Sistemática e Biogeografia Histórica da Família Conopophagidae (Aves:Passeriformes): Especiação nas Florestas da América do Sul

Rodrigo Oliveira Pessoa

Universidade de São Paulo
Instituto de Biociências
Departamento do Genética e Biologia Evolutiva

Sistemática e Biogeografia Histórica da Família Conopophagidae (Aves:Passeriformes): Especiação nas Florestas da América do Sul

Rodrigo Oliveira Pessoa

Orientadora: *Profa. Dra. Cristina Yumi Miyaki*
Co-orientador: *Prof. Dr. Luis Fabio Silveira*

Tese de Doutorado submetida à Banca Examinadora designada pelo Programa de Pós-Graduação em Ciências da Universidade de São Paulo - IB/USP, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor.

São Paulo
2007

FICHA CATALOGRÁFICA

Pessoa, Rodrigo Oliveira
Sistemática e Biogeografia Histórica da Família Conopophagidae (Aves:Passeriformes): Eventos de especiação a partir das relações entre áreas de endemismo na América do Sul.
i + XXXX páginas

Orientadores: Dra. Cristina Yumi Miyaki; Dr. Luís Fabio Silveira.
Tese (doutorado) - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências.

1. Especiação 2. Vicariância 3. Dispersão 4. Filogeografia
I. Miyaki, Cristina Yumi. II. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. III. Título

"E que todo dia em que se não haja dançado, pelo menos uma vez, seja para nós perdido! E toda a verdade que não traga ao menos um riso nos pareça verdade falsa."

Friedrich Nietszche

Dedico este trabalho as pessoas
mais importantes da minha vida...
à minha mãe e à Patrícia

Agradecimentos

À Cristina Miyaki pela orientação, paciência, confiança e todas as oportunidades oferecidas, que nem sempre consegui aproveitar.

À Anita Wajntal, por sua calma e todos os conselhos.

Ao Luis Fabio, pela ajuda há anos com as *conopophaga*s.

À todos os amigos do LGEMA, Zé Patané, Gustavo, Fábio, Fernandos, Erwin, Renatão, Taninha, Adri, Flávia, Cibele, Poly, Camila, Erika, Priscila e Janaína pela amizade, ajuda em vários momentos difíceis e aulas (muitas vezes sobre coisas sem sentido).

À Lu por toda a ajuda nos bastidores.

Às pessoas que ajudaram nos trabalhos de campo, Zé, Gustavo e Fernando Horta e Giovanni...

Aos colegas e amigos que ajudaram fornecendo amostras, Alexandre Martensen, Luis Fabio, Renato Gaban, Eloisa, Guilherme Brito...

À Gisele, pelas discussões e dicas.

Ao povo do MZUSP e alunos do Luis Fábio pela ajuda nas idas ao lab. e museu.

À todos da casa dos C.A.R.A.S. e amigos de Montes Claros pela amizade e apoio de longa data, mas em especial à Beta e Lemuca pela ajuda com os "finalmentes" da Tese.

À CAPES, pela bolsa e à FAPESP por tornar essa pesquisa possível.

À todos da minha família, em especial minha mãe pela calma e otimismo em todos os momentos, me ajudando a encarar os problemas.

À pessoa mais linda do mundo, a Patrícia, por tudo, estando sempre comigo e ajudando sempre.

Resumo

Na presente Tese foram usados métodos de inferência filogenética e de filogeografia buscando identificar os processos históricos de diversificação do gênero *Conopophaga* na América do Sul, em especial na Mata Atlântica. O monofiletismo do gênero e a estrutura filogeográfica das espécies distribuídas no sudeste da Mata Atlântica (*Conopophaga lineata* e *C. melanops*), foram testados utilizando seqüências de DNA mitocondrial. Para a filogenia foram utilizadas duas matrizes, sendo uma de 2270 pb (941 pb da subunidade 2 da NADH desidrogenase (ND2), 343 pb do ND3 e 986 pb do citocromo b) e outra de 878 pb (461 pb do ND2 e 417 pb do cit b). Nas análises de filogeografia de *C. lineata* e *C. melanops* foram utilizadas seqüências da região controladora de 472 pb e 439 pb, respectivamente. Os resultados demonstraram que o gênero *Conopophaga* é monofilético e que provavelmente uma rápida radiação ocorreu nesse gênero depois da especiação de *C. melanogaster* e de *C. melanops*. Dessa radiação, foram recuperados dois grupos: (1) Um grupo que se distribui somente na Amazônia e mantém a característica ancestral da coloração negra da mandíbula e (2) um grupo distribuindo-se na Amazônia e também na Mata Atlântica e que possui a mandíbula branca. Nesse último grupo, *C. l. cearae* não se agrupou com *C. lineata*, demonstrando que essa espécie não é uma espécie monofilética. A relação entre as espécies que apresentam a mandíbula branca parece indicar a ocorrência de uma conexão entre o leste da Amazônia e a Mata Atlântica no passado. O estudo filogeográfico de *C. lineata* revelou a existência de possíveis eventos de vicariância: (1) na região compreendida pelo Vale do Rio Paraíba do Sul e (2) à oeste de São Paulo e Paraná, separando as populações mais ao sul. Apesar de as inferências filogenéticas realizadas em *C. melanops* e *C. lineata* não serem totalmente concordantes, é possível que exista um padrão de vicariância nessa região. Concluindo, a ocorrência desses eventos vicariantes, tais como eventos geológicos e ciclos de alterações climáticas tenham influenciado na diversificação da família Conopophagidae. Além disso, eventos de dispersão e/ou seleção também podem auxiliar no entendimento da história biogeográfica do grupo, bem como de outros grupos na América do Sul.

