

---

Erwin Tramontini Grau

**Filogenia Molecular e Biogeografia:  
Jacus e Jacutingas (Cracidae)**

São Paulo

2008

---

Erwin Tramontini Grau

**Filogenia Molecular e Biogeografia:  
Jacus e Jacutingas (Cracidae)**

Tese apresentada ao  
Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo,  
para a obtenção de Título de Doutor em Ciências,  
na Área de Biologia (Genética).

Orientadora: Profa. Dra. Anita Wajntal

São Paulo  
2008

Grau, Erwin Tramontini

Filogenia Molecular e Biogeografia:  
Jacus e Jacutingas (Cracidae)

138 páginas

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

1. Cracidae; 2. *Aburria*; 3. *Penelope*;  
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)

\_\_\_\_\_  
Profa. Dra. Anita Wajntal  
Orientadora

## DEDICATÓRIA

---

Aos meus pais.

À minha orientadora, Anita Wajntal, pelo apoio incondicional e por toda a compreensão durante estes oito anos de convivência.

À minha família e à Andréia pela compreensão pela minha ausência em momentos importantes.

Ao Sérgio Luiz Pereira e a Cristina Miyaki pelo apoio constante.

Ao João Morgante pelo importante apoio no início da minha pesquisa.

Ao Allan Baker pela oportunidade de desenvolver parte dos experimentos em seu laboratório.

Um agradecimento especial à Lucilene, sempre disposta a me ajudar.

Aos colegas Fábio Raposo Sarubi, Erika Sendra Tavares, Camila Ribas, Luís Fábio Silveira e a todos os demais que colaboraram no desenvolvimento deste trabalho.

Ao instituto de Biociências da USP e ao Royal Ontario Museum.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC).

Aos museus e criadouros que forneceram as amostras para a realização deste trabalho: Luís Fábio Silveira, Museu de Zoologia da USP, São Paulo, SP, Brasil; Alexandre Aleixo, Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, PA, Brasil; Donna Dittmann, Louisiana State University Museum of Natural History, Baton Rouge, Louisiana, USA; Allan Baker, Royal Ontario Museum, Toronto, Ontário, Canadá; Moacyr Carvalho Dias, Criadouro Científico e Cultural Poços de Caldas, Brasil; Vitor Fasano, Criadouro Tropicus, Brasil; Roberto Antonelli; Wagner Tadeu Vieira Santiago, CESP Paraibuna, Brasil; Katya Frank e J.J. Estudillo Lopez, Granja La Sibéria, México; G. Scheres, Crax Foundation; Roberto Azeredo, Fundação Crax, Brasil; e, Fernando G. Gonzales, Fundacion Ara, México.

## Abstract

Cracids are large frugivorous Neotropical birds. Comprise 10 genera and 50 species that can be grouped as curassows, chachalacas, guans and Horned Guan. Molecular phylogenetic and biogeographic studies in this family were already performed for intergeneric relationships and among curassows species. Molecular data for intrageneric relationships for guans were not available. Guans comprise 23 species of four genera [*Aburria*, *Chamaepetes*, *Penelope*, and *Penelopina*] that range from México to Argentina. We estimated the phylogenetic relationships among species of the genus *Penelope*, including 13 species and about 13kb of mitochondrial and nuclear DNA (Bayesian and Maximum Parsimony) and among species of the genus *Aburria* (plus *Pipile*), including 5 species and about 2,7 kb of mitochondrial DNA (Bayesian, Maximum Likelihood and Maximum Parsimony). Results indicate *Penelope* as monophyletic and *Pipile* as paraphyletic group. Therefore, we suggest that *Pipile* should be merged with *Aburria*, the oldest described genus. For the genus *Penelope*: *Penelope obscura*, with three subspecies sampled, appears as paraphyletic group. We suggest that they should be considered as valid species. Molecular dating of divergence time was estimated. The diversification among guans seems to have occurred from Miocene to Pleistocene. Marine transgression, the rise of the Andes, and the subsequent changes in river basins in south America, formation of Amazon Lagoon and habitat specializations seems to be the major factors affecting guan diversification.

---

## Resumo

Cracídeos são aves neotropicais frugívoras e de grande porte. Englobam 50 espécies e 10 gêneros que podem ser agrupados em mutuns, jacus e jacutingas, aracuãs e Mutum Cornuto. Filogenias moleculares e estudos biogeográficos dos cracídeos estão disponíveis para as relações intergenéricas da família e entre as espécies de mutuns. Entretanto, não estão disponíveis dados moleculares para o estudo dos jacus e jacutingas. Os jacus e jacutingas englobam 23 espécies em 04 gêneros [*Aburria*, *Chamaepetes*, *Penelope* e *Penelopina*] com distribuição do México à Argentina. Neste estudo, definimos as relações filogenéticas entre as espécies do gênero *Penelope*, incluindo 13 espécies e 13 kb de seqüências de DNA mitocondrial e nuclear (análises Bayesiana e de Máxima Parcimônia) e entre as espécies do gênero *Aburria* (com *Pipile*), incluindo 5 espécies e 2,7 kb de seqüências de DNA mitocondrial (análises Bayesiana, de Máxima Verossimilhança e de Máxima Parcimônia). Nossos resultados mostraram *Penelope* como grupo monofilético e *Pipile* como grupo parafilético. Sugerimos que as espécies de *Pipile* sejam transferidas para o gênero *Aburria*, o gênero mais antigo. Em *Penelope*, as subespécies de *Penelope obscura* aparecem como grupo parafilético. Sugerimos que sejam consideradas como espécies válidas. No estudo evolutivo de Cracidae, as datações de tempo de divergência indicam que a diversificação dos jacus e jacutingas ocorreu do Mioceno ao Pleistoceno. As transgressões marinhas, o soerguimento dos Andes e suas conseqüências nas bacias dos rios sul-americanos, a formação da Laguna Amazônica e especializações de habitat parecem ser os principais fatores que influenciaram na diversificação dos jacus e jacutingas.

