

Análise comparativa de padrões de diversificação em quatro gêneros de psitacídeos neotropicais

Camila C. Ribas^{1,2*} e Cristina Y. Miyaki¹

1- Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, 277, 05508-090, São Paulo, SP, Brasil.

2- Department of Ornithology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024, USA.

Recebido em 22 de junho de 2006; aceito em 10 de maio de 2007

ABSTRACT. Comparative analysis of patterns of diversification in four genera of Neotropical Parrots (Aves; Psittacidae). The origin of Neotropical diversity is not completely understood, although many hypotheses have been proposed with this objective. One of the ways to better understand these patterns is the study of geographical distribution and phylogenetic relationships among taxa that occur in this region. Here we present a comparative study in temporal and spatial scales of four genera of Neotropical Parrots (*Aratinga*, *Gypopsitta*, *Pyrrhura* and *Pionus*) with the objective of seeking for general patterns of diversification in the Neotropics. The comparison was performed based on published molecular phylogenies for each group, and on divergence dates obtained from a molecular clock calibrated using the divergences among sequences of the gene cytochrome b. Diversification in the studied groups occurred mainly during the last 6 MY. The causes for the different speciation events seem to be related mainly to geotectonic events, particularly the uplift of the Andes, and to more recent climatic oscillations. In this way, the history told by the studied groups points to a long lasting and constant period of diversification associated to the geological history of the continent, followed by a series of climatic shifts that generated new speciation events and originated the distribution patterns found today.

KEY WORDS: Neotropics, diversification, Psittacidae, molecular clock

RESUMO. A origem da alta diversidade Neotropical é pouco conhecida, apesar de várias hipóteses terem sido propostas para tentar explicá-la. Uma das maneiras de compreender melhor esse padrão é o estudo da distribuição geográfica e das relações filogenéticas entre os organismos que ocorrem nessa região. Apresentamos aqui um estudo comparativo em escala temporal e espacial de quatro gêneros de psitacídeos Neotropicais (*Aratinga*, *Gypopsitta*, *Pyrrhura* e *Pionus*) com o objetivo de buscar padrões gerais de diversificação no Neotrópico. A comparação foi realizada com base em filogenias moleculares já publicadas para cada grupo e em estimativas de datas de divergência obtidas a partir de um relógio molecular baseado em divergências entre seqüências do gene citocromo b. A diversificação nos quatro grupos estudados ocorreu principalmente nos últimos seis milhões de anos (Ma). As causas dos diferentes eventos de diversificação parecem estar relacionadas principalmente a eventos geotectônicos, em especial o soerguimento dos Andes, e a alterações climáticas mais recentes. Assim, a história contada pelos grupos estudados aponta para um período longo e constante de diversificação associado à história geológica do continente, seguido de uma série de alterações climáticas que causaram novos eventos de especiação e geraram os padrões de distribuição encontrados atualmente.

PALAVRAS CHAVE: Neotrópico, diversificação, Psitacídeos, relógio molecular

A biogeografia histórica tem por objetivo relacionar os processos históricos de diversificação a regiões geográficas, revelando assim a origem dos padrões de distribuição e diversidade encontrados hoje (Nelson e Platnick 1981, Humphries e Parenti 1986, Myers e Giller 1988). Um desses padrões que tem, há muito tempo, chamado a atenção em biogeografia é a alta diversidade de espécies encontrada na região Neotropical. As florestas neotropicais apresentam uma diversidade de espécies única em relação à área geográfica por elas ocupada (Mayr 1963, Prance 1982). A origem desta diversidade ainda não é conhecida e várias hipóteses já foram levantadas com o objetivo de esclarecer que condições no passado permitiram a evolução de um grau tão alto de diversidade.

As primeiras hipóteses propunham que a estabilidade dos ecossistemas das florestas úmidas durante o Quaternário teria gerado baixas taxas de extinção nestes ambientes, que seriam a causa do acúmulo de espécies endêmicas ao longo do tempo. Hipóteses mais recentes também relacionam a diversidade das terras baixas do Neotrópico à “manutenção” de espécies,

que seriam originadas em regiões mais instáveis, como os Andes (Fjeldsa 1995, Fjeldsá e Lovett 1997). Várias outras hipóteses, entretanto, relacionam a diversificação nas terras baixas a fatores que teriam promovido a especiação ‘*in situ*’ nestes ambientes devido à instabilidade climática e geológica no passado (revisões em Haffer 1997, Moritz *et al.* 2000). O surgimento dos rios Amazônicos como causa da diversificação foi a primeira hipótese para a origem da diversidade na Amazônia (Wallace 1852, Salo *et al.* 1986). As variações nas condições de umidade e precipitação, causando ciclos de retração e expansão das florestas teriam sido as causas principais de especiação de acordo com a teoria dos Refúgios (Haffer 1969). Alterações na temperatura e na concentração de gás carbônico na atmosfera (van der Hammen 1974, Bush 1994) e alterações paleogeográficas como a orogênese dos Andes e variações no nível do mar (Rasanen 1995, Nores 1999) também são causas propostas para a diversificação.