Abstract

In order to identify the historical processes of diversification of the gender textitConopophaga in South America, especially in the Atlantic forest, methods of phylogenetic and phylogeography inference were used in the present thesis. The genus phylogeny and the phylogeographic structure of two species (textitConopophaga lineata and textitC. melanops) which occurs in the Southeast of the Atlantic forest were tested using sequences of mithocondrial DNA. Two matrixes were used to perform the phylogenetic analyses. The first one comprising 2270 bp (941 bp of ND2, 343 bp of ND3 and 986 bp of cytochrome b) and the second one comprising of 878 bp (461 bp of ND2 and 417 bp of cytochrome b). The phylogeography analyses of textitC. lineata and textitC. melanops were done using sequences from the control region consisting of 472 bp and 439 bp, respectively. The results demonstrated that the genus textitConopophaga is monophyletic and probably after textitC. melanogaster and textitC. melanops speciation, a rapid diversification had occurred in this genus. Following this event two distinct groups were recovered: (1) a group distributed in Amazonian, which maintains the ancestral characteristic of black jaw and (2) a group possessing white jaw occurring in the Amazonian and also in the Atlantic forest. In the last group, the subspecies *C. l. cearae* did not grouped with textitC. lineata demonstrating that this species is not monophyletic. Moreover, the distribution pattern of species presenting white jaw indicates a plausible a connection between the east of the Amazonian and the Atlantic forest in the past. The phylogeographic study of textitC. lineata revealed the existence of possible vicariant events: (1) in the area of Vale do Rio Paraíba do Sul and (2) in the west of São Paulo and Paraná, separating the southern south populations. Although the phylogeographic structure observed in textitC. melanops and in textitC. lineata are not in total agreement, the occurrence of vicariant events still remains as a possible explanation for the phylogeographic patterns in this region. Finally, the occurrence of these vicariant events like, geological events and climatic oscilations, may have influenced the diversification of the family Conopophagidae. Moreover, dispersion events and/or selection should also be considered for the understanding of biogeographic history of this group and also other

ones in South America.

Sumário

Resumo xi
Abstract xiii
Sumário xv
Lista de Abreviaturas xvii
Lista de Figuras xix
Lista de Tabelas xxi

1 Introdução Geral **1**
1.1 Apresentação 1
1.2 Biogeografia 1
1.3 Florestas Tropicais da América do Sul 3
1.4 Hipóteses para a diversificação de florestas tropicais 4
1.4.1 Rios como barreira 5
1.4.2 Hipótese dos Refúgios 5
1.4.3 Hipótese dos gradientes ecológicos 5
1.5 Estudos filogenéticos 6
1.6 Classificação de Passeriformes, com ênfase nos Furnarioidea . . . 7
Referências Bibliográficas 9

2 Filogenia e Biogeografia da família Conopophagidae (Aves:Passeriformes) **15**
2.1 Introdução 15
2.2 Material e Métodos 24
2.2.1 Amostragem 24
2.2.2 Extração de DNA 24
2.2.3 Amplificação (PCR) 24
2.2.4 Purificação dos fragmentos amplificados 27
2.2.5 Reação de seqüenciamento 27
2.2.6 Precipitação dos produtos para seqüenciamento 27
2.2.7 Seqüenciamento automático 28

2.2.8 Análise das seqüências 28
2.2.9 Reconstruções filogenéticas 28
2.2.10 Análises biogeográficas 29
2.3 Resultados 30
2.3.1 Padrões de variação das seqüências 30
2.3.2 Análises filogenéticas 32
2.3.3 Análises biogeográficas 33
2.4 Discussão 38
2.4.1 Análises moleculares 38
2.4.2 Sistemática 39
2.4.3 Biogeografia 41
Referências Bibliográficas 45

3 Filogeografia e demografia histórica de *Conopophaga lineata* 51
3.1 Introduçao 51
3.2 Material e Métodos 53
3.2.1 Área de estudo e amostragem 53
3.2.2 Análises moleculares 54
3.3 Resultados 57
3.4 Discussão 62
Referências Bibliográficas 66

4 Filogeografia comparada entre *Conopophaga melanops* e *C. lineata* 71
4.1 Introdução 71
4.2 Material e Métodos 72
4.2.1 Área de estudo e amostragem 72
4.2.2 Análises moleculares 73
4.3 Resultados 76
4.4 Discussão 83
Referências Bibliográficas 87

5 Considerações Finais 91

Lista de Abreviaturas

DNA	Ácido desoxirribonucléico
LGEMA	Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves
FMNH	Field Museum of Natural History
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia
SDS	Dodecil sulfato de sódio
EDTA	Ácido etilenodiaminotetracético
PCR	Reação em cadeia da polimerase
dNTP	Desorribonuleotídeo trifosfatado
NADH	Nicotinamida adenina dinucleotídeo
ND2	subunidade 2 da NADH desidrogenase
ND3	subunidade 3 da NADH desidrogenase
cit b	Citocromo b
DNAmt	DNA mitocondrial
PEG	Polietilenoglicol
NO	norte da América do Sul
SE	sudeste da América do Sul
AmN	norte da Amazônica
AmNO	noroeste da Amazônica
AmNE	nordeste da Amazônia
AmSO	sudoeste da Amazônia
AmSE	sudeste da Amazônia
Ma	Mata Atlântica
MaN	norte da Mata Atlântica
MaS	sul da Mata Atlântica
NAN	Andes Norte
CAN	Andes Central
mels	*Conopophaga melanops melanops*
nigri	*Conopophaga m. nigrifrons*
lineata	*Conopophaga lineata lineata*

vulgaris	*Conopophaga lineata vulgaris*
cearae	*Conopophaga lineata cearae*
roberti	*Conopophaga roberti*
ardes	*Conopophaga ardesiaca*
casten	*Conopophaga castaneiceps*
peruviana	*Conopophaga peruviana*
auraus	*Conopophaga aurita australis*
aurpalli	*Conopophaga aurita pallida/snethlageae*
melr	*Conopophaga melanogaster*
PESM	Parque Estadual Serra do Mar
PETAR	Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira
MP	máxima parcimônia
MV	máxima verossimilhança
AB	análise bayesiana
SH	teste de Shimodaira-Hasegawa
V	vicariância
S	especiação simpátrida
E	extinção
D	dispersão
EnV	eventos sem vicariância
MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
VRPS	vale do rio Paraíba do Sul

