

Ana Cristina Fazza

Filogeografia de *Dendrocincla turdina* e de
Drymophila squamata (Aves): subsidiando a
reconstrução da história evolutiva de
passeriformes da mata Atlântica

Phylogeography of *Dendrocincla turdina* and
Drymophila squamata (Aves): reconstruction of the
evolutionary history of passerine birds from the
Atlantic forest

São Paulo
2015

Ana Cristina Fazza

Filogeografia de *Dendrocincla turdina* e de *Drymophila squamata* (Aves): subsidiando a reconstrução da história evolutiva de passeriformes da mata Atlântica

Phylogeography of *Dendrocincla turdina* and *Drymophila squamata* (Aves): reconstruction of the evolutionary history of passerine birds from the Atlantic forest

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de doutor em Ciências Biológicas, na Área de Biologia-Genética

Orientadora: Cristina Yumi Miyaki

São Paulo
2015

Ficha catalográfica

Fazza, Ana Cristina

Filogeografia de *Dendrocincla turdina* e de *Drymophila squamata* (Aves): subsidiando a reconstrução da história evolutiva de passeriformes da mata Atlântica

97 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

1. Diversidade genética 2. Dendrocolaptidae
3. Thamnophilidae 4. Biogeografia
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

Comissão julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a). Cristina Yumi Miyaki
Orientadora

À minha sobrinha e afilhada Olivia,
que traga muita luz ao mundo.
Aos meus pais pelo amor
e apoio incondicionais.

“Não obstante, o naturalista viajando de norte ao sul, por exemplo, não pode deixar de maravilhar-se pela maneira como grupos sucessivos de seres especificamente distintos, ainda que em estreita relação uns com os outros, se substituem reciprocamente. Veem-se aves carecidas: o seu canto é quase semelhante; os ninhos são construídos quase da mesma forma; os ovos são quase da mesma cor, contudo são espécies diferentes.”

Charles Darwin

A Origem das Espécies

Capítulo XII- Distribuição geográfica

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Cristina Y. Miyaki, pelo exemplo de ética profissional, pela confiança e paciência, pelo esmero com a correção dos nossos trabalhos, por ser sempre atenciosa e disposta a ajudar. A admiração, respeito e gratidão que eu tenho são imensuráveis, agradeço muito pela oportunidade em ter realizado esse trabalho sob sua orientação.

Aos amigos do LGEMA “antigos” Adriana, André, Bruno, Carol, Cibele, Danilo, Fábio, Henrique Batalha, Henrique Messias, Marcos, Natalia, Rafaella, Ricardo, Tiago e “novos” Ana Beatriz, Claydson, Denise, Erica, Fernanda, Maria, Greg, Yair pelo agradável convívio e valiosas discussões científicas, a troca de aprendizado e ajuda foram fundamentais, assim como os momentos de descontração.

To Mike Hickerson, for accepting me at his lab with joy and for his confidence in my work, even without any previous contact. It was a unique experience that influenced my professional life. I’m thankful for all the thoughts and considerations about my work.

To Hickerlab fellows Diego, John, J.T., Stephen, Terry, Tyler, Xander, for all helpful discussions and very friendly (and cozy) atmosphere, where I’ve learned a lot of new methods. And also for all the nice moments outside the lab, having a good time. These are happy memories.

Aos diversos colegas que me ensinaram a maioria do que eu sei sobre trabalho de campo e que foi um imenso prazer ter a oportunidade de ir coletar junto: Fábio Amaral, Henrique Batalha, Luciano Lima e Tiago Ribeiro (por compartilharem minha alegria em ver – e coletar - uma *Dendrocincla turdina* pela primeira vez!), Claydson Assis, Deborah Oliveira, Fábio Schunck, Gregory Thom, Lucas Araujo, Marco Antonio Rego, Marcos Maldonado e Vitor Piacentini, apenas essa citação nos agradecimentos é muito pouco pela minha gratidão pela ajuda nas coletas e pelos ensinamentos ornitológicos de cada um de vocês.

Aos diversos curadores que gentilmente nos emprestaram valiosas amostras para esse trabalho: Fabrício Santos e todos seus colaboradores que coletaram as amostras (UFMG), Henrique Rajão (PUC-RJ), Luiz Gonzaga (UFRJ), Marcos Raposo (MNRJ), Mercival R. Francisco e Pedro M. Galetti Jr (UFSCar), Rômulo Ribon (MZUFV).

Ao IBAMA e ao ICMBio pelas licenças para coleta.

À Lynx Edicions por gentilmente permitirem o uso das pranchas das espécies do Handbook of the Birds of the World Alive.

Aos funcionários da USP, principalmente do IB, por toda ajuda durante esse período Deisy, Lucileni, Shirlene, Erika, Eduardo, Genu, Maria, todos os secretários do Departamento de Genética e da pós-graduação.

À FAPESP, CAPES, CNPq, Pró-Reitoria de Pesquisa da USP, Instituto de Biociências, BioComp, NSF pelo financiamento do projeto. À CAPES e a FAPESP pelas bolsas de estudo.

Ao Marcos Maldonado Coelho por ter dado a ideia e incentivado o trabalho com *Drymophila squamata*.

To Ana Carnaval and all her lab students Amanda, Barbara, Brandon, Danielle, Ivandy, Ivan, Jason, Maria Strangas, Tony, Zoe, also from other labs Mariano, Peter, Robert, Jamie. You made my CCNY experience awesome.

Aos meus amigos da graduação da UNESP- S. J. Rio Preto que estão sempre que possível em contato e apoiando o meu trabalho. Em especial a Paulinha, que sempre se interessa e me incentiva com suas palavras de otimismo!

Aos meus amigos da Biologia que estão espalhados pelo Brasil e que mesmo assim sempre me animam para continuar o trabalho e me distraem quando preciso não pensar nele.

Aos meus amigos de São Paulo que estão mais presentes no dia a dia e contribuem para que sempre me inspirem a crescer pessoal e profissionalmente.

To my friends who helped me a lot when I was abroad: Lilian, Thiago, Diego, Enrique, Kayla, and Lola. Also I'm specially grateful to Stephen and Elodie, who kindly invited me to live at their home and made my US experience much more pleasant and happy.

Ao Fausto, por toda a paciência, compreensão e carinho.

À minha família, minhas irmãs Ana Carolina e Ana Karina, meu cunhado Cristiano, minhas sobrinhas Malu e Olivia, e especialmente aos meus pais Edson e Luci, por acreditarem em mim, por me incentivarem muito e serem curiosos em entender o que eu estudo, pelo apoio financeiro, por todo amor, carinho e cuidado que tem comigo.