Há duas maneiras principais de tentar compreender melhor a história das florestas neotropicais: estudos de paleocli-

matologia, palinologia e paleoecologia associados a informações de história geológica do continente podem fornecer uma visão geral dos diferentes ambientes no passado; e o estudo da distribuição e relações filogenéticas entre os organismos que atualmente vivem nas diferentes regiões geográficas pode fornecer informações acerca dos eventos de diversificação que originaram as espécies atuais.

Análises filogenéticas de grupos de táxons próximos fornecem uma base para a discussão dos eventos biogeográficos que influenciaram a sua diferenciação. Além disso, a utilização cada vez mais comum de dados moleculares fornece a possibilidade de comparar divergências entre sequências de DNA entre estudos diferentes, e a utilização difundida do relógio molecular permite construir um arcabouço temporal, absoluto ou relativo, para os processos de diversificação em grupos distintos. Essas novas metodologias têm tornado as comparações entre padrões de diversificação de grupos diferentes mais descritivas e menos restritas a metodologias pré definidas (Moritz *et al.* 2000). Esse procedimento se justifica principalmente pelo fato de que as filogenias moleculares têm revelado que muitas vezes os eventos de diversificação em grupos que ocupam áreas de endemismo comuns ocorreram em tempos distintos, não podendo, portanto, ser tomados como evidência de vicariância.

As filogenias de grupos Neotropicais têm mostrado que muitas das linhagens de espécies parecem ser anteriores ao Quaternário e que, portanto, eventos paleogeográficos, principalmente as alterações na bacia amazônica causadas pela orogênese dos Andes e incursões marinhas podem ter tido um papel maior do que tradicionalmente proposto na sua diversificação (Marks *et al.* 2002, Cortés-Ortiz *et al.* 2003, Costa 2003, Aleixo 2004). Esses eventos pré quaternários podem ter estabelecido as principais divisões regionais, com subsequente diferenciação geográfica e redistribuição de espécies durante o Pleistoceno. Além disso, as incongruências encontradas entre diferentes estudos de relações entre áreas (Bates *et al.* 1998, Ron 2000, Hall e Harvey 2002) mostram que a especiação no Neotrópico não vai ser explicada por apenas um modelo. Devido à existência de poucas filogenias de grupos Neotropicais, um número maior de padrões biogeográficos deve ser descrito antes que um quadro geral possa ser construído.

Entre os psitacídeos Neotropicais há uma grande diversidade de padrões de distribuição, sendo algumas espécies ou

grupos altamente endêmicos, como ocorre com o gênero *Pyrrhura* por exemplo, e outros amplamente distribuídos, como é o caso das espécies do gênero *Ara*. Esta variedade de padrões torna alguns grupos de psitacídeos de especial interesse para uma melhor compreensão da história dos padrões de diversificação na região Neotropical

O presente estudo tem como objetivo realizar uma comparação espacial e temporal entre os padrões de diversificação em quatro gêneros de psitacídeos neotropicais para os quais revisões sistemáticas baseadas em filogenias moleculares foram publicadas recentemente (Ribas 2004, Ribas e Miyaki 2004, Ribas *et al.* 2005, Ribas *et al.* 2006, Ribas *et al.*) com a finalidade de elucidar processos históricos de diversificação comuns aos diferentes grupos gerando assim informações sobre a biogeografia histórica da região Neotropical.

MÉTODOS

Foram analisadas filogenias incluindo todas as espécies dos gêneros *Gypopsitta* (Ribas *et al.* 2005) e *Pionus* (Ribas *et al.* 2007), incluindo 21 das 29 espécies do gênero *Pyrrhura* (Ribas *et al.* 2006), e incluindo todos os representantes de uma das linhagens que compõe o gênero *Aratinga*, que não é monofilético (ver Ribas e Miyaki 2004, Tavares *et al.* 2004, 2006).