CAPÍTULO 1

Introdução Geral

1.1 Apresentação

A presente Tese apresenta as relações evolutivas entre espécies do gênero *Conopophaga*, sendo analisada a história biogeográfica de ambientes florestais da América do Sul e as propostas de origem de sua diversidade. Nesse contexto, é dado ênfase aos processos de diversificação que originaram o padrão de distribuição das linhagens na Mata Atlântica.

O trabalho está organizado em forma de capítulos. Nesse primeiro a disciplina biogeografia é apresentada, abordando seus métodos e algumas hipóteses para explicar a origem da diversidade Neotropical. Também é apresentado um breve resumo sobre as características das espécies e dos blocos florestais da América do Sul analisados. Já nos capítulos 2 a 4 são apresentados os resultados obtidos em forma de manuscritos a serem submetidos para publicação. Finalmente, no último capítulo são feitas as considerações finais e conclusões a respeito dos capítulos apresentados em forma de manuscrito.

1.2 Biogeografia

A biogeografia é a disciplina que tenta explicar a distribuição dos organismos ou táxons sobre a Terra. Dependendo da escala de tempo sendo investigada, seja um curto período ecológico ou um longo período evolutivo, a disciplina é subdividida em Biogeografia Ecológica e Histórica (Myers & Giller 1988). A biogeografia ecológica trata de examinar a distribuição dos táxons e os mecanismos que mantém ou alteram essa distribuição (Nelson & Rosen 1981). Já a biogeografia histórica tenta explicar a origem da distribuição atual

dos táxons através de processos históricos: especiação alopátrida, simpátrida, extinção e dispersão. Essa disciplina também pode combinar informações sobre a distribuição atual dos táxons com hipóteses sobre as relações de cladogênese entre esses táxons para inferir as conexões históricas entre suas áreas (Rosen 1978).

Dentro da biogeografia histórica, a escola dispersionista explica as distribuições disjuntas de alguns táxons como sendo resultado de um evento de dispersão do táxon ancestral através de uma barreira pré-existente, a partir de um centro de origem. Já para a escola vicariante, a distribuição disjunta é resultado de eventos vicariantes (Myers & Giller 1988). Como resultado desses eventos, o táxon ancestral é dividido em duas populações disjuntas que podem se diferenciar em dois táxons alopátridos descendentes (Nelson & Rosen 1981). Apesar da biogeografia histórica ser dividida em duas escolas, as explicações para a distribuição de grupos monofiléticos não pode ser vista isoladamente como eventos de dispersão ou eventos vicariantes. Táxons amplamente distribuídos e em simpatria indicam que nem todos os padrões biogeográficos são resultados de vicariância isoladamente, e sugerem que a dispersão também foi importante. Sendo assim, mesmo que a biogeografia vicariante assuma *a priori* vicariância, os métodos utilizados devem também considerar a dispersão como um evento possível.

A Biogeografia Vicariante também pode ser dividida em duas disciplinas: Panbiogeografia e Biogeografia Cladística, dependendo de como a história das distribuições é reconstruída (Wiley 1988).

A Panbiogeografia, proposta inicialmente por Croizat (1958), reconstrói a história da distribuição dos táxons através do desenho de linhas em um mapa. Sendo assim, distribuições de espécies ou táxons são conectados por linhas chamadas de traçados ("tracks"). A união de um par de áreas de distribuição disjunta é denominado traçado individual. À concordância entre traçados individuais é dado o nome de traçado generalizado. Esses traçados generalizados têm sua explicação na existência de processos que ocorreram sobre conjuntos de táxons que se distribuem de maneira semelhante geograficamente (Croizat 1958). Para o autor, esse fator comum não poderia ser dispersão, mas sim vicariância.

A biogeografia cladística utiliza métodos que combinam cladogramas de táxons com suas respectivas distribuições geográficas (Morrone & Carpenter 1994; Croizat 1982). Dessa maneira, é possível gerar cladogramas de áreas que podem ser usados para se levantar hipóteses sobre as relações históricas entre as áreas. Vários métodos são utilizados para propor processos de vicariância, extinção e dispersão que possam explicar a distribuição atual dos táxons nessas das áreas (Nelson & Rosen 1981; Nelson & Platnick 1981; Rosen

1978). É possível distinguir dois grupos metodológicos dentro da biogeografia cladística (Ronquist & Nylin 1990): *a)* métodos baseados em padrões (Cracraft 1988) e *b)* métodos baseados em eventos (Ronquist 1997; Charleston 1996). O primeiro grupo metodológico é derivado de padrões congruentes encontrados, por exemplo, em cladogramas de áreas. Dessa maneira, hipóteses gerais são inferidas a partir desses cladogramas, para explicar a distribuição dos táxons. Já os métodos baseados em eventos foram propostos para acomodar cenários biogeográficos reticulados (Ronquist & Nylin 1990). Esses cenários são obtidos pela diferenciação de custos para os diferentes processos (vicariância, dispersão e extinção). Com isso, é possível propor seqüências históricas de eventos vicariantes e não somente relatar a relação entre as áreas (Hovenkamp 1997).

