

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

LUANA AMARAL DOS SANTOS

FANNIIDAE (DIPTERA:INSECTA) NAS AMÉRICAS, COM FOCO
NA REGIÃO NEOTROPICAL: FILOGENIA E EVOLUÇÃO ESPACIAL

CURITIBA

2022

LUANA AMARAL DOS SANTOS

FANNIIDAE (DIPTERA:INSECTA) NAS AMÉRICAS, COM FOCO
NA REGIÃO NEOTROPICAL: FILOGENIA E EVOLUÇÃO ESPACIAL

Tese de Doutorado apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de concentração em Entomologia), Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho

Coorientador: Prof. Dr. Marco Silva Gottschalck

CURITIBA

2022

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Santos, Luana Amaral dos
Faniidae (Diptera: Insecta) nas Américas, com foco na região neotropical : filogenia e evolução espacial / Luana Amaral dos Santos. – Curitiba, 2022.
1 recurso on-line : PDF.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho.
Coorientador: Prof. Dr. Marco Silva Gottschalck.

1. Inseto - Filogenia. 2. Mosca - Distribuição geográfica. I. Carvalho, Claudio José Barros de, 1951-. II. Gottschalck, Marco Silva. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Entomologia). IV. Título.

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **LUANA AMARAL DOS SANTOS** intitulada: **Evolução de Fanniidae (Diptera: Insecta) nas Américas: filogenia e evolução espacial**, sob orientação do Prof. Dr. CLAUDIO JOSÉ BARROS DE CARVALHO, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutora está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 29 de Setembro de 2022.

Assinatura Eletrônica
29/09/2022 17:31:27.0
CLAUDIO JOSÉ BARROS DE CARVALHO
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica
30/09/2022 08:49:07.0
MARCIA SOUTO COURI
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO)

Assinatura Eletrônica
29/09/2022 20:25:39.0
FABRICIUS MAIA CHAVES BICALHO DOMINGOS
Avaliador Externo (40001016)

Assinatura Eletrônica
03/10/2022 14:41:11.0
ELAINE DELLA GIUSTINA SOARES
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DA INTEGRAÇÃO LATINO AMERICANA)

Dedico este trabalho aos meus
pais, Carlos A. E. dos Santos e
Luciane A. dos Santos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, em especial aos meus pais, Carlos A. E. dos Santos e Luciane A. dos Santos, meus irmãos Emanuel e Amanda por todo apoio, incentivo, carinho e suporte durante toda a minha vida amo muito vocês.

À minha Amada Liliana Sevilla, por todo seu apoio, amor, incentivo, paciência e por compartilhar comigo sua vida.

Ao meu orientador, professor Dr. Claudio J.B.de Carvalho, pela orientação, auxílio, paciência, confiança, ensinamentos e oportunidade de fazer parte da sua equipe de trabalho durante esses 4 anos.

Ao meu co-orientador, professor Dr. Marco Silva Gottschalck por sua amizade ao longo desses anos, pelas inúmeras reuniões e discussões de trabalho, pelo incentivo, apoio, auxílio e muita paciência.

Ao Programa de Pós-graduação em Entomologia da Universidade Federal do Paraná, aos coordenadores, professores e funcionários. Em especial à Kelly e Paulo pela ajuda na realização das fotos no taxonline.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior Brasil (CAPES) – Pelo auxílio financeiro fornecido para a realização desse trabalho.

Aos meus amigos de Pelotas pelo incentivo e apoio em especial a Mayara Mendes pela amizade ao longo desses anos, por ouvir sempre minhas lamentações da vida, pelas conversas, risadas, pelo incentivo de sempre.

Aos meus amigos do Laboratório de Diptera: Amélia Alves, Ândrio Zafalon, Gabriela Feola, Gabriela Hrycyna, Inezita Cantanhede, João Fogaça, João Rodrigues, Julia Miranda, Rosângela Santa Brígida e Tatiana Sepúlveda, e aos amigos de outros laboratórios: Alejandro Restrepo, Adaiane Jacobina, Ángela Echeverry, Diego Souza, Vinicius Silva, Junior Silva, Leon Gutierrez, Thalita Vieira, Gisele Moraes, pelos momentos de distrações, conversas, inúmeros cafezinhos, RU's e Natividade.

Em especial ao Lucas Gomes e Marcos Telles pelas conversas, apoio, e ajuda no desenvolvimento do meu trabalho sempre que possível.

A professora Dr. Marcia S. Couri e sua equipe de laboratório pelo acolhimento e ajuda durante minha estadia na coleção do MNRJ.

E por fim, aos professores da banca examinadora por terem aceito o convite de avaliar esta tese, pelas sugestões e críticas que contribuirão para melhoria no trabalho.

RESUMO

Fanniidae (Insecta, Diptera) possui cerca de 360 espécies e cinco gêneros distribuídos por todas regiões biogeográficas. Nas Américas, são encontrados apenas os gêneros *Euryomma*, *Fannia* e *Piezura*. Até o momento temos uma única hipótese filogenética proposta para a família, que foi baseada em dados morfológicos, com terminais de *Fannia* de todas as regiões biogeográficas e os demais gêneros com apenas um único representante, sendo que na região Neotropical foram incluídas, principalmente, espécies austrais. Recentemente, foi proposta a primeira hipótese filogenética do gênero *Euryomma*, que não havia sido explorado até o momento. A presente tese será apresentada em dois capítulos: o primeiro apresenta uma filogenia atualizada da família Fanniidae (Insecta: Diptera) nas Américas, com foco na região Neotropical, baseada em 102 caracteres morfológicos onde foram utilizados 75 terminais internos e quatro externos (Muscidae). A matriz foi analisada utilizando o critério de parcimônia aplicando uma pesagem implícita nos caracteres no programa TNT. Nossos resultados corroboram com a monofilia de Fanniidae e evidenciam novas hipóteses de relações entre espécies, grupos de espécies e gêneros. Além disso, podemos evidenciar um padrão filogenético disjunto específico de evolução de algumas espécies de *Fannia* na região Neotropical. O segundo capítulo é um estudo sobre a evolução do nicho climático de Fanniidae (Insecta: Diptera) das Américas, no qual utilizamos uma abordagem de modelagem de nicho climático e diferentes métricas de medidas de distância entre as espécies distribuídas nas Américas, para investigarmos se a teoria de conservadorismo do nicho se aplica ao nicho climático em Fanniidae que ainda não havia sido explorado. Como resultados podemos observar os padrões de distribuições potencial geográfica das espécies e evolução de nicho climático de Fanniidae que podem ser bastante lâbil e sem evidências de conservadorismo filogenético.

Palavras-chave: Américas. Fanniídeos. Análise filogenética. Modelos de distribuição de espécies (SDMs).

ABSTRACT

Fanniidae (Insecta, Diptera) has about 360 species and five genera distributed across all biogeographic regions. In the Americas, only the genera *Euryomma*, *Fannia* and *Piezura* are found. So far we have a single phylogenetic hypothesis proposed for the family, which was based on morphological data, with *Fannia* terminals from all biogeographic regions and the other genera with only a single representative, and in the Neotropical region were included mainly species australians. Recently, the first phylogenetic hypothesis of the genus *Euryomma* was proposed, which had not been explored until now. The present thesis will be presented in two chapters: the first presents an updated phylogeny of the family Fanniidae (Insecta: Diptera) in the Americas, focusing on the Neotropical region, based on 102 morphological characters where 75 internal and four external terminals (Muscidae) were used. The matrix was analyzed using the criterion of parsimony by applying an implicit weighting to the characters in the TNT program. Our results corroborate the monophyly of Fanniidae and evidence new hypotheses of relationships between species, species groups and genera. Furthermore, we can evidence a specific disjoint phylogenetic pattern of evolution of some species of *Fannia* in the Neotropics. The second chapter is a study on the evolution of the climatic niche of Fanniidae (Insecta: Diptera) from the Americas, in which we use a climatic niche modeling approach and different metrics of distance measurements between species distributed in the Americas, to investigate whether the theory of niche conservatism applies to the climatic niche in Fanniidae that has not yet been explored. As a result, we can observe the patterns of potential geographic distribution of the species and evolution of the climatic niche of Fanniidae, which can be quite labile and without evidence of phylogenetic conservatism.

Keywords: Americas. Fanniids. Phylogenetic analysis. Species distribution models (SDMs).

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Figure 6A. Part I.** Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are show when above 50%.....32
- Figure 6A. Part II.** Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are show when above 50%.....33
- Figure 6A. Part III.** Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are show when above 50%.....34

CAPÍTULO II

Figura 1. Filogenia de Fanniidae, segundo Santos et al. (artigo em preparação), com omissão das espécies com menos de três pontos de ocorrência das Américas.....	76
Figura 2. Dendrograma com os valores médios da similaridade de nicho das espécies de Fanniidae.....	82
Figura 3. Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas.....	85

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO II

Tabela 1. Lista das espécies da região das Américas incluídas neste estudo com número de pontos e valores de AUC recuperados para a modelagem de distribuições potencial das espécies.....	78
Tabela 2. Testes de Mantel parcial entre os valores de sobreposição de nicho <i>D</i> e a distância filogenética para Fanniidae e seus clados. Foi utilizada a distância geográfica entre os centroides dos pontos de ocorrência das espécies.....	81

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	15
REFERÊNCIAS.....	19
CAPÍTULO I.....	24
ABSTRACT	26
INTRODUCTION	27
MATERIAL E METHODS	29
Specimens.....	29
Taxon sampling	29
Imagens and measurements.....	30
Characteres codding and terminology	30
Phylogenetic analysis.....	30
RESULTS.....	31
Phylogenetic analysis.....	31
DISCUSSION	35
Relation among genera and species groups in fanniidae	35
CONCLUSION	40
ACKNOWLEDGMENTS.....	40
REFERENCES.....	41
SULPPLEMENTARY MATERIAL.....	45
CAPÍTULO II.....	70
RESUMO.....	71
INTRODUÇÃO.....	72
MATERIAL E MÉTODOS.....	74
Compilação do banco de dados e seleção de espécies.....	74
Seleção das variáveis climáticas.....	74
Modelagem de nicho ecológico.....	75
Filogenia Fanniidae.....	76
Distância geográfica entre as espécies.....	77
Obtenção das distâncias filogenéticas.....	77
Cálculo do índice de sobreposição de nicho.....	77
Relação entre distância filogenética e sobreposição de nicho.....	78
RESULTADOS.....	78

Banco de Dados e Modelagem de nicho.....	78
Conservadorismo e evolução de nicho em Fanniidae.....	80
Distribuição das espécies e Sobreposição no nicho climático.....	81
DISCUSSÃO.....	94
Modelagem de nicho climático.....	94
Estimativa da distribuição geográfica de Fanniidae.....	94
Evolução de nicho climático.....	94
CONCLUSÃO.....	96
REFERÊNCIAS.....	97
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	103
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	140
REFERÊNCIAS.....	141

INTRODUÇÃO GERAL

Fanniidae Schnabl, 1911 (Insecta, Diptera) são encontradas em todas regiões biogeográficas principalmente em áreas de zonas temperadas e exceto nos pólos (Pont, 1977; Rozkošný et al., 1997), possuem cerca de 360 espécies e cinco gêneros: *Australofannia* Pont, 1977, *Euryomma* Stein, 1899, *Fannia* Robineau-Desvoidy, 1830, *Piezura* Rondani, 1866 e *Zealandofannia* Domínguez & Pont, 2014.

Na Região Neotropical, temos as espécies representantes dos gêneros *Euryomma* e *Fannia*. A família é composta por moscas de tamanho pequeno à médio e podem ser identificadas e caracterizadas principalmente por apresentarem a veia A1 + CuA2 curta e a veia sub-costal não sinuosa. Ainda, apresentam uma forte cerda na porção sub-mediana da face dorsal da tibia posterior (Chillcott, 1961). Além das características principais, existem outras presentes nos gêneros que auxiliam na identificação das espécies. No gênero *Euryomma*, os adultos apresentam, no tórax, a primeira cerda dorsocentral pré-sutural menor que a metade do comprimento da segunda; duas cerdas esternopleurais fortes; asas com a veia A2 levemente curvada e ausência de dimorfismo sexual na cabeça. Porém, no gênero *Fannia*, temos uma grande variedade morfológica, sendo que a identificação dos adultos ocorre através de caracteres sexuais secundários (Chillcott, 1961).

Os adultos são frequentemente encontrados em áreas florestadas, enquanto que as larvas apresentam hábito saprófago e desenvolvem-se em diferentes substratos como fungos e fezes, matéria orgânica animal ou vegetal, ou associadas aos rejeitos de ninho de abelhas e aves (Chillcott, 1961; Malloch, 1934; Holloway, 1984; Rozkosny et al., 1997).

Algumas espécies de *Fannia* apresentam hábitos sinantrópicos e importância econômica, podendo ser vetores de doenças em animais (Almeida et al., 1985; Campos & Barros, 1995; Gomes et al., 2002; Espíndola & Couri, 2004). Na América do Sul, algumas espécies podem ter importância na entomologia forense (Quiroga & Domínguez, 2010; Grisales & de Carvalho, 2016).

No entanto, existem lacunas no conhecimento relacionadas à diversidade de espécies em regiões pouco estudadas ou com amostragens fragmentadas, como, por exemplo, as regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste do Brasil, fazendo-se necessários maiores estudos sobre a fauna de Fanniidae (Grisales & de Carvalho, 2016). Os últimos estudos de Fanniidae na região Neotropical estão relacionados,

principalmente, ao conhecimento taxonômico, inclui a fauna do sul da América do Sul (Domínguez, 2007), com a apresentação de chaves de identificação para espécies dos gêneros *Euryomma* e *Fannia* da região sul do Brasil (Wendt & Carvalho, 2007; 2009), e análises cladísticas e Biogeográficas de família (Domínguez & Roig-Juñent, 2008, 2011; 2017; Löwenberg-Neto et al., 2012). Recentemente, Grisales & de Carvalho (2019) descreveram 14 novas espécies distribuídas em áreas de terras altas na região dos Andes e América Central.

Fanniidae pertence a superfamília “Muscoidae”, juntamente com Anthomyiidae, Muscidae e Scathophagidae (McAlpine, 1989). Hennig (1965) considerou *Fanniidae* como a subfamília mais “basal” de *Muscidae*. Atualmente as relações bem definidas são encontradas em Hippoboscoidea. Alguns estudos filogenéticos baseados em análises moleculares confirmam a monofilia de *Fanniidae* e sendo táxon irmão dos Calypratae remanescentes (excluindo Hippoboscoidea) (Bernasconi et al., 2000; Kutty et al., 2008; 2010; 2019; Wiegmann et al., 2011; Cerretti et al., 2017; Buenaventura et al., 2021).

Chillcott (1961) foi um dos primeiros autores a propor os relacionamentos existentes para *Fanniidae* da região Neártica, devido a grande variação morfológica encontrada em muitos grupos dentro de *Fannia* ele utilizou apenas o método fenético, e não filogenético, para estabelecer sua classificação dos gêneros, grupos e subgrupos de espécies. Ele realizou uma análise de divergência de caracteres que lhe permitiu propor uma primeira hipótese de “relacionamento e diversificação” da família através de uma matriz de divergência e um dendograma de relacionamentos.

Na região Neotropical, Albuquerque et al., (1981) propuseram o agrupamento das espécies de *Fanniidae* da região em oito grupos e três subgrupos. Contudo, este trabalho não indicou a monofilia e, tão pouco, resgatou uma proposta de relação filogenética destes grupos de espécies. A hipótese filogenética atual da família foi proposta por Domínguez & Roig-Juñent (2008), através de uma análise baseada em dados morfológicos e na qual incluiu espécies de todas as regiões biogeográficas. Recentemente, os mesmos autores propuseram a primeira hipótese filogenética atualmente aceita para o gênero *Euryomma* o qual recuperaram como monofilético, (Domínguez & Roig-Juñent, 2017).

Nas últimas décadas tem havido importantes avanços para o estudo de *Fanniidae* na região Neotropical, com a proposição de novos sinônimos e a reinterpretação das identidades dos espécimes tipo (de Carvalho et al., 2003;

Domínguez & Roig-Juñent, 2008). Descrições de novas espécies de Fanniidae nas regiões do componente Noroeste da região Neotropical, que não haviam sido utilizadas nas análises filogenéticas de Domínguez & Roig-Juñent (2008), podem contribuir para o entendimento das relações filogenéticas entre os gêneros e grupos de espécies da família.

Chillcott (1961) e Hennig (1965) sugeriram uma possível dispersão de Fanniidae nas Américas, desde América do Norte à América do Sul. Porém, recentemente, Domínguez & Roig-Juñent (2011) apresentaram uma hipótese para o padrão de distribuição biogeográfica da família, buscando esclarecer quais processos, como e quando moldaram esse padrão. Para isso, eles usaram a abordagem de Análise de Dispersão-Vicariância (DIVA) (Ronquist, 1997). Seus dados sugerem que Fanniidae se originou na Pangea, no Jurássico Superior/Cretáceo (~146 Ma.), e que os principais clados da família surgiram em resposta à separação entre Laurásia e Gondwana. Logo após, Löwenberg-Neto et al., (2012) sugeriram que Fanniidae se originou mais recentemente, hipótese que é apoiada pela datação molecular de Diptera e grupos próximos a Fanniidae, como Muscidae. De acordo com essa visão, os principais grupos se originaram no Paleoceno Inferior (65,5 Ma.), em resposta a alguns eventos vicariantes e muitas expansões de distribuição durante o Cenozóico.

Nas últimas décadas, biogeógrafos aproveitaram novos inventários biológicos de táxons e regiões anteriormente pouco estudadas e novas abordagens com o uso de tecnologias computacionais se ampliaram devido, principalmente, a disponibilidade e compartilhamento de dados de museus e coleções biológicas, além de avanços na capacidade de processamento de dados para análises, de modo a quantificar e esclarecer padrões empíricos (Graham et al., 2004). Entre as técnicas que surgiram, temos o advento dos algortimos de modelagem de nicho ecológico (*Ecological Niche Modelling- ENM*) ou modelagem de nicho climático, que são baseados nos conceitos de nicho de espécie (Araújo & Guisan, 2006; Soberón, 2007), que, em síntese, dependem de três elementos: (I) compilação de dados, como registros de ocorrência das espécies de interesse (presença e ausência, sempre que disponível); (II) adição de dados de variáveis ambientais (temperatura e precipitação, por exemplo); (III) algortimos que estimam o nicho climático para uma determinada região e espécie alvo do estudo (Soberón, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Peterson & Soberón, 2012), sendo utilizados em diversos estudos envolvendo

conhecimentos ecológicos ou evolutivos de organismos (Robe et al., 2014). Desse modo, podemos elucidar o papel do meio ambiente nos processos evolutivos e associados à distribuição das espécies de Fanniidae nas Américas, que não haviam sido explorados até o momento.

Considerando o atual conhecimento existente sobre Fanniidae e as questões abordadas anteriormente, este trabalho propõe: (I) Realizar uma análise filogenética baseada em dados morfológicos, das espécies de Fanniidae (Diptera: Insecta) que ocorrem nas Américas, com foco naquelas da região Neotropical; (II) Estudar os processos associados à evolução de nicho climático das espécies de Fanniidae das Américas.

REFERÊNCIAS

- Araújo, M .B., Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33 [10], 1677–1688.
- Albuquerque, D. de O., Pamplona, D., de Carvalho, C.J.B. (1981). Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D.; 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro, 56, 9–34.
- Almeida, J. R. De., de Carvalho C.J.B., Malkowski, S. R. (1985). Dípteros sinantrópicos de Curitiba e arredores (Paraná, Brasil). II. Fanniidae e Anthomyiidae. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 14, 277–288.
- Bernasconi, M. V., Pawlowski, J., Valsangiacomo, C., Piffaretti, J.-C., & Ward, P.I. (2000). Phylogeny of the Scathophagidae (Diptera, Calyptratae) Based on Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16, 308–315.
- Buenaventura, E., Lloyd, M. W., López, J. M. P., González, V. L., Thomas-Cabianca, A., & Dikow, T. (2021). Proteinencoding ultraconserved elements provide a new phylogenomic perspective of Oestroidea flies (Diptera: Calyptratae). *Systematic Entomology*, 46 [1], 5–27.
- Campos, C. F. M., Barros, A.T.M. (1995). Dípteros muscoides da área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 55, 351–354.
- Cerretti, P., Stireman, J. O., III, Pape, T., O'Hara, J. E., Marinho, M. A. T., Rognes, K. & Grimaldi, D. A. (2017). First fossil of an oestroid fly (Diptera: Calyptratae: Oestroidea) and the dating of oestroid divergences. *PLoS ONE*, 12, e0182101.

- Chillcott, J., G. (1961). A revision of the Nearctic species of Fanniinae (Diptera: Muscidae).
- De Carvalho C.J.B., Pont, A.C., Couri, M.S., Pamplona, D. (2003). A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. Zootaxa, 219 [1], 1–32.
- Domínguez, M.C., Roig-Juñent, S.A. (2017). Phylogeny and taxonomic revision of the genus *Euryomma* Stein (Diptera: Calypratae: Fanniidae). Arthropod Systematic & Phylogeny, 75 [2], 303–326.
- Domínguez, M. C., Roig-Juñent, S. A. (2011). Historical biogeographic analysis of the family Fanniidae (Diptera: Calypratae), with special reference to the austral species of the genus *Fannia* (Diptera: Fanniidae) using dispersal–vicariance analysis. Revista Chilena de Historia Natural, 84 [1], 65–82.
- Dominguez, M., C. (2007). A taxonomic revision of the Southern South American species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae). Papéis Avulsos de Zoologia, 47 [24], 289–347.
- Dominguez, M.C., Roig-Juñent, S. (2008). A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calypratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. Invertebrate Systematics, 22, 563–587.
- Elith, J. & Leathwick, J. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40, 677–697.
- Espíndola, C. B., Couri, M. S. (2004). *Fannia flavigincta* Stein (Diptera, Fanniidae): a new vector of *Dermatobia hominis* (Linnaeus) (Diptera, Cuterebridae). Revista Brasileira de Zoologia, 21, 115–116.
- Graham, C. H., et al., (2004). New developments in museum based informatics and applications in biodiversit. Trends in Ecology and Evolution 19 [9], 497-503.

- Gomes, P. R., Koller, W.W., Gomes, A., de Carvalho, C.J.B., Zorzatto, R. (2002). Dípteros fanídeos vetores de ovos de *Dermatobia hominis* em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2, 114–118.
- Grisales, D., de Carvalho, C.J.B. (2019). Highland biodiversity of Fanniidae (Insecta, Diptera): fourteen new species from the Andes and Central America. *Zootaxa*, 4551(3), 330–360.
- Grisales, D., de Carvalho, C.J.B. (2016). Checklist de Fanniidae (Insecta, Diptera) do Estado do Mato Grosso do Sul. *Ilheringia Série Zoologia*. 107(supl.), e2017138
- Hennig, W. (1965). Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 141, 1–100.
- Holloway, B., A. (1985). Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyprata). *New Zealand Journal of Zoology*, 11, 239–257.
- Junqueira, A. C. M., Azeredo-Espin, A. M. L., Paulo, D. F., Marinho, M. A. T., Tomsho, L. P., Drautz-Moses, D. I., Purbojati, R. W., Ratan, A., Schuster, S. C. (2016). Large-scale mitogenomics enables insights into Schizophora (Diptera) radiation and population diversity. *Scientific Reports*, 6, 1–13.
- Kutty, A. N., Pape, T., Wiegmann, B., Meier, R. (2010). Molecular phylogeny of the Calypratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's fly. *Systematic Entomology*, 35, 614–635.
- Kutty, S. N., Meusemann, K., Bayless, K. M., Marinho M. A. T., Pont, A. C., Zhou, X., Misof, B., Wiegmann, B. M., Yeates, D., Cerretti, P., Meier, R., Pape, T. (2019). Phylogenomic analysis of Calypratae: resolving the phylogenetic relationships within a major radiation of Diptera. *Cladistics*, 35, 605–622.

- Kutty, S. N., Pape, T., Pont, A. C., Wiegmann, B. M., Meier, R. (2008). The Muscoidea (Diptera: Calypratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 639–652.
- Löwenberg-Neto P., Haseyama, K.L.F., de Carvalho, C.J.B. (2012). Historical biogeography of the Fanniidae (Insecta, Diptera): A commentary on the age of the family. *Revista Chilena de Historia Natural* 85, 335–338.
- Malloch, J.R. (1934). Muscidae. In: *Diptera of Patagonia and South Chile* 7, 171–346.
- McAlpine, J., F. (1989). Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J.F., Wood, D.M. (Eds.), *Manual of Nearctic Diptera Volume 3*. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1382–1391.
- Peterson, A. T. & Soberón, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10 (2), 1–6.
- Pont, A., C. (1977). A revision of Australian Fanniidae (Diptera: Calyprata). *Australian Journal of Zoology. Supl.* 51, 1–60.
- Quiroga, N.I., Domínguez, M.C. (2010). A new species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) belonging to the *canicularis* species group, collected on pig carrion in the Yungas of the province of Jujuy, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45, 95–100.
- Robe, L. J., Stela, M., Bolzan, A. R., dos Santos, J.P.J., Valer, F. B., et al., (2014). Comparative ecological niche modeling and evolutionary ecology of Neotropical mycophagous Drosophilidae (Diptera) species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49, 79–94.

- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195–203.
- Roskosný, R., F. Gregor., Pont, A. C. (1997). The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno* 31, 1–80.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10 (12), 1115–1123.
- Stein, P. (1898). Nordamerikanische Anthomyiden. Beitrag zur Dipterenfauna der Vereinigten Staaten. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 42 1897, 161–288.
- Stein, P. (1911). Die von Schnuse in Südamerika gefangenen Anthomyiden. *Archiv für Naturgeschichte*, 77, 61–189.
- Stein, P. (1919). Die Anthomyidengattungen der Welt, analytisch bearbeitet, nebst einem kritisch systematischen Verzeichnis aller aussereuropäischen Arten. *Archiv für Naturgeschichte*, 83 [1917], 85–178.
- Wendt L.D., de Carvalho C. J. B. (2007). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do Sul do Brasil- I: Nova espécie e chave de identificação de *Euryomma* Stein. *Revista de Entomologia*, 51 [2], 97–204.
- Wendt L. D., de Carvalho, C. J. B. (2009). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil- II: novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau-Desvoidy. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53 [2], 171–206.
- Wiegmann, B. M., Trautweina, M. D., Winkler, I. S., Barr, N. B., Kim, J., Lambkin, C., et al., (2011) Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 5690–569.

CAPÍTULO I

**UPDATED PHYLOGENY OF THE FANNIIDAE (DIPTERA) IN
THE AMERICAS, WITH A FOCUS ON THE NEOTROPICAL REGION**

Artigo no formato da Revista *Arthropod Systematics & Phylogeny*

Updated phylogeny of the Fanniidae (Diptera) in the Americas, with a focus on the Neotropical region

Luana Amaral dos Santos¹, Diana Grisales², Marco Silva Gottschalk³, Claudio José Barros de Carvalho^{1*}

¹ Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia de Diptera, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brazil.

² Universidad de Antioquia, Medellín, Colômbia, Grupo de Entomología, Medellín, Colombia

³ Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Instituto de Biologia (IB), Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética (DEZG), Pelotas, RS, Brazil.

*Corresponding author: Claudio José Barros de Carvalho (cjbcarva@ufpr.br)

Resumo

Fanniidae é uma pequena família de Diptera mundialmente distribuída. Atualmente são reconhecidos cinco gêneros: *Australofannia* Pont, *Euryomma* Stein, *Fannia* Robineau-Desvoidy, *Piezura* Rondani e *Zealandofannia* Domínguez & Pont. O conhecimento filogenético de Fanniidae é escasso, com apenas uma hipótese para a família, construída a partir de dados morfológicos, principalmente com espécies austrais. O presente estudo teve como objetivo atualizar a hipótese filogenética de Fanniidae e apresentar as relações filogenéticas entre as espécies de *Fannia*, *Euryomma* e *Piezura* que ocorrem nas Américas, principalmente na região Neotropical. Para termos uma perspectiva mais consistente, utilizamos uma amostragem taxonômica com terminais principalmente dos componentes biogeográficos das Américas. Foi realizada uma análise filogenética com dados morfológicos com uma matriz composta por 102 caracteres e 79 espécies, 75 terminais internos e quatro terminais externos (*Biopyrellia bipuncta*, *Hydrotaea aenescens*, *Morellia paulistensis* e *Polietina orbitalis*). Foi realizada uma análise de parcimônia com pesagem implícita pelo programa TNT. A análise corroborou a monofilia de Fanniidae, *Piezura* e *Euryomma*. O gênero *Fannia* foi recuperado como parafilético pela separação dos grupos *canicularis* (representado por uma espécie em nossos dados) e *pusio* do restante das demais linhagens de Fanniidae. Este resultado é parcialmente congruente com hipóteses filogenéticas propostas

anteriormente. Os grupos *anthracina* e *pretiosa* são monofiléticos e os grupos *benjamini*, *canicularis*, *heydenii* e *obscurinervis* são parafiléticos.

Palavras-chave. Evidência morfológica, *Euryomma*, *Fannia*, hipótese filogenética, *Piezura*.

Abstract

Fanniidae is a small family of Diptera distributed worldwide. Currently, five genera are recognized: *Australofannia* Pont, *Euryomma* Stein, *Fannia* Robineau-Desvoidy, *Piezura* Rondani and *Zealandofannia* Domínguez & Pont. The phylogenetic knowledge of Fanniidae is scarce, with only one hypothesis for the family, built from morphological data, mainly with austral species. The present study aimed to update the phylogenetic hypothesis of Fanniidae and present the phylogenetic relationships between the species of *Fannia*, *Euryomma* and *Piezura* that occur in the Americas, mainly in the Neotropical region. In order to have a more consistent perspective, we used a taxonomic sampling with terminals mainly from the biogeographic components of the Americas. The character matrix has 102 characters and 79 species, 75 belonging to the ingroup and four to the outgroup (*Biopyrellia bipuncta*, *Hydrotaea aenescens*, *Morellia paulistensis*, *Polietina orbitalis*). The optimality criterion of choice was maximum parsimony, and search was conducted using implied weighting using TNT. The analysis corroborated the monophyly of Fanniidae, *Piezura* and *Euryomma*. The genus *Fannia*, in our data, is paraphyletic: the groups *canicularis* (represented by one species in our data) and *pusio* were recovered separated from the other lineages of Fanniidae. These results are partially congruent with previously proposed phylogenetic hypotheses. The *anthracina* and *pretiosa* groups were recovered as monophyletic and the *benjamini*, *canicularis*, *heydenii* and *obscurinervis* groups are paraphyletic in our analysis.

Keywords. Morphological evidence, *Euryomma*, *Fannia*, phylogenetic hypothesis, *Piezura*.

1. Introduction

Fanniidae Schnabl, 1911 is a small family of Diptera with about 400 known species. It occurs in all biogeographic regions but is more diverse in temperate zones (Rozkošný et al. 1997; de Carvalho et al. 2003) and highlands on the Neotropical region (Grisales & de Carvalho 2019). Currently, five genera are recognized: *Australofannia* Pont, 1977 (Austrotropical), *Euryomma* Stein, 1899 (Neotropical), *Fannia* Robineau-Desvoidy, 1830 (cosmopolitan), *Piezura* Rondani, 1866 (Holarctic) and *Zealandofannia* Domínguez & Pont, 2014 (Austrotropical). In the Neotropical region, there are only two genera: *Euryomma*, with 17 species (Grisales et al. 2012b), and *Fannia*, with 103 species (de Carvalho et al. 2003; Quiroga and Domínguez 2010; Grisales et al. 2012a; Grisales & de Carvalho 2019).

Fanniidae flies are often found in forested areas, even on neotropical highlands forests, on shrubs, flowers and decomposing organic matter, and are relatively rare in open landscapes (Chillcott 1961; Domínguez & Pont 2014; Grisales & de Carvalho, 2019). Their wide distribution is consistent with their broad feeding habits: the larvae are trimorphic saprophagous: they feed and develop on decomposing plant and animal organic matter, fungi, feces and bird nests (Chillcott 1961; Holloway 1985; Rozkošný et al. 1997).

The males form small swarms, while the females are usually found on the ground vegetation, near the organic matter and decomposing droppings (Chillcott 1961; Rozkošný et al. 1997). Many species are economically important and have synanthropic habits (Almeida et al. 1985; Bruno et al. 1993; Campos and Barros 1995; de Carvalho et al. 2002; Labud et al. 2003); some can cause disease in cattle and humans and may cause myiasis (Mazzae Oribe 1939; Oliva 1997); other species are associated with decomposing animal corpses, and for this reason they are important to forensics (de Carvalho & Linhares 2001; Benecke et al. 2004; de Carvalho & Mello-Patiu 2008; Krüger et al. 2010; Grisales et al. 2010).

Fanniidae was formerly considered a subfamily of Muscidae (Hennig 1955a, 1965b; Chillcott 1961; Pont 1972). However, phylogenetic analyzes using morphological and molecular characters have supported that the family is monophyletic, and is the sister group to the remaining Calyptratae, excluding the Hippoboscoidea (Kutty et al. 2008, 2010, 2019).

Chillcott (1961) pioneered the studies on the relationships among the species and genera of Fanniidae. Based on species from the Nearctic region, he used phenetic analysis to ascertain the degrees of morphological similarity among the species. His study resulted in the division of *Fannia* into 11 groups and 15 subgroups. Later, Hennig (1965) observed that

Chillcott's (1961) study was an overview of the morphological similarities among the species and groups of Fanniidae, but did not reflect the phylogenetic relationships of group. Based on phylogenetic methods, Hennig (1965) pointed out that *Fannia* is paraphyletic, and that is divided into two natural groups, the *canicularis* group, including *Euryomma* and *Piezura*, and the rest of the species of *Fannia*.

Few were the taxonomic studies about the Neotropical species of *Fannia* until the end of the twentieth century. It was only in 1981 that the first classification system was proposed for *Fannia*, by Albuquerque et al., who divided the genus into eight groups and three subgroups. The first phylogenetic study of the group was published many years later, by Domínguez and Roig-Juñent (2008). Their analysis, based on morphological characters, included many recently described species and a taxon sampling that contained many austral species. In their results, *Fannia* is a monophyletic group, as are the *anthracina*, *benjamini* and *heydenni* groups. The *canicularis* group, in contrast, was not recovered as a monophyletic unit in their results.