Para a análise comparativa das quatro filogenias, foram construídas, para cada grupo, matrizes contendo apenas o grupo interno e apenas sequências do gene citocromo b (cit b). Cada uma dessas matrizes foi submetida ao teste de taxas de verossimilhança (likelihood ratio test, Huelsenbeck e Rannala 1997). Para cada um dos quatro grupos foi utilizada a topologia de Máxima Verossimilhança (MV) obtida no trabalho original excluindo os grupos externos. O modelo evolutivo utilizado foi selecionado por testes hierárquicos de taxas de verossimilhança implementados no programa Modeltest (Posada e Crandall 1998) para cada matriz de sequências do gene cit b. Nenhuma das matrizes foi rejeitada pelo teste, indicando que taxas constantes de evolução das sequências do gene cit b podem ser assumidas para os quatro conjuntos de dados (Tabela 1). Os tamanhos de ramo das quatro topologias foram reestimados com base na matriz contendo apenas cit b. As árvores foram então linearizadas utilizando a

Tabela 1. Tamanho da sequência do gene citocromo b utilizada, número de terminais e modelo evolutivo selecionado para cada grupo estudado.

Table 1. Size of the cytochrome b sequence used, number of terminals, and evolutionary model selected for each studied group.

	Pares de bases	Terminais	Modelo evolutivo
<i>Aratinga</i>	340	22	TVM+I+G
<i>Gypopsitta</i>	1140	29	TrN+G
<i>Pyrrhura</i>	1140	19	TrN+G
<i>Pionus</i>	1140	22	TrN+G

opção “enforce molecular clock” no programa PAUP4.0b10 (Swofford 1998). Desse modo, os tamanhos dos ramos foram re-calculados de modo que todos os terminais de cada árvore apresentem a mesma quantidade de divergência a partir do ancestral comum.

Essas árvores linearizadas foram então alinhadas em uma linha de tempo comum, utilizando a taxa de 1,6% de divergência por milhão de anos como taxa de calibração. A utilização de taxas evolutivas para calibração do relógio molecular é um procedimento controverso (García-Moreno 2004, Lovette 2004). A taxa de 1,6% de divergência por milhão de anos para o gene *cit b* foi obtida a partir do estudo de Fleischer *et al.* (1998) no qual foram analisadas divergências entre sequências desse gene em passeriformes endêmicos a diferentes ilhas do arquipélago do Havaí. A calibração foi realizada com base nas datas geológicas de formação das ilhas. Outros estudos baseados em registro fóssil para outros grupos de Aves chegaram à taxa de 2% de divergência por milhão de anos (Shields e Wilson 1987, Randi 1996). Na ausência de registro fóssil para psitacídeos, a utilização das taxas é a única maneira de obter estimativas temporais, estas estimativas, no entanto, devem ser interpretadas com cautela. No presente trabalho a taxa de 1,6% foi adotada por se basear em uma datação geológica bem documentada (data de formação de ilhas vulcânicas), e foi usada para fornecer um arcabouço temporal aproximado.

RESULTADOS

As quatro filogenias com os tamanhos dos ramos re-estimados e alinhadas em uma linha de tempo comum são apresentadas na figura 1. A figura 2 mostra as mesmas árvores, mas com o nome dos táxons substituído pela região de ocorrência de cada um. Entre os quatro grupos estudados, três têm filogenias bem resolvidas, a exceção é a filogenia do gênero *Pyrrhura*, na qual apenas os nós apoiando os dois principais grupos de espécies e alguns nós dentro de cada grupo tiveram suporte estatístico razoável (Ribas *et al.* 2006). Desse modo, em *Pyrrhura*, apenas dois nós bem suportados foram incluídos na discussão da biogeografia. Na figura 2 apenas os nós relevantes para a análise biogeográfica estão indicados por pontos.

Excluindo a diversificação mais basal no clado de *Gypopsitta*, todos os outros eventos de especiação nos grupos estudados ocorreram entre 6 milhões e 400.000 anos atrás, sendo distribuídos ao longo deste período de forma relativamente uniforme. Entre os 33 eventos de especiação que ocorreram nesse período, 14 ocorreram durante o Pleistoceno, 13 durante o Plioceno e 6 no final do Mioceno.

