

RICARDO BELMONTE-LOPES

INVESTIGANDO O ISOLAMENTO ESPLÊNDIDO DA AMÉRICA DO SUL: FILOGENIA E
BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DOS THAMNOPHILIDAE (AVES: PASSERIFORMES:
TYRANNI)

Tese apresentada ao Curso de Pós-graduação
em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas
da Universidade Federal do Paraná, como
requisito parcial para a obtenção do título de
Doutor em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie.

CURITIBA

2013

RICARDO BELMONTE-LOPES

INVESTIGANDO O ISOLAMENTO ESPLENDIDO DA AMERICA DO SUL: FILOGENIA E
BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DOS THAMNOPHILIDAE (AVES: PASSERIFORMES:
TYRANNI)

Tese apresentada ao Curso de Pós-graduação
em Zoologia, do Setor de Ciências Biológicas
da Universidade Federal do Paraná, como
requisito parcial para a obtenção do título de
Doutor em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Marcio Roberto Pie.

CURITIBA

2013



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação Zoologia

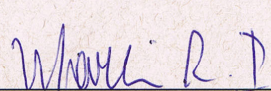


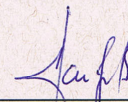
TERMO DE APROVAÇÃO

RICARDO BELMONTE LOPES

“Investigando o isolamento esplêndido da América do Sul: filogenia e biogeografia histórica dos *Thamnophilidae* (Aves: Passeriformes: Tyranni)”,

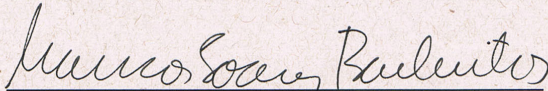
Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas - Zoologia do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela seguinte Banca Examinadora:


Prof. Dr. Marcio Roberto Pie (Orientador)


Prof. Dr. Claudio J. B. de Carvalho
Membro Interno


Prof. Dr. Eduardo A. B. de Almeida
Membro Externo


Prof. Dr. Alexandre L. P. Aleixo
Membro Interno


Prof. Dr. Marcos Soares Barbeitos
Membro Interno

Curitiba, 03 de Abril de 2013

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Zoologia/UFPR
Setor de Ciências Biológicas - Departamento de Zoologia
Caixa Postal 19020 - CEP 81531-980 - Curitiba - Paraná
Telefone/FAX +55 (0**41) 3361-1641

Dedico este trabalho para meu pai João Carlos de Macedo Lopes, meu segundo pai Arthur Geronasso Neto, meu avô Miguel Belmonte, e meus padrinhos Doraldo e Aline Milward, os quais foram cedo demais e não tiveram a oportunidade de ver seu menino virar doutor.

“Is there no one to deliver you from your ignorance?
Maybe you'll look and see there'll be no deliverance
Turn to vulture parasites who prey on lost souls
Suck the life from hapless fools who give them control (...)
Sad domination by those who say
More than they'll ever know
A ticket to the depths of dogma hollow
It's them you follow (...)”

Swisher, P; Dean, M; Weatherman, W. (1994) Deliverance.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha mulher Bianca Reinert e a minha família pela paciência durante as intermináveis horas de trabalho e ajuda nas coletas; à Marcos R. Bornschein pela amizade e por me ceder os materiais que deram origem a este trabalho, assim como por sua indispensável ajuda na coleta e taxidermia e também por todas as várias discussões sobre taxonomia dos Thamnophilidae e afins; ao ICMBio pela concessão das autorizações de coleta (números 19792-2, 19792-3 e 26277-1); a Carla S. Fontana e ao Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre (RS) pelo empréstimo de tecidos e pelo recebimento de novas coletas; a Gustavo Bravo e Robb Brumfield da Louisiana State University (LSU) pela parceria nos trabalhos com a filogenia dos Thamnophilidae e pelas sequências inéditas cedidas; a Alexandre Aleixo por auxiliar na viabilização da parceria com os pesquisadores da LSU; a Maria A. dos S. Alves (UERJ) pelas de amostras de sangue de *Formicivora littoralis*; a André M.X. Lima, Camila R. Alves, Carlos O.A. Gussoni, Felipe A.C. da Silva, Glauco U. Kohler, Giovanni N. Maurício, Leandro Correa, Leonardo W. Patrial, Sergio A. Morato e outros que ajudaram com as coletas e idas a campos e que eventualmente posso ter esquecido. Agradeço a Marcel Tscha por me ensinar a trabalhar em um laboratório de biologia molecular, a Walter Boeger e equipe do Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva pela paciência e ajuda durante a fase inicial do projeto, assim como a técnica Paula A.F.B. Bassi e aos outros usuários do Laboratório de Biologia Molecular Danúcia Urban. Agradeço ainda aos colegas do Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos pela ajuda com coisas diversas, pela troca de informações e pelas risadas; a meu orientador Marcio R. Pie por ter me dado à chance de desenvolver esse projeto quando apareci do dele pedindo por orientação, e a todo curso de Pós-Graduação em Zoologia (funcionários, docentes e discentes). A realização deste estudo não teria sido possível sem o apoio, na forma de bolsa de estudos, fornecida como bolsa de mestrado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (CNPq/MCT; 132893/2009-6), e após a realização de progressão, na forma de bolsa de doutorado fornecida pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e posteriormente, novamente pelo CNPq (141823/2011-9). Também agradeço a Cláudio J. B. de Carvalho e Eduardo A.B. Almeida pela leitura crítica e sugestões à minha pré-tese e aos membros da banca pelas sugestões.

SUMÁRIO

RESUMO	xiv
ABSTRACT	xvi
Introdução Geral.....	1
CAPÍTULO 1	11
Resumo gráfico	12
Destaques	12
Abreviações	13
1. <i>Introdução</i>	14
2. <i>Material e métodos</i>	18
2.1. <i>Obtenção de sequências de DNA</i>	18
2.2. <i>Análises filogenéticas</i>	19
3. <i>Resultados</i>	21
4. <i>Discussão</i>	28
4.1. <i>O gênero Myrmeciza</i>	28
4.2. <i>Subfamílias Euchrepomidinae e Myrmornithinae</i>	29
4.3. <i>Subfamília Thamnophilinae</i>	29
4.3.1 <i>Tribo Microrhopiini</i>	29
4.3.2 <i>Tribo Formicivorini</i>	30
4.3.3 <i>Tribo Pyriglenini</i>	31
4.3.4 <i>Tribo Pithyini</i>	31
4.3.5 <i>Tribo Thamnophilini</i>	32

4.4.	<i>Distâncias genéticas para o CYB entre pares de espécies do mesmo clado</i>	32
4.5.	<i>Nomenclatura</i>	33
5.	<i>Conclusões</i>	35
6.	<i>Referências Bibliográficas</i>	35
CAPÍTULO 2		45
	Abstract	46
	Introdução.....	48
	O fim do Cretáceo e o evento de extinção do C-P (antes de 65,5 Ma).....	50
	O Cenozóico ou Terciário (65,5-2,58 Ma)	58
	Paleoceno (65,5-55,8 Ma)	58
	Eoceno (55,8-33,9 Ma).....	64
	Oligoceno (33,9-23,03 Ma)	70
	Mioceno (23,03-5,33 Ma)	78
	Plioceno (5,33-2,58 Ma).....	95
	Conclusão	99
	Literatura Citada.....	99
CAPÍTULO 3		118
	Abstract	119
	Resumo.....	119
	<i>Fatores que influenciaram evolução das aves na América do Sul</i>	123
MATERIAL E MÉTODOS		127
	<i>Obtenção de sequências de DNA</i>	127
	<i>Análises filogenéticas e datação molecular</i>	129

<i>Análises Biogeográficas</i>	130
RESULTADOS	135
<i>Análises biogeográficas</i>	136
DISCUSSÃO	142
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	147
Tabela S1	164
ANEXOS.....	181
<p>Anexo 1. Lista de espécimes utilizados para as análises filogenéticas. Os táxons sequenciados pelo presente estudo são indicados por um *. AMNH – American Museum of Natural History, New York City; FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago; KU – The University of Kansas Natural History Museum, Lawrence; LSUMZ – Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge; MCP – Coleção de Ornitologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MZUSP – Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, São Paulo; USNM – United States National Museum of Natural History – Smithsonian Institution, Washington; UWBM – University of Washington Burke Museum, Seattle; MHNCI – Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba.</p>	
	182

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Diferentes espécies de Thamnophilidae. A. Fêmea de <i>Thamnophilus caeruleus</i> (Thamnophilini). B. Macho de <i>Pyriglena leucoptera</i> (Pyriglenini). C. Macho de <i>Myrmotherula unicolor</i> (Formicivorini). D. Fêmea de <i>Stymphalornis acutirostris</i> (Formicivorini). E. Fêmea de <i>Drymophila squamata</i> (Pythini). F. Macho de <i>Myrmeciza squamosa</i> (Pyriglenini).	3
Figura 1.2. Riqueza de espécies de Thamnophilidae na América do Sul.	4
Figura 2.1. Número de gêneros de Thamnophilidae considerados válidos ao longo da existência da família. O número de gêneros foi compilado a partir da taxonomia de Remsen et al. (2012).	16
Figura 2.2. Filogenia dos Thamnophilidae obtida por IB. Os valores de suporte são referentes a probabilidade posterior. O símbolo * junto ao nome de uma espécie indica que ela é a espécie tipo de algum gênero considerado válido pela taxonomia adotada por Remsen et al. (2012), com o símbolo # indicando a existência de algum nome em sinonímia aplicável ao táxon. Os cladogramas destacados são discutidos no texto.	24
Figura 2.3. Filogenia dos Thamnophilidae obtida por MV. O suporte é referente a 1.000 replicas de bootstrap. O símbolo * junto ao nome de uma espécie indica que ela é a espécie tipo de algum gênero considerado válido pela taxonomia adotada por Remsen et al. (2012), com o símbolo # indicando a existência de algum nome em sinonímia aplicável ao táxon. Os cladogramas destacados são discutidos no texto.	27
Figura 2.4. Distâncias genéticas para o CYB entre pares de táxons. A. Segundo a taxonomia de Remsen et al. (2012). B. Segundo a taxonomia proposta neste estudo. A linha preta indica o valor médio e a região em vermelho os limites do intervalo de confiança de 95%.	27
Figura 3.1. Tabela Internacional de Estratigrafia.	51

Figura 3.2. América do Sul entre o Cretáceo e o Paleogeno. Adaptado de ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA (2006) e HOORN <i>et al.</i> (2010).....	53
Figura 3.3. América do Sul entre o Oligoceno e o Mioceno Médio. Para legendas vide figura 3.2. Adaptado de ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA (2006) e HOORN <i>et al.</i> (2010).....	72
Figura 3.4. Noroeste da América do Sul entre o Mioceno Tardio e Plioceno. Para legendas vide Figura 3.2. Adaptado de HOORN <i>et al.</i> (2010). A. Mioceno Tardio. B. Final do Mioceno Tardio e Plioceno. C. Pleistoceno.	82
Figura 4.1. Principais áreas de endemismo no continente (adaptado de Cracraft 1985). B. Áreas de endemismo na Floresta Atlântica segundo Statterfield <i>et al.</i> , 1998 (adaptado de Cabanne <i>et al.</i> 2008). C. Áreas de endemismo na Floresta Atlântica segundo Silva <i>et al.</i> , (adaptado de Cabanne <i>et al.</i> 2008). D. Possíveis rotas de dispersão do norte e oeste do continente para leste (extraído de Willis 1992). E. Possíveis rotas de dispersão de aves de savanas.	126
Figura 4.2. Áreas utilizadas para as análises biogeográficas. (1) Floresta Atlântica, (2) Cerrado-Chaco, (3) Nordeste do Brasil, (4) Amazônia, (5) Escudo das Guianas-Llanos, (6) Andes (acima de 800 m s.n.m.) e (7) América do Sul trans-Andina e América Central.	132
Figura 4.3. Frequências de eventos de transições entre as áreas em diferentes classes de idade, reconstruídas a partir das diferentes metodologias. Azul = DEC; Vermelho = S-DIVA; Amarelo = MCMC binária; Verde = Parcimonia.....	137
Figura 4.4. Mapa de riqueza dos clados envolvidos em eventos de disjunção entre o leste e noroeste do continente segundo o modelo DEC (esquerda) e segundo o método S-DIVA (direita), nos períodos do Mioceno (acima) e Plioceno/Pleistoceno (abaixo).....	139
Figura 4.5. Mapa de riqueza dos clados envolvidos em eventos de disjunção entre o leste e noroeste do continente segundo o método de MCMC binária (esquerda) e Parcimônia (direita), nos períodos do Mioceno (acima) e Plioceno/Pleistoceno (abaixo).....	140

Figura S1. Filogenia datada dos *Thamnophilidae*. Entre parênteses são apresentadas as distribuições atribuídas para os táxons. A = Amazônia; B = Floresta Atlântica; C = Andes; D = América Central; E = Cerrado/Chaco; F = escudo das Guianas/Llanos; G = Nordeste. Vide também Tabela S1..... 163

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1. Esquema de particionamento selecionado utilizando o programa PARTITIONFINDER e o critério de informação Bayesiano. “1 ^a p” = primeira posição, “2 ^a p” = segunda posição, “3 ^a p” = terceira posição.....	21
Tabela S1. Probabilidade posterior (p.p.) dos nós da árvore e reconstruções de área ancestral para cada nó segundo as diferentes metodologias. Vide Figura S1 para localização dos nós na árvore. A = Amazônia; B = Floresta Atlântica; C = Andes; D = América Central; E = Cerrado/Chaco; F = escudo das Guianas/Llanos; G = Nordeste.....	164

RESUMO

Foi inferida uma filogenia molecular dos papa-formigas (família Thamnophilidae) utilizando sequências de três genes mitocondriais e um íntron nuclear, além de sequências adicionais para dois genes nucleares codificantes. Os dados foram analisados por máxima verossimilhança e inferência Bayesiana, com ambos os métodos apresentando resultados similares. Os resultados sugerem que dez clados da família representam gêneros não descritos, com outros sete clados apresentando nomes genéricos na sinonímia que devem ser revalidados. Os resultados também sugerem que algumas subespécies apresentam valores de divergência genética similares aos encontrados em espécies válidas. Os papa-formigas evoluíram na América do Sul (AS) durante um período de isolamento, quando o continente sofreu diversas mudanças no seu clima e geologia. Após a separação do Gondwana, a AS apresentou uma história única. No Paleoceno a margem leste da AS apresentou muita atividade, com a ocorrência do soerguimento da Serra do Mar Cretácea e o início de seu processo de afundamento. Durante o Eoceno se iniciaram os eventos que levaram a formação dos Andes Centrais, ocorrendo também diversos episódios de magmatismo no leste do continente. O Eoceno apresentou os climas mais quentes dos últimos 65 Ma, permitindo uma expansão sem paralelo das florestas tropicais e uma radiação explosiva de mamíferos. Um episódio glacial ocorrido entre o fim do Eoceno e o início do Oligoceno, causou uma redução da diversidade de plantas e mamíferos, ao mesmo tempo em que o continente foi isolado das outras massas de terra. O resfriamento que ocorreu durante o Oligoceno levou a sazonalidade em algumas regiões, com o início da ocorrência de formações abertas, levando a extinção de mamíferos típicos do Paleogeno e a diversificação dos marsupiais. Entre o Oligoceno e o Mioceno Tardio uma grande área da AS foi coberta por transgressões marinhas. O Mioceno representou a época em que ocorreram as mais profundas mudanças na AS, devido à

ocorrência de transgressões marinhas e ao rápido soerguimento dos Andes. Durante o Mioceno ocorreu o mais longo período de aquecimento global depois do Eoceno, com as florestas do noroeste da AS apresentando uma diversidade mais alta que a atual, e com a existência de florestas no sul do continente até o início do Mioceno Tardio, quando ocorreu uma grande expansão dos habitats de savana. Ainda neste período ocorreu troca de táxons entre a AS e a América do Norte e o Caribe. O soerguimento dos Andes continuou no Plioceno, o período mais recente de aquecimento global, durante o qual táxons florestais desapareceram do sul da AS devido à expansão das áreas abertas. Para avaliar os efeitos de tais mudanças na evolução da distribuição geográfica dos *Thamnophilidae* foi utilizada uma filogenia datada incluindo 97% das espécies da família e diferentes métodos de reconstrução de áreas ancestrais. Os resultados foram comparados com previsões feitas por diversas hipóteses de fatores que podem ter afetado a evolução geográfica dos *thamnophilídeos* na AS. Também foi mapeada a riqueza de espécies para os clados envolvidos em eventos de divergência entre as regiões noroeste e leste do continente para os períodos do Mioceno e Plioceno. A área ancestral dos *Thamnophilidae* é a região noroeste da AS, de onde eles colonizaram outras regiões do continente, com algumas linhagens evoluindo por um tempo nestas regiões e então voltando para a região amazônica. A maioria dos eventos de transição entre as áreas ocorreu durante o Mioceno Tardio e o Plioceno. Estes resultados suportam a ocorrência dos mecanismos propostos pelas hipóteses de saída-dos-trópicos e pela hipótese do ciclo de táxons como envolvidos na evolução geográfica dos *Thamnophilidae* na AS. O mapeamento dos clados envolvidos em eventos de divergência nos diferentes períodos sugere que durante o Mioceno as regiões noroeste e leste podem ter sido conectadas por florestas úmidas pela região centro-sul do continente, enquanto que para o Plioceno os resultados sugerem uma conexão por florestas secas na região centro-norte da AS.

ABSTRACT

We inferred a molecular phylogeny of the Antbirds (Thamnophilidae) using sequences of three mitochondrial genes and one nuclear intron, plus additional sequences for two nuclear coding genes for a subset of the species. The data were analyzed by maximum likelihood and Bayesian inference, with both methods presenting similar results. Our results suggest that ten clades of the family represent non-described genera, with another seven clades presenting generic names in synonymy that should be revalidated. Our results also suggest that some subspecies show values of genetic divergence similar to the the ones found between pairs of valid species. Antbirds evolved in South America (SA) during a period of isolation, when the continent suffered several changes in its climate and geology. After the break-up of the Gondwana, the SA presented a unique history. During this periods the eastern margin of SA was very active, the uplift of the Cretaceous Serra do Mar and the beginning of its rifting process. In the Eocene began the events that lead to the formation of the Central Andes and several magmatic episodes in the eastern margin of the SA. The Eocene was associated with the warmer climates of the Tertiary, allowing an unparallel expansion of the tropical forests, and an explosive radiation of mammals. Between the end of the Eocene and the beginning of the Oligocene, a glacial episode caused a reduction in the diversity of plants and mammals, at the same time that the continent was isolated from other landmasses. The climate of the Oligocene was marked by a cooling tendency that lead to seasonality in some regions, with the beginning of the occurrence of more open formations leading to the extinction of typical Paleogene mammals and the diversification of groups as the marsupials. Between the Oligocene and Late Miocene a great area of SA was covered by marine transgressions. The Miocene was the Epoch with the most profound changes in SA due to the extensive marine transgressions and the uplift of the Andes, leading to changes in climate and river drainages. The Miocene also represents the longest period of global warming after the Eocene, with

forests in the northwest of SA presenting a higher diversity than the actual, and the existence of forest in the south of the continent until the beginning of the Late Miocene, when occurred a great expansion of grassland habitats. During the Miocene SA exchanged some taxa with North America and Caribe by waif-dispersal, and the marine transgressions allowed the evolution of river dolphins and others. The formation of the Andes continued in the Pliocene, the most recent period of global warming, and during which forest taxa vanished from most of the south of the SA because of the expansion of open habitats. To evaluate the effects of such changes in the evolution of the geographical distribution of the *Thamnophilidae* we used a time calibrated phylogeny including 97% of its species and different methods of ancestral area reconstruction to evaluate some of the several hypothesis that could have affected the evolution of the *thamnophilids* in SA. We also mapped the species richness of clades involved in events of divergence between the northwest and east regions of the continent for the periods of the Miocene and Pliocene. Despite the differences between the results of the different methods of reconstruction, there were points of agreement between them. The ancestral area of the *Thamnophilidae* was the northwestern region of SA, from where they colonized other areas of the continent, with some lineages evolving for a time in these other regions, and then moving back to the Amazon forest. Most of the transitions between areas occurred during the Late Miocene and the Pliocene. This supports the occurrence of the mechanisms proposed in the out-of-the-tropics and the taxon cycle hypothesis as involved in the geographic evolution of the *Thamnophilidae* in SA. The distribution of the clades that diverged in the different periods suggests that during the Miocene the northwest and east regions of the continent could have been connected by humid forests at more south-central regions, whereas for the Pliocene they suggest a connection through dry forests north-central areas.

Introdução Geral

A América do Sul (AS) foi um continente-ilha por muito do Cenozóico (SIMPSON, 1950; POTTS *et al.*, 1992), desde a abertura da passagem de Drake no sul do continente, a aproximadamente 29 milhões de anos (Ma) (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA, 2006), até o surgimento de uma conexão com a América do Norte por uma península intermitente entre 19-6 Ma (KIRBY *et al.*, 2008), e o posterior fechamento do canal do Panamá a partir de 3,2 Ma (COATES & OBANDO, 1996). A origem desta numerosa fauna endêmica deste continente é geralmente atribuída ao período sem conexão entre a AS e outras massas de terra, o qual alguns autores chamaram de “isolamento esplêndido” (SIMPSON, 1980; RICKLEFS, 2002). Apesar de tal isolamento certamente ser um fator que contribuiu no surgimento dessa fauna autóctone, durante tal período ocorreram diversos eventos que podem ter causado efeitos diretos sobre a evolução da fauna, como diversas transgressões e regressões marinhas, e uma mudança gradual de ambientes florestais para formações mais abertas no final do Eoceno (a partir de 33,7 Ma) (BEHRENSMEYER *et al.*, 1992; ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA, 2006). Dado o presente conhecimento da ocorrência destes e outros diferentes eventos geológicos e de mudanças na paleovegetação, não é possível atribuir a evolução da fauna sul-americana somente ao isolamento, havendo a necessidade de se avaliar quais eventos históricos são responsáveis pela diversidade da fauna autóctone da AS.

Tal história geológica é considerada por diversos autores como fonte da grande diversidade de mamíferos autóctones existentes ainda hoje na AS, como os Xenarthra (DELSUC *et al.*, 2004) e os primatas do novo mundo (Platyrrhini) (ROSENBERGER *et al.*, 2007), além de outros já extintos (BEHRENSMEYER *et al.*, 1992; ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA, 2006). Dentre as aves também existem grupos extintos que ocorreram durante esse período, como os Phorusrhacidae (ALVARENGA & HÖFLING, 2003), porém ainda existem também grupos vivos, como os Ramphastidae (MOORE & MIGLIA, 2009) e os suboscines ou Tyranni, uma subdivisão de Passeriformes (Aves) (CRACRAFT & BAKER 2009). Os suboscines ou Tyranni ocupam diversos tipos de ambientes nos continentes do hemisfério sul, sendo reconhecidas dez famílias, somando um total de 285 gêneros, 1.181 espécies e 2.977 táxons (KRABBE & SCHULENBERG, 2003a, b; REMSEN, 2003; MARANTZ *et al.*, 2003; WHITNEY, 2003; ZIMMER & ISLER, 2003; SNOW,

2004a,b, FITZPATRICK, 2004), com frequentes descrições de novas de espécies (BORNSCHEIN *et al.*, 2007; GONZAGA *et al.*, 2007), gêneros (CHESSER & BRUMFIELD, 2007; DERRYBERRY *et al.*, 2010), e recentemente até uma nova família (ERICSON *et al.*, 2010). Dentre dos Tyranni, são reconhecidas três infraordens, uma pantropical (Eurylamides) e outras duas ocorrendo na região neotropical (Tyrannides e Furnariides), sendo que se estima que separação dos grupos neotropicais dos táxons pantropicais tenha ocorrido a aproximadamente 63,9 Ma (CRACRAFT & BAKER, 2009), durante o final da quebra da Gondwana. Após essa separação, a linhagem neotropical de suboscines se separaram nas duas infraordens atuais entre 63,7-51,6 Ma (CRACRAFT & BAKER, 2009, IRESTEDT *et al.* 2009), com os Tyrannides dando origem a seis famílias e os Furnariides a outras seis.

Dentre essas dez famílias neotropicais de suboscines, a mais antiga esta dentre os Furnariides é Thamnophilidae (Figura 1.1), com tendo seu surgimento estimado entre 51,2-40,5 Ma (CRACRAFT & BAKER, 2009; IRESTEDT, *et al.* 2009). Essa família conta com 218 espécies e 48 gêneros (REMSEN *et al.*, 2012) que ocorrem do sul do México ao norte da Argentina (RIDGELY & TUDOR, 1994; SICK, 1997; ZIMMER & ISLER, 2003). A maioria dos Thamnophilidae é florestal, com algumas poucas exceções (SICK, 1997; ZIMMER & ISLER, 2003), com a maior diversidade da família estando na Amazônia, onde podem ser encontradas até 50 espécies simpátricas (Figura 1.2.) (ISLER *et al.*, 1998, ZIMMER & ISLER, 2003). As espécies típicas da família ocupam sub-bosque denso (RIDGELY & TUDOR, 1994), e quase todas apresentam dimorfismo sexual (com exceção de *Pithys albifrons* e *Phlegopsis borbae*), formando casais ditos permanentes e que defendem ativamente seus territórios ao longo do ano (RIDGELY & TUDOR, 1994; SKUTCH, 1996; SICK, 1997; ZIMMER & ISLER, 2003; mas veja REINERT, 2008). Ambos os sexos tem papel ativo na construção de ninho, incubação e alimentação de filhotes, sendo ditas monogâmicas (ZIMMER & ISLER, 2003; mas veja SOBOTKA, 2011). Os Thamnophilidae relutam em cruzar áreas abertas (SKUTCH, 1996), apresentando uma baixa capacidade de dispersão (STOUFFER & BIERREGARD, 1995; ZIMMER & ISLER, 2003; REINERT, 2008), com alguns autores supondo que nesta e nas outras famílias de Furnariides as linhagens reconhecidas como gêneros tenham invadido outros biomas apenas uma vez

(BATES *et al.*, 2008).

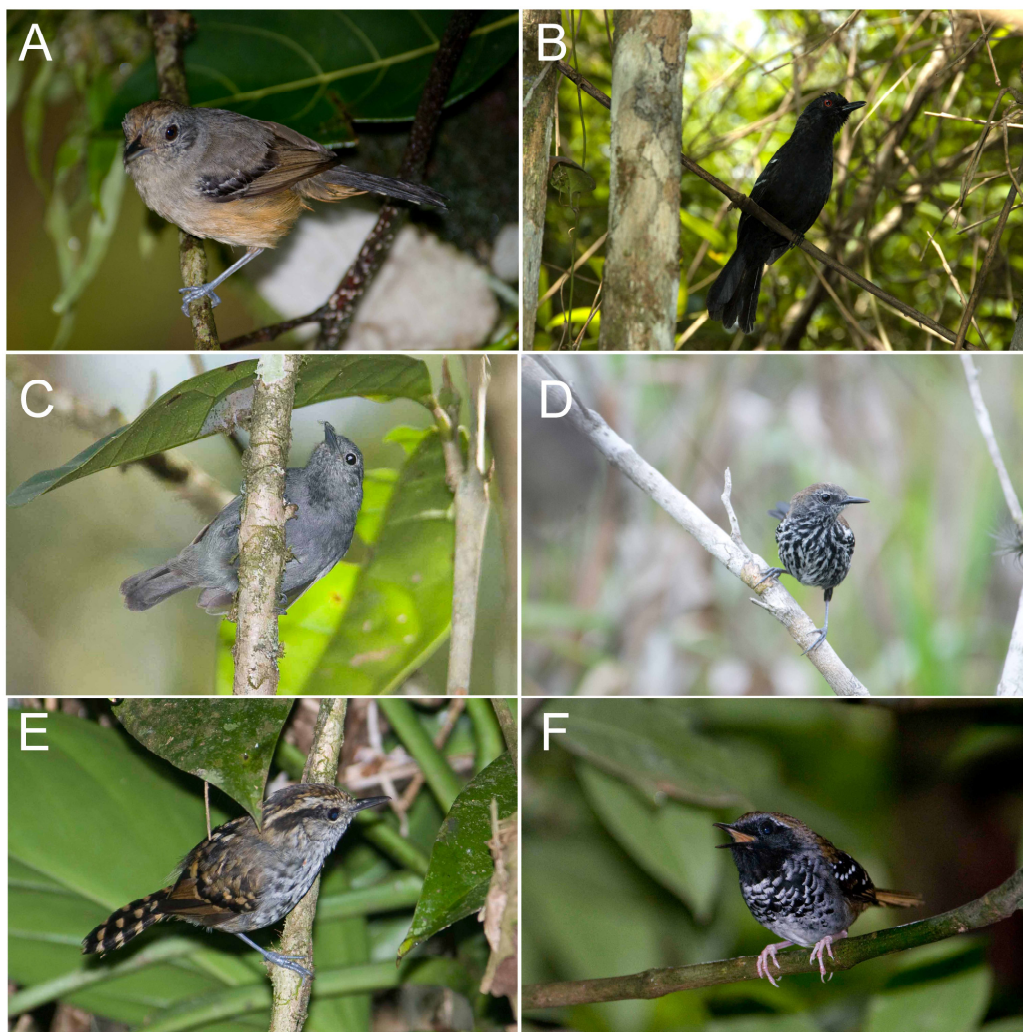


Figura 1.1. Diferentes espécies de Thamnophilidae. A. Fêmea de *Thamnophilus caerulescens* (Thamnophilini). B. Macho de *Pyriglena leucoptera* (Pyriglenini). C. Macho de *Myrmotherula unicolor* (Formicivorini). D. Fêmea de *Stymphalornis acutirostris* (Formicivorini). E. Fêmea de *Drymophila squamata* (Pythini). F. Macho de *Myrmeciza squamosa* (Pyriglenini).

Até a década de 1980 a taxonomia desta família era totalmente baseada em caracteres morfológicos (SCLATER, 1890; RIDGWAY, 1911; CORY & HELLMAYR, 1924; PETERS, 1951), porém, desde a década de 90 uma série de estudos com vocalizações (e.g. ISLER *et al.*, 1998, 2008) e

genética (HACKETT & ROSENBERG, 1990; IRESTEDT *et al.*, 2004; BRUMFIELD & EDWARDS, 2007; BRUMFIELD *et al.*, 2007; MOYLE *et al.*, 2009) tem sido realizados com os *Thamnophilidae*, os quais passaram a contar com uma filogenia relativamente bem resolvida. Como em diversas outras áreas, os avanços mais rápidos foram no campo da genética, existindo atualmente sequências de DNA disponíveis para mais de 100 táxons da família na base de dados online GenBank-NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/). Tal conjunto de características históricas e biológicas, aliados à quantidade de informações disponíveis, faz com que os *Thamnophilidae* sejam especialmente interessantes ao estudo da biogeografia de ambientes florestais na AS, em especial para a utilização de métodos desenvolvidos recentemente (e.g. REE *et al.*, 2005; NYLANDER *et al.*, 2008; HARRIS & XIANG, 2009; YU *et al.*, 2010), os quais dependem de filogenias e esquemas de datação molecular.

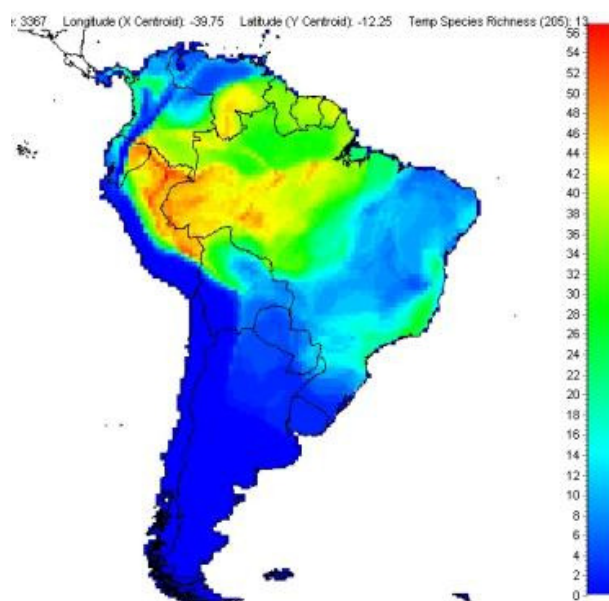


Figura 1.2. Riqueza de espécies de *Thamnophilidae* na América do Sul. Mapa produzido no programa SAM utilizando mapas de distribuição dos *Thamnophilidae* disponíveis em www.natureserve.org.

Dadas tais considerações, o presente estudo teve por objetivo geral avaliar o papel de diversos eventos geológicos e climáticos que ocorreram durante no Cenozóico na AS na história evolutiva e taxonomia dos *Thamnophilidae*. Para tanto, esta tese foi organizada em três capítulos. No Capítulo 1

são apresentados os resultados referentes à filogenia dos Thamnophilidae inferida com a utilização de diversos métodos filogenéticos utilizando três fragmentos de genes mitocondriais codificantes de proteínas e um íntron nuclear, sendo realizadas diversas considerações de aspecto nomenclatural. No Capítulo 2, é apresentada uma extensa revisão de diversas informações, em geral fragmentadas, referentes a eventos geológicos, climáticos, e a características paleoambientais da AS durante o Cenozóico, a qual é utilizada para embasar o Capítulo 3. No Capítulo 3, foram utilizando métodos de datação baseados em relógio molecular relaxado aplicando-se distribuição log normal e métodos biogeográficos que consideram comprimento de ramo e incerteza filogenética para obter diferentes reconstruções biogeográficas calibradas temporalmente, com tais reconstruções sendo utilizadas para inferir sobre os processos históricos que levaram as diferentes espécies de Thamnophilidae a sua atual distribuição.

Referências Bibliográficas

- ALVARENGA, H.M.F. & HÖFLING, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia* 43(4): 55-91.
- BATES, J.M.; C.D. CADENA; J.G. TELLO & R.T. BRUMFIELD. 2008. Diversification in the Neotropics: phylogenetic patterns and historical processes. *Ornitologia Neotropical* 19(Suppl.): 427-432.
- BEHRENSMEYER, A.K.; J.D. DAMUTH; W.A. DIMICHELE; R. POTTS; H-D. SUES & S.L. WING (Eds.). 1992. *Terrestrial Ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. Chicago: The University of Chicago Press. 568p.
- BORNSCHEIN, M.R.; G.N. MAURÍCIO; R. BELMONTE-LOPES; H. MATA & S.L. BONATTO. 2007. Diamantina Tapaculo, a new *Scytalopus* endemic to the Chapada Diamantina, northeastern Brazil (Passeriformes: Rhinocryptidae). *Revista Brasileira de Ornitologia* 15(2): 151-174.
- BRUMFIELD, R.T. & S.V. EDWARDS. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* Antshrikes. *Evolution* 61: 346-367.
- BRUMFIELD, R.T.; J.G. TELLO; Z.A. CHEVIRON; M.D. CARLING; N. CROCHET & K.V. ROSENBERG. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: Army-

- ant-following in the typical Antbirds (Thamnophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 1-13.
- CHESSER, R.T. & R.T. BRUMFIELD. 2007. *Tarphonimus*, a new genus of ovenbird (Aves: Passeriformes: Furnariidae) from South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 120(3): 337-339.
- COATES, A.G. & J.A. OBANDO. 1996. The geological evolution of Central American Isthmus, p. 21-56. In: J.B.C. Jackson; A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.). *Evolution and Environment in Tropical Americas*. Chicago: The University of Chicago Press. 436p.
- CORY, C.B. & C.E. HELLMAYR. 1924. *Catalogue of the Birds of the Americas, part III: Pterotochidae, Conopophagidae, Formicariidae*. Field Museum of Natural History Publication 223, Zoological Series, vol. XIII. 369p.
- CRACRAFT, J. & F.K. BAKER. 2009. Passerine birds (Passeriformes). p. 423-431 In: S.B. HEDGES & S. KUMAR (Eds.). *The Timetree of Life*. Londres: Oxford University Press. 551p.
- DELSUC, F.; S.F.VISCÁINO & E.J.P. DOUZERY. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology* 2004 4:11.
- DERRYBERRY, E.; S. CLARAMUNT; R.T. CHESSER; A. ALEIXO; J. CRACRAFT; R.G. MOYLE & R.T. BRUMFIELD. 2010. *Certhiasomus*, a new genus of woodcreeper (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptidae). *Zootaxa* 2416: 44-50.
- ERICSON, P.G.P.; S.L. OLSON; M. IRESTEDT, H. ALVARENGA & J. FJELDSÅ. 2010. Circumscription of a monophyletic family for the Tapaculos (Aves: Rhinocryptidae): *Psiloramphus* in and *Melanopareia* out. *Journal of Ornithology* 151: 337-345.
- FITZPATRICK, J.W. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers), p. 170-257. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D.A. CHRISTIE. *Handbook of the Birds of the World*. vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails. Barcelona: Lynx Editions. 863 p.
- GONZAGA, L.P.; A.M.P. CARVALHÃES & D.R.C. BUZZETTI. 2007. A new species of *Formicivora* Ant wren from the Chapada Diamantina, eastern Brazil (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). *Zootaxa* 1473: 25-44.