Not much is known about the phylogeny of genus *Euryomma*. Chillcott (1961) was the first to comment on the status of *Euryomma* with respect to the other genera of Fanniidae. Domínguez and Roig-Juñent (2008) recovered *Euryomma* as a monophyletic group, basal to *Fannia*, and as the sister group of *Piezura*. Recently, Domínguez and Roig-Juñent (2017) conducted a taxonomic review of *Euryomma*, described new species, and proposed the first phylogenetic hypothesis for the genus based on morphological characters. Their results support *Euryomma* is a monophyletic group.

In the last 20 years, numerous new Neotropical species of Fanniidae have been described (Couri 2005, Domínguez 2007, Grisales et al. 2012a, 2012b, Durango and Ramírez-Mora 2013, Domínguez and Roig-Juñent 2017, Grisales and de Carvalho 2019). Some of these species have interesting specializations, as highlighted by Grisales and de Carvalho (2019) for species in high altitudes in the Andes and Central America.

The objective of this study is to test previous phylogenetic hypotheses advanced for Fanniidae while including species of two genera that had not been previously sampled for phylogenetics, *Euryomma* and *Fannia*.

2. Materials and Methods

2.1. Specimens

Specimens for morphological analysis were borrowed from the following institutions: **CEUA** – Colección Entomológica de la Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia; **DZUP** – Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil; **ICN** – Colección Entomológica Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia; **IAvH** – Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Villa de Leyva, Colombia; **INBio** – Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica; **MEFLG** – Museo Entomológico Francisco Luis Gallego, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia; **MNRJ** – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil; **SNSD** – Staatliche Naturhistorische Sammlungen, Dresden, Germany (previously Staatliches Museum für Tierkunde, SMTD); **USNM** – National Museum of Natural History (antigamente, United States National Museum), Washington D.C., United States of America.

2.2. Taxon sampling

Fanniidae is the superfamily Muscoidea together with Anthomyiidae, Scathophagidae and Muscidae (McAlpine 1989). Hennig (1965) considered **Fanniidae** as the most “basal” subfamily of **Muscidae**. Currently, the monophyly of **Fanniidae** is well, mainly with molecular data (Domínguez & Roig-Juñent, 2008; Kutty et al. 2008a, 2010b, 2019c). **Muscidae** was chosen as an outgroup based on previous phylogenetic analyses, which indicate **Fanniidae** as a sister group to the other Calyptratae, except Hippoboscoidea (Kutty et al. 2008a, 2010b, 2019c).

The ingroup was represented by species of *Fannia*, *Euryomma* and *Piezura*, and the terminal taxa were chosen based on the availability and geographic distribution of the species. In total, 79 species were analyzed, 63 species of *Fannia*, comprising specimens from the groups *anthracina*, *benjamini*, *canicularis* (subgroups: *canicularis*, *pusio*, *petrocchiae*), *grandis*, *scalaris*, *pretiosa* and *obscurinervis*, 10 species of *Euryomma*, two species of *Piezura*. The outgroup consisted of four species of **Muscidae**, each representing a different genus (*Biopyrellia bipuncta*, *Hydrotaea aenescens*, *Morellia paulistensis*, and *Polietina orbitalis* (Table S1).

2.3. Images and measurements

The images of the external morphology and genitalia were photographed with a Leica MZ 16 microscope coupled with a Leica DFC 500, module Leica las 3D viewer, version 4.7 (software). All images were processed and vectorized using the software Inkscape® 0.91 (<https://inkscape.org/en/>), and are presented in the supplementary material (Figures S1, S2, S3, S4 and S5).

2.4. Character coding and terminology

Characters from the external morphology and the male genitalia are based on Domínguez & Roig-Juñent (2008) and Grisales (2014) and new characters are also proposed. The list of characters are given in the supplementary material (List S1).

The matrix (Table S2) was constructed in the software Mesquite v.3.61 (Maddison e Maddison 2019). Non-applicable characters were encoded as '-', while unknown character states of were encoded as '?'. The terminology used for the morphological characters is based on Cumming and Wood (2017).

2.5. Phylogenetic analysis

The search for phylogenetic trees was conducted in the program TNT version 1.1 (Tree analysis using New Technology) (Goloboff et al. 2008). The characters were treated as unordered. We performed the analysis under Implied Weighting (IW), a methodology that has been previously used by other authors (Domínguez & Roig Juñent 2008; 2017; Vasconcelos et al. 2021). Implied weighting is based on a constant of concavity, K. Since there is no external criterion to choose K (Goloboff 1993), we tested K values from 2-15 (Table S3).

The analyzes were performed using the New Technology search algorithm (Sectoral Search, Ratchet, Drift and Tree Fusing) in the program's (TNT) default mode. We also searched after changing the Ratchet search parameters to 20 iterations, Drift Search with 100 total cycles and Tree search Fusing with 3 cycles and Random seed = 0. The search was performed until the minimum length tree was found with 100 replications. The clades were collapsed when the length of the branches was equal to zero. Support values were estimated using the TNT program version 1.1 (Goloboff et al. 2008) and the jackknife resampling methods with traditional search, 36% probability of removal (default), and bootstrap with 1000 repetitions. Support values greater than 50% are indicated in the clades of the tree.

On the tree chosen to represent the phylogeny of the Fanniidae, the characters were optimized using (ACCTRAN), in Winclada software version 1.00.08 (Nixon 2002). In the cladogram of Figure 6A, 6B and 6C, the tree chosen to represent the phylogeny of the Fanniidae was rooted using the family Muscidae and assuming that it is a monophyletic group.

3. Results

A total of 79 terminal taxa and 102 characters of the external morphology and male genitalia were analyzed (Table S2). The matrix included the four Muscidae species and species of the following genera of Fanniidae in the Nearctic and Neotropical regions: *Euryomma*, *Fannia* and *Piezura*.

3.1. Phylogenetic analysis

The parsimony analysis using implied weights with K-values 1-15 each resulted in one tree, but the trees obtained with K=8 to K=15 were the shortest, each with 584 steps (CI=23 and RI=68). We chose the tree generated with K=8 to represent the phylogeny of Fanniidae because it is the shortest when compared to the trees obtained with other values of K (Table S3). Only the relationship between the species (*F. pamplonae* + *F. trimaculata*) of the *pusio* group was recovered in the K=8 and K=9 topologies, they differ from those recovered from K=10 to K=15 (Figure S6).

From K=8 to K=15, the main groups and relationships of the genera *Euryomma*, *Piezura* and *Fannia* were recovered in all analyzes. Therefore, the K=8 topology was chosen for the basis of our discussion. The relative support for the nodes is represented on the tree, grey boxes for *Jackknife* and white boxes for *Bootstrap* (Figures 6A, 6B and 6C).

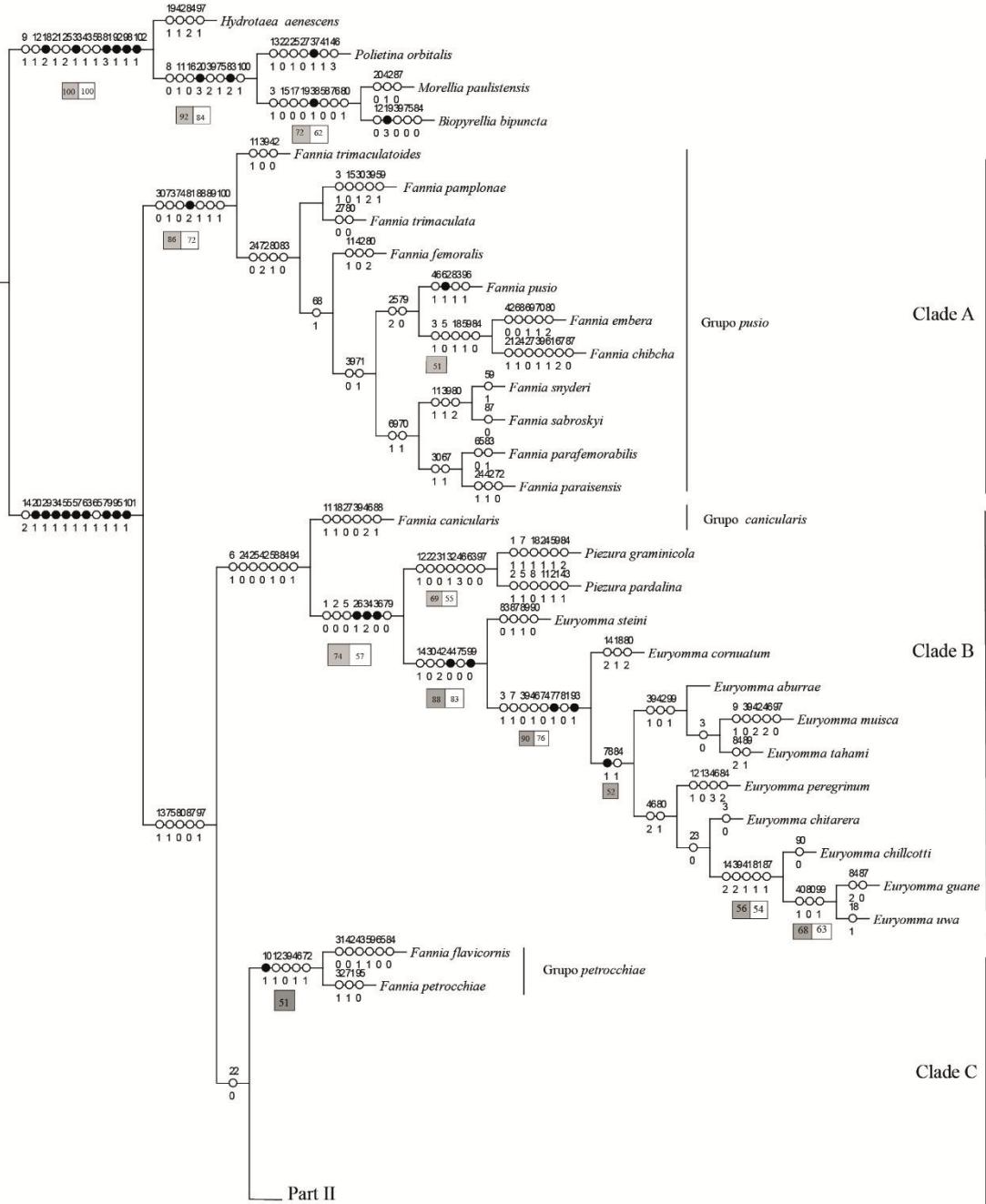


Figure 6A. Part I. Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are show when above 50%.

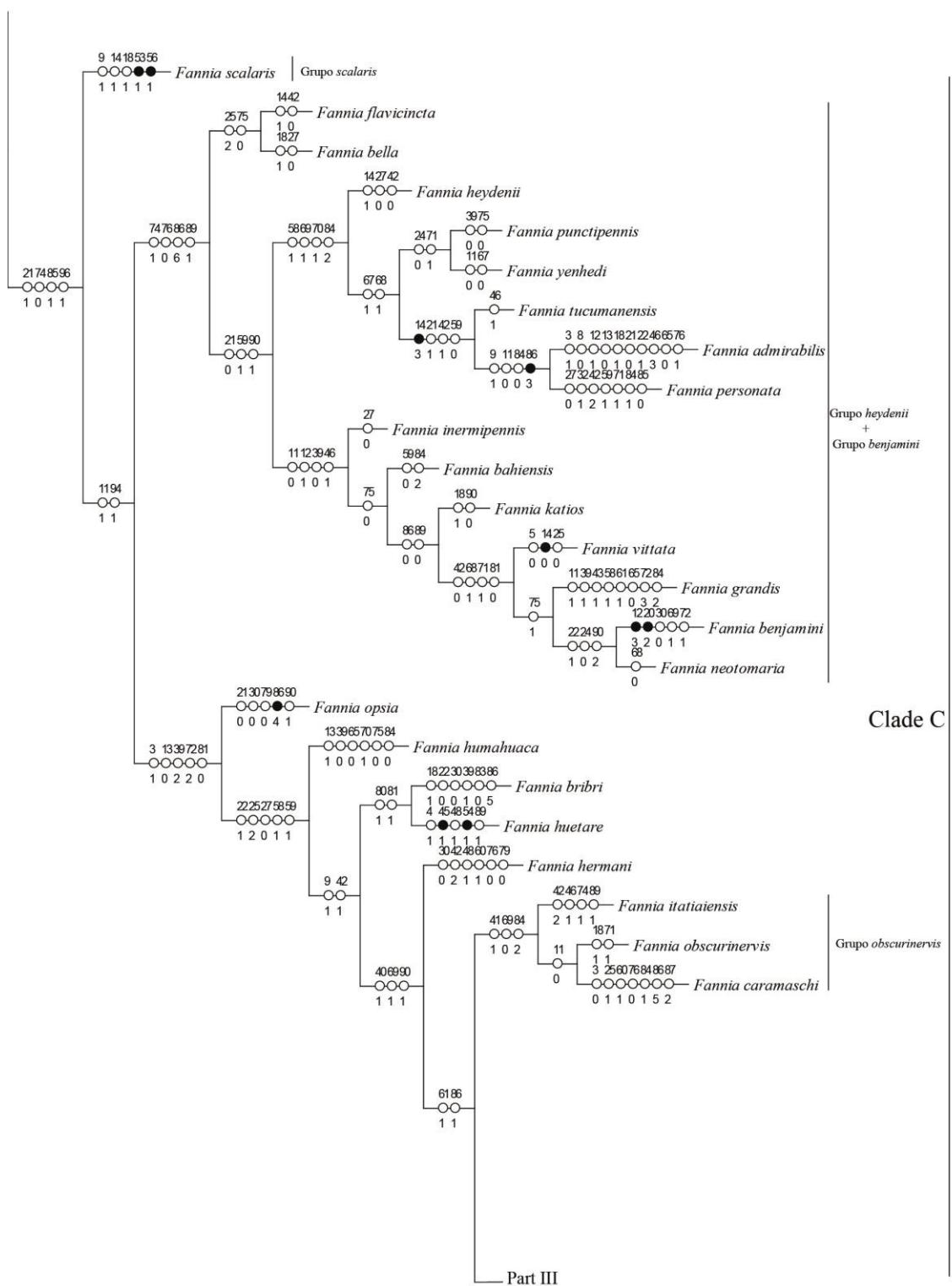


Figure 6B. Part II. Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are show when above 50%.

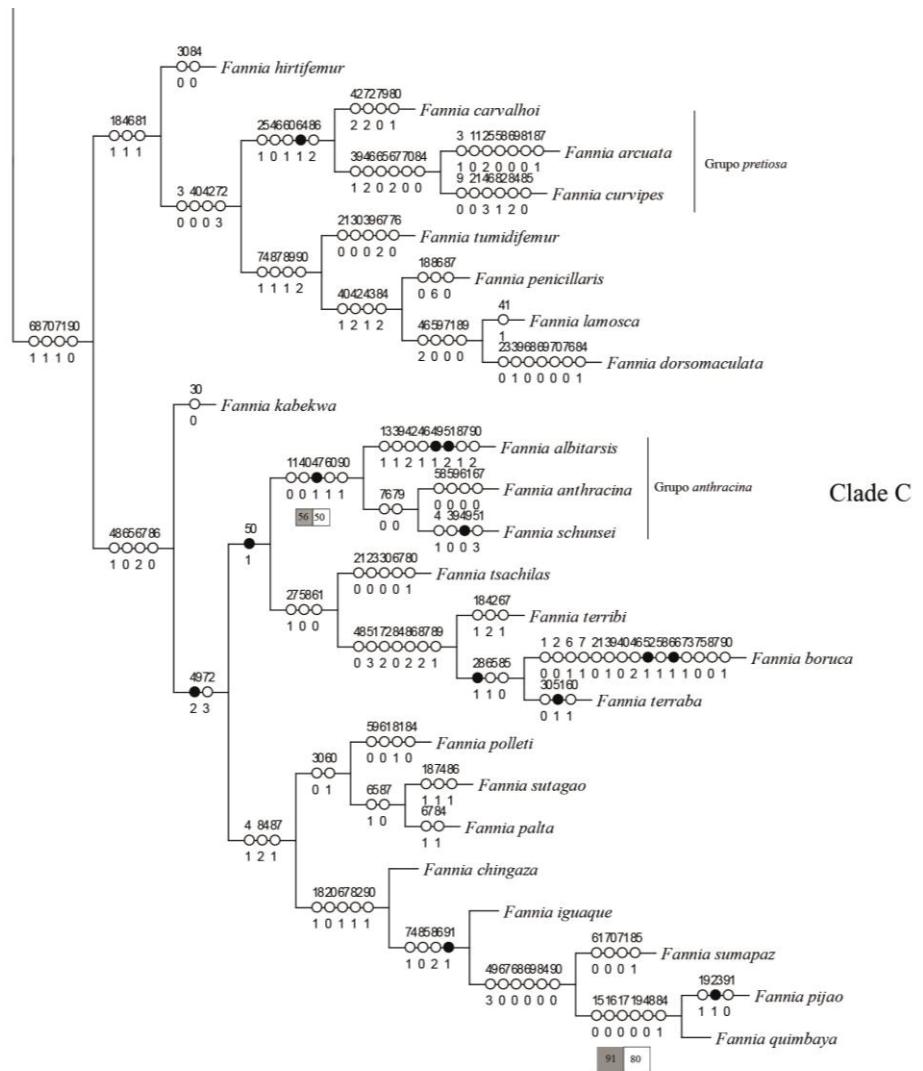


Figure 6C. Part III. Most parsimonious tree obtained with Goloboff's implied weights method, with K=8, chosen to represent the phylogeny of Fanniidae in the Neotropical region. The characters were optimized using Accelerated Transformation (ACCTRAN) and all transformations are represented (ambiguous and unambiguous). Non-homoplasious character states are represented in dark circles and homoplasious states are represented in empty circles. Jackknife values (grey box) and Bootstrap (white box) support values are shown above 50%.

4. Discussion

Relationship among genera and species groups in Fanniidae

Fanniidae was considered monophyletic (Fig. 6A) following the previous phylogenies (Domínguez & Roig-Juñent 2008; Kutty et al. 2008, 2010, 2019, Buenaventura et al. 2021). The genus *Fannia*, in our data, is paraphyletic, a hypothesis previously advanced by Hennig (1965). This contrasts with the results of Domínguez & Roig-Juñent (2008) who indicated that *Fannia* is paraphyletic group. The genera *Euryomma* and *Piezura* are monophyletic in our results, in agreement with previous analyses (Hennig 1965, Domínguez & Roig-Juñent 2008).

In their lists of important characters in the classification of species groups of *Fannia*, Chillcott (1961) and Albuquerque et al. (1981) mentioned the absence of the bacilliform process. In our analyses, this condition is homoplastic, and occurs in recently described species from Andean regions (Grisales & de Carvalho 2019). Below we discuss only the species in the named groups. For convenience, we will refer to subgroup names (Chillcott 1961; Albuquerque et al. 1981) as groups.

Clade A

The *pusio* group

The *pusio* group (Clade A) is the sister-group of the remaining lineages of Fanniidae (Fig. 6A). This clade is composed of species of the *pusio* group as recognized by previous authors (Seago 1954, Chillcott 1961, Albuquerque et al. 1981; Domínguez and Roig-Juñent 2008). *Fannia trimaculatoides* is the sister species to the other ones. This *pusio* group is quite homogeneous and can be easily diagnosed by the presence of a trimaculate abdomen (character 73, state 1), genitalia with large and elongated postgonite (character 100, state 1), a character state shared with the outgroup Muscidae, and fifth sternite with poorly differentiated bristles arranged on a median series (character 81, state 2) (Chillcott 1961). The topology of the *pusio* group, except for the new species included, is congruent with the topology obtained by Domínguez and Roig-Juñent (2008).

Species in the *pusio* group share the presence of an epiphallus. This character state is homoplastic, being found in some species of the *Euryomma* and *Piezura*. The absence of an epiphallus is an autapomorphy for Fanniidae (McAlpine, 1989: 1497).

Clade B

The *canicularis* group

Clade B is the sister group of the remaining species of *Fannia* (Fig. 6A). The clade has moderate support. It is composed of *Fannia canicularis* + (*Piezura* + *Euryomma*). *Fannia canicularis* was the only species of the *canicularis* group included in the present analysis. Hennig (1965) proposed that *Fannia* is paraphyletic, based on the divergence between *Fannia canicularis* + (*Euryomma* + *Piezura*) and the remaining species of Fanniidae. The author indicated that it is important to clarify if there is a “sister-group” relationship between the *canicularis* group and the remaining species of *Fannia*. Dominguez & Roig-Juñent (2008) did not recover the *canicularis* group as monophyletic.

Genus *Piezura*

Piezura, in our data, is the sister-group of *Euryomma* (Fig. 6A). Dichoptic eyes are homoplasious (character 2, state 0). Some synapomorphic characters are the number of setae in katepisternum (character 26, state 1), the shape of vein CuA +CuP, with respect to the anal vein A (character 34, state 2) and vein A₁ and CuA +CuP (character 36, state 0). These character states were considered diagnostic for *Piezura* by Chillcott (1961).

Piezura is composed of five species distributed in the Holarctic Region (Moores & Savage 2005). Wang et al. (2010) proposed the first phylogenetic relationships for *Piezura*, indicating that the genus is monophyletic, a result consistent with our analyses. Among the recovered homoplastic characters supporting this group, the presence of an epiphallus (character 97, state 0), which was considered diagnostic only for the *pusio* group, is also found in *Piezura*.

Genus *Euryomma*

The monophyly of *Euryomma* has moderate support in our analysis (Fig. 6A). Among the characters supporting this group are the shape of the wing (character 44, state 0), a different condition from the state found in *Fannia*. The species recently described by Grisales et al. (2012), and which make up this clade, are grouped by synapomorphies in the terminalia: sternite 5 with long apical side lobes (character 77, state 1), hypandrium with long basal

projections (character 93, state 1) and sternite 5 with divided basal area (character 78, state 1). These characters are exclusively found in species of *Euryomma*.

Domínguez and Roig-Juñent (2008) were the first to propose a phylogenetic hypothesis for Fanniidae. Recently, Domínguez and Roig-Juñent (2017), within the context of a taxonomic review, proposed a phylogenetic hypothesis for *Euryomma* and, consistent with their previous results, recovered the group as monophyletic, and the species of the *canicularis* group and *Piezura* were recovered in separate clades.

Domínguez and Roig-Juñent (2017), in their analysis, recovered the clades of the ingroups with low support, due to the presence of many homoplastic characters. In addition, the species are not sexually dimorphic, contrasting with *Fannia*.

Clade C

Beginning with clade C, we will be discussing groups of species that have been proposed before.

The *petrocchiae* group

The clade composed of *F. flavigornis* (= *F. euchaeophora*) + *F. petrocchiae* is supported by one sinapomorphic character, the parafacial margin with bristles (character 10, state 1) (Fig. 6A). Albuquerque et al. (1981) had indicated the presence of these bristles as a diagnostic feature for the *petrocchiae* group. The analysis by Dominguez and Roig-Juñent (2008) suggest that the species of the *petrocchiae* group, proposed by Albuquerque et. (1981), should not be included in the *canicularis* group, and suggested that they belong in the *heydenii* group. However, de Carvalho (1991) indicated that *F. flavigornis* + *F. euchaeophora* are part of the *petrocchiae* group.

The *scalaris* group

In our analysis, *F. scalaris* is the only representative of the subgroup *scalaris* (Fig. 6B). This group was defined by Albuquerque et al. (1981). There are two putative autapomorphies supporting this species: leg, mid femur, anterior surface, with strong hook-like setae (character 53, state 1) and leg, mid coxa, on the anteroventral surface of the mid third, with curved keel (character 56, state 1). *Fannia scalaris* is the sister group to the remaining species of *Fannia*. Dominguez and Roig-Juñent (2008) recovered the *scalaris* group as monophyletic.

The *heydenii* + *benjamini* group

The *heydenii* group was proposed by Albuquerque et al. (1981). In our analysis, this clade is supported by four homoplastic synapomorphies (Fig. 6B). At the base, the clade *F. flavicincta* + *F. bella* is the sister group to the remaining species, which are subdivided into two clades: *F. tucumanensis* (*F. admirabilis* + *F. personata*), supported by one synapomorphy, the number of thoracic stripes (character 14, state 3). The format of the bacilliform process (character 86, state 3), in addition to other homoplastic characters, supports the relationship between *F. admirabilis* + *F. personata*. According to Albuquerque et al. (1981), the shape of the bacilliform process is an important diagnostic feature in the classification of species groups of Fanniidae in the Neotropical region. Dominguez and Roig-Juñent (2008) defined the *heydenii* group as monophyletic. However, in our analyzes with a larger sample, we recovered the group as paraphyletic, due to the close association of its species with the species in the *benjamini* group. Albuquerque et al. (1981) suggested that *F. personata* is close to the *heydenii* group and to *F. tucumanensis*, a relationship recovered in our analysis.

Grisales et al. (2012) mentioned that *F. katios* is similar to *F. grandis*, but they did not perform a phylogenetic analysis. The two species share a character state in the shape of the bacilliform process (character 85, state 0) and are close to the *benjamini* group. Chillcott (1961) considered *F. grandis* as being close to the *vittata* subgroup and the *benjamini* group. It differs in a homoplastic character of the hind coxa and the presence of apical setae (character 65, state 0). According to Chillcott (1961), the *benjamini* group is predominant in the Nearctic region, but it has representatives in the Neotropical region, *F. benjamini* and *F. neotomaria*. Thus, the association of species of the *benjamini* group with species of the *heydenii* group needs to be better studied.

The *obscurinervis* group

The *obscurinervis* group was proposed by Albuquerque et al. (1981). In the present analysis it is composed of *F. itatiaiensis* (*F. obscurinervis* + *F. caramaschi*) (Fig. 6B). Among the homoplastic characters supporting the clade, the wings with dark marks on veins (character 41, state 0) is a diagnostic feature of the *obscurinervis* group. According to Couri (2005), *F. caramaschi*, which had not been included in previous phylogenetic analyses, is

close to the *obscurinervis* group. Dominguez and Roig-Juñent (2008) recovered the *obscurinervis* group as paraphyletic, consistent with our results.

The *pretiosa* group

The *pretiosa* group was proposed by Chillcott (1961), who pointed out that this group is heterogeneous. The clade represented by *F. carvalhoi*, which had not been used in phylogenetic analyses before, is recovered as a closely related species to *F. arcuata* and *F. curvipes* in the *pretiosa* group (Chillcott 1961). Among the supporting character states of the clade are the shape of the bacilliform process (character 86, state 2), which is straight and rod-like (Fig. 6C).

In our analysis, the *pretiosa* group was recovered as the sister group of the clade *F. tumidifemur* (*F. penicillaris* (*F. lamosca* + *F. dorsomaculata*)). The species *F. lamosca* and *F. dorsomaculata*, present in our data, had been previously considered close to the *heydenii* group by Grisales et al (2012), already indicated in our analyzes as a paraphyletic group.

The *anthracina* group

The *anthracina* group (Fig. 6C) was recovered with moderate support, where *F. albitarsis* (*F. anthracina* + *F. schnusei*) is supported by the presence of a basal ventral crest in the mid-tarsomere 1 of foreleg as synapomorphy (character 47, state 1), a character considered derived for the group (Pont and de Carvalho 1994). It is the sister group of the *F. tsachilas* clade (*Fannia teribi* (*F. boruca* + *F. terraba*)), composed by Andean and Costa Rica species recently described by Grisales et al. (2012) and Grisales and de Carvalho (2019). *Fannia boruca* and *F. terraba*, from Costa Rica, share a synapomorphic character state in the katepisternum, a strong ventral spine (character 28, state 1). These two clades are supported by character 50, state 1. Hennig (1965), Albuquerque et al (1981) and Pont & de Carvalho (1994) considered the fore tarsomeres flattened (character 48, state 1) an apomorphy for the *anthracine* group. This character, in our data, is homoplastic. It is also present in other Andean species recently described (Grisales et al. 2012; Grisales and de Carvalho 2019).

Dominguez and Roig-Juñent (2008) recovered the *anthracina* group, endemic to the Patagonia region (Hennig 1965; Albuquerque et al. 1981; Pont and de Carvalho 1994), as monophyletic, a result consistent with our analyses. The spiral-shaped bacilliform process (corkscrew), considered by Hennig (1965) as an autopomorphy for the group, is a homoplastic character present in other Andean species, recently described by Dominguez (2007) and Grisales and de Carvalho (2019).

The clade is formed by *F. polleti* (*F. sugatao* + *F. palta*), Andean species, together with the clade formed by *F. chingaza* (*F. iguaque* (*F. sumapaz* (*F. pijao* + *F. quimbaya*))). The species of the latter share a synapomorphy, the presence of internal ornamentation in the surstyli (character 91, state 1), with the species of the *hirticeps* group, which have Nearctic and Palearctic distribution, and which are close to the *lugubrina* group (Chillcott 1961; Rozkošný et al. 1997).

5. Conclusion

Our phylogenetic analysis of Fanniidae revealed new hypotheses of relationships among species, species groups and genera. *Euryomma* and *Piezura* are monophyletic and sister groups to the *canicularis* group, a hypothesis previously outlined by Chillcott (1961) and proposed by Hennig (1965). In our analysis, these relationships had moderate support values.

Fannia is not a natural group and is divided into three lineages of species, named as *pusio* group, *canicularis* group and the remaining species of the genus. However, these divisions have low support in the present analysis and, therefore, we will not propose a formal division for the genus.

The apical clades in our analysis are composed of Patagonian, Andean and highland Central American species, most of which were not analyzed in previous phylogenetic analyses. The present analysis shows that there may be a specific disjoint phylogenetic pattern of evolution of the species in these regions, with respect to the remaining species of *Fannia* that occur in South America.

6. Acknowledgements

We thank Adrian C. Pont (University of Oxford, UK) for letting us consult his draft for a catalog of the world Fanniidae; Marcia S. Couri and her laboratory staff for their support to my travel to (MNRJ); Taxonline - Rede Paranaense de Coleções Biológicas (UFPR) for the photographs of specimens. CAPES for the grant (LAdosS). CJBdeC thanks Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the productivity grant (#307959/2021-0). Científica Editora edited the manuscript.

7. References

- Albuquerque D de O, Pamplona D, de Carvalho CJB (1981) Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D.; 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro 56: 9–34.
- Almeida JR, de Carvalho CJB, Malkowski SR (1985) Dípteros sinantrópicos de Curitiba e arredores (Paraná, Brasil). II. Fanniidae e Anthomyiidae. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 14: 277–288.
- Benecke M, Josephi E, Zweihoff R (2004) Neglect of the elderly: forensic entomology cases and considerations. Forensic Science International 146: 195–199. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2004.09.061>
- Bruno TV, Guimarães JH, Santos AMM, Tucci EC (1993) Mosca sinantrópicas (Diptera) e seus predadores que se criam em esterco de aves poedeiras confinadas no Estado de São Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Entomologia 37 (3): 577–590.
- Carvalho LML, Linhares AX (2001) Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. Journal of Forensic Sciences 46 (3):604-608. <https://doi:10.1520/JFS15011J>
- Campos CFM, Barros ATM (1995) Dípteros muscoides da área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Biologia 55 (3): 351–354.
- Chillcott JA (1961) Revision of the Nearctic Species of Fanniinae (Diptera: Muscidae). Canadian Entomologist 92 (14): 1–295.
- Couri MS (2005) An illustrated key to adult males of Neotropical *Fannia* Robineau-Desvoidy belonging to *pusio* sub-group (Diptera, Fanniidae). Brazilian Journal of Biology 65 (4): 645–629. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842005000400009>
- de Carvalho CJB (1991) Descrição de *Fannia euchaeophora*, sp. n. (Diptera, Fanniidae) da Ilha de Maraca, Roraima. Revista Brasileira de Entomologia 35(1): 35–38.
- de Carvalho CJB, Mello-Patiu CA de (2008) Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. Revista Brasileira de Entomologia 52 (3): 39–406. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000300012>
- de Carvalho CJB, Moura MO, Ribeiro PB (2002) Chave para adultos de dípteros (Muscidae, Fanniidae, Anthomyiidae) associados ao ambiente humano no Brasil. Revista Brasileira de Entomologia 46 (2): 107–114.

- de Carvalho CJB, Pamplona D (1979) Sobre uma nova espécie de *Euryomma* Stein, 1899 (Diptera, Fanniidae). Revista Brasileira de Entomologia 39 (3):601–604.
- de Carvalho CJB, Pont AC, Couri MS, Pamplona D (2003) A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. Zootaxa 219 (1): 1–32. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.219.1.1>
- Domínguez MC (2007) Taxonomic revision of southern South America *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae). Papéis Avulsos de Zoologia 47 (24): 289–347.
- Domínguez MC, Roig-Juñent, S (2008) A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calyptratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. Invertebrate Systematics 22:563–587. <https://DOI: 10.1071 / IS08003>
- Domínguez MC, Roig-Juñent, SA.(2011) Historical biogeographic analysis of the family Fanniidae (Diptera: Calyptratae), with special reference to the austral species of the genus *Fannia* (Diptera: Fanniidae) using dispersal–vicariance analysis. Revista Chilena de Historia Natural 84 (1):65–82. DOI: 10.4067/S0716-078X2011000100005
- Domínguez MC, Pont AC (2014) Fauna of New Zealand. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand 71 (91): 4–91 <https://doi.org/10.7931/J2/FNZ.71>
- Domínguez MC, Roig-Juñent SA (2017) Phylogeny and taxonomic revision of the genus *Euryomma* Stein (Diptera: Calyptratae: Fanniidae). Arthropod Systematic & Phylogeny 75 (2): 303–326.
- Durango, Y, Ramírez-Mora, MA (2013). New species of *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) from Colombia. Zootaxa 3750 (4): 389–395. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3750.4.8>
- Goloboff, PA. (1993). Estimating character weights during tree search. Cladistics 9 (1): 83–91. doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x
- Goloboff PA, Farris JS, Källersjö M, Oxelman B, Ramírez, MJ, Szumik CA (2003). Improvements to resampling measures of group support. Cladistics 19: 324-332. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x>
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24 (5):774-786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Grisales D (2014) Evolução filogenética e biogeográfica de Fanniidae (Insecta, Diptera), com ênfase nas linhagens do componente Noroeste Neotropical. Tese de Doutorado, não publicada, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Curitiba.