DISCUSSÃO

Divergências entre grupos que ocorrem em lados opostos dos Andes. A divergência mais antiga entre todos os grupos estu-

dados é a separação entre as espécies do gênero *Gypopsitta* que ocorrem a leste e a oeste dos Andes, há cerca de 8 milhões de anos (Ma). Além de *Gypopsitta*, os gêneros *Pionus* e *Pyrrhura* incluem espécies que ocorrem a oeste dos Andes. Em *Pyrrhura*, dos táxons estudados, apenas *P. eisenmanni* ocorre a oeste dos Andes, na América Central. Essa espécie faz parte do complexo *picta/leucotis* cuja diversificação teve início há cerca de 1,5 Ma. Entre as espécies de *Pionus* apenas *P. m. rubrigularis* e *P. senilis* ocorrem nas terras baixas a oeste dos Andes. *P. m. rubrigularis* se separou de *P. m. mentruus* e de *P. m. reichenowi* há não mais que 400.000 anos atrás, já *P. senilis* se separou de *P. chalcopterus* há cerca de 2 Ma. Essas datas indicam que os eventos de separação entre táxons cis e trans andinos nos três grupos não estão relacionados e o único que pode ser relacionado ao soerguimento da cadeia de montanhas é a diversificação em *Gypopsitta*, todos os outros ocorreram quando os Andes já haviam atingido sua altura atual.

O oeste da Amazônia. A divergência entre as espécies de *Gypopsitta* que ocorrem no oeste (*G. barrabandi* e *G. pyrilia*) e no leste (*G. vulturina*, *G. aurantiocephala* e *G. caica*) da bacia Amazônica é semelhante à divergência entre *Aratinga weddelli*, que ocorre no oeste Amazônico e as outras quatro espécies do grupo. Essas divergências correspondem a uma idade aproximada de 6 Ma, uma época em que grandes transformações estavam ocorrendo no oeste Amazônico, com o soerguimento da cordilheira leste dos Andes causando mudanças no padrão de drenagem dos rios e um aumento da pluviosidade (Hoorn *et al.* 1995), criando condições para o desenvolvimento da floresta atual (Hooghiemstra e van der Hammen 1998). O soerguimento da cordilheira leste pode também ter causado a separação entre *G. barrabandi* e *G. pyrilia*, datada por volta de 5,5 Ma, já que fechou a conexão entre o oeste Amazônico e o extremo noroeste da América do Sul, onde ocorre *P. pyrilia*. Uma divergência semelhante foi encontrada entre a espécie que ocorre na área de endemismo Chocó, *G. pulchra*, e as espécies da América Central. Como *G. pulchra* é a única espécie do Chocó incluída nas análises essa é a única estimativa para o isolamento dessa região.

A região das Guianas. Todos os quatro grupos estudados têm representantes na área de endemismo das Guianas. Em *Gypopsitta* e em *Pionus* as espécies das Guianas parecem ter sido isoladas em épocas semelhantes: *Pionus fuscus* há cerca de 4,7 Ma e *Gypopsitta caica* há 4,3 Ma. Por outro lado, as outras duas espécies das Guianas têm origem bem mais recente: *Aratinga solstitialis*, que se separou das espécies do sul da Amazônia e da floresta Atlântica há cerca de 1 Ma e *Pyrrhura picta*, que foi isolada dos grupos do sul há menos de 1,5 Ma. A principal barreira geográfica entre a região das Guianas e o resto da América do Sul são os rios Amazonas e Negro, o que torna a fauna dessa região suscetível a alterações do nível do mar, que podem ter levado a diferentes ciclos de contato e isolamento com a fauna do sul e do oeste.