1.3 Florestas Tropicais da América do Sul

A diversidade e o alto grau de endemismo encontrados na região Neotropical sempre atraiu a atenção dos evolucionistas. Essa região biogeográfica abrange os trópicos do Novo Mundo, compreendendo a América do Sul, toda a América Central, sul do México e sul da península da Flórida. Dentro dessa região, destaca-se a América do Sul por sua variedade de biomas que abriga a mais diversa biota e avifauna do mundo (Ridgley & Tudor 1989, 1994).

A diversidade de hábitats na América do Sul pode ser dividida em florestas úmidas e em áreas secas. Existem diferentes classificações para esses hábitats (Hueck & Seibert 1972; Ab'Saber 1977; Mares 1992; Dinerstein et al. 1995), entretanto, na presente Tese somente abordaremos os principais hábitats florestais.

Dentre as 3750 espécies de aves da região Neotropical (Stotz et al. 1996), aproximadamente 3200 ocorrem somente na América do Sul (Sibley & Ahlquist 1990). Isso confere às florestas tropicais sul-americanas a maior diversidade de aves do mundo (Haffer 1997; Nores 2000). Os principais hábitats florestais sul-americanos são as florestas Amazônica e Atlântica (Leitão-Filho 1987).

A Floresta Amazônica é a região com maior diversidade do planeta, quando se considera a riqueza de espécies de plantas vasculares, peixes, anfíbios, mamíferos e aves. A Amazônia se estende através das florestas das bacias do Rio Amazonas e seus afluentes e florestas das Guianas, ao norte da América do Sul. É formada floristicamente por tipos vegetais bastante distintos, sendo a Mata de Terra Firme a que ocupa a maior área (Leitão-Filho 1987), cerca de 90% de toda a região amazônica, estando sobre solos de fertilidade variável. Nos últimos 30 anos essa região vem sofrendo desmatamento acelerado, principalmente ao sul da Amazônia Brasileira. Sua biogeografia é complexa,

apresentando espécies de distribuição restrita, muitas vezes limitada pelos principais rios. Além dessas, ocorrem também espécies originadas em outros ecossistemas, com influência de elementos atlânticos, por exemplo (Prance 1982). Apesar de alguma similaridade com outros ecossistemas, a Floresta Amazônica é muito distinta das outras formações florestais.

Outro importante bioma florestal sul-americano é a Floresta Atlântica. Esse bioma possui elevado grau de endemismo e biodiversidade, estando as variações de latitude e altitude dentre os fatores mais relevantes para explicar tais características (Rizzini 1997). O clima é outro fator que se altera ao longo da distribuição, variando desde sub-úmido no nordeste, a extremamente úmido no sudeste e sul (Fonseca 1985). Esta variabilidade também é observada em sua formação vegetal, apresentando grande diversidade de tipos, sendo os principais: a) florestas ombrófilas densas; b) florestas ombrófilas mistas (matas de araucárias); c) florestas decíduas e d) florestas semidecíduas. Dentre esta variedade de tipos florestais, a presença de grupos vegetais basais fez com que Joly et al. (1991) sugerissem uma formação muito antiga para a Mata Atlântica, com mais de 140 milhões de anos. Neste contexto, também é sugerido que as Florestas Atlântica e Amazônica foram conectadas no passado através do nordeste ou de corredores de florestas nas bacias do Amazonas, São Francisco e Paraná (Bigarella et al. 1975). Uma hipótese alternativa a estas foi sugerida por Costa (2003), na qual a região central do Brasil teria grande influência na ligação entre estas florestas.

1.4 Hipóteses para a diversificação de florestas tropicais

Segundo Moritz et al. (2000), a maioria das hipóteses para explicar a alta diversidade na região tropical pode ser dividida em duas categorias: aquelas que envolvem baixas taxas de extinção versus aquelas envolvendo altas taxas de especiação. Dessa maneira, uma maior estabilidade ambiental nos trópicos durante o Quaternário levaria esses locais a uma menor taxa de extinção. Além disso, espécies originadas em ambientes mais instáveis como os Andes poderiam ser mantidas, se acumulando ao longo do tempo (Fjeldsa & Lovett 1997; Fjeldsa et al. 1999). Esta teoria pode ser testada comparando grupos irmãos entre regiões tropicais e temperadas Cardillo (1999) ou regiões tropicais com diferentes estabilidades, como tipos diferentes de altitude ou vegetação (Moritz et al. 2000).

Hipóteses alternativas foram sendo propostas contestando essa "estabilidade" e propondo que a instabilidade climática e geológica ocorridas no passado teriam promovido a especiação (Haffer 1997). Neste contexto, foram su-

geridos modelos de processos evolutivos que poderiam ter promovido a diversificação das florestas tropicais. Dentre estes modelos, destacam-se os de "rios como barreira", "refúgios" e "gradientes ecológicos".

1.4.1 Rios como barreira

Modelo de especiação alopátrida, no qual rios funcionam como barreira ao fluxo gênico. Desta maneira, as populações isoladas em cada lado divergem-se gradualmente até formarem espécies separadas (Colwell 2000). Este modelo apresenta problemas, pois a influência do rio como barreira ao fluxo gênico pode variar ao longo do seu curso (Ayres & Clutton-Brock 1992), além de a sua localização poder ser extremamente dinâmica em períodos curtos ou longos de tempo (Lundberg et al. 1998). Poucos estudos têm usado técnicas moleculares para testar a influência dos rios como barreira, sendo a maioria concentrado na região da Amazônia (Moritz et al. 2000).