- Grisales D, de Carvalho CJB (2019) Highland biodiversity of Fanniidae (Insecta, Diptera): fourteen new species from the Andes and Central America. Zootaxa 4551(3): 330–360. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4551.3.4>
- Grisales D, Ruiz M, Villegas S (2010) Insects associated with exposed decomposing bodies in the Colombian Andean Coffee Region. Revista Brasileira de Entomologia 54(4): 637–644.
- Grisales D, Wolff M, de Carvalho CJB (2012a) Neotropical Fanniidae (Insecta, Diptera): new species of *Fannia* from Colombia. Zootaxa 3591:1-46. <https://DOI:10.11646/zootaxa.3591.1.1>
- Grisales D, Wolff M, de Carvalho CJB (2012b) Neotropical Fanniidae (Insecta: Diptera): new species of *Euryomma* Stein from Colombia. Journal of Natural History 46: 803–829.
- Hennig W (1955a) Muscidae [Part, Lieferung 182]. In ‘Die Fliegen der palaearktischen Region’. Schweizerbart: Stuttgart, Germany, 48pp.
- Henning W (1965b) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen Systemder Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 141: 1-100.
- Holloway BA (1984) Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyprata). New Zealand. Journal of Zoology 11: 239–258. <https://doi.org/10.1080/03014223.1984.10428238>
- Krüger RF, Kirst FD, Souza ASB (2010) Rate of development of forensically-important Diptera in southern Brazil. Revista Brasileira de Entomologia 54 (4) :624–629.
- Kutty SN, Pape T, Pont AC, Wiegmann BM, Meier R (2008) The Muscoidea (Diptera: Calypratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution 49 (2): 639–652. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.012>
- Kutty SN, Pape T, Wiegmann BM, Meier R (2010) Molecular phylogeny of the Calypratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine’s fly. Systematic Entomology 35 (4): 614–635. <https://doi: 10.1111 / j.1365-3113.2010.00536.x>
- Kutty SN, Meusemann K, Bayless KM, Marinho MAT, Pont AC, Zhou X, Misof B, Wiegmann BM, Yeates D, Cerretti P, Meier R, Pape T. (2019) Phylogenomic analysis of Calypratae: resolving the phylogenetic relationships within a major radiation of Diptera. Cladistics 35 (6):1-18. <https://doi.org/10.1111/cla.12375>
- Labud VA, Semenas LG, Laos F (2003) Diptera of sanitary importance associated with composting of biosolids in Argentina. Revista de Saúde Pública 37(6): 722–728. <https://doi.org/10.1590/S0034-89102003000600006>

- Löwenberg-Neto P, Haseyama, KLF, de Carvalho, CJB (2012). Historical biogeography of the Fanniidae (Insecta, Diptera): A commentary on the age of the family. *Revista Chilena de Historia Natural* 85:335-338.
- Maddison WP, Maddison DR (2019) Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. <http://mesquiteproject.org>
- McAlpine, J. F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J.F., Wood, D.M. (Eds.), *Manual of Nearctic Diptera Volume 3*. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1382–1391.
- Moores A, Savage J (2005) A taxonomic revision of *Piezura* Rondani (Diptera: Fanniidae). *Zootaxa*1096 (1096):41-59. <https://DOI: 10.11646 / zootaxa.1096.1.4>
- Oliva A (1997) Insectos de interés forenses de Buenos Aires (Argentina). Primeira lista ilustrada y datos bionómicos. *Revista Del Museo de Ciencias Naturales “Bermandino Rivadavia” e Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales* 2: 13–59.
- Pont AC, de Carvalho, CJB (1994) Neotropical Fanniidae (Diptera): A key to the *Fannia anthracina*- group. *Entomologist’s Monthly Magazine* 130: 229-237.
- Pont AC. (1972) Family Muscidae. In ‘A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States’. Museu de Zoologia, Universidades de São Paulo: São Paulo, Brazil. 1–111pp.
- Quiroga NI, Domínguez MC (2010) A new species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) belonging to the *canicularis* species group, collected on pig carrion in the Yungas of the province of Jujuy, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 45 (2):95–100. <https://doi: 10.1080 / 01650521.2010.497994>
- Ronquist F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Rozkosný R, Gregor F, Pont AC (1997) The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno* 31 (2): 1–80.
- Vasconcelos ACO, Wendt LD, de Carvalho CJB (2021) Phylogenetic relationships of picture-winged flies of the tribe Pterocallini (Diptera: Ulidiidae) inferred from a morphological analysis. *Austral Entomology* 60 (51):1–21.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Specimens studied and their geographic distribution and collections where the specimens are deposited.

Taxon	Fannia Groups and Subgroups	Institutions	Distribution
OUTSIDE GROUP			
<i>Hydrotaea aenescens</i> (Wiedemann, 1830)		DZUP	Neotropical
<i>Biopyrellia bipuncta</i> (Wiedemann, 1830)		DZUP	Neotropical
<i>Morellia paulistensis</i> Pamplona & Mendes, 1995		DZUP	Neotropical
<i>Polietina orbitalis</i> (Stein, 1904)		DZUP	Neotropical
INTERNAL GROUP			
Genus <i>Piezura</i>			
<i>Piezura graminicola</i> (Zetterstedt, 1846)		SMTD	Palearctic
<i>Piezura pardalina</i> (Rondani, 1866)		SMTD	Palearctic
Genus <i>Euryomma</i>			
<i>Euryomma aburrae</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Euryomma chillcotti</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		INBio	Costa Rica
<i>Euryomma chitarera</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Euryomma cornutatum</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		MEFLG	Colombia; Peru
<i>Euryomma guane</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Euryomma muysca</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		ICN	Colombia
<i>Euryomma peregrinum</i> (Meigen, 1826)		DZUP	Cosmopolitan
<i>Euryomma steini</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		INBio	Costa Rica
<i>Euryomma tahami</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Euryomma uwa</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
Genus <i>Fannia</i>			
<i>Fannia admirabilis</i> Albuquerque, 1958		MNRJ	Neotropical
<i>Fannia albatarsis</i> Stein, 1911	Group <i>anthracina</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia anthracina</i> (Walker, 1836)	Group <i>anthracina</i>	CEUM	Neotropical
<i>Fannia schnusei</i> (Stein, 1911)	Group <i>anthracina</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia flavicornis</i> Stein, 1911	Group <i>canicularis</i> , sbgr. <i>petrocchiae</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia grandis</i> Malloch, 1912	Group <i>grandis</i>	USNM	Panamá
<i>Fannia hirtifemur</i> (Stein, 1904)	Group <i>obscurinervis</i>	SNSD	Neotropical
<i>Fannia obscurinervis</i> (Stein, 1900)	Group <i>obscurinervis</i>	DZUP	Cosmopolitan
<i>Fannia itatiaiensis</i> Albuquerque, 1956	Group <i>obscurinervis</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia caramaschi</i> Couri & Winagraski, 2005		MNRJ	Neotropical
<i>Fannia hermani</i> Domínguez, 2007		DZUP	Neotropical

<i>Fannia iguaque</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		IAvH	Colombia
<i>Fannia katiros</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		IAvH	Colombia
<i>Fannia lamosca</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Fannia benjamini</i> Malloch, 1913	Group <i>benjamini</i>	USNM	México
<i>Fannia neotomaria</i> Chillcott, 1961	Group <i>benjamini</i> , sbg. <i>neotomaria</i>	USNM	México
<i>Fannia vittata</i> Malloch, 1912	Group <i>benjamini</i> , sbgr. <i>vittata</i>	USNM	Panamá
<i>Fannia bella</i> Albquerque, 1957	Group <i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia flavicincta</i> Stein, 1904	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia heydenni</i> Wiedemann, 1830	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia yenhedi</i> Albuquerque, 1957	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia penicillaris</i> (Stein, 1900)	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia punctipennis</i> Albuquerque, 1954	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia tucumanensis</i> Albuquerque, 1957	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia tumidifemur</i> (Stein, 1911)	<i>heydenii</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia personata</i> Albuquerque, Pamplona & Carvalho, 1981		MNRJ	Neotropical
<i>Fannia pijao</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Fannia chibcha</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Group. <i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	ICN	Colombia
<i>Fannia embera</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	CEUA	Colombia
<i>Fannia femoralis</i> Stein, 1911	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	DZUP	Neotropical
<i>Fannia pusio</i> (Wiedemann, 1830)	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	DZUP	Cosmopolitan
<i>Fannia paraisensis</i> Araújo & Couri, 1996	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia parafemoralis</i> Araújo & Couri, 1996	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia pamplonae</i> Couri & Araújo, 1989	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia trimaculatoides</i> Couri & Pamplona, 1991	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia trimaculata</i> Stein, 1898	<i>canicularis</i> , sbgr. <i>pusio</i>	MNRJ	Neotropical
<i>Fannia scalaris</i> (Fabricius, 1794)	Group <i>scalaris</i> , sbgr. <i>scalaris</i>	DZUP	Cosmopolitan
<i>Fannia chingaza</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		ICN	Colombia
<i>Fannia sumapaz</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		IAvH	Colombia
<i>Fannia sutagao</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		IAvH	Colombia
<i>Fannia teribi</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia terraba</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia kabekwa</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia opsia</i> Wendt, 2009		DZUP	Neotropical
<i>Fannia tsachilas</i> Grisales & Cavalho, 2019		DZUP	Ecuador
<i>Fannia boruca</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia carvalhoi</i> Couri, 2005		MNRJ	Neotropical
<i>Fannia bribri</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia huettare</i> Grisales & Carvalho, 2019		INBio	Costa Rica
<i>Fannia dorsomaculata</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		CEUA	Colombia
<i>Fannia palta</i> Grisales & Carvalho, 2019		UTPL	Ecuador
<i>Fannia polleti</i> Grisales & Carvalho, 2019		UTPL	Ecuador

Table S2. (Parte I). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S2. (Parte I, continuation). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S2. (Parte I, continuación). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Terminals	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	
<i>Fannia hermani</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	-	1	1	0	2	1	1	2	1	2	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0	0	1	3	0				
<i>Fannia albitarvis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1					
<i>Fannia anthracina</i>	1	1	1	0	?	0	0	?	0	0	-	1	1	1	?	2	?	1	1	2	1	2	?	?	1	0	?	1	0	1	1	2	1	1					
<i>Fannia schunsei</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1	0	2	1	1	2	1	2	0	?	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1				
<i>Fannia pusio</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	2	1	0	1	2	0	-	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0					
<i>Fannia vittata</i>	1	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	1	0	0	-	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0					
<i>Fannia arcuata</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	1	2	1	1	2	1	2	0	0	1	1	0	1	1	?	1	0	0	2	?	0				
<i>Fannia benjamini</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	0	3	1	2	1	1	1	0	2	2	0	1	2	0	-	0	1	0	1	?	0	1	0	1	?	0			
<i>Fannia curvipes</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	1	2	1	0	?	1	1	2	1	0	?	1	1	1	?	1	0	0	1	0	3	?	0	-	0
<i>Fannia neotomaria</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	?	1	1	1	0	2	1	0	1	1	2	0	-	0	1	1	?	1	0	1	?	0	-	0			
<i>Fannia obscurinervis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1	2	1	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0				
<i>Fannia hirtifemur</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	-	1	1	1	2	1	1	0	?	1	1	1	0	?	1	1	1	?	1	0	0	1	0	0	-	0		
<i>Fannia itatiensis</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	1	1	0	2	1	1	2	0	-	0	1	1	?	1	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0		
<i>Fannia flavicornis</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	2	1	0	0	-	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	-	0			
<i>Fannia petrochiae</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	1	0	-	1	1	1	2	1	1	0	2	1	0	0	-	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0		
<i>Fannia scalaris</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	0	-	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	-	0		
<i>Fannia canicularis</i>	1	1	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	1	1	2	1	0	1	2	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	-	0
<i>Fannia parfemoralis</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	1	0	2	1	0	1	2	0	-	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	-	0		
<i>Fannia smidleri</i>	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	0	-	1	1	1	2	0	-	1	1	0	1	2	0	-	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0

Table S2. (Parte I, continuación). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S2. (Parte II). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Terminals	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	
<i>Hydrotaea aenezens</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Morellia paulistensis</i>	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Biopyrellia bipuncta</i>	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Poletinia orbitalis</i>	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Euryomma aburrae</i>	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Euryomma chillcoti</i>	-	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	-	1	1	0	1	0	0
<i>Euryomma chitarera</i>	-	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-	1	0	0	1	1	0	0	0	-
<i>Euryomma cornutum</i>	-	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	-	1	0	-	2	0	0	1	1	0
<i>Euryomma guiane</i>	-	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	-	0	1	-	0	1	2	0	0	-
<i>Euryomma muisca</i>	-	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	-	0	0	-	1	1	0	0	0	-
<i>Euryomma peregrinum</i>	-	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	-	1	1	0	0	0	-
<i>Euryomma steini</i>	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	-
<i>Euryomma tahami</i>	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	1	-	0	0	2	0	0	-
<i>Euryomma unva</i>	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-	1	1	0	1	1	0
<i>Fannia embera</i>	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	2	0	0	0	1	2	0
<i>Fannia chibcha</i>	-	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	2	1	0	0	-	0	0	1	2	0	0
<i>Fannia grandis</i>	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	-	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>Fannia lamosca</i>	-	?	0	0	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	?	?	0	1	1	1	0	0	

Table S2. (Parte II. continuacion). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S2. (Parte II, continuación). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S2. (Parte II, continuación). Matrix used in the phylogenetic analysis of Fanniidae.

Table S3. K-values used in the implied weighting analyses, indicating the number of steps (L), Consistency-Index (CI), Retention Index (RI), fitness (Fit) and number of trees found using each of those values.

K	L	IC	IR	Fit	Tree
2	608	22	66	46.03517	1
3	608	22	66	40.58778	1
4	610	22	66	36.55475	1
5	600	22	67	33.36394	1
6	589	22	68	30.70352	1
7	585	23	68	28.47996	1
8	584	23	68	26.58276	1
9	584	23	68	24.94287	1
10	584	23	68	23.50880	1
11	584	23	68	22.24186	1
12	584	23	68	21.11294	1
13	584	23	68	20.09957	1
14	584	23	68	19.18366	1
15	584	23	68	18.35141	1

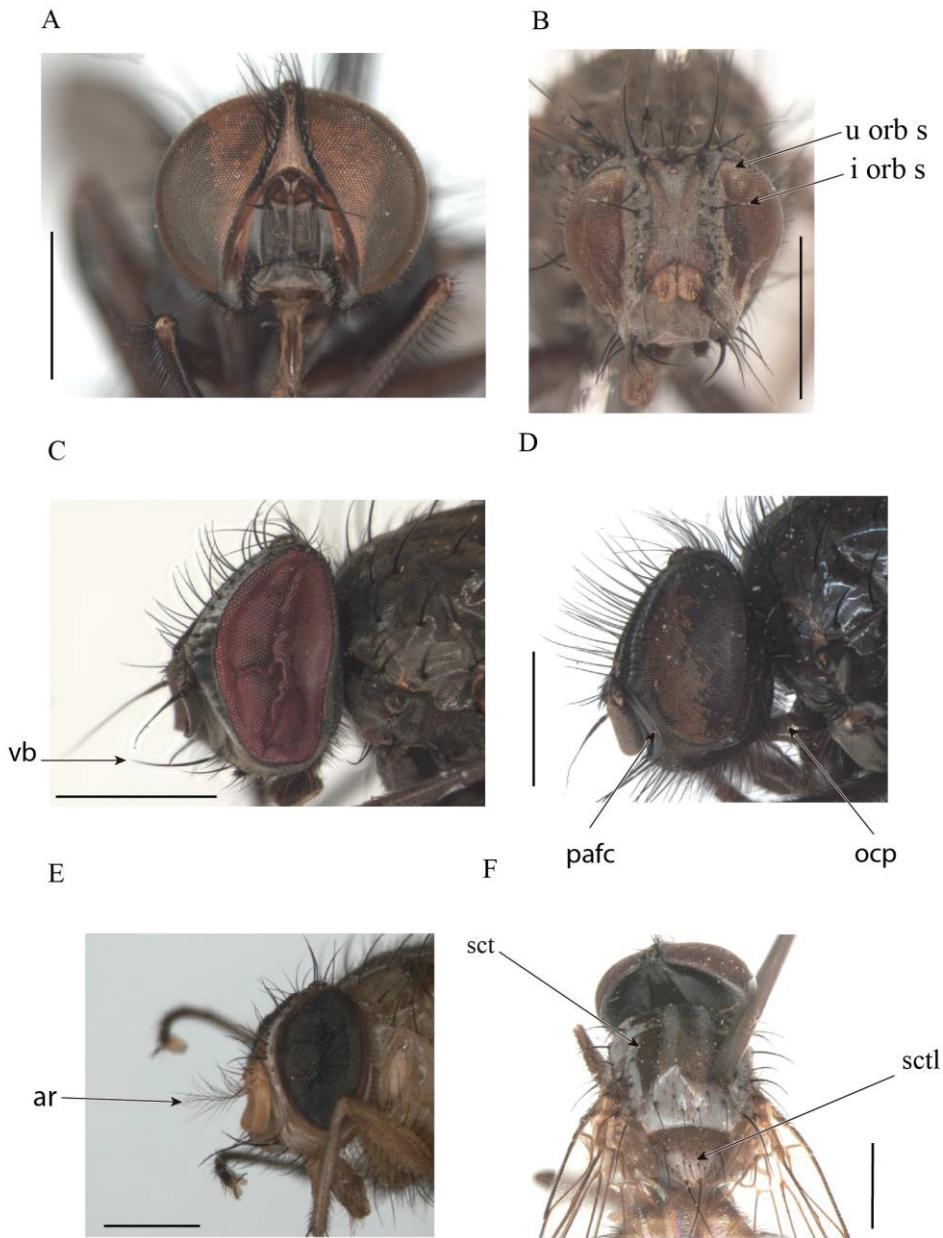


Figure S1. Head eye separation frontal view: **A.** *Fannia albitalis*, holoptic. **B.** *Euryomma muisca*, dichoptic. Arrows indicate u orb s, upper orbital seta; i orb s, lower orbital seta. Head, lateral view: **C.** *Fannia canicularis*, arrows indicate, vb, vibrissa. **D.** *Fannia terraba*, pafc, parafacalia; ocp, lower occipital seta; **E.** *Polietina orbitalis*, arrow indicate, ar, arista. Thorax, dorsal view: **F.** *Fannia bella*, arrows indicate, sct, scutum; sctl, scutellum. Scale: 1 mm.

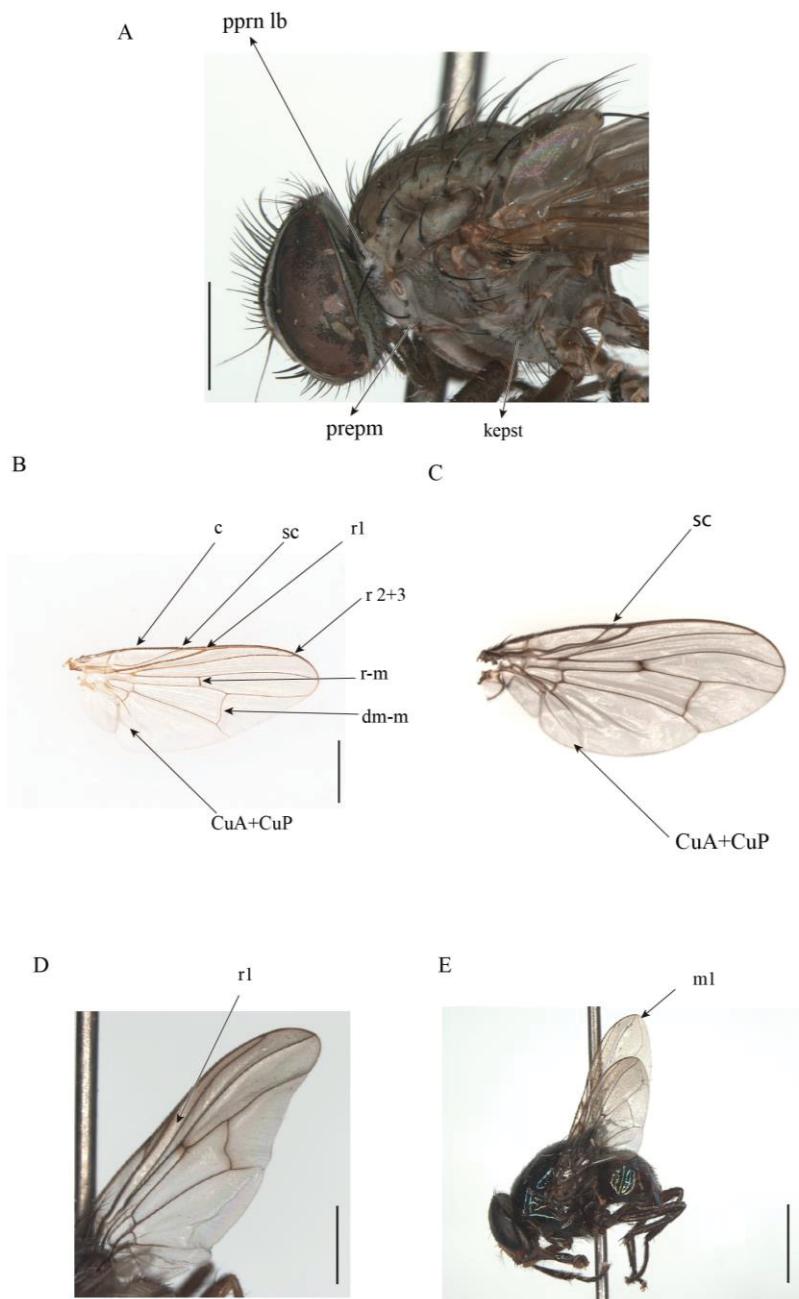


Figure S2. (continuation). Images of the external morphology Fanniidae. **A.** *Fannia bella*, thorax, lateral view: arrows indicate. kepst, katepisternum; prepm, proepimeron; pprn lb, pos-pronotal lobe. **B.** *Fannia* sp., e **C.** *Muscidae* sp.: costal vein; sc subcostal vein; R₁, anterior branch of radius; R₂₊₃, second + third posterior branch of radius; r-m, radial-medial crossvein; dm-m, discal medial crossvein, CuA+ Cup ramification of cubital vein + posterior ramification of cubital vein **D.** *Polietina orbitalis*, R₁, **E.** *Morellia paulistensis* M₁, first posterior branch of media. Scale: 1 mm

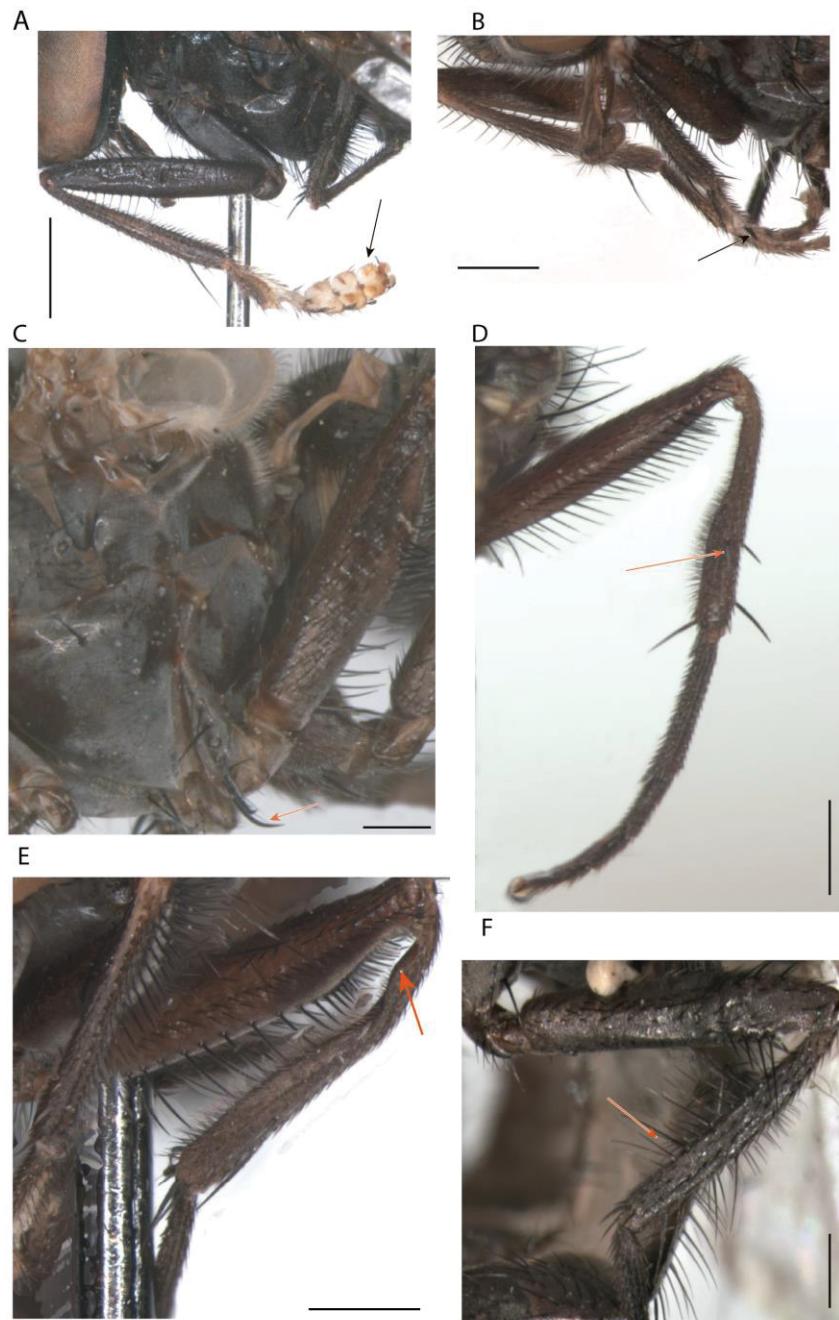


Figure S3. (continuation). Images of the external morphology Fanniidae. **A.** *Fannia schnusei*, Legs, tarsi and mid tarsomere, lateral view anterior region: arrows indicate, Leg foretarsus, shape of tarsomeres. **B.** *Fannia albitarsis*. Arrows indicate: Leg, anterior, first tarsomere, with ventral-basal crest. **C.** *Fannia scalaris*. Arrows indicate. Leg, mid coxa, anterior surface, lateral strong, hooked setae. **D.** *Fannia tumidifemur*. Arrows indicate, Leg, midtibia, widened on apical half. **E.** *Fannia albitarsis*. Leg, hind tibia, posterior ventral surface: arrows indicate, basal protuberance. **F.** *Fannia pusio*. Arrows indicate, Leg, hind tibia, ventral surface, series of long setae Scale: 500 μ m (A, B, C, F); 1 mm (D, E).

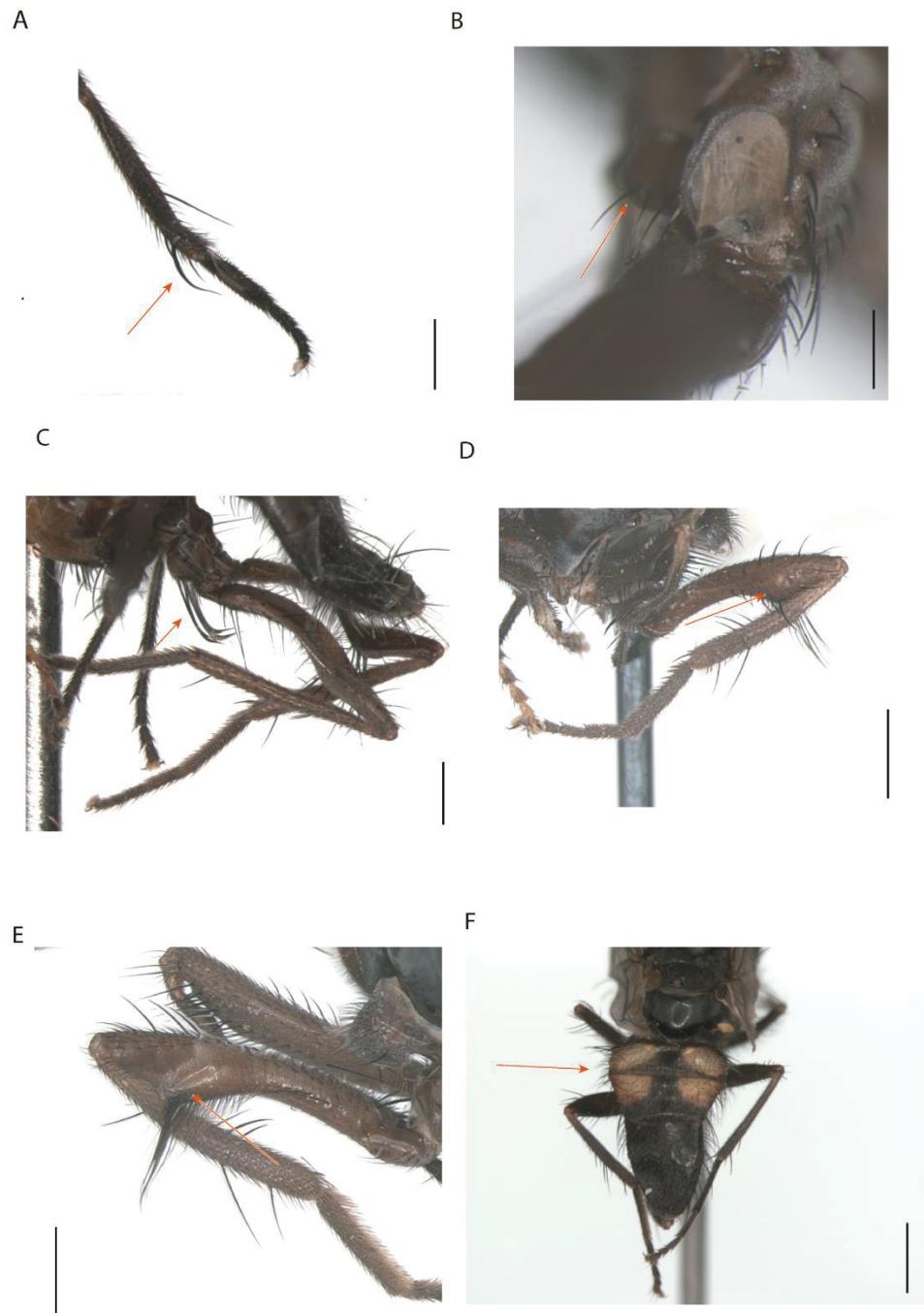


Figure S4. (continuation). Images of the external morphology Fanniidae. Legs: tibia, hind ventral surface: arrows indicate. **A.** *Fannia carvalhoi*. Hind coxa, margin with lower seta. **B.** *Fannia dorsomaculata*. Arrow indicate, hind coxa, ventral surface with long setae. **C.** *Fannia boruca*. Arrow indicate leg, hind coxa, ventral surface, strong and long hooked-shaped setae. **D.** *Fannia albatarsis*. Arrow indicate, hind femur, posterior surface, pre-apical protuberance. **E.** *Fannia albatarsis*. Arrow indicate, leg, hind femur, posterovenital surface, pre-apical protuberance. **F.** *Fannia canicularis*. Arrow indicate, abdomen, with yellow-translucid portions Scales: 500 μ m (A, C, E), 200 μ m (B), 1 mm (D, F).

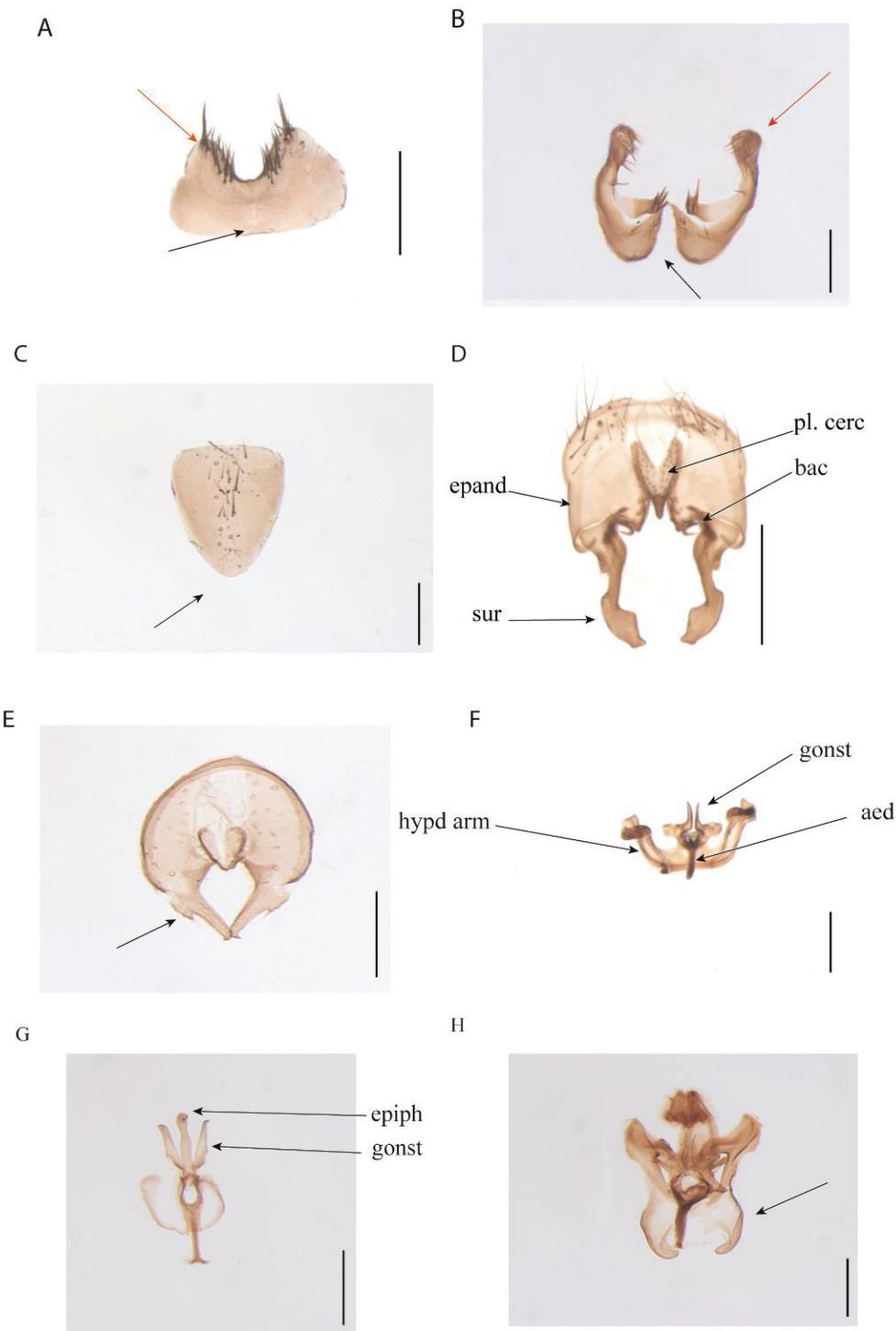


Figure S5. Images of genitalia structures in Fanniidae . Structures of the male terminalia, fifth sternite, dorsal view, lateral lobes e area basal, Arrows indicate. **A.** *Fannia obscurinervis* lobes short and area basal straight. **B.** *Euryomma chillcotti* lobes long and area basal divided. **C.** *Fannia femoralis* area basal concave. Hypandrium and associated structures: Arrows indicate. **D.** *Fannia kabekwa*, arrows indicate, epand, epandrium; sur, surstyli; pl cerc, cercal plate; bac, baciliform process. **E.** *Fannia femoralis*, lateral process. **F.** *Fannia tsachilas*, arrows indicate, aed, edeagus; hypd arm, hypandrial arm. **G.** *Fannia femoralis*, arrows indicate epiph, epiphallus. **H.** *Euryomma chillcotti*, arrows indicate long basal projection. Scale: 0.5mm (A); 200 μ m (B, C, E, F, G, H); 500 μ m (D).

