letras apresentadas entre barras são hipóteses igualmente parcimoniosas de área ancestral. As letras após os táxons terminais representam a área de distribuição atual do organismo. A presença do sinal de adição (+) indica dispersão, sendo as áreas separadas por ponto e vírgula, as dispersões equiprováveis, dependendo da área ancestral. B= Chaco; D= Noroeste Amazônico; F= Paraná.

A reconstrução mostra um cenário vicariante, com algumas possibilidades de dispersões, dependendo da distribuição dos ancestrais de *S. carioca-S. sulina* e *S. paranaenses-S. sulina*.

5. DISCUSSÃO

5.1 TreeFitter

Todas as hipóteses do TreeFitter construídas com dados de *Bithoracochaeta* no modo *Recent* mostraram o Caribe como grupo irmão da região Neártica, hipótese muito provável, devido a sua localização geográfica e a presença de uma zona de transição entre as duas áreas, delimitada por Morrone (2005). O cladograma representado na figura 2 é muito parecido com a hipótese de Nihei e Carvalho (2007) para as subregiões neotropicais, e foi construído sem dispersões.

A reconstrução matematicamente mais provável de *Cyrtoneurina* no modo *Recent* apresentou o clado ((Paraná, Chaco), Caribe) como grupo irmão do Neártico, e este como grupo irmão da Amazônia. Historicamente, no entanto, é pouco provável que as subregiões Paranaense e Chaquenha estejam mais proximamente relacionadas à região Neártica do que à Amazônia. Dois cladogramas apontaram o Neártico como grupo irmão do Sudeste Amazônico, hipótese igualmente improvável. As reconstruções no modo *Free* apresentaram o Neártico como grupo irmão da Amazônia ou do Chaco. De um modo geral, portanto, os resultados da análise do TreeFitter para o gênero *Cyrtoneurina* foram pouco satisfatórias.

Para *Cyrtoneuropsis* os resultados foram também pouco satisfatórios. Três hipóteses apresentaram o Chaco como grupo irmão do Neártico, na opção *Free*, assim como na análise de *Cyrtoneurina*. Os resultados para estes gêneros irmãos foram prejudicados por filogenias não resolvidas (politomias).

Philornis também obteve resultados improváveis. No modo *Recent*, todas as reconstruções apresentaram o clado ((Caribe, Chaco) Neártico); no modo *Ancient* o Sudeste Amazônico foi apresentado como grupo irmão do Neártico, e no modo *Free* o Chaco foi apresentado como grupo irmão do Neártico. Todas estas propostas estão em desacordo com a literatura. Estes resultados, no entanto, não surpreendem. Couri *et al.* (2007) chamaram a atenção para a falta de informação geográfica para muitas das espécies de *Philornis*, impossibilitando uma análise biogeográfica mais consistente.

Polietina possui estudo cladístico com método de padrão (BPA) na literatura (Nihei & Carvalho 2007). Nenhum dos resultados de eventos esteve inteiramente de acordo com estes resultados prévios. No modo *Ancient*, no entanto, houve um resultado muito parecido, e sem nenhuma dispersão.

Souzalopesmyia, apesar de possuir poucos dados georreferenciados, mostrou um resultado plausível no modo *Recent* ((Chaco, Paraná) Noroeste Amazônico) e nenhum evento de dispersão.

Cabe fazer algumas ressalvas ao programa TreeFitter:

1. Algumas análises podem ser extremamente demoradas, chegando a consumir vários dias, resultando em *output files*, que são os arquivos que registram os resultados, que não podem ser abertos em sistema *Windows* (Cardon 2007).

2. Em casos em que há um grande número de áreas, pode ser gerado um número muito grande de árvores. Isto leva a uma dificuldade na escolha de uma árvore, pois nestes casos as probabilidades (que são um recurso para a escolha de um cladograma) também se repetem.

3. Nos casos em que não há informações adicionais para a escolha de um cladograma, uma escolha lógica seria a utilização do critério matemático, escolhendo-se como melhor árvore aquela que apresentasse uma menor possibilidade de ser dada ao acaso. No entanto, além do problema das probabilidades repetidas, existe um ainda mais grave que pode ser evidenciado nos resultados do presente trabalho: nem sempre a árvore matematicamente mais provável é a historicamente mais provável.

