



## Prefácio

A América do Sul sempre representou um problema para os biogeógrafos, principalmente em relação a sua fauna. Don Félix de Azara, por exemplo, em 1809, em sua obra *Voyages dans l'Amérique Méridionale*, após descrever as espécies de mamíferos do Paraguai, comentava<sup>1</sup>: “Considera-se em geral como uma verdade incontestável que todos os quadrúpedes têm sua origem no velho continente, de onde passaram para a América. Procura-se, em consequência, o lugar por onde essa passagem pôde efetuar-se; e como os continentes se aproximam ao norte mais do que em qualquer outro lugar, crê-se que foi por lá que eles passaram. Não parece difícil aplicar essa ideia àqueles quadrúpedes que povoaram toda a América ou a maior parte desse continente, tais como a anta, os veados, os porcos-do-mato, a onça, a suçuarana, as jaguatiricas e muitos outros, que perfazem uma série ininterrupta desde o norte da América até o sul, e que parecem indicar o caminho que seguiram; embora sejamos levados a crer que jamais tenham existido no antigo continente, pois ali hoje não mais se acham, pode-se presumir que o homem os tenha exterminado”.

O naturalista espanhol referia-se à primeira e mais longeva teoria biogeográfica formulada – a do centro de origem e dispersão da biota, que aparece duas vezes no livro do Gênesis da Bíblia. Como foi admitido durante mais de um milênio, Deus teria criado originalmente todas as espécies (entidades imutáveis, por saírem perfeitas das mãos do Criador) de animais num único ponto da face da Terra – o Jardim do Éden, de onde se dispersaram, após o pecado original do primeiro casal de humanos, para ocupar o resto do planeta. Após o Dilúvio, o Monte Ararat, onde parou a arca de Noé, funcionou como um segundo centro de origem e dispersão dos animais salvos pelo patriarca, que tornaram a povoar toda a superfície de nosso planeta.

Como toda teoria, esta também logo encontrou obstáculos epistemológicos. Como os animais oriundos do Ararat, sem utilidade para o homem, nem capacidade de nadar ou voar, chegaram às ilhas oceânicas, depois de terem repovoado o Velho Mundo? Santo Agostinho (em seu livro *De civitate Dei*) imunizou a teoria contra esse

teste, admitindo haverem eles sido transportados por anjos para as ilhas do Atlântico Norte<sup>2</sup>.

O problema agravou-se com o descobrimento da América e sua estranha biota – existiam animais muito semelhantes aos do Velho Mundo (como os veados), outros bastante diferentes (porcos, macacos) e um terceiro grupo (como os marsupiais, por exemplo) que eram então apenas conhecidos do Novo Mundo. Isto foi claramente percebido e descrito pelo Pe. Joseph d'Acosta em seu livro de 1590. Por que existiam esses diferentes grupos? Como chegaram a este lado do Atlântico? Propôs-se uma ponte intercontinental (a Atlântida) ligando a Europa à América, hipótese derrubada por d'Acosta, ao postular uma passagem pelo estreito de Bering, através do qual os animais provindos do Ararat puderam chegar à América<sup>3</sup>.

Mas por que alguns permaneceram muito parecidos com seus ancestrais, outros se diferenciaram um tanto e outros ainda ficaram tão diferentes que não podiam ser relacionados a qualquer espécie da Eurásia? Por que certas espécies existiam apenas na América? Buffon, em 1778, após várias tentativas prévias de elucidar o problema, terminou postulando, em seu clássico “Épocas da Natureza”, uma criação separada para os mamíferos da América do Sul<sup>4</sup>.

Azara<sup>1</sup> também se ocupou desta questão:

*“Tão natural quanto pareça esse modo de pensar, podem-se-lhe fazer várias objeções, e eis aqui a primeira: 1º – Parece impossível que o tamanduá-bandeira, o tamanduá-colete, o ouriço-cacheiro, assim como as várias espécies de marsupiais e de tatus que se acham nas duas Américas possam ter feito uma tão longa viagem, dadas sua preguiça e poltronice excessivas; e não se concebe que causa tê-los-ia determinado a viajar [...]. 2º – A transmigração de algumas espécies parece impossível. Por exemplo, minha capivara e minha lontra nunca entram na água do mar; e nunca vi nem ouvi dizer que esses animais se afastem mais de trinta passos do rio ou do lago onde vivem [...]. 3º – O tuco-tuco nunca sai de sua habitação subterrânea [...]; 4º – Três espécies de gatos (...), o cangambá, o ouriço-cacheiro,*



a viscacha, a lebre da Patagônia, os tatus (...) acham-se ao sul dos 26° 30' de latitude (...) e nenhum ao norte desse paralelo. Como concordar este fato com a passagem desses animais de um continente a outro? [...]. Se, para responder a esta dificuldade, supõe-se que os continentes estavam unidos do lado do sul, e que foi por lá que se efetuou a passagem [uma das hipóteses levantada previamente publicada e depois abandonada por Buffon], caímos nos mesmos inconvenientes, pois nenhum desses quadrúpedes existe na África”.

O autor só viu uma solução – “cada espécie de insetos e de quadrúpedes não provém de um único casal primordial, mas de vários casais idênticos criados nos diferentes lugares onde os vemos hoje”. Pois, acrescentou, “se a criação que concerne à zoologia tivesse sido instantânea e de um só casal de cada espécie, quem teria podido fornecer a alimentação daquelas que vivem às expensas das outras? Elas morreriam de fome ou teriam exterminado a raça daquelas que lhes serviram de alimento...” [Objecção já publicada por Eberhardt Zimmermann em seu *Specimen Zoologiae geographicae Quadrupedum*]<sup>5</sup>.

Em 1820, Augustin Pyramus de Candolle<sup>6</sup>, num genial artigo intitulado *Géographie botanique*, propôs pela primeira vez a divisão dos continentes em regiões fitogeográficas ou áreas de endemismo; em 1838 incluiu várias ilhas oceânicas em seu sistema e propôs 40 regiões fitogeográficas; o que hoje chamamos Região Neotropical incluía as subregiões “México ou América Central”, “Antilhas”, “Colômbia”, “Guianas”, “Peru”, “Chile”, “Brasil tropical”, “Brasil austral e Buenos Aires” e “Terras magelânicas”<sup>7</sup>. Ludwig Karl Schmarda<sup>8</sup>, em 1853, confirmou essas divisões para os animais terrestres. James Dwight Dana<sup>9</sup>, no mesmo ano, ocupou-se da distribuição dos animais marinhos, separando os oceanos em cinco “reinos”, cada qual com várias “zonas” biogeográficas. Philip Lutley Sclater<sup>10</sup>, em 1858, propôs uma classificação dos continentes em cinco grandes regiões (que incluíam as áreas de endemismo descobertas por Candolle e Schmarda), sistema seguido até os dias de hoje; considerou tais regiões como “centros de criação”, em que Deus teria criado separadamente as espécies.