List S1. Character list of external morphology and male genitalia of Fanniidae

List of characters and their states are presented and discussed. Following the discussion, there are a number which indicates who coded them, as follows: ¹ character from Domínguez & Roig-Juñent (2008), ² character from Grisales (2014); ³ character by Grisales (2014), but modified from Domínguez & Roig-Juñent (2008); 4 character by Domínguez & Roig-Juñent (2008), modified by us, * new character. The characters are listed according to their position in the body, from anterior to posterior

Head

1. Head, shape, length relative to width: (0) as long as wide (round) (Fig. 1B); (1) longer than wide (oval) (Fig. 1A). ²
2. Head, eye, separation: (0) dichoptic; (Fig. 1B) (1) holoptic (Fig. 1A). ¹
3. Head, eye, pilosity: (0) absent; (1) present. ¹
4. Head, eye, pilosity, density: (0) sparse; (1) dense. ³ This character is dependent on state (1) of character 3.
5. Head, lower margin of eye, position with respect to insertion of vibrissa: (0) same level; (1) below (Fig. 1C). ²
6. Head, upper orbital seta: (0) absent; (1) present (Fig. 1B) ¹.
7. Head, lower orbital seta: (0) absent; (1) present (Fig. 1B) ¹.
8. Head, arista, setal density: (0) plumose; (Fig. 1E); (1) sparse, almost naked. ² (modified from Wang et al. 2010).
9. Head, occiput, occipital setae: (0) sparse; (1) dense; (Fig. 1D). ²
10. Head, parafacial margin, setae: (0) absent; (1) present. ¹
11. Head, facial margin, anterior projection: (0) absent; (1) present; (Fig. 1D) ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
12. Head, palp, color: (0) brown; (1) completely yellow (2) brown basally, yellow apically. ²

Thorax

13. Thorax, scutum, stripes: (0) absent; (1) present (Fig. 1F). ¹
14. Thorax, scutum, number of stripes: (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 4. ² This character is dependent on state (1) of character 13
15. Thorax, scutum, pre-sutural acrostical setae: (0) absent; (1) present. ¹
16. Thorax, scutum, post-sutural acrostical setae: (0) absent; (1) present. ²
17. Thorax, scutum, dorsocentral pre-sutural setae: (0) absent; (1) present ².
18. Thorax, scutum, first dorsocentral pre-sutural seta, length with respect to dorsocentral prost-sutural: (0) shorter, half length; (1) longer, more than half the length; (2) same length. ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
19. Thorax, scutum, number of dorsocentral post-sutural setae: (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 0. ²
20. Thorax, scutum, number of intra-alar, post-sutural setae: (0) 1; (1) 2; (2) 3; (3) 0. ¹
21. Thorax, scutum, setulae on post-pronotal lobe, density: (0) sparse (Fig. 2A); (1) dense, covering the surface of the lobe. ¹
22. Thorax, scutum, pre-alar setae, number: (0) 1; (1) 2. ¹
23. Thorax, scutum, posterior pre-alar setae, length with respect to anterior pre-alar seta: (0) same; (1) longer; (2) shorter. ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
24. Thorax, proepimeron, setulae: (0) absent; (1) present (Fig. 2A). ¹
25. Thorax, proepimeral, setulae, amount: (0) one (1) sparse; (2) dense. ¹ Character dependent on state (1) of character 24.
26. Thorax, katepisternum, number of setae: (0) 2; (1) 3. ²
27. Thorax, katepisternal setae, amount: (0) dense; (1) sparse; (Fig. 2A). ²
28. Thorax, katepisternum, strong ventral spine: (0) absent; (1) present. ²
29. Thorax, metathoracic spiracle, marginal setae: (0) absent; (1) present. ²

30. Thorax, discal scutellar setae: (0) absent; (1) present (Fig. 1F). ²
31. Wing, costal vein, subcostal break or rupture: (0) present; (1) absent. ²
32. Wing, subcostal vein, spine on costal area: (0) absent; (1) present (Fig. 2B). ²
33. Wing, subcostal vein, shape on apical half: (0) curved; (1) straight (Fig. 2C). ¹
34. Wing, CuA +CuP vein, trajectory with respect to anal vein A: (0) straight; (1) strongly curved; (2) weakly curved. ²
35. Wing, anal veins A¹ and CuA +CuP, junction of imaginary extension: (0) absent; (1) present. ²
36. Wing, anal veins A¹ and CuA +CuP, junction of imaginary extension with respect to margin of wing: (0) near the wing margin; (1) way before wing margin. ²
37. Wing, vein R1, ciliated dorsally from base to apex: (0) absent; (1) present (Fig. 2D). *
38. Wing, apical region of vein M1 strongly folded anteriorly: (0) absent; (1) present (Fig. 2E). *
39. Wing, color: (0) hyaline; (1) yellowish; (2) brown. ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
40. Wing, color on upper margin, darker between the first, second and third radial veins: (0) absent; (1) present (Wendt & de Carvalho 2009: fig. 19). ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
41. Wing, color, transversal veins with dark marks: (0) absent; (1) present (Wendt & de Carvalho 2009: fig. 17). ²
42. Wing, halter, color: (0) whitish; (1) dark-brown to black; (2) yellowish. ¹
43. Wing, lower calypter, shape: (0) oval; (1) elongated. ¹
44. Wing, apex, shape: (0) round; (1) elongated. ²

Leg

45. Leg, forecoxa, spine: (0) absent; (1) present (Grisales & de Carvalho 2019: fig. 3B).²
46. Leg, forefemur, color: (0) completely brown, or darker; (1) pale brown, with yellowish apex; (2) dark, with yellowish apex; (3) yellow.²
47. Leg, anterior, first tarsomere, with ventral-basal crest: (0) absent; (1) present (Fig. 3B). *
48. Leg, foretarsus, shape of tarsomeres: (0) cylindric; (1) flattened (Fig. 3A).¹
49. Leg, foretarsus, flattened tarsomeres: (0) 1 - 4; (1) 2 - 5; (2) 3 - 5; (3) 4 - 5. ²¹ Character dependent on state (1) of character 48.
50. Leg, foretarsus, color, yellowish white: (0) absent; (1) present.¹
51. Leg, foretarsus, yellowish white tarsomeres, completely or partially: (0) 1 - 2; (1) 1 - 3; (2) 3 - 4; (3) 1 - 4. ² Character dependent on state (1), character 50.
52. Leg, second foretarsomere, strong ventral spine: (0) absent; (1) present (Grisales & Carvalho 2019: fig. 2F).²
53. Leg, midcoxa, anterior surface, strong, hooked setae: (0) absent; (1) present (Fig. 3 C).² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
54. Leg, midcoxa, ventral surface with spine: (0) absent; (1) present.² (Grisales & Carvalho 2019: fig. 3B).
55. Leg, midfemur, posteroventral surface, row of setae: (0) absent; (1) present.²
56. Leg, midfemur, anteroventral surface on mean 1/3, with curved keel: (0) absent; (1) present.²
57. Leg, midtibia, widened on apical half: (0) absent; (1) present (Fig. 3D).² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
58. Leg, midtibia, ventral surface, pubescence: (0) sparse; (1) dense (Fig. 3E).²
59. Leg, midtibia, ventral surface, pubescence, length with respect to width of tibia: (0) narrower than width of tibia; (1) almost as wide as width of tibia (Fig. 3E).²

60. Leg, midtibia, dorsal surface, shape: (0) straight; (1) curved (Fig. 3E). ¹
61. Leg, midtibia, ventral surface, basal protuberance: (0) absent; (1) present (Fig. 3E). ²
(modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
62. Leg, hind tibia, ventral surface, series of long setae: (0) absent; (1) present (Fig. 3F). ²
(modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
63. Leg, hind tibia, dorsal surface, pre-apical seta: (0) absent; (1) present. *
64. Leg, hind tibia, ventral surface, strong pre-apical setae, curved and long: (0) absent; (1) present (Fig. 4 A). *
65. Leg, hind coxa, posterior margin at apex, setae: (0) absent; (1) present (Fig. 4 B).¹
66. Leg, hind coxa, ventral surface, strong and long hooked-shaped setae: (0) absent; (1) present (Fig. 4 C). ²
67. Leg, hind femur, shape: (0) straight; (1) weakly curved; (2) strongly curved. ²
68. Leg, hind femur, ventral surface, pre- apical protuberance: (0) absent; (1) present (Fig. 4.D). ¹
69. Leg, hind femur, posteroventral surface, pre- apical protuberance: (0) absent; (1) present (Fig. 4.E). ²
70. Leg, hind femur, posterior surface, pre- apical protuberance: (0) absent; (1) present. ²
71. Leg, hind femur, ventral apical half with tuft of setae: (0) absent; (1) present. ²
72. Leg, hind femur, tuft of anteroventral setae, length of setae with respect to width of femur: (0) shorter; (1) same length; (2) 1,5-2 times; (3) more than two times. ²

Abdomen

73. Abdomen, trimaculate: (0) absent; (1) present. *
74. Abdomen, with yellow-translucid portions: (0) absent; (1) present (Fig. 4F). *
75. Abdomen, sternite 1, setulae: (0) absent; (1) present. ²

76. Abdomen, setulae of sternite 1, distribution: (0) sparse; (1) dense. ¹ Character dependent on state (1), character 75.
77. Terminalia, sternite 5, apical lateral lobes, length: (0) short (Fig. 5A); (1) long (Fig. 5B). ²
78. Terminalia, sternite 5, shape of basal area: (0) straight (Fig. 5A); (1) divided (Fig. 5B). ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
79. Terminalia, basal margin of sternite 5, shape (in species with sternite 5 not divided): (0) straight (Fig. 5A) (1) concave (Fig. 5C). ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
80. Terminalia, sternite 5, length with respect to width: (0) much wider than long; (1) as wide as long; (Grisales et al. 2012: fig. 64) (2) longer than wide (Grisales et al. 2012: fig. 61). ² (modified from Domínguez e Roig-Juñent 2008).
81. Terminalia, sternite 5, position of setae: (0) on apical lateral lobes; (1) on apical lateral lobes and central line; (2) only on central line; (3) on the entire structure. ² (modified from Domínguez e Roig-Juñent 2008).
82. Terminalia, epandrium, long basal processes: (0) absent; (1) present (Grisales et al. 2012: fig. 89). ²
83. Terminalia, cercal plate, degree of fusion with cerci: (0) cerci fused on anterior half of plate; (1) cerci fused on anterior half to posterior half of plate, not complete; (2) cerci fused centrally. ⁴ (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
84. Terminalia, cercal plate, length with respect to base of epandrium: (0) shorter than distance to base of epandrium; (1) near or at base of epandrium; (2) beyond base of epandrium. ⁴ (modified de Domínguez & Roig-Juñent 2008).
85. Terminalia, baciliform process: (0) absent; (1) present (Fig. 5D) ¹
86. Terminalia, baciliform process, shape: (0) spiral; (1) hook; (2) straight; (3) bifurcated; (4) pointed; (5) curved (comma shaped); (6) cuneiform. ⁴ This character is dependent on state (1) of character 86. (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
87. Surstyli, dorsal view, between base and apex of surstyli: (0) parallel; (1) convergent; (2) divergent. *

88. Terminalia, surstyli, lateral process: (0) absent; (1) present (Fig. 5E). ²
89. Terminalia, surstyli, connection with epandrium: (0) articulated; (1) fused (Wendt & Carvalho 2009: fig.155). ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
90. Terminalia, surstyli, length with respect to epandrium: (0) longer (Wendt & Carvalho 2009: fig. 154); (1) equally long; (Wendt & Carvalho 2009: fig. 169); (2) shorter (Wendt & Carvalho 2009: fig. 155). ² (modified from Domínguez & Roig-Juñent 2008).
91. Terminalia, surstyli, inner basal portion, ornamentation: (0) absent; (1) present. (Grisales et al. 2012: fig. 89).
92. Terminalia, surstyli, extension of connection with hypandrial arm: (0) connected from anteromedial base; (1) connected from posterior end. ²
93. Terminalia, hypandrium, long basal projections: (0) absent; (1) present (Fig. 5H). ²
94. Terminalia, hypandrial arms, width with respect to aedeagus: (0) thin, almost as wide as aedeagus; (1) wider than aedeagus. ²
95. Terminalia, pre-gonite reduced and fused to hypandrium: (0) absent; (1) present. ²
96. Terminalia, reduced aedeagus: (0) absent; (1) present. ²
97. Terminalia, epiphallus: (0) present (Fig. 5G) (1) absent. ¹
98. Terminalia, edeagal apodeme, shape: (0) not forming a tube; (1) forming a tube. ¹
99. Terminalia, postgonite (paramere): (0) absent; (1) present ² (modified from Domínguez e Roig-Juñent 2008).
- 100 Terminalia, postgonite (paramere), length: (0) short; (1) long (Fig. 5G). ²
101. Terminalia, ejaculatory apodeme: (0) present (1) absent. ¹
102. Terminalia, gonostyle: (0) absent; (1) present. ²

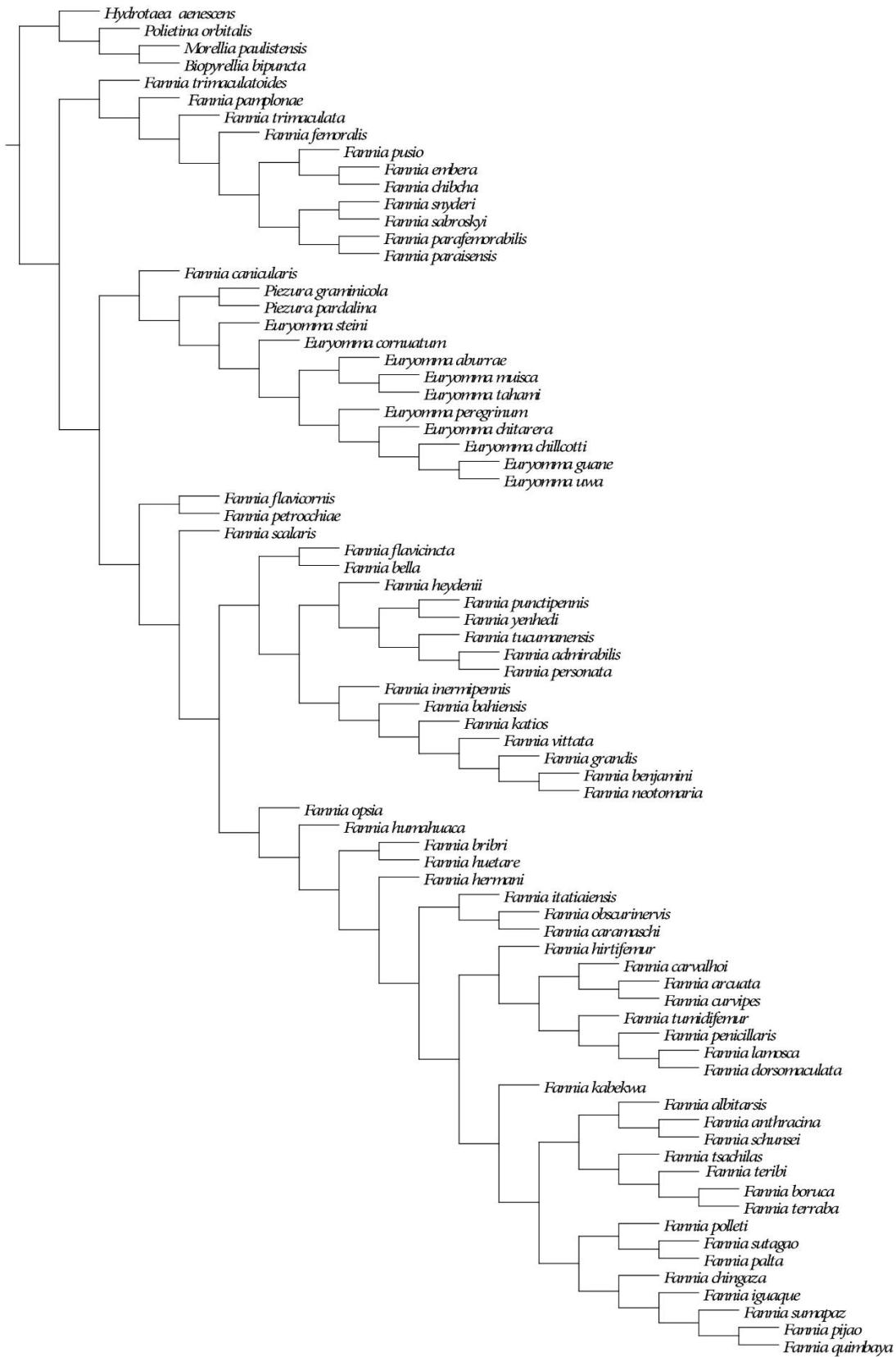


Figure S6: Tree generated from parsimony analysis using Goloboff's implied weighting with $k = 10-15$ ($L = 584$; $IC = 23$; $IR = 68$).

CAPITULO II

EVOLUÇÃO DO NICHO CLIMÁTICO EM FANNIIDAE (DIPTERA: INSECTA) DAS AMÉRICAS

Evolução do nicho climático em Fanniidae (Diptera: Insecta) das Américas

Luana Amaral dos Santos¹, Marcos Telles², Marco Silva Gottschalk³, Claudio José Barros de Carvalho¹

¹ Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia de Diptera, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil.

² Laboratório de *Drosophila*, Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.

³ Laboratório de Evolução e Genética de Insetos, Departamento de Zoologia, Ecologia e Genética, Universidade Federal de Pelotas, RS, Brasil.

Autor correspondente: Luana Amaral do Santos (luamaraldossantos@gmail.com)

Resumo

Em Fanniidae, uma família de Diptera (Insecta), não temos conhecimento da distribuição atual da maioria das espécies e os fatores e processos associados à sua distribuição, tão pouco se o conservadorismo do nicho é importante na evolução do nicho climático das espécies da família. Nossa objetivo foi testar o papel do conservadorismo durante a evolução dos fannídeos pertencentes aos gêneros *Euryomma*, *Fannia* e *Piezura* nas Américas. Para isso, modelamos o nicho ecológico de 42 espécies de Fanniidae e, a partir dos modelos obtidos, calculamos a sobreposição do nicho das espécies. Para verificar se há evidências de conservação filogenética na evolução do nicho abiótico de Fanniidae, realizamos uma análise de Mantel-parcial entre os valores dos índices de sobreposição de nicho obtidos e da distância filogenética entre as espécies, calculada a partir de uma hipótese de relacionamento obtida através de um conjunto de dados morfológicos. Utilizamos como covariável a distância geográfica entre cada par de espécies estudadas, obtidas para distância euclidiana entre as coordenadas da centróide dos pontos de ocorrência utilizados na geração dos modelos de nicho de cada espécie. Uma vez que os resultados do teste de Mantel não alcançou valores significativos, nossos achados indicam que o nicho climático de Fanniidae podem ser bastante lâbil e não há evidências de conservação filogenética em sua evolução, ao menos a partir da abordagem utilizada.

Palavras-chaves: Nicho climático. Modelagem de nicho ambiental (ENM). Diptera.

1. Introdução

O interesse em explorar os fatores e processos que influenciam os padrões de distribuição geográfica das espécies é algo antigo (Wallace, 1860; Grinnell, 1917). Nesse contexto, o conhecimento sobre as inúmeras definições e propostas do conceito de nicho é crucial para compreensão de estudos que elucidam os processos ecológicos e evolutivos nas espécies. Uma das primeiras definições foi proposta por Grinnell (1917), que definiu o nicho de uma espécie como o habitat ou ambiente onde ela é capaz de ocupar, enfatizando o papel do ambiente na formação de intervalos geográficos de espécies e distribuições locais de habitat.

Posteriormente, Elton (1927) menciona outros fatores que definem o nicho, como a utilização de recursos e relações bióticas, como, por exemplo, a competição e a predação (Soberón, 2007). E por fim, Hutchinson (1957) apresentou o conceito de nicho ecológico de uma espécie, diferenciando-o em nicho fundamental e realizado (Hutchinson, 1957; Peterson et al., 2011). Segundo ele, o nicho fundamental é um hipervolume “n-dimensional” formado por todas as condições ecológicas necessárias para uma população viável (Guisan & Zimmermann, 2000; Wiens & Graham, 2005), e o nicho realizado é um subconjunto do fundamental que ela realmente ocupa e descreve as condições nas quais uma espécie persiste dada a presença de outras espécies (por exemplo, competidores e predadores).

Recentemente, buscando uma abordagem quantitativa em termos estatísticos, Chase e Leibold (2003) propuseram uma definição de nicho que resgata a conceituação dos três principais autores mencionados anteriormente. O nicho corresponderia às “condições ambientais que permitem à espécie suprir suas necessidades mínimas, de tal forma que a taxa de natalidade de uma população local seja igual ou maior à sua taxa de mortalidade, junto com o conjunto de efeitos *per capita* da espécie nessas condições ambientais.

Porém, a distribuição geográfica de uma dada espécie, é influenciada por vários fatores que operam em intensidades e escalas diferentes tais como, a história evolutiva da espécie e sua capacidade de dispersão (Brown & Lomolino, 2006).

As espécies tendem a ser conservadoras quanto ao seu nicho ecológico, ou seja, retêm características ecológicas do seu nicho ancestral ao longo do tempo evolutivo, comumente chamado de conservadorismo de nicho (Wiens & Graham, 2005). No entanto, alguns estudos sugerem que os nichos podem ser evolutivamente lábeis (Losos et al., 2003; Graham et al., 2004). Segundo Wiens & Donoghue (2004), a interação entre conservadorismo de nicho e

evolução de nicho é um grande desafio na biogeografia, podendo explicar o porquê alguns clados se dispersam para algumas áreas, e não em outras.

Nas últimas duas décadas tivemos a implementação de novas abordagens analíticas que nos permitem explorar as premissas da ecologia evolutiva e tentar elucidar o papel desempenhado pelo ambiente nos processos evolutivos (Wiens & Graham, 2005). Nesse contexto, a abordagem e técnica de modelagem de nicho ecológico (*Ecological Niche Modelling- ENM*) tem sido utilizada. Muitos dos modelos utilizados partem da compilação de dados georreferenciados, como os registros de ocorrência de determinada espécie (sua presença ou ausência, essa última sempre que disponível) e dados de variáveis ambientais (como temperatura e precipitação, por exemplo). A partir destes dados, é possível gerar modelos com estimativas de adequação ambiental para uma determinada área e espécie de estudo (Soberón, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Peterson & Soberón, 2012). Além disso, podemos utilizar essa técnica para explorar diferentes dimensões de nicho, sendo comumente empregadas em estudos que quantificam padrões de sobreposição de nichos entre espécies (Warren et al., 2008; 2010).

Nesse contexto, é particularmente interessante testarmos a aplicação da técnica em táxons amplamente distribuídos, como Fanniidae - uma pequena família de dipteros com aproximadamente 360 espécies de cinco gêneros, distribuída em regiões biogeográficas (Pont, 1977; Rozkošný et al., 1997). Os adultos podem ser encontrados em áreas florestadas, sobre arbustos ou flores (Chillcott, 1961), e apresentam importância econômica, pois diversas espécies apresentam hábitos sinantrópicos (Almeida et al., 1985; Campos & Barros, 1995; Gomes et al., 2002). A maioria dos estudos realizados com Fanniidae são direcionados ao conhecimento taxonômico ou elucidam as relações filogenéticas dentro da família (de Carvalho & Pamplona, 1979; Albuquerque et al., 1981; Couri, 2005; Wendt & de Carvalho, 2007; 2009; Domínguez, 2007; Dominguez- Roig-Juñent, 2008; 2017; Grisales et al., 2012 a, b; Durango & Ramírez-Mora, 2019; Grisales & de Carvalho, 2019), e até o momento não existe estudos que visem a compreensão da evolução do nicho no grupo. Considerando as questões abordadas anteriormente, o objetivo do estudo foi projetar a distribuição potencial das espécies e compará-las a fim de investigar a evolução do nicho climático em Fanniidae, buscando evidências de conservadorismo de nicho, no nicho climático das espécies estudadas, ao longo do tempo evolutivo.

2. Material e Métodos

2.1 Compilação do banco de dados e seleção de espécies

Foi realizado um levantamento dos pontos de ocorrência das espécies de Fanniidae já registradas na Região Neotropical. Para tal, primeiramente consultamos o catálogo dos gêneros *Euryomma* e *Fannia* da Região Neotropical (de Carvalho et al., 2003). Posteriormente, o material depositado na Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP) e Coleção Entomológica Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ). E por fim, foi realizada uma busca na literatura, de modo a complementar com informações de novos registros de ocorrências nas regiões Neártica e Neotropical.

Os locais de ocorrência relatados e as coordenadas geográficas foram verificados e validados consultando as fontes originais da literatura e inserindo as coordenadas geográficas no aplicativo online Google Maps (www.google.com/maps), evitando assim coordenadas geográficas duvidosas e localizações incertas. Todas as coordenadas foram duplamente checadas para garantir sua precisão no *raster* das variáveis bioclimáticas utilizadas na análise utilizando o aplicativo QGIS 3.22.4 (http://www.qgis.org/pt_BR/site).

2.2 Seleção das variáveis climáticas

As variáveis ambientais bioclimáticas foram obtidas no WorldClim 2.1 (<https://worldclim.org/>) (Hijmans, 2017) com resolução de 5 minutos de arco. As variáveis bioclimáticas eram formato GeoTIFF e foram transformadas para arquivos ASCII utilizando o pacote *raster* (Hijmans et al., 2021). Para evitar a colinearidade entre as variáveis ambientais bioclimáticas o que pode levar a predição errônea dos preditores mais relevantes, foi realizada uma análise de correlação de *Pearson* entre as mesmas e foram selecionadas aquelas com coeficiente de correlação menor que |0,75|. As seguintes variáveis foram selecionadas para as modelagens de nicho: Bio1:Temperatura média anual, Bio 2: Intervalo diurno médio (Média do mês (temperatura máxima-temperatura mínima)), Bio7: Faixa anual de temperatura (Bio 5-Bio 6), Bio 12: precipitação anual, Bio 14: Precipitação do mês mais seco, Bio15: Sazonalidade da Precipitação (coeficiente de variação). Todas as análises foram realizadas no software R 3.0.3 (R Development Core Team, 2019; disponível em: <http://www.r-project.org/>).

2.3 Modelagem de nicho ecológico

O conhecimento existente sobre a distribuição, ecologia e evolução da maioria dos táxons ainda é escasso ou mesmo ausente (Hortal et al., 2015; Pelayo-Villamil et al., 2015; Cornwell et al., 2019). Para grupo de invertebrados, os algoritmos que usam apenas dados de presença para gerar ENMs são comumente escolhidos, devido à falta de informações sobre pontos de ausências verdadeiras desse grupo. Por essas razões, alguns algoritmos de modelagem são utilizados por demandarem apenas dados de presença (Elith & Leathwick, 2009). Estudos comparativos entre os métodos de ENMs relatam que o software MaxEnt 3.3.3k (*Maximum Entropy*) faz suas previsões ou inferências a partir de um conjunto de informações incompletas (Phillips et al., 2006), sendo ele baseado no princípio de máxima entropia, ou seja, a distribuição de probabilidade prevista é a mais próxima da distribuição uniforme (Phillips et al., 2006).

O algoritmo apresenta como vantagem sua capacidade de requerer apenas dados de presença, juntamente com informações ambientais, para realizar a modelagem, uma vez que ele gera pontos de pseudo-ausências aleatórios na área de estudo e modela a distribuição das espécies (Phillips et al., 2006). Outra vantagem é seu bom desempenho para espécies com poucos dados de ocorrências disponíveis (Wisz et al., 2008). Por estas razões, este algoritmo foi escolhido para modelar a distribuição potencial das espécies de Fanniidae das Américas. Para realização da modelagem, foi utilizado dois conjuntos de parâmetros, escolhido de acordo com o número de pontos de ocorrência que a espécie modelada possui: i. Espécies com mais de sete registros de ocorrência: foram utilizados 25 % dos pontos de ocorrência para teste e 75% para calibração, em cada uma das 50 réplicas de *bootstrap*; ii. Espécies com três a sete pontos de ocorrência: foi utilizado o parâmetro *Crossvalidate* com 33% dos pontos para teste e 67% para calibração. Em todos os modelos gerados, os pontos de background foram distribuídos em toda a extensão das camadas ambientais.

A avaliação da precisão dos modelos gerados foi averiguada através do valor da Área Sob a Curva (AUC) of *Receiver Operating Characteristic* (ROC), que representa a probabilidade discriminatória do modelo de classificar corretamente um ponto de presença verdadeiro e um ponto de ausência verdadeiro (Phillips et al., 2006). Nessa medida única utilizada para estimar a precisão da previsão do modelo, obtém-se valores entre 0 e 1, sendo que quanto mais próximo de 1, melhor o seu desempenho discriminatório entre a omissão de áreas com registros e a sobreposição de áreas ocupadas (Manel et al., 2001; Lobo et al., 2008).

Como o resultado dos modelos gerados são mapas com as médias de adequabilidade ambiental dos modelos gerados em cada réplica realizada pelo programa e os valores das quadrículas são contínuos, utilizamos um limiar para definição de áreas com previsão de ocorrência para cada espécie e definindo, assim, áreas de distribuição potencial para cada espécie. O valor utilizado como limiar de corte foi a média dos valores de *Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold* nas réplicas geradas pelo MaxEnt.

2.4 Filogenia de Fanniidae

Utilizamos a proposta de Filogenia atualizada de Fanniidae (Diptera: Insecta) das Américas com enfoque na região Neotropical abordada no primeiro capítulo da tese. Das 75 espécies utilizadas nas análises filogenéticas, não foram obtidos números de registros georreferenciados de pelo menos três pontos para realizar as análises de modelagem de nicho em 33 espécies, restando assim 42 espécies no estudo ilustradas na filogenia abaixo (Figura 1).

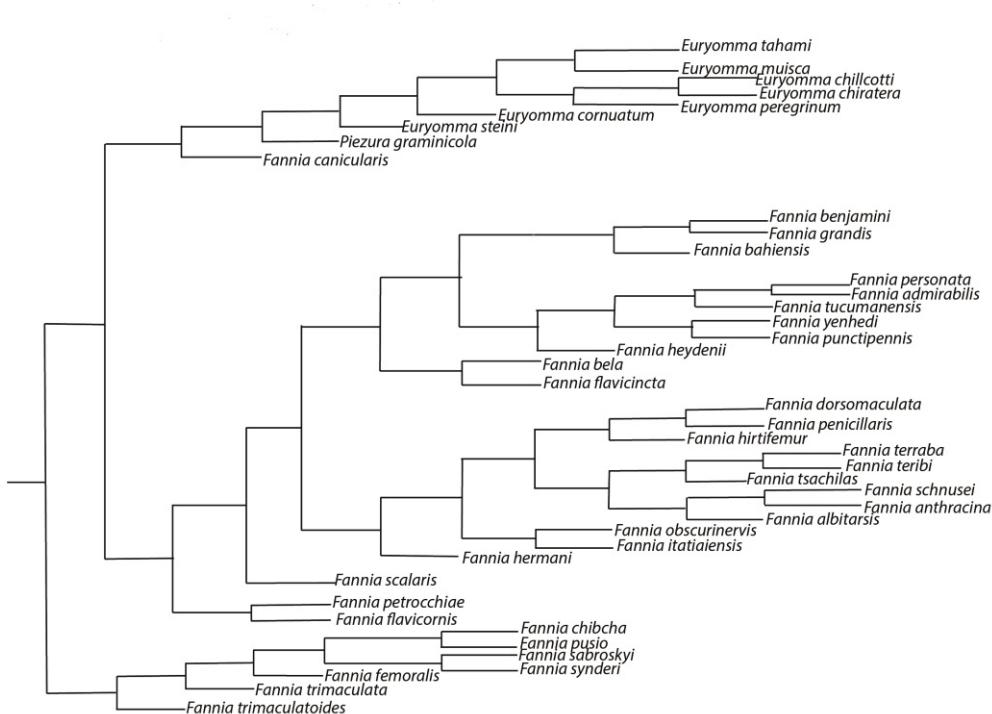


Figura 1: Filogenia de Fanniidae, segundo Santos et al. (artigo em preparação), com omissão das espécies com menos de três pontos de ocorrência das Américas.

2.5 Distância geográfica entre as espécies

Foi calculada a distâncias entre as distribuição geográficas das espécies estudadas, par-a-par. Para isso, foi calculada a centroide de cada espécie apartir de seus pontos de ocorrência com a função ‘midpoint’ do pacote ‘geosphere’ v.1.5, no programa R. Posteriormente, foi utilizado a função ‘dist’ com o método de distância euclidiana do pacote ‘stats’ v.3.6.2 para calcularmos a distância entre os pontos médios das centroides de todas as espécies.