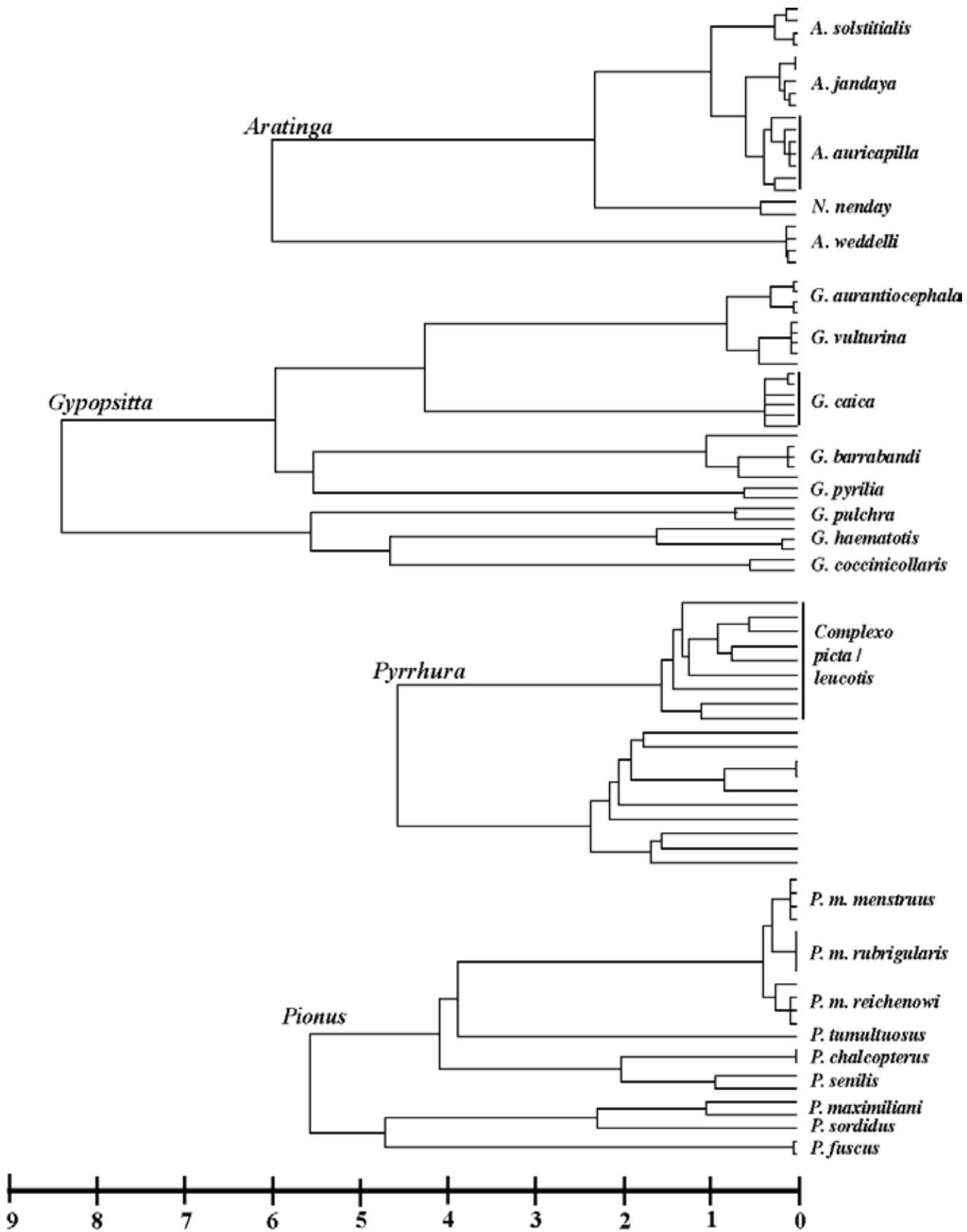


Figura 1. Árvores linearizadas dos quatro grupos estudados. Linha inferior indica o tempo de acordo com a taxa de 1,6% de divergência por Ma.

Figure 1. Linearized trees for the four studied groups. Time line was constructed using the rate of 1.6% divergence per million years.