1.4.2 Hipótese dos Refúgios

Este também é um modelo de especiação alopátrida, no qual se assume que mudanças climáticas reduziram as florestas tropicais úmidas em "refúgios" isolados e que este isolamento promoveu a especiação. Inicialmente eram discutidos eventos durante os ciclos climáticos do Pleistoceno. Entretanto, atualmente este modelo foi estendido ao Terciário, assumindo que os ciclos Milankovitch seriam suficientes para promover a especiação (Haffer 1993; Haffer 1997).

Dados moleculares foram coletados em poucos sistemas assim que este modelo foi postulado. Segundo Moritz et al. (2000), estes locais podem ser resumidos a algumas regiões de elevação moderada na África, América do Sul e leste da Austrália. Na América do Sul, a Floresta Atlântica é uma das regiões de maior índice de espécies endêmicas, sendo os refúgios propostos para explicar as áreas em que em essas estão distribuídas (Brown Jr. 1982; Brown 1987). Entretanto, poucos dados moleculares estão disponíveis para essas regiões, e testes filogeográficos analisando o modelo para estes refúgios ainda são escassos (Silva & Patton 1998).

1.4.3 Hipótese dos gradientes ecológicos

Diferentemente dos outros modelos já citados, o modelo dos gradientes ecológicos não tem o isolamento total do fluxo gênico como pré-requisito para que ocorra a especiação (Endler 1977; Orr & Smith 1998). Neste caso, o modelo se baseia na seleção através de um forte gradiente ambiental, resultando em

divergência adaptativa e especiação. Com isto, é esperado que espécies irmãs ocorram em ambientes adjacentes, porém distintos. Exemplos de evidências deste modelo são as freqüentes regiões de hibridação localizadas em ecótones (Endler 1982).

Testes utilizando dados morfológicos somados aos de divergência genética (dados moleculares) foram utilizados para testar este modelo. Na África Central, Smith et al. (1997, 2000) estudaram espécies de aves que se distribuíam amplamente, tanto em uma floresta úmida central, quanto em um mosaico floresta-savana ao redor. Estes autores utilizaram a divergência genética como medida de fluxo gênico. Apesar da baixa divergência genética entre mosaico e a floresta, foi observada uma maior diferenciação morfológica entre estes hábitats do que dentro dos mesmos. No Brasil, Aleixo (2002) testou a importância dos gradientes ecológicos na diversificação de espécies do gênero *Xiphorhynchus* que ocorrem na várzea e terra-firme na região amazônica, rejeitando esta hipótese.

As análises a partir dessas hipóteses ou qualquer outro estudo biogeográfico é dependente de reconstruções filogenéticas corretas. Não há sentido em tentar explicar a distribuição de um táxon a não ser que seus membros realmente constituam grupos monofiléticos. Sendo assim, mais estudos sobre a filogenia de espécies florestais na região Neotropical são necessários para tentar compreender os padrões biogeográficos dessa região.

1.5 Estudos filogenéticos

A filogenia é o ramo da biologia que estuda as relações de ancestralidade entre espécies a partir de organismos atuais ou fósseis que dispomos no presente. Uma árvore filogenética representa então a história evolutiva dos grupos presentes nela (Felsenstein 2004). Desde os anos setenta, estudos filogenéticos têm sofrido mudanças, tornando-se uma ciência mais precisa e objetiva. Vários fatores podem ter contribuído para estas mudanças, sendo os principais: (a) o refinamento e divulgação de métodos cladísticos; (b) a introdução de métodos quantitativos moleculares, e (c) o desenvolvimento de métodos numéricos para tratar novos tipos de dados, auxiliando a estimar e comparar filogenias. Atualmente, dados filogenéticos são considerados essenciais em análises de processos evolutivos históricos (Sheldon & Bledsoe 1993).

A compreensão de processos que geram a diversidade biológica, organizando os organismos em um sistema geral de referência é um dos objetivos principais da sistemática. A sistemática filogenética sugere que este sistema deve refletir as relações filogenéticas entre os táxons incluídos na classificação (Wiley et al. 1991). Segundo Amorin (1994), este é um dos objetivos de

praticamente todos os campos da Biologia.

A filogenia molecular surge com o desenvolvimento de técnicas moleculares, possibilitando o estudo das relações evolutivas entre os organismos utilizando marcadores moleculares. Estes estudos também possibilitaram estimar o tempo de divergência entre grupos, permitindo a associação dessa data a eventos geológicos (Graur & Li 2000). Os primeiros trabalhos de filogenia molecular surgem a partir dos anos oitenta (Sheldon & Bledsoe 1993). Apesar de controvérsias relacionadas a limitações da metodologia empregada, pode-se destacar o trabalho de Sibley & Ahlquist (1981) sobre filogenia molecular de aves ratitas baseada na hibridação DNA-DNA. Em 1990 estes autores publicam seu livro utilizando representantes de praticamente todas as ordens de Aves na tentativa de entender as relações entre esses grupos (Sibley & Ahlquist 1990).

Atualmente, reconstruções filogenéticas de grupos em diferentes níveis taxonômicos têm utilizado seqüências de DNA mitocondrial e nuclear. Johansson et al. (2002) utilizaram seqüências de c-myc e RAG-1 (DNA nuclear) e cyt-b (DNA mitocondrial) com o objetivo de reconstruir a filogenia dos Tyrannoidea (Aves: Suboscines), concluindo que este é um grupo monofilético. Irestedt et al. (2002) também utilizaram seqüências mitocondriais e nucleares objetivando reconstruir a filogenia dos Furnarioidea (Aves: Suboscines), permitindo realizar análises biogeográficas.

1.6 Classificação de Passeriformes, com ênfase nos Furnarioidea

Na presente Tese foi utilizado como modelo de estudo um grupo de aves da família Conopophagidae pertencente à ordem Passeriformes. Esse grupo será brevemente descrito a seguir.