O advento do paradigma evolutivo de Wallace-Darwin, no século XIX, representou a derrocada do Criacionismo, por admitir a comunidade de descendência das espécies. No entanto, a biogeografia continuou se baseando na antiga teoria do centro de origem e dispersão, admitindo-se agora que à medida que se dispersam, as espécies originam novas espécies descendentes. Continuaram presentes, entretanto, os problemas das barreiras à livre dispersão (o problema pela primei-

ra vez levantado por Santo Agostinho) e da causa das diferenças entre as faunas das diversas regiões. Por estranho que pareça, a Biogeografia, dentro da perspectiva histórica advinda da teoria da evolução, continuou meramente descritiva (preocupada apenas com os padrões de distribuição), tendo seu apogeu no clássico livro de Wallace<sup>11</sup> *The Geographical Distribution of Animals* em 1876, em que mostrou como os cinco grupos tradicionais de vertebrados estão repartidos nas subregiões das cinco grandes regiões de Sclater. Pouco ou nada contribuiu quanto aos processos de formação desses padrões.

Os notáveis progressos das ciências geológicas no século XX contribuíram para a total reformulação das ideias biogeográficas. A teoria da deriva continental, publicada por Alfred Wegener<sup>12</sup> em 1915 (*Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*), foi acatada por muitos biólogos – foram os continentes que se moveram, e não os animais. Uma verdadeira “revolução copernicana” no campo da biologia comparada, a magnífica teoria da Tectônica Global veio aperfeiçoar ainda mais essa explicação.

Três grandes revoluções científicas ocorreram no século passado – a Sistemática Filogenética de Willi Hennig, a Pan-biogeografia de Léon Croizat e a Biogeografia por Vicariância, que afetaram profundamente a Biologia Comparada, com extraordinária riqueza de resultados.

Ainda resta muito a fazer em relação à biota da América do Sul – um campo promissor para novas gerações de pesquisadores. É a eles que se dirige esta obra, bastante abrangente e que certamente será de grande importância para incentivar novos estudos sobre esta fascinante ciência – hoje uma feliz e fecunda síntese de todos os campos da História Natural.

Nelson Papavero  
Museu de Zoologia  
Universidade de São Paulo

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. AZARA, F. *Voyages dans l'Amérique méridionale par Don Félix de Azara, depuis 1781 jusqu'en 1801; contenant la description géographique, politique et civile du Paraguay et de la rivière de La Plata; l'histoire de la découverte et de la conquête de ces contrées; des détails nombreux sur leur histoire naturelle, et sur les peuples sauvages qui les habitent; le récit des moyens employés par les Jésuites pour assujétir et civiliser les indigènes, etc. Publiés d'après les manuscrits de l'auteur avec une notice sur sa vie et ses écrits, par C. A. Walckenaer; enrichis de notes par G. Cuvier... Suivis de l'histoire naturelle des Oiseaux du Paraguay et de la Plata, par le même auteur, traduite, d'après l'original espagnol, et augmentée de notes par M. Sonnini. Accompagné d'un atlas de vingt-cinq planches. Tome Premier.* Paris: Dentu, Imprimeur-Libraire, 1809.

2. PAPAVERO, N.; TEIXEIRA, D. M.; LLORENTE-BOUSQUETS, J. *História da Biogeografia no Período Pré-evolutivo*. São Paulo: Plêiade & Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, 1997.
3. D'ACOSTA, J. *Historia natural y moral de las Indias, en que se tratan de cosas notables del cielo, y elementos, metales, plantas y animales dellas y los ritos, y ceremonias, leyes e gobiernos, y guerras de los Indios*. Sevilla: Juan de León, 1590.
4. BUFFON, G. L. *Histoire naturelle. Supplément V. Epoques de la nature*. Paris: Imprimerie Royale, 1778.
5. ZIMMERMANN, E. *Specimen zoologiae geographicae quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Leipzig: Lugduni Batavorum, 1777.
6. DE CANDOLLE, A. P. Géographie botanique. In: LEVRAULT, F. C. *Dictionnaire des sciences naturelles* 19. Paris: Levrault, 1820. p. 359-436.
7. DE CANDOLLE, A. P. *Statistique de la famille des Composées*. Paris & Strasbourg: Treutel & Würz, 1838.
8. SCHMARDA, L. K. *Die geographische Verbreitung der Thiere*, 3 vols. Wien: Carl Gerold & Sohn, 1853.
9. DANA, J. D. On the isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *Am. J. Sci. Arts*, n. 2, v. 16 (47), p. 153-167; 314-327, 1853.
10. SCLATER, P. L. On the geographical distribution of the members of the class Aves. *J. Proc. Linnean Soc. London (Zool.)*, v. 2, p. 130-145, 1858.
11. WALLACE, A. R. *The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface*, 2 vols. New York: Harper & Brothers, Publishers, 1876.
12. WEGENER, A. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Braunschweig: Vieweg, 1915.



# Padrões e Processos Biogeográficos na Amazônia

*José Maria Cardoso da Silva*

*Adrian Antonio Garda*

## Introdução

O trabalho da biogeografia consiste em três etapas: (1) documentar a distribuição dos organismos (vivos ou fósseis); (2) identificar padrões biogeográficos; e (3) determinar os processos biogeográficos que explicam os padrões observados. Assume-se, portanto, que a ocorrência de um padrão na natureza foi causada por um processo ou um conjunto de processos gerais. Esta relação de causalidade é elemento essencial em todo o trabalho de um biogeógrafo.

Como em outras ciências, a biogeografia possui hipóteses sobre padrões e hipóteses sobre processos. Um padrão é um enunciado sobre relações regulares e repetitivas entre várias observações da natureza. O padrão, uma vez estabelecido, representa algo que deve ser explicado. A explicação, por sua vez, requer a compreensão do processo que causa um padrão ser o que ele é. O processo é, portanto, sinônimo com causa, a operação de um ou mais fatores que produzem uma relação particular entre observações.