## Introdução

### 1) A Família Cracidae

Os Cracídeos, pertencentes à ordem dos Galliformes, são aves neotropicais de grande porte. Apresentam hábito arborícola, alimentando-se basicamente de folhas e frutos (Delacour & Amadon, 1973). Habitam, principalmente, florestas tropicais ou florestas em áreas montanhosas e úmidas, sendo importantes na manutenção destes ecossistemas pela dispersão de sementes (Brooks & Strahl, 2000).

Ocorrendo desde o sul do Texas nos Estados Unidos até o norte da Argentina e Uruguai as espécies apresentam distribuição geográfica bem definida. Espécies congênicas geralmente apresentam distribuição alopátrica. Contudo, quando as espécies de cracídeos ocorrem em simpatria ocupam microhabitats distintos dentro de uma área geográfica maior (Sick, 1993). Essencialmente, são não-migratórios, entretanto movimentos locais ocorrem em algumas espécies (del Hoyo *et al.*, 1994).

A origem da família é pouco conhecida, havendo duas hipóteses em debate. Vuilleumier (1965) defende a origem norte americana. Esta hipótese é reforçada pela ocorrência de um fóssil de 50 Ma (milhões de anos) em Wyoming (del Hoyo *et al.*, 1994), sendo que nesta época grande parte da América do norte era tropical. Além deste, outros fósseis mais recentes de aproximadamente 30 Ma similares aos aracuãs (gênero *Ortalis*), foram encontrados na Dakota do Sul (Tordoff & MacDonald, 1957). Na América do Sul apenas fósseis pleistocênicos de *Crax* e *Penelope* foram encontrados em depósitos de cavernas (Vuilleumier, 1965).



---

Algumas evidências indicam a origem sul-americana sugerida por Darlington (1957). A descoberta de *Ameripodius*, um fóssil de galiforme primitivo (Alvarenga, 1995) do Oligoceno superior ou Mioceno inferior da formação de Tremembé no extremo leste do estado de São Paulo, poderia ser uma evidência da origem sul-americana do grupo. Alguns estudos moleculares apontaram Megapodiidae, que ocorre na Austrália, como grupo-irmão de Cracidae (Pereira *et al.*, 2002; Sibley *et al.*, 1988) indicando que os ancestrais podem ter-se originado em fragmentos da Gondwana, anteriormente à separação da América do Sul, Antártica e Austrália, como é o caso das aves ratitas (*e.g.*, van Tuinen, *et al.*, 1998). Datações de divergência, com dados moleculares, indicam a origem dos Cracidae entre 64 e 90 Ma (Pereira *et al.*, 2002), coincidente com a separação destes continentes.

A família Cracidae é composta tradicionalmente por 11 gêneros e cerca de 50 espécies, usualmente dividida em quatro grupos: mutuns (*Crax*, *Mitu*, *Nothocrax* e *Pauxi*); jacus e jacutingas (*Aburria*, *Chamaepetes*, *Penelopina*, *Penelope* e *Pipile*); aracuãs (*Ortalis*); e, *Oreophasis* (gênero monotípico). Entretanto, revisões taxonômicas internas da família Cracidae (*e.g.*, Vuilleumier, 1965; Vaurie, 1968; Delacour & Amadon, 1973) apresentam uma grande variação quanto ao status taxonômico de gêneros, espécies e subespécies.

As relações filogenéticas intergenéricas estudadas por Pereira e col. (2002), fundamentado em dados moleculares, forneceram uma nova visão sobre a evolução dos cracídeos, divergindo das classificações tradicionais (*e.g.*, Vaurie, 1968; Delacour & Amadon, 1973) em diversos pontos. Como

exemplo, as análises moleculares apresentam *Ortalis* como grupo-irmão dos mutuns e não dos jacus e jacutingas, o que não era sugerido nas classificações tradicionais, tornando a subfamília Penelopinae parafilética. Outro estudo sobre as relações filogenéticas intergenéricas é o de Frank-Hoeflich e col. (2007) que analisou um fragmento de gene mitocondrial em conjunto com dados osteológicos, integumentares e comportamentais, gerando resultados em parte concordantes com Pereira e col. (2002). As espécies do grupo dos mutuns também foram estudadas por Pereira e Baker (2004a), que revelaram os gêneros *Pauxi* e *Mitu* como não reciprocamente monofiléticos.

Visando ampliar os conhecimentos sobre a sistemática e os padrões evolutivos e biogeográficos dentro dos Cracidae, selecionamos para este projeto as espécies de jacus e jacutingas pertencentes aos gêneros *Aburria*, *Pipile* e *Penelope*. Seguimos a classificação e a nomenclatura de cracídeos adotadas por del Hoyo e col. (1994).

## **2) Os Jacus e Jacutingas**

Os jacus e jacutingas são aves de porte médio, com até 2,5 kg (del Hoyo *et al.*, 1994), hábito arborícola, raramente vindo ao chão. Muitas espécies de jacus e jacutingas apresentam garganta nua e uma barbela bem desenvolvida. Os jacus apresentam a barbela vermelha. Nas jacutingas a barbela tem coloração púrpura ou azul, com muitas espécies apresentando ainda a parte inferior da barbela avermelhada.