A ordem Passeriformes é um grupo monofilético formado pelo maior número de espécies dentro da classe Aves, abrangendo mais da metade do número total (Sibley & Ahlquist 1990). É dividido em duas subordens com base sobretudo na estrutura da siringe: Oscines (Passeri) e Suboscines (Tyranni) (Ames 1971; Sibley & Ahlquist 1990). A dicotomia da ordem também é sustentada com base em outros caracteres morfológicos (Feduccia 1974; Rainkow 1982) e moleculares (Edwards et al. 1991; Irestedt et al. 2001). A subordem Oscines é adaptada a quase todos os tipos de hábitat, sendo formada por aproximadamente 80% das espécies de Passeriformes em todo o mundo. Já os Suboscines possuem sua distribuição praticamente restrita à região Neotropical, apresentando poucas famílias no Velho Mundo e alguns poucos gêneros na América do Norte (Ericson et al. 2002).

Atualmente são reconhecidas 14 famílias de Suboscines, sendo 11 distribuídas no Novo Mundo e divididas em duas superfamílias (Irestedt et al. 2001). A superfamília Tyrannoidea é composta pelas famílias Tyrannidae, Pipridae, Cotingidae, Oxyruncidae e Phytotomidae, enquanto que a superfamília Furnarioidea é composta pelas famílias Dendrocolaptidae, Furnariidae, Formicariidae, Thamnophilidae, Conopophagidae e Rhinocryptidae.

A superfamília Furnarioidea é endêmica da região Neotropical, sendo atualmente reconhecidas cerca de 560 espécies. As relações filogenéticas entre as famílias desse grupo ainda não são bem resolvidas (Ericson et al. 2003). Vários autores propuseram diferentes relações entre a família Conopophagidae e as demais (Irestedt et al. 2001; Sibley & Ahlquist 1990; Ames 1971; Lovette & Bermingham 2000). Ames (1971), propôs com base na morfologia da siringe, que a família Conopophagidae teria uma história filogenética mais recente com as espécies terrícolas da família Formicariidae. No entanto, Sibley & Ahlquist (1990) utilizando técnicas de hibridação DNA-DNA propuseram que a família Rinocryptidae é a que estaria mais proximamente relacionada à Conopophagidae. Mais recentemente, Lovette & Bermingham (2000) estudando o proto-oncogene *c-mos* sugeriram que a família Thamnophilidae formaria um grupo monofilético com o gênero *Conopophaga*. No entanto, esse clado só teve suporte na reconstrução por máxima verossimilhança. Posteriormente essa relação também teve suporte nos trabalhos de Irestedt et al. (2001, 2002) e Ericson et al. (2003). Sendo assim, a relação dos conopofagídeos com outras famílias de Furnarioidea ainda é incerta. As características principais das espécies do gênero *Conopophaga* estão descritas no capítulo 2.

Referências Bibliográficas

Ab'Saber, A. N. (1977). Os domínios morfoclimáticos na América do Sul: primeira aproximação. *Geomorfologia 52*, 1–22.

Aleixo, A. (2002). Molecular systematics and the role of várzea -terra-firme ecotone in the diversification of *Xiphorhyncus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk 119*, 621–640.

Ames, P. L. (1971). The morphology of the syrinx in passerine birds. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History 37*, 1–194.

Amorin, D. S. (1994). *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Entomologia.

Ayres, J. M. C. & T. H. Clutton-Brock (1992). River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist 140*, 531–537.

Bigarella, J. J., D. Andrade-Lima, & P. J. Riehs (1975). Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências 47*, 411–464.

Brown, K. S. J. (1987). Conclusions, synthesis, and alternative hypotheses. In T. C. Whitmore & K. S. Brown (Eds.), *Biogeography and Quaternary History of Tropical America*, pp. 175–196. New York: Oxford University Press.

Brown Jr., K. S. (1982). Historical and ecological factors in the biogeography of aposematic neotropical butterflies. *American Zoologist 22*, 453–471.

Cardillo, M. (1999). Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 266*, 1221–1225.

Charleston, M. A. (1996). Jungles: a new solution to the host/parasite phylogeny reconcilation problem. *Mathematical Biosciences 149*, 191–223.

Colwell, R. K. (2000). A barrier runs through it... or maybe just a river. *Proceedings of the National Academy of Sciences 97*, 13470–13472.

Costa, L. P. (2003). The historical bridge between the Amazon and Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography 30*, 71–86.

Cracraft, J. (1988). Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology 37*, 221–236.

Croizat, L. (1958). *Panbiogeography*. Caracas: publicado pelo autor.

Croizat, L. (1982). Vicariance/vicariism, panbiogeography, "Vicariance biogeography", etc.: a clarification. *Systematic Zoology 31*, 291–304.

Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder, & G. Ledec (1995). *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. Washington: The World Bank and The World Wildlife Fund.

Edwards, S. V., P. Arctander, & A. C. Wilson (1991). Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for perching birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 243*, 99–107.

Endler, J. A. (1977). *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton: Princeton University Press.

Endler, J. A. (1982). Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoologist 22*, 441–452.

Ericson, P. G., M. Irestedt, & U. S. Johasson (2003). Evolution, biogeography, and patterns os diversification in passerine birds. *Journal of Avian Biology 34*, 3–15.

Ericson, P. G. P., L. Christidis, A. Cooper, M. Irestedt, J. Jackson, U. S. Johasson, & J. A. A. Norman (2002). A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of endemic New Zealand wrens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 269*, 235–241.

Feduccia, A. (1974). Morphology of the bony stapes in New and Old World suboscines: new evidence for common ancestry. *Auk 91*, 427–429.

Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies*. Sunderland: Sinauer Associates.

Fjeldsa, J., E. Lambin, & B. Mertens (1999). Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography 22*, 63–78.