Há hipóteses sobre padrões e hipóteses sobre processos. É importante não confundi-las. De modo geral, as hipóteses sobre padrões precisam ser rigorosamente testadas antes de se propor uma hipótese de processo para explicar o padrão detectado. Em ambos os casos, estas hipóteses são testadas de forma rigorosa até que sejam consideradas como necessárias ou suficientes para tornarem-se amplamente aceitas. Imaginemos que determinada área possui várias espécies endêmicas a ela. Então, podemos construir uma hipótese de que esta área representa uma área de endemismo. Esta é uma hipótese de padrão. Para testarmos esta hipótese, podemos verificar se o número de espécies restritas à área é maior

do que seria esperado ao acaso. Se este for o caso, então a hipótese de padrão é apoiada e ela passa a exigir uma explicação. A explicação para a concentração de espécies endêmicas naquela área específica passa a ser uma hipótese de processo, cuja avaliação requer métodos apropriados. Como é comum na ciência moderna, a ampla aceitação de uma hipótese não implica, de forma alguma, que ela esteja protegida de questionamentos, pois novas informações e novas interpretações podem resultar em derrubada de hipóteses tradicionalmente aceitas e surgimento de novas hipóteses com maior poder explicativo.

A Amazônia é a região de maior biodiversidade do planeta. Cobrindo mais de 6 milhões de km<sup>2</sup> em nove países do norte da América do Sul, a região abriga pelo menos 40.000 espécies de plantas, 427 de mamíferos, 1.294 de aves, 378 de répteis, 427 de anfíbios e mais de 3.000 espécies de peixes<sup>1</sup>. Em geral, estima-se que a Amazônia abrigue cerca de 10% das espécies do planeta. Explicar a origem da extraordinária riqueza de espécies na Amazônia sempre foi um grande desafio para gerações de cientistas<sup>1,2</sup>. No processo de investigação é muito importante distinguir entre os processos que deram origem à grande diversidade de espécies na região e os processos que atuam de forma integrada para manter esta biodiversidade. Compreender a origem das espécies na região é um tema que pode ser investigado de forma adequada com os métodos da biogeografia, enquanto entender como a biodiversidade é mantida atualmente é um tema que requer os métodos da ecologia.

Este capítulo trata da origem e evolução da moderna biota amazônica. Iniciar-se-á discutindo os esforços que foram feitos para identificar quais são as unidades biogeográficas básicas da Amazônia. Depois, será feita uma

síntese sobre quais as relações históricas entre estas unidades biogeográficas. Em seguida, será analisada qual a contribuição dos diferentes processos biogeográficos na formação das biotas modernas das áreas de endemismo amazônicas. Por fim, será discutido o problema do tempo de origem das espécies na Amazônia.

## Unidades Biogeográficas Básicas da Amazônia

As unidades biogeográficas básicas para a compreensão da história das biotas regionais modernas são as áreas de endemismo, que são definidas aqui como espaços geográficos determinados pela congruência nas distribuições de duas ou mais espécies que não ocorrem em nenhum outro lugar (ver Cap. 3). Há vários métodos propostos para identificar áreas de endemismo, mas serão contrastados apenas dois métodos: método tradicional e método proposto por Morrone<sup>3</sup>. O método tradicional sobrepõe os mapas com as distribuições de espécies de distribuição restrita para identificar os lugares com altas concentrações de tais espécies. Este método é limitado porque faltam critérios claros para determinar se uma espécie possui ou não distribuição restrita. Além disso, o método não revela a natureza hierárquica das áreas de endemismo. O método proposto por Morrone<sup>3</sup> analisa a distribuição das espécies utilizando o critério da parcimônia para identificar subconjuntos de “unidades geográficas operacionais” (geralmente localidades ou quadrados de 0,5° ou 1°), que são definidos de forma não ambígua por, pelo menos, duas espécies. O método de Morrone é considerado mais objetivo e completo que o método tradicional, pois não requer nenhuma premissa sobre a extensão das distribuições das espécies e revela, de forma clara, a hierarquia das áreas de endemismo.

O estudo comparativo da distribuição das espécies na Amazônia indica dois padrões biogeográficos básicos. O primeiro padrão é que as espécies não estão distribuídas de forma homogênea na região: a maioria das espécies possui distribuição restrita, definindo várias áreas de endemismo. O segundo padrão é o da substituição das espécies endêmicas a uma área de endemismo por espécies aparentadas nas áreas de endemismo adjacentes. Em muitos casos, estas substituições de espécies estão associadas à presença de barreiras físicas bem definidas, tais como rios, planaltos ou manchas de vegetação aberta. Entretanto, em alguns casos, essa substituição se dá em lugares sem nenhuma barreira atual visível conhecida. Os dois padrões não passaram

despercebidos pelos primeiros naturalistas que visitaram a região<sup>1,2</sup> e todos os esforços feitos pelos biogeógrafos até hoje visaram basicamente identificar os processos biogeográficos que causaram estes padrões.

Wallace<sup>2</sup> dividiu a Amazônia em quatro áreas de endemismo (que ele denominou de “distritos”), com base no estudo da distribuição das espécies de primatas: Guiana, Equador, Peru e Brasil. As bordas destas áreas de endemismo correspondiam aos rios Amazonas-Solimões, Negro e Madeira. A hipótese de Wallace foi apoiada por vários estudos de diversos grupos de vertebrados como também pela reanálise das informações atualizadas sobre os primatas amazônicos.

Examinando as distribuições das espécies de aves e usando o método tradicional de identificar áreas de endemismo, Haffer<sup>4</sup> propôs seis áreas de endemismo para aves, modificando as áreas identificadas por Wallace. Assim, a área Guiana permaneceu como uma área de endemismo distinta, a área Equador foi dividida em duas áreas de endemismo (Imeri e Napo), a área Peru foi renomeada Inambari e a área Brasil foi dividida em duas áreas (Rondônia e Belém). Cracraft<sup>5</sup> fez uma análise mais detalhada das distribuições das espécies e subespécies de aves na América do Sul e chegou quase à mesma conclusão que Haffer, no que diz respeito ao número de áreas de endemismo na Amazônia. A única diferença foi que Cracraft reconheceu mais uma área de endemismo, que foi denominada de Pará, para toda a região entre os rios Tocantins e Tapajós.

A partir da publicação do trabalho de Morrone<sup>3</sup>, vários estudos foram feitos para avaliar a proposta destas sete áreas de endemismo utilizando a nova metodologia. Em todos os estudos, a divisão da Amazônia em sete áreas de endemismo foi apoiada. Mais recentemente, Silva *et al.*<sup>6</sup> analisaram novas informações sobre a distribuição e taxonomia de aves e sugeriram que a área de endemismo Pará é, de fato, composta por duas áreas bem distintas, cada qual com o seu próprio conjunto de espécies endêmicas, que foram nomeadas como Xingu e Tapajós. Além disso, eles redefiniram os limites da área de endemismo Imeri, fazendo-a concordar com o interflúvio Negro-Japurá/Solimões e estendendo-a até o baixo Rio Negro.