O grupo é composto tradicionalmente por cinco gêneros: *Aburria*, *Chamaepetes*, *Penelopina*, *Penelope* e *Pipile*. Foram propostos diversos

arranjos para as relações filogenéticas entre os gêneros de jacus e jacutingas, baseando-se principalmente em caracteres morfológicos. Apenas recentemente, em 2002, foi proposta filogenia englobando os gêneros de jacus, jacutingas e outros cracídeos com a utilização de dados moleculares (Pereira *et al.*, 2002), apresentando os jacus e jacutingas como um grupo monofilético.

### 2.1) O Gênero *Aburria*

O gênero é monotípico. *Aburria aburri* é encontrada no oeste da Venezuela e norte da Colômbia, leste e oeste do Equador e sul e centro-sul do Peru, ocorrendo em florestas úmidas de montanha em altitudes entre 500 e 2500 m acima do nível do mar (del Hoyo *et al.*, 1994; Ridgely & Greenfield, 2001).

### 2.2) O Gênero *Chamaepetes*

O gênero *Chamaepetes* é composto por duas espécies. *Chamaepetes goudotii* é encontrado nas florestas tropicais e, em parte, na zona temperada dos Andes na Colômbia, Equador e Peru, enquanto *Chamaepetes unicolor* ocorre na Costa Rica e Panamá (Delacour & Amadon, 1973).

### 2.3) O Gênero *Penelopina*

O gênero *Penelopina* é monotípico. *Penelopina nigra* ocorre no Sul do México, Guatemala, El Salvador, Honduras e Nicarágua, em florestas úmidas subtropicais e florestas temperadas entre altitudes de 1000 a 3500 m (Delacour & Amadon, 1973).

#### 2.4) O Gênero *Penelope*

A distribuição dos jacus verdadeiros (táxons do gênero *Penelope*), do México à Argentina, coincide aproximadamente com a das florestas tropicais e florestas úmidas, entretanto algumas espécies ocorrem localmente em matas de galeria (Delacour & Amadon, 1973). Na América do Sul, três ou quatro espécies são características de florestas de regiões montanhosas, sendo as demais de terras baixas. Na América do Norte observamos a distribuição apenas de *Penelope purpuracens* chegando ao México. No grupo dos jacus verdadeiros podemos observar, em alguns casos, espécies de mesmo gênero ocorrendo em simpatria, situação incomum na família.

Atualmente, são reconhecidas 15 espécies no gênero *Penelope* (del Hoyo *et al.*, 1994), havendo várias similares em tamanho, forma corporal e coloração (Delacour & Amadon, 1973), levando a divergências nas classificações. Várias revisões estudaram a taxonomia dos jacus verdadeiros (e.g., Vuilleumier, 1965; Vaurie, 1964, 1966a, 1966b e 1968; Delacour & Amadon, 1973), entretanto, o status de alguns táxons ainda não é consenso.

#### 2.5) O Gênero *Pipile*

O gênero *Pipile* consiste de seis formas, diferenciáveis por caracteres morfológicos, que ocorrem em diferentes regiões geográficas: uma restrita a Trinidad (*Pipile pipile*) e as demais com ampla distribuição na América do Sul (*Pipile cumanensis*, *Pipile cujubi*, *Pipile nattereri*, *Pipile grayi* e *Pipile jacutinga*). Todas as seis formas são bastante similares em aparência e tamanho, mas são essencialmente alopátricas. A definição das espécies é bastante difícil (Vaurie, 1967), sendo que, várias classificações foram

---

propostas. Salvatori (1914) sugere a existência de seis espécies, cada uma com ocorrência em uma região geográfica distinta. Entretanto, em 1958 foram coletados seis espécimes intermediários entre *cumanensis* e *grayi*, sugerindo a existência de apenas cinco espécies (Vaurie, 1967). Algumas revisões foram feitas por Peters (1934) que dividiu o gênero em três espécies, Hellmayr e Conover (1942) que eliminou *grayi* e *naumburgae* e as sinonimizou com *nattereri* e Vuilleumier (1965) que incluiu todos os táxons do gênero *Pipile* no gênero *Penelope*. Em 1967, Vaurie reconhece apenas três espécies válidas em *Pipile*: *Pipile pipile* com as subespécies *pipile*, *cumanensis* e *grayi*, *Pipile kujubi* com as subespécies *kujubi* e *nattereri* e *Pipile jacutinga*. A revisão de Delacour e Amadon (1973), considera as espécies de *Pipile* pertencentes ao gênero *Aburria* e divide as seis formas geográficas em duas espécies: *Aburria jacutinga* com o morfotipo jacutinga e *Aburria pipile* com os demais cinco morfotipos regionais. No “*Handbook of the Birds of the World*”, del Hoyo e col. (1994), reconhece quatro espécies, assim como Brooks e Strahl (2000): *Pipile kujubi*, *Pipile cumanensis*, *Pipile jacutinga* e *Pipile pipile*.

### 3) Sistemática Filogenética, DNA e Biogeografia

Desde tempos remotos na história da humanidade, já existia uma preocupação de se descrever e classificar a diversidade biológica (revisão em Pereira, 2000). Entretanto, apenas na segunda metade do século XX foi proposto um sistema de classificação biológica baseado na premissa de que os organismos constituem sistemas contínuos e em modificação. A Sistemática Filogenética ou Cladística, proposta por Hennig em 1950,

embasa suas classificações na história evolutiva dos organismos. Trata das relações filogenéticas tendo como princípio primário o monofiletismo, isto é: a descendência de um ancestral comum e exclusivo e não a simples semelhança, como ocorria em outras escolas. Apenas caracteres apomórficos são utilizados para caracterizar os grupos, por serem os marcadores que permitem indicar onde ocorreram os processos de anaclogênese. Os resultados das análises são apresentados na forma de cladogramas que expressam relações de ancestralidade entre os grupos.