À Deus, por toda inspiração.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
INTRODUÇÃO GERAL	1
Referências bibliográficas	7
OBJETIVOS	13
1 CAPÍTULO 1 – Estrutura populacional e filogeografia de <i>Dendrocicla turdina</i>	
Resumo	17
Abstract	18
1.1 Introdução	19
1.2 Material e Métodos	21
1.3 Resultados	30
1.4 Discussão	36
1.5 Referências bibliográficas	41
2 CAPÍTULO 2 – Estudo filogeográfico de <i>Drymophila squamata</i>	
Resumo	49
Abstract	50
2.1 Introdução	51
2.2 Material e Métodos	53
2.3 Resultados	61
2.4 Discussão	69
2.5 Referências bibliográficas	78
DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES	85
Referências bibliográficas	89
APÊNDICES	91

RESUMO

No presente trabalho nós investigamos a história filogeográfica de dois passeriformes: *Dendrocincla turdina* (Dendrocolaptidae) e *Drymophila squamata* (Thamnophilidae). As duas espécies são endêmicas de baixadas da Mata Atlântica e boa parte de suas distribuições é coincidente, mas *D. turdina* chega a altitudes maiores e *D. squamata* ocorre em uma região disjunta no nordeste onde *D. turdina* não ocorre. Foram analisadas a estrutura genética das duas espécies e suas histórias demográficas, também foram feitas inferências sobre os processos históricos que poderiam ter contribuído para a diversidade genética que observamos hoje. Para *D. turdina* foram utilizados sete microssatélites, um marcador mitocondrial e um íntron. Enquanto para *D. squamata* foram utilizados um marcador mitocondrial e dois íntrons. O primeiro capítulo da Tese aborda os dados de *D. turdina*, que mostraram ausência de estrutura geográfica e evidências de expansão populacional. A utilização de microssatélites reforçou a possibilidade de ser uma população única, uma vez que, dada a alta taxa de mutação desses marcadores, em geral é possível detectar divergências recentes. A expansão demográfica foi evidenciada e datada a partir do último máximo glacial (UMG) baseado no marcador mitocondrial e no íntron. A computação Bayesiana aproximada (ABC) foi utilizada para testar esse cenário de população única com expansão populacional baseado nos nove marcadores. Os parâmetros estimados foram congruentes com os resultados das outras análises. Parece ter ocorrido um gargalo genético seguido por aumento do tamanho populacional, sendo que no UMG o tamanho efetivo populacional era duas ordens de grandeza menor do que o atual. No segundo capítulo da Tese analisamos a espécie *D. squamata*, para a qual foram encontradas quatro linhagens mitocondriais separadas geograficamente. Sendo que as linhagens Sul, Centro e Norte parecem ter se divergido durante o Pleistoceno médio, enquanto o grupo Nordeste, composto pela população disjunta, parece ter se diversificado há mais tempo, cerca de 1,1 milhão de anos atrás. Para os clados Sul e Norte foram identificadas expansões demográficas no UMG. Tanto eventos geotectônicos quanto oscilações climáticas do Quaternário podem ter atuado no processo de diversificação; enquanto os rios podem ter contribuído para a manutenção

dessas divergências, ao menos entre os clados Norte e Centro. Os grupos genéticos encontrados no presente estudo não condizem com a distribuição geográfica descrita para as subespécies descritas de *D. squamata*, isso indica a necessidade de uma revisão taxonômica. A divergência do clado Nordeste parece ser bastante antiga e essa linhagem ocorre em uma área reduzida e impactada da mata Atlântica, além de geograficamente isolada das maior área de distribuição do táxon. Isso indica que o clado Nordeste merece atenção quanto à sua conservação. A presente Tese contribuiu com o melhor entendimento da distribuição da diversidade genética das espécies aqui estudadas e da história da biodiversidade da mata Atlântica, trazendo informações sobre dois táxons com histórias filogeográficas diferentes, embora possivelmente moldadas por processos semelhantes.

ABSTRACT

Here we present the phylogeographic history of two Passerine birds: *Dendrocincla turdina* (Dendrocolaptidae) and *Drymophila squamata* (Thamnophilidae). Both are endemic species of the Atlantic Forest lowlands and their occurrence overlaps along most of their geographic distribution, but *D. turdina* reaches higher altitudes and *D. squamata* has in a disjunct population in the northeast, where *D. turdina* does not occur. The genetic structure and the demographic history of both species was studied, and inferences about potential historical processes that could have influenced their genetic diversity pattern were made. For *D. turdina* we used seven microsatellites and sequences of one mitochondrial (mtDNA) gene and one intron. For *D. squamata* sequences of one mtDNA gene and two introns were obtained. The first chapter shows that *D. turdina* does not present population genetic structure but has evidences of population expansion. Microsatellite analyses also show absence of structure and given their high mutation rates, this indicates that there is no evidence of any recent divergences. Results based on mtDNA and intron sequences showed that the demographic expansion started during the last glacial maximum (LGM). Approximate bayesian computation (ABC) was used to test this scenario of a unique population with expansion based on nine molecular markers. The results were congruent with those from other analyses. It seems that a bottleneck was followed by an increase of population size, and at the LGM the population effective size was two orders of magnitude lower than nowadays. The second chapter presents data on *D. squamata*. Four mitochondrial lineages that are geographically separated were observed. Lineages South, Center, and North seem to have diverged in the middle of the Pleistocene and the Northeast lineage, that grouped the disjunct population, seems to have diverged around 1.1 million years ago. Clades South and North presented evidences of demographic expansions during the LGM. Both geotectonic and climatic oscillations from the Quaternary could have been involved in the diversification process; while rivers may helped to maintain the lineages differentiated, at least clades North and Center. The geographic distribution of these lineages did not match the one described for *D. squamata* subspecies. Thus, indicating that a taxonomic revision is needed. The

divergence of the Northeast lineage seems to be old and it occurs in a reduced and deforested area, besides it is geographically isolated from the main distribution of the species. This highlights that the conservation of the Northeast lineage should be granted major attention. This thesis contributed with data on two avian species with distinct phylogeographic histories that could have been shaped by similar processes that occurred in the Atlantic forest.

INTRODUÇÃO GERAL

Entender como e quando as espécies se diversificaram e porque algumas regiões apresentam riqueza maior do que outras têm intrigado os pesquisadores desde os primeiros naturalistas como, por exemplo, Darwin, Wallace e Humboldt (ANTONELLI & SANMARTÍN, 2011). O aumento da biodiversidade com a diminuição da latitude, ou seja, dos pólos em direção ao Equador, conhecido como gradiente latitudinal de biodiversidade, é um padrão biogeográfico bem descrito, como pode ser visualizado nos mapas que ilustram esse gradiente para espécies de vertebrados terrestres (Figura 1; MANNION *et al.*, 2014) e de aves (Figura 2; JENKINS *et al.*, 2013).