Desta forma, oito grandes áreas de endemismo podem ser reconhecidas para vertebrados terrestres na Amazônia (Fig. 12.1). As áreas de endemismo reconhecidas para subespécies de borboletas florestais e para espécies de plantas vasculares são geralmente coincidentes ou estão contidas dentro das oito áreas de endemismo de vertebrados terrestres, indicando, assim, uma boa congruência espacial entre os padrões de endemismo de diferentes grupos taxonômicos<sup>7</sup>.



**Figura 12.1** – Áreas de endemismo identificadas para vertebrados terrestres na Amazônia. Ver Prancha Colorida.

As áreas de endemismo na Amazônia variam consideravelmente em extensão, desde a pequena Belém (201.541km<sup>2</sup>) até a enorme Guiana (1.700.532km<sup>2</sup>). As outras possuem as seguintes extensões: Imeri (679.867km<sup>2</sup>), Napo (508.104km<sup>2</sup>), Inambari (1.326.684km<sup>2</sup>), Rondônia (675.454km<sup>2</sup>), Tapajós (648.862km<sup>2</sup>) e Xingu (392.468km<sup>2</sup>).

O número e os limites das áreas de endemismo na Amazônia devem ser vistos como hipóteses de trabalho, exigindo constante reavaliação quando novos dados taxonômicos e biogeográficos de diferentes grupos de organismos tornarem-se formalmente disponíveis. É possível prever, por exemplo, que algumas áreas de endemismo, como Guiana, Imeri e Inambari, serão subdivididas em uma ou mais áreas de acordo com o aumento do conhecimento sobre suas biotas.

## Relações Históricas entre as Áreas de Endemismo Amazônicas

Para determinar os padrões de relações históricas entre áreas de endemismo é necessário reconstruir primeiro as

relações históricas entre as espécies que caracterizam as áreas de endemismo. Para estabelecer as relações históricas entre as espécies, utilizam-se métodos de análise filogenética. Esses métodos usam caracteres morfológicos, comportamentais ou moleculares para produzir um diagrama no formato de árvore, que agrupa as espécies somente com base nas sinapomorfias. Este diagrama de relações é denominado cladograma. Em um cladograma, cada ramo representa uma linhagem. A linhagem se divide, dando origem a duas ou mais espécies descendentes. Espécies que se originaram de um ancestral comum imediato são denominadas de espécies irmãs. Quando o pesquisador utiliza dados moleculares é possível também estimar a idade dos eventos que deram origem a cada uma das espécies. Isso é feito a partir da calibração das distâncias genéticas entre as espécies irmãs e a idade de fósseis ou barreiras geológicas de datas conhecidas. Apesar das críticas a este procedimento, estas estimativas sobre a origem das espécies são bastante úteis para estudos biogeográficos.

Os cladogramas de grupos de espécies podem ser combinados para reconstruir a história das áreas de endemismo na Amazônia. Os métodos da biogeografia cladística (ver Cap. 6) geram o que se denomina

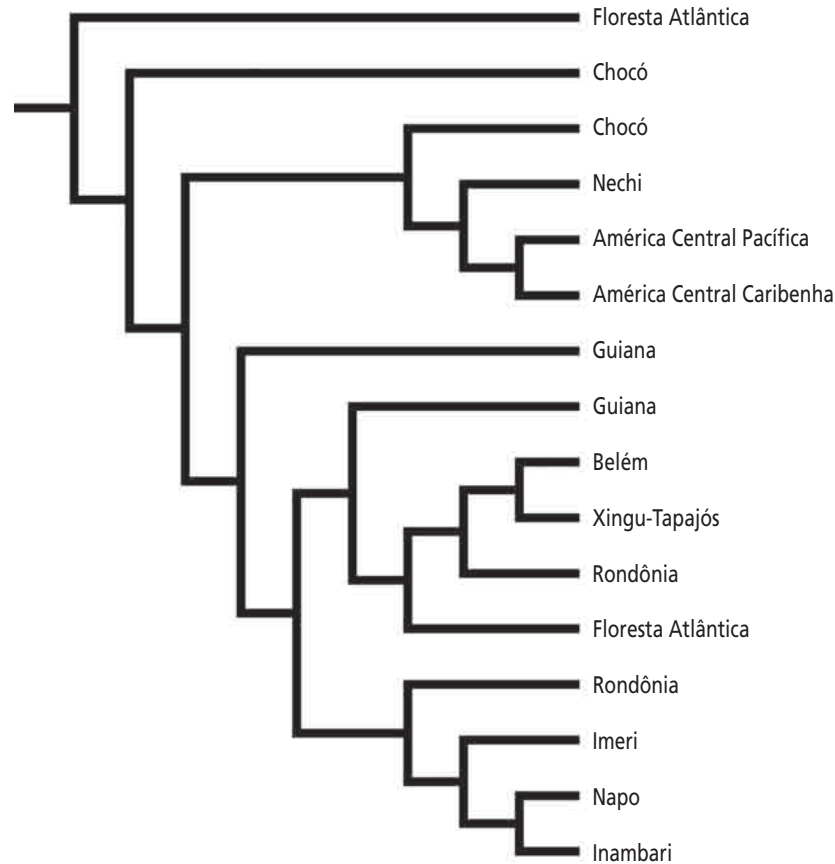
“cladograma de área ou areograma”, ou seja, uma representação gráfica das relações históricas entre as áreas de endemismo estimadas a partir das relações de parentesco das espécies endêmicas.

Prum<sup>8</sup> foi o primeiro a realizar um estudo para avaliar as relações históricas entre as áreas de endemismo da Amazônia empregando a biogeografia cladística. Ele comparou os cladogramas de 13 grupos de aves que ocorrem nas várias áreas de endemismo reconhecidas para as florestas tropicais de terras baixas sul-americanas. Em vez de um diagrama simples de relações entre as áreas de endemismo, este autor propôs um areograma complexo, no qual algumas áreas de endemismo aparecem mais de uma vez (Guiana e Rondônia), indicando que estas áreas foram separadas e reagrupadas com outras áreas de endemismo várias vezes durante a formação de suas biotas (Fig. 12.2). De grande interesse é a sugestão de que as áreas de endemismo amazônicas não formam uma unidade biogeográfica natural, pois partes da Floresta Atlântica são mais próximas do conjunto formado pelas áreas de endemismo Belém, Xingu,