- HACKETT, S.J. & K.V. ROSENBERG. 1990. Comparison of the phenotypic and genetic differentiation in South American Antwrens (Formicariidae). *Auk* 107: 473-489.
- HARRIS A.J. & Q-Y XIANG. 2009. Estimating ancestral distributions of lineages with uncertain sister groups: a statistical approach to Dispersal-Vicariance Analysis and a case using *Aesculus* L. (Sapindaceae) including fossils. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 349-368.
- IRESTEDT, M.; J. FJELDSÅ; J.A.A. NYLANDER & P.G.P. ERICSON. 2004. Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. *BMC Evolutionary Biology* 4:23.
- ISLER, M.L.; P.R. ISLER & B.M. WHITNEY. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115(3): 577-590.
- ISLER, M.L.; P.R. ISLER & B.M. WHITNEY. 2008. Species limits in Antbirds (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae): an evaluation of Plumbeous Antwren (*Dysithamnus plumbeus*) based on vocalizations. *Zootaxa* 1726: 60-68.
- KRABBE, N.K. & T.S. SCHULENBERG. 2003a. Family Formicariidae (Ground-Antbirds), p. 682-701. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.
- KRABBE, N.K. & T.S. SCHULENBERG. 2003b. Family Rhinocryptidae (Tapaculos), p. 748-763. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.
- KIRBY, M.X.; D.S. JONES & B.J. MACFADDEN. 2008. Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and its bearing on the Central American peninsula. *PLoS ONE* 3(7): e2791.
- MARANTZ, C.A.; A. ALEIXO; L.R. BEVIER & M.A. PATTEN. 2003. Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers), p. 358-399. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.
- MOORE, W.S. & K.L. MIGLIA. 2009. Woodpeckers, toucans, barbets and allies (Piciformes). p. 445-450 In: S.B. HEDGES & S. KUMAR (Eds.). *The Timetree of Life*. Londres: Oxford University Press. 551p.

- MOYLE, R.G.; R.T. CHESSER; R.T. BRUMFIELD; J.G. TELLO; D.J. MARCHESE & J. CRACRAFT. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* 25: 1-20.
- NYLANDER, J.A.A.; U. OLSSON; P. ALSTRÖM & I. SANMARTÍN. 2008. Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the Thrushes (Aves: *Turdus*). *Systematic Biology* 57(2): 257-268.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. & G.A. CLADERA. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.
- POTTS, R.; A.K. BEHRENSMEYER; R.E. TAGGART; W.G. SPAULDING; J.A. HARRIS; B. VAN VALKENBURGH; L.D. MARTIN; J.D. DAMUTH & R. FOLEY. 1992. Late Cenozoic Terrestrial Ecosystems, p.418-541. In: A.K. BEHRENSMEYER, J.D. DAMUTH, W.A. DIMICHELE, R. POTTS, H-D. SUES & S.L. WING (Eds.). *Terrestrial Ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. Chicago: The University of Chicago Press. 568p.
- PETERS, J.L. 1951. *Check-list of the Birds of the World: vol. VII*. Cambridge: Museum of Comparative Zoölogy. 318p.
- REE, R.H.; B.R. MOORE; C.O. WEBB & M.J. DONOGHUE. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* 59: 2299-2311.
- REE, R.H. & S.A. SMITH. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57(1): 4-14.
- REINERT, B.L. 2008. *Ecologia e comportamento do bicudinho-do-brejo (Stymphalornis acutirostris Bornschein, Reinert & Teixeira, 1995 - Aves, *Thamnophilidae*)*. Tese de doutorado em Zoologia. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. 198p.
- REMSEN, J.V. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds), p. 162-239. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.
- REMSEN, J.V., JR.; C.D. CADENA; A. JARAMILLO; M. NORES; J.F. PACHECO; M.B. ROBBINS; T.S. SCHULENBERG; F.G. STILES; D.F. STOTZ & K.J. ZIMMER. 2012. A

- classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Version [15 may 2012]. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>.*
- RICKLEFS, R.E. 2002. Splendid isolation: historical ecology of South American passerine fauna. *Journal of Avian Biology* 33: 207-211.
- RIDGELY, R.S. & G. TUDOR. 1994. *The Birds of South America. Volume II: The Suboscine Passerines*. Austin: University of Texas Press. 814p.
- RIDGWAY, R. 1911. *The Birds of North and Middle America*. US National Museum Bulletin 50(5). Washington: Smithsonian Institution. 859p.
- ROSENBERGER, A.L.; M.F. TEJEDOR; S. COOKE & L. HALENAR. 2008. Platyrrhine ecophylogenetics in space and time, p. 69-103. In: P. GARBER; A. ESTRADA; J.C. BICCAMARQUES; E.W. HEYMANN & K.B. STRIER ET AL. (eds.) *South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation*. New York: Springer. 447p.
- SCLATER, P.L. 1890. *Catalogue of the Birds in the British Museum. Vol. 15*. Londres: British Museum. 371p.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil, 862pp.
- SIMPSON, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 261-389.
- SIMPSON, G.G. 1980. *Splendid Isolation: the Curious History of South American Mammals*. New Haven: Yale University Press. 266p.
- SKUTCH, A.F. 1996. *Antbirds and Ovenbirds*. Austin: University of Texas Press. 268p.
- SNOW, D.W. 2004a. Family Cotingidae (Cotingas), p. 32-71. In: DEL HOYO, J.; A. ELLIOTT E D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the Birds of the World. vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Barcelona: Lynx Editions. 863p.
- SNOW, D.W. 2004b. Family Pipridae (Manakins), p. 110-169. In: DEL HOYO, J.; A. ELLIOTT E D. A. CHRISTIE (EDS.). *Handbook of the Birds of the World. vol. 9. Cotingas to pipits and wagtails*. Barcelona: Lynx Editions. 863p.
- SOBOTKA, D.D. 2011. *Comportamento de casais e estudo de paternidade em uma parcela da população de bicudinhos-do-brejo (Stymphalornis acutirostris – *Thamnophilidae* – Aves), em*

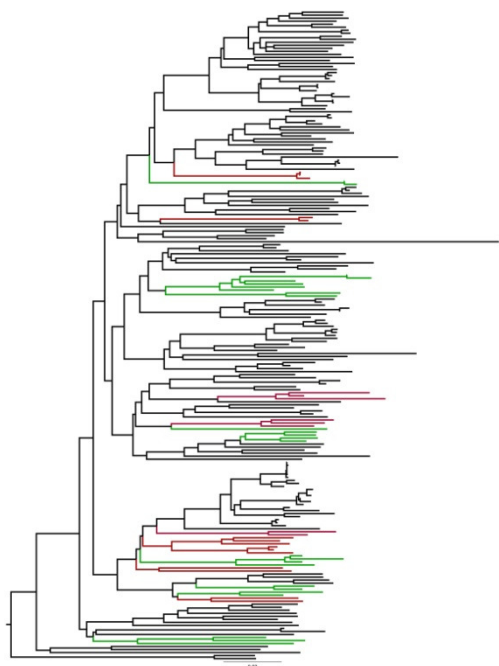
- Guaratuba, Paraná, Brasil*. Dissertação de mestrado em Ecologia e Conservação. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. 62p.
- STOUFFER, P.C. & R.O. BIERREGARD Jr. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.
- VAN TUNIEN, M. 2009. Advanced birds (Neoaves), p. 419-422. In: S.B. HEDGES & S. KUMAR (Eds.). *The Timetree of Life*. Londres: Oxford University Press.
- WHITNEY, B.M. 2003. Family Conopophagidae (Gnateaters), p. 732-743. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. Vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.
- YU Y.; A.J. HARRIS & X. HE. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*: doi: 10.1016/j.ympev.2010.04.011
- ZIMMER, J.K. & M.L. ISLER. 2003. Family Thamnophilidae (typical antbirds), p. 448-681. In: J. DEL HOYO; A. ELLIOT & D. A. CHRISTIE (eds.). *Handbook of the birds of the World. Vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.

CAPÍTULO 1

Filogenia molecular da família *Thamnophilidae* (Aves: Passeriformes)¹

¹*Capítulo formatado segundo as normas do periódico Molecular Phylogenetics and Evolution.*

Resumo gráfico



Legenda: Filogenia molecular dos Thamnophilidae. Clados em verde representam possíveis gêneros sem nome proposto, e clados em vermelho representam gêneros na sinonímia que devem ser revalidados.

Legend: Molecular phylogeny of the Thamnophilidae. Green clades indicate possible genera without a proposed name, and red clades indicate genera in synonymy that need to be revalidated.

Destaques

- Dez clados de Thamnophilidae representam possíveis gêneros não previamente descritos.
- Sete clados da família apresentam nomes genéricos na sinonímia que devem ser revalidados.
- Os resultados sugerem que algumas subespécies apresentam valores de distância genética pareada para o CYB similares aos encontrados nas espécies válidas.

Palavras-chave: novo gênero, revalidação, Papa-formigas

Abreviações

citocromo B – CYB,

Coleção Ornitológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre –MCP

gene de recombinação-ativação 1 - RAG1,

inferência Bayesiana - IB

íntron 5 do β -fibrinogênio - FIB5

máxima verossimilhança - MV

NADH desidrogenase subunidade 2 - ND2,

NADH desidrogenase subunidade 3 - ND3,

pares de bases - pb

século - séc.

tamanho amostral efetivo - ESS

1. Introdução

Os *Thamnophilidae* ou papa-formigas são atualmente a terceira maior família de aves *Passeriformes* endêmicas da América do Sul, com apenas duas outras famílias, os *Furnariidae* (*sensu lato*) e os *Tyrannidae* (*sensu lato*), apresentando número maior de espécies (Renssen, 2003; Zimmer e Isler, 2003; Fitzpatrick, 2004). Apesar de seu tamanho, o reconhecimento dos *Thamnophilidae* com uma família válida só veio a ocorrer no final do séc. XX. O nome *Thamnophilidae* propriamente dito foi derivado de *Thamnophilinae*, um grupo inicialmente proposto por Swainson (1824) como uma subfamília de *Laniidae*. No início do séc. XIX, o estudo da taxonomia das aves ainda era incipiente devido às coleções zoológicas europeias ainda não terem alcançado uma representatividade mundial, mas principalmente devido ao fato que maioria dos ornitólogos até este período optavam inserir novos táxons em gêneros já descritos (Swainson, 1824).

Com o intuito de clarificar esse tipo de equívoco que era comum até o séc. XIX, Swainson (1824) foi um dos primeiros autores a propor novas divisões taxonômicas, em especial dentro do que era até então tratado como família *Laniidae*. Os *Laniidae* incluíam espécies de pássaros do mundo todo que apresentavam bico relativamente largo e com a ponta terminada em um gancho, e esse autor descreveu duas subfamílias de *Laniidae*, os *Laninae* e os *Thamnophilinae*, com a segunda sendo distinguível da primeira pela forma prolongada do bico, forte, comprimido e reto próximo a ponta da mandíbula superior, o qual termina em um gancho abrupto menor do que o encontrado em *Laninae*. Swainson (1824) incluiu três gêneros atualmente válidos dentro de *Thamnophilinae*, *Thamnophilus* Vieillot, 1816, *Formicivora* Swainson, 1824 e *Drymophila* Swainson, 1824, além de espécies de outras famílias atuais com distribuição na América do Sul e África.

Em trabalho posterior Ménériés (1835) tratou o gênero *Formicivora* como parte da “família dos *Myiotherinae*” ou “famille des *Fourmiliers*”, uma subdivisão de *Myiotheridae* (nome não válido). Este autor incluiu neste grupo as espécies previamente descritas para *Thamnophilus* e *Drymophila* em outros gêneros que atualmente são inválidos ou são ocupados por espécies de outras famílias. Subsequentemente Gray (1841) passou a tratar

os gêneros *Formicivora*, *Myrmeciza* Gray, 1841 e *Pithys* Vieillot, 1818 como parte da família Turdidae, dentro da subfamília Formicarinae, e os gêneros *Thamnophilus* e *Cymbilaimus* Gray, 1840 como parte da família “Lanidae”, dentro da subfamília Thamnophilinae. Burmeister (1856) propôs a alocação de espécies dos gêneros *Pithys*, *Pyriglena* Cabannis 1847, *Myrmeciza*, *Drymophila*, *Formicivora*, *Dysithamnus* Cabannis, 1847, *Biastes* (sinônimo de *Biatas* Cabannis e Heine, 1859-1860), *Thamnomanes* Cabannis, 1847 e *Thamnophilus* na família Eriodoridae.

Em trabalho posterior as aves da região neotropical que foram anteriormente classificadas em Laniidae e Turdidae passaram a ser tratadas como a família Formicariidae (dividida nas subfamílias Thamnophilinae, Formicivorinae e Formicariinae) (Sclater, 1858a, 1858b, 1858c). Segundo Sclater, os Thamnophilinae incluíam os gêneros *Cymbilaimus*, *Batara* Lesson, 1831, *Thamnophilus*, *Pygiptila* Sclater, 1858a, *Dysithamnus*, *Thamnomanes*; os Formicivorinae incluíam os gêneros *Herpsilochmus* Cabannis, 1847, *Myrmotherula* Sclater, 1858b, *Formicivora*, *Cercomacra* Sclater, 1858b, *Pyriglena*, *Myrmeciza* e *Hypocnemis* Cabannis, 1847 (Sclater, 1858b); e os Formicarinae incluíam os gêneros *Pithys*, *Gymnocichla* Sclater, 1858c e *Phlegopsis* Reichenbach, 1850 (Sclater, 1858c). Em trabalho subsequente, Cabannis e Heine (1859-1860) dividiram os Formicariidae de Sclater (1858) em duas famílias, Hypocnemididae, que incluía os gêneros *Myrmornis* Hermann, 1783, *Myrmoborus* Cabannis e Heine 1859-1860, *Pyriglena*, *Percnostola* Cabannis e Heine 1859-1860 e *Myrmeciza*; e Eriodoridae, que incluía os gêneros *Terenura* Cabannis e Heine 1859-1860, *Formicivora*, *Batara*, *Thamnomanes*, *Herpsilochmus* Cabannis, 1847, *Dysithamnus*, *Pygiptila*, *Thamnophilus*, *Hypoedaleus* e *Biatas* Cabannis e Heine 1859-1860. De maneira geral, os trabalhos posteriores (e.g. Sclater, 1862, 1890) utilizaram a proposta de Sclater (1858) quanto à utilização da família Formicariidae para esses gêneros ao invés da proposta de Cabannis e Heine (1859-1860), apesar de diversos dos gêneros descritos por estes últimos dois autores continuarem a serem considerados válidos. Mesmo assim houve modificações das subfamílias de Formicariidae, com Sclater (1890) propondo um

arranjo em que os atuais Thamnophilidae ficariam restritos as subfamílias Thamnophilinae e Formicariinae, com algumas espécies de outras famílias atuais formando os Grallariinae.

No início do séc. XX, o reconhecimento de gêneros diferentes dos atuais Thamnophilidae como válidos continuou a ser comum (e.g. Ihering e Ihering, 1907), porém o trabalho de Cory e Hellmayr (1924) pode ser considerado um marco na taxonomia da família, uma vez que tais autores praticamente dobraram o número de gêneros válidos dos atuais Thamnophilidae (Fig. 1). Estes autores dividiram os Formicariidae nas subfamílias Formicariinae e Myrmotherinae, sendo que com exceção de *Myrmornis*, a maioria dos outros gêneros atuais de Thamnophilidae estavam incluídos em Formicariinae. Até o início da década de 1950 o estudo da taxonomia das aves em geral ainda foi baseado principalmente em caracteres de morfologia externa (Bruce, 2003), e a proposta de Sclater (1858) sobre a composição da família Formicariidae incluindo também os atuais Thamnophilidae se manteve com poucas modificações até o início da década de 1990 (e.g. Peters, 1951; Sick, 1984, Skutch, 1996), quando Sibley e Monroe (1990) publicaram os primeiros resultados de estudos de hibridização de DNA em larga escala para quase todas as famílias de aves.

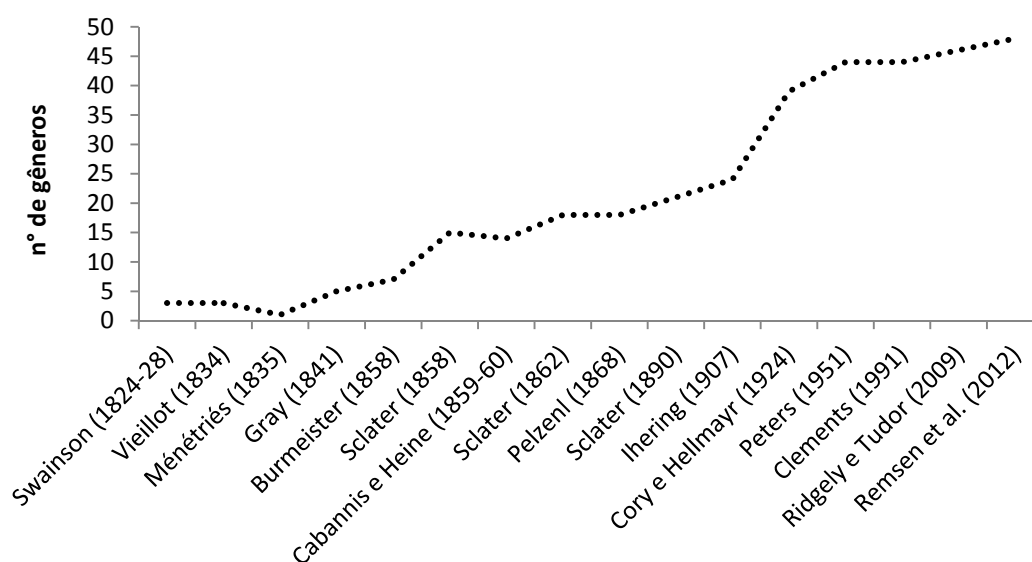


Figura 2.1. Número de gêneros de Thamnophilidae considerados válidos ao longo da existência da família. O número de gêneros foi compilado a partir da taxonomia de Rensen et al. (2012).

Um dos resultados mais expressivos desses autores para a região Neotropical foi o reconhecimento dos Thamnophilidae como uma família distinta de Formicariidae, onde as espécies da primeira estavam alocadas desde a metade do séc. XIX. Tal proposta de classificação foi aceita por todas as revisões posteriores (e.g. Clements, 1991; Ridgely e Tudor, 1994; Zimmer e Isler, 2003,) e corroborada por outros estudos (e.g. Irestedt et al., 2004, Moyle et al., 2009; Cracraft e Baker, 2009), com sua base sendo mantida por todo séc. XX até os dias atuais (Ridgely e Tudor, 2009; Remsen et al., 2012). A partir do estudo de Sibley e Monroe (1990), a taxonomia dos Thamnophilidae em específico passou a ser estudada utilizando diferentes características e metodologias diversas, envolvendo vocalizações (e.g. Whitney, 1994; Isler et al., 1998), morfologia externa e interna (e.g. Gonzaga, 2001) e genética (e.g. Hackett e Rosenberg, 1990; Goerk, 1999; Bates et al., 1999).

Após o início do séc. XXI, a utilização de metodologias tão diversas passou a ser aplicada tanto para estudos da ecologia (e.g. Brumfield e Edwards, 2007; Brumfield et al., 2007; Gomes et al., 2010) quanto da taxonomia dos Thamnophilidae (e.g. Isler et al., 2006; Aleixo et al., 2009; Firme e Raposo, 2011; Galvão e Gonzaga, 2011; Isler e Whitney, 2011; Bravo et al., 2012a, 2012b; Belmonte-Lopes et al. 2012; Isler et al., 2012), e família passou a contar com uma filogenia relativamente resolvida, com sequências de DNA de mais de cem espécies da família disponíveis na base de dados online GenBank. Recentemente, utilizando sequências de dois genes nucleares codificantes Moyle et al. (2009) delimitaram duas subfamílias em Thamnophilidae, Thamnophilinae e Myrmornithinae, com a primeira sendo dividida em cinco tribos (Microrhopiini, Formicivorini, Thamnophilini, Pyriglenini e Pithyini), e as espécies de *Terenura* amostradas por estes autores sendo consideradas *incertae sedis*. Em estudo posterior, Bravo et al. (2012b) mostraram que o gênero *Terenura* é polifilético, com a espécie tipo do gênero (*T. maculata*) sendo incluída na tribo Formicivorini, e as demais sendo basais a todos os outros Thamnophilidae, sendo descrito para estas um novo gênero (*Euchrepomis*) e uma nova subfamília (Euchrepomidae).

Apesar disso, o número de espécies e gêneros na família continua a aumentar (e.g. Gonzaga et al., 2007; Isler et al., 2008; Belmonte-Lopes et al., 2012; Bravo et al., 2012a) (Fig. 2.1). De forma geral os estudos envolvendo sequências de DNA são os que têm incluído o maior número de espécies, porém a maioria das amostras utilizadas nestes estudos é de táxons que ocorrem na Amazônia, Andes e América Central. Dessa forma, o objetivo do presente estudo é complementar a filogenia molecular dos *Thamnophilidae* com mais de 50 táxons não incluídos previamente, os quais em sua maioria são restritos ao leste do Brasil, em complementação a estudos de Bravo e Brumfield et al. (dados não publ.), de forma a ser obtida uma árvore filogenética completa para a família.

2. Material e métodos

2.1. Obtenção de sequências de DNA

Foram coletados indivíduos de *Thamnophilidae* com redes de neblina ou com uso de armas de pressão para retirada de tecido muscular para a obtenção de material genético, com a amostragem representando 18 gêneros e 59 espécies (Anexo 1). As aves coletadas foram taxidermizadas e tombadas no MCP. Adicionalmente, quando possível se optou por coletar amostras de penas e sangue de espécies consideradas ameaçadas de extinção (e.g. Bush et al., 2004). Para utilização das penas foram utilizadas fatias da base do canhão de penas de contorno com < 2 mm de espessura, sendo que a primeira foi sempre descartada. Foram utilizadas duas a três penas por indivíduo. A extração do DNA total das amostras foi realizada utilizando o kit de extração DNeasy[®] (Quiagen Inc.) segundo as instruções do fabricante. Os extratos de DNA obtidos foram examinados quanto à concentração e pureza com um espectrofotômetro Nanodrop[®]. Esses extratos de DNA foram amplificados por meio de reações em cadeia da polimerase para quatro genes (protocolos segundo Brumfield et al., 2007), três deles mitocondriais codificantes de proteínas (CYB, 1.045 pb; ND2, 1.041 pb; ND3, 351pb) e um íntron nuclear (FIB5, 568 pb). Todas as amostras foram sequenciadas bidirecionalmente para verificar acuidade. As sequências de consenso utilizadas para as

análises filogenéticas foram obtidas a partir de ambas as fitas de cada gene no programa STADEN 1.6. Também foram obtidas do GenBank sequências de outras 104 espécies de *Thamnophilidae* para os genes utilizados no presente estudo. Para garantir o correto enraizamento da filogenia, foram incluídos como grupos externos representantes de todas as famílias de Tyranni, *Acanthistidae*, famílias de Passeriformes oscines (Passeri), e representantes dos Psitaciformes e Falconiformes (Anexo 1), os quais estudos recentes indicam como ordens mais próximas aos Passeriformes (Hackett et al., 2008). As sequências para os grupos externos também foram obtidas no GenBank, sendo que quando não haviam sequências de todos os genes para uma única espécie, foram utilizadas também sequências de outras espécies do mesmo gênero ou outros proximamente relacionados. Para fornecer resolução adicional na base da filogenia, também foram utilizadas sequências de um gene nuclear codificante de evolução lenta (RAG1, 2.872 pb) obtidas no GenBank para todas as famílias e ordens do grupo externo, e para c. 26% das espécies de *Thamnophilidae* representadas na filogenia.

2.2. Análises filogenéticas

As sequências obtidas para cada gene codificante foram traduzidas em aminoácidos e alinhadas no servidor TRANSLATORX (Abascal et al., 2010) utilizando o programa MAFFT (Kato et al., 2002) e depois traduzidas novamente para nucleotídeos para as análises filogenéticas. As sequências do íntron nuclear não foram traduzidas para aminoácido, tendo sido alinhadas diretamente no programa MAFFT. Os alinhamentos obtidos foram inspecionados manualmente no programa BIOEDIT (Hall, 1999) e utilizados nas demais análises.

Para evitar a sobreparametrização ou subparametrização do modelo utilizado para inferência filogenética, foi utilizado o programa PARTITIONFINDER (Lanfear et al., 2012) para a escolha de esquema de particionamento dos dados e modelos de substituição do DNA para a análise por IB. Uma vez que o Critério Bayesiano de Informação (Schwarz, 1978)

apresenta melhor desempenho em simulações do que outros métodos comumente utilizados para a escolha de modelos (Luo et al., 2010), se optou pelo uso deste critério para escolha das partições e modelos de substituição.

A inferência da filogenia foi realizada por dois métodos, de MV e de IB. Para a análise por MV foi utilizado o programa RAxML 7.3 (Stamatakis, 2006) e o modelo GTR+ Γ para cada partição, com a confiança dos nós sendo estimada a partir de 1.000 réplicas de *bootstrap*. Para a análise por IB, além do esquema de particionamento, foram utilizados os modelos de substituição de DNA escolhidos pela análise do PARTITIONFINDER. A análise por IB foi realizada no programa MRBAYES 3.2 (Huelsenbeck e Ronquist, 2001; Ronquist e Huelsenbeck, 2003; Ronquist et al., 2012), sendo realizadas quatro réplicas da análise, cada uma utilizando uma cadeia de Markov Monte-Carlos de 60.000.000 de gerações, com a amostragem sendo realizada a cada 1.000 e temperatura de 0.004. Ambas as análises foram realizadas utilizando o servidor BIOPORTAL (Kumar et al., 2009).

Os resultados obtidos pela IB foram examinados quanto à convergência da cadeia de Markov com o programa TRACER 1.5 e a utilização do servidor AWTY para análise da estabilidade da topologia (Wilgenbusch et al., 2004. Nylander et al., 2008b). As duas réplicas foram consideradas equivalentes por todos os métodos de análise de convergência e ambas obtiveram ESS > 250. Como não houveram diferenças significativas entre as réplicas, as árvores obtidas (exceto pelo descarte dos 20% iniciais da cadeia de Markov) foram combinadas para produzir uma árvore de consenso a partir da regra de maioria de 50% baseada nos comprimentos de ramos medianos utilizando o programa TREEANNOTATOR 1.7.4 (Drummond e Rambault, 2007).

No intuito de estabelecer critérios quantitativos para o reconhecimento de espécies de aves, Tobias et al. (2010) utilizaram comparações pareadas de dados de morfometria, plumagem e vocalizações para estabelecer intervalos de confiança para tais parâmetros, dentro dos quais estavam deveriam estar alocadas as espécies consideradas válidas. De maneira análoga a estes autores, foram calculados os valores de distâncias genéticas pareadas para o CYB para (A) os táxons dentro dos gêneros reconhecidos por Remsen et

al. (2012) e (B) aqueles encontrados pelo presente estudo. Optou-se pelo uso do CYB, pois tal gene é o conta com o maior número de táxons de Thamnophilidae sequenciados, com as distâncias genéticas tendo sido calculadas no programa MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011) utilizando o modelo de Tamura-Nei de substituição de DNA. Os valores encontrados para as distâncias genéticas utilizando os diferentes esquemas de classificação (A e B) foram utilizados para o cálculo do valor médio e seu desvio padrão, com o intervalo de confiança de 95% sendo calculado como $\bar{x} - z_{\alpha/2} \cdot \sigma/\sqrt{n} \leq \mu \leq \bar{x} + z_{\alpha/2} \cdot \sigma/\sqrt{n}$, com $z_{\alpha/2}$ sendo obtido da distribuição normal reduzida ($z_{\alpha/2} = z_{0,05/2} = z_{0,025} = 1,96$).

Tabela 2.1. Esquema de particionamento selecionado utilizando o programa PARTITIONFINDER e o critério de informação Bayesiano. “1ªp” = primeira posição, “2ªp” = segunda posição, “3ªp” = terceira posição.

Esquema de particionamento	Modelo de substituição de DNA
CYB 1ªp, ND2 1ªp, ND3 2ªp	GTR+ G+I
CYB 2ªp, ND2 2ªp	HKY+ G+I
CYB 3ªp, ND2 3ªp	GTR+ G
ND3 1ªp	GTR+ G+I
ND3 3ªp	GTR+ G+I
FIB5	GTR+ G
RAG1 1ªp, RAG1 3ªp	HKY+ G +I
RAG1 2ªp	HKY+ G

3. Resultados

O alinhamento final utilizado apresentou 236 táxons e um comprimento de 5.927 pb, com sequências do CYB para 97% dos táxons, do ND2 para 96%, do ND3 para 98%, do FIB5 para 88% e do RAG-1 para 26%. Considerando somente os Thamnophilidae e a taxonomia corrente foram utilizadas um total de 169 espécies e 43 gêneros da família (215 amostras),

incluindo sequências de diferentes subespécies ou populações para alguns táxons. O esquema de particionamento escolhido e o modelo utilizado para cada uma das partições são apresentados na Tabela 2.1. Os resultados referentes ao enraizamento dos Thamnophilidae são concordantes com estudos anteriores e não são apresentados.

As topologias encontradas pela IB são apresentadas na Figura 2.2. Os resultados obtidos pela análise de MV (Fig. 2.3) foram similares aos encontrados pela IB, exceto em relação ao clado que inclui *Thamnophilus schistaceus* e *T. murinus*, e para as espécies *Dysithamnus plumbeus*, *Megastictus margaritatus*, e *Formicivora grantsauii*. Ambas as análises retornaram as três subfamílias de Thamnophilidae (Thamnophilinae, Myrmornithinae e Euchrepomidinae) e todas as tribos de Thamnophilinae, porém a MV retornou um alto suporte para todos estes clados com exceção de Microrhopiini, enquanto que a IB obteve um alto suporte apenas para a tribo Formicivorini. Adicionalmente, vários nós basais das tribos apresentaram baixos valores de suporte na análise por IB, com alguns destes também apresentando baixos valores de suporte na MV. A seguir é apresentada uma descrição dos resultados, dando ênfase aos clados mal suportados pela inferência filogenética.

Considerando as diferentes subdivisões de Thamnophilidae, os resultados obtidos apresentaram um alto suporte para o gênero *Euchrepomis* e a subfamília Euchrepomidinae, e para a subfamília Myrmornithinae, sendo esta última composta pelos gêneros *Myrmornis*, *Pygiptila* e *Thamnistes*. Dentre os Thamnophilinae, a tribo Microrhopiini apresentou um baixo suporte para suas relações internas, com os únicos clados bem suportados sendo os que unem *Epinecrophylla* e *Neoctantes* (Fig. 2.2 e 2.3, A) e *Myrmeciza atrothorax* e *M. pelzelni*, com a relação destes com os gêneros *Microrhopias* e *Myrmorchilus* sendo incerta.

Dentre os Formicivorini, apesar das relações entre os táxons serem bem suportadas, o gênero *Myrmotherula* é dividido em diversos clados, alguns dos quais não relacionados à espécie tipo do gênero (*M. brachyura*) (Fig. 2.2 e 2.3, B). Ainda nesta tribo, o gênero monotípico *Stymphalornis* foi reconstruído aninhado às demais espécies de *Formicivora*,

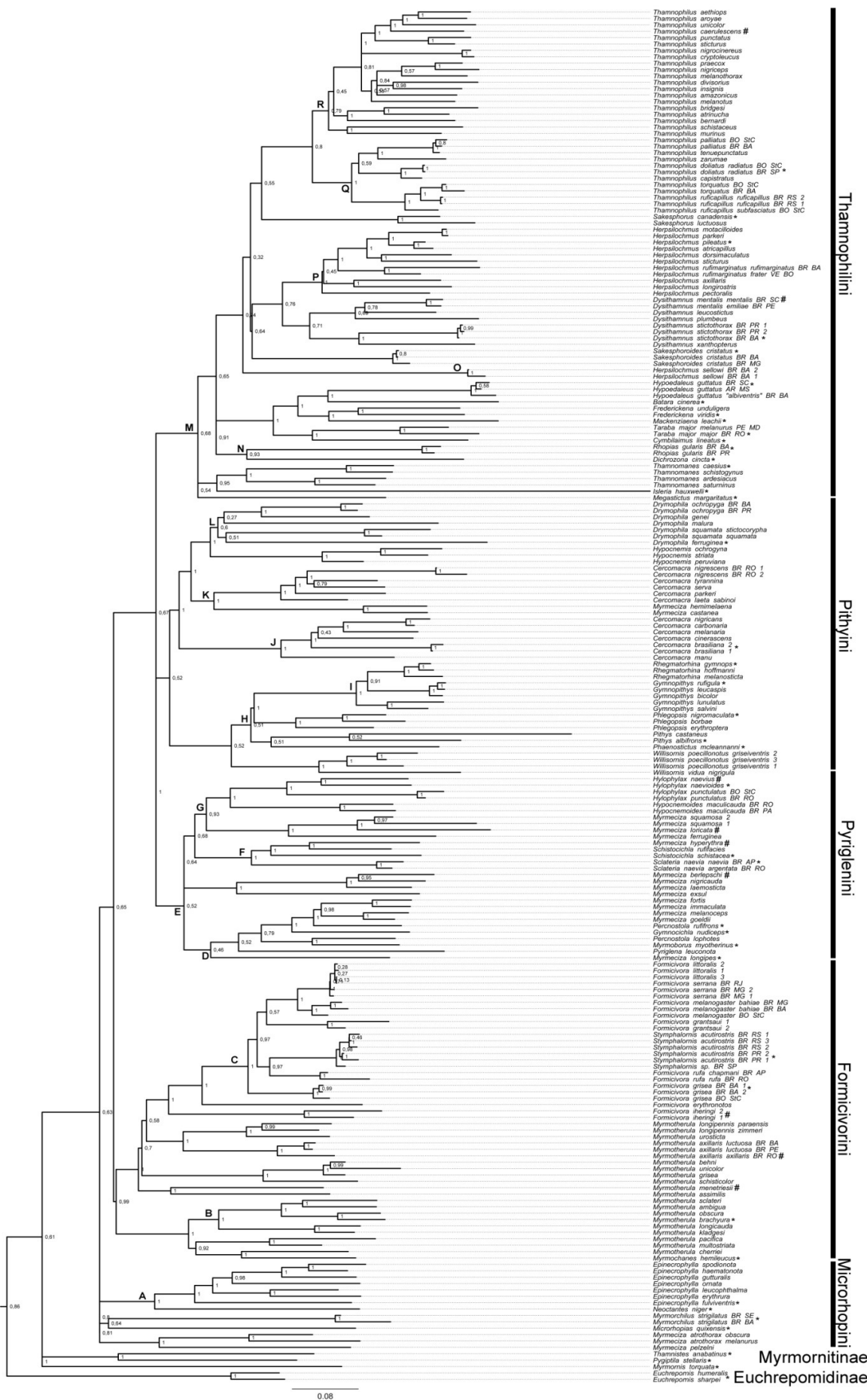


Figura 2.2. Filogenia dos Thamnophilidae obtida por IB. Os valores de suporte são referentes a probabilidade posterior. O símbolo * junto ao nome de uma espécie indica que ela é a espécie tipo de algum gênero considerado válido pela taxonomia adotada por Remsen et al. (2012), com o símbolo # indicando a existência de algum nome em sinonímia aplicável ao táxon. Os clados destacados são discutidos no texto.

com *F. erythronotos* basal a todas estas, e *F. iheringi* tendo sido reconstruída como um clado a parte, que divergiu anteriormente a todas outras espécies de *Formicivora* (Fig. 2.2 e 2.3, C). A posição de *F. grantsauii* diferiu entre as duas metodologias, com a IB recuperando esta espécie como basal ao clado de *F. melanogaster*, enquanto que a MV recuperou esta primeira espécie como basal ao clado de *F. rufa*, porém ambas as metodologias apresentaram um baixo suporte em suas respectivas topologias. Adicionalmente, *F. serrana* e *F. littoralis* compartilharam haplótipos mitocondriais para o ND2 e ND3, mas não para o CYB. Estes três genes mitocondriais são ligados, mas o CYB apresenta uma taxa de evolução maior, sendo esperado que este acumule mutações mais rápido que os demais. Desta forma, tal diferenciação no CYB pode ser considerada um indicativo de uma diferenciação recente.