2.6 Obtenção das Distâncias Filogenéticas

Para o cálculo da distância filogenética entre as espécies foi utilizada uma filogenia obtida em uma análise com 75 espécies de Fanniidae (grupo interno) e quatro terminais externos, com uma matriz com 102 caracteres construída a partir de informações morfológicas das espécies. (Santos et al. artigo em preparação). O método de otimização foi o de máxima parcimônia, utilizando a pesagem implícita dos caracteres. (Goloboff et al., 2008; Domínguez & Roig Juñent, 2008; 2017; Vasconcelos et al., 2021). A partir da árvore obtida com $k=8$, conforme descrito por Santos et al. (artigo em preparação), foi construída uma árvore parentética removendo as espécies que possuíam menos que três pontos de ocorrência registrados e definida a distância de todos os ramos igual à 1 (um). A partir desta árvore, foi calculada a distância filogenética das espécies par-a-par com a utilização da função ‘cophenetic.phylo’ do pacote ‘ape’ (<http://ape-package.ird.fr/>) no programa R.

2.7 Cálculo do índice de Sobreposição de Nicho

A sobreposição dos modelos de nicho ecológico par-a-par das espécies foi estimada com o comando *raster.overlap* do pacote ENM Tools 1.4 (Warren et al., 2008; 2010), com os rasters da média de adequabilidade ambiental dos modelos obtidos, como descrito anteriormente. As medidas de similaridade em ENMs é o ponto central para análises comparativas e a sua quantificação ocorre através de duas métricas: D de Schoener (1968) e uma medida derivada da distância de Hellinger, chamada I. Essas medidas de similaridade são obtidas comparando as estimativas de adequação de habitat média calculadas para cada célula da grade da área de estudo usando um ENM gerado por MaxEnt, após normalizar cada ENM de modo que todas as pontuações de adequação dentro do espaço geográfico somam 1.

Para auxiliar na comparação entre os modelos de nicho obtidos para as espécies estudadas, complementarmente foi elaborado com a função ‘hclust’ do pacote ‘stat’ um dendograma UPGMA com os valores do índice de sobreposição de nicho D .

2.8 Relação entre distância filogenética e sobreposição de nicho

O teste de Mantel parcial foi utilizado para verificar se existe correlação entre sobreposição de nicho e a distância filogenética das espécies de Fanniidae. Essa análise foi conduzida com o pacote vegan 2.5-4 (Oksanen et al., 2019) e utilizou as matrizes com os valores de D de Schoener (transformados para distância), de distância filogenética e, como covariável, a matriz de distância geográfica entre as espécies, nas comparações par-a-par entre elas.

3. Resultados

3.1 Banco de Dados e Modelagem de Nicho

Das 42 espécies de Fanniidae com três ou mais pontos de ocorrência, 12 possuem de três à sete pontos de ocorrência e 30 tinham mais de 10 pontos de ocorrências. No total, foram compilados 820 registros de ocorrência que foram utilizados no processo de modelagem. A distribuição potencial das espécies, de maneira geral, foi semelhante à sua distribuição amostral, gerando assim valores altos de AUC. Os valores médios de AUC para os dados de treino variaram de 0.70 à 1.00 (Tabela 1).

Tabela 1. Lista das espécies da região das Américas incluídas neste estudo com número de pontos e valores de AUC recuperados para a modelagem de distribuição potencial das espécies.

Topologia	Espécie	Distribuição	Nº pontos	AUC
Clado A	<i>Fannia canicularis</i> (Linnaeus, 1761)	Cosmopolita	64	0.937
	<i>Piezura graminicola</i> (Zetterstedt, 1846)	América do Norte	16	0.982

	<i>Euryomma cornutum</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia Peru	6	0.988
	<i>Euryomma chillcotti</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Costa Rica	3	0.986
	<i>Euryomma chiratera</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	6	0.698
	<i>Euryomma muisca</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	6	0.986
	<i>Euryomma peregrinum</i> (Meigen, 1826)	Cosmopolita	28	0.963
	<i>Euryomma steini</i> Grisales, Domínguez & Carvalho, 2012	Costa Rica	4	0.932
	<i>Euryomma tahami</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	27	0.994
<hr/>				
Grupo ramo (<i>stem</i>) do Clado B+C	<i>Fannia flavicornis</i> Stein, 1911	Neotropical	19	0.933
	<i>Fannia petrocchiae</i> Shannon and Del Ponte, 1926	Neotropical	8	0.848
	<i>Fannia scalaris</i> (Fabricius, 1794)	Cosmopolita	10	0.703
<hr/>				
Clado B	<i>Fannia benjamini</i> Malloch, 1913	México	18	0.958
	<i>Fannia bahiensis</i> Albuquerque, 1957	Neotropical	9	0.954
	<i>Fannia grandis</i> Malloch, 1912	Panamá	12	0.991
	<i>Fannia personata personata</i> Albuquerque, Pamplona & Carvalho, 1981	Neotropical	3	0.752
	<i>Fannia admirabilis</i> Albuquerque, 1958	Neotropical	4	0.726
	<i>Fannia punctipennis</i> Albuquerque, 1954	Neotropical	18	0.993
	<i>Fannia heydenii</i> Wiedemann, 1830	Neotropical	42	0.978
	<i>Fannia bella</i> Albuquerque, 1957	Neotropical	4	0.811
	<i>Fannia flavidincta</i> Stein, 1904	Neotropical	29	0.989
	<i>Fannia yenhedii</i> Albuquerque, 1957	Neotropical	13	0.953
	<i>Fannia tucumanensis</i> Albuquerque, 1957	Neotropical	3	0.879
<hr/>				
Clado C	<i>Fannia terraba</i> Grisales & Carvalho, 2019	Costa Rica	4	1.00
	<i>Fannia teribi</i> Grisales & Carvalho, 2019	Costa Rica	4	1.00
	<i>Fannia dorsomaculata</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012		3	0.923

	<i>Fannia hirtifemur</i> (Stein, 1904)	Neotropical	12	0.825
	<i>Fannia penicillaris</i> (Stein, 1900)	Neotropical	39	0.995
	<i>Fannia obscurinervis</i> (Stein, 1900)	Neotropical	95	0.942
	<i>Fannia itatiaiensis</i> Albuquerque, 1956	Neotropical	15	0.888
	<i>Fannia hermani</i> Domínguez, 2007	Neotropical	9	0.913
	<i>Fannia albitarsis</i> Stein, 1911	Neotropical	39	0.975
	<i>Fannia anthracina</i> Walker, 1836	Neotropical	16	0.913
	<i>Fannia schnusei</i> Stein, 1911	Neotropical	12	0.891
	<i>Fannia taschilas</i> Grisales & Cavalho, 2019	Ecuador	7	0.971
<hr/>				
Clado D	<i>Fannia femoralis</i> Stein, 1911	Américas	48	0.936
	<i>Fannia pusio</i> Wiedemann, 1830	Cosmopolita	75	0.945
	<i>Fannia chibcha</i> Grisales, Wolff & Carvalho, 2012	Colômbia	5	0.952
	<i>Fannia sabroskyi</i> Seago, 1954	Neotropical	10	0.850
	<i>Fannia synderi</i> Seago, 1954	Américas	24	0.973
	<i>Fannia trimaculata</i> Stein, 1898	Neotropical	42	0.973
	<i>Fannia trimaculatoides</i> Couri & Pamplona, 1991	Neotropical	3	0.975
Total de registros			820	

3.2 Conservadorismo e evolução de nicho em Fanniidae

Foram realizados cinco testes de Mantel parcial entre os valores de sobreposição de nicho D e a distância filogenética (com a distância das centróides da distribuição das espécies como covariável), a fim de avaliar se há evidências de conservadorismo de nicho em Fanniidae (Tabela 2). O primeiro teste foi realizado com as 42 espécies de Fanniidae, não sendo observada a correlação entre as distância de nicho e filogenética. Os testes para os clados da família, realizados a fim de verificar se a conservação filogenética do nicho poderia estar associada somente há uma ou algumas de suas linhagens, tão pouco apresentaram correlação.

Tabela 2. Testes de Mantel parcial entre os valores de sobreposição de nicho D e a distância filogenética para Fanniidae e seus clados. Foi utilizada a distância geográfica entre as centroides dos pontos de ocorrência das espécies.

Clado testado	R^2	P
Fanniidae	0,0005	0,498
A	0,1376	0,234
B	-0,3756	0,956
C	0,1190	0,209
D	0,05625	0,513

3.3 Distribuição das espécies e Sobreposição do nicho climático

Na (Figura 2), encontra-se um dendrograma construído com os valores do índice de similaridade de nicho D através do método UPGMA. Nele, podemos observar a formação de três grandes grupos de espécies que serão apresentados juntamente com os mapas resultantes da modelagem onde podemos verificar a distribuição geográfica das espécies de Fanniidae nas Américas, assim como a distribuição potencial inferida com a utilização do *Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold* como limiar de corte (Figura 3).

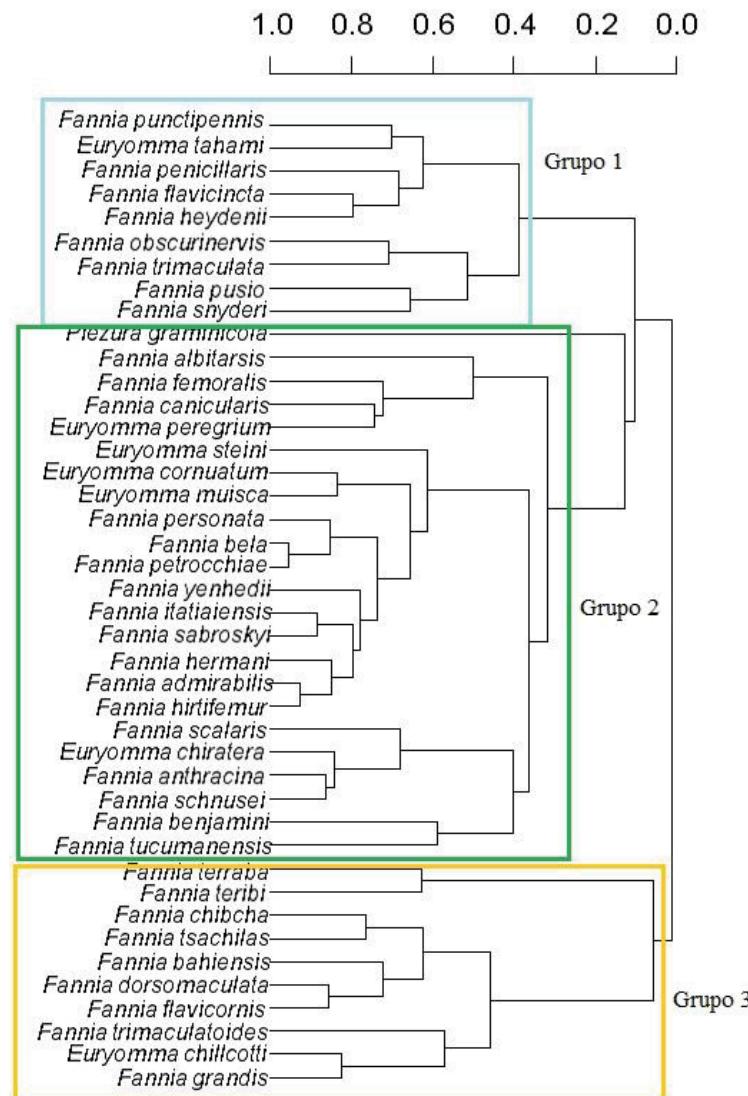


Figura 2. Dendrograma com os valores médios da similaridade de nicho das espécies de Fanniidae.

O grupo 1 apresenta um valor médio de similaridade de nicho de (0.4) e os modelos incluem as seguintes espécies, todas distribuídas na América do Sul, *F. punctipennis*, *E. tahami*, *F. penicillaris*, *F. flavigincta*, *F. heydenii*, *F. obscurinervis*, *F. trimaculata*, *F. pusio* e *F. synderi* (Figura 3A e 3B). Elas apresentam áreas de presença prevista pelos modelos principalmente na região sudeste e sul do Brasil. Porém as espécies *F. obscurinervis*, *F. trimaculata* e *F. pusio* expandem tais áreas de presença para a região do norte do Brasil.

Apenas as espécies *F. pusio* e *F. synderi* apresentam áreas de distribuição potencial na América do Norte, mais exatamente no sudeste dos Estados Unidos.

No grupo 2 temos *Piezura graminicola*, que apresenta um índice de similaridade de nicho médio de aproximadamente (0.1) ou seja, baixa similaridade com as demais espécies do grupo. Isso pode ter ocorrido pelo fato de *Piezura graminicola* ser restrita à América do Norte, sendo sua distribuição potencial prevista pelo modelo em uma faixa da costa do atlântico e região sudeste nos Estados unidos (Figura 3C).

Os modelos previstos para as espécies *F. albitarsis*, *F. femoralis*, *F. canicularis* e *F. peregrinum* apresentam um índice de similaridade de nicho com valor médio de aproximadamente de (0.5). Na América do Sul, o modelo previsto para *F. albitarsis* tem áreas de distribuição potencial na cordilheira dos Andes, e no Brasil, na região sul os modelos de *F. femoralis*, *F. canicularis* e *E. peregrinum* também indicam áreas de distribuição potencial. Porém, essas três últimas espécies expandem suas áreas de distribuição na América do Norte no Sul dos Estados Unidos (Figura 3C).

Na América do Sul, as espécies *E. steini*, *E. cornuatum* e *E. muisca*, estão distribuídas principalmente em regiões de altitude elevadas. O modelo previsto para *E. steini* apresenta áreas de distribuição potencial na América central e região sul do Brasil. Enquanto que para *E. cornuatum* e *E. muisca* os modelos evidenciam áreas de distribuição potencial na Colômbia e Equador (Figura 3D). Ainda na América do Sul, os modelos das distribuições das espécies *F. personata* *F. bella* e *F. petrocchiae* apresentam áreas de distribuição potencial principalmente nas regiões Centro-Oeste e Sudeste do Brasil e no norte da Argentina (Figura 3D).

As espécies *F. yenhedi* *F. itatiaiensis* e *F. sabroskyi* apresentam grandes áreas de distribuição potencial nas regiões Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil, porém *F. itatiaiensis* ampliam essas áreas até a região norte do Brasil. Para *F. hermani* *F. hirtifemur* e *F. admirabilis*, os modelos previstos indicam que as duas primeiras espécies apresentam áreas de distribuição potencial nas Cordillheiras dos Andes, sendo que em *F. admirabilis* e *F. hirtifemur* essas áreas abrangem também a região Sudeste do Brasil (Figura 3E).

A distribuição potencial previstas para a espécie cosmopolita *Fannia scalaris* ocorrem na América do Norte principalmente nos Estados Unidos, enquanto que na América do Sul

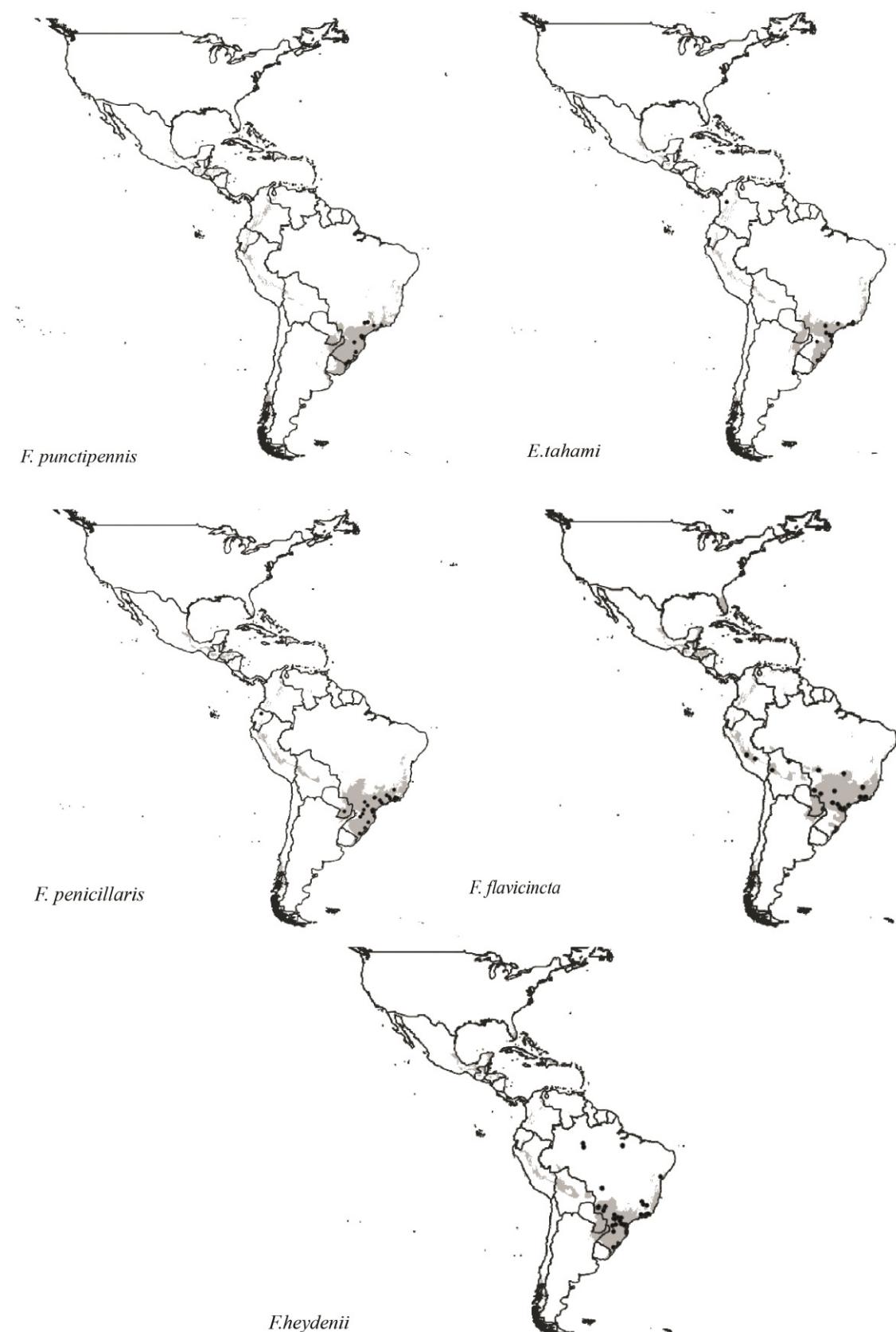
essas áreas de distribuição potencial abrangem a região sul do Brasil, e partes da Argentina e Chile juntamente com as espécies *F. anthracina*, *F. schnusei* e *E. chiratera*.

Porém, *E. chiratera* ampliam sua distribuição potencial à Colômbia. Enquanto, que *Fannia benjamini* apresenta áreas de distribuição potencial principalmente na América do Norte e *F. tucumanensis* apresenta áreas potenciais na Argentina América do Sul (Figura 3F).

O grupo 3, apresenta um valor médio de similaridade de nicho de (0.1), em comparação aos demais grupos. *Fannia terraba* e *F. teribi*, são espécies de regiões de altitudes e os modelos preveem para elas áreas de presença potencial, apenas, na América Central (Figura 3G).

No entanto, ainda nesse grupo na região da América do Sul, temos as espécies *F. chibcha* e *F. tsachilas* com áreas de distribuição potencial projetadas nas regiões Andinas da Colômbia e Equador. No Brasil, os modelos previstos para *F. bahiensis* apresentam áreas de distribuição potencial na região nordeste, enquanto que em *F. flavigornis* suas áreas abrangem a região norte do país e expandem -se para a Bolívia. Enquanto, que o modelo previsto para *F. dorsomaculata* as áreas de distribuição potencial ocorrem apenas na Colômbia (Figura 3G).

Os modelos de distribuição potencial previstos para *F. trimaculatoides*, *E. chillcotti* e *F. grandis*, que estão distribuídas na América do Sul, indicam que *F. trimaculatoides* apresenta áreas de distribuição potencial na região Norte do Brasil, em *E. chillcotti* sua distribuição potencial ocorre na Colômbia e *F. grandis* na América central (Figura 3H).



3A. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

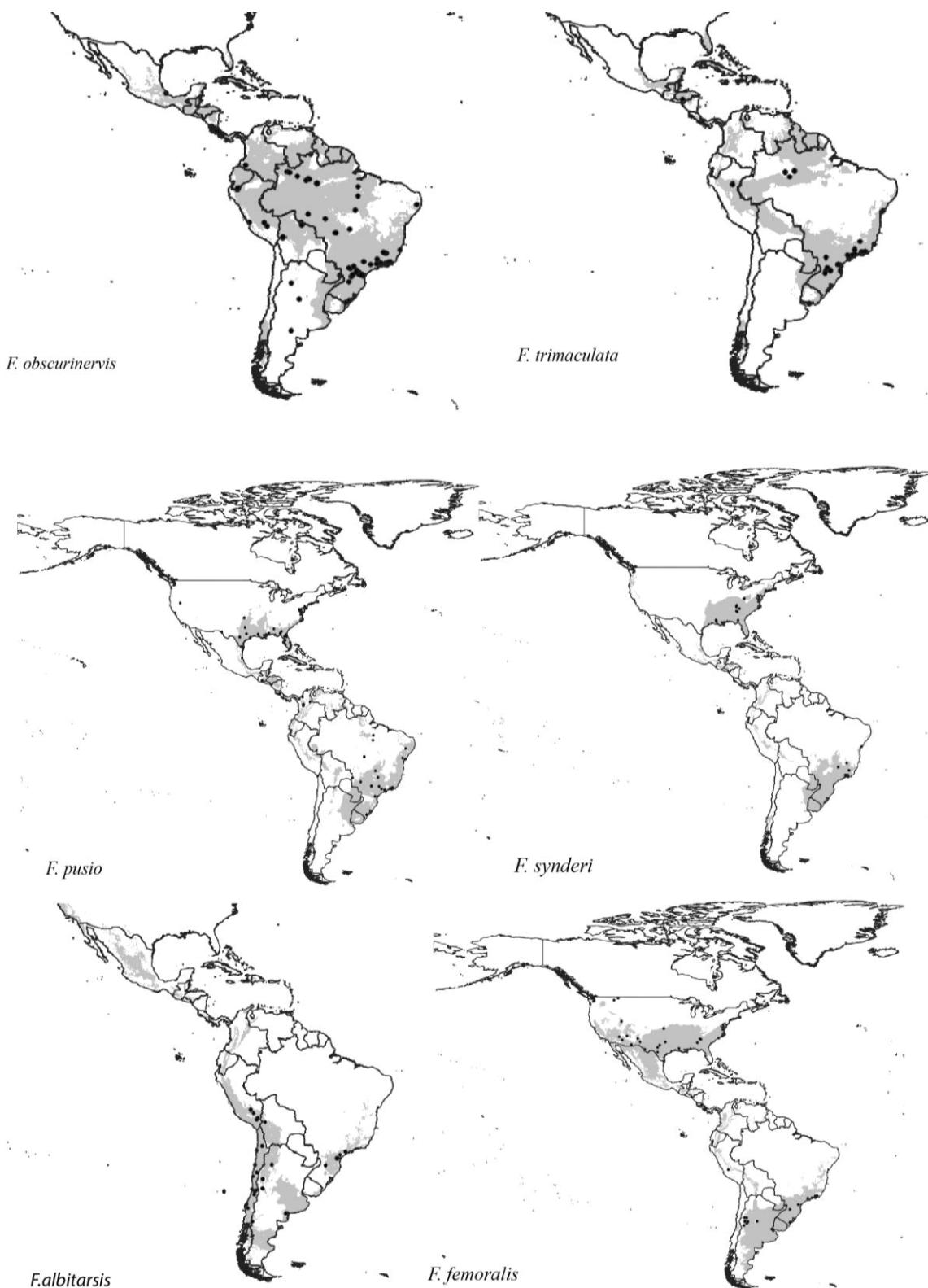


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3B. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

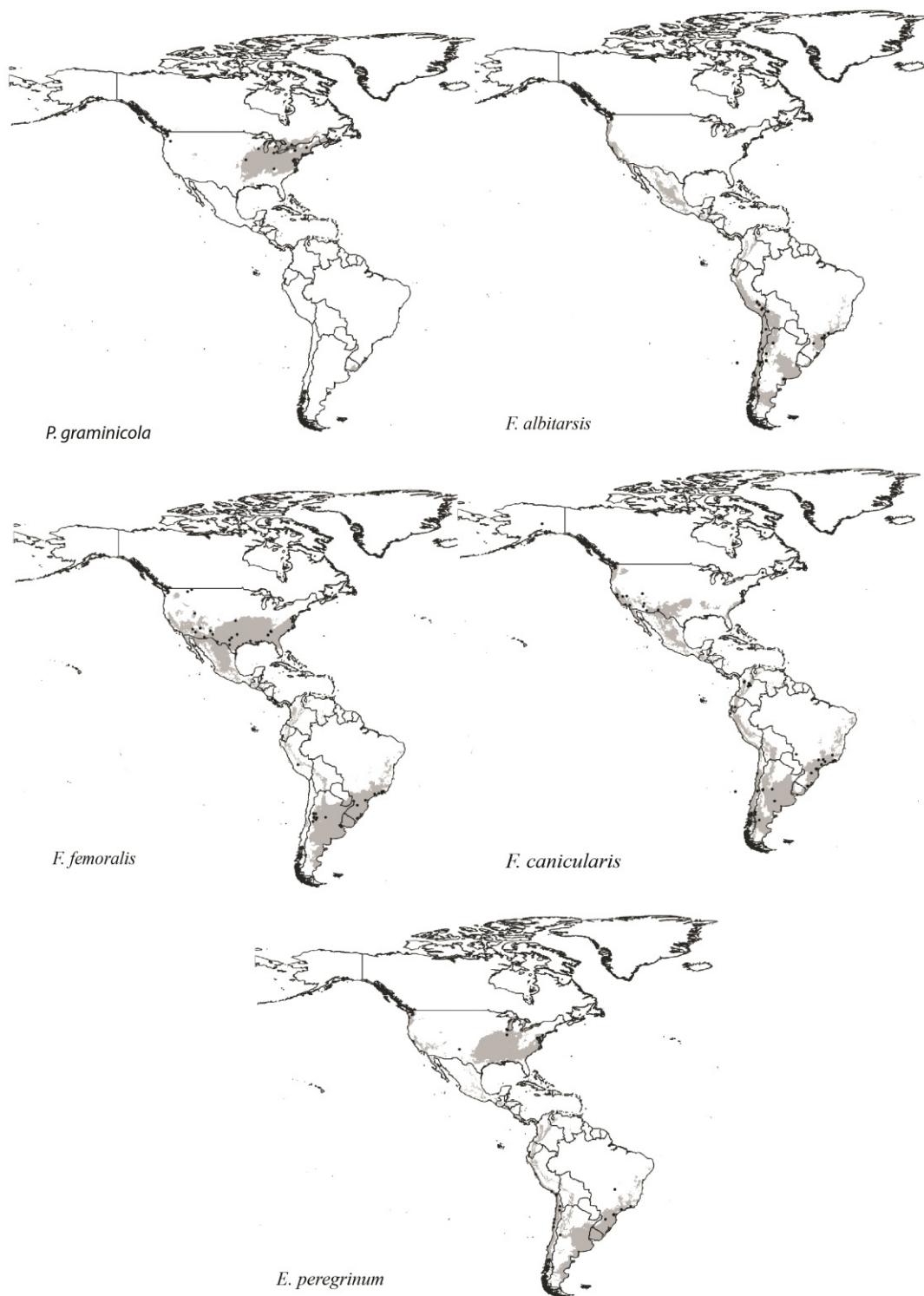


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3C. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

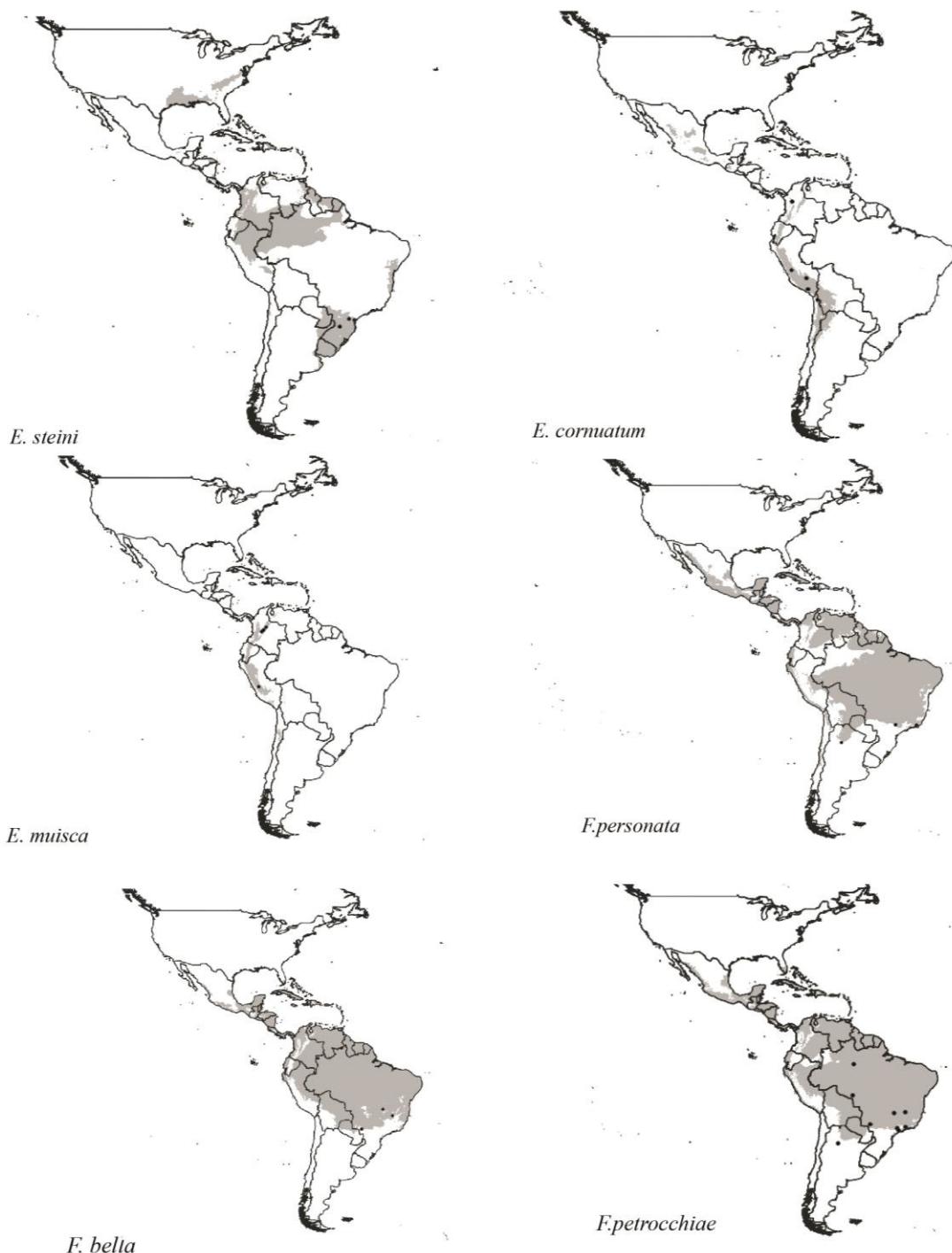


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3D. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

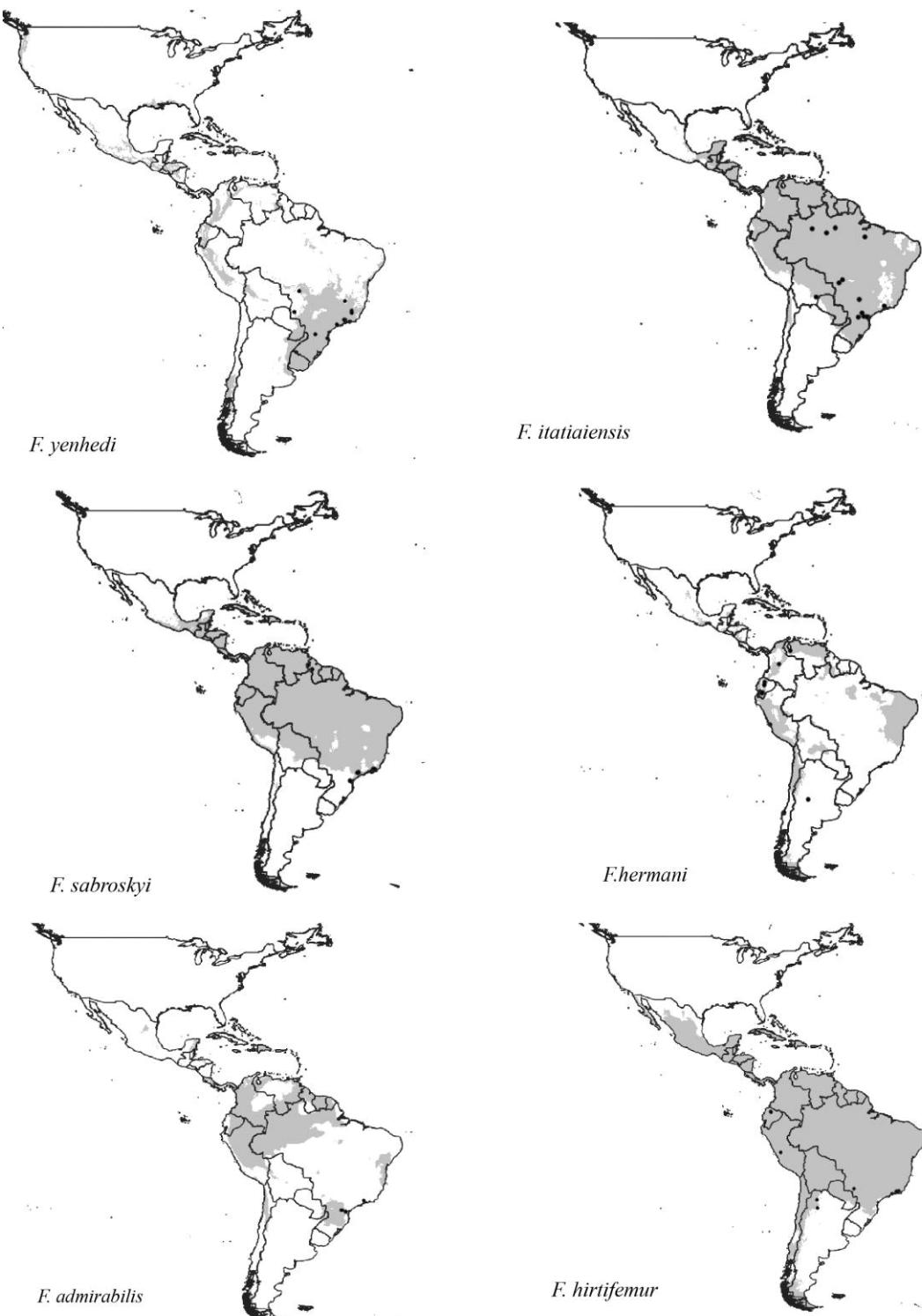


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3E. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