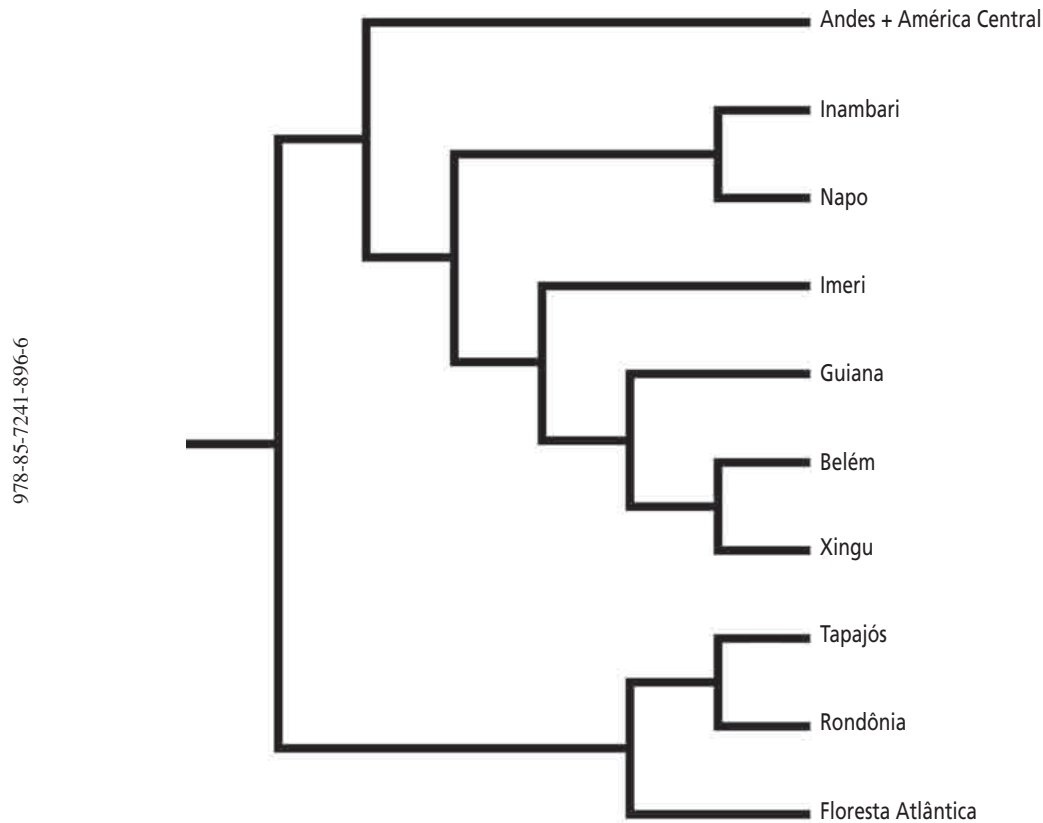
Tapajós e Rondônia, do que de outros setores da Floresta Amazônica.

Amorim<sup>9</sup> combinou vários cladogramas de distintos grupos de insetos e primatas e indicou também que a Amazônia não é uma unidade natural, mas, sim, composta por dois grupos de áreas. O primeiro grupo é composto pelas áreas de endemismo Belém, Xingu, Guiana, Imeri, Napo e Inambari e está mais associado ao Escudo das Guianas, ao norte da América do Sul e à América Central. O segundo grupo é composto pelas áreas de endemismo Rondônia e Tapajós e é mais relacionado ao Escudo Brasileiro, incluindo aí a Floresta Atlântica (Fig. 12.3). O único resultado em comum entre os estudos de Prum e Amorim é a evidência de que a Amazônia não forma uma unidade biogeográfica, pois as sequências de divisão das áreas amazônicas entre as duas propostas são completamente discordantes.

Cracraft<sup>10</sup> usou filogenias de espécies de aves amazônicas para demonstrar que os métodos da biogeografia cladística não funcionam adequadamente quando empregados em biotas continentais marcadas por histórias



**Figura 12.2** – Relações históricas entre áreas de endemismo nas florestas Neotropicais conforme Prum<sup>8</sup>. Note que algumas áreas de endemismo aparecem no cladograma de área mais de uma vez, indicando complexas relações históricas entre as áreas.



**Figura 12.3** – Relações históricas entre áreas de endemismo nas florestas Neotropicais conforme Amorim<sup>9</sup>.

geológicas muito complexas. Ele argumentou que processos como junção de áreas em consequência de desaparecimento de barreiras, extinções e eventos vicariantes de diferentes idades localizados nas mesmas áreas tendem a apagar os resultados dos eventos vicariantes anteriores, limitando a possibilidade de reconstruir a história das relações entre as áreas de endemismo, de forma adequada, utilizando métodos reducionistas.

Bates<sup>11</sup> reconheceu que a história das áreas de endemismo da Amazônia é, de fato, muito complexa, dada a enorme variedade de fatores geológicos que afetaram a região nos últimos 20 milhões de anos. Entretanto, ele sugeriu uma divergência primária e instantânea, do ponto de vista evolutivo da Amazônia, em três grupos basais de áreas de endemismo: Nordeste (área de endemismo Guiana), Oeste (áreas de endemismo Napo e Inambari) e Sudeste (incluindo as áreas de endemismo Tapajós, Xingu e Belém). Ele também sugeriu que as duas outras áreas de endemismo (Rondônia e Imeri) possuem uma biota derivada a partir de espécies ancestrais que colonizaram estas regiões a partir das três áreas basais. Bates<sup>11</sup> testou as predições deste modelo utilizando todas as filogenias de grupos de aves amazônicas existentes e encontrou um grande apoio.

Camargo e Pedro<sup>12</sup> resumiram o conhecimento sobre sistemática, taxonomia e biogeografia de abelhas sem ferrão (*Meliponini*) neotropicais. A filogenia produzida para o gênero *Partamona* permitiu a delimitação de áreas de endemismo para o grupo nas Américas e o cladograma de áreas resultante corroborou a divisão proposta por Bates<sup>11</sup>. Três componentes amazônicos são claramente distinguíveis nas porções oeste, nordeste e sudeste do bioma. Algumas espécies de *Partamona* mais relacionadas aos táxons de um componente biogeográfico podem ocorrer em outros componentes ou mesmo estar restritas a áreas onde suas espécies irmãs não acontecem. Esses resultados sugerem um padrão biogeográfico complexo, no qual as concordâncias gerais entre táxons são permeadas por casos específicos. Essas exceções podem contribuir para o entendimento de eventos de menor escala que certamente influenciaram na distribuição das espécies e subespécies de animais e plantas na região.