A partir da segunda metade da década de sessenta, quando o trabalho de Hennig foi traduzido do alemão para o inglês, observaram-se grandes avanços conceituais e metodológicos em filogenia. O surgimento de técnicas que facilitaram a análise do DNA, permitiu ampliar os estudos de evolução molecular.

O DNA mitocondrial tem sido empregado em estudos filogenéticos. Primeiramente através de análises de restrição (*e.g.*, Avise & Nelson, 1989) e atualmente, através do seqüenciamento de DNA (*e.g.*, Hedges, 1994). Em animais, o DNA mitocondrial apresenta-se como uma molécula circular de 15 a 20 Kb de tamanho (Avise, 1994), contendo 37 genes. Possui herança predominantemente materna não ocorrendo recombinação e nem segregação de alelos. Devido a isso, o DNA mitocondrial representa uma única unidade genealógica não recombinante e multialélica sob a perspectiva filogenética (Avise, 1994). A taxa de evolução do DNA mitocondrial é mais rápida que do genoma nuclear (Brown *et al.*, 1979) e mais variável de gene para gene e entre linhagens evolutivas (Pereira & Baker, 2006).

Devido a estas características o DNA mitocondrial tem sido utilizado

em diversos campos, como por exemplo: no estudo de populações de aves da mesma espécie (*e.g.*, Wright & Wilkinson, 2001); na definição e diferenciação de espécies (*e.g.*, Aleixo, 2002; Bradley & Baker, 2001; Grau *et al.*, 2003 (anexo 1); Zink & Blackwell-Rago, 2000); no estudo das relações entre espécies de um mesmo gênero (*e.g.*, Miyaki *et al.*, 1998; Pereira & Baker, 2004a); na definição das relações entre diferentes gêneros de uma família (*e.g.*, Pereira *et al.*, 2002; Kimura *et al.*, 2004); e, entre outras aplicações, em estudos biogeográficos (*e.g.*, van Tuinen *et al.*, 1998).

Biogeografia é mais um dos termos que, em biologia, podem ter diferentes conceitos e definições, assim como o termo espécie. A biogeografia histórica analisa a origem e a relação entre as biotas. Estuda as distribuições espaciais e temporais dos organismos. Como está intimamente ligada à sistemática, existem escolas com linhas filosóficas distintas. Um dos ramos da biogeografia histórica é a biogeografia filogenética, que, para Hennig, deveria basear-se em um estudo filogenético do grupo estudado.

Estudos biogeográficos com base em dados moleculares (*e.g.*, Aleixo, 2002; Haddrath & Baker, 2001; Hedges *et al.*, 1996; van Tuinen *et al.*, 1998; Pereira & Baker, 2004a; Pereira & Baker, 2004b), tem sido importantes para o conhecimento da evolução das espécies e da maneira como a biodiversidade dos biomas é constituída.

#### 4) Eventos Paleogeográficos

No Terciário, a região sul da América do Norte era bem mais úmida do que é hoje, apresentando florestas tropicais até o início do Oligoceno (40 a 23 Ma), quando começou um período de resfriamento e aumento de precipitação (Salgado-Labouriau, 1994). No Mioceno (23 a 5 Ma) há a formação da maior parte da América Central, uma nova diversificação das angiospermas (Salgado-Labouriau, 1994) e mudanças climáticas no sul da América do Norte. Estes eventos poderiam estar ligados à origem dos Cracidae, se estes diferenciaram-se dos demais Galliformes na América do Norte, uma das hipóteses propostas para a origem da família Cracidae.

Na América do Sul, o soerguimento dos Andes começa no Mioceno, no sentido sul-norte, provocando grandes alterações nas condições climáticas na Amazônia e bacias hidrográficas em todo o continente sul-americano. O soerguimento dos Andes promoveu a inversão da drenagem dos rios amazônicos (Hoorn *et al.*, 1995), provocou mudanças na circulação dos ventos e nos padrões de chuvas no norte do continente (Hooghiemstra & van der Hammen, 1998), influenciando a evolução da fauna e da flora da região. As conseqüências do soerguimento dos Andes foram sentidas também na região atlântica, causando alterações na distribuição das Matas desta região.

No final do Terciário e durante o Quaternário, outros fatores também provocaram modificações nas florestas tropicais, como a alternância entre períodos glaciais e interglaciais. Estudos recentes com sedimentos marinhos e continentais mostram que houve glaciações desde há 5 Ma no Hemisfério



Norte e desde 15 Ma no Hemisfério Sul (Salgado-Labouriau, 1994). Os ciclos são resultado de alguns parâmetros orbitais que modificariam a quantidade de energia recebida e forçariam uma mudança no sistema climático (Salgado-Labouriau, 1994).

Os períodos interglaciais caracterizam-se pelo aumento da temperatura da Terra com aumento da pluviosidade, possibilitando a expansão das florestas tropicais. Os períodos glaciais representados pelo resfriamento climático global, com diminuição da pluviosidade, provocariam o avanço das paisagens semi-áridas sobre estas florestas, que se transformariam em refúgios ou ilhas de vegetação florestal (Haffer, 1992; Whitmore, 1990). Como evidência da influência dos ciclos encontramos regiões com fauna e flora características do Cerrado presentes no interior da Floresta Amazônica (Ab'Saber, 1996). Aos ciclos glaciais, também, estão associadas alterações no nível do mar. Marroig e Cerqueira (1997) sugerem que transgressões marinhas, em conjunto com o degelo dos Andes e um aumento da pluviosidade, provocaram a formação de lagunas, por diversas vezes, no interior da Amazônia, sendo a maior formada há 2,5 Ma quando o mar atingiu um nível de 180 metros acima do nível atual (Klammer, 1984).