Nos Pyriglenini as relações basais entre alguns clados receberam um baixo suporte por ambas metodologias (Fig. 2.2 e 2.3, D, E). A maior parte das espécies do gênero *Myrmeciza* pertence a esta tribo, porém nenhuma dessas espécies parece ser diretamente relacionada à espécie tipo do gênero (*M. longipes*). Considerando o gênero *Percnostola*, este também não foi monofilético, com *P. lophotes* estando mais relacionado à *Myrmoborus* (Fig. 2.2 e 2.3, D) do que a espécie tipo de seu gênero (*P. rufifrons*). Apesar do clado D apresentar também a espécie tipo de *Myrmeciza*, outras espécies do gênero foram reconstruídas como parte de outros dois clados de Pyriglenini, com algumas estando relacionadas aos gêneros *Schistocichla* e *Sclateria* (Fig. 2.2 e 2.3, F) e outras a *Hylophilax* e *Hypocnemoides* (Fig. 2.2 e 2.3, G).

Na tribo Pithyini, foram encontradas por ambas as metodologias um baixo suporte para o clado que une os gêneros *Pithys* e *Phaenostictus* com *Phlegopsis*, *Rhegmatorhina* e *Gymnopithys* (Fig. 2.2 e 2.3, H). Ambas as análises recuperaram com alto suporte um clado incluindo as espécies do *Rhegmatorhina* aninhado entre as espécies de *Gymnopithys* (Fig. 2.2 e 2.3, I). O gênero *Cercomacra* foi recuperado como sendo parafilético, apresentando espécies em dois clados distintos (Fig. 2.2 e 2.3, K e J). Tanto a IB quanto a MV retornaram um baixo suporte para as relações mais basais no gênero *Drymophila* (Fig. 2.2 e 2.3, L).

As relações basais entre os Thamnophilini foram pouco suportadas pela IB apesar de obterem um melhor suporte na análise por MV (Fig. 2.2 e 2.3, M), com a posição de *Megastictus* variando entre as metodologias. Ambos os métodos recuperaram *Rhopias* como clado irmão de *Dichrozona* (Fig. 2.2 e 2.3, N) e estes dois relacionados ao clado incluindo *Batara*, *Hypoedaleus*, *Mackenziens*, *Frederickena*, *Taraba* e *Cymbilaimus*, porém tal relação apresentou um baixo suporte na MV. Tanto a IB quanto a MV retornaram *Herpsilochmus sellowi* (Fig. 2.2 e 2.3, O) como basal aos gêneros *Sakesphoroides*, *Dysithamnus*, *Thamnophilus* e as demais espécies de *Herpsilochmus* (Fig. 2.2 e 2.3, P), porém na primeira análise tal relação obteve um baixo suporte. Para o gênero *Thamnophilus* as topologias de ambos os métodos sugerem a presença de dois grandes clados (Fig. 2.2 e 2.3, Q e R), com o gênero *Sakesphorus* sendo recuperado como basal a estes, porém com baixo suporte em ambos os métodos.

As distâncias genéticas encontradas entre os pares de espécies válidas do mesmo segundo a taxonomia de Remsen et al. (2012) (incluindo *Rhopias* e *Euchrepomis*) e segundo os resultados encontrados pelo presente estudo (veja Figs. 2.2 e 2.3; discussão) são apresentadas na Figura 4. Segundo a taxonomia de Remsen et al. (2012) (Fig. 2.4, A) a distância genética média para o CYB entre os pares de espécies do mesmo gênero foi de 0,1-22,9% ($\bar{x} = 12,5\% \pm 4\%$). Utilizando os clados encontrados no presente estudo (Fig. 2.4, B, veja Discussão) tais valores variam entre 0,5-15,8% ($\bar{x} = 9,7\% \pm 2,7\%$). Independentemente dos clados utilizados para o cálculo das distâncias, alguns pares de táxons apresentaram valores de distâncias genéticas para o CYB fora do intervalo de

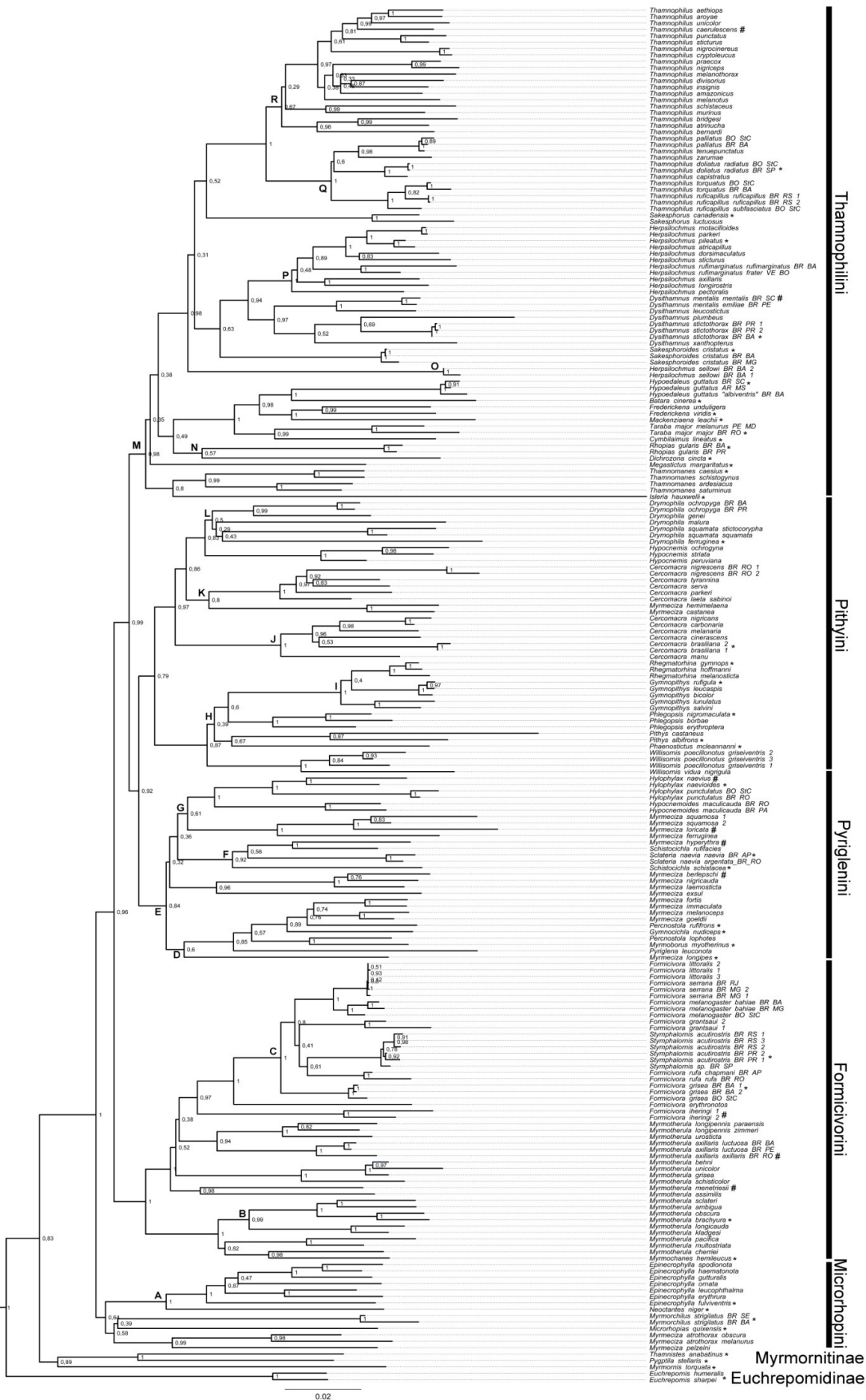


Figura 2.3. Filogenia dos Thamnophilidae obtida por MV. O suporte é referente a 1.000 replicas de bootstrap. O símbolo * junto ao nome de uma espécie indica que ela é a espécie tipo de algum gênero considerado valido pela taxonomia adotada por Remsen et al. (2012), com o símbolo # indicando a existência de algum nome em sinonímia aplicável ao táxon. Os clados destacados são discutidos no texto.

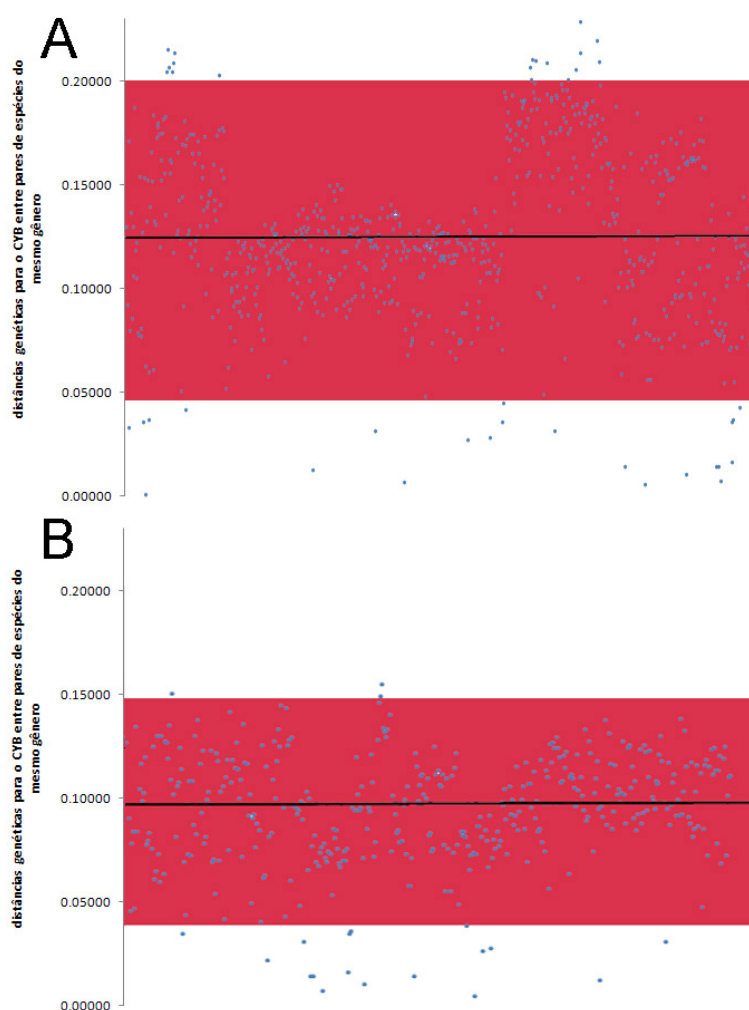


Figura 2.4. Distâncias genéticas para o CYB entre pares de táxons de Thamnophilidae incluídos em um mesmo gênero. A. Segundo a taxonomia de Remsen et al. (2012). B. Utilizando os clados encontrados pelo presente estudo. A linha preta indica o valor médio das distâncias, e a região em vermelho os limites do intervalo de confiança de 95% da distribuição dos valores. Para maiores detalhes vide 2.2. Análises filogenéticas.

confiança de 95%. As menores distâncias encontradas entre pares de espécies foram entre *Formicivora serrana* e *F. littoralis* (0,1%), e entre *Thamnophilus palliatus* e *T. tenuipunctatus* (0,5%).

4. Discussão

Os resultados obtidos pelo presente estudo confirmam resultados de estudos anteriores (Hackett e Rosenberg, 1990; Gonzaga, 2001; Irestedt et al., 2004; Isler et al., 2006; Brumfield et al., 2007; Bravo et al., 2012) demonstrando que os gêneros *Myrmotherula* e *Myrmeciza* são altamente polifiléticos, sendo necessária a revalidação de nomes na sinonímia e a criação de novos gêneros para alguns clados. O presente estudo é congruente com resultados de Gonzaga (2001) e Gonzaga et al. (2007), que indicam que o gênero *Formicivora* é polifilético, e com os resultados de Brumfield e Edwards (2007), que indicam que *Sakesphorus cristatus* não é parte do gênero *Sakesphorus*.

Os resultados obtidos também permitem a alocação de diversos gêneros não contemplados em estudo anterior (Moyle et al., 2009) dentro das tribos propostas para os Thamnophilidae. Adicionalmente, o presente estudo identificou os gêneros *Herpsilochmus* (Thamnophilini) e *Cercomacra* (Pithyini) como sendo polifiléticos. Abaixo é apresentada uma discussão em relação ao gênero *Myrmeciza*, que atualmente abrange varias tribos de Thamnophilinae, sendo seguida por considerações sobre cada uma das subdivisões de Thamnophilidae.

4.1. O gênero *Myrmeciza*

Apesar de alguns estudos anteriores terem demonstrado que o gênero *Myrmeciza* é polifilético (e.g. Irestedt et al., 2004; Brumfield et al., 2007), o único estudo que incluiu sequências de DNA da espécie tipo do gênero (*M. longipes*) utilizou a filogenia da família apenas para analisar relações ecológicas (Gomes et al., 2010), sem ter realizado um discussão a respeito das implicações da posição de *M. longipes* dentro dos Thamnophilidae. Os resultados do presente estudo mostram que *M. longipes* representa um ramo longo

dentro dos Pyriglenini, e que tal espécie não é relacionada a qualquer outra atualmente incluída no gênero *Myrmeciza*, algumas das quais fazem parte das tribos Microrhopiini e Pithyini. Para que o nome *Myrmeciza* passe a ser aplicado a um táxon monofilético, diversos clados devem ser excluídos de tal gênero, tal como *M. atrothorax* e *M. pelzelni* (Microrhopiini); o clado de *M. ferruginea*, *M. loricata* e *M. squamosa* (Pyriglenini), para *M. hyperhitra* (Pyriglenini); o clado de *M. berlepschi*, *M. nigricauda*, *M. laemosticta* (Pyriglenini); para o clado de *M. exsul* (Pyriglenini), o clado de *M. immaculata*, *M. fortis*, *M. melanoceps* e *M. goeldii* (Pyriglenini); e o clado de *M. hemimelaena* e *M. castanea*.

4.2. Subfamílias Euchrepomidinae e Myrmornithinae

Em acordo com estudos anteriores (Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009; Gomez et al., 2010, Bravo et al. 2012b), o presente estudo também recuperou o gênero *Euchrepomis* e a subfamília Euchrepomidinae como basal a todos os outros Thamnophilidae. Os resultados obtidos também concordam com a composição da subfamília Myrmornithinae obtidas por estudos baseados em sequências de DNA (Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009; Gomez et al., 2010, Galvão e Gonzaga, 2011).

4.3. Subfamília Thamnophilinae

4.3.1 Tribo Microrhopiini

Apesar do baixo suporte, os resultados obtidos para essa tribo são congruentes com os obtidos por Moyle et al. (2009) e Gomes et al. (2010), que sugerem que os Microrhopiini são formados pelos gêneros *Microrhopias*, *Myrmorchilus*, *Neoctantes* e *Myrmeciza atrothorax*. Adicionalmente, o presente estudo também sugere a inclusão de outros táxons tribo Microrhopiini. O gênero *Epinecrophylla* foi recuperado como clado irmão de *Neoctantes* e *Myrmeciza pelzelni* foi recuperada como táxon irmão de *Myrmeciza atrothorax*, assim como em Brumfield et al. (2007) e Gomes et al. (2010). Tais resultados reforçam a posição de tais gêneros e espécies dentro dos Microrhopiini.

4.3.2 Tribo Formicivorini

Os resultados do presente estudo corroboram propostas anteriores de que os dois principais gêneros da Tribo Formicivorini, *Myrmotherula* e *Formicivora*, representam táxons polifiléticos (Hackett e Rosenberg, 1990; Gonzaga, 2001; Isler et al., 2006; Gonzaga et al., 2007; Gomes et al., 2010, Bravo et al., 2012, Belmonte-Lopes et al., 2012). O clado que inclui a espécie tipo de *Myrmotherula* (*M. brachyura*) parece alocar apenas outras três (*M. obscura*, *M. ambigua*, *M. sclateri*) das 25 espécies do gênero, as quais estão distribuídas em outros cinco clados dentro de Formicivorini. Dessa forma, para que o gênero *Myrmotherula* represente um clado monofilético, é necessária a exclusão dos clados de *M. kladgesi* e *M. longicauda*; de *Myrmochanes hemileucus* (gênero monotípico) e *Myrmotherula cherrei*; de *M. multostriata* e *M. pacifica*; de *Myrmotherula menetriesii* e *M. assimilis*; de *Myrmotherula behni*, *M. unicolor*, *M. grisea* e *M. schistocolor*; e de *Myrmotherula axillaris*, *M. longipennis* e *M. urosticta*. Adicionalmente, uma espécie não amostrada pelo presente estudo, *Terenura maculata*, também é parte dos Formicivorini e relacionada a algumas das espécies citadas acima (Bravo et al., 2012b).

Considerando o gênero *Formicivora*, os resultados obtidos corroboram a proposta de Gonzaga (2001) e Gonzaga et al. (2007), incluindo *Stymphalornis acutirostris* aninhado as demais espécies de *Formicivora*, e *Formicivora iheringi* basal a todas as outras espécies do gênero e relacionada a espécies de *Myrmotherula* sensu lato (Belmonte-Lopes e G.A. Bravo et al, dados não publicados). A posição basal de *F. erythronotos* em relação demais espécies de *Formicivora* (com exceção de *F. iheringi*) concorda com a topologia obtida por Gonzaga (2001) a partir de dados de morfologia e vocalizações. Em relação a *Formicivora serrana* e *F. littoralis*, as mesmas compartilham haplótipos mitocondriais para os genes ND2 e ND3, mas não para o CYB, para o qual foi encontrada uma e menor que 0,5%. Uma vez que os três genes mitocondriais representam marcadores ligados existe uma pequena diferenciação genética entre as duas espécies, porém é necessário uma maior amostragem para saber se tal diferenciação é consistente. Firme e Raposo (2011) sugerem que não existem caracteres diagnósticos em relação à plumagem e vocalizações de *Formicivora*

serrana e *F. littoralis*, porém as fotografias apresentadas por estes autores de alguns espécimes utilizados nas análises sugerem que podem ter sido incluídos indiscriminadamente indivíduos jovens, ainda em uma plumagem de transição para a de adulto, o que pode ter confundido as análises destes autores. Adicionalmente, uma vez que o CYB apresenta taxas de evolução maiores que o ND2 e ND3, a existência de diferenciação apenas para CYB entre as duas espécies pode ser reflexo de um estágio inicial de especiação, aonde ainda são mantidos polimorfismos ancestrais para caracteres de evolução mais lenta. Adicionalmente, os dados genéticos obtidos confirmam que a população relacionada à *Stymphalornis acutirostris* encontrada recentemente no Estado de São Paulo representa um clado monofilético em relação as populações dos Estados do Paraná e Rio Grande do Sul, o que sugere que a primeira pode representar uma espécie distinta.

4.3.3 Tribo Pyriglenini

Excluindo o gênero *Myrmeciza*, foi encontrada apenas uma incongruência adicional com a taxonomia desta tribo. O gênero *Percnostola* Cabannis e Heine, 1859-1860 se mostrou polifilético, com *Percnostola lophotes* sendo mais relacionado à *Myrmoborus* do que a *P. rufifrons* (espécie tipo do gênero).

4.3.4 Tribo Pithyini

Dentro da tribo Pithyini, os resultados confirmam a relação entre as espécies dos gêneros *Willisornis*, *Phaenostictus*, *Pithys*, *Phlegopsis*, *Rhegmatorina* e *Gymnopithys* proposta por estudos prévios, além de concordarem com a sugerida a proximidade entre *Drymophila* e *Hypocnemis*, e destes dois com *Cercomacra* (Bates et al., 1999; Goerk, 1999; Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009, Gomes et al., 2010). Mesmo assim, as análises recuperaram o gênero *Drymophila* Swainson, 1824 com baixo suporte, e as relações entre as espécies do gênero devem ser melhor estudadas. O gênero *Cercomacra* Sclater, 1858 se mostrou composto por dois clados distintos e não relacionados (vide também Gomes et al., 2010),

sendo que não existe nome para um destes. A relação entre os gêneros *Rhegmatorhina* e *Gymnopithys* sugere que estes formam um único clado.

4.3.5 Tribo *Thamnophilini*

Apesar do baixo suporte para a base desta tribo obtido pela IB, e das diferenças nas topologias entre esta e a MV, de maneira geral os resultados concordam com estudos anteriores (Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009; Gomes et al., 2010), além de confirmar os resultados de Brumfield e Edwards (2007), de que *Sakesphorus cristatus* (Wied, 1831) não pertence ao gênero *Sakesphorus* Chubb, 1918. Adicionalmente, o presente estudo também identificou o gênero *Herpsilochmus* como polifilético. A filogenia obtida também evidenciou uma grande divergência entre as espécies do gênero *Thamnophilus*, em especial entre o clado que contem a espécie tipo do gênero (*T. doliatus*) e outras cinco espécies (*T. torquatus*, *T. ruficapillus*, *T. tenuipunctatus*, *T. palliatus* e *T. zarumae*) em relação às demais espécies do gênero. Além de existirem diferenças na morfologia externa desses dois clados, aparentemente eles também apresentam padrões distintos de morfologia da siringe (M.R. Bornschein, dados não publ.). Adicionalmente, o presente estudo também confirma os resultados de Bravo et al. (2012a), que incluem o gênero *Isleria* Bravo, Chesser e Brumfield, 2012 na tribo *Thamnophilini*.

4.4. Distâncias genéticas para o CYB entre pares de espécies do mesmo clado

Os resultados obtidos pelo presente estudo sugerem que alguns pares de táxons reconhecidos como válidos podem necessitar de revisão em sua taxonomia, porém uma interpretação baseada inteiramente em distâncias genéticas pode não capturar casos de divergência recente em que táxons irmãos apresentam morfologia ou vocalizações. Desta forma, se considera que o uso isolado das distâncias genéticas para o CYB entre pares de espécies do mesmo clado não é suficiente para estabelecer a validade de uma espécie. Mesmo assim, os valores de divergência do CYB podem ser utilizados para identificar casos em que táxons necessitem de uma revisão taxonômica. Dentre os táxons amostrados,

algumas subespécies como *Myrmotherula axillaris luctuosa* e *Herpsilochmus rufimarginatus frater* apresentaram valores de divergência em relação à forma nominal dentro do intervalo de confiança de 95%, porém, apesar destes táxons apresentam características diagnosticas em sua plumagem (Sclater e Salvin, 1880; Todd, 1920) e em suas vocalizações (Zimmer e Isler, 2003; Ridgely e Tudor, 2009), ainda é necessária a inclusão das demais subespécies nas análises.

4.5. Nomenclatura

Existem na sinonímia nomes que podem aplicáveis aos clados de *Myrmeciza ferruginea*, *M. loricata* e *M. squamosa* (Pyrglenini), *M. berlepschi*, *M. nigricauda*, *M. laemosticta* e *M. exsul* (Pyrglenini) e *M. hyperhitra* (Pyrglenini). Dessa forma, é proposta a revalidação de três gêneros anteriormente na mantidos na sinonímia de *Myrmeciza* (vide Cory e Hellmayr, 1924). O nome *Myrmoderus* Ridgway, 1909 pode ser utilizado para o clado de *Myrmeciza ferruginea*, *M. loricata* e *M. squamosa*, com *Myrmoderus loricatus* representando a espécie tipo do gênero. O gênero *Sipia* Hellmayr, 1924 pode ser aplicado ao clado de *Myrmeciza berlepschi*, *M. nigricauda* e *M. laemosticta*, com a espécie tipo do gênero sendo *Sipia berlepschi*. Adicionalmente, o gênero *Myrmelastes* Sclater, 1858 pode ser utilizado para *Myrmeciza hyperhitra*, com *Myrmelastes hyperhitrus* representando a única espécie deste gênero. Os demais clados de *Myrmeciza* representam táxons sem nenhum nome prévio utilizável que estão em descrição por G.A. Bravo e R.T. Brumfield et al. (dados não publ.).

Nomes na sinonímia também podem ser aplicáveis a algumas espécies de *Myrmotherula*. É sugerida a transferência de *Myrmotherula cherriei* para o gênero *Myrmochanes* Allen, 1889 (tipo *M. hemileucus*). O nome *Poliolaema* Chubb, 1918 pode ser aplicado ao clado de *Myrmotherula menetriesii* e *M. assimilis*. O nome *Myrmopagis* Ridgway, 1909 pode ser aplicado para o clado que inclui *Myrmotherula axillaris axillaris*, *M. axillaris luctuosa*, *M. longipennis longipennis*, *M. longipennis paraensis* e *M. urosticta*. Adicionalmente, o clado de *Myrmotherula behni*, *M. unicolor*, *M. grisea* e *M. schistocolor*, o clado de *M. kladgesi* e *M. longicauda*, o clado de *M. multostriata* e *M. pacifica* necessitam de

novos nomes, os quais serão descritos em trabalho posterior (Bravo e Belmonte-Lopes et al., dados não publicados). Os resultados encontrados também sugerem que o gênero *Stymphalornis* Bornschein, Reinert e Teixeira, 1995 deve entrar na sinonímia de *Formicivora*, e que o nome *Neorhopias* Hellmayr, 1920 pode ser utilizado para *Formicivora iheringi* e outras duas espécies de *Myrmotherula* não incluídas nestas análises (G.A. Bravo e Belmonte-Lopes et al., dados não publicados). Dada a divergência no DNA mitocondrial entre *Formicivora serrana* e *F. littoralis*, se sugere conservativamente a manutenção dos dois táxons como espécies distintas até a realização de maiores estudos.

É sugerida a transferência de *Percnostola lophotes* para o gênero *Myrmoborus* Cabannis e Heine 1859-1860. A relação entre os gêneros *Rhegmatorhina* e *Gymnopathys* sugere que estes formam um único clado, tendo prioridade *Gymnopathys* Bonaparte, 1854. O gênero *Cercomacra* Sclater, 1858 se mostrou polifilético, sendo composto por dois clados não relacionados (vide também Gomes et al., 2010), sendo que não existe nome para um destes. Os resultados obtidos corroboram os de Brumfield e Edwards (2007), de que *Sakesphorus cristatus* (Wied, 1831) não pertence ao gênero *Sakesphorus* Chubb, 1918 justificando a recente transferência desta para o gênero *Sakesphoroides* Grantsau, 2010. Adicionalmente, o presente estudo também identificou o gênero *Herpsilochmus* como polifilético, sendo necessária a descrição de um novo nome para *Herpsilochmus sellowi* Whitney, Pacheco, Buzzetti e Parrini, 2000, a ser realizada em trabalho posterior. Dada à diferenciação dos dois principais clados de *Thamnophilus*, bem como a aparente existência de diferenças na morfologia da siringe entre os dois clados (M.R. Bornschein, com. pess., 2012), é possível a utilização do nome *Erionotus* Cabannis e Heine, 1859-1860 para o clado que inclui *Thamnophilus caerulescens* Vieillot, 1816. A posição de *Rhopias gularis* dentro dos Thamnophilini faz com que esta represente um gênero à parte de *Myrmotherula*, estando disponível o nome *Rhopias* Cabannis e Heine, 1859-1860, com tal relação sendo também suportada por um caractere da morfologia da siringe (Belmonte-Lopes et al., 2012).

5. Conclusões

Apesar de amplamente estudada, ainda foram encontradas diversas incongruências taxonômicas na família *Thamnophilidae*, uma herança do período em que predominou a classificação baseada em caracteres de morfologia externa. O presente trabalho identificou sete nomes genéricos colocados na sinonímia que podem ser revalidados, além de outros dez clados que necessitam de nomes genéricos próprios, demonstrando ainda que podem ocorrer outras espécies válidas dentro das subespécies descritas para a família (veja também Fernandes et al., 2012). A partir total de 48 gêneros de *Thamnophilidae* contemplados por este estudo segundo a taxonomia de Remsen et al. (2012), os resultados obtidos sugerem um total de 65 gêneros para a família, mesmo com a ausência de alguns gêneros na amostragem. Além disso, os resultados obtidos em relação às distâncias genéticas sugerem que a taxonomia dos *Thamnophilidae* ainda necessita de uma ampla revisão a nível subespecífico e supragenérico, e apesar de baixos valores de divergência genética sozinhos não serem um indicativo da validade de um táxon como espécie, tal parâmetro pode auxiliar na identificação de táxons tratados como subespécie que possam ser elevados à espécie.

6. Referências Bibliográficas

- Abascal, F., Zardoya, R., Telford, M.J. 2010. TranslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guided by amino acid translations. *Nucl. Ac. Resear.* 38, W7-W13.
- Aleixo, A., Burlamaqui, T.C.T., Schneider, M.P.C., Gonçalves, C. 2009. Molecular systematic and plumage evolution in the monotypic obligate army-ant-following genus *Skutchia* (*Thamnophilidae*). *Condor* 111, 382-387.
- Allen, J.A. 1889. List of the birds collected in Bolivia by Dr. H.H. Rusby, with field notes by the collector. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 2, 77-112.
- Bates, J.M., Hackett, S.H., Goerk, J.M. 1999. High levels of mitochondrial DNA differentiation in two lineages of Antbirds. *Auk* 116, 1093-1106.

- Belmonte-Lopes, R., Bravo, G.A., Bornschein, M.R., Maurício, G.N., Pie, M.R., Brumfield, R.T. 2012. Genetic and morphological data support the placement of *Myrmotherula gularis* (Spix) in the monotypic genus *Rhopias* Cabanis and Heine (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). *Zootaxa* 3451, 1-16.
- Berlepsch, H.V., Hartert, E. 1902. On the birds of the Orinoco region. *Novit. Zool.* 9, 1-135.
- Bornschein, M.R., Reinert, B.L., Teixeira, D.M. 1995. Um novo Formicariidae do sul do Brasil (Aves, Passeriformes), Série Publicação Técnico-Científica do Instituto Iguazu de Pesquisa e Preservação Ambiental, Rio de Janeiro.
- Bravo, G.A., Chesser, R.T., Brumfield, R.T. 2012a. *Isleria*, a new genus of Antwren (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). *Zootaxa* 3195, 61-67.
- Bravo, G.A., Remsen Jr., J.V., Whitney, B.M., Brumfield, R.T. 2012b. DNA sequence data reveals a sub-family level divergence within the Thamnophilidae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65, 287-293.
- Bruce, M. 2003. A brief history of classifying birds, in: del Hoyo, J.; Elliot, A., Christie, D.A. (Eds.), *Handbook of the birds of the World, Vol. 8, Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 11-43.
- Brumfield, R.T., Edwards, S.V. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* Antshrikes. *Evolution* 61, 346-367.
- Brumfield, R.T., Tello, J.G., Cheviron, Z.A., Carling, M.D., Crochet, N., Rosenberg, K.V. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: Army-ant-following in the typical Antbirds (Thamnophilidae). *Mol. Phyl. Evol.* 45, 1-13.
- Bush, K.L., Vinsky, M.D., Aldridge, C.L., Paszkowski, C.A. 2005. A comparison of sample types varying in invasiveness for use in DNA sex determination in an endangered population of Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*). *Cons. Genet.* 6: 867-870.
- Cabanis, J. 1847. Ornithologische Notizen. I e II. *Arch. Naturg.* 1847(1), 185-256, 308-352.
- Cabanis, J., Heine, F. 1859-1860. Verzeichniss der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt. Mit kritischen

- Anmerkungen und Beschreibung der neuen arten systematisch bearbeitet. Mus. Hein. 2, 1-175.
- Chubb, C. 1918. Description of new Genera and a new subspecies of South American Birds. Ann. Mag. Nat. Hist. 2, 122-124.
- Clements, J.F. 1991. Birds of the World: a checklist, Ibis Publishing Company, Vista.
- Cory, C.B., Hellmayr, C.E. 1924. Catalogue of the Birds of the Americas, part III: Pterotochidae, Conopophagidae, Formicariidae. F. Mus. Nat. Hist. Publ. Zool. Ser. 223, 369p.
- Cracraft, J., Baker, F.K. 2009. Passerine birds (Passeriformes), in: Hedges, S.B., Kumar, S. (Eds.), The Timetree of Life Oxford University Press, Londres, pp. 423-431.
- D'Orbigny, A. 1838. Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la république orientale de l'Uruguay, la République argentine, la Patagonie, la république du Chili, la république de Bolivia, la république du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832, et 1833), Tomo 4, parte 3, Oiseaux, Pitois-Levrault, Paris.
- Fernandes, A.M., Wink, M., Aleixo, A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. J. Biogeog., DOI:10.1111/j.1365-2699.2012.02712.x.
- Firme, D.H., Raposo, M.A. 2011. Taxonomy and geographical variation of *Formicivora serrana* (Hellmayr, 1929) and *Formicivora litorallis* Gonzaga e Pacheco, 1990 (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). Zootaxa 2742, 1-33.
- Fitzpatrick, J.W. 2004. Family Tyrannidae (Tyrant-flycatchers), in: del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D.A. (Eds.), Handbook of the Birds of the World, vol. 9, Cotingas to pipits and wagtails. Lynx Editions, Barcelona, pp. 170-257.
- Galvão, A., Gonzaga, L.P. 2011. Morphological support for placement of the Wing-banded Antbird *Myrmornis torquata* in the Thamnophilidae (Passeriformes: Furnariides). Zootaxa 3122, 37-67.

- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G., Cadena, C.D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *J. Ani. Ecol.* 79, 1181-1192.
- Gonzaga, L.A.P. 2001. Análise filogenética do gênero *Formicivora* Swainson, 1825 (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) baseada em caracteres morfológicos e vocais, Ph.D. Dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Gonzaga, L.P., Carvalhães, A.M.P., Buzzetti, D.R.C. 2007. A new species of *Formicivora* Antwren from the Chapada Diamantina, eastern Brazil (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). *Zootaxa* 1473, 25-44.
- Goerk, J.M. 1999. Ecology and evolution of *Drymophila* and *Hypocnemis* antbirds in the Atlantic forests of Brazil, Ph.D. dissertation, University of Missouri, St. Louis.
- Grantsau, R. 2010. Guia completo para identificação das aves do Brasil. 2 vol. Ed. Vento-Verde, São Carlos.
- Gray, G.R. 1840. A list of genera of Birds, with an indication of the typical species of each genus. Richard and John Taylor, Londres.
- Gray, G.R. 1841. A list of genera of Birds, with their synonyma, and an indication of the typical species of each genus. Richard and John Taylor, Londres.
- Hackett, S.J., Rosenberg, K.V. 1990. Comparison of the phenotypic and genetic differentiation in South American Antwrens (Formicariidae). *Auk* 107, 473-489.
- Hackett, S.A., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E.L., Braun, M.J., Chojnowski, J.L., Cox, W.A., Han, K.L. Harshman, J., Huddleston, C.J., Marks, B.D., Miglia, K.J., Moore, W.S., Sheldon, F.H., Steadman, D.W., Witt, C.C., Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of Birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763-1768.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nuc; Ac. Sym. Ser.* 41, 95-98.
- Hellmayr, C.E. 1909. Notes sur quelques oiseaux de l'Amerique Tropicale. I. Description d'une nouvelle espèce de Fourmilier. II. Sur une nouvelle espèce de Picucule. *Rev. Fran. Ornit.* 1, 98-101.