Em resumo, os estudos recentes indicam dois resultados interessantes e provocativos. Primeiro, a Amazônia, tal como definida de forma ecológica, possivelmente não é uma unidade biogeográfica natural, pois há evidências de que algumas de suas áreas de endemismo são historicamente mais relacionadas às áreas de endemismo de outras



regiões sul-americanas do que às demais áreas de endemismo amazônicas. Segundo, os métodos tradicionais de biogeografia cladística têm muitas limitações práticas quando são aplicados a biotas continentais complexas e dinâmicas<sup>10</sup>. Isto indica que o uso de relações dicotômicas, que podem ou não ser congruentes temporalmente, talvez não seja a melhor forma de representar as complexas relações existentes entre áreas de endemismo continentais. Forçar uma história complexa em um aerograma dicotômico é estratégia reducionista e acarreta perda de informações importantes para a compreensão da evolução de biotas regionais. Talvez o uso de redes de relações para representar relações biogeográficas, tendo como base teórica a teoria dos grafos, seja um caminho metodológico a ser mais explorado pelos biogeógrafos históricos.

## Contribuição dos Processos Biogeográficos para a Formação das Biotas das Áreas de Endemismo Amazônicas

Quais os processos que determinaram os padrões atuais de riqueza e endemismo das biotas das áreas de endemismo que compõem a Amazônia? Para responder esta pergunta é necessário primeiro reconhecer que nem sempre diversidade de espécies e a porcentagem do número de espécies endêmicas a uma biota são relacionadas. Há vários casos em que áreas ricas em espécies são pobres em espécies endêmicas e áreas ricas em espécies endêmicas que são pobres de espécies. Esta relação precisa ser mais estudada por biogeógrafos.

Ricklefs e Schluter<sup>13</sup> discutiram as relações entre diversidade regional e diversidade local de espécies e propuseram que a diversidade regional (número de espécies em determinada região) é um produto basicamente de três processos biogeográficos básicos: produção de espécies, intercâmbio biótico e extinção em massa. O grande desafio teórico da biogeografia moderna é o de desenvolver métodos para estimar a contribuição relativa de cada um desses processos na formação das modernas biotas regionais.

As espécies são produzidas quando uma espécie ancestral dá origem a duas ou mais espécies descendentes via um processo denominado de especiação. Há vários modelos de especiação. Entretanto, em vertebrados terrestres, o modelo mais comumente aceito é da especiação alopátrica por vicariância. Neste modelo, uma espécie ancestral tem sua distribuição fragmentada por

fatores geológicos ou ecológicos. Assim, as populações tornam-se isoladas e passam por processo de diferenciação, dando origem a duas ou mais espécies descendentes. A produção de espécies quase sempre aumenta a diversidade de espécies em uma região, mas nem sempre este é o caso. Dessa forma, torna-se necessário fazer a distinção entre produção intrarregional de espécies (a divisão de uma espécie ancestral em duas ou mais espécies descendentes dentro de uma região biogeográfica) da produção inter-regional de espécies (a divisão de uma espécie ancestral em duas ou mais espécies descendentes ao longo dos limites de duas ou mais regiões biogeográficas). Esta separação é importante, pois apenas a primeira aumenta a diversidade regional, mas os dois tipos, desde que não sejam seguidos imediatamente por eventos de dispersão, aumentam o número de espécies endêmicas em dada região.

O intercâmbio biótico é o fluxo natural de espécies entre regiões adjacentes. A diversidade de espécies aumenta quando uma área é colonizada via dispersão, mas a porcentagem de espécies endêmicas reduz-se. Enquanto a dispersão por saltos pode ser importante para explicar a formação de biotas em ilhas oceânicas, a difusão e a dispersão secular são os tipos mais prováveis de dispersão responsáveis pela formação de biotas regionais dentro de continentes.

Os eventos de extinção em massa diminuem tanto a diversidade regional como a porcentagem de espécies endêmicas e podem ser causados tanto por fatores bióticos como por fatores abióticos. No entanto, eles costumam estar associados às mudanças ambientais drásticas. Seus efeitos quantitativos sobre as biotas modernas não podem ser facilmente estimados pelos métodos de análise tradicionais, pois isso requer fósseis abundantes e bem preservados.

Silva<sup>14</sup> comparou as biotas dos cinco grandes biomas brasileiros e sugeriu que a produção de espécies (especiação intrarregional) contribuiu mais para a formação da moderna biota na Amazônia e da Floresta Atlântica do que o intercâmbio biótico. Em contraste, o intercâmbio biótico é mais importante do que a produção de espécies no Pantanal. A Caatinga e o Cerrado localizam-se entre estes dois extremos, com posições dependendo do grupo estudado. Para aves, o intercâmbio biótico parece ter desempenhado o papel mais fundamental, enquanto para plantas a produção de espécies é, de longe, o processo biogeográfico mais relevante. Silva<sup>14</sup> sugeriu que a formação de áreas de endemismo na Amazônia e na Floresta Atlântica poderia ser consequência de um ou vários eventos de especiação, que atingiram, ao mesmo tempo, um conjunto grande de linhagens



ancestrais que possuíam ampla distribuição na região. Esta conclusão geral não é nova. Na verdade, ela apenas sintetiza a principal conclusão de todos os principais estudos já produzidos sobre a biogeografia neotropical. Neste momento, não é possível avaliar, com as informações atualmente disponíveis, a contribuição do processo de extinção em massa para explicar a atual diversidade de espécies das áreas de endemismo amazônicas; contudo, este processo pode ter sido muito mais importante na determinação de alguns padrões biogeográficos atuais do que se imagina, pois há fortes evidências indicando que a diversidade de plantas na região, por exemplo, foi mais alta no Mioceno do que é atualmente<sup>15</sup>.

## Idade das Espécies Amazônicas

Nos últimos 30 anos, tem-se discutido bastante o papel das flutuações climáticas do Quaternário – os últimos dois milhões e meio de anos – como a principal causa da origem das espécies na Amazônia e, por consequência, da formação das áreas de endemismo na Amazônia. Esta ideia compõe o núcleo da “teoria dos refúgios” e foi proposta inicialmente por Haffer<sup>4</sup>. A hipótese de Haffer é simples e elegante, apesar de gerar poucas previsões testáveis. Ele sugeriu que durante os vários períodos glaciais do Quaternário, a floresta amazônica foi dividida em vários pequenos pedaços de florestas que foram isolados uns dos outros por extensas áreas de vegetação aberta, não florestal. Os remanescentes de floresta serviram como “refúgios” para numerosas populações de animais e plantas florestais, que se diferenciaram umas das outras via seleção natural e oportunidade durante períodos de isolamento. Os pequenos blocos de floresta foram novamente reunidos nos períodos interglaciais, quando as áreas antes recobertas por vegetações abertas foram outra vez dominadas por florestas, permitindo que as populações dos “refúgios” expandissem de novo as suas distribuições. Durante este processo de expansão, as populações entraram novamente em contato com suas populações irmãs que tinham ficado isoladas em outros “refúgios”. O resultado deste encontro pode ter sido variável, dependendo de quanto estas populações tinham se diferenciado em isolamento e desenvolvido ou não incompatibilidade reprodutiva e/ou ecológica. Se as populações isoladas desenvolveram tanto incompatibilidade reprodutiva como ecológica, elas tinham se transformado em espécies distintas e tenderiam a se excluir geograficamente ao longo de uma zona de contato. Se as populações desenvolveram incompatibilidade reprodutiva, mas não incompatibilidade ecológica, então