4. Quanto aos diferentes modos de se tratar os táxons terminais amplamente distribuídos, a opção *Recent* foi a que se mostrou mais interessante, por realmente basear-se na vicariância e utilizar-se da extinção e da dispersão apenas como explicação assessoria. Os modos *Ancient* e *Free* tendem a ter muito mais eventos de dispersão e extinção, fazendo com que seus custos aumentem e sua probabilidade relativamente às árvores aleatórias criadas pelo programa diminua. Dos sete gêneros analisados, foram propostas no modo *Recent* cinco dispersões, sendo uma para o gênero *Cyrtoneuropsis* e quatro para *Philornis*, dois táxons, que como discutido anteriormente, não possuem dados muito robustos para análise biogeográfica. Isto reitera a afirmativa de que a hipótese nula do programa é a vicariância (Ronquist 2000). Assim sendo, o TreeFitter mostrou-se um programa muito interessante, com o qual pode obter-se cladogramas gerais de área baseados em um cenário vicariante, mas que levam em consideração a dispersão.

5.2 DIVA

O programa DIVA mostrou-se pouco informativo para os táxons estudados. Segundo Sanmartín e Ronquist (2004) as análises para regiões em que a vicariância é esperada podem ser não informativas. A maioria das análises, além disto, caiu nos problemas do programa:

1. Apresentar todas ou quase todas as áreas ocupadas atualmente pelo táxon como sendo áreas ancestrais. A exceção foi *Pseudoptilolepis* que, no entanto, mostrou um cenário improvável, em que o ancestral comum do táxon teria se originado nas subregiões Caribe e Paraná, que estão separadas pela Amazônia e pela subregião Chaquenha.

2. No caso de abundância de distribuições amplas nos táxons terminais, o programa sugere uma grande quantidade de opções de área ancestral para os nós, tornando a reconstrução não informativa, pois fica difícil saber se o que houve foi vicariância, dispersão, ou especiação simpátrica. Os resultados de *Cyrtoneuropsis*, *Philornis* e *Polietina* são bons exemplos deste problema.

Além dos problemas nos resultados, existe a dificuldade de localizar as dispersões propostas pelo programa, tarefa que nem sempre foi completada neste trabalho e a existência de vários comandos no manual que não funcionam.

Os resultados se mostraram não informativos para os táxons, no entanto foram bastante satisfatórios para as áreas. Os resultados de *Bithoracochaeta*, *Cyrtoneurina* e *Souzalopesmyia* mostram claramente a predominância da vicariância no continente americano, sendo a dispersão usada apenas para explicar as distribuições amplas dos táxons terminais.

6. CONCLUSÕES

Os dois métodos sofreram com problemas comuns a todas as abordagens da biogeografia cladística. Cladogramas mal resolvidos (com politomias) e escassez de dados de localização, ficando especialmente evidente a lacuna no Sudeste Amazônico, com pouquíssimos dados. No entanto, comparativamente, pode-se dizer que o TreeFitter é um grande avanço nos programas baseados em eventos. Não apenas pelo fato de criar resultados mais plausíveis e informativos, na forma de cladogramas hierárquicos, mas também por sua operação mais fácil e por apresentar não apenas os resultados, mas também estatísticas que permitem ao usuário analisar a confiabilidade de sua análise,

como as permutações com árvores aleatórias. Estes cálculos permitem, por exemplo, o descarte de eventos pouco prováveis, como aconteceu com a maioria das dispersões inicialmente propostas.

Assim sendo, este trabalho corrobora, através de métodos de eventos, a história predominantemente vicariante do continente Americano.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amorim, D.S & M.R.S. Pires. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, p. 183-219. *In*: Bicudo, C.E.M. & N.A. Menezes (eds). **Biodiversity in Brazil, a first approach**. São Paulo, Cnpq.
- Amorim, D.S. 2001. Dos Amazonas, p. 245-255. *In*: Llorente, J. & Morrone, J.J. (eds). **Introducción a la biogeografía em Lationamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones**. México, Universidad Autonoma de Mexico.
- Cardon, A.C.H. 2007. Áreas Abertas da América do Sul: Distribuição, Endemismos e Relações Históricas. 73p. Monografia em Ciências Biológicas (Área de concentração – Zoologia). Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Curitiba, Paraná.
- Carvalho, C.J.B. de. 1999. Revision, Cladistics and Biogeography of the Neotropical Genus *Souzalopesmyia* Albuquerque (Diptera: Muscidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington 101**: 123-137.
- Carvalho, C.J.B. de, M. Bortolanza, M.C. Cardoso da Silva & E.D.G. Soares. 2003. Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera). *In*: Morrone, J.J. & J. Llorente B. (eds), **Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía**, pp. 263-274. Las Prensas de Ciencia, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México. México.
- Carvalho, C.J.B. de & M. S. Couri. 2002. Cladistic and biogeographic analyses of *Apsil Malloch* and *Reynoldsia* Malloch (Diptera: Muscidae) of Southern South America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington 104**: 309-317.
- Carvalho, C.J.B. de; M. S. Couri; A.C. Pont; D. M. pamplona & S. M. Lopes. 2005. A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. **Zootaxa 860**:1-282
- Carvalho, C.J.B. de & A.C. Pont. 2006. Revision, cladistics and biogeography of the South American genus *Brachygasterina* (Diptera: Muscidae). **Zootaxa 1151**: 1-26.
- Cavalcanti, M.J. 2007. Book review: biogeography in a changing world. **Biogeografia 2**: 23-25.
- Charleston, M.A. 1998. Jungles, a new solution to the host/parasite phylogeny reconciliation problem. **Mathematical Biosciences 149**: 191-223.