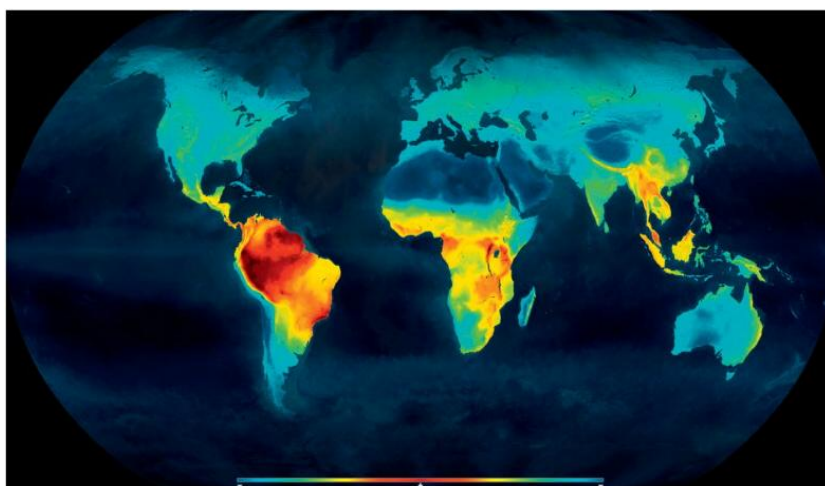


Figura 1. Mapa de gradiente latitudinal de biodiversidade de vertebrados terrestres. O gradiente do vermelho ao azul indica maior para menor riqueza de espécies (Fonte: MANNION *et al.*, 2014).

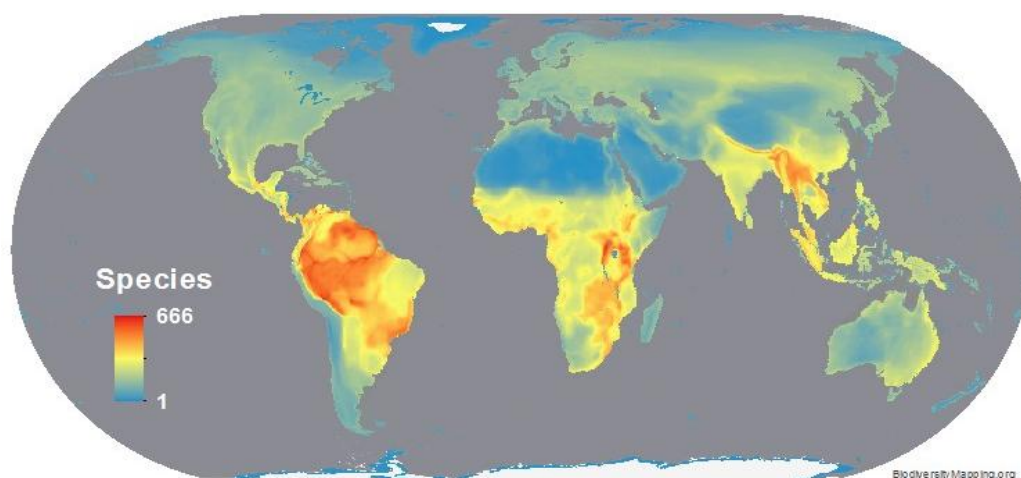


Figura 2. Mapa de gradiente latitudinal de biodiversidade de aves. O gradiente do vermelho ao azul indica maior para menor riqueza de espécies (Fonte: www.biodiversitymapping.org, baseado em JENKINS *et al.*, 2013).

Não há um consenso sobre o que gerou e mantém esse gradiente de biodiversidade, mesmo existindo algumas hipóteses que buscam explicar sua origem (KRUG *et al.*, 2009; JABLONSKI *et al.*, 2006; RULL, 2011; MANNION *et al.*, 2014). Contudo, a enorme diversidade observada na região tropical é inquestionável.

A região zoogeográfica neotropical contém tanto a região tropical quanto a região temperada e apresenta alta concentração de endemismos, como a encontrada na mata Atlântica (MYERS *et al.*, 2000), que é o bioma em foco no presente estudo. A mata Atlântica, segunda maior floresta tropical do continente sul americano, tem sua cobertura original estimada em 1.315.460 km² (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA & INPE, 2009) com ocorrência na costa leste do Brasil desde o Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul e estende-se pelo interior do país até o nordeste da Argentina (Misiones) e sul do Paraguai (DINERSTEIN *et al.*, 1995, FIASCHI & PIRANI, 2009). O bioma encontra-se atualmente isolado das outras formações florestais da América do Sul (Amazônia e Floresta Andina) pela diagonal seca formada pelos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco (AB'SABER, 1977).

A área remanescente de mata Atlântica é estimada entre 11,4 a 16% da vegetação original (RIBEIRO *et al.*, 2009). O diferencial dessa estimativa em relação às de trabalhos anteriores, que estimavam de 7,5 a 8% de floresta restante (MYERS *et al.*, 2000), é a inclusão de fragmentos menores do que 100 ha e florestas secundárias em estágio intermediário de regeneração (RIBEIRO *et al.*, 2009). Apesar de aparentemente ser um valor mais elevado, infelizmente o estado geral de conservação do bioma é preocupante. A maioria dos fragmentos é menor do que 50 ha com distância média de 1,4 km entre eles (RIBEIRO *et al.*, 2009). As áreas mais extensas de mata se localizam ao sul e sudeste do Brasil (Figura 3) e apenas 9% se encontram em áreas de preservação (GUATURA, 1996; RANTA *et al.*, 1998; ZAÚ, 1998; MYERS *et al.*, 2000; RIBEIRO *et al.*, 2009).

Apesar de o bioma estar consideravelmente reduzido, ainda abriga uma enorme variedade de microhábitats, pois devido à sua grande extensão, abrange diferentes climas (ocorrendo acima e abaixo do trópico de Capricórnio), tipos de vegetação (formações abertas, mistas e densas, semi-decíduas e decíduas), tipos de solos e índices pluviométricos que estão relacionados à riqueza, abundância e endemismos observados (TABARELLI *et al.*, 2005). Em 2003, Silva e Casteletti

fizeram uma avaliação das subregiões biogeográficas observadas na mata Atlântica pela presença de espécies endêmicas e a dividiram em seis subregiões: Brejos nordestinos, Pernambuco, São Francisco, Diamantina, Bahia e Serra do Mar; e em duas subregiões de transição: Florestas de interior e Florestas de Pinheiros Brasileiros. Estas subregiões foram reavaliadas e refinadas por Ribeiro *et al.* (2011) utilizando 19 variáveis ambientais e altitude e resultaram em 55 subregiões biogeográficas, caracterizando a heterogeneidade do bioma.