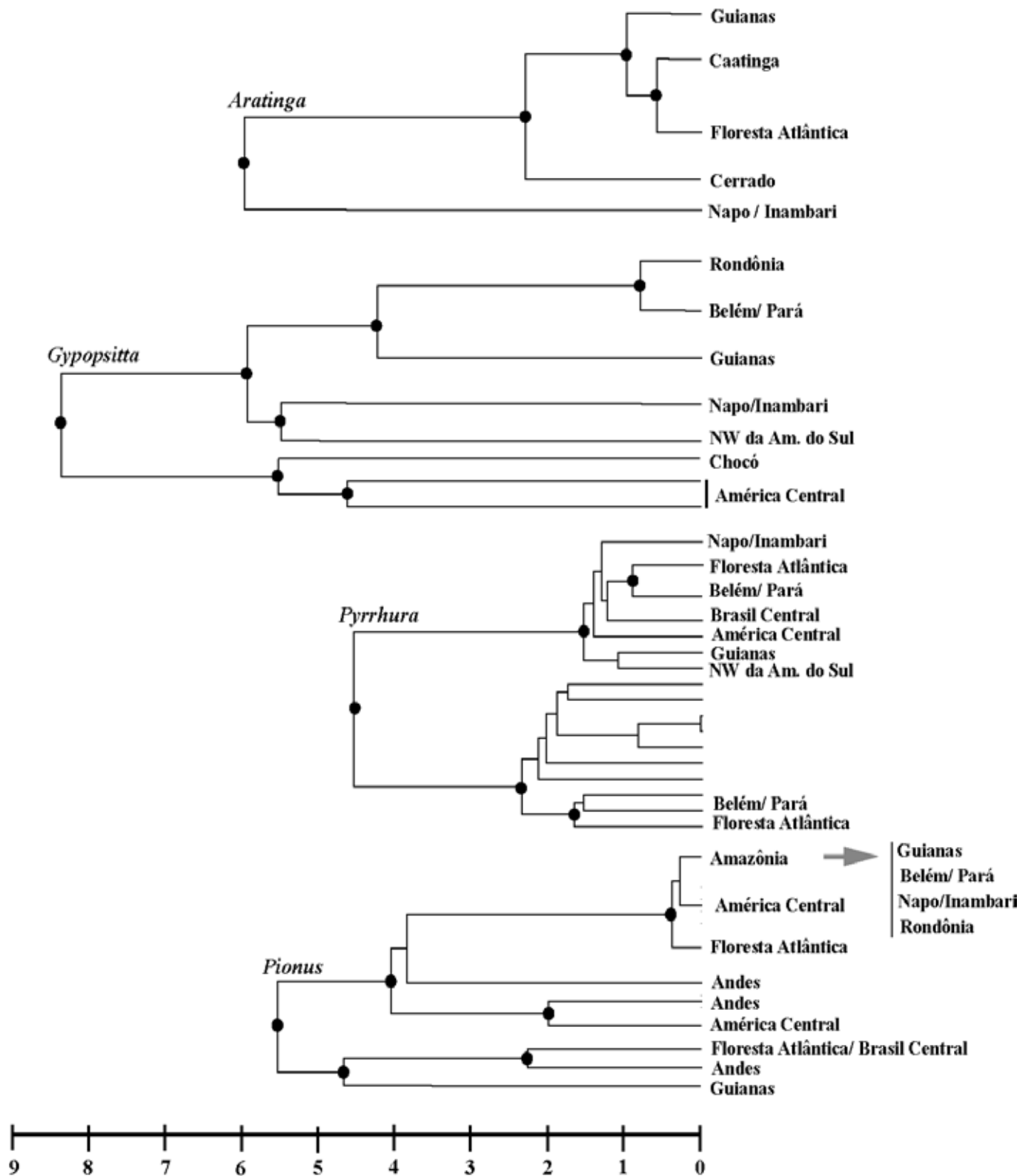


Figura 2. Árvores linearizadas dos quatro grupos estudados com os táxons substituídos pelas respectivas áreas de ocorrência. Linha inferior indica o tempo de acordo com a taxa de 1,6% de divergência por milhão de anos. Pontos indicam os nós considerados para a análise biogeográfica.

Figure 2. Linearized trees for the four studied groups with taxon names replaced by areas in which each taxon occurs. Timeline constructed using the rate of 1.6% divergence per million years. Dots indicate the nodes that were used in the biogeographical analysis.

Relações entre a fauna Amazônica e Atlântica. Táxons endêmicos da floresta Atlântica são encontrados em três dos grupos estudados. Tanto em *Aratinga* quanto em *Pyrrhura* o grupo irmão dos grupos Atlânticos ocorre no sudeste da Amazônia, sendo que a divergência entre eles é datada em 570.000 anos atrás em *Aratinga* (separação entre *A. jandaya* e *A. auricapilla*) e por volta de 1 e de 1,5 Ma em *Pyrrhura* (separação entre *P. leucotis/P. griseipectus* e *P. amazonum/P. snethlageae* e separação entre *P. frontalis* e *P. perlata/P. lepida/P. molinae* respectivamente). Em *Pionus* um dos táxons Atlânticos, *P. m. reichenowi*, apresenta divergência genética muito baixa em relação aos grupos Amazônico e Centro Americano, tendo divergido deles há menos de 400.000 anos.

Atualmente, as florestas Amazônica e Atlântica são separadas por um corredor de vegetação aberta e seca, que impede o contato entre fauna e flora restritas a regiões florestais (Oliveira-Filho e Ratter 1995). Diversos táxons possuem populações Amazônicas e Atlânticas, atualmente separadas pela região seca (Rizzini 1963, Andrade-Lima 1982, Mori 1989), e muitos grupos de espécies apresentam representantes nas duas florestas. Essas observações sugerem que as duas florestas podem ter sido contínuas no passado ou que podem ter existido corredores florestais, mais importantes que as florestas de galeria atuais, que as conectavam (Bigarella *et al.* 1975, Vivo 1997, De Oliveira *et al.* 1999, Costa 2003).

Os resultados apresentados acima apontam para contatos recentes entre grupos Atlânticos e Amazônicos, principalmente do sudeste da Amazônia. A principal barreira atual entre essas duas regiões é a caatinga, no nordeste do Brasil. Apesar de a caatinga apresentar uma vegetação com alto grau de endemismo e adaptada a condições de seca (Mares *et al.* 1985), existem semelhanças com a vegetação Amazônica (Prado e Gibbs 1993). Além disso, há enclaves de florestas mais úmidas (brejos) ou florestas de galeria que contêm espécies relacionadas às das florestas úmidas (Oliveira-Filho e Ratter 1995).