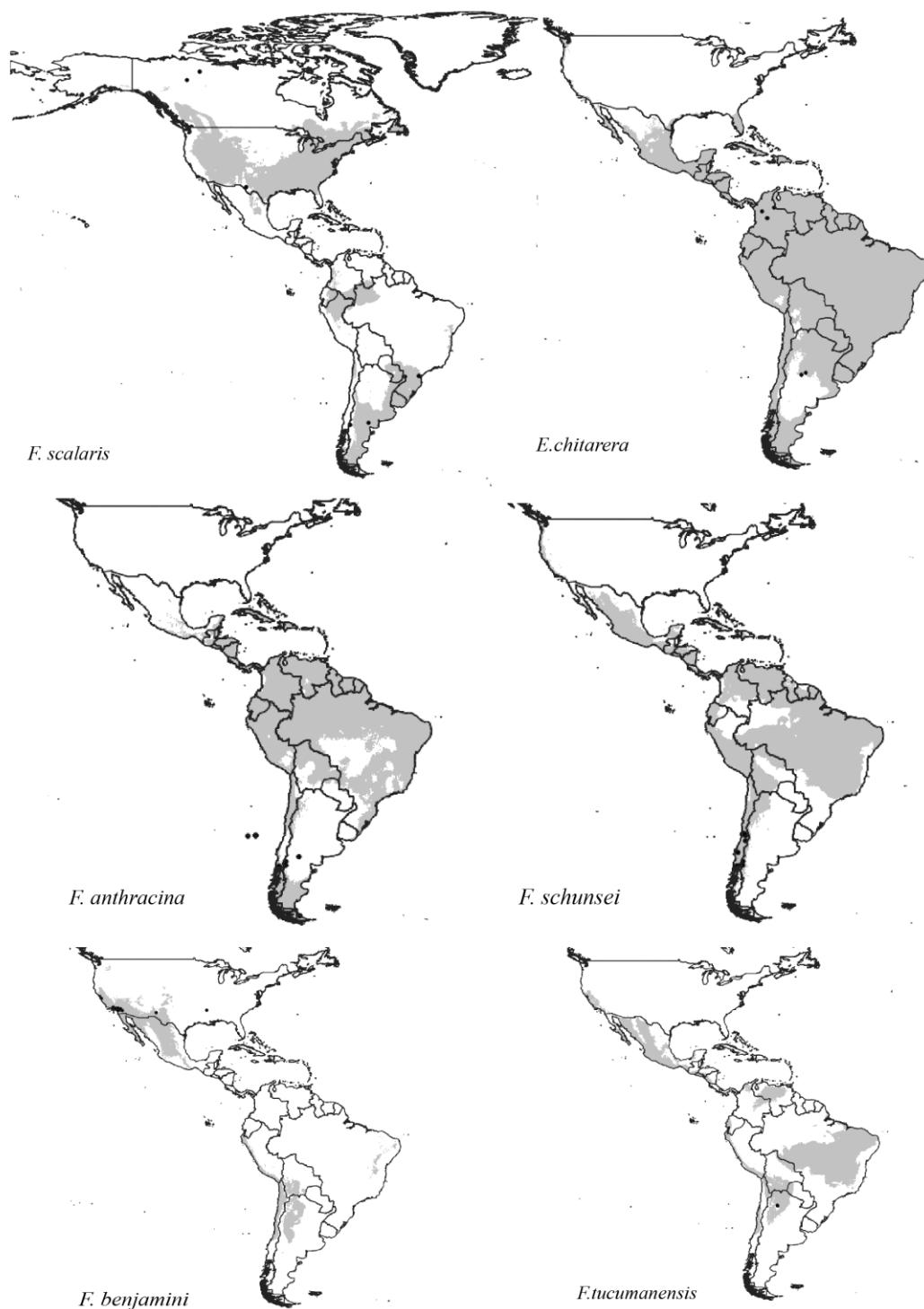


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3F. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

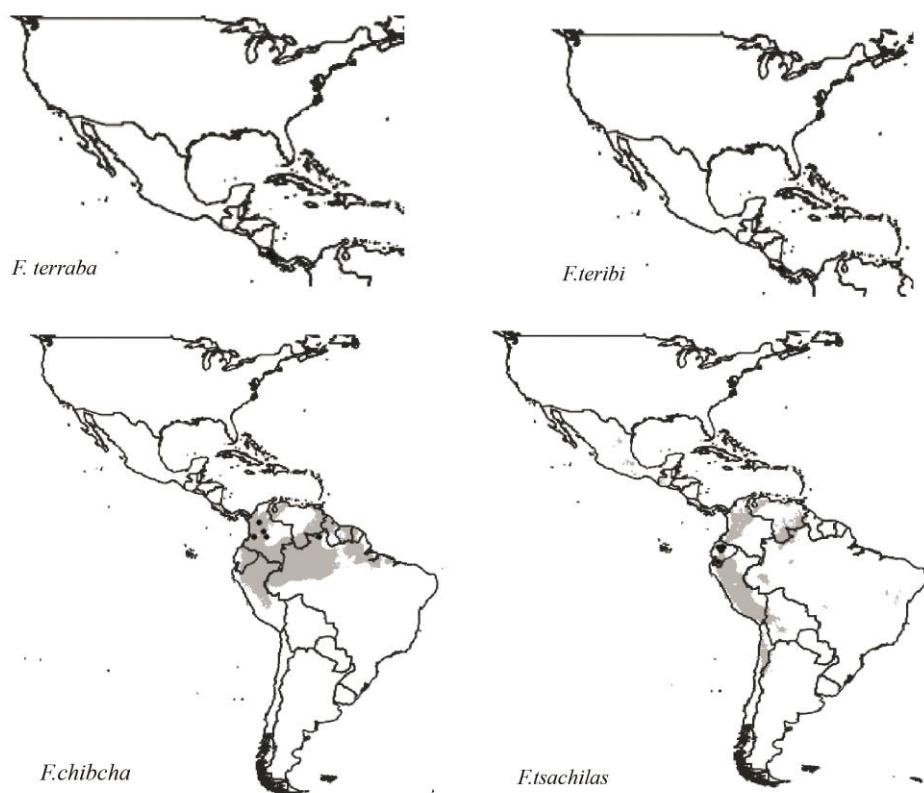


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3G. Parte I. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

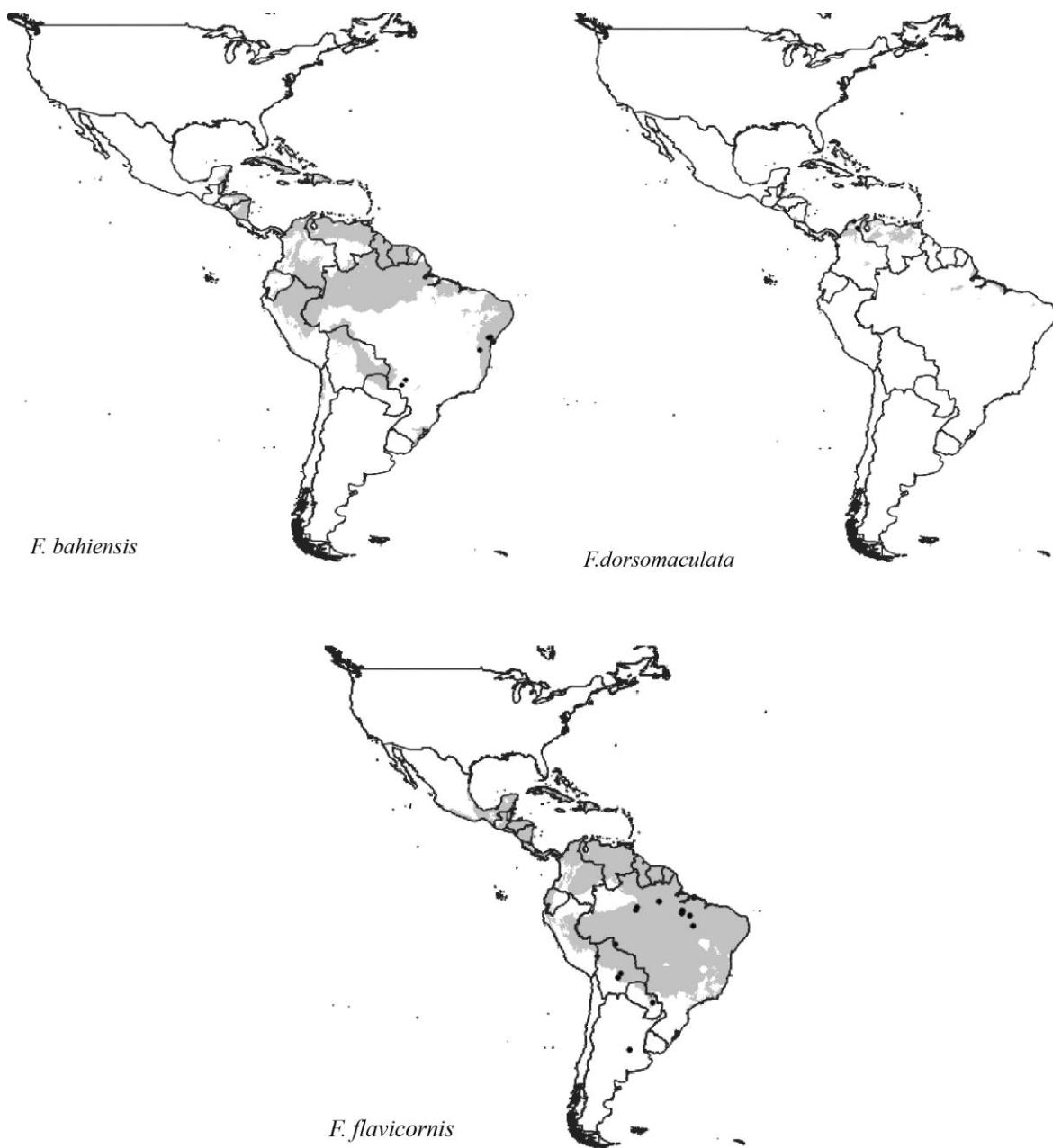


Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3G. Parte II. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.



Figura 3. (continuação). Mapas das modelagens de nicho climático das espécies de Fanniidae nas Américas. 3H. Modelos de distribuição potencial das espécies de Fanniidae com limiar (*Maximum training sensitivity plus specificity Cloglog threshold*) de recorte na região de estudo. (1) Círculos pretos representam respectivamente os pontos de ocorrências (2) áreas em cinza correspondem a áreas de adequabilidade ambiental das espécies.

4 Discussão

Modelagem de nicho climático

Os modelos de nicho climático apresentaram, em um padrão geral, bom desempenho preditivo, apesar do alto viés amostral, principalmente quando falamos das espécies recentemente descritas e com menos pontos de ocorrência (Tabela 1). No entanto, contribuem para o conhecimento da distribuição potencial do nicho climático de Fanniidae, razão pela qual foram apresentadas no presente estudo. Neste contexto, a discussão dos modelos em si não apresenta grande relevância em relação a distribuição real dessas espécies (Peterson, 2009), já que os modelos de distribuição foram gerados com objetivo de obter o nicho abiótico (climaticamente determinado), o que o torna mais amplo do que o nicho realizado (que inclui o papel das interações ecológicas e dispersão das espécies).

Estimativa da distribuição geográfica de Fanniidae

A utilização da técnica do MaxEnt para estimar a distribuição de Fanniidae na região das Américas apresenta alguns pontos favoráveis, como a utilização de pontos de ocorrência para estimar o nicho climático das espécies no espaço geográfico. Conforme apresentado nos resultados, alguns táxons que tinha em comum ter poucos pontos de ocorrência apresentaram boas previsões nos modelos. Em relação ao padrão espacial do conjunto de dados nas modelagens (modelagem + dados de ocorrência), de fato, a região sul e sudeste do Brasil apresentam uma grande concentração de espécies, porém isso pode estar relacionado a um maior esforço amostral na região (Wendt & de Carvalho, 2007, 2009; Dominguez, 2007). No entanto, essa desigualdade nas informações não afetam em absolutamente nada as análises evolutivas, embora tenhamos uma tendenciosidade das coletas em locais de fácil acesso, o sinal filogenético deveria ser preservado independente de amostras desiguais (Löwenberg-Neto et al., 2011).

Evolução de nicho climático

Os invertebrados, apesar de representarem uma porção substancial da biodiversidade terrestre, ainda agregam pouco conhecimento sobre os padrões de evolução espacial de nicho climático (Löwenberg-Neto et al., 2011). Em insetos, alguns estudos foram desenvolvidos com dípteros e coleópteros, onde a evolução do nicho parece dinâmica (Hidalgo-Galiana et al., 2014), ao menos para algumas respostas climáticas (Kellermann et al., 2012). Entretanto, as

respostas evolutivas aos diferentes componentes do ambiente abiótico não necessariamente é a mesma, havendo evidências de sinal filogenético para a resistência ao frio em *Drosophila*, por exemplo (Kellermann et al., 2012).

Para Fanniidae ainda não haviam sido explorados aspectos relacionados a distribuição potencial das espécies e evidências de evolução do nicho climático na família até o momento. Não encontramos evidência de conservadorismo de nicho para as espécies estudadas, tão pouco para os maiores clados resgatados na filogenia de Santos et al. (artigo em preparação), que incluem os gêneros *Euryomma*, *Fannia* e *Piezura*. Isso pode indicar que as diferenças observadas nos nichos climáticos das espécies podem estar evoluindo de forma rápida (Peterson et al., 1999), ou seja, as espécies estritamente relacionadas filogeneticamente podem ocupar áreas com diferenças climáticas rejeitando *a priori* a hipótese de conservadorismo de nicho nos quais as espécies próximas tendem a manter características ao longo da evolução (Wiens & Graham, 2005; Losos, 2008).

Embora pesquisadores considerem o conservadorismo de nicho filogenético comum, uma revisão de estudos de caso indica que as semelhanças ecológicas e filogenéticas geralmente não estão relacionadas (Losos et al., 2003). Além disso, mudanças nas tolerâncias climáticas e exigências de espécies acompanham a diversificação de linhagens em uma variedade de táxons (por exemplo, Losos et al., 2003; Yesson & Culham, 2006; Evans et al., 2009). Complementariamente, há evidências de que mudanças rápidas nos nichos climáticos acompanham invasões biológicas em insetos (Hill et al., 2017; Greiss et al., 2020; Bates et al., 2020). Neste contexto, nossos resultados podem apontar para uma possível diferenciação na velocidade de mudança do nicho, quando comparada com a filogenia, uma vez que observamos respostas em diferentes níveis de correlação com a filogenia nos clados de Fanniidae testados. Assim, a evolução do nicho pode ser mais rápida para algumas espécies ou grupos de espécies do que outros, o que explicaria, por exemplo, a capacidade de dispersão de algumas espécies da família.

Uma hipótese, com foco na labilidade do nicho, prevê que a diversificação das espécies é maior entre linhagens em que os nichos climáticos evoluem rapidamente (Moritz et al., 2000; Kozak & Wiens, 2007; 2010). Nichos climáticos lábeis podem facilitar a colonização de novos ambientes, levando à adaptação local em características ecológicas ou sexuais, reduzindo assim o fluxo gênico entre populações e promovendo isolamento reprodutivo (Sobel et al., 2010; Hua & Wiens, 2013).

É importante considerar que as relações existentes entre evolução de nicho e diversificação pode ser influenciada pela variação entre espécies em fatores ecológicos, como habitat ou capacidade de dispersão (Cadena et al., 2012). Em insetos, especificamente em Diptera, Sillero et al. (2014), estudando *Drosophila americana*, evidenciam que seu nicho evolui rapidamente com acompanhando mudanças ambientais, não ocorrendo o conservadorismo de nicho para ela. Além disso, o comportamento desempenha um papel bastante importante na termorregulação desta espécie, apoiando sua capacidade de se adaptar a diferentes condições climáticas ao longo de sua distribuição latitudinal.

De acordo com Wiens & Graham (2005), um dos efeitos do conservadorismo de nicho é a especialização climática, que influencia na explicação do padrão de distribuição dos organismos. É possível que durante a diversificação de Fanniidae, as espécies tenham experimentado diversos eventos de diferenciação no nicho até o estabelecimento do nicho atual – hipótese que não pode ser descartada por nossos resultados, uma vez que indicam uma rápida evolução do nicho climático na família, sugerindo que a divergência do nicho climático pode ter desempenhado um papel importante na sua diversificação e na distribuição das espécies.

No entanto, a falta de correlação entre o nicho climático e a filogenia não esteja apenas relacionada à resposta das espécies ao clima, mas também à própria filogenia utilizada que, apesar de ser bastante recente e abrangente, pode não ser a melhor hipótese à explicar a evolução de Fanniidae. A medida que o conhecimento acerca de Fanniidae avança e novas evidências e táxons sejam incluídas na filogenia da família, futuramente podemos ter uma outra proposta filogenética diferente e compatível com os modelos de nicho climáticos.

5. Conclusão

Neste estudo podemos observar os padrões da distribuição potencial das espécies de Fanniidae nas Américas. As análises de evolução de nicho indicam que as espécies ocupam áreas com diferenças climáticas, até mesmo entre espécies estritamente relacionadas, filogeneticamente rejeitando, *a priori*, a hipótese de conservadorismo de nicho.

Em Fanniidae, o conhecimento sobre aspectos biológicos e ecológicos da maioria das espécies é escasso, não sendo possível, até o momento, a incorporação desses aspectos em análises de modelagem de nicho ecológico (ENM). Espera-se que, futuramente, pesquisadores explorem essas áreas do conhecimento sobre a família, e tais informações possam ser contribuintes adicionais de fatores não climáticos, como dispersão e interações bióticas, que influenciam e delimitam os nichos ecológicos e distribuições geográficas das espécies.

6. Referências

- Albuquerque, D. de O., Pamplona, D., & de Carvalho, C. J. B. (1981). Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D.; 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro, 56, 9–34.
- Almeida, J. R. DE., de Carvalho, C. J. B., Malkowski, S. R. (1985). Dípteros sinantrópicos de Curitiba e arredores (Paraná, Brasil). II. Fanniidae e Anthomyiidae. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, 14, 277–288.
- Bates, O. K., Ollier, S., Bertelsmeier, C. (2020). Smaller climatic niche shifts in invasive than non-invasive alien ant species. *Nature communications*, 11(5213), 1–8.
- Brown, J. H. & Lomolino, M.V. 2006. Biogeografia. 2nd ed. Funpec, Ribeirão Preto. 692p.
- Cadena, C.D., Kozak, K.H., Gomez, J.P., Parra, J.L., McCain, C. M., Bowie, R.C.K. et. al., (2012). Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 194–201.
- Campos, C. F. M. & Barros, A.T.M. (1995). Dípteros muscoides da área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55, 351–354.
- Chase J.M. & Leibold, M.A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago.221p.
- de Carvalho, C. J. B. & Pamplona, D. (1979). Sobre uma nova espécie de *Euryomma* Stein, 1899 (Diptera, Fanniidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 39 (3), 601–604.
- Cornwell. W. K. et al., (2019). What we (don't) know about global plant diversity. *Ecography*, 42(11), 1819–1831.

- Couri, M.S. (2005). An illustrated key to adult males of Neotropical *Fannia* Robineau-Desvoidy belonging to *pusio* sub-group (Diptera, Fanniidae). *Brazilian Journal of Biology*, 65 (4), 645–629.
- de Carvalho, C. J. B. et al., (2003). A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 219, 1–32.
- Domínguez, M.C. (2007). Taxonomic revision of southern South America *Fannia* R.-D. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47 (24), 289–347.
- Domínguez, M.C. & Roig-Juñent, S. A. (2008). Phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calyptratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. *Invertebrate Systematics*, 22, 563–587.
- Domínguez, M.C. & Roig-Juñent, S. A. (2017). Phylogeny and taxonomic revision of the genus *Euryomma* Stein (Diptera: Calyptratae: Fanniidae). *Arthropod Sistematics & Phylogeny*, 75 (3), 303–326.
- Durango, Y. & Ramírez-Mora, M. (2019). *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) of Colombia: new species, identification key and updated checklist *Zootaxa*, 4604 (2), 301–325.
- Elith, J. & Leathwick, J. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697.
- Evans, M.E. et al., (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the bird-cage evening primroses (Oenothera, sections Anogra and Kleinia). *American Naturalist*, 173 (2), 225–240.
- Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). Worclim 2: new 1Km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 12 (12), p.4302– 4315.

- Graham, C. H. et al., (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58, 1781–93.
- Grinnell, J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, 51, (501), 115–128.
- Grisales, D. & de Carvalho, C. J. B. (2019). Highland biodiversity of Fanniidae (Insecta, Diptera): fourteen new species from the Andes and Central America. *Zootaxa*, 4551(3), 330–360.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C. J. B. (2012a). Neotropical Fanniidae (Insecta: Diptera): new species of *Euryomma* Stein from Colombia. *Journal of Natural History*, 46, 803–829.
- Grisales, D., Wolff, M. & de Carvalho, C. J. B. (2012b). Neotropical Fanniidae (Insecta, Diptera): new species of *Fannia* from Colombia. *Zootaxa*, 3591, 1–46.
- Griess, V. D. et al., (2020). Assessing Niche Shifts and Conservatism by Comparing the Native and Post-Invasion Niches of Major Forest Invasive Species. *Insects*, 11, 479.
- Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive Habitat Distribution Models in Ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147–186, 2000.
- Gomes, P. R., Koller, W. W., Gomes, A., de Carvalho, C. J. B., Zorzatto, R. (2002). Dípteros fanídeos vetores de ovos de *Dermatobia hominis* em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2, 114–118.
- Hortal, J. et al., (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523–49.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.

Hua, X. & Wiens, J. J. (2013). How does climate influence speciation? *American Naturalist*, 182, 1–12.

Hill, M. P., Gallardo, B., Terblanche, J. S. (2017). A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26 (6), 679–689.

Hidalgo-galiana, A. et al., (2014). Thermal niche evolution and geographical range expansion in a species complex of western Mediterranean diving beetles. *Evolution Biology*, 14, 187.

Kellermann, V. et. al., (2012). Phylogenetic constraints in key functional traits behind species' climate niches: patterns of desiccation and cold resistance across 95 *drosophila* species. *Evolution*, 66 (11), 3377–3389.

Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2007). Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2995–3003.

Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13, 1378–1389.

Lobo, J., 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 J. B. C., Hawkins, B. H. (2011). Tropical niche conservatism as a historical narrative hypothesis for the neotropics: a case study using the fly family Muscidae, 38, 1936–1947.

Losos, J. B. et al., (2003). Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, 424, 542–545.

Manel, S., Williams, C. H., Ormerod, S. J. (2001). Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38 (5), 921–931.

- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 533–563.
- Oksanen, J. et al., (2019). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6, 2019. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso: 12 março 2022.
- Pelayo-Villamil. P. et al., (2015). Global diversity patterns of freshwater fishes – potential victims of their own success. *Diversity and Distributions*, 21(3), 345–356.
- Peterson, A. T. & Soberon, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10 (2), 1–6.
- Phillips, S. J. et al., (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, (3-4), 231–259.
- Roskosný, R. F., Gregor., Pont, A. C. (1997). The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno* 31, 1–80.
- Sillero, N., M. et al., (2014). Niche evolution and thermal adaptation in the temperate species *Drosophila americana*. *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (8), 1549–1561.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10 (12), 1115–1123.
- Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, 64, 295–315.
- Warren, D. L., Glor, R. E., Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62 (11), 2868–2883.
- Warren, D.L., Turelli, G. M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607–611.

- Wendt, L. D., de Carvalho, C. J. B. (2007). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do Sul do Brasil- I: Nova espécie e chave de identificação de *Euryomma* Stein. Revista de Entomologia, 51(2),197–204.
- Wendt, L. D., de Carvalho, C. J. B. (2009). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil - II: novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau-Desvoidy. Revista de Entomologia, 53(2),171–206.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 36, 519–539.
- Wisz, M. et al., (2008). Predicting species distributions working group. Effects of sample size on the performance of species distribution models. Diversity and Distributions, 14 (5), 763–773.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. (Parte I). Resultado da análise de correlação espacial de Pearson das variáveis bioclimáticas

	bio1	bio10	bio11	bio12	bio13	bio14	bio15
bio1	1						
bio10	0.9483517	1					
bio11	0.9806785	0.8704933	1				
bio12	0.6161553	0.4834585	0.6656200	1			
bio13	0.6686600	0.5385397	0.7161424	0.9353773	1		
bio14	0.2830033	0.2006906	0.3139765	0.73859686	0.50199570	1	
bio15	0.2292019	0.2490332	0.2142807	-0.16183233	0.10911528	-0.5537244	1
bio16	0.6691009	0.5377435	0.7168080	0.94839308	0.99588136	0.5203408	0.08613118
bio17	0.3098247	0.2214685	0.3434665	0.77452646	0.54075864	0.9933288	-0.54906625
bio2	0.5791716	0.6512940	0.4992551	0.02535146	0.09219526	-0.1029625	0.25723524
bio3	0.8715777	0.7091521	0.9285781	0.67903902	0.73318520	0.3107061	0.24879720
bio4	-0.8081943	-0.5813568	-0.9063770	-0.68588770	-0.72062137	-0.3494964	-0.13457219
bio5	0.9165310	0.9900369	0.8266065	0.41452723	0.47531932	0.1452494	0.26024937
bio6	0.9686523	0.8476850	0.9966043	0.68609412	0.73038661	0.3388592	0.19324816
bio7	-0.6747337	-0.4185381	-0.8006518	-0.69254960	-0.70612995	-0.3964583	-0.06381233

Tabela S1. (Parte II continuação). Resultado da análise de correlação espacial de Pearson das variáveis bioclimáticas.

bio 1	bio16	bio17	bio2	bio3	bio4	bio5	bio6	bio7
bio 10								
bio11								
bio12								
bio13								
bio14								
bio15								
bio16	1							
bio17	0.55927935	1						
bio 2	0.08947389	-0.09698436	1					
bio3	0.73524180	0.34111459	0.40249876	1				
bio4	-0.72264145	-0.38037670	-0.27010907	-0.9258670	1			
bio 5	0.47454392	0.16402869	0.73064198	0.6608232	-0.5176705	1		
bio 6	0.73119307	0.36889886	0.43651556	0.9313239	-0.9199350	0.7967107	1	

Tabela S2. (Parte 1). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.albitarsis</i>	<i>F.anthracina</i>	<i>F.bahiensis</i>	<i>F.bella</i>	<i>F.benjamini</i>
<i>F.admirabilis</i>	0					
<i>F.albitarsis</i>	0.0399513	0				
<i>F.anthracina</i>	0.064016	0.0464648	0			
<i>F.bahiensis</i>	0.0208012	0.0568681	0.084799	0		
<i>F.bella</i>	0.0334169	0.0556983	0.0933014	0.0213358	0	
<i>F.benjamini</i>	0.1869062	0.1857196	0.2321804	0.1755894	0.155103	0
<i>F.canicularis</i>	0.0408753	0.0286128	0.0235397	0.0616674	0.0698217	0.2122745
<i>F.chibcha</i>	0.0920332	0.0972613	0.142771	0.0806481	0.05997	0.0951403
<i>E.chilcottii</i>	0.1226055	0.1212237	0.1676644	0.112921	0.0918558	0.0649756
<i>E.chiratera</i>	0.0634153	0.059227	0.105443	0.0599909	0.039792	0.1275035
<i>E.cornutum</i>	0.0756311	0.071309	0.1176905	0.0705795	0.0496152	0.1148952
<i>F.dorsomaculata</i>	0.1065944	0.111312	0.1570755	0.0946707	0.0742709	0.0809198
<i>F.femoralis</i>	0.2318549	0.2253776	0.2712969	0.2224228	0.2014216	0.0505978
<i>F.flavincincta</i>	0.0243675	0.0397095	0.0784412	0.0243991	0.0160018	0.1630079
<i>F.flavicornis</i>	0.0499705	0.0105085	0.0430896	0.0673413	0.0655323	0.190262
<i>F.grandis</i>	0.1128951	0.113627	0.1599176	0.1025896	0.0816484	0.0740821
<i>F.hermani</i>	0.0232187	0.0613901	0.0863983	0.0063044	0.0269949	0.1801114
<i>F.heydenii</i>	0.0380689	0.057534	0.0966943	0.0263717	0.005109	0.1500278
<i>F.hirtifemur</i>	0.0450183	0.0450933	0.0900086	0.0436163	0.0258267	0.1448807
<i>F.itatiaensis</i>	0.0370021	0.0571999	0.0959799	0.0251348	0.0038844	0.1512293
<i>E.muisca</i>	0.0882671	0.0885259	0.1346848	0.079638	0.0583402	0.0992372

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

<i>F.obscurinervis</i>	0.0621084	0.0499298	0.0963803	0.0630862	0.0451625	0.1358031
<i>F.penicillaris</i>	0.0176223	0.0449226	0.0539115	0.0347052	0.050746	0.2045017
<i>E.peregrinum</i>	0.1612481	0.1597376	0.2062019	0.1505336	0.1298075	0.0260317
<i>F.personata</i>	0.0104678	0.0329994	0.0646448	0.0239274	0.0288787	0.1789726
<i>F.petrochiae</i>	0.01571	0.0391576	0.073558	0.0189792	0.0198652	0.1713042
<i>Piezura</i>	0.9859606	0.9596707	0.992758	0.985639	0.9650124	0.8379578
<i>F.punctipennis</i>	0.0013948	0.0385585	0.0630067	0.0218812	0.0337216	0.1867952
<i>F.pusio</i>	0.4253867	0.413897	0.4579878	0.4172871	0.3961035	0.2450425
<i>F.sabroskyi</i>	0.0347689	0.0532915	0.0925348	0.0251465	0.0047536	0.1526131
<i>F.scalaris</i>	0.1618817	0.1606636	0.2071284	0.1510191	0.1303416	0.0252084
<i>F.schnusei</i>	0.068034	0.0283646	0.0566172	0.0834183	0.0778634	0.1848657
<i>E.steinii</i>	0.0413417	0.0466734	0.0903065	0.0381302	0.0198447	0.1467393
<i>F.synderi</i>	0.0936307	0.1074104	0.1507368	0.0781469	0.0602171	0.1010311
<i>E.tahami</i>	0.0349547	0.0396892	0.0827061	0.0350267	0.0205028	0.154175
<i>F.terraba</i>	0.1226022	0.1213006	0.1677387	0.1128792	0.0918222	0.0649356
<i>F.teribi</i>	0.1219706	0.1206741	0.1671109	0.1122693	0.0912064	0.0655731
<i>F.trimaculata</i>	0.0290673	0.0607995	0.0927156	0.0101491	0.0138398	0.1659064
<i>F.trimaculatoides</i>	0.0571468	0.077735	0.1173865	0.0408796	0.0242573	0.1360562
<i>F.tsachilas</i>	0.0960297	0.0928208	0.139259	0.0886023	0.0672667	0.0931898
<i>F.nucumamensis</i>	0.0433955	0.0204103	0.0668739	0.0537519	0.0450368	0.1653093
<i>F.yenchedii</i>	0.0087269	0.0395869	0.0696854	0.0173605	0.0252044	0.1781803

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.canicularis</i>	<i>F.chibcha</i>	<i>E.chillcoti</i>	<i>E.chiratera</i>	<i>E.cornutum</i>	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>
<i>F.admirabilis</i>							
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anthracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.camicularis</i>	0						
<i>F.chibcha</i>	0.1209909	0					
<i>E.chillcoti</i>	0.1473914	0.0329617	0				
<i>E.chiratera</i>	0.084818	0.0389134	0.0625773	0			
<i>E.cornutum</i>	0.0973806	0.0295433	0.0500469	0.0127216	0		
<i>F.dorsomaculata</i>	0.1354713	0.0146451	0.0219837	0.0523829	0.041644	0	
<i>F.femoralis</i>	0.2531644	0.1419042	0.1095735	0.1698577	0.1571622	0.12847164	0
<i>F.flavicincta</i>	0.0551896	0.0685916	0.0984626	0.0392825	0.0513237	0.08323072	0.2075574
<i>F.flavicornis</i>	0.0303595	0.1042127	0.1263682	0.0655345	0.0770151	0.11791547	0.2283843
<i>F.grandis</i>	0.1391067	0.022277	0.0107592	0.0544778	0.0423817	0.01193947	0.119834
<i>F.hermani</i>	0.0637046	0.0854429	0.1179596	0.0661135	0.0765091	0.0992517	0.2273346
<i>F.heydenii</i>	0.073316	0.0548894	0.0867471	0.035673	0.0449798	0.06922207	0.1963126
<i>F.hirtifemur</i>	0.068292	0.0527875	0.0799253	0.0184586	0.030962	0.06719812	0.1880493
<i>F.itaiensis</i>	0.0725705	0.0560933	0.0879767	0.0367344	0.0461515	0.07041051	0.1975407
<i>F.muisca</i>	0.1137199	0.0130782	0.0344217	0.0293	0.0179694	0.02368823	0.1436394
<i>F.obscurinervis</i>	0.0771678	0.0512003	0.0715152	0.013206	0.0223875	0.06395371	0.1760218