O bioma abriga cerca de 20.000 espécies de plantas e 1.361 espécies de vertebrados, sendo 2,7 e 2,1% endêmicas, respectivamente (MYERS *et al.*, 2000). Em relação à avifauna, das 620 espécies observadas nesse bioma, 181 são endêmicas (uma das mais altas taxas de endemismo de aves em todo o mundo) e quase 68% dessas espécies são consideradas raras (GOERCK, 1997; MYERS *et al.*, 2000). Devido à sua megadiversidade, alto número de endemismos e grande perda da área original, a mata Atlântica abrange importantes áreas para conservação (JENKINS *et al.*, 2013). O modo como essa notável diversidade de espécies surgiu no bioma também é pouco conhecido.

Dentre os modelos teóricos acerca do processo de diversificação de espécies em florestas tropicais podemos citar a hipótese dos refúgios (HAFFER, 1969; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970), a hipótese dos rios (WALLACE, 1876; AYRES & CLUTTON-BROCK, 1992), a hipótese de distúrbio-vicariância (COLINVAUX, 1998) e a hipótese dos gradientes ecológicos (ENDLER, 1982; TERBORGH, 1985). Os três primeiros modelos consideram o isolamento geográfico das populações, que dado o devido tempo, pode promover diferenciação entre elas podendo levar à especiação. O quarto modelo considera a seleção natural como principal fator que levaria à diferenciação.

A hipótese dos refúgios foi proposta por Haffer (1969), visando explicar a especiação de aves da Amazônia, e por Vanzolini e Williams (1970), com o estudo do complexo *Anolis chrysolepis*. De acordo com essa hipótese, nos períodos de clima frio e seco durante as flutuações climáticas cíclicas do planeta, haveria a retração das áreas florestadas em pequenos fragmentos isolados uns dos outros por áreas abertas, o que causaria o isolamento das populações em “refúgios florestais”. As populações dependentes de floresta que teriam permanecido isoladas nesses

refúgios poderiam ter acumulado diferenças suficientes a ponto de resultar em especiação de alguns grupos. Assim, mesmo em períodos quentes e úmidos, quando as florestas se expandiriam e até se encontrariam, seus organismos já poderiam estar diferenciados permanecendo como entidades independentes (HAFFER, 1969; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970). Essa hipótese não foi refutada em estudos filogeográficos de espécies de diversos grupos presentes na mata Atlântica, como *Xiphorhynchus fuscus* (ave; CABANNE *et al.*, 2008), *Sclerurus scansor* (ave; D'HORTA *et al.*, 2011), *Hypsiboas albomarginatus*, *H. semilineatus* e *H. faber* (anfíbios; CARNAVAL *et al.*, 2009), *Desmodus rotundus* (mamífero; MARTINS *et al.*, 2009) e *Dalbergia nigra* (planta; RIBEIRO *et al.*, 2010). Mas para mamíferos do gênero *Trinomys* os refúgios não parecem ter sido responsáveis pela diversificação do grupo, embora possam ter influenciado e modelado a distribuição atual de suas espécies e populações (LARA & PATTON, 2000). E ainda, em um estudo de paleomodelagem climática utilizando o anfíbio *Rhinella crucifer*, a hipótese do refúgio foi refutada como principal mecanismo envolvido na diversificação, sendo que as quebras filogeográficas coincidiam com algumas barreiras geográficas (THOMÉ *et al.*, 2010).

Incongruências entre os resultados obtidos para diferentes espécies evidenciam que seja pouco provável que uma única hipótese possa explicar os padrões gerais de diversificação em uma região geograficamente complexa como a mata Atlântica. Ou seja, outras hipóteses também poderiam explicar os padrões encontrados e, portanto, eles não podem ser considerados mutuamente exclusivos (LARA & PATTON, 2000; THOMÉ *et al.*, 2010). Assim, outra hipótese bastante citada é a dos rios como barreiras (WALLACE, 1876; AYRES & CLUTTON-BROCK, 1992), segundo a qual a origem de rios poderia agir como barreira geográfica limitando a dispersão em determinadas espécies que, na condição de alopatria, poderiam acumular diferenças em margens opostas dos rios. Essa hipótese dos rios foi evocada para explicar o padrão geográfico do complexo *Gymnodactylus darwinii* amostrado na mata Atlântica (réptil; PELLEGRINO *et al.*, 2005).

Ao contrário desses modelos que consideram o isolamento geográfico entre as populações, existe a hipótese dos gradientes ecológicos. Ela postula que a seleção natural agiria como fator principal na diversificação de espécies que habitam

áreas contíguas com diferenças ecológicas entre elas, como ocorre com alguns grupos de aves dos Andes (SMITH *et al.*, 1997; TERBORGH, 1985).

Essas hipóteses de diversificação podem ser testadas (com diferentes níveis de precisão) pela análise da distribuição geográfica dos táxons e estudos filogenéticos ou filogeográficos (BATES *et al.*, 1998). A filogeografia foi definida por John C. Avise em 1987 como o estudo dos “...princípios e processos que determinam a distribuição geográfica da diversidade genética intraespecífica” (AVISE, 1987; AVISE, 1998). Na mata Atlântica os estudos filogeográficos têm sido realizados para diversos grupos de organismos, contribuindo na compreensão da história biogeográfica desses táxons, como aves (CABANNE *et al.*, 2008; D’HORTA *et al.*, 2011; MALDONADO-COELHO, 2012; AMARAL *et al.*, 2013), anfíbios (CARNAVAL *et al.*, 2009; FITZPATRICK *et al.*, 2009; BRUNES *et al.*, 2010; THOMÉ *et al.*, 2010; AMARO *et al.*, 2012; BELL *et al.*, 2012), répteis (PELLEGRINO *et al.*, 2005; GRAZZIOTIN *et al.*, 2006), mamíferos (HARRIS *et al.*, 2005; MORAES-BARROS *et al.*, 2006; MARTINS *et al.*, 2009), insetos (BATALHA FILHO *et al.*, 2010) e plantas (PINHEIRO *et al.*, 2011; RIBEIRO *et al.*, 2010).