Fjeldsa, J. & J. C. Lovett (1997). Biodiversity and environmental stability. *Biodiversity and Conservation 6*, 315–323.

Fonseca, G. A. B. (1985). The vanishing Brazilian. *Biological Conservation 34*, 17–34.

Graur, D. & W. H. Li (2000). Molecular phylogenetics. In D. Grau & W. H. Li (Eds.), *Fundamentals of Molecular Evolution*, pp. 165–247. Sunderland: Sinauer Associates.

Haffer, J. (1993). Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica 69*, 15–45.

Haffer, J. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation 6*, 451–476.

Hovenkamp, P. (1997). Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics 13*, 67–79.

Hueck, K. & P. Seibert (1972). *Vegetationskarte von Sudamerika*. Stuttgart: Gustav Fischer.

Irestedt, M., J. Fjeldsa, U. S. Johansson, & P. G. P. Ericson (2002). Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution 23*, 499–512.

Irestedt, M., U. S. Johansson, T. J. Parsons, & P. G. Ericson (2001). Phylogeny os major lineages of suboscines (Passeriformes) analysed by nuclear DNA sequence data. *Journal of Avian Biology 32*, 15–25.

Johansson, U. S., M. Irestedt, T. J. Parsons, & P. G. P. Ericson (2002). Basal phylogeny of the Tyrannoidea based on camparisons of cytochrome b and exons of nuclear c-myc and RAG-1 genes. *Auk 119*, 984–995.

Joly, C. A., H. F. Leitão-Filho, & S. M. Silva (1991). O patrimônio florístico / the floristic heritage. In I. G. Câmara (Ed.), *Plano de Ação para a Mata Atlântica*, pp. 95–125. São Paulo: Ed. Scritta Oficina.

Leitão-Filho, H. d. F. (1987). Considerações sobre a florística de florestas tropicais e sub-tropicais do Brasil. *Scientia Forestalis. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais 35*, 41–46.

Lovette, I. J. & E. Bermingham (2000). c-mos variation in songbirds: Molecular evolution, phylogenetic implications, and comparisons with mitochondrial differentiation. *Molecular Biology and Evolution 17*, 1569–1577.

Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba, & F. Wesselingh (1998). The stage for Neotropical fish diversification: a history of South American rivers. In M. C. S. L. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena, & C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and Classification of Neotropical fishes*, pp. 13–48. Porto Alegre: Edipucrs.

Mares, M. A. (1992). Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science 255*, 976–979.

Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Schneider, & T. Smith (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics 31*, 533–563.

Morrone, J. J. & J. M. Carpenter (1994). In search of a method for cladistic biogeography - an empirical-comparison of component analysis, brooks parsimony analysis, and 3 area statements. *Cladistics 10*, 99–153.

Myers, A. A. & P. S. Giller (1988). Process, pattern and scale in biogeography. In A. A. Myers & P. S. Giller (Eds.), *Analytical Biogeography: an Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, pp. 3–10. London: Chapman and Hall.

Nelson, G. & D. E. Rosen (1981). Vicariance biogeography: a critique. *Systematic Zoology 30*, 501–506.

Nelson, G. J. & N. I. Platnick (1981). *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. New York: Columbia University Press.

Nores, M. (2000). Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu 100*, 419–430.

Orr, M. R. & T. B. Smith (1998). Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution 13*, 502–506.

Prance, G. (1982). *Biological Diversification in the Tropics*. New York: Columbia University Press.

Rainkow, R. J. (1982). Monophyly of the Passeriformes: test of phylogenetic hypothsis. *Auk 99*, 431–445.

Ridgley, R. S. & G. Tudor (1989). *The Birds of South America (Vol. I - The Oscine Passerines)* (1 ed.), Volume I. Austin: University of Texas Press.

Ridgley, R. S. & G. Tudor (1994). *The Birds of South America (Vol. II - The Suboscine Passerines)* (1 ed.), Volume II. Austin: University of Texas Press.

Rizzini, C. (1997). *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Rio de Janeiro: Ambito Cultural.

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

Ronquist, F. & S. Nylin (1990). Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Biology 39*, 323–344.

Rosen, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology 27*, 159–188.

Sheldon, F. H. & A. H. Bledsoe (1993). Avian molecular systematics, 1970s to 1990s. *Annual Review of Ecology and Systematics 24*, 243–278.

Sibley, C. G. & J. Ahlquist (1981). The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. *Proceedings of the Second International Congress of Systematic Evolutionary Biology*, 301–335.

Sibley, C. G. & J. E. Ahlquist (1990). *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven: Yale Univ. Press.

Silva, M. N. & J. L. Patton (1998). Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology 7*, 475–486.

Smith, T. B., R. K. Wayne, D. Girman, & M. Bruford (1997). A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science 276*, 1855–1857.

Smith, T. B., R. K. Wayne, D. J. Girman, & M. W. Bruford (2000). Evaluating the divergence with gene flow model in natural populations: the importance of ecotones in rainforest. In C. Moritz, E. Bermingham, & C. Dick (Eds.), *Rainforests: Past and Future*. Chicago: University Chicago Press.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, & D. K. Moskivits (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. Chicago: University of Chicago Press.

Wiley, E. O. (1988). Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics 19*, 513–542.

Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks, & V. A. Funk (1991). *The Complete Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures* (19 ed.). Lawrence, Kansas: University of Kansas.