Auler *et al.* (2004) apresentam evidências geológicas de que a região que hoje é coberta pela caatinga teve períodos consideravelmente mais úmidos que o atual durante o Pleistoceno (a partir de 900.000 anos atrás). Esses autores sugerem que a expansão das florestas no nordeste do Brasil foi um fenômeno regional em larga escala, e que a troca de elementos da fauna e da flora entre Amazônia e floresta Atlântica pode ter ocorrido por conexões florestais bem mais pronunciadas do que se pensava antes.

Esses resultados geológicos combinados com as datas recentes encontradas para a divergência entre espécies das duas florestas sugerem que as alterações climáticas postuladas para o Pleistoceno (Haffer 1969, 1993, 1997) realmente influenciaram a distribuição espacial das florestas.

Ciclos climáticos no Pleistoceno e a diversificação da fauna Amazônica. Os ciclos climáticos durante o Pleistoceno podem também estar relacionados a divergências entre táxons de diferentes áreas de endemismo na Amazônia, como as di-

vergências entre *Gypopsitta vulturina* e *Gypopsitta aurantiocephala* (cerca de 780.000 anos atrás) e entre *Pyrrhura amazonum* e *Pyrrhura snethlageae*, que são muito recentes e, no caso de *amazonum/snethlageae*, aparentemente incompletas.

CONCLUSÃO

Em geral, os resultados obtidos revelam que os grupos estudados se diversificaram principalmente ao longo dos últimos 6 Ma. As causas dos diferentes eventos de especiação parecem estar relacionadas principalmente a eventos tectônicos, muitos deles relacionados ao soergimento dos Andes. Os eventos de diversificação mais recentes parecem estar associados principalmente a alterações climáticas. Desse modo, a história contada por esses grupos aponta para um período longo e constante de diversificação associada à evolução geológica do continente, seguido de uma série de alterações climáticas que causaram novos eventos de especiação e originaram os padrões de distribuição encontrados atualmente.

AGRADECIMENTOS

CNPq, CAPES, FAPESP e F.M. Chapman Fund pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- Aleixo, A. (2004) Historical diversification of a Terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* 38:1303-1317.
- Andrade-Lima D. (1982) Present-day forest refuges in northeastern Brazil, p.245-251. Em: Prance GT (ed). *Biological Diversification in the Tropics*. New York; Columbia University Press.
- Auler, A.S., X. Wang, R.L. Edwards, H. Cheng, P.S. Cristalli, P.L. Smart e D.A. Richards (2004) Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semiarid northeastern Brazil. *J. of Quaternary Science* 19:693-701.
- Bates, J., S. Hackett e J. Cracraft (1998) Area-relationships in the Neotropical lowlands: a hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *J. Biogeogr.* 25: 783-793.
- Bigarella J.J., D. Andrade-Lima e P.J. Riehs (1975) Considerações a respeito das mudanças paleoambientais na distribuição de algumas espécies vegetais e animais no Brasil. *Anais Acad. Bras. Ciências* 47: 411-464.
- Bush, M. B. (1994) Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeogr.* 21: 5-17.