- Hellmayr, C.E. 1911. A contribution to the ornithology of western Colombia. Proc. Gen. Meet. Scien. Bus. of Zool. Soc. Lond. 81, 1084-1213.
- Hellmayr, C.E. 1920. Über neotropische Vögel und Beschreibung neuer Formen. Anz. Ornith. Ges. Bay. 1, 15-21.
- Hellmayr, C.E. 1924. *Sipia* gen. nov. in: Cory, C.B., Hellmayr, C.E. (Eds.) Catalogue of the Birds of the Americas, part III: Pterotochidae, Conopophagidae, Formicariidae. F. Mus. Nat. Hist. Publ. Zool. Ser. 223, pp. 224-225.
- Hermann, J. 1783. Tabula affinitatum animalium olim acadêmico specimen edita nunc uberiore commentario illustrata cum annotationibus ad historiam naturalem animalium augendam facientibus, J.G. Treuttel, Strasbourg.
- Huelsenbeck, J.P., Ronquist, F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. Bioinformatics 17, 754-755.
- Ihering, H.V., Ihering, R.V. 1907. Catalogos da fauna brasileira editados pelo Museu Paulista, vol. 1, As aves do Brasil, Tipografia do Diário Oficial, São Paulo.
- Irestedt, M., Fjelså, J., Nylander, J.A.A., Ericson, P.G.P. 2004. Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. BMC Evol. Biol. 4, 23.
- Isler, M.L., Isler, P.R., Whitney, B.M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). Auk 115, 577-590.
- Isler, M.L., Lacerda, D.R., Isler, P.R., Hackett, S.J., Rosenberg, K.V., Brumfield, R.T. 2006. *Epinecrophylla*, a new genus of antwrens (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 119, 522-527.
- Isler, M.L., Isler, P.R., Whitney, B.M. 2008. Species limits in Antbirds (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae): an evaluation of Plumbeous Antwren (*Dysithamnus plumbeus*) based on vocalizations. Zootaxa 1726, 60-68.
- Isler, M.L., Whitney, B.M. 2011. Species limits in Antbirds (Thamnophilidae): the Scale-backed Antbird (*Willisornis poecillonotus*) complex. Wilson Ornithological Journal 123, 1-14.

- Isler, M.L., Cuervo, A.M., Bravo, G.A., Brumfield, R.T. 2012. An integrative approach to species level systematics reveals the deep diversification in an Andean thamnophilid, the Long-tailed Antbird. *Condor* 114, 571-583.
- Kass, R.E., Raftery A.E. 1995. Bayes Factors. *J. Am. Stat. Ass.* 90, 773-795.
- Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K., Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nuc. Ac. Res.* 30, 3059-3066.
- Kumar, S., Skjæveland, Å., Orr, R.J.S., Enger, P., Ruden, T., Mevik, B-H., Burki, F., Botnen, A.; Shalchian-Tabrizi, K. 2009 AIR: A batch-oriented web program package for construction of supermatrices ready for phylogenomic analyses. *BMC Bioinformatics* 10, 357.
- Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analysis. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1695-1701.
- Lesson, R.P. 1831. *Traité d'ornithologie, ou tableau méthodique des Ordres, Sous-ordres, Familles, Tribus, Genres, Sous-genres et races d'oiseaux*, F.G. Levrault, Paris.
- Lichtenstein, H. 1823. *Verzeichniss der doubletten des zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin nebst bechreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugethieren, Völgeln, Amphibien und Fischen*. T. Tratwein, Berlin.
- Luo, A., Qiao, H., Zhang, Y., Shi, W., Ho, S.Y.W., Xu, W., Zhang, A., Zhu, C. 2010. Performance of criteria for selecting evolutionary models in phylogenetics: a comprehensive study based on simulated datasets. *BMC Evol. Biol.* 2010 10, 242.
- Ménétriés, E. 1835. *Monographie de la famille des Myiotherinae ou sont decrites les especes que ornent des Musée de l'Academie*. *Mem. Acad. Imp. Scie. St. Pet.* 6, 443-543.
- Moyle, R.G., Chesser, R.T., Brumfield, R.T., Tello, J.G., Marchese, D.J., Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* 25, 1-20.

- Nylander, J.A.A., Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L., Swofford, D.L. 2008. AWTY (are we there yet?): a system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetics. *Bioinformatics* 24, 581-583.
- Pelzeln, A.V. 1868. *Zur ornithologie brasiliens*, A. Pichler's Witwe & Sohn, Vienna.
- Peters, J.L. 1951. *Check-list of the Birds of the World: vol. VII*. Museum of Comparative Zoölogy, Cambridge.
- Rambaut, A., Drummond, A.J. 2009. Tracer: MCMC analysis tool. Disponível em: <http://beast.bio.ed.ac.uk/> (acesso em 05 Maio 2011).
- Reichenbach, H.G.L. 1850. *Avium systema natural*, Expedition der vollständigstein naturgeschichte, Dresden.
- Remsen, J.V. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). in: del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D.A. (Eds.). *Handbook of the birds of the World, vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 162-239.
- Remsen, J.V., Jr., Cadena, C.D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J.F., Pérez-Emán, J., Robbins, M.B., Stiles, F.G., Stotz, D.F. and Zimmer, K.J. A classification of the bird species of South America. Version [17 dezembro 2012]. American Ornithologists' Union. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> (acesso em 17 dezembro 2012).
- Ridgely, R.S., Tudor, G. 1994. *The Birds of South America, Volume II, The Suboscine Passerines*, University of Texas Press, Austin.
- Ridgely, R.S., Tudor, G. 2009. *Field guide to the songbirds of South America, The passerines*, University of Texas Press, Austin.
- Ridgway, R. 1909. New genera, species and subspecies of Formicariidae, Furnariidae, and Dendrocolaptidae. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 22, 69-74.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19,1572-1574.

- Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P. van der, Ayres, D.L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61, 1-4.
- Sclater, P.L. 1858a. Synopsis of the American Ant-birds (Formicariidae). Part I., containing the Thamnophilinae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 26, 232-272.
- Sclater, P.L. 1858b. Synopsis of the American antbirds (Formicariidae). Part II., containing the Formicivorinae or ant-wrens. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 26, 232-272.
- Sclater, P.L. 1858c. Synopsis of the American antbirds (Formicariidae). Part III., containing the third subfamily Formicariinae, or Ant-Thrushes. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 26, 272-289.
- Sclater, P.L. 1862. Catalogue of a collection of American birds, N. Trubner and Co., London.
- Sclater, P.L. 1890. Catalogue of the birds in the British Museum, Vol. 15, British Museum, Londres.
- Sclater, P.L., Salvin, O. 1880. On new birds collected Mr. C. Buckley in Eastern Equador. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1880(10), 155-161.
- Schwarz, G.E. 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann. Stat.* 6, 461-464.
- Sibley, C.G., and Monroe, B.L. Jr. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the World, Yale University Press. New Haven.
- Sick, H. 1984. *Ornitologia Brasileira: uma introdução*, 2 vol., Editora da Universidade de Brasília, Brasília.
- Skutch, A.F. 1996. *Antbirds and Ovenbirds*, University of Texas Press, Austin.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22, 2688-2690.
- Suchard, M., Weiss, R.E., Sinsheimer, J.S. 2001. Bayesian selection of continuous-time Markov chain evolutionary models. *Mol. Biol. Evol.* 18, 1001-1013.
- Swainson, W. 1824. An inquiry into the natural affinities of the Lanidae, or shrikes; preceded by some observations of the present state of Ornithology in this Country. *Zool. Jour.* 1: 289-307.

- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Mol. Biol. Evol.* 28, 2731-2739.
- Tobias, J.A., Seddon, N., Spottiswoode, C.N., Pilgrim, J.D., Fishpool, L.D.C., Collar, N.J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis* 152, 724-746.
- Todd, W.E.C. 1920. Descriptions of apparently new South American birds. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 33, 71-75.
- Vieillot, L.J.P. 1816. *Analyse d'une nouvelle ornithologie élémentaire*, Howard Saunders, London.
- Vieillot, L.J.P. 1817. Le Fourmilier a flacs blancs in: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc.* Par une société de naturalistes et d'agriculteurs, Tomo 12. Chez Deterville Libraire, Paris, p. 113.
- Vieillot, L.J.P. 1818. Pithys in: *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc.* Par une société de naturalistes et d'agriculteurs, Tomo 24. Chez Deterville Libraire, Paris, p. 112.
- Whitney, B.M. 1994. Behavior, vocalizations, and possible relationships of four *Myrmotherula* antwrens (Formicariidae) from eastern Ecuador. *Auk* 111, 469-475.
- Whitney, B.M., Pacheco, J.F., Buzzetti, D.R.C., Parrini, R. 2000. Systematic revision and biogeography of the *Herpsilochmus pileatus* complex, with description of a new species from northeastern Brazil. *Auk* 117, 869-891.
- Wied, M.V. 1831. *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien*, Vol 3, nº2, H.S. priv. Landes – Industrie – Comptoirs, Weimar.
- Wilgenbusch, J.C., Warren, D.L., Swofford, D.L. 2004. AWTY: A system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference. Disponível em: <http://ceb.csit.fsu.edu/awty>.

Zimmer, J.K., Isler, M.L. 2003. Family *Thamnophilidae* (typical antbirds), in: del Hoyo, J., Elliot, A., Christie, D.A. (Eds.), *Handbook of the birds of the World*, Vol. 8, Broadbills to tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448-68.

CAPÍTULO 2

A América do Sul durante o Cenozóico: revisão de eventos históricos de interesse biogeográfico.²

² *Capítulo formatado conforme as normas da revista Zoologia*

Abstract

South America (SA) is one of the continents with the higher known biological diversity of the planet, however the causes that lead to the development of such diversity are not yet totally clear. After the break-up of the Gondwana, the continent presented a unique history during the whole Tertiary. At the beginning of the Paleocene the continent still covered by marine transgressions that started in the Cretaceous and lasted part of the Lower Paleocene. In the Paleocene began the diversification of mammals and of elements of the actual forests after the C-P extinction event, during warm climates that lasted until the Eocene. During this period the eastern margin of SA was very active, occurring the uplift of the Cretaceous Serra do Mar and the beginning of the rifting process in the region. In the Eocene began the events that lead to the formation of the Central Andes in northern Bolivia and southern Peru and several magmatic episodes in the eastern margin of the SA. The Eocene presented the warmer climates of the Tertiary, allowing an unparalleled expansion of the tropical forests dominated by angiosperms and a explosive radiation of mammals, including browsers and a low diversity of grazers and mixed-feeders. Between the end of the Eocene and the beginning of the Oligocene, a glacial episode caused a reduction in the diversity of plants and mammals. In the Oligocene SA began its period as an island, with a great area being covered by marine transgressions that lasted until the Late Miocene. During this period the Andean orogeny was intensified, generating changes in the drainage patterns. Magmatic events were also recorded in eastern Brazil in the Oligocene, with the continuity of the rifting process. The climate of the Oligocene was marked by a cooling tendency, which leads to seasonality in some regions, with the beginning of the occurrence of more open formations leading to the extinction of typical Paleogene mammals and the diversification of groups as the marsupials. The Miocene was the Epoch of most profound changes in SA, with extensive marine transgressions and the uplift of the Andes during the whole period leading to changes in the climate and river drainages. The Miocene also represents the longest period of global warming after the Eocene, with forests in the north of SA presenting a higher diversity than the actual, and the existence of forest in the south of the continent until the beginning of the Late Miocene, when occurred a great expansion of grassland habitats in the areas previously affected by marine transgressions. During the Miocene SA exchanged some taxa with North America and Caribbean by

waif-dispersal, and the marine transgressions allowed the evolution of river dolphins and others. The formation of the Andes continued in the Pliocene, the most recent period of global warming, and during which forest taxa vanished from most of the south of the SA because of the expansion of open habitats.

Introdução

A América do Sul (AS) é um dos continentes com a maior biodiversidade biológica conhecida no planeta, porém os motivos que levaram ao desenvolvimento de tamanha diversidade ainda não são totalmente claros. Historicamente, a AS foi parte da Gondwana, supercontinente resultante da união das atuais massas de terra do hemisfério sul, e que permaneceram unidas durante parte do Cretáceo (PITMAN *et al.* 1993). No início do Cretáceo Tardio a AS e as outras massas de terra começaram a se afastar devido à deriva continental, com a AS se separando da África entre 110-93 Ma (CESERO & PONTE 1997, TURNER *et al.* 2008). Mesmo assim, durante aproximadamente metade do período Cenozóico a AS ainda permaneceu ligada a Antártica, e esta outra por sua vez estava conectada a Austrália, porém durante o Oligoceno estes continentes se separaram com a abertura da passagem de Drake entre a AS e a Antártica (ZACHOS *et al.* 2001).

Após tal separação, estes três continentes se tornaram massas de terra isoladas, com a AS permanecendo com um continente-ilha até próximo ao fim do Cenozóico, quando o fechamento do Istmo do Panamá separou totalmente os mares do Caribe e do Pacífico a c. de 3.5-3.0 (Ma) (O'DEA *et al.* 2007), criando uma conexão terrestre entre a AS e as Américas Central e do Norte (COATES & OBANDO 1996, COATES *et al.* 2004), encerrando o isolamento da AS. Esse período sem conexão com outros continentes foi chamado por alguns autores de “isolamento esplêndido” (SIMPSON 1980, RICKLEFS 2002), pois durante este ocorreu o desenvolvimento e a radiação da diversa e exclusiva fauna endêmica do continente, a qual ocupou a maioria dos nichos disponíveis na AS até o Grande Intercambio Biótico Americano no Pleistoceno (c. 2,5 Ma).

Trabalhos recentes têm demonstrado que linhagens atuais de aves e mamíferos existem desde o final do Cretáceo Tardio (99,6-65,5 Ma) (e.g. CRACRAFT 2001, FEDDUCIA 2003 BLOIS & HADLY 2009), com diversas linhagens que sobreviveram ao impacto que levou a extinção dos grandes dinossauros e répteis marinhos (BARDET 1994, HIDELBRAND 1993) tendo evoluído isoladas na AS até o fechamento do Istmo do Panamá. Apesar do isolamento em um continente-ilha ter permitido que alguns grupos como os marsupiais ocupassem os mais diversos nichos alimentares, possivelmente devido à ausência de competição (VIEIRA & MORAES 2003), estes e outros tiveram que se adaptarem as mudanças históricas na

paisagem que ocorreram na AS durante o Cenozóico, como o soerguimento dos Andes. Diversos estudos recentes têm demonstrado o efeito da orogenia dos Andes na evolução de animais e plantas na AS (e.g. BRUMFIELD & CAPPARELLA 1996, ANTONELLI *et al.* 2009), porém tal área representa apenas uma ínfima fração do continente, e a despeito de sua importância como barreira biogeográfica, certamente os Andes não foram as únicas características de paisagem a influenciarem a evolução dos organismos que ficaram isolados na AS.

A paisagem da AS sofreu diversas modificações durante o Cenozóico, e o aumento do conhecimento sobre a geologia e paleontologia da AS tem possibilitado um melhor entendimento dos padrões biogeográficos de diversos organismos. Porém, de maneira geral esse conhecimento ainda é fragmentado, existindo revisões recentes para apenas algumas partes do continente (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, RABASSA 2008, HOORN & WESSELINGH 2010), e algumas das quais versam primariamente sobre questões geológicas (i.e. ONCKEN *et al.* 2006). Dessa forma, falta uma base unificada para o entendimento da biogeografia das linhagens que evoluíram isoladas na AS, sendo necessário recorrer a diversas fontes para se alcançar um entendimento desses processos em escala continental. Visando preencher tal lacuna, o presente trabalho busca apresentar uma revisão inicial sobre as características geológicas e paleontológicas da AS durante os dois períodos iniciais da Era Cenozóica, os quais compõem a antiga Era Terciária, o Paleógeno (65,5-23,03 Ma) e o Neógeno (23,03-2,58 Ma), de forma a auxiliar no desenvolvimento de estudos de biogeografia histórica no continente.

Dado o amplo volume de literatura sobre tais temas, aliado ao crescente número de publicações recentes, esta revisão não tem a pretensão de cobrir com detalhes a geologia e paleontologia da AS, e sim apresentar um panorama do desenvolvimento das características de importância biogeográfica durante o Terciário. Da mesma forma, o presente trabalho não pretende ser uma revisão faunística ou botânica, discutir hipóteses biogeográficas, ou abordar trabalhos recentes no campo da biologia molecular. Devido às características dos processos de sedimentação e fossilização no continente, não existe uma equidade na distribuição geográfica das informações históricas, em especial na região central do continente, pois as áreas mais centrais da AS são formadas por escudos cristalinos do Proterozóico (2,500-542 Ma), que devido suas características geológica serviram como fonte de sedimentos, sem ocorrer deposição ou acúmulo de fósseis nestas áreas.

Para estrutura tal revisão, se procurou seguir a tabela de Épocas geológicas da Comissão Internacional de Estratigrafia (INTERNATIONAL COMMISSION ON STRATIGRAPHY, 2012) (Figura 1) como base para delimitação dos Períodos e Épocas geológicas abordadas, porém se utilizaram as denominações informais para a subdivisão das Épocas (Inferior, Médio e Tardio), pois a maior parte da bibliografia utiliza tais termos. Com exceção das Épocas geológicas, se procurou evitar terminologias mais técnicas dentro dos campos da geologia e paleontologia. Para permitir um melhor entendimento da evolução da paisagem da AS, inicialmente são apresentadas as características do continente no final do Cretáceo e discutidos os efeitos do evento de extinção em massa do Cretáceo-Terciário (C-P), continuando com as descrições das Épocas dos dois períodos de maior duração da Era Cenozóica, o Paleógeno e o Neógeno.

O último período da Era Cenozóica, o Quaternário (2,58 Ma até o presente), não é contemplado nessa revisão devido à maior disponibilidade de literatura sobre esse período. Os assuntos tratados em todas as Épocas geológicas contempladas foram subdivididos em aspectos relacionados à paisagem, clima, flora e fauna. Considerou-se o continente como dividido em norte (acima de 15° S) e sul (abaixo de 15° S), e leste (a leste de 56°O) e oeste, com as descrições se iniciando com a região norte, seguida por oeste, leste e sul.

O fim do Cretáceo e o evento de extinção do C-P (antes de 65,5 Ma)

Paisagem. Durante o Cretáceo Superior ou Tardio (99,6-65,5 Ma) a AS e a Austrália ainda eram contíguas a Antártica de forma remanescente a Gondwana, o que causava a mistura das correntes oceânicas de águas frias e tropicais, criando um clima global de temperaturas moderadas (PROTHERO 2009). Durante parte do Cretáceo Tardio (c. 80 Ma) a AS ainda estava conectada a América do Norte pela Cordilheira de Aves (*Aves Ridge*) e pelas Grandes Antilhas, porém no fim desse período o continente já estava completamente separado da África (PITMAN *et al.* 1993). As principais características de paisagem da AS durante o Cretáceo Tardio eram diferentes das encontradas em períodos mais recentes e nos dias atuais.



INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART

www.stratigraphy.org

International Commission on Stratigraphy
August 2012

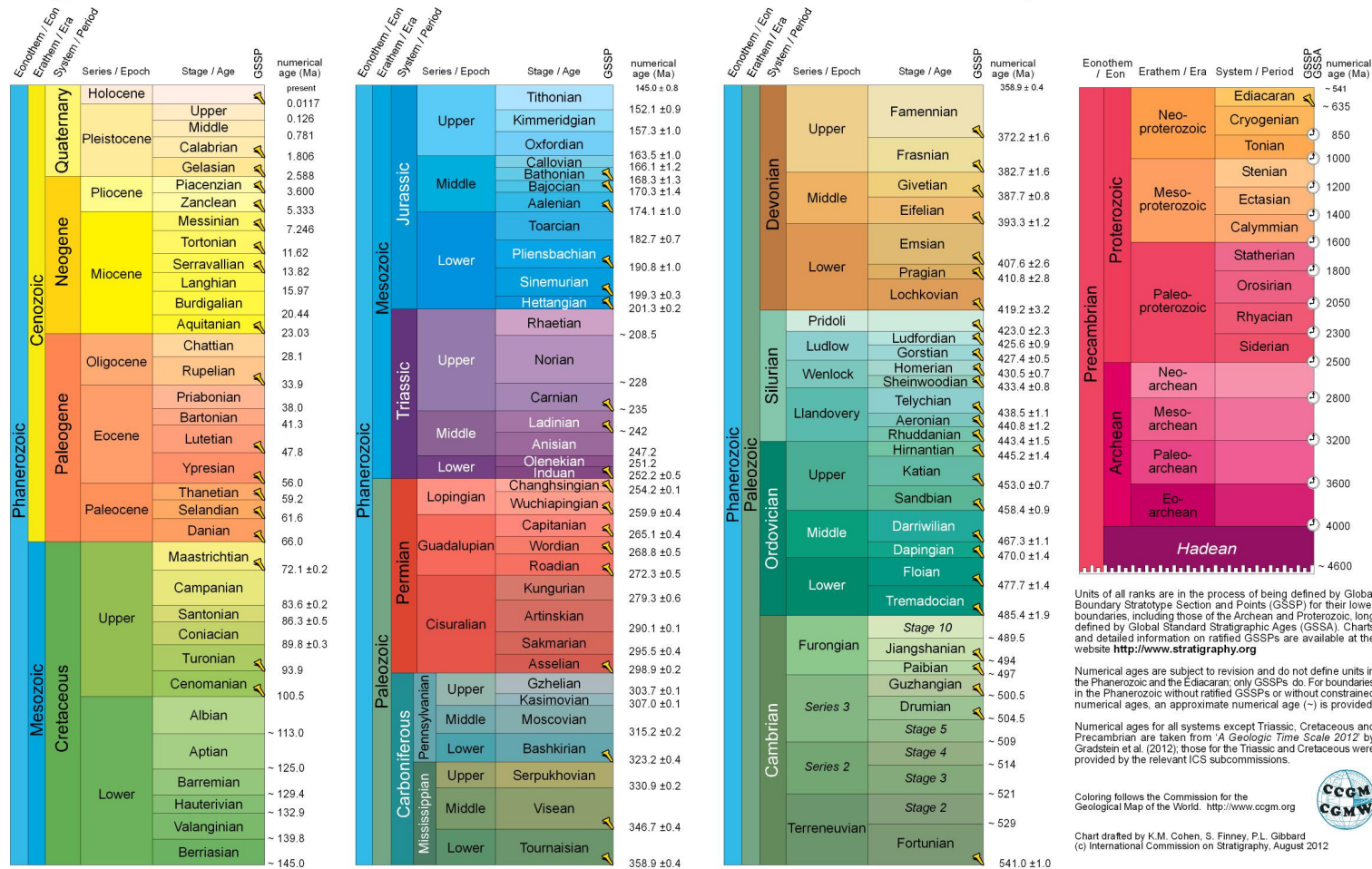


Figura 3.1 . Tabela Internacional de Estratigrafia

Durante o Cretáceo, a ausência de grandes barreiras topográficas no interior do continente permitiu a ocorrência de transgressões marinhas ou mares epicontinentais em grande parte do continente (Figura 2), com a ocorrência das primeiras transgressões do Oceano Atlântico e seu ápice durante a Idade Maastrichtiana (70,6-65,5 Ma) (ULIANA & BINDLE 1988, BARRIO 1990 *apud* HOWELL *et al.* 2005). No oeste da Amazônia foram registradas condições fluviais e lacustres drenando para o Oceano Pacífico e o Mar Caribenho durante o Cretáceo Tardio, como também alguns episódios de transgressão marinha (WANDERLEY-FILHO *et al.* 2010). No nordeste do Brasil, as Bacias Potiguar e do Araripe também foram afetadas por transgressões marinhas (MORAIS NETO *et al.* 2009). Essas transgressões também atingiram algumas áreas costeiras do leste do Brasil, como as bacias do Paraíba, Jequitinhonha (estado brasileiro da Bahia – BA), do Espírito Santo (ES) e a bacia de Campos (Rio de Janeiro – RJ) (PETRI & FÚLVARO 1983, NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011).

Outras áreas também foram afetadas durante o Cretáceo Tardio, e grande parte do continente foi coberto por transgressões marinhas que atingiram a maior parte do sul da AS e algumas áreas interioranas (da Patagônia à Bolívia e Peru) (TORRA 2005, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, MARQUILLAS *et al.* 2007), sendo suposto que tais mares epicontinentais eram quentes e rasos, dividindo o sudoeste da AS em diversas ilhas relativamente extensas (PASCUAL *et al.* 1996). A Figura 2 representa a extensão máxima proposta para tal transgressão. É estimado que no Maastrichtiano Médio tal mar tivesse apresentado uma temperatura entre 13°C e 17°C na latitude de 22°S, implicando em uma ressurgência do Pacífico sul e conexões com oceânicas tanto pela Argentina quanto pela Venezuela (GAYET *et al.* 2001). Apesar dessas diversas ingressões marinhas, durante o Cretáceo também ocorreram quedas de mais de 100 m no nível do mar (HAQ *et al.* 1987, HOWELL *et al.* 2005).

Durante tal período, diversos rios no norte da AS fluíam de leste para oeste, existindo uma divisão entre as drenagens leste e oeste que durou até o início do Mioceno (HOORN *et al.* 2010). A rede fluvial das regiões central e leste do continente apresentavam características diferentes antes do Cretáceo Tardio, com a convergência nas drenagens das bacias dos rios São Francisco e Tocantins-Araguaia para a chamada bacia de Barreirinhas na região centro leste do Brasil, com estas bacias permanecendo juntas até o início do Cretáceo Tardio (99,6 Ma), quando o rio São Francisco divergiu para o leste e a bacia do Tocantins-Araguaia para a região da ilha de Marajó no estado brasileiro do Pará (PA) (PETRI & FULVÁRO

1983). Antes do surgimento da Serra do Mar Cretácea, já existiam áreas de maior altitude na regiões central e leste do continente, como a Serra do Espinhaço (Paleozóico) e a Formação Serra Geral e outras relacionadas (representando uma área de 1,2 milhões de km² centrada na Bacia do Paraná, que foi coberta por basaltos vulcânicos entre o Jurássico Tardio e o Cretáceo Inferior, a c. 147-120 Ma) (ULIANA & BINDLE 1988, AB'SÁBER 2000, DANDERFER & DARDENE 2002). Essas áreas foram fundamentais para o estabelecimento de uma drenagem para oeste na bacia do rio Paraná ainda antes do fim do Cretáceo (PETRI & FULVÁRO 1983), porém ao longo do fim do Cretáceo e do Cenozóico vários dos rios que fluíram para oeste tiveram suas cabeceiras capturadas devido a processos de soergimento e erosão na região, passando a drenar para o Oceano Atlântico (RIBEIRO 2006).

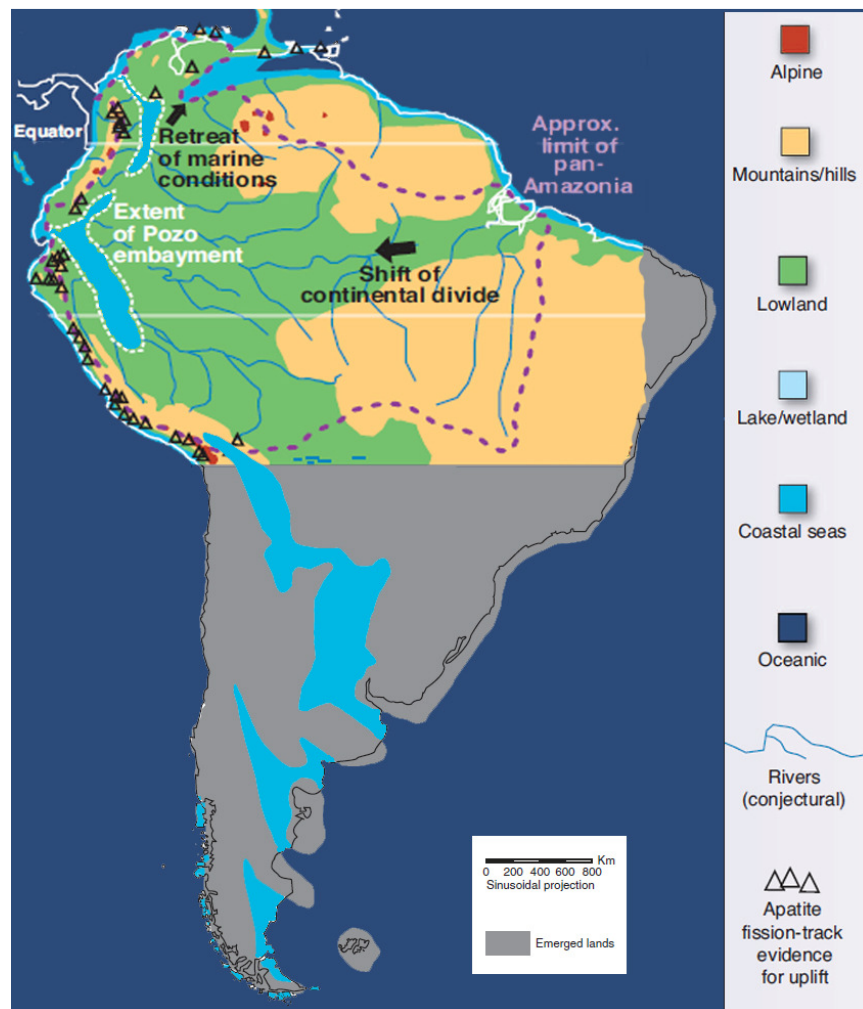


Figura 3.2. América do Sul entre o Cretáceo e o Paleogeno. Adaptado de ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA (2006) e HOORN *et al.* (2010).

No noroeste da AS os Andes ainda eram incipientes durante o Cretáceo (LUNDENBERG *et al.* 1998), porém o arco magmático dos Andes entre a Argentina e a região central do Chile já existia desde o Jurássico Tardio (160-145 Ma), com a região do Aconcagua apresentando uma fase de soerguimento no Cretáceo Tardio (HOWELL *et al.* 2005). Até o início do Cretáceo Tardio, a margem leste do continente se estendia sobre a atual plataforma continental interna (ALMEIDA & CARNEIRO 1998). Durante a passagem sobre as plumas de Santa Helena e Ascensão na separação da Gondwana ocorreu à formação de um sistema de falhas (*rifts*) na Província (geológica) da Borborema, no nordeste do Brasil, com esta sendo posteriormente soerguida e afetada por episódios vulcânicos como o vulcanismo Cuó, e outros durante o Cenozóico (SOUZA *et al.* 2004, PEUVAST *et al.* 2008, MORAIS NETO *et al.* 2009).

A região sudeste do Brasil foi soerguida entre 89-65 Ma, com suas possíveis causas envolvendo pressões causadas pela abertura do Oceano Atlântico, pela orogênia dos Andes devido ao choque com a placa de Fallarón, e a passagem do continente sobre a anomalia térmica de Trinidad (COBBOLD *et al.* 2001, ZALÁN & OLIVEIRA 2005). Tais eventos levaram a ocorrência de magmatismos entre o Cretáceo Tardio e o Paleoceno nos estados brasileiros de Minas Gerais (MG), Rio de Janeiro, e São Paulo (SP) até Santa Catarina (SC) e Rio Grande do Sul (RS), e também ao soerguimento de um megaplatô de cerca de 300.000 km², o qual foi nomeado como Platô Atlântico ou Serra do Mar Cretácea (ALMEIDA *et al.* 1996, ALMEIDA & CARNEIRO 1998, COBBOLD *et al.* 2001, ZALÁN & OLIVEIRA 2005). Esses eventos magmáticos também iniciaram a formação da Ilha de Martim Vaz no litoral do estado brasileiro do Espírito Santo (ES) (ALMEIDA *et al.* 1998). O setor sul da Serra da Mantiqueira foi soerguido durante a transição entre o Cretáceo e o Cenozóico (SAADI *et al.* 2002). Ao final deste período de soerguimento (66-65 Ma), tal megaplatô foi nivelado a 2000 m sobre o nível do mar atual pela superfície de erosão Japi (ZALÁN & OLIVEIRA 2005).

Clima. As estimativas do clima no Cretáceo Tardio e o Paleoceno sugerem uma temperatura média anual estimada em 12-14° C mais quentes que as atuais nas latitudes mais extremas, e temperaturas mais baixas que as atuais na região equatorial (apesar de ainda quentes) (GRAHAM 2011 e referências lá citadas). É sugerido que o clima durante todo Cretáceo Tardio foi relativamente frio comparado a períodos anteriores, com um aquecimento global acontecendo logo antes da transição para o Paleoceno

(KELLER 2001). A temperatura do Atlântico Sul foi estimada entre 18-25°C na Idade Maastrichtiana (70,6-65,5 Ma), com um resfriamento gradual ocorrendo imediatamente antes da transição do Cretáceo para o Terciário (C-P), com as temperaturas chegando a 10°C no Maastrichtiano Tardio (NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011). Reconstruções baseadas em morfologia foliar da flora Maastrichtiana encontrada em Guada, noroeste da Colômbia, sugerem a presença de florestas plúviais e climas quentes e úmidos, com uma temperatura média anual de $22,1 \pm 3,4^\circ\text{C}$ e uma precipitação anual entre 1800-3500 mm (média de 2000 mm) (GUTIERREZ & JARAMILLO 2007). A Formação Marília, no sudoeste de SP, apresentava um clima árido ou semiárido durante o fim do Cretáceo Tardio, com a precipitação média anual estimada para este período sendo de 300-200 mm (DAL'BÓ *et al.* 2009).

Flora. Durante o final do Cretáceo Tardio as angiospermas já representam 50-80% das comunidades fósseis a nível global, apresentando um hábito pioneiro e formas indo de pequenas árvores ao hábito herbáceo e arbustivo em subosque, com as maiores árvores dominantes ainda sendo gimnospermas (i.e. Podocarpaceae, Araucariaceae, Taxodiaceae) e a polinização sendo realizada principalmente por insetos (WING *et al.* 1992 e referências lá citadas). No Cretáceo Tardio, diversas famílias de plantas foram registradas pela primeira vez na AS, com o norte do continente sendo ocupado pela chamada Província Microfloral Palmeiras, a qual apresentava uma alta abundância e diversidade de palmeiras, e um certo grau de diferenciação entre as regiões leste e oeste (ROMERO 1993). No norte da AS a vegetação se desenvolveu principalmente na ausência de incursões marinhas, sendo frequentemente dominadas por samambaias e gimnospermas, apresentando poucas angiospermas e uma baixa frequência de táxons adaptados a condições de aridez, o que pode ser interpretado como uma ausência de climas áridos (JARAMILLO *et al.* 2010a). Apesar da flora da Idade Maastrichtiana encontrada em Guada (noroeste da Colômbia) representar florestas plúviais, ainda faltam a tal comunidade elementos florísticos chave das comunidades atuais, como por exemplo, as leguminosas (JARAMILLO *et al.* 2010a). A paleoflora das latitudes médias da AS sugerem que durante o Paleógeno e o início do Neógeno a região foi coberta por florestas tropicais úmidas, com o clima se tornando gradualmente mais temperado e seco, e a vegetação mudando para florestas-subtropicais úmidas e depois para florestas quentes-temperadas (HINOJOSA *et al.*

2006). Durante o mesmo período, o sul do continente foi ocupado pela Província Microfloral Nothofagites, a qual ocorria em condições de climáticas temperadas (ROMERO 1993).

Fauna. Diversos invertebrados já estavam presentes durante o Cretáceo Tardio (i.e. Lepidoptera, Homoptera, Orthoptera, Hymenoptera e Isoptera) e a nível global a diversidade da comunidade de pequenos mamíferos herbívoros no último período do Cretáceo (Maastrichtiano) é igual ou excede a encontrada em algumas faunas de dinossauros herbívoros do Hemisfério Norte (WING *et al.* 1992). Possivelmente grupos de grandes herbívoros contribuíram um aumento na abundância relativa e diversidade de angiospermas pioneiras, com áreas dominadas por angiospermas sendo menos comuns na AS do que na América do Norte, talvez devido a um hábito menos herbáceo ou por sua menor importância no conjunto da vegetação (WING *et al.* 1992). Existem fósseis de diversos invertebrados e vertebrados do Cretáceo Tardio espalhados pelo continente, como gastrópodes, briozoários, elasmobrânquios (apenas nas áreas costeiras), peixes (i.e. Dipnoi, Teleostei, Actinopterigi, Cladistia, Chondrostei), répteis marinhos (Elasmosauridae e Mosasauridae) e terrestres como iguanas, quelônios, serpentes e cobras, crocodiliformes (Sphagenosauridae), dinossauros terápodas, anuros como sapos, cobras-cegas e salamandras (Neobatraquia, Gymnophiona, Urodela: Noterpentotidae), e mamíferos (GAYET *et al.* 2001, CANDEIRO 2007, SALGADO *et al.* 2007, BÁEZ *et al.* 2009, MARINHO & CARVALHO 2009).