- Couri, M.S. & C.J.B. de Carvalho. 2003. Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). **Brazilian Journal of Biology** **63**: 223-232.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism, p. 49-84. *In*: Buckley, P.A.; Foster, E.S.; Ridgely, R.S. & F.G. Buckley (eds). **Ornithological monographs n° 36**. Estados Unidos, The American Ornithologists' Union.
- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography** **28**: 157-168.
- Crisci, J.V.; L. Katinas; P. Posadas. 2003. **Historical biogeography, an introduction**. Harvad University Press, Cambridge. 250p.
- ESRI. 1999. Arc View GIS 3.2a. **Environmental Systems Research Institute, Inc.** Nova Iorque.
- Forey, P.L.; C.J. Humphries; I.J. Kitching; R.W. Scotland; D.J. Siebert & D.M. Williams. 1992. **Cladistics: a practical course in systematics**. Oxford University Press, Oxford. 191p.
- Huelsenbeck, J.P.; B. Rannala & B. Larget. 2000. A Bayesian framework for the analysis of cospeciation. **Evolution** **54**: 352-364.
- Humphries, C.T. & Parenti, L.R. 1999. **Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions**. 2 ed. Oxford University Press, Oxford. 187 p.
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia** **48**:149-162.
- Morrone, J.J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. **Jornal of Biogeography** **32**:1281-1286.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transitions zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. **Annual Review of Entomology** **51**: 467-494.
- Morrone, J.J. & J.M. Carpenter 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of Component Analysis, Brooks Parsimony Analysis, and Three-Area Statements. **Cladistics** **10**:99-153.
- Morrone, J.J. & J.V Crisci 1995. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review Ecological Systematic** **23**: 373-401.
- Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho. 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): evidences on Neotropical area relationships toward the hypothesis of Amazonia as composite area. **Systematic Entomology** **32**: 477-501.
- Page, R.D.M. 1988. Quantitative Cladistic Biogeography: Constructing and Comparing Area Cladograms. **Systematic Zoology** **37**: 254-270.

- Page, R.D.M. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms and areas. **Systematic Biology** **43**: 58-77.
- Palmer, M. & Y. Cambefort. 2000. Evidence for Reticulate Paleobiogeography: Beetle Diversity Linked to Connection-disjunction Cycles of the Gibraltar Strait. **Journal of Biogeography** **27**: 403-416.
- Platnick, N.I. & G. Nelson. 1978. A Method of Analysis for Historical Biogeography. **Systematic Zoology** **27**: 159-188.
- Papavero, N.; Teixeira, D.M.; Llorente-bousquets, J. 1997. **História da biogeografia no período pré-evolutivo**. Plêiade, FAPESP, 258p.
- Ronquist, F. 1996. DIVA version 1.1. Computer Program and Manual Available by Anonymous FTP from Uppsala University. Disponível em <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>. Acesso em: fevereiro de 2008.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. **Systematic Biology** **46**: 195-203.
- Ronquist, F. 1998. Three-dimensional cost-matrix optimization and maximum coespeciation. **Cladistics** **14**: 167-172.
- Ronquist, F. 2000. TreeFitter 1.3 computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University. Disponível em <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/treefitter/treefitter.html>. Acesso em: fevereiro de 2008.
- Ronquist, F. 2003. Parcimony analysis of coevolving species associations, p. 22-64. *In*: Page, R.D.M. Coespeciation. Chicago University Press. Chicago.
- Ronquist, F. & S. Nylin. 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. **Systematic Zoology** **29**: 323-344
- Sanmartín, I. 2003. Dispersal versus vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). **Journal of Biogeography** **30**: 1883-1897.
- Sanmartín, I. & F. Ronquist. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic Biology** **53**: 216-243.
- Schüli, G.S. e & C.J.B. de Carvalho. 2005. Revision and cladistics of the Neotropical genus *Pseudoptilolepis* Snyder, 1949 (Diptera: Muscidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **22**: 23-34.
- Soares, E.D.G. & C.J.B. de Carvalho. 2005. Biogeography of *Palpibracus* (Diptera: Muscidae): an integrative study using panbiogeography, parsimony analysis of endemism and component analysis, p. 485-494. *In*: J. Llorente & J.J. Morrone. (Eds.). **Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines**. México, Universidad Autónoma de México.