Esses trabalhos apresentam alguns resultados comparáveis, como por exemplo, nos táxons em que se observa estruturação genética populacional, existe certa congruência na sua distribuição geográfica, com três quebras principais ao longo da mata Atlântica: na região do Rio São Francisco, na região do Rio Doce e na região próxima ao Rio Paraíba do Sul. Embora haja alguma congruência espacial, nem sempre há concordância temporal dessas quebras filogeográficas, as quais foram datadas em alguns casos para o Pleistoceno e, em outros, no Plioceno. Por outro lado, algumas espécies de aves da mata Atlântica não apresentaram estrutura geográfica, mas possuem sinais de expansão demográfica (CABANNE *et al.*, 2012; BATALHA FILHO *et al.*, 2012).

Nos estudos filogeográficos é importante considerar que as populações naturais podem possuir histórias complexas, e uma metodologia que permite avaliar as forças que podem ter influenciado a variabilidade genética dentro e entre populações é a simulação computacional de diferentes cenários evolutivos com base em um conjunto de dados moleculares (CSILLÉRY *et al.*, 2010). Em 2002, Beaumont *et al.* propuseram um método para realizar inferência estatística

Bayesiana chamado de ABC (*Approximate Bayesian Computation*), que utiliza estatísticas sumárias (valores calculados a partir dos dados para representar o máximo de informação na sua forma mais simples) e simulações, possibilitando inferir qual(is) modelo(s) simulado(s) melhor explicaria(m) os dados (HEY & NIELSEN, 2007; CSILLÉRY *et al.*, 2010; BEAUMONT *et al.*, 2010).

Inferências filogeográficas estatísticas baseadas em testes de modelos têm sido bastante utilizadas recentemente e permitiram muitos avanços nos estudos filogeográficos. Por exemplo, no início do desenvolvimento da filogeografia, os estudos eram basicamente descritivos, ou seja, a história demográfica de um táxon era inferida a partir da interpretação direta de uma genealogia de um único loco (HICKERSON *et al.*, 2010). Atualmente, a filogeografia está se transformando em uma disciplina mais integrativa, deixando de ser apenas uma ponte entre a filogenia e a genética de populações (HICKERSON *et al.*, 2010). A área passou a incluir o uso de modelos coalescentes para estimar parâmetros, a testar modelos *a priori*, estimando histórias demográficas espacialmente explícitas e a testar se há congruências espaciais e/ou temporais entre os táxons com distribuições geográficas comparáveis (HICKERSON *et al.*, 2010).

Nesse contexto, o presente trabalho utilizou a filogeografia estatística para analisar a história evolutiva de duas espécies endêmicas de passeriformes da mata Atlântica. *Dendrocincla turdina* (Dendrocolaptidae) que ocorre na costa leste do Brasil desde a Bahia até o Rio Grande do Sul, estendendo a distribuição para o interior do Brasil até o nordeste da Argentina (Misiones) e leste do Paraguai (SICK, 1997; MARANTZ *et al.*, 2003) e seu estudo filogeográfico é apresentado no Capítulo 1. Já *Drymophila squamata* (Thamnophilidae) ocorre desde a Bahia até o nordeste do Rio Grande do Sul, incluindo uma população disjunta em Alagoas (SICK, 1997; ZIMMER & ISLER, 2003) e seu estudo é apresentado no Capítulo 2. As duas espécies ocorrem em áreas de baixada da mata Atlântica, sendo que a distribuição mais restrita de *D. squamata* se sobrepõe à de *D. turdina*, exceto em Alagoas, e *D. squamata* é observada apenas até 900 m de altitude, enquanto *D. turdina* ocorre até 1250 m acima do nível do mar (SICK, 1997; MARANTZ *et al.*, 2003; ZIMMER; ISLER, 2003). Comparações dos resultados das duas espécies são abordadas no capítulo final (Discussão geral e conclusões) da presente Tese.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER AN (1977) Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52: 1-22.

AMARAL FR, ALBERS PK, EDWARDS SV, MIYAKI CY (2013) Multilocus tests of Pleistocene refugia and ancient divergence in a pair of Atlantic forest antbirds (*Myrmeciza*). *Molecular ecology* 22: 3996-4013.

AMARO RC, RODRIGUES MT, YONENAGA-YASSUDA Y, CARNAVAL AC (2012) Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 880-888.

ANTONELLI A, SANMARTÍN I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403-414.

AVISE JC, ARNOLD J, BALL RM, BERMINGHAM E, LAMB T, NEIGEL JE, REEB CA, SAUNDERS NC (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematic. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.

AVISE JC, WALKER D, JOHNS GC (1998) Speciation duration and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 265: 1707-1712.

AYRES JMC, CLUTTON-BROCK TH (1992) River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist* 140: 531-537.

BATALHA FILHO H, CABANNE GS, MIYAKI CY (2012) Phylogeography of an Atlantic forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 892-902.

BATALHA FILHO H, WALDSCHMIDT AM, CAMPOS LAO, TAVARES MG, FERNANDES-SALOMÃO TM (2010) Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie* 534-547.

BATES JM, HACKETT SJ, CRACRAFT J (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *Journal of Biogeography* 25: 783-793.

BEAUMONT MA (2010) Approximate bayesian computation in evolution and ecology. *The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 41: 379-406.

BEAUMONT MA, ZHANG W, BALDING DJ (2002) Approximate bayesian computation in population genetics. *Genetics* 162: 2025-2035.

BELL RC, BRASILEIRO CA, HADDAD CFB, ZAMUDIO KR (2012) Evolutionary history of *Scinax* treefrogs on land-bridge islands in south-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 39: 1733–1742.

BRUNES TO, SEQUEIRA F, HADDAD CFB, ALEXANDRINO J (2010) Gene and species trees of a Neotropical group of treefrogs: genetic diversification in the Brazilian Atlantic forest and the origin of a polyploidy species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1120-1133.

CABANNE GS, D'HORTA FM, SARI EHR, SANTOS FR, MIYAKI CY (2008) Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 760–773.

CABANNE GS, SARI HER, MEYER D, SANTOS FR, MIYAKI CY (2012) Matrilineal evidence for demographic expansion, low diversity and lack of phylogeographic structure in the Atlantic forest endemic greenish schiffornis *Schiffornis virescens*. *Journal of Ornithology* 154: 371-384.

CARNAVAL AC, HICKERSON MJ, HADDAD CFB, RODRIGUES MT, MORITZ C (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323: 785-789.

COLINVAUX PA (1998) A new vicariance model for Amazonian endemics. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 95: 96.

CSILLÉRY K, BLUM AGB, GAGGIOTTI OE, FRANÇOIS O (2010) Approximate bayesian computation (ABC) in practice. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 410-418.

D'HORTA FM, CABANNE GS, MEYER D, MIYAKI CY (2011) The genetic effects of late quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic forest passerine. *Molecular Ecology* 20: 1923-1935.