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.canicularis</i>	<i>F.chibcha</i>	<i>E.chillcotti</i>	<i>E.chiratera</i>	<i>E.cornutum</i>	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.0334096	0.1096554	0.1401179	0.0801959	0.0926172	0.12421547	0.2492427
<i>E.peregrinum</i>	0.186243	0.0698914	0.03898	0.1014748	0.0888635	0.05606755	0.0725528
<i>F.personata</i>	0.0411096	0.0846487	0.1143171	0.0539266	0.0663669	0.09928776	0.2231761
<i>F.petrochiae</i>	0.0500398	0.0765852	0.1069185	0.0480424	0.0600854	0.09118967	0.2161449
<i>Piezura</i>	0.9863893	0.9144539	0.8827008	0.9256506	0.9154351	0.90460628	0.7882927
<i>F.punctipennis</i>	0.0397913	0.0920033	0.1224116	0.0629166	0.0751978	0.10658504	0.2315886
<i>F.pusio</i>	0.4424116	0.3371136	0.3044237	0.3622895	0.3498335	0.32391411	0.1955134
<i>F.sabroskyi</i>	0.0691934	0.0575166	0.0889085	0.0352773	0.0454549	0.07198762	0.1984682
<i>F.scalaris</i>	0.1870999	0.0703962	0.0397675	0.1023107	0.0897202	0.05647225	0.0723116
<i>F.schnusei</i>	0.0492341	0.1054265	0.1229963	0.0668431	0.0763479	0.11798228	0.219792
<i>E.steinii</i>	0.06796	0.0532575	0.0819564	0.0224627	0.0343305	0.06785626	0.190762
<i>F.synderi</i>	0.1278344	0.0222979	0.0477586	0.0538623	0.0480465	0.02585176	0.1504605
<i>E.tahami</i>	0.060278	0.0609382	0.0893098	0.0284996	0.0408992	0.07552629	0.1978241
<i>F.terraba</i>	0.1474476	0.0328792	0.0002475	0.0626317	0.0501109	0.02182407	0.1096034
<i>F.teribi</i>	0.146813	0.0323101	0.0006541	0.0619967	0.049479	0.02139639	0.1102215
<i>F.trimaculata</i>	0.0692953	0.0711882	0.1037249	0.0536318	0.0632847	0.08502387	0.2130805
<i>F.trimaculatoides</i>	0.0939641	0.0428234	0.0757807	0.041256	0.0452885	0.05564052	0.1841116
<i>F.tsachilas</i>	0.1190851	0.0199717	0.0284054	0.0343525	0.0217056	0.02499208	0.1359733
<i>F.tucumensis</i>	0.0480209	0.0777123	0.1008452	0.0391707	0.0510143	0.09150201	0.2052376
<i>F.yenhepii</i>	0.0461858	0.0833291	0.1138891	0.0550758	0.0671563	0.09790149	0.2231708

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>F.grandis</i>	<i>F.hermani</i>	<i>F.heydenii</i>	<i>F.hirtifemur</i>	<i>F.itatiaiensis</i>
<i>F.admirabilis</i>							
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anthracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.canicularis</i>							
<i>F.chibcha</i>							
<i>E.chillcotti</i>							
<i>E.chiratera</i>							
<i>E.cornutum</i>							
<i>F.dorsomaculata</i>							
<i>F.femoralis</i>							
<i>F.flavicincta</i>	0						
<i>F.flavicornis</i>	0.0498981	0					
<i>F.grandis</i>	0.0889289	0.1193628	0				
<i>F.hermani</i>	0.0306179	0.0717787	0.1075294	0			
<i>F.heydenii</i>	0.0184291	0.0674192	0.0765414	0.0319059	0		
<i>F.hirtifemur</i>	0.0211451	0.0531682	0.0711092	0.0499003	0.0233355	0	
<i>F.itatiaiensis</i>	0.0178731	0.0671521	0.0777642	0.0306795	0.0012374	0.0239968	0
<i>E.muisca</i>	0.0640632	0.0946777	0.0254032	0.0850177	0.0532706	0.0457252	0.054508
<i>F.obscurervis</i>	0.0397116	0.0548989	0.0645288	0.0693851	0.0420901	0.019596	0.042919

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>F.grandis</i>	<i>F.hermani</i>	<i>F.hirtifemur</i>	<i>F.itatiaiensis</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.0416929	0.0531237	0.130469	0.0343418	0.0555246	0.0617378
<i>E.peregrinum</i>	0.137238	0.1644051	0.048355	0.1552478	0.1247114	0.1189048
<i>F.personata</i>	0.0160571	0.0434427	0.104891	0.0284361	0.0327665	0.0354687
<i>F.petrochiae</i>	0.0087685	0.0496533	0.097259	0.0246818	0.0238108	0.029826
<i>piezura</i>	0.9636944	0.9560306	0.893288	0.9917297	0.9604143	0.9427251
<i>F.punctipennis</i>	0.0240375	0.0485759	0.112757	0.0244876	0.0382894	0.0444883
<i>F.pusio</i>	0.4010228	0.4150571	0.314904	0.4223824	0.3910057	0.3807342
<i>F.sabroskyi</i>	0.0141852	0.063213	0.078863	0.0310604	0.0042716	0.0210915
<i>F.scalaris</i>	0.1379076	0.1653915	0.048991	0.1556965	0.1252495	0.1196754
<i>F.schmusei</i>	0.0627764	0.0200025	0.117412	0.0884695	0.0783131	0.0594683
<i>E.steini</i>	0.0169972	0.0554581	0.072704	0.0443778	0.0174422	0.0059855
<i>F.synderi</i>	0.0728604	0.1156884	0.037728	0.0816662	0.0557207	0.0625223
<i>E.tahami</i>	0.0113555	0.0488896	0.080197	0.0413249	0.0199948	0.010645
<i>F.terraba</i>	0.0984668	0.1264623	0.010656	0.1179098	0.0867134	0.0799579
<i>F.teribi</i>	0.0978328	0.1258463	0.010117	0.1173065	0.0860977	0.07932
<i>F.trimaculata</i>	0.0234235	0.071286	0.09328	0.0142548	0.0183085	0.0390067
<i>F.trimaculatooides</i>	0.0391514	0.0873336	0.065066	0.0445577	0.020736	0.0377034
<i>F.tsachilas</i>	0.0716761	0.0980968	0.021741	0.0941417	0.06226	0.0521711
<i>F.tucumamensis</i>	0.0307841	0.0265182	0.093383	0.0595117	0.0452026	0.0272322
<i>F.yenhedi</i>	0.015833	0.0500314	0.104169	0.0218897	0.0296609	0.0367918

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância euclidiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>E.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>	<i>F.penicularis</i>	<i>E.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrochiae piezura</i>
<i>F.admirabilis</i>						
<i>F.albitarsis</i>						
<i>F.anthracina</i>						
<i>F.bahiensis</i>						
<i>F.bella</i>						
<i>F.benjamini</i>						
<i>F.canicularis</i>						
<i>F.chibcha</i>						
<i>E.chilcotti</i>						
<i>E.chiratera</i>						
<i>E.cornutum</i>						
<i>F.dorsomaculata</i>						
<i>F.femoralis</i>						
<i>F.flavincincta</i>						
<i>F.flavicornis</i>						
<i>F.grandis</i>						
<i>F.hermanni</i>						
<i>F.heydenii</i>						
<i>F.hirtifemur</i>						
<i>F.itatiaiensis</i>						
<i>E.muisca</i>	0					
<i>F.obscurinervis</i>	0.0403295	0				

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>E.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>	<i>F.penicillaris</i>	<i>E.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrochiae</i>	<i>piezura</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.10574	0.0776054	0				
<i>E.peregrinum</i>	0.07332	0.1098385	0.1788156	0			
<i>F.personata</i>	0.0799	0.0518665	0.0262693	0.1531601	0		
<i>F.petrochiae</i>	0.07256	0.0479517	0.0332123	0.1456038	0.0090142	0	
<i>Piezura</i>	0.91004	0.924147	1	0.854784	0.9755411	0.9720854	0
<i>F.punctipennis</i>	0.08804	0.0613484	0.017713	0.1611027	0.0095433	0.0154993	0.98508
<i>F.pusio</i>	0.33786	0.3665595	0.4424494	0.2680662	0.4161906	0.4097395	0.61591
<i>F.sabroskyi</i>	0.05504	0.0404094	0.0523419	0.127153	0.0288712	0.0200117	0.96072
<i>F.scalaris</i>	0.07405	0.1107802	0.1794591	0.0014162	0.1538469	0.1462498	0.85509
<i>F.schnusei</i>	0.09429	0.0542274	0.0728771	0.1595013	0.0601454	0.0647407	0.93785
<i>E.steini</i>	0.04754	0.0254426	0.0585182	0.1208603	0.0324256	0.0257553	0.94778
<i>F.synderi</i>	0.03469	0.0670424	0.1108383	0.0781236	0.0882916	0.0794463	0.92997
<i>E.tahami</i>	0.05494	0.0283905	0.051726	0.1282567	0.0254679	0.0198727	0.95234
<i>F.tereba</i>	0.03443	0.071604	0.1401183	0.038947	0.1143272	0.1069171	0.88284
<i>F.teribi</i>	0.0338	0.0709846	0.1394855	0.0395849	0.1136917	0.1062848	0.88331
<i>F.trimaculata</i>	0.07095	0.0585577	0.0443937	0.1410022	0.0291757	0.0216536	0.97872
<i>F.trimaculatoides</i>	0.04608	0.0521072	0.0739905	0.111658	0.0531299	0.0441157	0.95605
<i>F.tsachilas</i>	0.01006	0.0432002	0.1133184	0.0671582	0.0872061	0.0803361	0.90012
<i>F.tucumamensis</i>	0.06843	0.0295274	0.0549128	0.139328	0.0333663	0.0348342	0.9453
<i>F.yenchedii</i>	0.07956	0.0545532	0.026334	0.1525217	0.0065889	0.0070764	0.97868

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância euclidiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.punctipennis</i>	<i>F.pusio</i>	<i>F.sabroskyi</i>	<i>F.scalaris</i>	<i>F.schnusei</i>	<i>E.steinii</i>	<i>F.synderi</i>
<i>F.admirabilis</i>							
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anhracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.canicularis</i>							
<i>F.chibcha</i>							
<i>E.chilcottii</i>							
<i>E.chiratera</i>							
<i>E.cornutum</i>							
<i>F.dorsomaculata</i>							
<i>F.femoralis</i>							
<i>F.flavincincta</i>							
<i>F.flavicornis</i>							
<i>F.grandis</i>							
<i>F.hermani</i>							
<i>F.heydenii</i>							
<i>F.hirtifemur</i>							
<i>F.itatiaiensis</i>							
<i>E.muisca</i>							
<i>F.obscurinervis</i>							

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.punctipennis</i>	<i>F.pusio</i>	<i>F.sabroskyi</i>	<i>F.scalaris</i>	<i>F.schnusei</i>	<i>E.steini</i>	<i>F.synderi</i>
<i>F.penicularis</i>							
<i>E.peregrinum</i>							
<i>F.personata</i>							
<i>F.petrochiae</i>							
<i>Piezura</i>							
<i>F.punctipennis</i>	0						
<i>F.pusio</i>	0.4249987	0					
<i>F.sabroskyi</i>	0.0348889	0.3929	0				
<i>F.scalaris</i>	0.1617472	0.2678	0.1277272	0			
<i>F.schunsei</i>	0.0666512	0.4029	0.0743991	0.1606018	0		
<i>E.steini</i>	0.0409585	0.384	0.0151066	0.1215742	0.0634045	0	
<i>F.synderi</i>	0.0939329	0.3458	0.0594393	0.0782405	0.1201123	0.06085	0
<i>E.tahami</i>	0.0344256	0.3907	0.0163613	0.1289909	0.0584357	0.0077	0.068237
<i>F.terrabia</i>	0.1224111	0.3045	0.0888851	0.0397272	0.1231252	0.08197	0.047587
<i>F.terribi</i>	0.1217785	0.3051	0.0882629	0.0403647	0.1225432	0.08134	0.047189
<i>F.trimaculata</i>	0.0299045	0.4081	0.0184307	0.1414561	0.0857379	0.03312	0.068024
<i>F.trimaculatoides</i>	0.0575944	0.3795	0.0249662	0.1120139	0.0965664	0.03318	0.037268
<i>F.tsachilas</i>	0.095711	0.3295	0.0637059	0.0680187	0.0956777	0.05481	0.042258
<i>F.tucumensis</i>	0.0422063	0.3946	0.0413634	0.1402557	0.033164	0.03049	0.089519
<i>F.yenchedii</i>	0.008702	0.4168	0.0261979	0.1531549	0.066607	0.03283	0.085358

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância euclidiana entre as espécies de Fanniidae

Tabela S2. (Parte 1. Continuação). Matriz da distância eucladiana entre as espécies de Fanniidae

	<i>E.tahami</i>	<i>F.terraba</i>	<i>F.teribi</i>	<i>F.trimaculata</i>	<i>F.trimaculoides</i>	<i>F.tsachilas</i>	<i>F.tucumanensis</i>	<i>F.yenchedii</i>
<i>F.penicularis</i>								
<i>E.peregrinum</i>								
<i>F.personata</i>								
<i>F.petrochiae</i>								
<i>Piezura</i>								
<i>F.punctipennis</i>								
<i>F.pusio</i>								
<i>F.sabrostkyi</i>								
<i>F.scalaris</i>								
<i>F.schnusei</i>								
<i>E.steini</i>								
<i>F.synderi</i>								
<i>E.tahami</i>	0							
<i>F.terraba</i>	0.089332	0						
<i>F.teribi</i>	0.088694	0.000638	0					
<i>F.trimaculata</i>	0.032008	0.103674	0.10307	0				
<i>F.trimaculoides</i>	0.038615	0.075695	0.07513	0.0307632	0			
<i>F.tsachilas</i>	0.061862	0.02848	0.02785	0.0802106	0.0560879	0		
<i>F.tucumanensis</i>	0.025277	0.100925	0.1003	0.0542	0.0635262	0.0724492	0	
<i>F.yenchedii</i>	0.026776	0.113885	0.11325	0.0232485	0.0492781	0.0873963	0.0388252	0

Tabela S3. Parte 1. Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.albitarsis</i>	<i>F.anthracina</i>	<i>F.bahiensis</i>	<i>F.bella</i>
<i>F.admirabilis</i>	0				
<i>F.albitarsis</i>	0.722222222	0			
<i>F.anthracina</i>	0.777777778	0.166666667	0		
<i>F.bahiensis</i>	0.388888889	0.555555556	0.611111111	0	
<i>F.bella</i>	0.444444444	0.5	0.555555556	0.277777778	0
<i>F.benjamini</i>	0.444444444	0.611111111	0.666666667	0.166666667	0.333333333
<i>F.canicularis</i>	0.666666667	0.611111111	0.666666667	0.5	0.444444444
<i>F.chibcha</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.722222222
<i>E.chillcotti</i>	1	0.944444444	1	0.833333333	0.777777778
<i>E.chitarera</i>	1	0.944444444	1	0.833333333	0.777777778
<i>E.coronatum</i>	0.833333333	0.777777778	0.833333333	0.666666667	0.611111111
<i>F.dorsomaculata</i>	0.722222222	0.333333333	0.388888889	0.555555556	0.5
<i>F.femoralis</i>	0.833333333	0.777777778	0.833333333	0.666666667	0.611111111
<i>F.flavincincta</i>	0.444444444	0.5	0.555555556	0.277777778	0.111111111
<i>F.flavicornis</i>	0.611111111	0.555555556	0.611111111	0.444444444	0.388888889
<i>Piezura</i>	0.722222222	0.666666667	0.722222222	0.555555556	0.5
<i>F.grandis</i>	0.444444444	0.611111111	0.666666667	0.166666667	0.333333333
<i>F.hermanni</i>	0.5	0.333333333	0.388888889	0.333333333	0.277777778
<i>F.heydenii</i>	0.277777778	0.555555556	0.611111111	0.222222222	0.277777778
<i>F.hirtifemur</i>	0.666666667	0.277777778	0.333333333	0.5	0.444444444
<i>F.itatiaiensis</i>	0.611111111	0.333333333	0.388888889	0.444444444	0.388888889
<i>E.muisca</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.722222222
<i>F.obscurinervis</i>	0.611111111	0.333333333	0.388888889	0.444444444	0.388888889

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.albitarsis</i>	<i>F.anthracina</i>	<i>F.bahiensis</i>	<i>F.bella</i>
<i>F.penicularis</i>	0.722222222	0.333333333	0.388888889	0.555555556	0.5
<i>E.peregrinum</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.7222
<i>F.personata</i>	0.111111111	0.722222222	0.777777778	0.388888889	0.4444
<i>F.petrocciae</i>	0.611111111	0.555555556	0.611111111	0.444444444	0.3889
<i>F.punctipennis</i>	0.277777778	0.666666667	0.722222222	0.333333333	0.3889
<i>F.pusio</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.7222
<i>F.sabroskyi</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.7222
<i>F.scalaris</i>	0.5	0.444444444	0.5	0.333333333	0.2778
<i>F.schnusei</i>	0.777777778	0.166666667	0.111111111	0.611111111	0.5556
<i>F.snyderi</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.7222
<i>E.steinii</i>	0.777777778	0.722222222	0.777777778	0.611111111	0.5556
<i>E.tahami</i>	0.944444444	0.888888889	0.944444444	0.777777778	0.7222
<i>F.terrabia</i>	0.777777778	0.277777778	0.333333333	0.611111111	0.5556
<i>F.teribi</i>	0.777777778	0.277777778	0.333333333	0.611111111	0.5556
<i>F.trimaculata</i>	0.777777778	0.722222222	0.777777778	0.611111111	0.5556
<i>F.trimaculoides</i>	0.722222222	0.666666667	0.722222222	0.555555556	0.5
<i>F.tsachilas</i>	0.722222222	0.222222222	0.277777778	0.555555556	0.5
<i>F.tucumanensis</i>	0.166666667	0.666666667	0.722222222	0.333333333	0.3889
<i>F.yenchedii</i>	0.277777778	0.666666667	0.722222222	0.333333333	0.3889

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>piezura</i>	<i>F.grandis</i>
<i>F.admirabilis</i>						
<i>F.albitarsis</i>						
<i>F.anthracina</i>						
<i>F.bahiensis</i>						
<i>F.bella</i>						
<i>F.benjamini</i>						
<i>F.canicularis</i>						
<i>F.chibcha</i>						
<i>E.chilcotti</i>						
<i>E.chiratera</i>						
<i>E.cornutum</i>						
<i>F.dorsomaculata</i>	0					
<i>F.femoralis</i>	0.777777778	0				
<i>F.flavicincta</i>	0.5	0.611111111	0			
<i>F.flavicornis</i>	0.555555556	0.444444444	0.388888889	0		
<i>piezura</i>	0.666666667	0.444444444	0.5	0.333333333	0	
<i>F.grandis</i>	0.611111111	0.722222222	0.333333333	0.5	0.611111111	0
<i>F.hermani</i>	0.333333333	0.555555556	0.277777778	0.333333333	0.444444444	0.388888889
<i>F.heydenii</i>	0.555555556	0.666666667	0.277777778	0.444444444	0.555555556	0.277777778
<i>F.hirtifemur</i>	0.166666667	0.722222222	0.444444444	0.5	0.611111111	0.555555556
<i>F.itatiaiensis</i>	0.333333333	0.666666667	0.388888889	0.444444444	0.555555556	0.5
<i>E.muisca</i>	0.888888889	0.666666667	0.722222222	0.555555556	0.333333333	0.833333333
<i>F.obscurinervis</i>	0.333333333	0.666666667	0.388888889	0.444444444	0.555555556	0.5

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>piezura</i>	<i>F.grandis</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.111111111	0.77777778	0.5	0.555555556	0.66667	0.6111111
<i>E.peregrinum</i>	0.888888889	0.666666667	0.722222222	0.555555556	0.33333	0.8333333
<i>F.personata</i>	0.722222222	0.833333333	0.444444444	0.611111111	0.72222	0.4444444
<i>F.petrochiae</i>	0.555555556	0.444444444	0.388888889	0.111111111	0.33333	0.5
<i>F.punctipennis</i>	0.666666667	0.77777778	0.388888889	0.555555556	0.66667	0.3888889
<i>F.pusio</i>	0.888888889	0.222222222	0.722222222	0.555555556	0.5556	0.8333333
<i>F.sabroskyi</i>	0.888888889	0.222222222	0.722222222	0.555555556	0.5556	0.8333333
<i>F.scalaris</i>	0.444444444	0.444444444	0.277777778	0.222222222	0.33333	0.3888889
<i>F.schnusei</i>	0.388888889	0.833333333	0.555555556	0.611111111	0.72222	0.6666667
<i>F.Synderi</i>	0.888888889	0.222222222	0.722222222	0.555555556	0.5556	0.8333333
<i>F.steini</i>	0.722222222	0.5	0.555555556	0.388888889	0.16667	0.6666667
<i>E.tahami</i>	0.888888889	0.666666667	0.722222222	0.555555556	0.33333	0.8333333
<i>F.terrafa</i>	0.388888889	0.833333333	0.555555556	0.611111111	0.72222	0.6666667
<i>F.teribi</i>	0.388888889	0.833333333	0.555555556	0.611111111	0.72222	0.6666667
<i>F.trimaculata</i>	0.722222222	0.166666667	0.555555556	0.388888889	0.3889	0.6666667
<i>F.trimaculoides</i>	0.666666667	0.222222222	0.5	0.333333333	0.3333	0.6111111
<i>F.tsachilas</i>	0.333333333	0.777777778	0.5	0.555555556	0.6667	0.611111
<i>F.tucumanensis</i>	0.666666667	0.777777778	0.388888889	0.555555556	0.6667	0.3888889
<i>F.yenhedii</i>	0.666666667	0.777777778	0.388888889	0.555555556	0.6667	0.3888889

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.hermani</i>	<i>F.heydenii</i>	<i>F.hirtifemur</i>	<i>F.itatiaiensis</i>	<i>F.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anthracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.canicularis</i>							
<i>F.chibcha</i>							
<i>E.chilcotti</i>							
<i>E.chitarera</i>							
<i>E.cornutum</i>							
<i>F.dorsomaculata</i>							
<i>F.femoralis</i>							
<i>F.flavicincta</i>							
<i>F.flavicornis</i>							
<i>piezura</i>							
<i>F.grandis</i>							
<i>F.hermani</i>	0						
<i>F.heydenii</i>	0.333333333	0					
<i>F.hirtifemur</i>	0.277777778	0.5	0				
<i>F.itatiaiensis</i>	0.222222222	0.444444444	0.277777778	0			
<i>E.muisca</i>	0.666666667	0.777777778	0.833333333	0.777777778	0		
<i>F.obscurinervis</i>	0.222222222	0.444444444	0.277777778	0.111111111	0.777777778	0	

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.hermanni</i>	<i>F.heydenii</i>	<i>F.hirtifemur</i>	<i>F.itatiaiensis</i>	<i>F.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>
<i>F.penicularis</i>	0.33333333	0.55555556	0.16666667	0.3333333333	0.88888889	0.3333333333
<i>E.peregrinum</i>	0.66666667	0.77777778	0.83333333	0.777777778	0.2222222	0.777777778
<i>F.personata</i>	0.5	0.27777778	0.66666667	0.61111111	0.9444444	0.61111111
<i>F.petrochiae</i>	0.33333333	0.44444444	0.5	0.444444444	0.555556	0.44444444
<i>F.punctipennis</i>	0.44444444	0.22222222	0.61111111	0.555555556	0.8888889	0.555555556
<i>F.pusio</i>	0.66666667	0.77777778	0.83333333	0.777777778	0.7777778	0.777777778
<i>F.sabroskyi</i>	0.66666667	0.77777778	0.83333333	0.777777778	0.7777778	0.777777778
<i>F.scalaris</i>	0.22222222	0.33333333	0.388888889	0.3333333333	0.555556	0.3333333333
<i>F.schnusei</i>	0.38888889	0.61111111	0.33333333	0.3888888889	0.944444	0.3888888889
<i>F.synderi</i>	0.66666667	0.77777778	0.83333333	0.777777778	0.7777778	0.777777778
<i>E.steini</i>	0.5	0.61111111	0.66666667	0.61111111	0.277778	0.61111111
<i>E.tahami</i>	0.66666667	0.77777778	0.83333333	0.777777778	0.1111111	0.777777778
<i>F.terrabia</i>	0.38888889	0.61111111	0.33333333	0.3888888889	0.944444	0.3888888889
<i>F.teribi</i>	0.38888889	0.61111111	0.33333333	0.3888888889	0.944444	0.3888888889
<i>F.trimaculata</i>	0.5	0.61111111	0.66666667	0.61111111	0.6111111	0.61111111
<i>F.trimaculoides</i>	0.44444444	0.55555556	0.61111111	0.555555556	0.5555556	0.555555556
<i>F.tsachilas</i>	0.33333333	0.55555556	0.27777778	0.333333333	0.888889	0.3333333333
<i>F.tucumanensis</i>	0.44444444	0.22222222	0.61111111	0.555555556	0.8888889	0.555555556
<i>F.yenchedii</i>	0.44444444	0.22222222	0.61111111	0.555555556	0.8888889	0.555555556

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.penicillaris</i>	<i>E.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrochiae</i>	<i>F.punctipennis</i>	<i>F.pusio</i>
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anthracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.canicularis</i>							
<i>F.chibcha</i>							
<i>E.chillcotti</i>							
<i>E.chiratera</i>							
<i>E.cornutum</i>							
<i>F.dorsomaculata</i>							
<i>F.femoralis</i>							
<i>F.flavincincta</i>							
<i>F.flavicornis</i>							
<i>piezura</i>							
<i>F.grandis</i>							
<i>F.hermani</i>							
<i>F.heydenii</i>							
<i>F.hirtifemur</i>							
<i>F.itaiaiensis</i>							
<i>E.muisca</i>							
<i>F.obscurnervis</i>							

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.penicillaris</i>	<i>E.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrochiae</i>	<i>F.punctipennis</i>	<i>F.pusio</i>
<i>F.penicillaris</i>	0					
<i>E.peregrinum</i>	0.8888888889	0				
<i>F.personata</i>	0.722222222	0.944444444	0			
<i>F.petrochiae</i>	0.555555556	0.555555556	0.611111111	0		
<i>F.punctipennis</i>	0.666666667	0.8888888889	0.277777778	0.555555556	0	
<i>F.pusio</i>	0.8888888889	0.777777778	0.944444444	0.555555556	0.8888888889	0
<i>F.sabroskyi</i>	0.8888888889	0.777777778	0.944444444	0.555555556	0.8888888889	0.222222
<i>F.scalaris</i>	0.444444444	0.555555556	0.5	0.222222222	0.444444444	0.55556
<i>F.schnusei</i>	0.3888888889	0.944444444	0.777777778	0.611111111	0.722222222	0.94444
<i>F.synderi</i>	0.8888888889	0.777777778	0.944444444	0.555555556	0.8888888889	0.22222
<i>E.steinii</i>	0.722222222	0.277777778	0.777777778	0.3888888889	0.722222222	0.61111
<i>F.tahami</i>	0.8888888889	0.222222222	0.944444444	0.555555556	0.8888888889	0.77778
<i>F.terrabia</i>	0.3888888889	0.944444444	0.777777778	0.611111111	0.722222222	0.94444
<i>F.terribi</i>	0.3888888889	0.944444444	0.777777778	0.611111111	0.722222222	0.94444
<i>F.trimaculata</i>	0.722222222	0.611111111	0.777777778	0.3888888889	0.722222222	0.27778
<i>F.trimaculoides</i>	0.666666667	0.555555556	0.722222222	0.3333333333	0.666666667	0.33333
<i>F.tsachilas</i>	0.333333333	0.888888889	0.722222222	0.555555556	0.666666667	0.88889
<i>F.tucumamensis</i>	0.666666667	0.8888888889	0.166666667	0.555555556	0.222222222	0.88889
<i>F.yenchedii</i>	0.666666667	0.888888889	0.277777778	0.555555556	0.111111111	0.88889

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F. sabroskyi</i>	<i>F.scalaris</i>	<i>F.schnusei</i>	<i>F.snyderi</i>	<i>E.steini</i>	<i>E.tahami</i>
<i>F.admirabilis</i>						
<i>F.albitarsis</i>						
<i>F.anthracina</i>						
<i>F.bahiensis</i>						
<i>F.bella</i>						
<i>F.benjamini</i>						
<i>F.canicularis</i>						
<i>F.chibcha</i>						
<i>E.chilcotti</i>						
<i>E.chiratera</i>						
<i>E.cornutum</i>						
<i>F.dorsomaculata</i>						
<i>F.femoralis</i>						
<i>F.flavincincta</i>						
<i>F.flavicornis</i>						
<i>piezura</i>						
<i>F.grandis</i>						
<i>F.hermani</i>						
<i>F.heydenii</i>						
<i>F.hirtifemur</i>						
<i>F.itaiaiensis</i>						
<i>E.muisca</i>						
<i>F.obscurinervis</i>						

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F. sabroskyi</i>	<i>F.scalaris</i>	<i>F.schmusei</i>	<i>F.snyderi</i>	<i>E.steini</i>	<i>E.tahami</i>
<i>F.penicularis</i>						
<i>E.peregrinum</i>						
<i>F.personata</i>						
<i>F.petrochiae</i>						
<i>F.puncipennis</i>						
<i>F.pusio</i>						
<i>F.sabroskyi</i>	0					
<i>F.scalaris</i>	0.555555556	0				
<i>F.schmusei</i>	0.944444444	0.5	0			
<i>F.snyderi</i>	0.111111111	0.555555556	0.944444444	0		
<i>E.steini</i>	0.611111111	0.388888889	0.777777778	0.611111111	0	
<i>E.tahami</i>	0.777777778	0.555555556	0.944444444	0.777777778	0.277777778	0
<i>F.terrabia</i>	0.944444444	0.5	0.333333333	0.944444444	0.777777778	0.944444444
<i>F.teribi</i>	0.944444444	0.5	0.333333333	0.944444444	0.777777778	0.944444444
<i>F.trimaculata</i>	0.277777778	0.388888889	0.777777778	0.277777778	0.444444444	0.611111111
<i>F.trimaculatooides</i>	0.333333333	0.333333333	0.722222222	0.333333333	0.388888889	0.555555556
<i>F.tsachilas</i>	0.888888889	0.444444444	0.277777778	0.888888889	0.722222222	0.888888889
<i>F.tucumanensis</i>	0.888888889	0.444444444	0.722222222	0.888888889	0.722222222	0.888888889
<i>F.yenchedii</i>	0.888888889	0.444444444	0.722222222	0.888888889	0.722222222	0.888888889

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.terrabra</i>	<i>F.teribi</i>	<i>F.trimaculata</i>	<i>F.trimaculatooides</i>	<i>F.tsachilas</i>	<i>F.nucumanensis</i>	<i>F.yenchedii</i>
<i>F.admirabilis</i>							
<i>F.albitarsis</i>							
<i>F.anthracina</i>							
<i>F.bahiensis</i>							
<i>F.bella</i>							
<i>F.benjamini</i>							
<i>F.canicularis</i>							
<i>F.chibcha</i>							
<i>E.chilcotti</i>							
<i>E.chitarera</i>							
<i>E.cornutum</i>							
<i>F.dorsomaculata</i>							
<i>F.femoralis</i>							
<i>F.flavicincta</i>							
<i>F.flavicornis</i>							
<i>piezura</i>							
<i>F.grandis</i>							
<i>F.hermani</i>							

Tabela S3. (Parte 1. Continuação). Distância Filogenética para -a -par entre as espécies de Fanniidae

	<i>F.terrabra</i>	<i>F.teribi</i>	<i>F.trimaculata</i>	<i>F.trimaculatooides</i>	<i>F.tsachilas</i>	<i>F.tucumanensis</i>	<i>F.yenchedii</i>
<i>F.heydenii</i>							
<i>F.hirtifemur</i>							
<i>F.itatiaiensis</i>							
<i>E.muisca</i>							
<i>F.obscurinervis</i>							
<i>F.penicillaris</i>							
<i>E.peregrinum</i>							
<i>F.personata</i>							
<i>F.petrocchiae</i>							
<i>F.punctipennis</i>							
<i>F.pusio</i>							
<i>F.sabroskyi</i>							
<i>F.scalaris</i>							
<i>F.schunsei</i>							
<i>F.snyderi</i>							
<i>E.steini</i>							
<i>E.tahami</i>							
<i>F.terrabra</i>	0						
<i>F.teribi</i>	0.111111	0					
<i>F.trimaculata</i>	0.777778	0.777778	0				
<i>F.trimaculatooides</i>	0.722222	0.722222	0.1666666667	0			
<i>F.tsachilas</i>	0.166667	0.166667	0.7222222222	0.6666666667	0		
<i>F.tucumanensis</i>	0.722222	0.722222	0.7222222222	0.6666666667	0.6666666667	0	
<i>F.yenchedii</i>	0.722222	0.722222	0.7222222222	0.6666666667	0.6666666667	0.2222222222	0

Tabela S4. Parte 1. Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.albitarsis</i>	<i>F.anthracina</i>	<i>F.bahiensis</i>	<i>F.bella</i>	<i>F.benjamini</i>	<i>F.canicularis</i>	<i>F.chibcha</i>	<i>E.chillcotti</i>
<i>F.admirabilis</i>	0								
<i>F.albitarsis</i>	0.5797	0							
<i>F.anthracina</i>	0.1852	0.6256	0						
<i>F.bahiensis</i>	0.3018	0.6992	0.387	0					
<i>F.bella</i>	0.1717	0.6488	0.2939	0.2284	0				
<i>F.benjamini</i>	0.5289	0.5032	0.5995	0.6428	0.5213	0			
<i>F.canicularis</i>	0.4742	0.281	0.5337	0.6239	0.5268	0.4125	0		
<i>F.chibcha</i>	0.4651	0.801	0.5284	0.2828	0.4156	0.8028	0.7369	0	
<i>E.chillcotti</i>	0.4368	0.7742	0.5061	0.3678	0.3941	0.8114	0.7172	0.2641	0
<i>E.chitarera</i>	0.1768	0.6306	0.1426	0.4081	0.2675	0.5404	0.5068	0.5643	0.5303
<i>E.cornutum</i>	0.1947	0.5487	0.2844	0.3433	0.2631	0.5566	0.5226	0.4342	0.408
<i>F.dorsomaculata</i>	0.4738	0.8419	0.5348	0.2791	0.3606	0.7449	0.784	0.3003	0.3219
<i>F.femoralis</i>	0.494	0.4979	0.5755	0.6226	0.5186	0.3943	0.2806	0.7654	0.7398
<i>F.flavincincta</i>	0.6483	0.7326	0.6932	0.6205	0.6364	0.8333	0.6664	0.6828	0.6902
<i>F.flavicornis</i>	0.4101	0.7786	0.477	0.2452	0.2882	0.703	0.7074	0.3051	0.2852
<i>piezura</i>	0.7351	0.7521	0.7628	0.8221	0.7647	0.7006	0.6658	0.9365	0.9128
<i>F.grandis</i>	0.5658	0.8749	0.6236	0.454	0.5111	0.8892	0.8183	0.3117	0.1758
<i>F.hermani</i>	0.151	0.5751	0.2163	0.2714	0.201	0.5254	0.5034	0.4411	0.4524
<i>F.heydenii</i>	0.6177	0.759	0.6618	0.578	0.6054	0.8482	0.6729	0.6369	0.6525
<i>F.hirtifemur</i>	0.0737	0.5827	0.2022	0.2942	0.1445	0.5176	0.4853	0.4539	0.4244
<i>F.itatiensis</i>	0.1878	0.617	0.3029	0.1779	0.1477	0.6144	0.5438	0.3561	0.338
<i>E.muisca</i>	0.2699	0.6089	0.3644	0.2479	0.2657	0.6365	0.5856	0.2914	0.3221
<i>F.obscurinervis</i>	0.3769	0.6234	0.4756	0.359	0.35	0.7342	0.5324	0.407	0.3898