Na localidade de Pajcha Pata (bacia El Molino) no centro-sul da Bolívia são encontrados diversos fósseis do Maastrichtiano Médio (c. 68,4 Ma) depositados em ambiente continental de estuário ou lacustre com dominância de influência marinha, com a presença de alguns invertebrados e plantas, e todos os tipos de vertebrados exceto aves (incluindo dinossauros e mamíferos) (GAYET *et al.* 2001). Na região da bacia de Neuquén, entre a Argentina e a região central do Chile, foram encontrados apenas répteis terrestres por todo o Cretáceo Tardio (HOWELL *et al.* 2005). Na Formação Yacoraite, região de Salta na Argentina, a presença de associações peixes e invertebrados como ostracodes, gastrópodes, bivalves e foraminíferos encontrados depositados em ambientes eurihalinos indicam condições marinhas rasas e locais com ocorrência de mistura de água salobra e doce, com tais condições continuando até o Paleoceno Inferior (c. 61,1 Ma) (MARQUILLAS *et al.* 2007).

O evento de extinção do Cretáceo-Paleógeno. O final do Cretáceo e início do Cenozóico foi marcado pelo último evento conhecido de extinção em massa, denominado evento do K-T (Cretáceo-Terciário) ou Cretáceo-Paleógeno (C-P), o qual normalmente é atribuído ao impacto de um asteróide ou cometa com 10 km de diâmetro com a Terra, formando a cratera de Chicxulub (que apresenta entre 180-200 km de diâmetro) na Península de Yucatán, sul do México, com tal evento levando a extinção de répteis marinhos e grandes dinossauros (BARDET 1994, WING *et al.* 1992, HIDELBRAND 1993, PIERAZZO 2009, PROTHERO 2009). Estudos recentes indicam que outros asteróides ou cometas atingiram a Terra durante esse mesmo período e também podem estar relacionados ao evento de extinção, como no caso da cratera de Boltysh na Ucrânia, com 24 km de diâmetro, também formada por um impacto a c. de 65 Ma (KELLEY & GUROV 2002), além de outros possíveis impactos antes e logo após o evento de Yucatán (KELLER *et al.* 2002), apesar de nenhum destes apresentar a magnitude de Chicxulub (MORGAN *et al.* 2006). Adicionalmente, durante o final do Cretáceo e a transição C-P ocorreram grandes episódios vulcânicos também que podem estar envolvidos nas mudanças ambientais desse período (NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011).

Alguns dos efeitos inferidos causados por estes eventos incluem terremotos e tsunamis, além de efeitos mais generalizados como a produção de gases tóxicos capazes de causar uma massiva destruição do ozônio na estratosfera e um aumento nos incêndios florestais devido ao aquecimento atmosférico causado por atrito. Tais incêndios podem ter saturado a região mais baixa da atmosfera com fumaça, poeira e pirotóxicas, gerando um cenário remanescente de um inverno nuclear, com seus efeitos se estendendo de meses a décadas (PIERAZZO 2009), porém o ângulo do impacto na cratera em Chicxulub parece não suportar os eventos mais catastróficos (MORGAN *et al.* 2006). Os registros de plantas fósseis do Hemisfério Norte indicam uma significativa quebra ecológica durante a transição do C-P, seguida por uma rápida recuperação que é atribuída a um breve período de baixas temperaturas concomitantemente a uma mudança no ciclo hidrológico (WING *et al.* 1992, PIERAZZO 2009). Para o Hemisfério Sul até recentemente eram conhecidas apenas mudanças pouco significativas em termos palinológicos (vide WING *et al.* 1992). Os três principais sítios conhecidos com registros desse período na AS são as bacias de Yacoraite e Neuquén na Argentina e Chile, e a Pedreira Poty no estado brasileiro de Pernambuco (PE),

nordeste do Brasil, apesar de possíveis registros da transição C-P também nas bacias de Natividad e Magellan no Chile (NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011). Outros autores considerarem que os registros da Pedreira Poty não são do período de transição do C-P (i.e. MORGAN *et al.* 2006).

No nordeste do Brasil, dados de isótopos de oxigênio da Pedreira Pty sugerem um pequeno aumento na temperatura durante a transição do C-P, e uma pequena queda de temperatura depois dessa transição (NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011), com estudos recentes sugerindo a ocorrência de clima tropical a subtropical antes do impacto de Chicxulub (ASHROF & STINNESBECK 1989 *apud* NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011). Os efeitos correlacionados ao impacto de Chicxulub que ocorreram na região incluem um possível tsunami, o início dos primeiros episódios do vulcanismo Maraú no nordeste do Brasil, queda das temperaturas, redução da produtividade primária da fauna marinha, e mudanças na fauna de crocodilomorfos (ALBERTÃO & MARTINS 2009, BARBOSA *et al.* 2009, SOUZA *et al.* 2004, NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011). Na região sul da AS, o registro de isótopos de oxigênio sugerem um cenário similar ao nordeste do Brasil, com um pequeno aumento na temperatura anterior a transição e uma queda importante de temperatura durante esse período (MARQUILLAS *et al.* 2007).

O Cenozóico ou Terciário (65,5-2,58 Ma)

O Cenozóico como um todo foi um período de mudança grandes mudanças na história da Terra. A Era Cenozóica substituiu a antiga Era Terciária na atual classificação estratigráfica, porém a Era Quaternária continua a ser subsequente a esta. A Era Cenozóica engloba os Períodos Paleógeno e Neógeno. O Paleógeno compreende as Épocas do Paleoceno (65,5-55,8 Ma), Eoceno (55,8-33,9 Ma) e Oligoceno (33,9-23,03 Ma), e o Neógeno compreende as Épocas do Mioceno (23,03-5,33 Ma) e Plioceno (5,33-2,58 Ma).

Paleoceno (65,5-55,8 Ma)

Paisagem. O Paleoceno foi um período de recuperação do evento do C-P, o qual extinguiu grupos típicos do período Mesozóico como dinossauros, amonitas, répteis marinhos e outros (BARDET 1994, HIDELBRAND 1993, PROTHERO 2009). Durante o início do Paleoceno as transgressões marinhas recuaram

em todo continente, com a região previamente ocupada pelo mar de Salamanca (que ligava a Bolívia e a região costeira da Argentina) até o Paleoceno Inferior (65,5-61,7 Ma) (Figura 2), dando lugar a uma grande bacia de lagos e a uma série de extensas planícies alúviais, apesar da parte sul do continente continuar coberta pelo mar (ULIANA & BINDLE 1988, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, WANDERLEY-FILHO *et al.* 2010). As condições marinhas prevaleceram na bacia de Yacoraite (Salta, Argentina) ao menos durante o início do Paleoceno Inferior (c. 61,1 Ma) (Figura 2) (MARQUILLAS *et al.* 2007).

No norte do continente ocorreram alguns episódios de atividade geológica na região das Cordilheiras Central e Leste da Colômbia, com a superfície de deformação alcançando os sopés do lado oeste da Cordilheira Leste e o Vale do rio Magdalena, mas não a Cordilheira Central (Figura 2) (MORA *et al.* 2010). No norte do Chile um intenso evento compressivo soergueu e erodiu grandes áreas, invertendo as bacias continentais sob a atual Depressão Central (CORNEJO *et al.* 2003 *apud* MARQUILLAS *et al.* 2007). No nordeste do Brasil, a atividade magmática continuou na Província de Borborema durante o Paleoceno, assim como a atividade no seu sistema de falhas, com essa fase de atividade na região se encerrando na transição entre o Paleoceno e o Eoceno (MOURA NETO *et al.* 2009). Durante o Paleoceno também se iniciou a formação do sistema de falhas da Serra do Mar (SMRS) no leste do continente, existindo também registros de atividade geológica entre 60-59 Ma em algumas áreas da Serra da Mantiqueira (HACKSPACHER *et al.* 2004, SAENZ *et al.* 2005, ZALÁN & OLIVEIRA 2005). A Serra do Mar Cretácea permaneceu relativamente estável até 58 Ma, quando o sistema de falhas se tornou ativo, com a crosta continental sendo dividida e afundando em várias áreas lineares, formando corredores de grábens (fossas ou depressões de origem tectônica) de menor altitude paralelos a linha costeira, em um processo que continuou de forma intensa até o Mioceno (ZALÁN & OLIVEIRA 2005). Durante o Paleoceno Tardio a ocorrência de atividade vulcânica no cinturão dos Andes do norte da Patagônia e no Maciço de Somuncurá transformou a região norte e central da Patagônia em um depósito de sedimentos piroclásticos (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Clima.

O planeta se recuperou relativamente rápido do evento do C-P, com o clima do Paleoceno, retornando a condição de efeito estufa que era encontrada durante o Mesozóico, com a ocorrência de um gradiente de temperatura latitudinal menos pronunciado que o atual (PROTHERO 2009). Durante o Paleoceno Tardio, entre 55,6-55 Ma, ocorreu um evento de duração entre 100.000-200.000 anos que não pode ser explicado por efeitos de longo prazo, o qual é chamado de Máximo Termal do Paleoceno-Eoceno (MTPE) (ZACHOS *et al.* 2001, WESTERHOLD *et al.* 2009) ou Máximo Termal do Paleoceno Tardio (MTPT) (PROTHERO 2009). Teorias recentes supõe que o MTPE pode ter sido causado por altas concentrações de CO₂ atmosférico e/ou por uma enorme liberação de metano (CH₄) aprisionado no assoalho oceânico (congelado na forma de hidratos), o que produziu um “super efeito estufa” que perdurou durante muito do Eoceno Inferior (THOMAS *et al.* 2006, PROTHERO 2009, GRAHAM 2011). É estimado que entre 56-50 Ma as águas marinhas profundas apresentavam uma temperatura entre 10°C a 12°C maior que atual, e que durante o MTPE essas temperaturas tenham aumentado em c. 4-5°C, com a temperatura global subindo entre 5-6°C, e a ocorrência de grandes volumes de precipitação em latitudes médias e altas (THOMAS *et al.* 2006, GRAHAM 2011).

No norte da AS, existem estimativas de temperaturas médias entre 38-40° C durante o início do MTPE (~55,8 Ma), o que poderia ter resultado em um evento generalizado de morte por calor na região equatorial (HUBER 2008, HEAD *et al.* 2009). Outras estimativas para a região apontam um aumento de c. 3°C durante o MTPE, com um clima úmido e temperaturas variando entre 31°C a 34°C (atualmente a maioria das florestas plúvias ocorrem em temperaturas médias anuais inferiores a 27,5°C) (JARAMILLO *et al.* 2010b). Durante esse período ocorreu o menor gradiente latitudinal de temperatura dos últimos 55 Ma, o que possibilitou uma expansão sem paralelos de floresta tropicais e subtropicais durante o Eoceno (ZACHOS *et al.* 2001, HEAD *et al.* 2009, JARAMILLO *et al.* 2010b).

Esse aumento nas temperaturas causou na América do Norte uma rápida e transiente migração de plantas para o norte e uma mudança na fauna de mamíferos deste continente e da Europa, permitindo a ocorrência de organismos como plantas de clima temperado e jacarés (*Alligatoridae*) acima do círculo polar Ártico, e a migração por essa rota (PROTHERO 2009, JARAMILLO *et al.* 2010b), com as biotas de climas temperados ficando restritas as altas latitudes ou a áreas de grande altitude (GRAHAM 2011). Possivelmente o mesmo também ocorreu na região da Antártica. Resultados de estudos mais recentes da

fauna de Cerrejón na Colômbia indicam que a média da temperatura mínima anual nessa região estava entre 30-34° C, e a análise conjunta destes dados e de outras localidades sugere a existência de um gradiente latitudinal entre 5° N e 51° S com amplitude entre 13-22° C, sendo similar ao atual (HEAD *et al.* 2009).

No estado da Paraíba (PB), nordeste do Brasil, as condições de deposição da Formação Maria-Farinha indicam um clima subtropical a temperado durante parte do Paleoceno (ASHROF & STINNESBECK 1989 *apud* NASCIMENTO-SILVA *et al.* 2011). No sul do continente os efeitos do MTPE causaram um aumento nas temperaturas mínimas anuais, diminuindo a amplitude térmica (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005). No Chile (c. 37°S a 42°S), as floras de Concepción-Arauco, Caleta Colchogue, e Ligório Marquez indicam condições quentes e úmidas, com reconstruções foliares indicando, respectivamente, temperaturas médias anuais e precipitações médias anuais de 21,9-22,8°C e 1317-2029 mm, 19,3-25,5°C e 1043-2630 mm, 24-26°C e 1537-1694 mm (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005, HINOJOSA *et al.* 2006).

Flora. Globalmente se considera que entre o Paleoceno e o Eoceno ocorreram mudanças nos métodos de dispersão de sementes encontrados na vegetação, que eram predominantemente abióticos durante o Mesozóico e durante o início do Cenozóico passaram a incluir endocoria, epizoocoria e anemocoria, com a extinção dos grandes herbívoros durante o evento C-P afetando significativamente a dinâmica de muitos tipos de vegetação (WING *et al.* 1992 e referências lá citadas). Podem ser reconhecidos seis tipos de ambientes entre o Paleoceno Tardio e o Eoceno Inferior: (I) florestas decíduas de ocorrência limitadas, (II) florestas ombrófilas de baixada, (III) aquático, (IV) herbáceo de água doce – pântanos e brejos, (V) manguezais (ainda sem *Rhizophora*), e (VI) vegetação costeira ou de dunas (GRAHAM 2011).

No norte da AS, durante o MTPE (56,3 Ma) ocorreu a extinção gradual de c. 5% dos táxons típicos do Paleoceno e a origem de outros que permaneceram durante o Eoceno, com a diversidade encontrada em varias famílias durante o MTPE e o Eoceno sendo maior que a do Paleoceno (JARAMILLO *et al.* 2010b). No norte da AS as comunidades vegetais características da província das Palmeiras permaneceram por todo o Paleoceno (ROMERO 1993), com a maioria das família de plantas comuns nas florestas neotropicais atuais sendo abundantes (JARAMILLO 2009). A flora de Cerrejón (Península de

Guajira, Colômbia) foi depositada durante o Paleoceno Médio-Tardio (cf. 61.7-55.8 Ma) em ambientes de manguezais, lagoas, planícies costeiras alagáveis e margens de rios, com essa flora sendo muito similar a flora Neotropical atual na composição de famílias e características foliares, sugerindo uma temperatura anual média acima de 29° C e uma precipitação anual superior a 4.000 mm (WING *et al.* 2004, HERRERA *et al.* 2008, GÓMEZ-NAVARRO *et al.* 2009).

No início do Paleoceno (c. 60 Ma) a flora de Cerrejón apresentava cinco morfoespécies de palmeiras, as quais pertencem ao menos a três linhagens de palmeiras, Arecoideae, o gênero monotípico *Nypa*, e ou Calamoideae ou Coryphoideae, o que representa mais da metade das linhagens atuais (GÓMEZ-NAVARRO *et al.* 2009). Tal tipo de florestas ombrófilas de baixada continuou a ocorrer durante o Paleoceno Tardio (58-55 Ma) (GRAHAM 2011 e referências lá citadas). A Formação Marajó, no litoral norte do Brasil, contém registros de flora do Paleoceno e Eoceno Inferior, sendo pobre e constituída apenas por palmeiras e samambaias depositadas em clima quente e úmido, sendo sugerido que esta formação representa habitats alagáveis (i.e. pântanos) e lagoas restritas, ou ainda uma bacia ou baía (PETRI & FÚLVARO 1983).

No sul da AS, a província Nothofagides foi substituída pela província Microfloral Mista ou Paleoflora Mista, a qual incluiu táxons das regiões florísticas Neotropical e Austral-Antártica, com a última sendo relacionada à flora da região da Australasia (ROMERO 1993, HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005). A Formação Ligório Marquez no Chile apresenta fósseis depositados entre o Paleoceno e o Eoceno Médio, os quais representam uma mistura de táxons tropicais e subtropicais dominados pela família Lauraceae e com presença das famílias Sapindaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Monimiaceae e Podocarpaceae (HINOJOSA *et al.* 2006). Para a região sul do continente, os fósseis de plantas do Paleoceno sugerem a predominância de florestas tropicais e subtropicais úmidas na maioria das áreas, além de também ocorrerem registros de florestas de savana esclerófilas, florestas alagáveis ou pantanosas, florestas montanas úmidas, e manguezais ocorrendo até 45° S, com os últimos não sendo encontrados na região durante o Paleoceno Tardio (ROMERO 1993, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

As florestas mistas estavam inicialmente restritas às áreas mais austrais do continente, e a presença de Araucariaceae, Podocarpaceae, e outras famílias na Paleoflora Mista sugerem que essa flora provavelmente pré-data a disjunção entre as florestas de *Araucaria angustifolia* nas regiões sul e sudeste

do Brasil e as de *A. araucana* que ocorrem na região subártica do Chile (ROMERO 1993). Os primeiros registros de gramíneas (Poaceae) no sul da AS também datam do Paleoceno (REGALI *et al.* 1974). A mistura desses elementos florais no sul da AS se tornou possível devido à existência de climas quentes e úmidos, com chuvas vindas do leste no verão e do oeste no inverno, com tal ciclo durando até o final do Mioceno Médio (c. 10 Ma), quando os Andes alcançaram elevação suficiente para criar um efeito de sombra de chuva (*rain shadow*) na região (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005).

Fauna. O início do Paleoceno foi o período global de ascensão das aves e mamíferos, com a diversificação dos seus itens alimentares, que passaram a incluir também frutas, sementes e pequenas presas, com uma maior diversidade de pequenos do que grandes mamíferos herbívoros durante o Paleoceno e o Eoceno (WING *et al.* 1992 e referências lá citadas, CRACRAFT 2001, FEDDUCIA 2003). No norte da AS a fauna de vertebrados da Formação Cerrejón foi depositada entre 60-58 Ma em um ambiente de planície costeira, e sua composição indica que alguns componentes das comunidades ribeirinhas modernas já estavam presentes seis a sete milhões de anos após o evento de extinção do C-P (HEAD *et al.* 2009). A fauna dessa formação inclui tartarugas aquáticas (subordem Pleururida) e os primeiros registros de ‘anacondas’ (Boidae) na AS, com a espécie fóssil *Titanoboa cerrejoensis* tendo um comprimento estimado em c. 13 m e peso em 1,3 toneladas, sendo o maior vertebrado não marinho conhecido entre o Paleoceno e Eoceno Inferior (HEAD *et al.* 2009). Também são conhecidos para a região centro-oeste da Amazônia fósseis deste período representando marsupiais, roedores, ungulados e xenartras (HOORN *et al.* 2010).

No leste do continente, a fauna fóssil do Paleoceno Tardio (58,7-55,8 Ma) da Formação Itaboraí (estado Brasileiro de São Paulo – SP) no sudeste do Brasil inclui marsupiais, ungulados, anfíbios (Apoda), tartarugas, crocodilos, lagartos, cobras e aves, os quais foram depositados em um ambiente inicialmente de sedimentação lacustre e que posteriormente deram origem a um lago (PETRI & FÚLVARO 1983). Os marsupiais fósseis da Formação Itaboraí sugerem uma conexão entre habitats que ocorriam no sudeste do Brasil e no sul da Argentina (GOIN *et al.* 2009). Alguns autores consideram que os mamíferos fósseis do sul da AS indicam uma possível diferenciação entre as florestas que ocorriam do norte da Patagônia até 15° S e as florestas ao sul destas, com a primeira região sendo correlacionada com florestas

fechadas desenvolvidas durante o clima quente e úmido que prevaleceu em parte do Paleoceno, enquanto que as áreas mais ao sul foram relacionadas a condições mais subtropicais e de maior variação entre estações do ano (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Os fósseis dos mamíferos terrestres corroboram os registros do predomínio de florestas úmidas do registro paleobotânico do sul do continente, com muitas espécies sendo insetívoras e apresentando hábitos locomotores escansoriais, existindo também registros de herbívoros brotívoros e onívoros-brotívoros (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). A existência de fósseis de mamíferos com dentição com características de hábitos pastadores no Paleoceno Tardio da Patagônia sugere a presença de campos na região durante esse período, porém a dentição desses fósseis pode representar apenas uma compensação devido à presença de sedimentos piroclásticos altamente abrasivos absorvidos pela vegetação consumida pelos herbívoros (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Eoceno (55,8-33,9 Ma)

Paisagem. Durante o Eoceno Inferior os níveis eustáticos do mar permaneceram altos (HAQ *et al.* 1987, ZACHOS *et al.* 2001), porém mesmo assim existem evidências de uma regressão local no sul da AS, que permitiu a formação de uma conexão por terra entre a Patagônia e as ilhas Malvinas (ou ilhas Falklands) (Figura 2) (ULIANA & BINDLE 1988). Durante o Eoceno Tardio uma transgressão marinha atingiu a parte noroeste da AS a partir do litoral do Equador e do paleo-vale do baixo rio Magdalena, que era localizado mais ao oeste do que sua localização atual (Figura 3.2) (SANTOS *et al.* 2008). Os eventos que formaram os Andes Centrais no norte da Bolívia e sul do Peru começaram a ocorrer no Eoceno Médio (47 Ma) mais próximo ao litoral do Oceano Pacífico, com a deformação alcançando a Cordilheira Leste a cerca de 40 Ma (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). Durante o Eoceno Médio e Tardio ocorreu a principal fase de orogênia da Cordilheira Oeste do Peru, conhecida como fase Incaica, que aparentemente também afetou a Cordilheira Leste da Colômbia e da Bolívia, mas não as áreas ao norte na bacia de Oriente, no Equador, as quais apresentam registros de baixas elevações até o Mioceno Médio (c. 15 Ma) (Figura 3.2) (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas).

Durante o Eoceno o sistema de falhas da SMRS se expandiu no leste da AS, com um evento de reativação datado em 53 Ma (HACKSPACHER *et al.* 2004) que coincide com o início da formação de algumas ilhas oceânicas da margem leste do continente (e.g. Ilha Bela, SP), apesar de o processo como um todo ter sido muito complexo e ter cessado aparentemente apenas no Mioceno Médio (20-10 Ma) (ZALÁN & OLIVEIRA 2005, SAENZ *et al.* 2005). Durante esse período (55-40 Ma) ocorreram varios eventos de magmatismo de rochas alcalinas no sudeste do Brasil, principalmente entre Poços de Caldas (sudeste de MG) até a Barra de São João no litoral do estado do Rio de Janeiro (RJ), incluindo a Formação Jaboticabal (c. 54 Ma) (centro-norte de SP), as Formações Itaboraí (SP) e Cabo Frio (c. 53 Ma) (RJ) (c. 53 Ma, e as Formações Resende (Gráben Casa de Pedra, RJ) e Volta Redonda (RJ) (c. 43 Ma), sendo conhecidos eventos intrusivos da bacia de Campos (RJ) até o sul do litoral de SP (bacia de Santos) (ALMEIDA *et al.* 1996, RICCOMINI *et al.* 1996, ALMEIDA & CARNEIRO 1998, ZALÁN & OLIVEIRA 2005).

A reconstrução da posição dos continentes por rotação inversa das placas tectônicas sugere que a região entre Poços de Caldas e Cabo Frio estava dentro do círculo polar durante os eventos magmáticos entre o final do Cretáceo e 49 Ma. No Eoceno Médio (48-40 Ma) ocorreu o clímax do colapso da Serra do Mar Cretácea, com muitos blocos sendo rebaixados e alguns soerguidos (HACKSPACHER *et al.* 2003, ZALÁN & OLIVEIRA 2005). Ao longo da costa brasileira, a Formação Abrolhos apresenta registros de eventos vulcânicos de idade entre o Eoceno e o Oligoceno (59-37 Ma) (ALMEIDA *et al.* 1998). No vale do rio Paraíba do Sul a Formação Iquaquetuba (SP-RJ) foi depositada entre o Eoceno Tardio e o Oligoceno Inferior em um sistema de leques alúviais e canais formados pelo soerguimento da área fonte (ZANÃO *et al.* 2006, SANTOS *et al.* 2010). Ainda no Eoceno Médio (~46 Ma) as áreas altas nas bacias do Parecis e Paraná, que agiam como fonte de sedimentos desde o Cretáceo foram rebaixadas, sendo seguidas pelo soerguimento da Chapada dos Parecis e a modelagem inicial do atual relevo do Escudo Brasileiro (PETRI & FULVÁRO 1983). Entre o Paleoceno e o Eoceno (c. 50 Ma) ocorreu o rebaixamento da plataforma Argentina e a emergencia de habitats na fronteira entre Brasil e Uruguai (ULIANA & BINDLE 1988).

No sul da AS, as características geológicas permaneceram similares às encontradas no Paleoceno Tardio durante parte do Eoceno (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No Eoceno Tardio os Andes do sul da AS também foram afetados pela fase Incaica de orogênia, que afetou áreas do sul do Chile e

Argentina, sendo correlacionada a um episódio de regressão marinha (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006 e referências lá citadas). A deformação da crosta terrestre que soergueu os Andes nesse período se iniciou a c. 47 Ma na cadeia pré-Cordilheira próxima à costa do oceano Pacífico, alcançando a Cordilheira Leste a cerca de 40 Ma (Figura 3.3), e posteriormente (Oligoceno) afetando toda região do atual Altiplano (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). Registros da Antártica sugerem uma importante queda no nível do mar na transição do Eoceno para o Oligoceno (BAKER *et al.* 1987 *apud* DUTRA 2004).

Clima. No Eoceno inferior o clima ainda estava sobre influência do “super efeito estufa” gerado pelo MTPE, sendo esse o período mais quente do Cenozóico (ZACHOS *et al.* 2001, THOMAS *et al.* 2006, PROTHERO 2009). Esse período de aquecimento global atingiu seu pico durante o ótimo climático do Eoceno (OCE) (52-50 Ma), durante o qual a temperatura dos mares tropicais foi estimada em 35°C a 40°C, o que pode ter causado morte generalizada de diversos tipos de organismos devido ao calor (ZACHOS *et al.* 2001, HUBER 2008). Após esse evento, se iniciou uma tendência ao resfriamento que durou até a transição do Eoceno para o Oligoceno (c. 34 Ma), com o clima se deteriorando entre o Eoceno Médio (c. 48,6-37 Ma) ao Tardio (37-34 Ma) para uma condição intermediária entre o OCE e a condição glacial atual, em um evento correlacionado a diminuição das concentrações atmosféricas de CO₂ (ZACHOS *et al.* 2001, PROTHERO 2009). Essa diminuição se iniciou no final do Eoceno Inferior (c. 50 Ma) e teve seu ápice no final do Eoceno Tardio (c. 35 Ma), alcançando valores que se mantiveram constantes até o Mioceno Médio, e que resultaram em uma diminuição das temperaturas médias anuais e uma maior sazonalidade devido à menor evaporação (GRAHAM 2011). No Eoceno Médio (c. 45-41 Ma) foram registradas as primeiras geleiras alpinas no oeste da Antártica (BIRKENMAJER *et al.* 2005).

Entre o Eoceno Tardio e o Oligoceno (c. 35,5-30,2 Ma) ocorreu a separação da Austrália e Antártica com a abertura do mar da Tasmânia (THOMAS *et al.* 2006), resultando em mudanças na circulação oceânica no círculo polar Antártico, e causando uma queda no nível do mar e resfriamento das águas oceânicas (MARKGRAF *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Globalmente foi detectado um abrupto episódio de queda da temperatura em torno de 5°C a 37 Ma, o qual foi seguido por uma pequena recuperação e aquecimento, para os quais as causas permanecem a serem esclarecidas

(PROTHERO 2009). Durante a transição do Eoceno para o Oligoceno (34-33 Ma) ocorreu o rápido desenvolvimento da maior camada de gelo na Antártica desde 250 Ma, durante um longo ciclo glacial denominado “Evento Terminal do Eoceno”, “Glaciação do Eoceno-Oligoceno”, ou ainda evento Oi-1 (ZACHOS *et al.* 2001, BLOIS & HADLY 2009, PROTHERO 2009). As causas desse evento parecem envolver a diminuição do CO₂ atmosférico que levou a reorganização do clima e dos sistemas oceânicos, os quais também foram afetados pela deriva continental e por um grande fluxo de água doce do Ártico para o oceano entre 49-33,7 Ma, modificando a densidade da água e os padrões de circulação, conforme evidenciado pela amplamente distribuída mudança na distribuição de sedimentos marinhos biogênicos (ZACHOS *et al.* 2001, THOMAS *et al.* 2006).

Na região sudeste do Brasil, as condições de deposição das Formações Tremembé (SP) e Resende (RJ) no vale do rio Paraíba do Sul durante o Eoceno Inferior e Médio sugerem a ocorrência de um clima inicialmente úmido que posteriormente passou a uma condição semiárida com pluviosidade sazonal, o que é concordante com tendência das paleotemperaturas globais neste período (RICCOMINI *et al.* 1996). Durante todo o Eoceno as latitudes continentais médias e altas da AS eram muito mais quentes que atualmente, sem ocorrência de invernos glaciais, apesar das temperaturas dos mares tropicais nesse período ser próxima a dos dias atuais (HUBER 2008). O clima do sul da AS durante o Eoceno foi inferido como variando de tropical a estacional seco, com climas úmidos e temperados na ponta sul do continente e a ocorrência localizada de áreas mais secas (ROMERO 1986 e TRONCOSO & ROMERO 1998 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

As condições de deposição de fósseis a c. 47,5 Ma em um lago na localidade de Rio Pichleufú no noroeste da Argentina indicam condições subtropicais na região, com uma temperatura média de c. 19,2°C e um clima úmido sem gelo (GÓMEZ *et al.* 2011). Análises da morfologia foliar de algumas plantas fósseis do oeste da Argentina com idade entre 46-45 Ma indicam uma média de temperatura anual entre 19,3-20,6° C e uma média de precipitação anual entre 1663-1937 mm por ano (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005). A paleoflora registrada no Eoceno Médio entre 41°S e 51°S sugere a ocorrência de temperaturas médias entre 16,9-19,5°C e uma precipitação de cerca de 993-1529 mm por ano, menores do que as encontradas durante o Eoceno Inferior (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005).

Flora. O Eoceno Inferior foi provavelmente o apogeu global das florestas tropicais fechadas dominadas por angiospermas, com florestas multiestratificadas ocorrendo até 30° de latitude e ambientes subtropicais até 60° latitude, com gramíneas estando presentes desde o Eoceno Tardio, porém de forma não significativa (WING *et al.* 1992). A tendência ao resfriamento que se estabeleceu após o OCE levou a contração das biotas tropicais da América Central para a região equatorial, possivelmente trazendo para o sul os ancestrais de diversas linhagens de plantas atuais, como as Melastomataceae (GRAHAM 2011). A partir do Eoceno Médio (~45 Ma) começaram a ocorrer diversas mudanças significativas nos ecossistemas do Novo Mundo em relação ao período anterior devido à expansão das florestas ombrófilas de baixada até áreas costeiras do círculo Ártico, permitindo uma mistura de elementos de diversas formações vegetais anteriores e uma modernização da flora, com o surgimento de diversos grupos atuais (i.e. Rubiaceae, Piperales, *Rhizophora*) (GRAHAM 2011 e referências lá citadas).

No Eoceno a Província Microfloral das Palmeiras que ocorria no norte da AS foi substituída pela Província Microfloral Neotropical, que apresenta uma composição diferente quanto as famílias de plantas, indicando uma “modernização” da flora da região (ROMERO 1993). As florestas plúvias Neotropicais se estabeleceram em termos de fisionomia, diversidade e composição florística durante esse período (JARAMILLO *et al.* 2010a), com um rápido aumento de diversidade e radiação de várias famílias de plantas Neotropicais no norte da AS, com a flora do Eoceno Médio apresentando uma diversidade maior do que a encontrada na região Amazônica no Mioceno e atualmente (JARAMILLO *et al.* 2006). No norte do continente, muitos táxons da paleoflora do Eoceno se distribuem até o Neógeno, com a flora do Eoceno sendo mais similar a deste último período do que com a flora do Paleoceno (JARAMILLO *et al.* 2010a). Porém, durante a glaciação na transição do Eoceno-Oligoceno (ZACHOS *et al.* 2001) ocorreu um marcado declínio na diversidade, com o número de táxons caindo abaixo dos níveis atuais (JARAMILLO *et al.* 2010a). Até o Eoceno Médio a paleoflora da formação Marajó no estado brasileiro do Pará (PA) era composta quase que exclusivamente por palmeiras e pteridófitas, com essa formação de vegetação sendo abruptamente extinta, ou devido a subsidência gradual da costa ou devido a mudanças climáticas (PETRI & FÚLVARO 1983 e referências lá citadas).

No leste do continente, fósseis de *Inga* (Leguminosae, Mimosoideae) do Eoceno Inferior da Formação São José do Itaboraí, litoral do RJ indicam a existência de climas tropicais e habitats florestais

(BARROS *et al.* 2008). A paleoflora do Eoceno Tardio das Formações Gandarela e Fonseca na região central de MG apresentam a ocorrência de palmeiras e pteridófitas, indicando um clima quente e úmido (MAIZATO *et al.* 2008). A flora do Eoceno Tardio da Formação Itaquaquecetuba (SP) foi caracterizada por uma zona contendo *Retibrevitricolpites triangulates*, a qual também ocorre em formações costeiras de mesma idade adaptadas a climas tropicais a subtropicais (SANTOS *et al.* 2010), o que sugere uma ampla ocorrência de florestas no sudeste do Brasil durante esse período. A glaciação do Eoceno-Oligoceno afetou as floras das Formações Gandarela e Fonseca (MG), permitindo o desenvolvimento de uma paleoflora de gimnospermas (Podocarpaceae) (MAIZATO *et al.* 2008), com o evento Oi-1 marcando o ápice da mudança para condições temperadas mais secas nas latitudes médias (HINOJOSA *et al.* 2006). Tal flora apresenta características distintas da descrita para a região amazônica durante o mesmo período, e o estabelecimento de condições mais secas ainda no Oligoceno pode ter separado as floresta do leste e oeste do continente.

No sul da AS, a Província Microfloral Mista que ocorria no Paleoceno permaneceu durante o Eoceno, apesar de ocorrerem algumas mudanças na composição das famílias de plantas (ROMERO 1993). Os registros paleobotânicos indicam a presença de florestas subtropicais a tropicais, com as florestas subtropicais alcançando a ponta sul do continente (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). A distinção climática entre as florestas do sul do continente que se iniciou no Paleoceno permaneceu durante o Eoceno, com condições mais secas e uma maior proporção de gramíneas prevalecendo na Patagônia e florestas subtropicais úmidas ocorrendo até 15°S (PASCUAL *et al.* 1996). Durante a regressão marinha registrada na Patagônia no Eoceno Inferior (ULIANA & BIDDLE 1988) ocorreu um aumento na continentalidade e sazonalidade do clima na região, aumentando o stress hídrico sofrido pela vegetação (MARKGRAF *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No Eoceno Tardio essa última área desenvolveu uma floresta mesofítica em condições de clima frio e sazonal com períodos úmidos, ocorrendo também registros confirmados de gramíneas (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). É suposto que a expansão das savanas na AS se iniciou durante a transição do Eoceno-Oligoceno (GIUGLIANO *et al.* 2007), coincidindo com o clima mais frio encontrado durante o evento glacial Oi-1, porém as gramíneas C₄ típicas das atuais savanas sul-Americanas passam a aparecer em proporções

similares as atuais na dieta dos herbívoros apenas no Mioceno Tardio (GOTTSBERGER & SILBERBAUER 2009), o que não suporta a existência de extensas savanas antes de c. 10 Ma.

Fauna. No Eoceno Inferior os mamíferos apresentaram uma radiação explosiva, evoluído de ancestrais do tamanho de ratos para todas as ordens viventes e a maioria dos nichos terrestres (PROTHERO 2009), com a alta diversificação de pequenos mamíferos onívoros-herbívoros de hábito arbóreo-escalador (WING *et al.* 1992). No sul da AS a fauna do Eoceno Inferior é similar a do Paleoceno Tardio, com a comunidade de mamíferos sendo dominada por animais com hábitos alimentares brotívoros, com uma baixa diversidade de formas com alimentação mista ou pastadores, formas essas restritas a Patagônia (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No Eoceno Médio ocorreram os primeiros registros de mamíferos voadores como morcegos e aquáticos como baleias (PROTHERO 2009), sendo que a fauna terrestre no sul da AS durante esse período apresenta a predominância de brotívoros, o que é considerado como um indicativo da presença de florestas subtropicais (PASCUAL *et al.* 1996, CROFT 2001).