CAPÍTULO 5

Considerações Finais

O presente trabalho buscou inicialmente entender as relações filogenéticas entre as espécies da família Conopophagidae e associa-las às relações históricas entre as áreas de endemismo da América do Sul. As análises filogenéticas resultaram:

- A família Conopophagidae como um grupo monofilético nas topologias a partir de 878 pb e 2270 pb. Desde modo, a presente Tese não apóia a hipótese de parafiletismo para o gênero *Conopophaga*. *C. melanogaster* seria a divergência mais antiga dentro do grupo, seguida pelo isolamento de *C. melanops* na Mata Atlântica;

- Os clados formados por indivíduos da mesma unidade taxonômica foram recuperados com alto suporte. Com exceção da espécie *C. lineata*, todas as espécies formaram grupos monofiléticos. *C. l. cearae* não se agrupa com os demais indivíduos de *C. lineata*, sendo sugerido o reconhecimento desse táxon como uma espécie válida (*C. cearae*);

- Após a especiação de *C. melanops*, aparentemente ocorreu uma rápida radiação no gênero *Conopophaga*, sendo observados dois grandes grupos com possíveis diversificações leste vs oeste da Floresta Amazônica (*C. roberti* e *C. aurita pallida/snethlageae* - leste) e (*C. ardesiaca* mais *C. castaneiceps* e *C. aurita australis* - oeste);

- Um clado formado somente por indivíduos com a mandíbula branca, sendo *C. l. cearae*, distribuído ao norte da Mata Atlântica, basal dentro desse grupo;

- O agrupamento de *C. lineata* e *C. roberti*, sendo esse podendo ser explicado por duas hipóteses:

    1. os blocos florestais (Floresta Amazônica e Mata Atlântica) já estariam isolados desde a especiação de *C. melanops* e um evento de dispersão de um ancestral amazônico para a Mata Atlântica seria uma possível explicação para a origem de *C. lineata*. Essa seria a hipótese com associação mais parcimoniosa nas análises biogeográficas;
    2. um segundo evento vicariante, após o que isolou *C. melanops*, teria isolado o ancestral de *C. lineata* na Mata Atlântica e de *C. roberti* no nordeste da Amazônia.

- Ainda dentro do grupo formado por indivíduos com mandíbula branca, a possível especiação por vicariância entre *C. castaneiceps* e *C. ardesiaca*, isolados à oeste da Floresta Amazônica.

- Um outro grande grupo, com *C. peruviana* basal à diversificação dentro de *C. aurita*.

- A possível vicariância separando, à oeste da Floresta Amazônia, a subespécie *C. aurita australis* das demais subespécies de *C. aurita* estudados.

A história das áreas de endemismo descritas para a América do Sul e espécies da família Conopophagidae foram analisadas por métodos de biogeografia cladística. A associação entre a filogenia do gênero *Conopophaga* e relações entre áreas de endemismo permitiu sugerir que:

- A Floresta Amazônica não é uma unidade biogeográfica, apresentando porções mais relacionadas a Mata Atlântica;

- Os vários eventos de dispersão propostos para explicar a relação entre os táxons da Mata Atlântica e da Floresta Amazônica parecem indicar que ocorreram mais de um contato entre esses dois blocos florestais. Sendo assim, duas possíveis hipóteses poderiam explicar esses contatos:

    1. Eventos de expansão e retração florestais devido a mudanças climáticas globais teriam isolado e conectado as florestas Amazônica e Atlântica mais de uma vez através do leste da América do Sul;
    2. As matas de galeria do Cerrado no Brasil Central poderiam ter atuado como conexão entre esses blocos florestais. Nesse caso, o ancestral dos indivíduos da família Conopophagidae com mandíbula branca possivelmente teria se distribuído na Amazônia, Mata Atlântica e enclaves florestais de áreas abertas (Cerrado e Caatinga). Posteriormente, a seleção diferenciada por hábitat poderia ter causado

a especiação de *C. l. cearae* nesses enclaves. Esse processo teria então causado o isolamento e diversificação dos táxons distribuídos na Mata Atlântica e Floresta Amazônica.

- Devido à forte relação entre o nordeste da Amazônia (Belém e Pará) e o norte da Mata Atlântica, talvez essas duas regiões devessem ser consideradas monofiléticas. Sendo assim, seria sugerido que o ´´componente SE" seja composto por sudeste da Amazônia (Rondônia), Mata Atlântica (MaN mais MaS) e o nordeste da a América do Sul.

A análise mais detalhada da distribuição das linhagens genéticas de *C. lineata* sugere que:

- a espécie *C. lineata* dividida em quatro filogrupos:
  1. um clado mais ao norte da área amostrada (sul da Bahia e nordeste de Minas Gerais), associado à subespécie *C. l. lineata*;
  2. um do sudeste de Minas Gerais, Rio de Janeiro até nordeste de São Paulo [N];
  3. outro em São Paulo e Paraná [SI];
  4. e outro do Rio Grande do Sul até Misiones [SII]
- as três linhagens acima são associadas a subespécie *C. l. vulgaris*;
- um evento vicariante na região compreendida pelo Vale do Rio Paraíba;
- uma fragmentação histórica entre as linhagens SI e SII;
- mudanças paleoclimáticas e neotectonismo na região do VRPS são os possíveis eventos históricos que influenciaram nas populações de *C. l. vulgaris*
-

A análise comparativa entre a filogeografia de *C. melanops* e *C. lineata* sugere que:

- existem dois grupos separados pelo rio São Francisco
- a divisão entre os grupos corresponde à distribuição das subespécies *C. m. nigrifrons* ao norte e *C. m. melanops* ao sul do rio São Francisco.
- que a subespécie *C. m. nigrifrons* seja reconhecida como espécie válida (*C. nigrifrons*)

- apesar de as inferências filogenéticas realizadas em *C. melanops* e *C. lineata* não serem totalmente concordantes, é possível que existam padrões de vicariância na região do VRPS
- é possível que os mesmos fatores que afetaram a distribuição das linhagens de *C. lineata*, tais como ciclos de alterações climáticas, tenham influenciado na diversificação de *C. melanops*.