DINERSTEIN E, OLSON, DM, GRAHAM PJ, WEBSTER AL, PRIMM, SA, BOOKBINDER MP, LEDEC G (1995) A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank, Washington D.C.

ENDLER J.A. (1982) Pleistocene forest refuges: fact or fancy? In: Prance GT (ed) *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, pp. 641 – 657

FIASCHI P, PIRANI JR (2009) Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 477-496.

FITZPATRICK SW, BRASILEIRO CA, HADDAD CFB, ZAMUDIO KR (2009) Geographical variation in genetic structure of an Atlantic coastal forest frog reveals regional differences in habitat stability. *Molecular Ecology* 18: 2877-2896.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA, INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (2009) Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2005-2008, São Paulo.

GOERCK JM (1997) Patterns of rarity in the birds of the Atlantic forest of Brazil. *Conservation Biology* 11: 112-118.

GRAZZIOTIN FG, MONZEL M, ECHEVERRIGARAY S, BONATTO SL (2006) Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic forest. *Molecular Ecology* 15: 3969-3982.

GUATURA IN, CORRÊA F, COSTA JPO, AZEVEDO PUE (1996) A questão fundiária: roteiro para a solução dos problemas fundiários nas áreas protegidas da Mata Atlântica. Roteiro para a conservação de sua biodiversidade. Série Cadernos da Reserva da Biosfera, Caderno nº 1, 47 p.

HAFFER J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.

HARRIS EE, GIFALLI-IUGHETTI C, BRAGA ZH, KOIFFMANN CP (2005) Cytochrome b sequences show subdivision between populations of the brown howler monkey (*Alouatta guariba*) from Rio de Janeiro and Santa Catarina, Brazil. *Neotropical Primates* 13: 16-21.

HEY J, NIELSEN R (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 2785-2790.

HICKERSON MJ, CARSTENS BC, CAVENDER-BARES J, CRANDALL KA, GRAHAM CH, JOHNSON JB, RISSLER L, VICTORIANO PF, YODER AD (2010) Phylogeography's past, present, future: 10 years after *Avise*, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 291-301.

JABLONSKI D, ROY D, VALENTINE JW (2006) Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314: 102-106.

JENKINS CN, PIMM SL, JOPPA LN (2013) Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 110: 2602-2610.

KRUG AZ, JABLONSKI D, VALENTINE JW, ROY K (2009) Generation of Earth's first-order biodiversity pattern. *Astrobiology* 9: 113-124.

LARA MC, PATTON JL (2000) Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimididae) in the Atlantic forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130: 661-686.

MALDONADO-COELHO M (2012) Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic forest fire-eye antbirds (Aves: *Thamnophilidae*). *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 900-924.

MANNION PD, UPCHURCH P, BENSON RBJ, GOSWAMI A (2014) The latitudinal biodiversity gradient through deep time. *Trends in Ecology and Evolution* 29: 42-50.

MARANTZ C, ALEIXO A, BEVIER LR, PATTEN MA (2003) Family *Dendrocolaptidae* (Woodcreepers). In: del Hoyo J, Elliott A, Christie D (eds). *Handbook of the Birds of*

the World, volume 8, Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 358-447.

MARTINS FM, TEMPLETON AR, PAVAN ACO, KOHLBACH BC, MORGANTE JS (2009) Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology* 9: 294-307.

MORAES-BARROS N, SILVA JAB, MIYAKI CY, MORGANTE JS (2006) Comparative phylogeography of the Atlantic forest endemic sloth (*Bradypus torquatus*) and the widespread three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) (Bradypodidae, Xenarthra). *Genetica* 126: 189-198.

MYERS N, MITTERMEIER RA, MITTERMEIER CG, FONSECA GAB, KENT J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

PELLEGRINO KCM, RODRIGUES MT, WAITE AN, MORANDO M, YASSUDA YY, SITES JR JW (2005) Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 13-26.

PINHEIRO F, BARROS F, PALMA-SILVA C, FAY MF, LEXER C, COZZOLINO S (2011) Phylogeography and genetic differentiation along the distributional range of the orchid *Epidendrum fulgens*: a Neotropical coastal species not restricted to glacial refugia. *Journal of Biogeography* 38: 1923-1935.

RANTA P, BLOM T, NIEMELÄ J, JOENSUU E, SIITONEN M (1998) The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.

RIBEIRO MC, MARTENSEN AC, METZGER JP, TABARELLI M, SCARANO F, FORTIN MJ (2011) The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In Zachos FE, Habel JC (eds.) *Biodiversity Hotspots*. Springer, Berlin, pp. 405-434.

RIBEIRO MC, METZGER JP, MARTENSEN AC, PONZONI FJ, HIROTA MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.

RIBEIRO RA, LEMOS-FILHO JP, RAMOS ACS, LOVATO MB (2010) Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity* 106: 46-57.

RULL V (2011) Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 508-513.

SICK H (1997) *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.

SILVA JMC, CASTELETTI CH (2003) Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal C, Câmara IG (eds). *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook*. Island Press, Washington, pp. 43-59.

SMITH TB, WAYNE RK, GIRMAN DJ, BRUFORD MW (1997) A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855–1857.

TABARELLI M, PINTO LP, SILVA JMC, HIROTA M, BEDÊ L (2005) Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 19: 695-700.

TERBORGH J (1985) The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology* 66: 1237-1246.

THOMÉ MTC, ZAMUDIO KR, GIOVANELLI JGR, HADDAD CFB, BALDISSERA JR. FA, ALEXANDRINO J (2010) Phylogeography of endemic toads and post-pliocene persistence of the Brazilian Atlantic forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 1018-1031.

VANZOLINI PE, WILLIAMS EE. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: iguanidae). *Arquivos de Zoologia (São Paulo)* 19: 1–298.

WALLACE AR (1876) *The Geographic Distribution of Animals*, volume 1. Macmillan, London.

ZAÚ AS (1998) Fragmentação da Mata Atlântica: aspectos teóricos. *Floresta e Ambiente* 5: 160-170.

ZIMMER KJ, ISLER ML (2003) Family *Thamnophilidae* (typical antbirds). In: del Hoyo J, Elliott A, Christie D (Eds). *Handbook of the Birds of the World*, volume 8, Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448-681.

OBJETIVOS

Os objetivos do presente estudo foram:

- Caracterizar a estrutura genética populacional e filogeográfica de *Dendrocincla turdina* na sua área de ocorrência, utilizando dados de sequências mitocondriais e dados nucleares (microsatélites e sequências de íntron) e teste de modelo usando ABC;
- Analisar a estrutura filogeográfica de *Drymophila squamata* ao longo da mata Atlântica utilizando dados de sequências mitocondriais e nucleares e testar cenários evolutivos para a espécie;
- Comparar a história evolutiva de *D. turdina* e *D. squamata*, espécies de baixada na mata Atlântica.

DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

Foram analisadas as histórias filogeográficas de dois passeriformes com distribuição sobreposta ao longo de suas ocorrências na mata Atlântica (Figura 1). Ambos são endêmicos do bioma e, interessante, apresentam padrões de estrutura genética discordantes, como pudemos verificar no presente trabalho. *Dendrocincla turdina* não apresentou grupos geneticamente diferenciados com distribuição geográfica congruente, tendo sido considerada aqui como uma espécie sem estruturação genética (Capítulo 1). Enquanto *Drymophila squamata* apresentou-se subdivida em quatro clados bem suportados pelas análises com DNA mitocondrial (Capítulo 2).

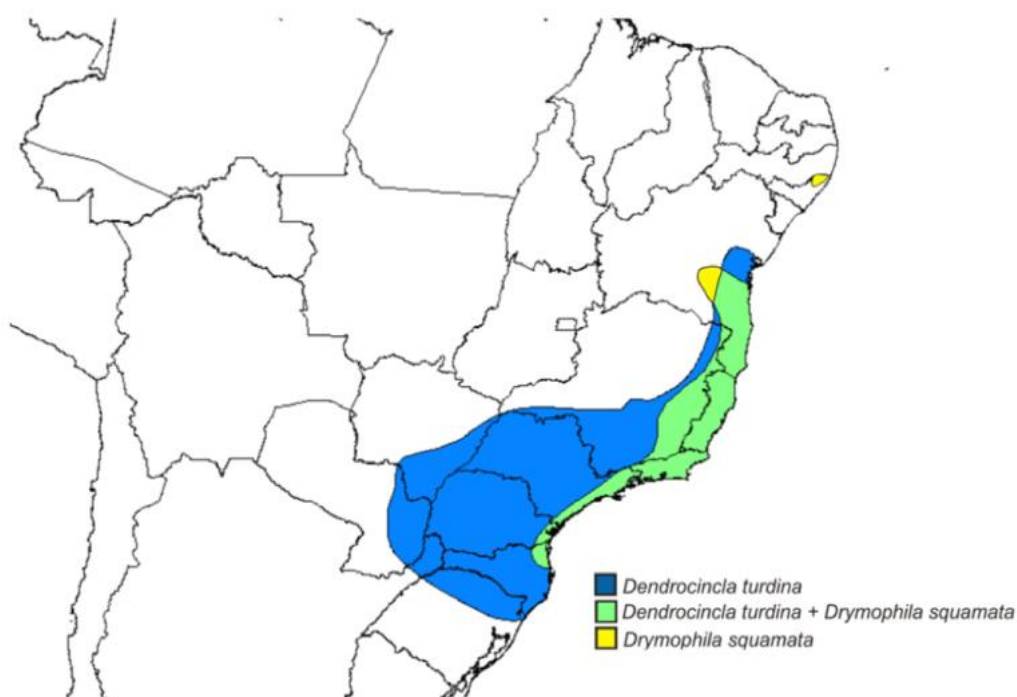


Figura 1. Mapa com as distribuições de *Dendrocincla turdina* (azul) e *Drymophila squamata* (amarelo). A área verde corresponde à região onde a distribuição das duas espécies se sobrepõe (modificado de InfoNatura, 2007).

Esses dois padrões contrastantes tem sido reportados em outros estudos publicados com passeriformes da mata Atlântica. As espécies que também não apresentaram diferenciação genética ao longo da sua distribuição, como *Dendrocincla turdina*, foram *Basileuterus leucoblepharus* (BATALHA FILHO *et al.*,

2012), *Schiffornis virescens* (CABANNE *et al.*, 2012) e *Myrmeciza squamosa* (AMARAL *et al.*, 2013). Enquanto espécies de passeriformes com publicações que apresentam diferenciação genética como *Drymophila squamata*, foram *Xiphorhynchus fuscus* (CABANNE *et al.*, 2008), *Sclerurus scansor* (D'HORTA *et al.*, 2011), *Dendrocolaptes platyrostris* (CABANNE *et al.*, 2011), *Pyriglena leucoptera* (MALDONADO-COELHO, 2012) e *Synallaxis ruficapilla* (BATALHA FILHO *et al.*, 2013).

Assim como *Dendrocincla turdina*, as outras espécies sem estruturação também apresentaram sinais de expansão demográfica durante o Pleistoceno (BATALHA FILHO *et al.*, 2012; CABANNE *et al.*, 2012; AMARAL *et al.*, 2013). E as populações localizadas ao sul da mata Atlântica das espécies com estrutura genética também têm evidências de expansão, embora não existam datações do evento demográfico para todos esses outros grupos (Capítulo 2 do presente estudo; CABANNE *et al.*, 2008; D'HORTA *et al.*, 2011; CABANNE *et al.*, 2011; MALDONADO-COELHO, 2012; BATALHA FILHO, 2012). Isso poderia indicar uma colonização do norte para o sul após o último máximo glacial (UMG), o que poderia ter como resultado o padrão de expansão dessas populações. Porém, para as espécies analisadas na presente Tese aparentemente esse não é o caso, uma vez que a divergência do clado Sul de *D. squamata* dos clados Norte e Sul foi antes do UMG e a expansão de *D. turdina* se iniciou dentro do UMG. Assim, esses resultados sugerem que essas populações já estavam em áreas ao sul da mata Atlântica nesse período.

Para essas duas espécies as oscilações climáticas Pleistocênicas não puderam ser descartadas como tendo contribuído para as histórias demográficas observadas. Os dados apresentados reforçam a proposição de Porto *et al.* (2013) sobre a permanência de um grande refúgio no sudeste do Brasil durante o Quaternário. E também seria congruente como a sugestão de Thomé *et al.* (2010) da existência de áreas florestadas na porção sul do bioma onde algumas linhagens possivelmente persistiram no mesmo período.

Outro ponto em comum entre os dois táxons é que aparentemente o vale do rio Doce não representa uma barreira geográfica, uma vez que *D. turdina* ocorre em ambas as margens do rio e o grupo Centro de *D. squamata* também apresentou

linhagens mitocondriais compartilhadas ao norte e ao sul do vale. No entanto, para *D. turdina* nenhum rio parece ser uma barreira atual ou passada dada a ausência de estrutura, enquanto para *D. squamata* parece que ao menos o rio Pardo tenha alguma influência na distribuição genética atual dada sua concordância geográfica com as linhagens Centro e Norte.