Estes eventos paleogeográficos influenciaram na evolução da biota sul-americana, conforme apontado em diversos estudos, como por exemplo, no caso dos cracídeos, em Pereira e Baker (2004a) e em Grau e col. (2005).

## 5) Cracidae como Objeto de Estudo

Os cracídeos apresentam distribuição bem definida, são não migratórios e apresentam hábitos sedentários, com distribuição quase restrita a áreas florestadas. Estas características facilitam estudos biogeográficos e a elaboração de hipóteses para a evolução do grupo.

Com base em dados moleculares, estudos sistemáticos e biogeográficos permitiram avançar no conhecimento dos padrões evolutivos em Cracidae e, complementarmente, revelaram-se como ferramentas para auxílio na elaboração de planos de ação conservacionistas, com melhor definição das diferenças taxonômicas e identificação dos grupos mais fragilizados, nesta que é uma das famílias de aves mais ameaçadas de extinção (Brooks & Strahl, 2000; BirdLife 2000; Collar *et al.*, 1992; Nardelli, 1993). Das 50 espécies válidas, 34 necessitam de atenção conservacionista, sendo pelo menos uma espécie já extinta na natureza, o *Mitu mitu*, como consequência da destruição de seu habitat e da caça excessiva (Brooks & Strahl, 2000). Dentre os jacus e jacutingas podemos identificar diversas espécies que necessitam, segundo Brooks & Strahl (2000), de esforços de conservação: com prioridade imediata temos, *Penelope albipennis*, *Penelope perspicax* e *Pipile pipile*; com prioridade muito alta, *Penelope barbata* e *Pipile jacutinga*; com prioridade alta, *Aburria aburri*, *Penelope dabbenei*, *Penelope jacucaca*, *Penelope ochrogaster*, *Penelope ortonii*, *Penelope pileata* e *Penelopina nigra*; e, com prioridade intermediária, *Chamaepetes goudotii*, *Penelope argyrotis*, *Penelope montagnii*, *Penelope obscura*, *Penelope purpuracens*, *Pipile kujubi*.

Neste trabalho, as relações filogenéticas dos jacus e jacutingas dos gêneros *Aburria*, *Penelope* e *Pipile* são investigadas com base em seqüências de DNA e técnicas de reconstrução filogenética. Também são estimadas datas de divergência entre os táxons e elaboradas hipóteses biogeográficas para a diversificação do grupo.

## **6) Objetivos do estudo**

Os nossos objetivos, em relação aos gêneros *Aburria*, *Penelope* e *Pipile*, são:

- 1) Investigar as relações filogenéticas e revisar taxonomia;
- 2) Reconstruir a história evolutiva baseado em estudos filogenéticos e biogeográficos; e,
- 3) Disponibilizar informações que possam colaborar para conservação e manejo.

## Referências Bibliográficas

AB'SABER, A. N. *A Amazônia: do Discurso à Praxis*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo: 1996.

ALEIXO, A. Molecular systematics and the role of the "Várzea"- "Terra-Firme" ecotone in the diversification of Xiphorhynchus Woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *The Auk*, v. 119, n. 3, p. 621-640, 2002.

ALMEIDA, F. F. M. de. The system of continental rifts bordering the Santos Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 48, p. 15-26, 1976.

ALVARENGA, H. M. F. Um primitivo membro da ordem Galliformes (Aves) do terciário Médio da bacia de Taubaté estado de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 67, p. 33-44, 1995.

AVISE, J. C.; NELSON, W. S. Molecular genetic relationships of the extinct dusky seaside sparrow. *Science*, v. 243, p. 646-648, 1989.

AVISE, J. C.; NELSON, W. S.; SIBLEY, C. G. DNA sequence support for a close Phylogenetic relationship between some storks and New World vultures. *Proc. Natl. Acad USA*, v. 91, n. 11, p. 5173-5177, 1994.

BirdLife International. *Threatened Birds of the World*. 1ª ed. Barcelona e Cambridge: Lynx Editions and BirdLife International, 2000.

BLAKE, E. R. *A Manual of Neotropical Birds*. Vol. 1. Univ. de Chicago press. 1977.

BONAPARTE, P. L. Tableaux paralléliques de l'ordre des Gallinacés. *Compt. Rendus Acad. Sci. Paris*, v. 42, p. 874-884, 1856.

BRADLEY, R. D.; BAKER, R. J. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *J. Mammal.* v. 82, p. 960-973, 2001.

BROOKS, M.; STRAHL, S. D. *Curassows, Guans and Chalacas. Status Survey and Conservation Action Plans for Cracids 2000-2004*. IUCN/SSC Cracid Specialist Group. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2000.

BROWN, W. M.; JUNIOR, G. M.; WILSON, A. C. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v. 76, p. 1967-1971, 1979.

CLAPPERTON, L. *Quaternary geology and geomorphology of South America*. Amsterdam: Elsevier, 1993.

COLLAR, N. J.; GONZAGA, L. P.; KRABBE, N.; MADRONÕ NIETO, A.;

NARANJO, L.; PARKER III, T. A.; WEGE, D. C. *Threatened birds of the Americas. The ICBP/IUCN red data book*. 3rd edn, part 2. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press, 1992.