Durante esse período (c. 47,5 Ma) ocorreu no noroeste da Patagônia a deposição de fósseis de anuros da família Calyptocephalellidae em um lago em condições subtropicais úmidas, com os únicos remanescentes atuais dessa família estando confinados as florestas temperadas austrais no centro-sul do Chile (GÓMEZ *et al.* 2011). Apenas após a metade do Eoceno Tardio os grandes herbívoros se diversificaram novamente, apesar de apresentarem um tamanho menor do que o dos dinossauros megaherbívoros do Mesozóico (WING *et al.* 1992). Os registros fósseis da Europa indicam a ocorrência de um evento de extinção em massa durante o evento Oi-1 correlacionado com um aumento do gradiente latitudinal de temperatura, o qual afetou 82% dos mamíferos placentários (BLOIS & HADLY 2009). Os efeitos desse evento na fauna da AS são mais evidentes nas comunidades do início do Oligoceno.

Oligoceno (33,9-23,03 Ma)

Paisagem.

Durante o Oligoceno Inferior (c. 29 Ma) a AS foi finalmente separada da Antártica com a abertura da passagem de Drake, apesar das estimativas da idade de tal evento variarem entre 40-20 Ma

(ZACHOS *et al.* 2001, THOMAS *et al.* 2006). Durante esse evento ocorreu uma queda no nível eustático do mar, a qual expos diversas áreas da plataforma continental no leste do continente até o Oligoceno Médio (ULIANA & BINDLE 1988). No Oligoceno Médio se iniciaram ingressões marinhas nas áreas afetadas anteriormente no Cretáceo (Figura 3.3), possivelmente devido a uma combinação de subsidência tectônica (rebaixamento de uma superfície) e altas no nível do mar (Figura 3.3) (MORAES-SANTOS *et al.* 2011). Do Oligoceno Tardio ao Mioceno Médio uma grande área do continente foi coberta por transgressões marinhas, que alcançaram todas as regiões litorâneas e também áreas interioranas, como o oeste da Amazônia e áreas da Patagônia (Figura 3.3) (ULIANA & BINDLE 1988, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, HOORN *et al.* 2010).

Os padrões de drenagem da AS no início do Oligoceno ainda eram diferentes dos encontrados no presente (PETRI & FÚLVARO 1983). Supõe-se que durante o Oligoceno Inferior as bacias hidrográficas dos rios Paraná e do paleo-Amazonas-Orinoco estiveram conectadas, com evidências da separação total das mesmas apenas após 30 Ma (LOVEJOY *et al.* 1998, LUNDENBERG *et al.* 1998). Alguns estudos sugerem que essas bacias estiveram conectadas novamente em períodos de transgressão marinha no Mioceno (TORRA 2005, HOVIKOSKI *et al.* 2007a). Até a transição do Oligoceno para o Mioceno (c. 23 Ma), os rios que drenavam a parte oeste do Escudo das Guianas fluíam para noroeste, em direção aos promontórios dos Andes e a bacia dos Llanos (LUNDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas). No leste da AS, as cabeceiras dos rios Tietê e Paraíba do Sul formavam uma drenagem conjunta (LUNDENBERG *et al.* 1998) que apresentava seu delta na bacia de Campos, no noroeste da região costeira do RJ (vide PETRI & FÚLVARO 1983). A deposição da Formação Tremembé durante o Oligoceno na região do vale do rio Paraíba do Sul sugere que a região era dominada por um sistema fluvial-lacustre com brejos marginais, com o lago sendo posteriormente assoreado e coberto por brejos (PETRI & FÚLVARO 1983, RICCOMINI *et al.* 1996, e referências lá citadas).

No oeste do continente, a fase Quechua da orogênia dos Andes, que havia se iniciado no Eoceno Tardio, continuou durante todo o Oligoceno até o Mioceno, tendo afetado as Cordilheiras Leste e Oeste e a região do Altiplano no Peru, apesar de não estar claro se estes eventos ocorreram como uma deformação contínua ou como uma série de períodos de atividade discretos (MORA *et al.* 2010). Nos Andes do Norte da Bolívia e sul do Peru os eventos de deformação iniciados no Eoceno continuaram durante o Oligoceno,

com a deformação atingindo toda a Cordilheira Leste e o Altiplano como um todo a cerca de 30 Ma (Figura 3.3) (MORA *et al.* 2010). Durante o Oligoceno Tardio (c. 26 Ma) se iniciou o processo de desenvolvimento dos Andes Centrais do Chile, em um processo que continuou até o Mioceno Inferior (20 Ma) (ULIANA & BINDLE 1988, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).



Figura 3.3. América do Sul entre o Oligoceno e o Mioceno Médio. Para legendas vide figura 3.2. Adaptado de ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA (2006) e HOORN *et al.* (2010).

Ainda no Oligoceno Tardio (c. 25-23,4 Ma) ocorreu a quebra da placa de Fallarón, dando origem as placas de Nazca e Cocos (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006 e referências lá citadas, MORA *et al.* 2010). A ocorrência de uma modificação na orientação das placas Sul Americana e de Nazca induziu a reativação

do arco vulcânico dos Andes, com registros de intensa atividade magmática na região centro-oeste da Argentina, Bolívia e Peru e níveis mais moderados no sul da Argentina e Chile (ULIANA & BIDDLE 1988). A deformação da crosta causada pelo soergimento dos Andes só alcançou os Andes do norte da Colômbia a c. 25 Ma, com essa região tendo sido soerguida como um bloco desde então (MORA *et al.* 2010). Mesmo com essa fase de soergimento generalizado que se estendeu do Oligoceno Tardio ao Mioceno Inferior (c. 23 Ma), nas regiões central e norte dos Andes não existem evidências de grandes paleoelevações durante esse período (Figura 3.3) (MORA *et al.* 2010).

No nordeste do Brasil, durante a transição do Oligoceno para o Mioceno (24-23 Ma) ocorreram eventos magmáticos na Província de Borborema, no chamado evento de vulcanismo Macaú, o qual parece estar relacionado com a passagem da AS sobre a pluma magmática de Santa Helena (PETRI & FÚLVARO 1988, SOUZA *et al.* 2003 e referências lá citadas, PEULVAST *et al.* 2008). Esse evento também parece ser correlacionado com o vulcanismo Cabugi no estado brasileiro do Rio Grande do Norte (RN) e com o soergimento da Formação Serra dos Martins (PETRI & FÚLVARO 1983). No litoral, foi registrada a ocorrência de episódios vulcânicos na Formação Abrolhos, os quais duraram desde o início do Eoceno até c. 37 Ma, e outros mais recentes nas bacias de Cumuruxatiba e Jequitinhonha a c. 28 Ma (ALMEIDA *et al.* 1998). Entre o fim do Oligoceno e o Mioceno Inferior ocorreu um rebaixamento generalizado do litoral leste da AS, evidente desde o PA até a foz do rio da Prata (PETRI & FÚLVARO 1983). No sudeste do Brasil, o sistema de falhas da Serra do Mar continuou ativo durante todo o Oligoceno, mudando lentamente a paisagem do leste do continente, desenvolvendo importantes traços que levaram a configuração atual ainda no Oligoceno (PETRI & FÚLVARO 1983, ZALÁN & OLIVEIRA 2005).

Clima. O clima que se estabeleceu durante o começo do Oligoceno foi marcado por uma tendência ao resfriamento que se iniciou durante o evento de glaciação Oi-1, o qual coincide com estimativas do início da corrente Circum-Antártica após a separação da AS e Antártica, com as correntes de águas frias ficando maiores e mais poderosas conforme a distâncias entre os continentes foi aumentando (THOMAS *et al.* 2006, PROTHERO 2009). Os efeitos dessas correntes, combinados aos da corrente de Águas Profundas do Atlântico Norte (que também se originou no Oligoceno), parecem ser a causa principal da glaciação global que prevaleceu neste período, a qual diminuiu as temperaturas globais

médias para apenas alguns graus acima do congelamento, apesar de os trópicos permanecerem relativamente estáveis e os pólos ainda apresentavam temperaturas acima do congelamento (PROTHERO 2009). Esse evento causou o mais acentuado declínio de temperatura encontrado nos registros da Antártica, com os primeiros registros de uma calota de gelo que chegasse ao mar a 33,9 Ma, e uma queda de c. 30 m no nível global do mar (ZACHOS *et al.* 2001, DUTRA 2004, PROTHERO 2009).

É sugerido que após a formação da glaciação na Antártica no Oligoceno, o clima do leste do continente sofreu modificações, com o clima em regiões previamente áridas da Província (geológica) da Borborema sendo modificado por um significativo aumento no volume de chuvas e nas taxas de erosão (MORAIS NETO *et al.* 2009). Adicionalmente a tendência geral ao resfriamento, durante o Oligoceno Inferior (~30 Ma) são reconhecidos diversos outros pulsos glaciais, como o evento Oi-2, que em conjunto resultaram na maior queda do nível do mar nos últimos 100 Ma, estimada em torno de 75 m (vide ZACHOS *et al.* 2001, PROTHERO 2009). ZACHOS *et al.* (2001) sugerem que entre o Oligoceno Tardio e o Mioceno Médio (26-15 Ma) ocorreu uma tendência ao aquecimento global que deve ter deixado as geleiras em estado intermitente em todo o globo, possivelmente resultando em um aumento do nível do mar. Após o fim deste evento, a tendência de resfriamento gradual retornou, com o restabelecimento de grandes geleiras na Antártica apenas no Mioceno (c. 10 Ma) (ZACHOS *et al.* 2001, PROTHERO 2009). Durante a transição do Oligoceno para o Mioceno ocorreu o evento de glaciação Mi-1, que consistiu de um curto máximo glacial (~200.000 anos) seguido de uma série de glaciações intermitentes menores, e que parece estar relacionado a uma longa série de oscilações de baixa frequência nos parâmetros orbitais da Terra (e.g. ciclos de excentricidade de 400.000) (ZACHOS *et al.* 2001).

As condições de deposição da Formação Petaca, na bacia do Chaco, sul da Bolívia, sugerem condições áridas a semiáridas na região entre o Oligoceno Tardio e o início do Mioceno Inferior (HULKA & HEUBECK 2010). No sudeste do Brasil as condições de deposição de sedimentos na Formação São Paulo, próxima às cabeceiras do vale do rio Paraíba do Sul, sugerem um clima quente e úmido a partir do Oligoceno Tardio, o que concorda com as condições tropicais a subtropicais sugeridas para esse período pelas associações palinológicas da Formação Resende, no médio-curso do mesmo rio (LIMA & MELO 1994, RICCOMINI *et al.* 1996). Na região leste do continente, as condições de deposição no das Formações Tremembé (SP) e Resende (RJ) no mesmo vale durante o Oligoceno Inferior e Médio sugerem a

ocorrência de um clima inicialmente úmido e que posteriormente passou a uma condição semiárida, concordantemente com tendência das paleotemperaturas globais neste período (RICCOMINI *et al.* 1996 e referências lá citadas). Mais sul, a paleoflora encontrada entre 30° S e 40° S sugere que durante o Oligoceno continuou a ocorrer a tendência ao resfriamento iniciada no Eoceno, em conjunto com uma diminuição da precipitação, situação que se estendeu durante todo o Oligoceno e até o Mioceno Inferior (~23 Ma) (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005).

Flora. A Província Microfloral Neotropical continuou durante o Oligoceno no norte da AS, com os primeiros registros de Orchidaceae ocorrendo durante esse período (ROMERO 1993). É sugerido que não existiam savanas extensas no norte da Colômbia e Venezuela durante esse período, apesar das florestas desta região já apresentarem características mais regionais (JARAMILLO 2002, cf. JARAMILLO *et al.* 2010a). A Bacia de Boa Vista foi depositada entre o Oligoceno e Mioceno Inferior na região central do estado brasileiro da Paraíba (PB), apresentando uma paleoflora de arbustos e árvores de climas tropicais a subtropicais, com alguns elementos relacionados a táxons que ainda persistem nas regiões costeiras e outros que ocorrem em áreas mais secas do Brasil Central (MOURA *et al.* 2008). No final do Oligoceno a flora dessa formação já tinha realizado a transição de características mais florestais para um condição de savana-parque (MOURA *et al.* 2008), podendo ter sido afetada indiretamente pelo episódio de vulcanismo Maraú na transição do Oligoceno para o Mioceno. Táxons típicos de ambientes áridos existem desde o Eoceno, porém se supõe que apenas durante a transição do Oligoceno para o Mioceno (28-25 Ma) tais espécies estariam presentes em abundância suficiente para criar formações similares as savanas sul-americanas (florestas secas e formações mais abertas com gramíneas C₃) (GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 2009).

No leste do continente, durante o evento Oi-1 no Oligoceno Inferior a diversidade de flora da Formação Itaquaquetuba (SP) sofreu uma redução drástica, com uma expansão das gimnospermas, que se tornaram mais abundantes, e uma explosão de espécies associadas à Podocarpaceae, evidenciando condições mais frias, em concordância com dados da Argentina e Chile (SANTOS *et al.* 2010 e referências lá citadas). A presença de briófitas fósseis nesta formação sugere que o clima nessa formação continuou úmido o suficiente para manutenção de florestas (FITTIPALDI 2002). As paleofloras de Gandarela e

Fonseca (MG), também do sudeste do Brasil, concordam no registro da prevalência de climas frios e de uma flora de gimnospermas durante todo o Oligoceno (MAIZATO *et al.* 2008). No vale do rio Paraíba do Sul os fósseis do Oligoceno da Formação Tremembé (SP) sugerem a ocorrência de florestas semidecíduais sazonais em um clima subtropical com verão úmido, com elementos característicos de climas frios ocorrendo em áreas montanhosas e os de clima tropical em locais de menor altitude (VEIGA *et al.* 2008, RIBEIRO 2010 e referências lá citadas).

No sul da AS a Província Microfloral Mista apresentou durante o Oligoceno uma composição similar à encontrada no Eoceno, porém incluindo muitos táxons que mais tarde deram origem as savanas arbóreas do atual domínio do Chaco e outras associações florísticas de climas áridos do sul do continente (ROMERO 1993). Durante o fim do Oligoceno as florestas a leste dos Andes da Patagônia atuais foram substituídas por vegetação mais aberta do tipo savana-parque (TRONCOSO & ROMERO 1998 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), assim como o registrado para o nordeste do Brasil. No Oligoceno se formou a Província Microfloral Nothophagidites nas regiões mais austrais do continente, no noroeste da Patagônia e na Tierra Del Fuego, caracterizada por grupos de distribuição subtropical (ROMERO 1993), indicando climas continuamente frios e aridez sazonal, assim como no Eoceno Tardio (MARKGRAF *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Mesmo assim, durante esse período ainda existem registros na Patagônia de lianas, palmeiras, pteridófitas arbóreas e plantas trepadeiras, as quais sugerem a presença de florestas fechadas e condições quentes e úmidas em algumas áreas (BARREDA 1997).

Fauna. A deterioração climática que ocorreu do Eoceno ao Oligoceno, associada às mudanças na vegetação, afetou profundamente a diversidade global de mamíferos terrestres, que apresentaram seus menores valores no Oligoceno Tardio, concomitantemente com a extinção dos últimos carnívoros arcaicos e o início da diversificação de muitos grupos atuais (PROTHERO 2009). Na AS essas mudanças permitiram uma impressionante radiação adaptativa de algumas famílias de marsupiais para variados ambientes e hábitos terrestres (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Durante o Oligoceno voltaram a ocorrer globalmente herbívoros brotívoros com capacidade para obter alimento a 2 m do solo ou mais (WING *et al.* 1992). A Formação Pirabas, norte do PA, foi depositada entre o Oligoceno Tardio e o Mioceno Médio durante o período de transgressões marinhas e apresenta fósseis de invertebrados, peixes,

crocodilos Gavialidae e sirenios (MORAES-SANTOS *et al.* 2011). No leste do continente a fauna fóssil do Oligoceno (30-23 Ma) da formação Tremembé (SP) inclui peixes (Characiformes, Siluriformes e Perciformes), anuros, jacarés (Alligatoridae), tartarugas (Chelidae), serpentes, famílias de aves extintas (Phorusracidae, Quercymegapodiidae, Paleolodidae e Teraornithidae) e atuais (Vulturidae, Anhimidae e Phoenicopteridae), e diversas ordens de mamíferos, incluindo os quatro principais grupos extintos de ungulados endêmicos da AS (Litopterna, Astrapotheria, Notoungulata e Pyrotheria), duas famílias extintas de marsupiais (Hathliacynidae e Proborhyaenidae), e representantes de alguns grupos atuais como morcegos (Molossidae), roedores e tatus (Dasypodidae) (PETRI & FÚLVARO 1983, RIBEIRO 2010 e referências lá citadas). Também é conhecido da formação Tremembé um fóssil da transição entre o Oligoceno e o Mioceno (24-22 Ma) de uma ave da ordem Ophistocomiformes (*Hoazinaves lacustris*), da qual o único representante vivente é a cigana (*Ophistocomus hoatzin*), que ocorre na região amazônica (MAYR *et al.* 2009).

No sul da AS, as comunidades de mamíferos do Oligoceno Inferior evidenciam uma mudança drástica que levou a modernização da fauna, com a extinção de grupos do Paleoceno e os primeiros registros de imigrantes como os roedores (WYSS *et al.* 1994, PASCUAL *et al.* 1996). Durante esse período a comunidade de mamíferos ainda era dominada por brotívoros, mas o aumento de pastadores e animais com dieta mista sugere presença na região de áreas de savanas arborizadas sujeitas a baixos níveis de pluviosidade (WEBB 1978, PASCUAL *et al.* 1996, CROFT 2001). Tal mudança se tornou mais evidente no Oligoceno Tardio, quando pela primeira vez a comunidade de mamíferos foi dominada por pastadores, com a ocorrência de campos temperados em latitudes médias na Patagônia (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Mesmo assim, mamíferos que tipicamente dependem de florestas como os brotívoros mantiveram uma alta diversidade no sul da AS (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), com registros de primatas Platyrrhini na Bolívia durante o Oligoceno Tardio (~26 Ma) na Formação Salla (ROSENBERGER *et al.* 1981). A composição da fauna de roedores sugere a ocorrência de climas quentes e úmidos com a prevalência de florestas no sul da AS, exceto pela Patagônia (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No sul do continente, após as glaciações Oi-1 e Mi-1 entre o Oligoceno Tardio e o início do Mioceno, a maioria dos mamíferos primitivos do Paleoceno também desapareceu, tendo então início a diversificação dos grupos de pequenos mamíferos contemporâneos (PASCUAL 2006).

Mioceno (23,03-5,33 Ma)

Paisagem. Durante o Mioceno Inferior e Médio a paisagem da AS foi dominada por uma série de transgressões marinhas, as quais podem ter chegado a cobrir entre 60-70% do continente (Figura 3.3) (TORRA 2005). A extensão do continente que foi afetada por tais incursões é assunto de grande debate, tendo sido suposto que em seu máximo estas englobaram toda região de terras baixas do Chaco e do Pantanal, os sopés dos Andes no norte, e as terras baixas da Amazônia, criando uma conexão marinha entre o Oceano Atlântico Sul e o mar do Caribe (RIBEIRO *et al.* 2011). Estudos mais recentes sugerem que tal transgressão não alcançou o oeste da Amazônia, o que faz tal conexão incerta (Figura 3.3) (HOORN *et al.* 2010). As transgressões marinhas deste período afetaram áreas interioranas da Amazônia até o Mioceno Médio, mas não existem evidências diretas para condições marinhas no oeste da Amazônia durante o Mioceno Tardio (Figura 3.3), apesar de o mar ter alcançado algumas áreas do nordeste e sul da Amazônia nesse período (ORTIZ-JAUREGUZAR & CLADERA 2006, LATRUBESSE *et al.* 2007, 2010). A ausência de condições marinhas no oeste da Amazônia durante o Mioceno Tardio é controversa, com estudos sugerindo influência marinha vinda do sul em áreas próximas aos atuais limites oeste e sudoeste da Amazônia, durante até quatro curtos ciclos de ingressão marinha na região (RODDAZ *et al.* 2006, HOVIKOSKI *et al.* 2007b, UBA *et al.* 2009). As transgressões que ocorreram entre o Mioceno Inferior a Médio também alcançaram o litoral dos estados brasileiros do Pará e Maranhão (PETRI & FÚLVARO 1983, REIS 2005) e todo o restante do continente.

No norte da AS, a Colômbia foi afetada por varias transgressões (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). A formação Leon do Mioceno Médio nos Llanos da Colômbia foi afetada por uma transgressão que durou até o início do Mioceno Tardio (c. 10,5-10 Ma), com o mesmo ocorrendo a leste na bacia do Orinoco na Venezuela, aonde foram registradas condições marinhas rasas com forte influencia flúvial (LUNDENBERG *et al.* 1998, LATRUBESSE *et al.* 2010). A Formação Carbonera do Mioceno Inferior da região central da Colômbia foi depositada em condições correspondentes a um grande lago de água doce (o mega-lago Pebas), o qual sofreu uma breve incursão marinha do mar do Caribe pela região do Lago Macaraibo antes

do soerguimento dos Andes de Merida (GOMEZ *et al.* 2009). Tal lago se formou durante o início do Mioceno, e moldou a região amazônica até o fim do Mioceno Médio (HOORN *et al.* 2010).

No oeste, tais transgressões marinhas afetaram a região central do Chile (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), e no leste grande parte do litoral brasileiro, argentino e uruguaio (ULIANA & BINDLE 1988). No nordeste do Brasil, elas atingiram algumas áreas restritas nos estados do Piauí e Rio Grande do Norte, com uma das únicas áreas do nordeste do Brasil em que não existem registros de transgressões durante o Mioceno sendo a região entre Recife e João Pessoa (PE) (Figura 3.3) (PETRI & FÚLVARO 1983). Durante o Mioceno Inferior e Médio existem registros de habitats de mar aberto no Recôncavo Baiano (BA), com essa transgressão também alcançando outras áreas costeiras nas bacias do Jequitinhonha (BA), Espírito Santo (ES) (Figura 3.3) e Santos (SP) (PETRI & FÚLVARO 1983). No sul do Brasil, no estado do Rio Grande do Sul, a transgressão marinha do Mioceno alcançou toda a planície costeira em um período em que a mesma ainda apresentava características topográficas notáveis, gerando uma condição de mar aberto e águas quentes com não mais que 100 m de profundidade (PETRI & FÚLVARO 1983, SILVA *et al.* 2008). As transgressões do Mioceno Inferior-Médio afetaram também grande parte do sul da AS, entrando no interior do continente pela bacia do Chaco-Paraná em três eventos sucessivos que formaram o chamado mar Paranaense, o qual cobriu a região até o Mioceno Tardio (8-7 Ma) (Figura 3.3) (JAUREGUIZAR 1998, TORRA 2005, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), diferindo do oeste da Amazônia (Figura 3.4, A) e da maior parte do litoral brasileiro, aonde não existem evidências de transgressão no Mioceno Tardio (PETRI & FÚLVARO 1983, LATRUBESSE *et al.* 2010).

A Formação Yecua do Chaco Boliviano foi depositada em condições flúvio-lacustres durante o Mioceno Médio e Tardio (entre 14-7 Ma) (UBA *et al.* 2007, HULKA & HEUBECK 2010), aparentemente na ausência de condições marinhas (LATRUBESSE *et al.* 2010, mas veja RODDAZ *et al.* 2006, HOVIKOSKI *et al.* 2007b, UBA *et al.* 2009, HULKA & HEUBECK 2010). Durante os estágios finais de sua deposição esta passou de um sistema lacustre a uma planície de inundação que se manteve até c. 7 Ma (UBA *et al.* 2007, 2009). Entre o Mioceno Tardio ao Plioceno Tardio (8-3 Ma) a área anteriormente ocupada pelo mar Paranaense no sul do continente deu lugar à expansão de habitats terrestres de áreas abertas, os quais alcançaram tal extensão tal período foi chamado de Idade das Planícies do Sul (IPS) (MARSHALL *et al.*

1983, ULIANA & BINDLE 1988, PASCUAL *et al.* 1996, JAUREGUIZAR 1998). Na Antártica também foi registrada uma importante queda no nível do mar no fim do Mioceno Médio (DUTRA 2004).

Até o início do Mioceno Tardio, as regiões das atuais drenagens dos rios Amazonas, Orinoco e Magdalena formavam a chamada região “Pan-Amazônica” (Figura 3, D) (Hoorn *et al.* 2010). No início do Mioceno Médio o rio paleo-Orinoco fluía do leste para oeste e drenava para o Lago Macaraibo na Venezuela (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). Durante o Mioceno Médio (c. 16 Ma) ainda não existia uma bacia do rio Amazonas transcontinental e conectada ao Oceano Atlântico, com a região sendo dividida em drenagens leste e oeste até o Mioceno Tardio (HOORN *et al.* 1995, LUNDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas). No Mioceno Tardio (c. 12 Ma), o soerguimento do maciço Garzón no vale superior do rio Magdalena, mudou a direção do fluxo da drenagem (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006 e referências lá citadas), e entre 11-10 Ma, o vale do rio Magdalena passou a estar isolado das bacias do Amazonas e Orinoco, com a bacia do Amazonas também sendo isolada da bacia do Orinoco no mesmo período devido ao início do soerguimento do arco (*swell*) de Vaupés (vide Figura 3.3 e Figura 3.4, A) (LUNDENBERG *et al.* 1998, LATRUBESSE *et al.* 2010, MORA *et al.* 2010). No mesmo período, começou lentamente na foz do rio Amazonas o acúmulo de sedimentos vindos dos Andes, porém a maior parte desses ainda se acumulavam em áreas como a Formação Solimões (oeste da Amazônia) devido aos Arcos Estruturais de Purus e possivelmente de Iquitos (DOBSON *et al.* 2001, CAMPBELL *et al.* 2006, FIGUEIREDO *et al.* 2009, LATRUBESSE *et al.* 2010). Não existem evidências de um rio paleo-Amazonas-Orinoco que drenasse para o Lago Macaraibo (litoral da Venezuela) durante o Mioceno Tardio, apesar que tal sentido de drenagem pode ter ocorrido em tempos anterior e de existirem evidências de um paleo-Orinoco fluindo para o norte durante esse período (HOORN *et al.* 2010, LATRUBESSE *et al.* 2010, MORA *et al.* 2010).

A Formação Solimões do Mioceno Tardio do oeste da Amazônia (9-6,5 Ma) evidencia que durante tal período a região abrigou ambientes de planícies de inundação, lacustres e pantânicos com ausência de condições de variação de marés, influência marinha ou formação de um megalago, favorecendo um modelo ambiental com a ocorrência de campos, pântanos ribeirinhos, e florestas de galeria e em borda de lagos sujeitas a flutuações no nível da água, análogo ao presente sistema do Chaco e Pantanal (Figura 3.4, A) (LATRUBESSE *et al.* 2007, 2010, mas veja ROSSETI *et al.* 2005, HOVIKOSKI *et al.* 2007b). Esse período é conhecido como Sistema Acre, com tais condições durando até c. 7 Ma,

quando tal mega área úmida desapareceu (HOORN *et al.* 2010). Durante este período continuaram a existir no norte da AS condições para o estabelecimento e desenvolvimento de florestas de terra firme (JARAMILLO *et al.* 2010a, LATRUBESSE *et al.* 2010). A sedimentação na foz do rio Amazonas se intensificou apenas no fim do Mioceno Tardio, após c. 6,8 Ma, quase ao mesmo tempo em que cessou a sedimentação na Formação Solimões (c. 6,5 Ma), o que representa a superação dos Arcos Estruturais de Purus e Iquitos, com a configuração moderna da drenagem do Amazonas só sendo alcançada durante o Plioceno (FIGUEIREDO *et al.* 2009, LATRUBESSE *et al.* 2010). O soerguimento da Cordilheira Leste da Venezuela entre o Mioceno Tardio e o Plioceno criou uma divisão entre o vale do rio Magdalena e a da Bacia dos Llanos (MORA *et al.* 2010), sendo estimado que tal processo levou a drenagem do rio Magdalena a mudar seu curso para oeste a c. 11 Ma (LUNDENBERG *et al.* 1998).

Nos Andes, o Mioceno com um todo foi um período de intensa atividade geológica. A fase Quechua de orogenia dos Andes durou todo o Mioceno, com maior atividade entre o Mioceno Tardio e o Plioceno (~10-5 Ma) (Figura 3.4, A e B) (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, MORA *et al.* 2010). No Mioceno Inferior (c. 22-18 Ma) ocorreu o soerguimento de partes da Cordilheira Oeste da Colômbia (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). Durante o Mioceno Médio (c. 16-15 Ma) se iniciou o processo de soerguimento do Istmo do Panamá, com tal processo se acelerando no final do período (c. 12-11 Ma) com o acréscimo do bloco Chocó (LUDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas). A Cordilheira Leste dos Andes da Colômbia e da Venezuela foi soerguida de uma maneira progressiva entre 15-3 Ma, com um período de soerguimento máximo entre o final do Mioceno Tardio e o Plioceno (6-3 Ma) (Figura 3.4, B) (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006, MORA *et al.* 2010). Entre 16-12 Ma ocorreu o soerguimento do maciço de Santander na Cordilheira Leste da Colômbia (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006 e referências lá citadas).

Na Cordilheira Leste do Peru existem registros de eventos de deformação a c. 15 Ma, porém a maior parte do soerguimento nesta área ocorreu entre 6-7 Ma, e um pouco mais tarde na Cordilheira Leste do Equador (c. 4 Ma) (Figura 3.4, B) (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). Também no Mioceno Médio (~15 Ma) se iniciou a formação do pediplano de Ucayali no leste do Peru durante o começo da fase Quechua II da orogenia dos Andes (CAMPBELL *et al.* 2006), sendo que tal tipo de formação geológica normalmente se desenvolve em condições áridas e semiáridas devido a regressão erosiva de um escarpamento. É sugerido que no Mioceno Médio (c. 15 Ma) se iniciou a formação do Altiplano

Boliviano nos Andes Centrais (LUNDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas), porém estudos posteriores apresentam datas mais recentes para o soerguimento dessa região. No Mioceno Tardio a Cordilheira Leste da Bolívia tinha entre um terço a metade (1.300-2.000 m s.n.m.) de sua elevação atual, existindo duas outras hipóteses quanto ao soerguimento do Altiplano Boliviano, uma indicando um soerguimento contínuo desde 12 Ma, e outra que o Altiplano sofreu um soerguimento rápido entre 10,3-6,8 Ma (UBA *et al.* 2007, MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). Todas as zonas sub-andinas da Venezuela a Bolívia apresentaram uma fase principal de deformação durante o Mioceno Tardio, como também registrado na Bacia do Chaco (TORRA 2005, MORA *et al.* 2010).



Figura 3.4. Noroeste da América do Sul entre o Mioceno Tardio e Plioceno. Para legendas vide Figura 3.2. Adaptado de HOORN *et al.* (2010). A. Mioceno Tardio. B. Final do Mioceno Tardio e Plioceno. C. Pleistoceno.

No nordeste do Brasil, até o Mioceno Inferior o rio Paraíba apresentava uma drenagem N-S, porém a captura de sua cabeceira no Gráben de Cariatá, que apresenta uma idade aproximada de 21 Ma, desviou o sentido da drenagem para E-W e para o litoral (BRITO-NEVES *et al.* 2004). Durante o Mioceno ocorreram episódios de vulcanismo na região leste da plataforma continental, com a formação das partes emersas da Ilha de Fernando de Noronha se iniciando a c. 12 Ma em uma série de episódios vulcânicos continuaram a ocorrerem até o Pleistoceno (1,7 Ma) (PETRI & FÚLVARO 1983 e referências lá citadas). Também foram registrados eventos de magmatismo relacionados ao vulcanismo Maraú no Mioceno Tardio (9-6 Ma) (SOUZA *et al.* 2004). Entre o Mioceno Inferior e Médio o leste do Brasil sofreu um rebaixamento generalizado causado pela reativação das falhas dessa região, apesar de também ter ocorrido o soerguimento de algumas áreas, como o Recôncavo Baiano na BA, soerguido após o recuo das transgressões do Mioceno Médio (PETRI & FÚLVARO 1983).

No sudeste do Brasil, durante o Mioceno a reativação das falhas do SMRS modificou diversos aspectos da paisagem da região (RIBEIRO 2006). A formação do Alto Estrutural do Arujá no Mioceno Médio (c. 15 Ma) levou a separação das cabeceiras do rio Tietê da drenagem do rio Paraíba do Sul, com o Tietê sendo integrado a Bacia do rio Paraná (LUNDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas). Nesse período foi registrado na região leste-nordeste do estado brasileiro de São Paulo o soerguimento e posterior nivelamento por erosão de um platô entre a ilha de São Sebastião e a região das cabeceiras dos rios Tietê, Lourenço Velho e Ribeirão dos Prazeres, com tal platô sendo parcialmente abatido no Mioceno Tardio, originando as estruturas remanescentes do Planalto do Juqueriquerê (CAMPANHA *et al.* 1994). Em todo o sudeste do Brasil, o SMRS continuou ativo durante a maior parte do Mioceno, aparentemente cessando a atividade apenas no início do Mioceno Tardio (c. 10 Ma) (ZALÁN & OLIVEIRA 2005, SAENZ *et al.* 2005), apesar de ter sido reativado novamente entre o Pleistoceno Tardio e o Holoceno (SAADI *et al.* 2002, RIBEIRO 2006).

No sul da AS, durante o Mioceno Inferior (23-17 Ma) se mantiveram características topográficas similares as encontradas no Oligoceno Tardio, apesar de um episódio de vulcanismo explosivo ter ocorrido no fim do Mioceno Inferior, atingindo desde a Patagônia ao estreito de Magalhães (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Assim como no norte do continente, durante o Mioceno Médio (c. 17-10 Ma) também se iniciaram os eventos que levaram a presente configuração do Andes no sul do

continente (ULIANA & BIDDLE 1988, MORA *et al.* 2010). No Mioceno Médio (14-10 Ma) ocorreu o soerguimento sucessivo das Cordilheiras da Patagônia e Principal, formando progressivamente uma barreira para os ventos úmidos do Pacífico (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Nos Andes Centrais (entre 24°S e 27° S) o sul do platô Puna sofreu deformações compressivas significativas entre o Mioceno Médio (c. 15 Ma) e Tardio, com sedimentos vulcânicos datados entre 11-2,3 Ma sendo encontrados na transição da borda sudeste do platô para as Serras Pampeanas (GIONCADA *et al.* 2010). No norte da Serras Pampeanas na Argentina existem registros de atividade vulcânica entre 12,5-7,5 Ma e entre 7-5,1 Ma, com o soerguimento dessa região se iniciando no final do Mioceno Tardio (c. 6 Ma) (GIONCADA *et al.* 2010).

Clima. De maneira geral, permaneceu durante o Mioceno a tendência ao resfriamento que se iniciou no Eoceno, porém o Mioceno também representa o mais longo período de aquecimento desde o Eoceno (POTTS *et al.* 1992). O início do Mioceno foi marcado pelo evento de glaciação Mi-1, com as calotas de gelo na Antártica permanecendo intermitentes até o Mioceno Médio (ZACHOS *et al.* 2001). Tal evento parece estar correlacionado aos efeitos da glaciação no oeste da Antártica e o soerguimento dos Andes, o que resultou no reforço do Anticiclone Subtropical do Pacífico Sul e no início da corrente fria de Humboldt (HINOJOSA & VILLAGRÁN 1997, GREGORY-WODZICKI 2000, ZACHOS *et al.* 2001). Após a glaciação, do final do Mioceno Inferior ao Mioceno Médio ocorreu um período de aquecimento global que aumentou o gradiente latitudinal de temperatura, e que apresentou seu ótimo climático entre 17-15 Ma (ZACHOS *et al.* 2001, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Uma das possíveis causas do Ótimo Climático do Mioceno (OCM), como também da expansão do gelo no leste da Antártica, foi a abertura da passagem de Drake, uma vez que essa abertura causou um grande efeito nos padrões oceânicos de circulação no hemisfério sul (ZACHOS *et al.* 2001, ANDERSSON 2009). Entre o Mioceno Tardio e o Plioceno (7,12-5,32 Ma) ocorreram grandes mudanças climáticas e oceanográficas globais, como atestado pela dessecação do paleo-Oceano-Mediterrâneo (ANDERSSON 2009).