as espécies resultantes poderiam estabelecer áreas de sobreposição (ou simpatria) ao longo das zonas de contato. Se as populações não desenvolveram nem incompatibilidade reprodutiva e nem incompatibilidade ecológica, então as populações poderiam estabelecer faixas de hibridização, cujas larguras poderiam variar bastante, ou mesmo se fundirem completamente e, assim, eliminar toda a diferenciação acumulada durante o período de diferenciação. Este processo de separação e contato de vários blocos de floresta na Amazônia foi provavelmente repetido várias vezes durante o Quaternário e resultou em diferenciação da biota florestal da região em tempo geológico relativamente recente. Esta hipótese teve grande aceitação durante as décadas de 1970 e 1980, mas foi lentamente abandonada nas últimas duas décadas. Algumas razões para isso são:

- Os estudos geológicos recentes na região indicam que a Amazônia foi muito mais dinâmica do que anteriormente tinha sido imaginado. Mesmo o proponente da “teoria dos refúgios”, um geólogo por profissão, imaginava que a Amazônia tinha sido relativamente estável durante o Terciário<sup>4</sup>. Entretanto, os dados atuais<sup>15,16</sup> demonstram a importância de eventos ocorridos durante o Terciário, como as transgressões marinhas, mudanças no nível do mar, neotectonismo e dinâmica fluvial para o processo de formação da paisagem amazônica moderna.
- As evidências paleoecológicas coletadas até o momento<sup>17</sup> não demonstram, de forma inequívoca, que grande parte da floresta amazônica tenha sido, em algum momento, substituída tão extensamente por formações abertas e não florestais, tal como cerrados e caatingas abertas, como foi sugerido pelos proponentes da teoria dos refúgios. Os poucos estudos paleopalínológicos existentes que apóiam a substituição da floresta por vegetações abertas<sup>15</sup> estão localizadas na periferia da Amazônia (Katira e Georgetown) ou em regiões dominadas por mosaicos formados por savanas e florestas no interior da Amazônia (Carajás).
- Os estudos moleculares sobre espécies de vertebrados amazônicos continuam a indicar que estas são, em grande parte, muito mais antigas que o Quaternário<sup>11,18-20</sup>. Um estudo molecular envolvendo vários grupos de plantas<sup>21</sup> concluiu que mudanças climáticas do Quaternário não foram a maior força responsável pelas taxas de especiação de plantas sul-americanas.
- A conclusão de que a “teoria dos refúgios”<sup>4</sup> não pode ser testada por métodos filogenéticos, pois ela não especifica qualquer sequência de fragmentação dos refúgios para ser avaliada pela sequência de eventos de separação de táxons<sup>18</sup>. Ainda assim, o papel das



flutuações climáticas durante o Pleistoceno sobre distribuição e diversidade de alguns elementos da fauna Amazônica não pode ser descartado.

A descoberta de que a paisagem da Amazônia foi muito mais dinâmica no passado do que se imaginava e que as espécies são mais antigas do que se previa serviu de pano de fundo para que outras questões interessantes pudessem ser abordadas. Isso implicou em reestruturar as velhas hipóteses em bases mais sólidas e gerar previsões quantitativas que possam ser testadas no campo com o uso de novas ferramentas da moderna biologia evolutiva (ver Cap. 8).

Uma das abordagens mais promissoras é a da filogeografia. Diferentemente das análises filogenéticas tradicionais, que enfocam relações no nível de espécies para cima, as análises filogeográficas estão centradas nas relações históricas entre populações de uma mesma espécie. Para tanto, seqüências de ácido desoxirribonucleico (DNA, *desoxyribonucleic acid*) de indivíduos de diversas populações são analisadas tanto por meio de técnicas de reconstrução filogenética como por métodos quantitativos de genética de populações e as frequências gênicas são usadas para avaliar a existência ou não de fluxo gênico entre as populações em questão. A filogeografia funciona, portanto, como uma ponte entre disciplinas microevolutivas (demografia e genética de populações) e disciplinas macroevolutivas (sistemática filogenética, paleontologia e biogeografia histórica)<sup>22</sup>. Assim, com amostragem adequada, pode-se empregar cada uma dessas metodologias para testar diferentes tipos de hipóteses, por exemplo:

1. Se diversas populações correspondem realmente a uma mesma espécie (filogeografia).
2. Se existe fluxo gênico entre elas (genética de populações).
3. Na ausência de fluxo gênico, há quanto tempo esse fluxo cessou (demografia e genética de populações).
4. Se existe concordância entre o padrão de estruturação hierárquico entre as populações e as barreiras geográficas que as separam (sistemática filogenética e biogeografia).
5. Se existem evidências para expansões populacionais ou contrações recentes (genética de populações).

Expansões e contrações populacionais, concordância entre a estruturação hierárquica e filogenética de populações e o tempo de separação entre elas podem rigorosamente testar previsões de hipóteses que visem explicar os padrões biogeográficos atuais na Amazônia.

Aleixo<sup>23</sup> reformulou três hipóteses principais utilizadas geralmente para explicar a diversificação de aves na

Amazônia, extraído delas previsões testáveis. Então, ele estudou a filogeografia de um grupo de espécies de aves (*Xiphorhynchus*) que habitam as florestas de terra firme para testar estas previsões. Ele encontrou que a hipótese dos rios como barreiras, que sugere que a formação dos rios foi o evento principal para formação das áreas de endemismo, foi apoiada apenas para os rios de água escura. A hipótese dos refúgios foi refutada em todas as ocasiões, pois as populações de áreas instáveis durante o Pleistoceno não apresentaram sinais de redução populacional seguido de expansão, conforme seria esperado. A hipótese de que as incursões marinhas do Mioceno provocaram muitos eventos de especiação quando o aumento do nível do mar causou a entrada da água do mar ao longo da planície do Rio Amazonas, inundando vastas áreas na região, foi comprovada, em parte, pois a data desse evento coincide bem com a separação de algumas populações de *Xiphorhynchus*.