COLLINS, A. C.; DUBACH, J. M. Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*. *Int. J. Primatol.*, v. 21, p. 421-444, 2000.

CORTÉS-ORTIZ, L.; BERMINGHAM, E.; RICO, C.; RODRIGUEZ-LUNA, E.; SAMPAIO, I.; RUIZ-GARCIA, M. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 26, p. 64-81, 2003.

COSTA, L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study with small mammals. *Journal of Biogeography*, v. 30, p. 71-86, 2003.

DARLINGTON, P. J. Jr. "Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals". New York: John Wiley & Sons, inc., 1957.

DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATA, J. (eds). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 2. New World Vultures to Guinafowl. Barcelona: Lynx Editions, 1994.

DELACOUR, J.; AMADON, D. *Curassows and Related Birds*. Milan: Amilcare Pizzi, 1973.

DIMCHEFF, D. E.; DROVETSKI, S. V.; MINDELL, D. P. Phylogeny of Tetraoninae and other galliform birds using mitochondrial 12S and ND2 genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 24, p. 203-215, 2002.

DYKE, G. J.; GULAS, B. E.; CROWE, T. M. Suprageneric relationships of galliform birds (Aves, Galliformes): a cladistic analysis of morphological characters. *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 137, p. 227-244, 2003.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, v. 39, p. 783-791, 1985.

FFRENCH, R.; O'NEILL, P.; ECKELBERRY, D. R. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*. 2nd. ed. Ithaca: Cornell Univ. Press, 1991.

FOSTER, P. G.; HICKEY, D. A. Compositional bias may affect both DNA-based and protein-based phylogenetic reconstructions. *Journal of Molecular Evolution*, v. 48, p. 284-290, 1999.

FRANK-HOEFLICH, K.; SILVEIRA, L. F.; ESTUDILLO-LÓPEZ, J.; GARCÍA-KOCH, A. M.; ONGAY-LARIOS, L.; PIÑERO, D. Increased taxon and character sampling reveals novel intergeneric relationships in the Cracidae (Aves: Galliformes). *J Zool Syst Evol Res*, v. 45, n. 3, p. 242-254, 2007.

- GALEWSKI, T.; MAUFFREY, J. F.; LEITE, Y. L.; PATTON, J. L.; DOUZERY, E. J. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia: Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 34, p. 601-615, 2005.
- GOLDMAN, N. Simple diagnostic statistical test of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution*, v. 37, p. 650-661, 1993a.
- GOLDMAN, N. Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution*, v. 36, p. 182-198, 1993b.
- GRAU, E. T.; PEREIRA, L. P.; SILVEIRA, L. F.; HÖFLING, E.; WAJNTAL, A. Molecular Phylogenetics and Biogeography of Neotropical piping guans (Aves: Galliformes): *Pipile* Bonaparte, 1856 is synonym of *Aburria* Reichenbach, 1853. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 35, p. 637-645, 2005.
- GRAU, E. T.; PEREIRA, S. L.; SILVEIRA, L. F.; WAJNTAL, A. Molecular markers contribute in the management of a breeding program of the extinct in the wild Alagoas Curassow *Mitu mitu* and confirm the validity of the species. *Bird Conservation International*, v. 13, p.115-126, 2003.
- GUERRA, A. T. *Estrutura geológica, relevo e litoral. In: Guerra, A.T. (Org.) Geografia do Brasil: Grande região norte.* Rio de Janeiro IBGE, 1956, pp. 17-60.
- HADDRATH, O.; BAKER, A. J. Complete mitochondrial DNA genome sequences of extinct birds: ratite phylogenetics and the vicariance biogeography hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond.*, v. 268, p. 939-945, 2001.
- HAFFER, J. Avian speciation in tropical South America. With a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall. Ornithol. Club* 14, Cambridge, 1974.
- HAFFER, J. Ciclos de tempo e indicadores de tempos na história da Amazônia. *Estudos Avançados*, v. 6, n. 15, p. 7-39, 1992.
- HAFFER, J.; PRANCE, G. T. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana*, v. 16, n. 3/4, p. 579-607, 2001.
- HAGELBERG, E. *Mitochondrial DNA from ancient bones.* In: Herrmann, B., Hummel, S., (Eds.) *Ancient DNA.* New York: Springer, 1994, pp 195-204.
- HAQ, B. U.; HARDENBOL, J.; VAIL, P. R. Chronology of fluctuating sea level since the Triassic. *Science*, v. 235, p. 1156-1167, 1987.
- HEDGES, S. B. Molecular evidence for the origin of birds. *Proc. Natl Acad Sci USA*, v. 91, p. 2621-2624, 1994.

HEDGES, S. B.; PARKER, P. H.; SIBLEY, C. G.; KUMAR, S. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. *Nature*, v. 381, p. 266-299, 1996.

HELLMAYR, C. E.; CONOVER, B. Catalogue of birds of the Americas. *Publ. field Mus. Nat. Hist, Zool. Ser.*, v. 13, n. 1, 1942.

HOOGHIEMSTRA, H.; VAN DER HAMMEN, T. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth-science Reviews*, v. 44, p. 147-183, 1998.

HOORN, C.; GUERRERO, J.; SARMIENTO, G. A.; LORENTE, M. A. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in miocene northern South America. *Geology*, v. 23, n. 3, p. 237-240, 1995.

HUELSENBECK, J. P.; CRANDALL, K. A. Phylogeny estimation and hypothesis testing using maximum likelihood. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, v. 28, p. 437-466, 1997.

HUELSENBECK, J. P.; RANNALA, B. Phylogenetic methods come of age: testing hypothesis in an evolutionary context. *Science*, v. 276, p. 227-232, 1997.