Interessantemente, a área de ocorrência da população disjunta de *D. squamata* é sobreposta à distribuição do táxon irmão de *D. turdina*, *D. fuliginosa taunayi*, e a divergência do clado Nordeste com os demais de *D. squamata* tem concordância temporal com a divergência de *D. turdina* e *D. f. taunayi*. A divergência em *D. squamata* foi datada há 1,1 Ma enquanto entre essas espécies irmãs de *Dendrocicla* foi datada há 1,3 Ma, ambos foram datados usando marcadores mitocondriais e nucleares com uma abordagem bayesiana (WEIR & PRICE, 2011). Outros grupos de aves também apresentaram tempos de divergência similares entre clados nessa mesma região do rio São Francisco, como os filogrupos de *Xiphorhynchus fuscus* e as espécies irmãs *Tangara seledon* e *T. fastidiosa*, que tiveram divergência estimada entre 1,2-1,5Ma calculado por Weir e Price (2011).

Weir e Price (2011) discutem que possivelmente um evento biogeográfico comum teria afetado simultaneamente diversos grupos de aves, o que foi corroboramos pelos dados de *D. squamata*. Dentre alguns eventos biogeográficos possíveis, os autores destacam que poderia tanto ser a formação do curso do rio São Francisco (que teria fragmentado um grupo ancestral) ou a dispersão através dessa barreira poderia ter sido possibilitada por alguma alteração climática, ou ainda, a separação poderia ter ocorrido durante os períodos glaciais do Pleistoceno que separaram os refúgios Pernambuco e Bahia (CARNAVAL & MORITZ, 2008), podendo levar a divergência entre os grupos (WEIR & PRICE, 2011).

Dessa forma, nós verificamos que as duas espécies abordadas nessa Tese possuem tanto pontos concordantes quanto discordantes em relação a sua história filogeográfica, que vão além de sua biologia, integrando também fatores abióticos. Isso ressalta a necessidade de mais estudos serem realizados para podermos ter uma ideia melhor sobre como as diferentes espécies responderam e estão respondendo a diferentes eventos históricos geológicos e climáticos.

Conclusões

A cada novo estudo filogeográfico relacionado à mata Atlântica fica mais evidente a complexidade da história evolutiva desse bioma. Na presente tese, analisando dois passeriformes co-distribuídos, foram identificados dois padrões filogeográficos bastante diferentes em relação à distribuição das linhagens genéticas e alguma similaridade de respostas aos eventos do Quaternário com alteração demográfica.

Aqui foi identificado que tanto oscilações climáticas quanto eventos geológicos podem ter moldado a diversificação em *Drymophila squamata*, e que os rios também podem ter contribuído como barreiras secundárias mantendo os padrões observados. Para *Dendrocicla turdina* temos evidências para as alterações demográficas tendo sido influenciadas pelos ciclos glaciais do Quaternário, o que não exclui que eventos geológicos que não são de nosso conhecimento possam ter influenciado a sua distribuição.

Assim, diversos processos evolutivos possivelmente atuaram em conjunto moldando a diversidade que observamos na mata Atlântica. Quanto mais estudos com organismos com diferenças em ecologia e capacidade de dispersão, melhor será a compreensão de como diversos processos geotectônicos, de formação de vales e rios, de expansões e contrações de florestas por alterações climáticas, alteraram e contribuíram para os padrões de distribuição observados nas espécies.

O presente estudo contribuiu com a compreensão da história evolutiva da mata Atlântica e instiga que outros sejam realizados. Muitas questões ainda estão em aberto. Como, por exemplo, se há diferença na filogeografia e demografia de organismos com biologias diferentes (subbosque x copa, dispersão das fêmeas x machos, dispersão x sedentarismo, territórios de grande extensão x pequena, sensibilidade à fragmentação x resistência, etc.) ou com distribuições diferentes (sul x norte, montanhas x baixada).

A filogeografia é uma área relativamente recente e seu desenvolvimento nos últimos anos parece bastante promissor. Foram desenvolvidos novos métodos de análise, como testes baseados em modelos mais complexos, geração de

sequências em grande escala e métodos computacionais mais avançados. Esses avanços devem possibilitar que estudos cada vez mais elaborados e com respostas mais precisas sejam feitos com sucesso contribuindo com o entendimento da diversificação neotropical.

Referências bibliográficas

AMARAL FR, ALBERS PK, EDWARDS SV, MIYAKI CY (2013) Multilocus tests of Pleistocene refugia and ancient divergence in a pair of Atlantic forest antbirds (*Myrmeciza*). *Molecular Ecology* 22: 3996-4013.

BATALHA FILHO H, CABANNE GS, MIYAKI CY (2012) Phylogeography of an Atlantic forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 892-902.

BATALHA FILHO H, Irestedt M, Fjeldså J, Ericson PGP, Silveira LF, Miyaki CM (2013) Molecular systematics and evolution of the *Synallaxis ruficapilla* complex (Aves: Furnariidae) in the Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67: 86-94.

CABANNE GS, D'HORTA FM, SARI EHR, SANTOS FR, MIYAKI CY (2008) Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 760-773.

CABANNE GS, D'HORTA FM, MEYER D, SILVA J, MIYAKI CY (2011) Evolution of *Dendrocolaptes platyrostris* (Aves: Furnariidae) between the South American open vegetation corridor and the Atlantic forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 801-820.

CABANNE GS, SARI HER, MEYER D, SANTOS FR, MIYAKI CY (2012) Matrilineal evidence for demographic expansion, low diversity and lack of phylogeographic structure in the Atlantic forest endemic greenish schiffornis *Schiffornis virescens*. *Journal of Ornithology* 154: 371-384.

CARNAVAL AC, MORITZ C (2008) Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography* 35: 1187-1201.

D'HORTA FM, CABANNE GS, MEYER D, MIYAKI CY (2011) The genetic effects of late quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic forest passerine. *Molecular Ecology* 20: 1923-1935.

MALDONADO-COELHO M (2012) Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic forest fire-eye antbirds (Aves: Thamnophilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 900-924.

PORTO TJ, CARNAVAL AC, DA ROCHA PLB (2013) Evaluating forest refugial models using species distribution models, model filling and inclusion: a case study with 14 Brazilian species. *Diversity and Distributions* 19: 330–340.

THOMÉ MTC, ZAMUDIO KR, GIOVANELLI JGR, HADDAD CFB, BALDISSERA JR. FA, ALEXANDRINO J (2010) Phylogeography of endemic toads and post-pliocene persistence of the Brazilian Atlantic forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 1018-1031.

WEIR JT, PRICE M (2011) Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. *Molecular Ecology* 20: 4550-4563.