Santos *et al.*<sup>20</sup> utilizaram uma análise filogeográfica de 406 indivíduos pertencentes a 137 espécies descritas e 34-89 espécies (estimativa de mínimo e máximo) não descritas de rãs venenosas (família Dendrobatidae) amazônicas e andinas para testar, com um relógio molecular calibrado, as origens e a diversificação dos táxons amazônicos. Os autores encontraram uma história complexa. Primeiro, as espécies amazônicas destas rãs foram formadas a partir de 14 linhagens que se dispersaram para a região a partir dos Andes, principalmente após o término das incursões marinhas do Mioceno (cerca de 10 milhões de anos atrás). Segundo, essas linhagens passaram por um processo de rápida diversificação *in situ* dentro da Amazônia durante a transição Mioceno-Plioceno, dando origem ao atual conjunto de espécies endêmicas existentes atualmente na Amazônia.

A crescente evidência de que eventos vicariantes mais antigos foram os mais importantes no processo de formação das espécies que vivem hoje na Amazônia não implica que as mudanças climáticas globais que ocorreram no Quaternário não tiveram importância alguma em todas as regiões do planeta. Na Amazônia, com topografia relativamente mais suave, as espécies possuem áreas de distribuição grandes quando comparadas com espécies vivendo em outras regiões tropicais. Como consequência, as populações são também grandes e, portanto, menos propensas a se diferenciarem em resposta a barreiras relativamente instáveis e de curta duração, tal como as associadas às mudanças climáticas do Quaternário. Em contraste, as espécies que habitam regiões biogeográficas com topografia complexa e gradientes altitudinais marcantes quase sempre possuem distribuição geográfica restrita e populações pequenas. Nestas regiões de topo-

grafia complexa, como os Andes, as espécies são muito mais propensas a se diferenciarem como consequência das mudanças climático-vegetacionais que ocorreram no Quaternário. Um estudo recente por Weir<sup>24</sup> apoia essa ideia. Ele apresentou uma das poucas análises comparativas entre taxas de diversificação de um grupo de organismos (aves) entre terras baixas e terras altas na região neotropical. Weir<sup>24</sup> encontrou que há importantes diferenças no acúmulo de espécies ao longo do tempo. Nas terras altas, a taxa de diversificação aumentou no Plioceno e no Pleistoceno e culminou com uma taxa de diversificação no final do Pleistoceno duas vezes mais alta do que nos períodos anteriores. Este padrão é consistente com a ideia de que mudanças climáticas no Quaternário tiveram um impacto na diversificação das espécies andinas. Em contraste, as taxas de diversificação nas terras baixas atingiram o seu ápice no Mioceno e foram reduzindo ao longo do tempo até taxas muito baixas durante o final do Pleistoceno<sup>24</sup>. Entretanto, essa abordagem tem sido muito criticada, em particular pela amostragem deficiente e pela adoção da taxonomia vigente, que se vale de grande número de subespécies e muito provavelmente subestima a diversidade de aves na Amazônia<sup>25</sup>.

As espécies que vivem na Amazônia possuem complexa história evolutiva. As suas linhagens ancestrais foram influenciadas por vários eventos de vicariância associados aos grandes processos de reorganização da paisagem regional como consequência dos vários períodos de tectonismo intenso dos Andes. Todas as evidências atuais indicam papel limitado das mudanças climático-vegetacionais do Quaternário para explicar a origem das espécies amazônicas. Dada a intensa dinâmica geomorfológica da Amazônia, nenhuma hipótese fundamentada em um único processo geológico ou paleoecológico será suficiente para explicar a origem dos padrões biogeográficos observados atualmente na Amazônia.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; GIL, P. R. et al. *Wilderness – Earth's Last Wild Places*. Mexico City: CEMEX, 2002. 576p.
- WALLACE, A. R. On the monkeys of the Amazon. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, v. 20, p. 107-110, 1852.
- MORRONE, J. J. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, v. 43, p. 438-441, 1994.
- HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, v. 165, p.131-137, 1969.
- CRACRAFT, J. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithol. Monogr.*, v. 36, p. 49-84, 1985.
- SILVA, J. M. C.; NOVAES, F. C.; OREN, D. C. Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographic implications. *Bull. Brit. Ornith. Club*, v. 122, p. 185-194, 2002.
- HALL, J. P. W.; HARVEY, D. J. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riordinid butterflies. *Evolution*, v. 56, p. 1489-1497, 2002.
- PRUM, R. Historical relationships among avian forest areas of endemism in the neotropics. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, v. 19, p. 2562-2572, 1988.
- AMORIM, D. S. Dos Amazonias. In: BOUSQUETS, J. L.; MORRONE J. J. (ed.). *Introducción a la Biogeografía em Latinoamérica – Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Mexico: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, 2001. p. 245-255.
- CRACRAFT, J. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Sys. Zool.*, v. 37, p. 221-236, 1988.
- BATES, J. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for basic diversification pattern. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. et al. (ed.). *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 119-137.
- CAMARGO, J. M. F.; PEDRO, S. R. M. Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) – bionomia e biogeografia. *Rev. Bras. Entomol.*, v. 47, p. 311-372, 2003.
- RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. Species diversity: regional and historical influences. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (ed.). *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993. p. 350-363.
- SILVA, J. M. C. La importancia relativa de los procesos que determinan la diversidad regional de las aves en las grandes regiones ecológicas brasileñas. In: SILVA, H. G. D.; ITA, A. O. D. (ed.). *Conservación de Aves: Experiencias en México*. Ciudad del México: CIPAMEX, 2004. p. 63-67.
- VAN DER HAMMEN, T. Paleoeology of Amazonia. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. et al. (ed.). *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 19-44.
- PETRI, S.; FÚLFARO, V. J. *Geologia do Brasil*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo (EDUSP), 1983. 631p.
- KASTNER, T. P.; GONI, M. A. Constancy in the vegetation of the Amazon Basin during the late Pleistocene: Evidence from the organic matter composition of Amazon deep sea fan sediments. *Geology*, v. 31, p. 291-294, 2003.
- PATTON, J. L.; SILVA, M. N. F. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals. In: VIEIRA, I. C. G.; SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. et al. (ed.). *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 138-164.
- GIUGLIANO, L. G.; COLLEVATTI, R. G.; COLLI, G. R. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 45, p. 168-179, 2007.
- SANTOS, J. C.; COLOMA, L. A.; SUMMERS, K. et al. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene andean lineages. *Plos. Biol.*, v. 7, p. 448-461, 2009.
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; PRADO, D. E. et al. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philos. T. Roy. Soc. B.*, v. 359, p. 515-537, 2004.
- AVISE, J. C. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. Sunderland: Sinauer, 2004. 511p.
- ALEIXO, A. Historical diversification of a Terra Firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, v. 58, p. 1303-1317, 2004.
- WEIR, J. T. Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution*, v. 60, p. 842-855, 2006.
- TOBIAS, J. A.; BATES J. M.; HACKETT, S. J. et al. Comment on the latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science*, v. 319, n. 5865, p. 901c, 2008.