- Cortés-Ortiz, L., E. Bermingham, C. Rico, E. Rodríguez-Luna, I. Sampaio e M. Ruiz-Garcia (2003) Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus *Alouatta*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 26: 64-81.
- Costa, L. (2003) The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J. Biogeogr.* 30: 71-86.
- De Oliveira P.E., A.M.F. Barreto e K. Suguio (1999) Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeogr, Palaeoclimatol, Palaeoecol.* 152: 319-337.
- Fjeldsa J. (1995) Geographic patterns of neoendemic and older relic species of Andean forest birds: the significance of ecologically stable areas, p 89-102. Em: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero e J.L. Luteyn, (eds.) *Biodiversity and Conservation of Neotropics Forests*. New York: The New York Botanical Gardens.
- _____ e J.C. Lovett (1997) Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodivers. Conserv.* 6: 325-346.
- Fleischer, R.C., C. E. Mcintosh, e C. L. Tarr (1998) Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar-based ages of the Hawaiian Islands to estimate molecular evolutionary rates. *Mol. Ecol.* 7:533-545.
- García-Moreno, J. (2004) Is there a universal mtDNA clock for birds? *J. Avian Biol.* 35: 465-468.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- _____ (1993) Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica.* 69: 15-45.
- _____ (1997) Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiv. Conserv.* 6:451-477.
- Hall, J.P. e D.J. Harvey (2002) The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from Riodinid butterflies. *Evolution* 56: 1489-1497.
- Hooghiemstra, H., e T. van der Hammen, (1998) Neogene and Quaternary development of the Neotropical rainforest: the forest refugia hypothesis and a literature overview. *Earth Science Reviews.* 44:147-183.
- Hoorn, C., J. Guerrero, G.A. Sarmiento e M.A. Lorente (1995) Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology.* 23: 237-240.
- Huelsenbeck, J. P. e B. Rannala (1997) Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. *Science* 276: 227-232.
- Humphries, C. J. e L. R. Parenti (1986) *Cladistic Biogeography*. Oxford: Clarendon Press.
- Lovette, I.J. (2004) Mitochondrial dating and mixed support for the "2% rule" in birds. *Auk.* 121: 1-6.
- Mares M.A., M.R. Willig e T.E. Lacher (1985) The Brazilian caatinga in South American zoogeography: tropical mammals in a dry region. *J. Biogeogr.* 12: 57-69.
- Marks, B.D., S. Hackett e A. Capparella (2002) Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Mol. Phylogenet. Evol.* 24:153-167.
- Mayr, E. (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mori S.A. (1989) Eastern, Extra-Amazonian Brazil, p.427-454. Em: Campbell, D.G. e D. Hammond (eds). *Floristic Inventory of Tropical Countries*. New York: The New York Botanical Gardens.
- Moritz, C., C.J. Patton, C.J. Schneider e T.B. Smith (2000) Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:533-563.
- Myers, A.A. e P.S. Giller (1988) *Analytical Biogeography. An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. London & New York: Chapman & Hall.
- Nelson, G. e N. Platnick (1981) *Systematics and Biogeography*. New York: Columbia University Press.
- Nores, M. (1999) An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *J. Biogeogr.* 26:475-485.
- Oliveira-Filho, A.T. e J.A. Ratter (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh J. Botany.* 52:141-194.
- Posada, D. e K.A. Crandall (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Prado D.E. and P.E. Gibbs (1993) Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals Missouri Bot. Garden* 80: 902-927.
- Prance, G.T. (1982) *Biological Diversification in the Tropics*. New York: Columbia University Press.
- Randi, E. (1996) A mitochondrial cytochrome b phylogeny of the *Alectoris* partridges. *Mol. Phylogenet. Evol.* 6: 214-227.

- Räsänen, M., A. Linna, J. Santos e F. Negri (1995) Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386-390.
- Ribas, C.C. (2004) *Filogenias Moleculares e Biogeografia Histórica em Psitacídeos (Aves; Psittacidae): Padrões e Processos de Diversificação no Neotrópico*. Tese de doutorado. São Paulo: Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- _____, e C.Y. Miyaki (2004) Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the 'solstitialis' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 30: 663-675.
- _____, R. Gaban-Lima, C. Y. Miyaki, e J. L. Cracraft (2005) Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *J. Biogeogr.* 32:1409-1427.
- _____, L. Joseph e C.Y. Miyaki (2006) Molecular systematics and patterns of diversification of the *Pyrrhura* parakeets (Aves: Psittacidae) with special reference to the *P. picta* / *P. leucotis* complex. *Auk* 123: 1-21.
- _____, R. G. Moyle, C. Y. Miyaki e J. L. Cracraft (2007) The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in *Pionus* parrots. *Proc. R. Soc. B (in press)*.
- Rizzini C.T. (1963) Nota prévia sobre a divisão fitogeográfica (florístico-sociológica) do Brasil. *Rev. Bras. Geografia* 25: 3-64.
- Ron, S.R. (2000) Biogeographic area-relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biol. J. Linnean Soc.* 71: 379-402.
- Salo, J., R. Kalliola, L. Hakkinen, Y. Kakinen, P. Niemela, M. Puhakka, e P.D. Coley (1986) River dynamics and the diversity of Amazon low-land rain forest. *Nature* 322: 254-258.
- Shields, G. F., e A. C. Wilson (1987) Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *J. Mol. Evol.* 24: 212-217.
- Swofford, D. L. (1998) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sunderland: Massachusetts: Sinauer Associates.
- Tavares, E.S., C. Yamashita e C.Y. Miyaki (2004) Phylogenetic relationships among some Neotropical parrot genera (Psittacidae; Aves) based on mitochondrial sequences. *Auk* 121:230-242.
- _____, A.J. Baker, S.L. Pereira e C.Y. Miyaki (2006) Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical Parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Syst. Biol.* 55: 454-470.
- van der Hammen, T. (1974) The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.* 1: 347-383.
- Vivo, M. (1997) Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. *J. Comp. Biology.* 2:65-73.
- Wallace, A.R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 20: 107-110.