É sugerido que na Bacia de Bogotá na Colômbia a amplitude térmica na linha superior de florestas nos Andes era de 16°C a 11°C, com as temperaturas em ambientes montanos durante o Neógeno sendo no máximo 3°C maiores que as atuais (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). No início do Mioceno Tardio

(c. 10 Ma) ocorreu uma queda global nas temperaturas e nos níveis do mar (HOORN *et al.* 2010). No oeste da Amazônia as condições de deposição da Formação Solimões durante o Mioceno Tardio (9-6,5 Ma) sugerem um clima variando entre tropical com inundações sazonais e subtropical quente e seco (LATRUBESSE *et al.* 2010). Durante o Mioceno Tardio, as regiões central e norte do Andes alcançaram aproximadamente metade de sua altitude atual (c. 2000 m s.n.m.), o que causou mudanças nos ventos de baixa altitude e o início da chuva por convecção na Cordilheira Leste (*convective precipitation*) (HOORN *et al.* 2010, POULSEN *et al.* 2010, MORA *et al.* 2010). Climas áridos foram registrados durante o Mioceno Médio (c. 14 Ma) no norte do Chile e no Peru, sendo seguidos por condições semiáridas intercaladas com algumas fases áridas de curta duração, em um ciclo que durou até o início do Plioceno Tardio (~3,6 Ma) (HARTLEY & CHONG 2000). Na Formação Yecua do Mioceno Tardio do sul da Bolívia, a presença de ostracodes adaptados a hipersalinidade indica a presença de climas semiáridos (HULKA & HEUBECK 2010).

No nordeste do Brasil, climas mais áridos se estabeleceram entre 15-13 Ma, durante a deposição da Formação Barreiras no Mioceno Médio (PEULVAST *et al.* 2008). A presença de elementos de diferentes regiões na Bacia de Boa Vista (PB) durante o Mioceno sugere que fases de aridez ocorreram na região durante os eventos de queda global de temperatura, em especial durante o evento Mi-1, com tal aridez continuando durante o Mioceno Tardio (MOURA *et al.* 2008). No sudeste do Brasil, a paleoflora do Mioceno da Formação Jaguariúna (SP) é uma das poucas ocorrências de fósseis no atual domínio do Cerrado, com estudos de morfologia foliar sugerindo um clima 5°C mais quente que o atual, com uma temperatura média anual de 25°C (DOS-SANTOS *et al.* 2007). Mais ao leste foram registradas condições quentes e úmidas durante a deposição de sedimentos no vale do rio Paraíba do Sul no Mioceno Médio (~15 Ma) (LUNDENBERG *et al.* 1998 e referências lá citadas), o que concorda com o aumento inferido nas temperaturas mínimas e na amplitude térmica no sul da AS durante o OCM (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005).

No início do Mioceno, o clima mais quente e úmido nas latitudes médias da AS levou a substituição gradual das florestas áridas frias-temperadas por florestas subtropicais secas até o OCM (HINOJOSA *et al.* 2006). Durante o Mioceno Inferior já existia uma sazonalidade bem marcada na região da Patagônia (TAUBER 1997), com as temperaturas permanecendo constantes até o fim desse período

(MARKGRAF *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No sul da AS, a paleoflora que ocorria entre 30° S e 40 ° S no Mioceno Inferior sugere uma temperatura média anual entre 16,6-16,9° C (três graus menor que no Eoceno) e também uma queda dramática na precipitação média anual, estimada em c. 763 mm por ano (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005). A paleoflora da Formação Navidad-Boca Pupuya na região Central do Chile foi depositada entre o Mioceno Inferior e o Mioceno Tardio (23-10 Ma) e sugere um aumento nas temperaturas médias anuais, que chegaram a 25,6° C, as mais altas em toda Província Microfloral Mista durante todo o Cenozóico, sendo tal aumento de temperatura acompanhado por um pequeno aumento na precipitação média anual, estimada em c. 931 mm (HINOJOSA & VILLAGRÁN 2005). Existem evidências que durante o Mioceno Tardio o noroeste da Argentina e possivelmente também parte da Bolívia apresentaram uma mudança de um clima semiárido para condições mais úmidas devido ao desenvolvimento de uma barreira orográfica aos ventos do Pacífico na margem leste do platô do Altiplano-Puna, a qual intensificou os efeitos da monção Sul-Americana na região sul dos Andes Centrais (UBA *et al.* 2007).

A deposição no Mioceno da Formação Pinturas (18-16 Ma) no sudeste da Argentina indica condições de solo úmido e um aumento na quantidade disponível de sedimentos advindos de atividade vulcânica (BOWN & LARRIESTRA 1990). Ainda no Mioceno Tardio (c. 11 Ma) foram registradas as primeiras evidências de avanços glaciais no sul da Argentina (RABASSA 1999 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), no mesmo período em que ocorreu o desenvolvimento da calota polar no leste da Antártica e quedas nas temperaturas oceânicas de c. 4° C (ZACHOS *et al.* 2001). No Mioceno Tardio (c. 9 Ma) a Antártica alcançou o clímax de sua glaciação, apresentando um volume de gelo 50% maior que o atual (GOTTSBERGER & SILBERBAUER-GOTTSBERGER 2009). No Mioceno Tardio, o sul da AS apresentava um clima mais frio e com uma sazonalidade mais pronunciada do que no Mioceno Médio, resultando em uma subdivisão ambiental mais variada (PASCUAL *et al.* 1996).

Na região do deserto do Atacama condições semiáridas ocorreram do Mioceno Tardio ao final do Plioceno (8-3 Ma), com um período de maior aridez registrado a c. 6 Ma (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Durante a transição entre o Mioceno e o Plioceno (c. 6 Ma) se iniciou uma leve tendência ao aquecimento global que durou até Plioceno Tardio (3,2 Ma) (ZACHOS *et al.* 2001), porém de

maneira geral no sul da AS prevaleceu a tendência ao resfriamento, apesar de sobreposta a algumas curtas fases de clima quente (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Flora

Durante o Mioceno se iniciou a proliferação global de vegetação de áreas abertas, com o surgimento de comunidades dominadas por gramíneas na metade do Mioceno Tardio, com tal mudança estando associada à tendência geral de resfriamento e suas interações com fatores locais (e.g. soerguimento, sistema de falhas ativo) que aumentaram a sazonalidade na precipitação e/ou temperatura (POTTS *et al.* 1992). A Província Microfloral Neotropical ou Neotropical do Norte permaneceu no norte da AS durante o Mioceno, com as famílias modernas se tornando mais abundantes (ROMERO 1993). Apesar da presença do Lago Pebas no Mioceno Inferior e Médio ter fragmentado as florestas tropicais pré-existentes, tais florestas eram diversas, apresentando alguma semelhança a composição das comunidades modernas, e se mantiveram as margens deste ecossistema aquático (HOORN *et al.* 2010).

Um total de 24 famílias de angiospermas foram registradas em formações do Mioceno na Amazônia (e.g. Arecaceae, Melastomataceae, Sapotaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Annonaceae e Malpighiaceae), com madeiras e folhas fósseis sugerindo que as florestas Neotropicais do Mioceno eram similares as atuais até nível genérico, com as margens e bancos dos rios Amazônicos sendo cobertas por florestas tropicais entre o Mioceno e o Plioceno, predominando táxons como *Cecropia*, *Mauritia*, e Malvaceae (JARAMILLO *et al.* 2010a). O sistema predominantemente fluvial da região foi interrompido por incursões marinhas ocasionais, conforme indicado pela presença de pólen da *Rhizophora*, gênero típico de manguezais, e de dinoflagelados e foraminíferos marinhos (JARAMILLO *et al.* 2010a). Durante o Mioceno, no oeste da Venezuela, a Formação Urumaco (Bacia Falco) apresentou uma flora similar à encontrada na região amazônica, sugerindo uma conexão entre essas duas áreas (JARAMILLO *et al.* 2010a).

No Mioceno Inferior a Formação Amapá (estado brasileiro do Amapá) foi depositada em climas quentes e úmidos, sendo atingida por um período de transgressão marinha caracterizado por uma alta frequência de Rhyzophoraceae, sugerindo condições costeiras que posteriormente foram substituídas por pântanos, e que posteriormente foram ocupadas por florestas até o Mioceno Tardio (PETRI & FÚLVARO

1983). Entre o Mioceno Inferior e o início do Mioceno Médio (23-15 Ma) floras de manguezal dominavam áreas no leste de Amazônia no norte do PA (LEITE 2004), com sistemas fluviais prevalecendo no oeste da Amazônia (HOORN 1994a) e condições lacustres esparsas ocorrendo próximo a ainda incipiente Cordilheira Leste dos Andes (GOMES *et al.* 2009). A Formação Pirabas no norte do PA foi depositada entre o Oligoceno Tardio e o Mioceno Médio em ambientes litorâneos durante climas quentes e úmidos, e já apresentava algumas das mais importantes famílias das florestas tropicais de terras baixas Neotropicais (DUARTE 2004).

Entre o Mioceno Médio e o início do Mioceno Tardio (~16-11 Ma) o aumento no aporte de sedimentos advindos dos Andes e a extensiva expansão de áreas alagadas na região central do oeste da Amazônia fragmentaram as florestas de terra firme pré existentes, sendo que durante esse período ocorreu um aumento na diversidade de pteridófitas e gramíneas, com a predominância de palmeiras e a ocorrência de alguns táxons andinos (JARAMILLO *et al.* 2010a). Depois do Paleógeno, a maior diversidade de plantas nesta região foi registrada no fim do Mioceno Médio, a c. 13 Ma, próximo ao fim do OCM (HOORN *et al.* 2010). Durante esse período diversas áreas do norte do continente foram afetadas por incursões marinhas episódicas que resultaram em influência marinha nos ambientes flúviais, porém o ambiente aquático era predominantemente de água doce, dominado por gramíneas, Asteraceae e pteridófitas, conjuntamente com a presença de *Rhizophora* (HOORN 1993, 1994b). Os registros de pólen do Mioceno ao Plioceno nos vales dos rios da Colômbia indicam uma alternância entre vegetação típica de florestas úmidas, vegetação aberta de planícies costeiras (com gramíneas abundantes e palmeiras) e manguezais, com incursões marinhas alcançando a região, enquanto que os registros da região Andina indicam o início do desenvolvimento das florestas montanas modernas entre os dois ou três primeiros milhões de anos do Mioceno Tardio (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006).

No Vale do rio Magdalena a Formação La Venta do Mioceno Médio (c. 15 Ma) indica a presença de manguezais e de fauna de climas úmidos em uma área que atualmente representa uma das regiões áridas a Norte dos Andes devido ao efeito de sombra de chuva (*rain shadow*) criado pelas áreas acima de 2.000 s.n.m., o que sugere que essas áreas ainda apresentavam elevações menores que a mencionada antes desse período (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). A Formação Codore no oeste da Venezuela foi depositada entre o Mioceno e o Plioceno Inferior em um ambiente de planícies de inundação com níveis

de água flutuantes devido ao colapso do delta gigante do rio Urumaco no Mioceno Tardio, em um evento possivelmente correlacionado ao grande soerguimento dos Andes do Norte e a uma mudança para leste do curso do rio proto-Orinoco (DIAZ DE GAMERO 1996, QUIROZ & JARAMILLO 2010). A flora da Formação Codore é diferente da encontrada no Mioceno na Amazônia, indicando que a flora da região do Urumaco foi substituída pela vegetação adaptada a climas secos que ocorre no presente, em um evento que pode também ser correlacionado ao extensivo desenvolvimento das savanas tropicais durante o Mioceno Tardio (JARAMILLO *et al.* 2010a). Considerando a região norte do continente como um todo, a paleoflora do Mioceno Tardio ao Plioceno Inferior (11-3.6 Ma) sugere a existência de florestas diversas e bem estruturadas, incluindo espécies de subosque e dossel, gramíneas, ervas, e diversas pteridófitas arbóreas e epífitas, com aproximadamente 30 famílias sendo registradas (JARAMILLO *et al.* 2010a). Os fósseis do Mioceno Médio (c. 17-11 Ma) encontrados em Salto de Tequenedama, próximo a Bogotá na Colômbia, indicam que antes dos eventos de soerguimento dos Andes no Mioceno Tardio a área que se encontrava a c. 700 m.s.m. e apresentava táxons de terras baixas com afinidades a táxons tropicais ou neotropicais que atualmente são encontrados nas várzeas Amazônicas, enquanto que as áreas previamente soerguidas apresentavam florestas montanas ricas em Podocarpaceae, sendo incerta a presença de vegetação tipo Páramos até o Plioceno Tardio (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006).

O soerguimento dos Andes e a mudança do sistema de drenagem de sul-norte para oeste-leste gerou um aumento na quantidade de nutrientes disponíveis nos rios, porém a tendência a resfriamento deste período possivelmente reduziu a área de florestas tropicais, sendo sugerida uma retração das florestas no Mioceno Tardio e recuperação entre o Plioceno e o Quaternário, porém com uma menor diversidade (JARAMILLO *et al.* 2010a). Nos Andes da Colômbia, do Mioceno Tardio ao Plioceno Tardio a flora da bacia de Bogotá sofreu uma mudança gradual dos táxons de flora tropical de terras baixas por outros mais cosmopolitas ou adaptados a ambientes pré-montanos e montanos (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). Os fósseis encontrados na Formação Campanema (PA) do Mioceno Tardio (11,6-5,3 Ma) representam uma típica flora tropical que se desenvolveu em condições úmidas e quentes, com todos os gêneros encontrados sendo encontrados na Amazônia atual (PETRI & FÚLVARO 1983 e referências lá citadas). Madeiras fósseis do Mioceno Tardio (9-6,5 Ma) encontrados na Formação Pebas no leste do Peru apresentam uma ausência de anéis de crescimento, o que em adição a composição de famílias

encontradas sugere a ocorrência de florestas tropicais de terras baixas na região (PONS & DE FRANCHESCHI 2007). Dados de palinologia do Mioceno Tardio da Formação Madre de Dios na Amazônia peruana sugerem a presença de espécies de florestas tropicais, florestas montanas, veredas, de hábitos arbustivos e/ou herbáceos, e também táxons de manguezais reminiscentes da incursão marinha do Mioceno Inferior e Médio (OLIVEIRA *et al.* 2007). A presença de anéis de crescimento em madeiras fósseis da Formação Solimões encontradas no estado do Acre sugere a ocorrência de climas sazonais (MACHADO *et al.* 2008).

No leste do continente a paleoflora do Mioceno Inferior da Formação Boa Vista (PB) no nordeste do Brasil apresentou táxons adaptados a climas áridos (MOURA *et al.* 2008), enquanto no sudeste do Brasil a paleoflora das Formações Gandarela (MG) e outras nas bacias dos rios Tietê e Paraíba do Sul (Bacias de São Paulo, Taubaté, Bonfim e Resende) sugere um retorno regional a condições paleoclimáticas mais quentes, com a substituição da flora subtropical por florestas abertas com gramíneas (MAIZATO *et al.* 2008). No sudeste do Brasil, no atual domínio do Cerrado, a paleoflora de Jaguariúna (SP) foi depositada no Mioceno em condições que sugerem uma planície de inundação e climas quentes e úmidos, com a vegetação representando uma Floresta Tropical Ombrófila Densa, com a presença de epífitas, leguminosas e ervas aquáticas (DOS-SANTOS *et al.* 2007, DOS SANTOS & BERNARDES-DE-OLIVEIRA 2008). As gramíneas C₄ típicas das atuais savanas sul-Americanas passam a aparecer na dieta dos herbívoros a c. 10 Ma, passando a ser o elemento dominante da dieta por volta de 7,6 Ma e continuando a aumentar em proporção até o Plioceno (c 3,6 Ma) (GOTTSBERGER & SILBERBAUER 2009).

No sul da AS a Província Microfloral Mista que perdurou desde o Paleoceno foi substituída pela Província Microfloral Neotropical do Sul, com as famílias modernas se tornando mais abundantes e uma grande diversificação das famílias das savanas arbóreas do domínio do Chaco (ROMERO 1993). Os eventos de orogenia dos Andes no Mioceno mudaram progressivamente o clima também no sul da AS, agindo como uma barreira para os ventos úmidos e quebrando o ciclo de chuvas de verão e inverno que ocorria desde o Eoceno (HINOJOSA & VILLÁGRAN 2005). Até o Mioceno Médio existem registros de representantes amplamente distribuídos da Província Microfloral Neotropical do Sul no norte da Argentina, com a ocorrência de táxons associados a essa flora também no sul e centro-oeste da Argentina, porém após esse período ocorreu uma quebra entre o nordeste e noroeste da Argentina, o qual pode ser

correlacionado as mudanças climáticas causadas pela orogenia dos Andes e/ou pela invasão marinha do mar Paranaense (GARRALLA *et al.* 2008).

Após o Mioceno Médio, as florestas da região passaram a estar restritas a áreas de altitude, ocorrendo o desenvolvimento de habitats abertos e uma biota xérica nas altitudes mais baixas, a qual se apresentava bem desenvolvida no Mioceno Tardio (11,6-5,3 Ma) e ocupava a área central e leste da Patagônia, o nordeste da Argentina, a região central do Chile e a Bolívia (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006 e referências lá citadas). Aparentemente processo similar também afetou a atual região de Caatinga no mesmo período (ROMERO 1993). Na região mais ao sul da AS a Província Microfloral Nothofagidites Microfloral apresentou uma redução no Mioceno em relação a sua extensão em comparação com o Oligoceno (ROMERO 1993), com a flora subantártica sendo registrada até a parte sul da região central do Chile (TRONCOSO & ROMERO 1998 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Durante o Mioceno Tardio, até cerca de 8 Ma, as dietas dos mamíferos herbívoros a nível global era quase exclusivamente compostas por plantas C₃, porém após esse período e o início do Plioceno (7-5 Ma) ocorreu um aumento global dos ambientes dominados por plantas C₄, especialmente em latitudes abaixo de 37° (CERLING *et al.* 1997), o que coincidindo com a IPS.

Fauna. No Mioceno ocorreu alguma troca de fauna entre a AS, o Caribe, e a América do Norte. No Mioceno Inferior (c. 18 Ma) primatas Platyrrhini, Xenarthras e roedores emigraram da AS para as Antilhas e no início do Mioceno Tardio alguns Xenarthra alcançaram a América do Norte e os onívoros da família Procionidae chegaram a AS por meio de dispersão saltativa entre arcos de ilhas (*waif dispersal across island arcs*), com um aumento de imigrantes do norte no fim do Mioceno (SIMPSON 1950, MARSHALL *et al.* 1979, WEBB 1991, PASCUAL 2006). O Lago Pebas foi rapidamente invadido por espécies de moluscos e ostracodes, e incluía uma diversa fauna de crodilianos e tartarugas, incluindo o maior crocodiliforme conhecido, um fóssil do gênero *Purussaurus*, com c. 12 m (HOORN *et al.* 2010). No norte da AS os registros de fauna do Mioceno Médio sugerem uma conexão entre a fauna do paleo-Amazonas-Orinoco e o vale do Magdalena entre 13,5-11,5 Ma, a qual foi interrompida devido às mudanças na drenagem durante o Mioceno Tardio (LUNDENBERG *et al.* 1998).

A fauna do Mioceno da Formação Pirabas no PA apresenta fósseis de sirênios e penas de aves (PETRI & FÚLVARO 1983 e referências lá citadas). No Mioceno Tardio a fauna de peixes do norte do continente foi afetada pelo colapso do delta gigante do rio Urumaco no litoral da Venezuela (JARAMILLO *et al.* 2010a e referências lá citadas). As mudanças no curso dos rios Magdalena e Orinoco durante o Mioceno levaram ao isolamento das comunidades de peixes, sendo encontrados fósseis nestas áreas que representam grupos que hoje ocorrem isoladamente no leste dos Andes ou na Amazônia (RIBEIRO *et al.* 2011).

A fauna de moluscos do Mioceno Tardio encontrada na Formação Solimões (9-6,5 Ma) no oeste da Amazônia é rica em táxons de água doce similares com os que habitam a região no presente, assim como no caso da ictiofauna (LATRUBESSE *et al.* 2010). Também são conhecidos dessa Formação outros vertebrados como cetáceos, sirênios, crocodilos e tartarugas de água doce, marsupiais, roedores, primatas, lagartos e o gênero de “sucuri” *Eunectus* (Boidae), sendo que esse conjunto de táxons também não suporta a ocorrência de uma transgressão do mar Caribenho durante o Mioceno Tardio (COZZUOL 2006, HSIU *et al.* 2009, LATRUBESSE *et al.* 2010 e referências lá citadas). A fauna de vertebrados da Formação Solimões é fortemente correlacionada com a Formação Urumaco no norte da Venezuela, e também compartilha diversos gêneros e espécies com a fauna da Mesopotâmia na Argentina e Uruguai (COZZUOL 2006, LATRUBESSE *et al.* 2010).

Entre os mamíferos encontrados na Formação Solimões os roedores apresentam uma grande diversidade, com alguns deles ocorrendo em habitats abertos próximos a corpos d’ água ou em savanas de gramíneas (COZZUOL 2006, LATRUBESSE *et al.* 2010). A fauna de Ungulados da Formação Solimões é menos diversa do que a encontrada no sul da AS e também sugere a presença de habitats abertos próximos a florestas ou que permitam um estilo de vida semiaquático, enquanto que a presença de primatas Platyrrhini sugere ao menos a ocorrência de florestas de galeria (LATRUBESSE *et al.* 2010 e referências lá citadas). Os Xenarthra encontrados na nessa Formação incluem preguiças (na maioria espécies terrestres), tatus gigantes e glifodontes, com os últimos dois grupos sendo similares, mas menos diversos do que o encontrado na fauna da Mesopotâmia no sul do continente (LATRUBESSE *et al.* 2010). Nenhum imigrante do Grande Intercambio Biotico Americano (GIBA) foi registrado na fauna de

vertebrados da Formação Solimões, apesar destes terem encontrados em outras regiões do oeste da Amazônia (LATRUBESSE *et al.* 2010 e referências lá citadas).

No sul da AS a fauna de mamíferos do Mioceno Inferior é de maneira geral similar a encontrada durante o Oligoceno Tardio, dominada por pastadores, com uma alta diversidade de brotívoros e frugívoros, porém com uma menor diversidade de brotívoros e uma alta diversidade de táxons com dieta mista, o que sugere um ambiente dividido entre campos e florestas, possivelmente do tipo savana-parque (WEBB 1978, PASCUAL *et al.* 1996, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). A presença de cupins, macacos Platyrrhini, e outros vertebrados que atualmente habitam climas quentes até 51° S durante o Mioceno Inferior sugere que durante esse período ainda ocorriam climas quentes na região, com um complexo mosaico de ambientes com áreas florestais e outras mais secas (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006 e referências lá citadas). A Formação Pinturas (18-10 Ma) no sul da Argentina foi depositada em uma condição de planície aluvial rasa, com sua fauna inicial apresentando fósseis de marsupiais (Caenolestidae), alguns possivelmente arbóreos, roedores, tatus (Dasypodidae), macacos Platyrrhini (encontrados em oito localidades), besouros escarabeídeos e cupins (Nasutiterminae) (BOWN & LARRIESTRA 1990). Tal composição sugere a presença de florestas tropicais na região, especialmente durante o fim deste período, pois a parte superior da Formação Pinturas (~14-10 Ma) apresenta um maior número de fósseis de grupos de hábito exclusivamente florestal que as partes média e inferior, sugerindo que eles permaneceram na região durante o Mioceno Médio (BOWN & LARRIESTRA 1990).

Entre o Mioceno Inferior e Médio a presença das águas quentes e rasas do mar Paranaense no sul da AS também influenciaram a composição da comunidade de mamíferos, com os pastadores dobrando em importância relativa, e com os brotívoros e frugívoros perdendo cerca de 25% de sua diversidade, consistentemente com uma extensiva mudança da condição ambiental de savana-parque para habitats tipo estepe (WEBB 1978, PASCUAL *et al.* 1996). Os últimos registros de primatas na Patagônia apresentam idade entre 12,5-15 Ma, com as mudanças climáticas do Mioceno Médio induzidas pela glaciação do leste da Antártica e pela fase Quechua I da orogenia dos Andes contribuindo para o desenvolvimento de uma fauna adaptada a condições frias e secas e ao subsequente desenvolvimento de extensas planícies e pampas durante o Mioceno Tardio (JAUREGUIZAR 1998, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Durante o Mioceno Tardio ocorreu uma mudança mais drástica na fauna da Patagônia

com a IPS, com a maioria dos táxons relacionados a florestas aparentemente sendo extintos ou se tornando raros ao mesmo tempo em que marsupiais, cingulados e roedores (Caviomorpha) de climas áridos se diversificaram em associação com os táxons da chamada megafauna sul Americana, com esses grupos aumentando em número durante o restante do Mioceno e Plioceno (PASCUAL *et al.* 1996, JAUREGUIZAR 1998, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

A comunidade de pastadores da IPS apresentou uma alta riqueza de Glyptodontidae e Cingulata, uma diversificação de Hydrochoeriidae, e uma diminuição na diversidade dos Notoungulata (ordem extinta no Pleistoceno), enquanto que os predadores desse período seriam aves corredoras da família Cariamidae e os marsupiais da ordem Sparassodonta (ordem extinta no Plioceno) (JAUREGUIZAR 1998). Durante o Mioceno Tardio houve um aumento progressivo na diversidade de pastadores e táxons de alimentação mista (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), conforme indicado pela taxa de plantas C₄ (normalmente associadas a áreas abertas e quentes) em amostras de esmalte dentário, que evidenciam dietas C₃ ou mista C₃/C₄ entre 9-6,5 Ma, com os primeiros registros de dietas puramente C₄ ocorrendo entre o fim do Mioceno Tardio e o Plioceno (6,5-3,9 Ma) (MCFADDEN *et al.* 1996). Entre os marsupiais, durante a IPS houve uma diminuição na riqueza dos Microbiotheria e Sparassodonta correlacionada a um aumento na diversidade dos Didelphimorphia (especialmente os Didelphidae) (JAUREGUIZAR 1998). No caso dos marsupiais insetívoros, houve uma substituição dos Microbiotheria pelos Marmosinae e Didelphinae, e entre os carnívoros duas famílias (Borhyaenidae e Hathliacynidae) de Sparassodonta foram extintas na transição do Mioceno para o Plioceno, extinção não compensada pelo aparecimento dos marsupiais dente-de-sabre da família Thylacosmilidae, pois vários táxons de Didelphimorphia desse período apresentam especialização da dentição à carnivoría e aumento de tamanho (JAUREGUIZAR 1998). A diferenciação das planícies do sul da AS durante o Mioceno Tardio antecipou grosseiramente as regiões biogeográficas atuais desta área, com o norte da Argentina já apresentando alguma diferenciação entre as áreas a leste dos Andes e aquelas a leste da ampla bacia de drenagem do rio proto-Paraná, com os táxons de habitats úmidos estando já restritos a esta última área (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Plioceno (5,33-2,58 Ma)

Paisagem. Durante o início do Plioceno foi registrada uma alta no nível eustático do mar de cerca de 100 m que durou c. 800.000 anos, porém após isso existem registros de uma importante queda no nível do mar na Antártica durante o Plioceno Inferior (HAQ *et al.* 1987, DUTRA 2004). O soerguimento do Istmo do Panamá entre o fim do Plioceno e o início do Pleistoceno (3-2,5 Ma) (Figura 3.4, B e C) (COATES & OBANDO 1996, COATES *et al.* 2004, FARRIS *et al.* 2011) agiu como uma ponte para flora e fauna terrestres, no chamado Grande Intercambio Biótico Américo (GIBA), porém separou populações de diversos organismos aquáticos (O'DEA *et al.* 2007). Na única área da Amazônia brasileira afetada diretamente pela orogenia dos Andes, a reativação das falhas de Batã e Oeste de Batã no início do Plioceno (c. 5 Ma) devido ao tectonismo nos Andes Centrais causou o soerguimento das montanhas da Serra do Divisor e do Contamana (LATRUBESSE *et al.* 2010, WANDERLEY-FILHO *et al.* 2010).

O soerguimento do Arco Fitzcarrald durante o Plioceno também contribuiu para a formação da bacia atual do Amazonas, mudando a direção da drenagem de perpendicular aos Andes para um sentido leste em direção ao oceano Atlântico (Figura 3.4, B) (MORA *et al.* 2010 e referências lá citadas). O sistema moderno de drenagem do rio Amazonas só se estabeleceu durante a transição entre o Plioceno e o Pleistoceno (~2,5 Ma) (Figura 3.4, C) (CAMPBELL *et al.* 2006), porém entre o Plioceno e o Pleistoceno ocorreu um grande hiato de sedimentação com o fim da subsidência do oeste da Amazônia, com a deposição de sedimento se tornando confinada a vales profundos dos rios maiores e a região da foz do rio Amazonas (JARAMILLO *et al.* 2010a). A Cordilheira Leste do Andes foi rapidamente soerguida entre o Plioceno e o início do Pleistoceno (4-2 Ma) (Figura 3.4, B e C) (NOBLET *et al.* 1996, UBA *et al.* 2007), e presumidamente agiu como um controle de primeira ordem na reorganização da bacia Amazônica, com o início do fluxo para o norte na bacia do Ucayali e para sudoeste na bacia de Madre de Dios, isolando os sistemas de terras baixas do sudoeste da Amazônia dos Andes (CAMPBELL *et al.* 2006, LATRUBESSE *et al.* 2010).

Na plataforma continental do nordeste do Brasil, os depósitos marinhos encontrados no Oceano Atlântico no Alto do Ceará foram datados entre 5-4,5 Ma, e mostram um aumento da sedimentação durante esse período, o que pode ser interpretado como fruto de uma drenagem bem estabelecida na bacia do Tocantins-Araguaia (LATRUBESSE *et al.* 2010 e referências lá citadas). Entre o fim do Plioceno e o

início do Pleistoceno (2,9-2,3 Ma) ocorreram episódios vulcânicos no litoral do ES, os quais levaram a formação da ilha de Trindade (ALMEIDA *et al.* 1996). No sul da AS, ocorreram episódios de vulcanismo nos Andes Centrais, com sedimentos vulcânicos de idade de 11-2,3 Ma ocorrendo na Bacia do Chaco e na área entre Puna e as Serras Pampeanas (Província de Salta, Argentina) com o ápice da atividade no sul do platô Puna ocorrendo entre 5,3-3,6 Ma (TORRA 2005, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, GIOCANDA *et al.* 2010). No final do Plioceno, ocorreu o rebaixamento de um grande bloco de terra, incluindo setores do sudoeste do Brasil, Bolívia, Paraguai, Uruguai, e o bloco Mesopotâmico, as Planícies Pampeanas e do Chaco na Argentina, com esse conjunto formando o sistema de falhas da Bacia do Chaco-Paraná (TORRA 2005). A origem da atual configuração do Chaco é correlacionada ao afundamento que tal região sofreu devido ao soerguimento dos Andes entre 3-2 Ma (ZANELLA 2011)

Clima. Durante o Plioceno (5,3-2,5 Ma) ocorreu a continuidade da realtiva tendência a aquecimento que se iniciou durante o fim do Mioceno Tardio (6 Ma), sendo este o período mais recente período de aquecimento global continuado (ZACHOS *et al.* 2001). Dois fatores principais são tidos como causas deste evento, um aumento nos níveis atmosféricos de CO₂ e mudanças na circulação oceânica, porém estas podem ser apenas conseqüências do aquecimento global (ANDERSSON 2009). No sul da AS os climas do Plioceno foram mais frios do que os do Mioceno Tardio, apresentado uma sazonalidade mais evidente e uma maior heterogeneidade ambiental (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Esse período de aquecimento foi terminou com o início da glaciação do Hemisfério Norte (3,3-2,75 Ma), que representou a culminação da tendência ao resfriamento que vinha ocorrendo desde o Eoceno (ZACHOS *et al.* 2001, ANDERSSON 2009), com a glaciação bipolar se estabelecendo entre 2,8-1,9 Ma (BLOIS & HADLY 2009 e referências lá citadas). Diversos fatores parecem ter contribuído para o início dessa glaciação, incluindo os níveis de CO₂, o fechamento do Istmo do Panamá, o soerguimento dos platôs do Himalaia e Tibetano, e mudanças na circulação oceânica, mas provavelmente a intensificação deste período glacial foi causada por uma rápida variação nos padrões orbitais da Terra, especialmente quanto a insolação (cf. ZACHOS *et al.* 2001, ANDERSSON 2009). No sul da AS, o fim da IPS parece estar relacionado a um aumento na aridez e uma queda nas temperaturas (JAUREGUIZAR 1998).

No Plioceno, o soerguimento das Cordilheiras Pampeana e Central na Argentina durante a fase Diaguita de orogenia dos Andes formou uma barreira para os ventos úmidos do Atlântico e do Pacífico, levando ao dessecamento da região entre estas Cordilheiras (que até hoje é uma das mais áridas do continente) e ao estabelecimento das atuais condições climática da região Chaco-Pampeana (JAUREGUIZAR 1998, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). No Andes, os primeiros depósitos de substratos glaciais são datados de 3,6 Ma (UBA *et al.* 2007), e coincidindo com a glaciação bipolar ocorreu na Patagônia um grande evento de glacial a c. 2,3 Ma (MOÖRNER & SYLVAN 1989).

Flora. Devido ao hiato de sedimentação na região Amazônica durante esse período existem poucas informações disponíveis sobre a flora da região (JARAMILLO *et al.* 2010a). No norte da AS, táxons temperados da América do Norte e Central foram registrados pela primeira vez na AS durante o início do Plioceno (GRAHAM 1999). Na bacia de Bogotá na Colômbia os primeiros táxons Andinos neotropicais são encontrados a partir da metade do Plioceno, ocorrendo após isso o aumento nos táxons de climas temperados de ampla distribuição com afinidades com a Laurasia (HOOGHIEMSTRA *et al.* 2006). No sul da AS o Plioceno foi caracterizado pelo apogeu da IPS, a qual teve seu final correlacionado à fase Diaguita da orogenia dos Andes (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Evidências paleobotânicas do Plioceno no sul da AS ocorrem apenas próximo a 15° S, e mostram uma sucessiva mudança de vegetação tropical de terras baixas para uma vegetação característica de Paramos de alta altitude devido ao soerguimento dos Andes (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Evidências indiretas indicam que o sul da AS foi dominado por campos, estepes e formações arbustivas, com áreas de florestas montana ocorrendo em regiões do centro norte da Argentina, Paraguai e leste da Bolívia e florestas plúviais estando restritas a pequenas regiões no litoral do Brasil (STUESSY *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, DOWSETT *et al.* 1999). Na região do Atacama, as condições semiáridas que se estabeleceram durante o Mioceno Tardio continuaram durante o Plioceno, com a hiper aridez atual tendo se iniciado no fim do Plioceno e início do Pleistoceno (3,6-1,81 Ma), assim no caso dos desertos Africanos do Saara e da Namíbia (HARTLEY & CHONG 2002, ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Na bacia de Santa Maria, no oeste da Argentina, as condições semiáridas também se estabeleceram no fim do Plioceno (KLEINERT & STRECKER 2001).

Durante o Plioceno ocorreu o desenvolvimento de habitats de climas secos e temperados nas altas latitudes do sul da AS (PASCUAL 1984b *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006) e também existindo evidências de avanços glaciais na Bolívia (MARSHALL *et al.* 1992). Aparentemente as causas para esse período de aridificação foram uma conjunção global da tendência ao resfriamento, propagação da corrente fria de Humboldt, e o efeito de sombra de chuva (*rain shadow*) causado pelos Andes (HARTLEY & CHONG 2002). Se supõe que após o fim da IPS regiões da Patagônia e do sul da AS foram dominado por habitats do tipo estepe (JAUREGUIZAR 1998). Durante o Plioceno (5-2,5 Ma) ainda existem registros de bosques empobrecidos na região da Antártica até 80°S, com presença de *Nothophagus*, Podocarpaceae e outras coníferas, sugerindo temperaturas entre 15-20° C nessa região, mais quentes que as atuais (HODELL & WARNKE 1991, MARKGRAF *et al.* 1996 *apud* ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006, DUTRA 2004, FONTES & DUTRA 2008).

Fauna. Aparentemente ambientes do tipo savana foram utilizados como rota pelos imigrantes do GIBA que ocupavam áreas abertas (WEBB 1991, Ortiz-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006), da mesma forma que os ambientes florestais foram utilizados pelas espécies com esse hábito (MARSHALL 1988). Os imigrantes do GIBA chegaram ao sul da AS no final da IPS, quando já predominavam diferenças sazonais na precipitação e o ambiente era caracterizado por florestas xerófitas abertas e campos similares ao do Chaco atual, porém mais úmidos (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006). Após as mudanças na paisagem e na flora durante o Mioceno Tardio, a fauna do sul do continente só foi alcançar certa estabilidade no Plioceno Tardio, ao final da IPS (JAUREGUIZAR 1998)

Durante o Plioceno a fauna de mamíferos terrestres do sul do continente foi dominada por pastadores e carnívoros, com brotívoros e táxons com alimentação mista apresentando uma diversidade ainda menor que a do Mioceno Tardio, concordando com uma expansão dos campos e restrição das florestas a calha dos rios (WEBB 1978, PASCUAL *et al.* 1996, JAUREGUIZAR 1998). Mesmo assim, os registros de um tamanduá gigante (*Myrmecophaga caroloameghinoi*) próximo a 40° S na Argentina sugere que temperaturas mais quentes ainda ocorriam localizadamente na região durante esse período (ORTIZ-JAUREGUIZAR & CLADERA 2006).