International Commission on Zoological Nomenclature. International code of zoological nomenclature, London, International Trust for Zoological Nomenclature. 1999.

IRION, G. *Sedimentation and sediments of the Amazonian rivers and evolution of the Amazonian landscape since Pliocene times*. In: SIOLI, H. (Ed.), *The Amazon: Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 1984, pp. 201-214.

JACQUIN, J. F. *Beyträge zur Geschichte der Vögel*. Vienna:1784.

KIMURA, R. K.; PEREIRA, S. L.; GRAU, E. T.; HÖFLING, E.; Wajntal, A. Genetic distances and phylogenetic analysis suggest that *Baillonius* Cassin, 1867 is a *Pteroglossus* Illiger, 1811 (Piciformes: Ramphastidae). *Ornitología Neotropical*, v. 15, p. 527-537, 2004.

KLAMMER, G. *The relief of extra-andean amazon basin*. In: SIOLI H. (Ed.), *The Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty Tropical River and Its Basin.*, Dordrecht: Dr. W. Junk, 1984, pp. 47-83.

KUMAR, S.; TAMURA, K.; JAKOBSEN, I. B.; NEI, M. *MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software*. Tempe, Arizona, USA: Arizona State University, 2001.

LEE, M. S. Y.; HUGALL, A. F. Partitioned likelihood support and the

- evaluation of data set conflict. *Systematic Biology*, v. 52, p. 15-22, 2003.
- LESSON, R. P. *Manuel d'ornithologie, ou description des genres et des principales especes d'oiseaux*. Paris: 1828.
- LUNDBERG, J. G.; MARSHALL, L. G.; GUERRERO, J.; HORTON, B.; MALABARTA, M. C. S. L.; WESSELEINGH, F. *The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers*. In: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vaurie, R.P., Lucena, C.A.S. (Eds), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Part. 1. Porto Alegre: EDIPUC/RS, pp 13-48.
- MADISON, D. R.; MADISON, W. P. *MacClade 4.0*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates Inc., 2005.
- MARROIG, G.; CERQUEIRA, R. Plio-pleistocene South American History and the Amazon Lagoon Hypothesis: a Piece in the Puzzle of Amazonian Diversification. *J. Comp. Biol.*, v. 2, n. 2, p. 103-119, 1997.
- MIYAKI, C. Y.; MATIOLI, S. R.; BURKE, T.; WAJNTAL, A.. Parrot evolution and paleogeographical events: mitochondrial DNA evidence. *Molecular Biology and Evolution*, v. 15, p. 544-551, 1998.
- MOYLE, R. G. Phylogeny and Biogeographical history of Trogoniformes, a pantropical bird order. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 84, p. 725-738, 2005.
- NARDELLI, P. M. *A preservação do Mutun-de-Alagoas, Mitu mitu*. Queimados, RJ: Semana Ilustrada Editorial Ltda, 1993.
- NORES, M. An alternative hypothesis for the origin of the Amazonian bird diversity. *J Biogeography*, v. 26, p. 475-485, 1999.
- NORES, M. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecol. Biogeogr.*, v. 13, p. 149-161, 2004.
- OLMOS, F. The *Pipile cumanensis grayi* – *P. cujubi nattereri* contact zone in Mato Grosso, Brazil. In: Brooks, D.M., Olmos, F., Bergazo, A.J., (Eds), *Biology and conservation of the Piping Guans (Aves: Cracidae)*. Special Publication of the Cracidae Specialist Group, Houston, pp. 24-30.
- PAULA COUTO, C. de. *Mamíferos fósseis do Cenozóico da Amazônia*. Instituto Brasileiro de Bibliografia e Documentação, CNPq, Rio de Janeiro. Boletim 3, p. 1-121, 1956.
- PELZELN, A. VON. Little-known birds. *Sitz. K. Acad. Wiss. Wien.*, v. 31, p. 319–331, 1858.
- PEREIRA, S. L. *Filogenia Molecular e Evolução em Cracidae (Aves)*. Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 2000.



PEREIRA, S. L.; BAKER, A. J. A vicariant hypothesis for the speciation of curassows (Aves, Cracidae) based on mitochondrial DNA phylogeny. *Auk*, v. 121, p. 682-694, 2004a.

PEREIRA, S. L.; BAKER, A. J. Low number of mitochondrial pseudogenes in the chicken (*Gallus gallus*) nuclear genome: implications for molecular inference of population history and phylogenetics. *BMC Evolutionary Biology*, v. 4, p. 17, 2004.

PEREIRA, S. L.; BAKER, A. J. A mitogenomics timescale for birds detects variable phylogenetic rates of molecular evolution and refutes the standard molecular clock. *Molecular Biology and Evolution*, v. 23, p. 1731-1740, 2006.

PEREIRA, S. L.; BAKER, A. J.; WAJNTAL, A. Combined nuclear and mitochondrial DNA Sequences Resolve Generic Relationships within the Cracidae (Galliformes, Aves). *Systematic Biology*, v. 51, p. 946-958, 2002.

PEREIRA, S. L.; GRAU, E. T.; WAJNTAL, A. Molecular architecture and rates of DNA substitutions of the mitochondrial control region of cracid birds. *Genome*, v. 47, p. 535-545, 2004.

PETERS, J. L. *Check List of Birds of the World*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1934.

POSADA, D.; CRANDALL, A. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, v. 14, p. 817-818, 1998.

REICHENBACH, H. G. L. *Avium systema naturale*. Leipzig: Friedrich Hofmeister, 1853.