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.admirabilis</i>	<i>F.albitarsis</i>	<i>F.anthracina</i>	<i>F.bahiensis</i>	<i>F.bella</i>	<i>F.benjamini</i>	<i>F.canicularis</i>	<i>F.chibcha</i>	<i>E.chillotti</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.7508	0.7499	0.7798	0.7392	0.7577	0.8818	0.7023	0.7913	0.7968
<i>E.peregrinum</i>	0.5248	0.3753	0.578	0.6542	0.5711	0.4758	0.2568	0.7877	0.7658
<i>F.personata</i>	0.1848	0.6336	0.2437	0.3485	0.148	0.4699	0.5031	0.5166	0.4855
<i>F.petrochiae</i>	0.1732	0.6396	0.2794	0.261	0.0428	0.4939	0.5122	0.446	0.4215
<i>F.punctipennis</i>	0.5897	0.5898	0.6279	0.5832	0.602	0.7571	0.5291	0.6633	0.6776
<i>F.pusio</i>	0.4456	0.6554	0.5135	0.4404	0.4068	0.6074	0.4934	0.5986	0.6062
<i>F.sabroskyi</i>	0.1413	0.6285	0.2247	0.2201	0.1264	0.6015	0.5435	0.3751	0.351
<i>F.scalaris</i>	0.3844	0.6826	0.3185	0.5993	0.469	0.5727	0.5516	0.7313	0.6862
<i>F.schmusei</i>	0.1932	0.6102	0.1351	0.4255	0.2825	0.5418	0.5226	0.5519	0.5118
<i>F.snyderi</i>	0.5596	0.6649	0.6105	0.608	0.568	0.7442	0.5476	0.712	0.6818
<i>E.steinii</i>	0.2347	0.6532	0.3177	0.3419	0.3015	0.6359	0.5224	0.4869	0.4706
<i>E.tahami</i>	0.6468	0.6839	0.6819	0.6286	0.6564	0.8389	0.5987	0.7022	0.7088
<i>F.terrabia</i>	0.8714	0.9079	0.881	0.8791	0.8779	0.9679	0.9057	0.8126	0.753
<i>F.teribi</i>	0.9365	0.9393	0.9408	0.9411	0.9434	0.9809	0.9469	0.9014	0.8795
<i>F.trimaculata</i>	0.5392	0.7379	0.5974	0.4381	0.5088	0.8509	0.65	0.4816	0.5118
<i>F.trimaculatoides</i>	0.6651	0.9632	0.7089	0.4924	0.603	0.9191	0.918	0.3515	0.4273
<i>F.tsachilas</i>	0.438	0.6794	0.5167	0.3538	0.4136	0.7394	0.6813	0.2365	0.3436
<i>F.tucumanensis</i>	0.3575	0.6535	0.3898	0.4833	0.3003	0.4129	0.5463	0.6258	0.5924
<i>F.yenchedii</i>	0.2088	0.5468	0.3166	0.2846	0.2014	0.5667	0.4725	0.4687	0.4364

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>E.chitarera</i>	<i>E.cornutum</i>	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>piezura</i>	<i>grandis</i>	<i>hermani</i>	<i>heydenii</i>
<i>F.admirabilis</i>										
<i>F.albitarsis</i>										
<i>F.anthracina</i>										
<i>F.bahiensis</i>										
<i>F.bella</i>										
<i>F.benjamini</i>										
<i>F.canicularis</i>										
<i>F.chibcha</i>										
<i>E.chillcotti</i>										
<i>E.chiratera</i>	0									
<i>E.cornutum</i>	0.322705	0								
<i>F.dorsomaculata</i>	0.555255	0.449057	0							
<i>F.femoralis</i>	0.521087	0.579079	0.781437	0						
<i>F.flavicincta</i>	0.701997	0.639578	0.691974	0.695498	0					
<i>F.flavicornis</i>	0.493874	0.389986	0.144195	0.705377	0.621226	0				
<i>Piezura</i>	0.706009	0.840986	0.947785	0.568042	0.88935	0.897426	0			
<i>F.grandis</i>	0.643331	0.551941	0.382241	0.817376	0.776299	0.380687	0.95412	0		
<i>F.hermani</i>	0.246419	0.185284	0.411953	0.560629	0.645146	0.362703	0.79527	0.58627	0	
<i>F.heydenii</i>	0.673023	0.618252	0.664712	0.675863	0.201363	0.597862	0.89394	0.72077	0.62162	0
<i>F.hirtifemur</i>	0.20167	0.161383	0.43426	0.518811	0.644531	0.36655	0.76942	0.55878	0.11832	0.6191
<i>F.itatiaiensis</i>	0.327928	0.224394	0.343976	0.560697	0.5794	0.264836	0.79952	0.47519	0.20209	0.55183
<i>E.muisca</i>	0.408205	0.165142	0.352088	0.647979	0.621369	0.313291	0.87413	0.4649	0.21695	0.5937
<i>F.obscurinervis</i>	0.492148	0.362471	0.466359	0.571614	0.406831	0.38723	0.84055	0.50589	0.40713	0.37763

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>E.chitarera</i>	<i>E.cormutatum</i>	<i>F.dorsomaculata</i>	<i>F.femoralis</i>	<i>F.flavicincta</i>	<i>F.flavicornis</i>	<i>piezura</i>	<i>grandis</i>	<i>hermani</i>	<i>heydenii</i>
<i>F.penicillaris</i>	0.790419	0.754294	0.825737	0.729999	0.316939	0.76497	0.88973	0.85774	0.75684	0.27611
<i>E.peregrinum</i>	0.541603	0.606119	0.820675	0.2798	0.721498	0.753608	0.49758	0.84926	0.56425	0.71875
<i>F.personata</i>	0.170673	0.286582	0.456357	0.507553	0.676947	0.387169	0.74001	0.60503	0.20973	0.65314
<i>F.petrochiae</i>	0.245465	0.261951	0.376498	0.50838	0.643715	0.304179	0.75809	0.5405	0.19076	0.61644
<i>F.punctipennis</i>	0.643448	0.592268	0.699622	0.587616	0.370806	0.6292	0.81888	0.76826	0.58669	0.34498
<i>F.pusio</i>	0.485846	0.510945	0.585898	0.38441	0.49873	0.497142	0.68378	0.68771	0.46809	0.46659
<i>F.sabroskyi</i>	0.258836	0.204526	0.360049	0.578234	0.631458	0.290436	0.80007	0.48538	0.13609	0.60068
<i>F.scalaris</i>	0.227022	0.514094	0.730515	0.536644	0.783182	0.673829	0.65271	0.7738	0.45677	0.76546
<i>F.schunsei</i>	0.154305	0.243486	0.532147	0.566506	0.700717	0.469443	0.79083	0.63778	0.21135	0.67959
<i>F.synderi</i>	0.587669	0.614168	0.726781	0.456589	0.487225	0.643673	0.56723	0.76774	0.60639	0.49541
<i>E.steini</i>	0.301942	0.387815	0.552968	0.467317	0.668676	0.499422	0.61473	0.56181	0.33678	0.61618
<i>E.tahami</i>	0.692279	0.674585	0.754783	0.619062	0.374219	0.683355	0.82669	0.77743	0.66656	0.24929
<i>F.terraba</i>	0.889825	0.845822	0.843791	0.931788	0.934174	0.849511	0.985	0.75894	0.8686	0.93062
<i>F.teribi</i>	0.947055	0.917341	0.921398	0.96709	0.968754	0.931493	0.99182	0.8897	0.92945	0.97152
<i>F.trimaculata</i>	0.620041	0.548378	0.539946	0.65922	0.339255	0.475344	0.87558	0.5739	0.55207	0.23142
<i>F.trimaculoides</i>	0.727494	0.668246	0.42272	0.899706	0.872015	0.475444	0.98909	0.35128	0.66595	0.81243
<i>F.tsachilas</i>	0.554407	0.341525	0.374837	0.74776	0.658803	0.378179	0.9363	0.4384	0.39627	0.63281
<i>F.tucumamensis</i>	0.307174	0.382125	0.517657	0.560923	0.728416	0.460128	0.79704	0.69803	0.3334	0.74673
<i>F.yenchedii</i>	0.326241	0.232768	0.423343	0.492776	0.535951	0.335477	0.75798	0.57491	0.22419	0.52173

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.hirtifemur</i>	<i>F.itatiaiensis</i>	<i>F.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>	<i>F.penicillaris</i>	<i>F.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrochiae</i>	<i>F.punctipennis</i>	<i>pussio</i>
<i>F.admirabilis</i>										
<i>F.albitarsis</i>										
<i>F.anthracina</i>										
<i>F.bahiensis</i>										
<i>F.bella</i>										
<i>F.benjamini</i>										
<i>F.canicularis</i>										
<i>F.chibcha</i>										
<i>E.chilcotti</i>										
<i>E.chiratera</i>										
<i>E.cornutum</i>										
<i>F.dorsomaculata</i>										
<i>F.femoralis</i>										
<i>F.flavincincta</i>										
<i>F.flavicornis</i>										
<i>Piezura</i>										
<i>F.Grandis</i>										
<i>F.hermani</i>										
<i>F.heydenii</i>										
<i>F.hirtifemur</i>	0									
<i>F.itatiaiensis</i>	0.176362	0								
<i>E.muisca</i>	0.235178	0.180953	0							
<i>F.obscurinervis</i>	0.372726	0.274813	0.315088	0						

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.hirifemur</i>	<i>F.itaiatensis</i>	<i>E.muisca</i>	<i>F.obscurinervis</i>	<i>F.penicillaris</i>	<i>F.peregrinum</i>	<i>F.personata</i>	<i>F.petrocchiae</i>	<i>F.punctipennis</i>	<i>F.pusio</i>
<i>F.obscurinervis</i>	0.372726	0.274813	0.315088	0						
<i>F.penicillaris</i>	0.756743	0.707134	0.742243	0.543425	0					
<i>E.peregrinum</i>	0.548606	0.596699	0.655093	0.598014	0.732418	0				
<i>F.personata</i>	0.147639	0.264663	0.343823	0.444035	0.787256	0.549892	0			
<i>F.petrocchiae</i>	0.131982	0.176345	0.285218	0.373375	0.765204	0.558532	0.112508	0		
<i>F.punctipennis</i>	0.594712	0.540632	0.58008	0.349731	0.377148	0.566028	0.632859	0.608008	0	
<i>F.pusio</i>	0.453642	0.421498	0.515887	0.382468	0.615156	0.475716	0.447858	0.413124	0.430222	0
<i>F.sabroskyi</i>	0.11739	0.113493	0.195253	0.335447	0.745514	0.595981	0.20884	0.149776	0.583453	0.45673
<i>F.scalaris</i>	0.416473	0.53836	0.607862	0.661588	0.842941	0.563043	0.356734	0.446799	0.732593	0.58591
<i>F.schunsei</i>	0.171923	0.328405	0.353591	0.490248	0.795188	0.582772	0.194596	0.259437	0.643747	0.52662
<i>F.synderi</i>	0.580411	0.552995	0.628641	0.437214	0.572882	0.478804	0.592106	0.574156	0.408329	0.34446
<i>E.steini</i>	0.294932	0.292985	0.383669	0.419668	0.744576	0.489244	0.350986	0.320626	0.603627	0.42312
<i>E.tahami</i>	0.662386	0.600523	0.65908	0.450123	0.31102	0.621952	0.697107	0.668529	0.298063	0.47297
<i>F.terraba</i>	0.865396	0.863374	0.828467	0.861422	0.951137	0.926231	0.885799	0.879316	0.922367	0.91746
<i>F.teribi</i>	0.932303	0.935294	0.906207	0.9348	0.976608	0.957848	0.944852	0.942923	0.964705	0.96379
<i>F.trimaculata</i>	0.54313	0.434459	0.479547	0.291424	0.414769	0.687347	0.59691	0.533401	0.373448	0.43276
<i>F.trimaculoides</i>	0.660628	0.582416	0.568835	0.656836	0.930711	0.939299	0.689699	0.631153	0.868415	0.77711
<i>F.tsachilas</i>	0.412356	0.347132	0.212446	0.380944	0.777865	0.748802	0.494525	0.434118	0.639107	0.60796
<i>F.tucumanensis</i>	0.304567	0.41582	0.448422	0.566396	0.837279	0.601384	0.194064	0.263164	0.691928	0.548883
<i>F.yenchedii</i>	0.193232	0.147714	0.266447	0.274599	0.668962	0.527582	0.260845	0.202343	0.48465	0.36657

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.sabroskyi</i>	<i>F.scalaris</i>	<i>schmusei</i>	<i>F.snyderi</i>	<i>E.steini</i>	<i>E.tahami</i>	<i>F.terrafa</i>	<i>F.teribi</i>	<i>F.trimaculata</i>
<i>F.penicillaris</i>									
<i>E.peregrinum</i>									
<i>F.personata</i>									
<i>F.petrochiae</i>									
<i>F.punctipennis</i>									
<i>F.pusio</i>									
<i>F.sabroskyi</i>	0								
<i>F.scalaris</i>	0.477807	0							
<i>F.schnusei</i>	0.242196	0.323341	0						
<i>F.snyderi</i>	0.584569	0.642007	0.62825	0					
<i>E.steini</i>	0.288802	0.40282	0.39675	0.486811	0				
<i>E.Tahami</i>	0.645418	0.758908	0.71225	0.497688	0.61509	0			
<i>F.terrafa</i>	0.854926	0.920374	0.87577	0.934031	0.88853	0.931868	0		
<i>F.teribi</i>	0.928641	0.962975	0.93653	0.970827	0.9506	0.970402	0.373277	0	
<i>F.trimaculata</i>	0.491704	0.742575	0.63436	0.488108	0.50873	0.316328	0.316328	0.316328	0
<i>F.trimaculoides</i>	0.591534	0.836331	0.73039	0.859367	0.64084	0.864851	0.860025	0.94459	0.664354
<i>F.tsachilas</i>	0.371102	0.72318	0.51062	0.705598	0.51522	0.701226	0.779055	0.865667	0.513332
<i>F.tucumanensis</i>	0.363522	0.417253	0.28646	0.678905	0.53554	0.798311	0.905028	0.951137	0.729277
<i>F.yenchedii</i>	0.202656	0.529535	0.31796	0.468531	0.33555	0.562178	0.886104	0.944571	0.451874

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F.trimaculatooides</i>	<i>F.tsachilas</i>	<i>F.tucumanensis</i>	<i>F.yenhenii</i>
<i>F.admirabilis</i>				
<i>F.albitarsis</i>				
<i>F.anthracina</i>				
<i>F.bahiensis</i>				
<i>F.bella</i>				
<i>F.benjamini</i>				
<i>F.canicularis</i>				
<i>F.chibcha</i>				
<i>E.chillcotti</i>				
<i>E.chitarera</i>				
<i>E.cornutum</i>				
<i>F.dorsomaculata</i>				
<i>F.femoralis</i>				
<i>F.flavicincta</i>				
<i>F.flavicornis</i>				
<i>piezura</i>				
<i>F.grandis</i>				
<i>F.hermani</i>				
<i>F.heydenii</i>				
<i>F.hirtifemur</i>				
<i>F.ittatiaiensis</i>				
<i>F.muisca</i>				
<i>F.obscurinervis</i>				

Tabela S4. (Parte 1. Continuação). Matriz do cálculo de sobreposição de nicho das espécies de Fanniidae

	<i>F. trimaculataoides</i>	<i>F. tsachilas</i>	<i>F. tucumanensis</i>	<i>F. yenhedii</i>
<i>F. penicillaris</i>				
<i>E. peregrinum</i>				
<i>F. personata</i>				
<i>F. petrocchiae</i>				
<i>F. punctipennis</i>				
<i>F. pusio</i>				
<i>F. sabroskyi</i>				
<i>F. scalaris</i>				
<i>F. schmusei</i>				
<i>F. snyderi</i>				
<i>F. steini</i>				
<i>E. tahami</i>				
<i>F. terraba</i>				
<i>F. teribi</i>				
<i>F. trimaculata</i>	0			
<i>F. trimaculataoides</i>	0			
<i>F. tsachilas</i>	0.544534	0		
<i>F. tucumanensis</i>	0.766529	0.578288	0	
<i>F. yenhedii</i>	0.68254	0.426953	0.3871	0

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A tese de doutorado contém dois capítulos, um deles já no formato específico da revista. A estruturação da tese foi realizada a partir do primeiro capítulo que apresentam análises filogenética de Fanniidae das Américas com um enfoque na região Neotropical, seguido pelo segundo capítulo que aborda aspectos relacionados à evolução espacial do nicho climático das espécies na região das Américas.

Entre os principais resultados da tese, apresentamos uma hipótese filogenética atualizada da família, baseada em dados morfológicos, com uma amostragem taxonômica mais ampla e a inclusão de algumas espécies do Brasil, e principalmente do componente Noroeste da Região Neotropical, que não haviam sido incluídas anteriormente em análises filogenéticas. Nesta hipótese filogenética apesar da falta de suporte em alguns clados e maioria dos caracteres serem homoplásticos eles recuperaram os principais clados de Fanniidae. Como resultados obtivemos novas perspectivas de relações das espécies, grupos e gêneros na região Neotropical.

Em relação ao segundo capítulo com enfoque na evolução do nicho climático de Fanniidae (Diptera: Insecta), das Américas, como resultados podemos observar as distribuições potenciais das espécies e evidenciar que os padrões de evolução de nicho climático são bastante lábeis e não são conservados na família. A presente tese buscou atualizar o nosso conhecimento referente aos padrões filogenéticos de Fanniidae, as relações das espécies, grupos e gêneros na região Neotropical. Além disso, compreender a distribuição potencial geográfica e os padrões evolutivos de nicho climático das espécies, enfoque que ainda não haviam sido explorados.

Os resultados obtidos nos trabalhos fornecem dados importantes que servirão como base para estudos futuros sobre Fanniidae. No entanto, é importante ressaltarmos que estudos voltados para o conhecimento biológico da maioria das espécies da família ainda é escasso e negligenciado destacamos a importância de outras abordagens, como a utilização de banco de dados moleculares, análises biogeográficas, que permitirão termos outras perspectivas dos relacionamentos filogenéticos e evolutivos da família.

REFERÊNCIAS

- Albuquerque, D. de O., Pamplona, D., de Carvalho, C.J.B. (1981). Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.D.; 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro, 56, 9–34.
- Almeida, J. R. De., de Carvalho C.J.B., Malkowski, S. R. (1985). Dípteros sinantrópicos de Curitiba e arredores (Paraná, Brasil). II. Fanniidae e Anthomyiidae. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil, 14, 277–288.
- Araújo, M .B., Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. Journal of Biogeography, 33 [10], 1677–1688.
- Bates, O. K., Ollier, S., Bertelsmeier, C. (2020). Smaller climatic niche shifts in invasive than non-invasive alien ant species. Nature communications, 11(5213), 1–8.
- Benecke M, Josephi E, Zweihoff R (2004) Neglect of the elderly: forensic entomology cases and considerations. Forensic Science International 146: 195–199. <https://doi.org/10.1016/j.forsciint.2004.09.061>
- Bernasconi, M. V., Pawlowski, J., Valsangiacomo, C., Piffaretti, J.-C., & Ward, P.I. (2000). Phylogeny of the Scathophagidae (Diptera, Calyptratae) Based on Mitochondrial DNA Sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 16, 308–315.
- Brown, J. H. & Lomolino, M.V. 2006. Biogeografia. 2nd ed. Funpec, Ribeirão Preto. 692p.
- Bruno TV, Guimarães JH, Santos AMM, Tucci EC (1993) Mosca sinantrópicas (Diptera) e seus predadores que se criam em esterco de aves poedeiras confinadas no Estado de São Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Entomologia 37 (3): 577–590.

Buenaventura, E., Lloyd, M. W., López, J. M. P., González, V. L., Thomas-Cabianca, A., & Dikow, T. (2021). Proteinencoding ultraconserved elements provide a new phylogenomic perspective of Oestroidea flies (Diptera: Calyptratae). *Systematic Entomology*, 46 [1], 5–27.

Cadena, C.D., Kozak, K.H., Gomez, J.P., Parra, J.L., Mccain, C. M., Bowie, R.C.K. et. al., (2012). Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 194–201.

Campos, C. F. M., Barros, A.T.M. (1995). Dípteros muscoides da área urbana de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 55, 351–354.

Carvalho LML, Linhares AX (2001) Seasonality of insect succession and pig carcass decomposition in a natural forest area in southeastern Brazil. *Journal of Forensic Sciences* 46 (3):604-608. <https://doi:10.1520/JFS15011J>

Cerretti, P., Stireman, J. O., III, Pape, T., O'Hara, J. E., Marinho, M. A. T., Rognes, K. & Grimaldi, D. A. (2017). First fossil of an oestroid fly (Diptera: Calyptratae: Oestroidea) and the dating of oestroid divergences. *PLoS ONE*, 12, e0182101.

Chase J.M. & Leibold, M.A. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago. 221p

Chillcott, J., G. (1961). A revision of the Nearctic species of Fanniinae (Diptera: Muscidae).

Cornwell. W. K. et al., (2019). What we (don't) know about global plant diversity. *Ecography*, 42(11), 1819–1831.

De Carvalho C.J.B., Pont, A.C., Couri, M.S., Pamplona, D. (2003). A catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa*, 219 [1], 1–32.

De Carvalho CJB (1991) Descrição de *Fannia euchaeophora*, sp. n. (Diptera, Fanniidae) da Ilha de Maraca, Roraima. Revista Brasileira de Entomologia 35(1): 35–38.

De Carvalho CJB, Mello-Patiu CA de (2008) Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. Revista Brasileira de Entomologia 52 (3): 39–406. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262008000300012>

Domínguez MC, Pont AC (2014) Fauna of New Zealand. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand 71 (91): 4–91 <https://doi.org/10.7931/J2/FNZ.71>

Domínguez MC, Roig-Juñent SA (2017) Phylogeny and taxonomic revision of the genus *Euryomma* Stein (Diptera: Calypratae: Fanniidae). Arthropod Systematic & Phylogeny 75 (2): 303–326.

Domínguez MC, Roig-Juñent, SA.(2011) Historical biogeographic analysis of the family Fanniidae (Diptera: Calypratae), with special reference to the austral species of the genus *Fannia* (Diptera: Fanniidae) using dispersal–vicariance analysis. Revista Chilena de Historia Natural 84 (1):65–82. DOI: 10.4067/S0716-078X2011000100005

Dominguez, M., C. (2007). A taxonomic revision of the Southern South American species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae). Papéis Avulsos de Zoologia, 47 [24], 289–347.

Dominguez, M.C., Roig-Juñent, S. (2008). A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calypratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. Invertebrate Systematics, 22, 563–587.

Durango, Y, Ramírez-Mora, MA (2013). New species of *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) from Colombia. Zootaxa 3750 (4): 389–395. <http://dx.doi.org/10.11164/zootaxa.3750.4.8>

Durango, Y. & Ramírez-Mora, M. (2019). *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) of Colombia: new species, identification key and updated checklist. *Zootaxa*, 4604 (2), 301–325.

Elith, J. & Leathwick, J. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697.

Espíndola, C. B., Couri, M. S. (2004). *Fannia flavicincta* Stein (Diptera, Fanniidae): a new vector of *Dermatobia hominis* (Linnaeus) (Diptera, Cuterebridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21, 115–116.

Evans, M.E. et al., (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the bird-cage evening primroses (Oenothera, sections Anogra and Kleinia). *American Naturalist*, 173 (2), 225–240.

Fick, S. E. & Hijamns, R. J. (2017). Worclim 2: new 1Km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 12 (12), p.4302– 4315.

Goloboff PA, Farris JS, Källersjö M, Oxelman B, Ramírez, MJ, Szumik CA (2003). Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x>

Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24 (5):774-786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>

Goloboff, PA. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9 (1): 83–91. doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x

Gomes, P. R., Koller, W.W., Gomes, A., de Carvalho, C.J.B., Zorzatto, R. (2002). Dípteros fanídeos vetores de ovos de *Dermatobia hominis* em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, 2, 114–118.

Graham, C. H., et al., (2004). New developments in museum based informatics and applications in biodiversit. Trends in Ecology and Evolution 19 [9], 497-503.

Griess, V. D. et al., (2020). 'Assessing Niche Shifts and Conservatism by Comparing the Native and Post-Invasion Niches of Major Forest Invasive Species. Insects, 11, 479.

Grinnell, J. (1917). Field tests of theories concerning distributional control. American Naturalist, 51, (501), 115–128.

Grisales D (2014) Evolução filogenética e biogeográfica de Fanniidae (Insecta, Diptera), com ênfase nas linhagens do componente Noroeste Neotropical. Tese de Doutorado, não publicada, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Curitiba.

Grisales, D., de Carvalho, C.J.B. (2016). Checklist de Fanniidae (Insecta, Diptera) do Estado do Mato Grosso do Sul. Ilheringia Série Zoologia. 107(supl.), e2017138

Grisales, D., de Carvalho, C.J.B. (2019). Highland biodiversity of Fanniidae (Insecta, Diptera): fourteen new species from the Andes and Central America. Zootaxa, 4551(3), 330–360.

Guisan, A. & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive Habitat Distribution Models in Ecology. Ecological Modelling, 135, 147–186, 2000.

Hennig W (1955a) Muscidae [Part, Lieferung 182]. In 'Die Fliegen der palaearktischen Region'. Schweizerbart: Stuttgart, Germany, 48pp.

Henning W (1965b) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen Systemder Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde 141: 1-100.

Hidalgo-galiana, A. et al., (2014). Thermal niche evolution and geographical range expansion in a species complex of western Mediterranean diving beetles. *Evolution Biology*, 14, 187.

Hill, M. P., Gallardo, B., Terblanche, J. S. (2017). A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 26 (6), 679–689.

Holloway, B., A. (1985). Larvae of New Zealand Fanniidae (Diptera: Calyprata). *New Zealand Journal of Zoology*, 11, 239–257.

Hortal, J. et al., (2015). Seven Shortfalls that Beset Large-Scale Knowledge of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 523–49.

Hua, X. & Wiens, J. J. (2013). How does climate influence speciation? *American Naturalist*, 182, 1–12.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.

Junqueira, A. C. M., Azeredo-Espin, A. M. L., Paulo, D. F., Marinho, M. A. T., Tomsho, L. P., Drautz-Moses, D. I., Purbojati, R. W., Ratan, A., Schuster, S. C. (2016). Large-scale mitogenomics enables insights into Schizophora (Diptera) radiation and population diversity. *Scientific Reports*, 6, 1–13.

Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2007). Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2995–3003.

Kozak, K. H. & Wiens, J. J. (2010). Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification. *Ecology Letters*, 13, 1378–1389.

Krüger RF, Kirst FD, Souza ASB (2010) Rate of development of forensically-important Diptera in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54 (4) :624–629.

Kutty SN, Meusemann K, Bayless KM, Marinho MAT, Pont AC, Zhou X, Misof B, Wiegmann BM, Yeates D, Cerretti P, Meier R, Pape T. (2019) Phylogenomic analysis of Calypratae: resolving the phylogenetic relationships within a major radiation of Diptera. *Cladistics* 35 (6):1-18. <https://doi.org/10.1111/cla.12375>

Kutty SN, Pape T, Pont AC, Wiegmann BM, Meier R (2008) The Muscoidea (Diptera: Calypratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49 (2): 639–652. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.012>

Kutty SN, Pape T, Wiegmann BM, Meier R (2010) Molecular phylogeny of the Calypratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an emphasis on the superfamily Oestroidea and the position of Mystacinobiidae and McAlpine's fly. *Systematic Entomology* 35 (4): 614–635. <https://doi: 10.1111 / j.1365-3113.2010.00536.x>

Kutty, S. N., Meusemann, K., Bayless, K. M., Marinho M. A. T., Pont, A. C., Zhou, X., Misof, B., Wiegmann, B. M., Yeates, D., Cerretti, P., Meier, R., Pape, T. (2019) Phylogenomic analysis of Calypratae: resolving the phylogenetic relationships within a major radiation of Diptera. *Cladistics*, 35, 605–622.

Kutty, S. N., Pape, T., Pont, A. C., Wiegmann, B. M., Meier, R. (2008). The Muscoidea (Diptera: Calypratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 639–652.

Labud VA, Semenas LG, Laos F (2003) Diptera of sanitary importance associated with composting of biosolids in Argentina. *Revista de Saúde Pública* 37(6): 722–728. <https://doi.org/10.1590/S0034-89102003000600006>

Lobo, J., Jiménez-Valverde, A., Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145–151.

Losos, J. B. et al., (2003). Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, 424, 542–545.

Löwenberg-Neto P, Haseyama, KLF, de Carvalho, CJB (2012). Historical biogeography of the Fanniidae (Insecta, Diptera): A commentary on the age of the family. *Revista Chilena de Historia Natural* 85:335-338.

Löwenberg-Neto P., Haseyama, K.L.F., de Carvalho, C.J.B. (2012). Historical biogeography of the Fanniidae (Insecta, Diptera): A commentary on the age of the family. *Revista Chilena de Historia Natural* 85, 335–338.

Löwenberg-neto, P., de Carvalho J. B. C., Hawkins, B. H. (2011). Tropical niche conservatism as a historical narrative hypothesis for the neotropics: a case study using the fly family Muscidae, 38, 1936–1947.

Maddison WP, Maddison DR (2019) Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. <http://mesquiteproject.org>

Malloch, J.R. (1934). Muscidae. In: *Diptera of Patagonia and South Chile* 7, 171–346.

Manel, S., Williams, C. H., Ormerod, S. J. (2001). Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38 (5), 921–931.

McAlpine, J. F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J.F., Wood, D.M. (Eds.), *Manual of Nearctic Diptera Volume 3*. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1382–1391.

Moores A, Savage J (2005) A taxonomic revision of *Piezura* Rondani (Diptera: Fanniidae). Zootaxa1096 (1096): 41-59. <https://DOI: 10.11646 / zootaxa.1096.1.4>

Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. Annual Review of Ecology and Systematics, 3, 533–563.

Oksanen, J. et al., (2019). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6, 2019. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso: 12 março 2022.

Pelayo-Villamil. P. et al., (2015). Global diversity patterns of freshwater fishes – potential victims of their own success. Diversity and Distributions, 21(3), 345–356.

Peterson, A. T. & Soberon, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. Natureza & Conservação, 10 (2), 1–6.

Phillips, S. J. et al., (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling, 190, (3-4), 231–259.

Pont AC. (1972) Family Muscidae. In ‘A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States’. Museu de Zoologia, Universidades de São Paulo: São Paulo, Brazil. 1–111pp.

Pont, A., C. (1977). A revision of Australian Fanniidae (Diptera: Calyptrata). Australian Journal of Zoology. Supl. 51, 1– 60.

Quiroga, N.I., Domínguez, M.C. (2010). A new species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae) belonging to the *canicularis* species group, collected on pig carrion in the Yungas of the province of Jujuy, Argentina. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 45, 95–100.

Robe, L. J., Stela, M., Bolzan, A. R., dos Santos, J.P.J., Valer, F. B., et al., (2014). Comparative ecological niche modeling and evolutionary ecology of Neotropical mycophagous Drosophilidae (Diptera) species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49, 79–94.

Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195–203.

Roskosný, R., F. Gregor., Pont, A. C. (1997). The European Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum Bohemicae Brno* 31, 1–80.

Sillero, N., M. et al., (2014). Niche evolution and thermal adaptation in the temperate species *Drosophila americana*. *Journal of Evolutionary Biology*, 27 (8), 1549–1561.

Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., Schemske, D. W. (2010). The biology of speciation. *Evolution*, 64, 295–315.

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10 (12), 1115–1123

Stein, P. (1898). Nordamerikanische Anthomyiden. Beitrag zur Dipterenfauna der Vereinigten Staaten. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 42 1897, 161–288.

Stein, P. (1911). Die von Schnuse in Südamerika gefangenen Anthomyiden. *Archiv für Naturgeschichte*, 77, 61–189.

Stein, P. (1919). Die Anthomyidengattungen der Welt, analytisch bearbeitet, nebst einem kritisch systematischen Verzeichnis aller aussereuropäischen Arten. *Archiv für Naturgeschichte*, 83 [1917], 85–178.

Vasconcelos ACO, Wendt LD, de Carvalho CJB (2021) Phylogenetic relationships of picture-winged flies of the tribe Pterocallini (Diptera: Ulidiidae) inferred from a morphological analysis. *Austral Entomology* 60 (51):1–21.

Warren, D. L., Glor, R. E., Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62 (11), 2868–2883.

Warren, D.L., Turelli, G. M. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, 33(3), 607–611.

Wendt L. D., de Carvalho, C. J. B. (2009). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil- II: novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau-Desvoidy. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53 [2], 171–206.

Wendt L.D., de Carvalho C. J. B. (2007). Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do Sul do Brasil- I: Nova espécie e chave de identificação de *Euryomma* Stein. *Revista de Entomologia*, 51 [2], 97–204.

Wiegmann, B. M., Trautweina, M. D., Winkler, I. S., Barr, N. B., Kim, J., Lambkin, C., et al., (2011) Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 5690– 569.

Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 519–539.

Wisz, M. et al., (2008). Predicting species distributions working group. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14 (5), 763–773.