RIBAS, C. C.; MOYLE, R. G.; MIYAKI, C. Y.; CRACRAFTT, J. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in *Pionus* parrots. *Proc. Biol. Sci.*, v. 274, p. 2399-2408, 2007.

RICCOMINI, C.; PELLOGGIA, A. U.; SALONI, J. C.; KOHNKE, M. W., FIGUEIRA, R. M. Neotectonic activity in the Serra do Mar rift system (southeastern Brazil). *Journal of South American Earth Science*, v. 2, p.191-198, 1989.

RICHLY, E.; LEISTER, D. Numts in sequenced eukaryotic genomes. *Mol. Biol. Evol.*, v. 21, p. 1081-1084, 2004.

RIDGELY, R. S.; GREENFIELD, P. J. *The birds of Ecuador. Status, distribution and taxonomy*. Ithaca: Cornell University Press, 2001.

RONQUIST, F. R.; HUELSENBECK, J. P. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, v. 19, p. 1572-1574, 2003.

SAFFORD, H. D. Brazilian páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, v. 26, p. 693-712, 1999.

SALAZAR-BRAVO, K.; DRAGOO, J. W.; TINNIN, D. S.; YATES, T. L. Phylogeny and evolution of the Neotropical rodent genus *Calomys*: inferences from mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 20, p. 173-184, 2001.

SALGADO-LABOURIAU, M. L. *História Ecológica da Terra*. São Paulo: Ed. Edgard Blücher Ltda, 1994.

SALVATORI, T. Le specie del genere "Pipile". *Riv. Italiana di Ornit.*, v. 3, p. 48-58, 1914.

SANDERSON, M. J. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Mol. Biol. Evol.*, v. 19, p. 101-109, 2002.

SANDERSON, M. J. r8s: inferring absolute rates of evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*, v. 19, p. 301-302, 2003.

SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. *Phylogeny and Classification of Birds – a Study in Molecular Evolution*. New Haven, Reino Unido: Yale University Press, 1990.

SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E.; MONROE, B. L. A classification of the living of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, v. 105, p. 409-423, 1988.

SICK, H. *Birds in Brazil*. New Jersey: Princeton University Press, 1993.

SILVEIRA, L. F. *Filogenia dos Cracidae (Aves: Galliformes) com base em caracteres osteológicos*. Tese (Doutorado) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, 2003.

SILVEIRA, L. F.; OLMOS, F.; LONG, A. J. Birds in Atlantic forest fragments in North-east Brazil. *Cotinga*, v. 20, p. 32-46, 2003.

SIOLI, H. Sedimentation in Amazonasgebiet. *Geol. Rundschau*, v. 45, p. 608-633, 1957.

SHIMODAIRA, H. An approximately unbiased test of phylogenetic tree selection. *Syst. Biol.*, v. 51, p. 492–508, 2002.

SHIMODAIRA, H.; HASEGAWA, M. "CONSEL: for assessing the confidence of phylogenetic tree selection," *Bioinformatics*, v. 17, p. 1246–1247, 2001.

- SPIX, J. B.. *Avium species novae*. Vol. 2. Munich: 1825.
- STRAHL, S. D.; GRAJAL, A.; Conservation of large avian frugivorous and the management of neotropical protected areas. *Oryx*, v. 25, p. 50-55, 1991.
- STRIMMER, K.; VON HAESELER, A. Quartet puzzling: a quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. *Mol. Biol. Evol.*, v. 13, p. 964-969, 1996.
- SWOFFORD, D. L. PAUP\* - *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\* and related methods)*, version 4.0. Sunderland: Sinauer Associates, 2001.
- TORDOFF, H. B.; MACDONALD, J. R. A new bird (Family Cracidae) from the early Oligocene of South Dakota. *Auk*, v. 74, p. 174-184, 1957.
- VAN TUINEN, M.; SIBLEY, C. G.; HEDGES, S. B. Phylogeny and biogeography of ratites birds inferred from DNA sequences of the mitochondrial ribosomal genes. *Mol. Biol. Evol.*, v. 15, p. 370-376, 1998.
- VAURIE, C. Systematic Notes on the Bird Family Cracidae. N° 1. Geographical Variation of *Ortalis canicollis* and *Penelope marail*. *Amer. Mus. Novitates*, v. 2197, p. 1-8, 1964.
- VAURIE, C. Systematic Notes on the Bird Family Cracidae. N° 5. *Penelope purpuracens*, *Penelope jacquacu* and *Penelope obscura*. *Amer. Mus. Novitates*, v. 2250, p. 1-23, 1966a.
- VAURIE, C. Systematic Notes on the Bird Family Cracidae. N° 6. Reviews of Nine Species of *Penelope*. *Amer. Mus. Novitates*, v. 2251, p. 1-30, 1966b.
- VAURIE, C. Systematic Notes on the Bird Family Cracidae. N° 7. The genus *Pipile*. *Amer. Mus. Novitates*, v. 2296, p. 1-16, 1967.
- VAURIE, C. Taxonomy of the Cracidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. hist.*, v. 138, p. 135-243, 1968.
- VUILLEUMIER, F. Relationships and Evolution within the Cracidae. *Bull. Mus. Zool.*, v. 134, p. 1-27, 1965.
- WHITMORE, T. C. *An Introduction to Tropical Rain Forests*. New York: Oxford University press, 1990.
- WRIGHT, T. F.; WILKINSON, G. S. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proc. R. Soc. Lond.*, v. 268, p. 609-616, 2001.
- ZINK, R. M.; BLACKWELL-RAGO, R. C. Species limit and recent population history in the curve-billed trasher. *The Condor*, v. 102, p. 881-886, 2000.