Conclusão

A AS apresentou a presença de florestas durante os últimos 65 Ma, porém apesar de o noroeste do continente apresentar uma progressiva modernização de sua flora, o mesmo não ocorreu como restante do continente. Durante o resfriamento ocorrido no Oligoceno os táxons encontrados nas florestas da região amazônica diferiram das encontradas no leste do continente, aonde predominou uma flora de gimnospermas e flora semidecidual em um clima subtropical com verão úmido, com os elementos tropicais estando restritos a menores altitudes. Tal diferenciação parece ter se mantido em parte durante o Mioceno, quando passou a ocorrer uma flora adaptada a climas áridos no nordeste do Brasil e a substituição das florestas subtropicais por florestas abertas com gramíneas. Porém, durante o Mioceno foi registrada a ocorrência de flora tropical em regiões do atual domínio do Cerrado, o que sugere uma possível conexão das florestas tropicais do continente por esta região. Tal conexão durou parte do Mioceno, até que o soerguimento dos Andes modificou os padrões climáticos do interior do continente, sendo que a existência e o fim de tal conexão podem também estar relacionado às ingressões marinhas do Mioceno. Durante o fim do Mioceno e Plioceno ocorreu a expansão das savanas no continente, levando a configuração dos biomas atuais.

Literatura Citada

- AB'SÁBER, A.N. 2000. Summit surfaces in Brazil. **Revista Brasileira de Geociências** 30(3): 515-516.
- ALBERTÃO, G.A. & P.P. MARTINS JR. 2009. Estratos Calcários da Pedreira Poty (Paulista), PE: evidências de evento catastrófico no primeiro registro do limite C-P descrito na América do Sul, p. 279-290 In: M. WINGE; C. SCHOBENHAUS; M. BERBERT-BORN; E.T. QUEIROZ, D.A. CAMPOS; C.R.G. SOUZA & A.C.S. FERNANDES (Eds.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, V. 2**. Brasília, CPRM, 515 p.
- ALMEIDA, F.F.M. DE & D. DAL R. CARNEIRO. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. **Revista Brasileira de Geociências** 28(2): 135-150.

- ALMEIDA, F.F.M. DE; D. DAL R. CARNEIRO & A.M.P. MIZUSAKI. 1996. Correlação do magmatismo das bacias da margem continental brasileira com áreas emersas adjacentes. **Revista Brasileira de Geociências** **26(3)**: 125-138.
- ANDERSSON, C. 2009. Neogene climates, p. 609-612. In: GORNITZ, V. (Ed.). **Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments**. Dordrecht, Springer, 1047p.
- ANTONELLI, A.; J.A.A. NYLANDER; C. PERSSON & I. SANMARTÍN. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **106(24)**: 9749-9754. doi:10.1073/pnas.0811421106
- BÁEZ, A.M.; G.J.B. MOURA & R.O. GÓMEZ. 2009. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research** **30(4)**: 829-846. doi:10.1016/j.cretres.2009.01.002.
- BARBOSA, J.A.; A.W.A. KELLNER & M.S.S. VIANA. 2009. New dyrosaurid crocodylomorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 1385-1391. doi: 10.1098/rspb.2008.0110.
- BARDET, N. 1994. Extinction events among Mesozoic marine reptiles. *Historical Biology* **7**: 313-324.
- BARREDA, V.D. 1997. Palinoestratigrafía de la Formación San Juliá em el área de Playa La Mina (Provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la cuenca Austral. **Ameghiniana** **34**: 283-294.
- BARROS, L.H.P.; R. SCHEEL-YBERT; M. DE A. CARVALHO & R.R.C. RAMOS. 2008. Primeiro registro de lenho fóssil de Combretaceae da Bacia de São José de Itaboraí (Eoceno) e inferências paleoambientais, p. 16. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Associação Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología, 242p.
- BIRKENMAJER, K.; A. GAZDIZICK; K.P. KRAJEWSKI; A. PRZYBYCIN; A. SOLECKI; A. TARTUR & H.I. YON. 2005. First Cenozoic glaciers in West Antarctica. **Polish Polar Research** **26(1)**: 3-12.
- BLOIS, J.L. & E.A. HADLY. 2009. Mammalian response to Cenozoic climate change. **Annual Reviews of Earth and Planetary Sciences** **37**: 8.1-8.28. doi: 10.1146/annurev.earth.031208.100055.
- BOWN, T.M. & C.N. LARRIESTRA. 1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. **Journal of Human Evolution** **19**: 87-119.

- BRITO-NEVES, B.B. DE; C. RICCOMINI; T.M.G. FERNANDES & L.G. SANT'ANA. 2004. O sistema tafrogenico terciário do saliente oriental nordestino na Paraíba: um legado Proterozóico. **Revista Brasileira de Geociências** **34(1)**: 127-134.
- BRUMFIELD, R.T. & A.P. CAPPARELA. 1996. Historical diversification of birds in northeastern South America: a molecular perspective on the role of vicariant events. **Evolution** **50(4)**: 1607-1624.
- CAMPANHA, G.A.C.; H.H. ENS & W.L. PONÇANO. 1994. Análise morfotectônica do Planalto de Juqueriquerê, São Sebastião. **Revista Brasileira de Geociências** **24(1)**: 32-42
- CAMPBELL JR., K.E.; C.D. FRAILEY & L. ROMERO-PITTMAN. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **239**: 166-219. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.01.020.
- CANDEIRO, C.R.A. 2007. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Bioscience Journal** **23(1)**: 65-74.
- CERLING, T.E.; J.M. HARRIS; B.J. MACFADDEN; M.G. LEAKEY; J. QUADE; V. EISENMANN & J.R. EHLERINGER. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. **Nature** **389**: 153-158.
- CESERO, P. & F.C. PONTE. 1997. Análise comparativa da paleogeologia dos litorais atlântico brasileiro e africano. **Boletim de Geociências Petrobrás** **11(1/2)**: 1-18.
- COATES, A.G. & OBANDO, J.A. 1996. The geological evolution of Central American Isthmus, p. 21-56. In: J.B.C. JACKSON; A.F. BUDD & A.G. COATES (Eds.). **Evolution and Environment in Tropical Americas**. Chicago, The University of Chicago Press, 436p.
- COATES, A.G.; L.S. COLLINS; M.P. AUBRY & W.A. BERGGREN. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South América. **Geological Society of America Bulletin** **116**: 1327-1344. doi: 10.1130/B25275.1.
- COBBOLD, P.R.; K.E. MEISLING & V.S. MOUNT. 2001. Reactivation of an obliquely rifted margin, Campos and Santos basins, southeastern Brazil. **The American Association of Petroleum Geologists Bulletin** **85(11)**: 1925-1944. doi: 10.1306/8626D0B3-173B-11D7-8645000102C1865D.

- COZZUOL, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. **Journal of South American Earth Sciences** **21**: 185-203. doi: 10.1016/j.jsames.2006.03.005.
- CRACRAFT, J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. **Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences** **268**: 459-469. doi: 10.1098/rspb.2000.1368.
- CROFT, D.A. 2001. Cenozoic environmental change in South América as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). **Diversity and Distributions** **6(7)**: 271-287. doi: 10.1046/j.1366-9516.2001.00117.x.
- DAL'BÓ, P.F.F.; G. BASILICI; R.S. ANGELICA & F.S.B. LADEIRA. 2009. Paleoclimatic interpretations from pedogenic calcretes in a Maastrichtian semi-arid eolian sand-sheet palaeoenvironment: Marília Formation (Bauru Basin, southeastern Brazil). **Cretaceous Research** **30**: 659-675. doi: 10.1016/j.cretres.2008.12.006.
- DANDERFER, A. & M.A. DARDENE. 2002. Tectonoestratigrafia da Bacia Espinhaço na porção centro-norte do Cráton São Francisco: registro de uma evolução polliistórica descontínua. **Revista Brasileira de Geociências** **34(4)**: 449-460.
- DAVIES, R.; J. CARTWRIGHT; J. PIKE & C. LINE. 2001. Early Oligocene initiation of North Atlantic deep water formation. **Nature** **410**: 917-920. doi:10.1038/35073551.
- DIAZ DE GAMERO, M.I. 1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. **Palaeogeography and Palaeoclimatology** **123**: 385-402. doi: 10.1016/0031-0182(96)00115-0.
- DOS SANTOS, M.A. & M.E.C. BERNARDES-DE-OLIVEIRA. 2008. Taxonomia da tafoflora Néogena de Jaguariúna, SP, Brasil, p. 56. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Associação Latinoamericana de Paleobotânica y Palinología, 242p.
- DOS-SANTOS, M.A.; M.E.C. BERNARDES-DE-OLIVEIRA & L.G. SANT'ANNA. 2007. Evidências paleoclimáticas e paleoecológicas, segundo dados paleobotânicos e mineralógicos, dos argilitos Neógenos de Jaguariúna (SP), correlatos à Formação Rio Claro. **Revista UnG Geociências** **6(1)**: 80-106.
- DOWSETT, H.J.; J.A. BARRON; R.Z. POORE; R.S.M. THOMPSON; T.M. CRONIN; S.E. ISHMAN & D.A. WILLARD. 1999. Middle Pliocene Paleoenvironmental Reconstruction: PRISM2. US **Geological**

- Survey Open File Report 99-535**. Avaliable online at: <http://pubs.usgs.gov/openfile/of99-535/>.
[Accesed: 05-02-2012].
- DUARTE L. 2004. Paleoflórula, p. 169-196 In: ROSSETTI D.F. & GÓES A.M. (eds.). **O Neógeno da Amazônia Oriental**. Belém, Editora do Museu Paraense Emílio Goeldi, 222p.
- DUTRA, T.L. 2004. Paleofloras da Antártica e sua relação com os eventos tectônicos e paleoclimáticos nas altas latitudes do sul. **Revista Brasileira de Geociências** **34(3)**: 401-410.
- FARRIS, D.W.; C. JARAMILO; G. BAYONA; S.A. RESTREPO-MORENO; C. MONTES; A. CARDONA; A. MORA; R.J. SPEAKMAN; M.D. GLASSCOCK & V. VALENCIA. 2011. Fracturing of the Panama Isthmus during initial collision with South America. **Geology** **39(11)**: 1007-1010. doi: 10.1130/G32237.1.
- FEDDUCIA, A. 2003. 'Big bang' for tertiary birds? **Trends in Ecology and Evolution** **18(4)**, 172-176. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00017-X.
- FIGUEIREDO, J.; C. HOORN; P. VAN DER VEN & E. SOARES. 2009. Late Miocene onset of the Amazon River and the Amazon deep-sea fan: Evidence from the Foz do Amazonas Basin. **Geology** **37(7)**: 619-612. doi: 10.1130/G25567A.1.
- FITTIPALDI, F.C. 2002. Primeira ocorrência de briófitas na bacia de São Paulo. **Revista do Instituto Geológico - São Paulo** **23(2)**: 19-22.
- FONTES, D. & T.L. DUTRA. 2008. Estruturas vegetativas e reprodutivas de Podocarpaceae na Ilha King George, Península Antártica, p. 76. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología, 242p.
- GARRALLA, S.S.; L.M. ANZOTEGUI & L.R. MAUTINO. 2008. Relaciones Paleoflorísticas Entre Asociaciones Mio-Pliocénicas De La Provincia Paleofitogeográfica Neotropical, p. 84. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología, 242p.
- GAYET, M.; L.G. MARSHALL; T. SEMPERE; F.J. MEUNIER; H. CAPPETTA & J-C. RAGE. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, paleoecological and paleobiogeographic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **169**: 39-68. doi: 10.1016/S0031-0182(01)00214-0.

- GIOCANDA, A.; L. VEZZOLI; R. MAZZUOLI; R. OMARINI; P. NONNOTTE & H. GUILLOU. 2010. Pliocene intraplate-type volcanism in the Andean fore-land at 26°10'S, 64°40'W (NW Argentina): Implications for magmatic and structural evolution of the Central Andes. **Lithosphere** **2(3)**: 153-171. doi: 10.1130/L81.1.
- GIUGLIANO, L.G.; R.G. COLLEVATTI & G.R. COLLI. 2007. Molecular dating and phylogenetical relationships among Teiidae (Squamata) inferred from molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **45**: 168-179.
- GOIN, F.J.; A.M. CANDELA; M.A. ABELLO & E.V. OLIVEIRA. 2009. Earliest South American paucituberculatans and their significance in the understanding of 'pseudodiprotodont' marsupial radiations. **Zoological Journal of the Linnean Society** **155**: 867-884. doi: 10.1111/j.1096-3642.2008.00471.x.
- GOMEZ, A.A.; C.A. JARAMILLO; M. PARRA & A. MORA. 2009. Huesser horizon: a lake and marine incursion in northwestern South America during the Early Miocene. **Palaios** **24**: 119-210. doi: 10.2110/palo.2007.p07-074r.
- GÓMEZ, R.O.; A.M. BÁEZ & P. MUZZOPAPPA. 2011. A new helmeted frog (Anura: Calyptocephalidae) from an Eocene subtropical lake in northwestern Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology** **31(1)**: 50-59. doi: 10.1080/02724634.2011.539654.
- GÓMEZ-NAVARRO, C.; C. JARAMILLO; F. HERRERA; S.L. WING & R. CALLEJAS. 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. **American Journal of Botany** **96(7)**: 1300-1312. doi: 10.3732/ajb.0800378.
- GOTTBERGER, G. & I. SILBERBAUER-GOTTBERGER. 2009. Tropical Savanas – Introduction, p. 341-380. In: DEL CLARO, K., P.S. OLIVEIRA & V. RICO-GRAY (Orgs.), **Encyclopaedia of Tropical Biology and Conservation Management Vol. X, Tropical savanna ecosystems**. Paris, Unesco/EOLSS, 385p.
- GRAHAM, A. 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American Biota. **American Journal of Botany** **86(1)**: 32-38.
- GRAHAM, A. 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. **American Journal of Botany** **98(3)**: 336-351. doi: 10.3732/ajb.1000353.

- GREGORY-WODZICKI, K.M. 2000. Andean paleoelevation estimates: A review and critique. **Geological Society of America Bulletin** **112**: 1091-1105.
- GUTIERREZ, N. & C. JARAMILLO. 2007. Maastrichian paleotemperature and paleoprecipitation from the Guaduas Formation, Colômbia, p. 260 In: Abstracts of the Proceedings of the Fortieth Annual Meeting of the American Association of Stratigraphic Palynologists, Panama City, Panama, September 8–12, 2007. **Palynology** **32**: 257-273
- HACKSPACHER, P.C.; L.F.B. RIBEIRO; M.C.S. RIBEIRO; A.H. FETTER; J.C. HADLER NETO; C.E.S. TELLO & E.L. DANTAS. 2004. Consolidation and break-up of the South American Platform in Southeastern Brazil: tecnotermal and denudation histories. **Gondwana Research** **7**(1): 91-101. doi: 10.1016/S1342-937X(05)70308-7.
- HAQ, B.; J. HARDENBOL & P.R. VAIL. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. **Science** **235**: 1156-1167.
- HARTLEY, A.J. & G. CHONG. 2002. Late Pliocene age for the Atacama Desert: implications for the desertification of western South America. **Geology** **30**: 43-46. doi: 10.1130/0091-7613(2002).
- HEAD, J.J.; J.I. BLOCH; A.K. HASTINGS; J.R. BOURQUE; E.A. CADENA; F.A. HERRERA; P.D. POLLY & C.A. JARAMILLO. 2009. Giant boid snake from the Paleocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature** **457**(5):715-718. doi: 10.1038/nature07671.
- HERRERA, F.; C. JARAMILLO; D. DILCHER; S.L. WING & C. GOMEZ. 2008. Fossil Araceae from a Paleocene neotropical rainforest in Colombia. *American Journal of Botany* **95**: 1-16.
- HIDELBRAND, A.R. 1993. The Cretaceous / Tertiary boundary impact – the dinosaurs didn't have a chance. **Journal of the Royal Astronomical Society of Canada** **87**(2): 77-118.
- HINOJOSA, L.F. & C. VILLAGRÁN. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, 1: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. **Revista Chilena de Historia Natural** **70**: 225-239.

- HINOJOSA, L.F. & C. VILLAGRÁN. 2005. Did South American Mixed paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **217**: 1-23. doi: 10.1016/j.palaeo.2004.11.013.
- HINOJOSA, L.F.; O. PESCE; A. YABE; K. UEMURA & H. NISHIDA. 2006. Physiognomical analysis and paleoclimate of the Ligorio Márquez Fossil Flora, Ligorio Márquez Formation, 46°45'S, Chile, p. 45-55 In: NISHIDA, H. (Ed.) **Post-Cretaceous Floristic changes in Southern Patagonia, Chile**. Tokyo, Faculty of Science and Engineering, Cho University, 107p.
- HODELL, D.A. & D.A. WARNKE. 1991. Climatic evolution of the southern ocean during the Pliocene epoch from 4.8 to 2.6 million years ago. **Quaternary Science Reviews** **10**: 205-214.
- HOOGHIEMSTRA, The paleobotanical records of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **93(2)**: 297-325. doi: 10.3417/0026-6493(2006)93[297:TPROCI]2.0.CO;2.
- HOORN, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography and Palaeoclimatology** **105**: 267-309.
- HOORN, C. 1994a. Fluvial paleoenvironments in the intercratonic Amazonas basin (Early Miocene to early Middle Miocene, Colombia). **Palaeogeography and Palaeoclimatology** **109**: 1-55.
- HOORN, C. 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle to Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography and Palaeoclimatology** **112**: 187-238.
- HOORN, C. & F. WESSELINGH (Eds.). 2010. **Amazonia: landscape and species evolution – a look into the past**. Oxford, Wiley-Blackwell Publishing, 464 p.
- HOORN, C.; F.P. WESSELINGH; H. TER STEEGE; M.A. BERMUDEZ; A. MORA; J. SEVINK; I. SANMARTÍN; A. SANCHEZ-MESEGUER; C.L. ANDERSON; J.P. FIGUEIREDO; C. JARAMILLO; D. RIFF; F.R. NEGRI; H. HOOGHIEMSTRA; J. LUNDENBERG; T. STADLER; T. SÄRKINEN & A. ANTONELLI. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science** **330**: 927-931.
- HOVIKOSKI, J.; M. RÄSÄNEN; M. GINGRAS; S. LOPÉZ; L. ROMERO; A. RANZI & J. MELO. 2007a. Paleogeographical implications of Miocene Quendeque formation (Bolivia) and tidally-influenced

- strata in western Amazonia. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** **243**: 23-41. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.07.013.
- HOVIKOSKI, J.; M. GINGRAS; M. RÄNÄNEN; L.A. REBATA; J. GUERRERO; A. RANZI; J. MELO; L. ROMERO; H.N. DEL PRADO; F. JAIMES & S. LOPEZ. 2007b. The nature of Miocene Amazonian epicontinental embayment: High-frequency shifts of the low-gradient coastline. **Geological Society of America Bulletin** **119(11/12)**: 1506-1520. doi: 10.1130/0016-7606(2007)119[1506:TNOMAE]2.0.CO;2.
- HOWELL, J.A.; E. SCHWARZ; L.A. SPALLETTI & G.D. VEIGA. 2005. The Neuquén Basin: an overview, p. 1-14 In: G.D. Veiga; L.A. Spalletti; J.A. Howell & E. Schwarz (Eds.). **The Neuquén Basin, Argentina: a case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics**. London, Geological Society Special Publications 252. 344p.
- HSIOU, A.S.; A.M. ALBINO & J. FERIGOLO. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). **Revista Brasileira de Paleontologia** **12(3)**: 225-230. doi:10.4072/rbp.2009.3.05
- HUBER, M. 2008. A hotter greenhouse? **Science** **321(5887)**: 353. doi: 10.1126/science.1161170.
- HULKA, C. & C. HEUBECK. 2010. Composition and provenance history of Late Cenozoic sediments in Southeastern Bolivia: Implications for Chaco Foreland Basin evolution and Andean uplift. **Journal of Sedimentary Research** **80(3)**: 288-299. doi: 10.2110/jsr.2010.029.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON STRATIGRAPHY. 2010. **International Stratigraphic Chart**. Available online at: <http://www.stratigraphy.org/column.php?id=Chart/Time%20Scale>. [Accessed: 17 fev 2012].
- JARAMILLO, C.A. 2002. Response of tropical vegetation to Paleogene warming. **Paleobiology** **28(2)**: 222-243. doi: 10.1666/0094-8373(2002)028<0222:ROTVTP>2.0.CO;2.
- JARAMILLO, C. 2009. How global warming affects tropical rainforests? A Paleogene perspective. **GNS Science Miscellaneous Series** **18**: 81-83.
- JARAMILLO, C.; M.J. RUEDA & G. MORA. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. **Science** **311**: 1893-1896. doi: 10.1126/science.1121380.

- JARAMILLO, C.; C. HOORN; S.A.F. SILVA; F. LEITE; F. HERRERA; L. QUIROZ; R. DINO & L. ANTONIOLI. 2010a. The origin of the Modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record, p. 317-333. In: C. HOORN & F.P. WESSELINGH (Eds.). **Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the Past**, 1st edition. Oxford, Wiley-Blackwell Publishing, 464 p.
- JARAMILLO, C.; D. OCHOA; L. CONTRERAS; M. PAGANI; H. CARVAJAL-ORTIZ; L.M. PRATT; S. KRISHNAN; A. CARDONA; M. ROMERO; L. QUIROZ; G. RODRIGUEZ; M.J. RUEDA; F. DE LA PARRA; S. MORÓN; W. GREEN; G. BAYONA; C. MONTES; O. QUINTERO; R. RAMIREZ; G. MORA; S. SCHOUTEN; H. BERMUDEZ; R. NAVARRETE; F. PARRA; M. ALVARÁN; J. OSORNO; J.L. CROWLEY; V. VALENCIA & J. VERVOORT. 2010b. Effects of rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary on Neotropical vegetation. **Science** **330**: 957-961. doi: 10.1126/science.1193833.
- JAUREGUIZAR, E.O. 1998. Paleocología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la “Edad de las planicies australes” (Mioceno Superior-Plioceno Superior). **Estudios Geológicos** **54**: 161-169.
- KELLEY, S. & E. GUROV. 2002. Boltysh, another end-Cretaceous impact. **Meteoritics & Planetary Science** **37**:1031-1043.
- KELLER, G. 2001. The end-cretaceous mass extinction in the marine realm: year 2000 assessment. **Planetary and Space Science** **49**: 817-830.
- KELLER, G.; W. STINNESBECK, T. ADATTE & D. STÜBEN. 2002. Multiple impacts across the Cretaceous-Tertiary boundary. **Earth-Science Reviews** **1283**, 1-37.
- KLEINERT, K. & M.R. STRECKER. 2001. Climate change in response to orographic barrier uplift: paleosol and stable isotope evidence from the late Neogene Santa María basin, northwestern Argentina. **Geological Society of America Bulletin** **113**: 728-742. doi: 10.1130/0016-7606(2001)113<0728:CCIRTO>2.0.CO;2.
- LATRUBESSE, E.M.; S.A.F. DA SILVA; M. COZZUOL & M.L. ABSY. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. **Journal of South American Earth Sciences** **23**: 61–80. doi: 10.1016/j.jsames.2006.09.021.

- LATRUBESSE, E.M.; M. COZZUOL; S.A.F. DA SILVA-CAMINHA; C.A. RIGSBY; M.L. ABSY & C. JARAMILLO. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. **Earth Science Reviews** **99**: 99-124. doi: 10.1016/j.earscirev.2010.02.005.
- LEITE, F.P.R. 2004. Palinologia, p. 55–90. In: D.F. ROSSETTI & A.M. GOES (Eds.). **O Neogeno da Amazônia Oriental**. Belém, Museu Paraense Emilio Goeldi. 222p.
- LIMA, M.R. & M.S. MELO. 1994. Palinologia de depósitos rudáceos da região de Itatiaia, Bacia de Resende, RJ. **Geonomos** **2**: 12-21.
- LOVEJOY, N.R.; E. BERMINGHAM & A.P. MARTIN. 1998. Marine incursion into South America. **Nature** **396**: 421-422. doi: 10.1038/24757.
- LUNDENBERG, J.G.; L.G. MARSHALL; J. GUERRERO; B. HORTON; M.C.S.L. MALABARBA; F. WESSELINGH. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers, p. 13-48. In: L.R. MALABARBA, R.E. REIS; R.P. VARI; Z.M. LUCENA & C.A.S. LUCENA (Eds.). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- MACHADO, L.G.; R. SCHELL-YBERT; R.T. BOLZON; M. DE A. CARVALHO & I. DE S. CARVALHO. 2008. Caracterização anatômica e morfológica de lenhos Miocênicos (Formação Solimões, Bacia do Acre) da Amazônia Sul-Occidental, p. 128. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología, 242p.
- MAIZATO, J.R.; M. DA S.P. REGALI & P. DE T.A. CASTRO. Análise biocronoestratigráfica e paleoclimática das Bacias Paleógenas e Neógenas do Gandarela e Fonseca – Quadrilátero Ferrífero – Minas Gerais, Brasil, p. 133. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología, 242p.
- MARINHO, T.S & I.S. CARVALHO. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** **27**: 36–41. doi: 10.1016/j.jsames.2008.11.005.
- MARQUILLAS, R.M.; I. SABINO; A.N. SIAL; C. DEL PAPA; V. FERREIRA & S. MATTHEWS. 2007. Carbon and oxygen isotopes of Maastrichtian–Danian shallow marine carbonates: Yacoraite Formation,

- northwestern Argentina. **Journal of South American Earth Sciences** **23(4)**: 304-320. doi: 10.1016/j.jsames.2007.02.009.
- MARSHALL, L.G. 1988. Land mammals and the great American interchange. **American Scientist** **76**: 380-388.
- MARSHALL, L.G.; R.F. BUTLER; R. DRAKE; G.H. CURTIS & R.H. TEDFORD. 1979. Calibration of the Great American Interchange. **Science** **204**: 272-279.
- MARSHALL, L.G.; C.C. SWISHER III; A. LAVENU; R. HOFFSTETTER & G.H. CURTIS. 1992. Geochronology of the mammal-bearing Late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. **Journal of South American Earth Sciences** **2**: 385-389.
- MAYR, G.; H. ALVARENGA & C. MOURER-CHAUVIRÉ. 2011. Out of Africa: fossils shed light in the origin of the hoatzin, an iconic neotropical bird. **Naturwissenschaften** **98**: 961-966. doi: 10.1007/s00114-011-0849-1.
- MCFADDEN, B.J.; T.E. CERLING & J.L. PRADO. 1996. Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. **Palaios** **11**: 319-327.
- MORA, A.; P. BABY; M. RODDAZ; M. PARRA; S. BRUSSET; W. HERMOZA & N. ESPURT. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin, p. 38-60 In: C. HOORN & F.P. WESSELINGH (Eds.). **Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the Past**, 1st edition. Oxford, Wiley-Blackwell Publishing, 464 p.
- MORAIS NETO, J.M.; K.A. HEGARTY; G.D. KARNER & F.F. ALKMIN. 2009. Timing and mechanisms for the generation and modification of the anomalous topography of the Borborema Province, northeastern Brazil. **Marine and Petroleum Geology** **26**: 1070-1086. doi: 10.1016/j.marpetgeo.2008.07.002.
- MORAES-SANTOS, H.; J.B. VILLANUEVA & P.M. TOLEDO. 2011. New remains of a gavialoid crocodylian from the late Oligocene-early Miocene of the Pirabas Formation, Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society** **163**: S132-S139. doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00710.x.
- MORGAN, J.; C. LARA; A. KEARSLEY; B. COLES; C. BELCHER; S. MONTANARI; E. DÍAZ-MARTÍNEZ; A. BARBOSA & V. NEUMANN. 2006. Analyses of shocked quartz at the global K-P boundary indicate an

- origin from a single, high-angle, oblique impact at Chicxulub. **Earth and Planetary Science Letters** **251(3-4)**, 264-279. doi: 10.1016/j.epsl.2006.09.009.
- MÖRNER, N.A. & C. SYLWAN. 1989. Magnetostratigraphy of the Patagonian moraine sequence at Lago Buenos Aires. **Journal of South American Earth Sciences** **2**: 385-389.
- MOURA, C.R.; T.L. DUTRA; T. WILBERGER; G. DE A. LAGES & V.C. DE MEDEIROS. 2008. Flora inédita de angiospermas para a bacia de Boa Vista, Paraíba, Brasil, p. 152. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Associação Latinoamericana de Paleobotânica y Palinología, 242p.
- NASCIMENTO-SILVA, M.V.; A.N. SIAL; V.P. FERREIRA; V.H. NEUMANN; J.A. BARBOSA; M.M. PIMENTEL & L.D. DE LACERDA. 2011. Cretaceous-Paleogene transition at the Paraíba Basin, Northeastern, Brazil: Carbon-isotope and mercury subsurface stratigraphies. **Journal of South American Earth Sciences** **32**: 379-392. doi: 10.1016/j.jsames.2011.02.014.
- NOBLET, V.; A. LAVENU & R. MAROCCO. 1996. Concept of continuum as opposed to periodic tectonism in the Andes. **Tectonophysics** **255**: 65-78.
- O'DEA, A.; J.B.C. JACKSON; H. FORTUNATO; J.T. SMITH; L. D'CROZ; K.G. JOHNSON & J.A. TODD. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** **104(13)**: 5501-5506. doi: 10.1073/pnas.0610947104.
- OLIVEIRA, F.A. DE; J.P. CAPUZZO; M. BARBERI; J. HOVIKOSKI & M. RÄNÄSEN. 2007. Caracterização da vegetação do distrito de Madre de Dios (Amazônia Peruana) durante o Mioceno Superior com base em análise palinológica e paleoecológica, p. 1-2. In: **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**. Caxambu, Sociedade de Ecologia do Brasil. Available online at: <http://www.seb-ecologia.org.br/viiiiceb/pdf/671.pdf>. [Accessed: 13 fev 2013].
- ONKEN, O.; G. CHONG; G. FRANZ; P. GIESE; H-J. GÖTZE; V.A. RAMOS & P. WIGGER (Eds.). 2006. **The Andes: active subduction orogeny**. Springer-Verlag, Berlin. 568 p.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. & CLADERA, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. **Journal of Arid Environments** **66**: 498-532. doi: 10.1016/j.jaridenv.2006.01.007.

- PASCUAL, R. 2006. Evolution and geography: the biogeographic history of South American land mammals. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **93**: 209-230. doi: 10.3417/0026-6493(2006)93[209:EAGTBH]2.0.CO;2.
- PASCUAL, R.; E. ORTIZ-JAUREGUIZAR & J.L. PRADO. 1996. Land-mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. **Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology** **30**: 265-319.
- PETRI, S. & V.J. FÚLVARO. 1983. **Geologia do Brasil** (Fanerozóico). T.A. Queiroz e Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, 631p.
- PEULVAST, J-P.; V.C. SALES; F. BÉTARD & Y. GUNNELL. 2008. Low post-Cenomanian denudation depths across the Brazilian Northeast: implications for a long-term landscape evolution at a transform continental margin. **Global and Planetary Change** **62**: 39-60. doi: 10.1016/j.gloplacha.2007.11.005.
- PIERAZZO, E. 2009. Cretaceous / Tertiary (C-P) boundary impact, climate effects, p. 217-221. In: GORNITZ, V. (Ed.). **Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments**. Dordrecht, Springer, 1047p.
- PITMAN III, W.C.; S. CANDE; J. LABRECQUE & J. PINDELL. 1993. Fragmentation of the Gondwana: the separation of Africa from South América, p. 15-34. In: P. GOLDBLATT (Ed.). **Biological relationships between Africa and South América**. London, Yale University Press, 630p.
- PONS, D. & D. DE FRANCHESCHI. 2007. Neogene woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. **Bulletin of Geosciences** **82(4)**: 343-354.
- POTTS, R.; A.K. BEHRENSMEYER; R.E. TAGGART; W.G. SPAULDING; J.A. HARRIS; B. VAN VALKENBURGH; L.D. MARTIN; J.D. DAMUTH & R. FOLEY. 1992. Late Cenozoic Terrestrial Ecosystems, p. 418-540. In: A.K. BEHRENSMEYER; J.D. DAMUTH; W.A. DiMICHELE; R. POTTS; H-D. SUES & S.L. WING (Eds.). **Terrestrial Ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals**. The University of Chicago Press, Chicago e Londres, 567p.
- POULSEN, C.J.; T.A. EHLERS & N. INSEL. 2010. Onset of convective rainfall during gradual Late Miocene rise of Central Andes. **Science** **328**: 490-493. doi: 10.1126/science.1185078.
- PROTHERO, D.R. 2009. Paleogene climates, p.728-733. In: GORNITZ, V. (Ed.). **Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments**. Dordrecht, Springer, 1047p.

- QUIROZ, L.I. & C.A. JARAMILLO. 2010. Stratigraphy and sedimentary environments of Miocene shallow to marginal marine deposits in the Urumaco Trough, Falcon Basin, western Venezuela, p. 153-172. In: M. SANCHEZ-VILLAGRA; O. AGUILERA & A.A. CARLINI (Eds.). **Urumaco and Venezuelan Palaeontology: The Fossil Record of the Northern Neotropics**. Bloomington, Indiana University Press, 288p.
- RABASSA, J. (Ed.) 2008. Late Cenozoic of Patagonia and Tierra del Fuego. **Developments in Quaternary Sciences 11**: 513p.
- REGALI, M.S.P.; N. UESUGUI & A.S. SANTOS. 1974. Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil. II. *Boletim Técnico Petrobrás* 17(4): 263-301.
- REIS, M.A.F. DOS. 2005. Chondrichthyan fauna from the Pirabas Formation, Miocene of Northern Brazil, with comments on paleobiogeography. **Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ** 28(2): 31-58.
- RIBEIRO, A.C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. **Neotropical Ichthyology** 4(2): 225-246. doi: 10.1590/S1679-62252006000200009.
- RIBEIRO, A.C.; F.C.T. DE LIMA & M.A. MENEZES. 2011. Biogeografia dos peixes de água doce da América do Sul, p. 261-276. In: C.J.B. DE CARVALHO & E.A.B. ALMEIDA (eds.), **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo, Rocca. 306p.
- RIBEIRO, G. DE C. 2010. **Avaliação morfológica, taxonômica e cronológica dos mamíferos fósseis da Formação Tremembé (Bacia de Taubaté), Estado de São Paulo, Brasil**. Dissertação de Mestrado. São Paulo, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Zoologia, 99p.
- RICCOMINI, C.; A.M. COIMBRA; L.G. SANT'ANNA; M.B. NETO & J.V. VALARELLI. 1996. Argilominerais do paleolago Tremembé e sistemas deposicionais relacionados (Paleógeno, *rift* continental do sudeste do Brasil). **Revista Brasileira de Geociências** 26(3): 167-180.
- RODDAZ, M.; S. BRUSSET; P. BABY & G. HÉRAIL. 2006. Miocene tidal-influenced sedimentation to continental Pliocene sedimentation in the forebulge–backbulge depozones of the Beni–Mamore foreland Basin (northern Bolivia). **Journal of South American Earth Sciences** 20: 351-368. doi: 10.1016/j.jsames.2005.11.004.

- ROMERO, E.J. 1993. South American Paleofloras, p. 62-85. In: P. GOLDBLATT (Ed.). **Biological relationships between Africa and South America**. Yale University Press, London (UK), 630p.
- ROSENBERGER, A.L. 1981. A mandible of *Branisella boliviana* (Platyrrhini, Primates) from the Oligocene of South América. **International Journal of Primatology** 2(1): 1-7.
- ROSSETI, D. DE F.; P.M. DE TOLEDO & A.M. Góes. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. **Quaternary Research** 63: 78-89. doi: 10.1016/j.yqres.2004.10.001.
- SAADI, A.; M. N. MACHETTE; K. M. HALLER; R. L. DART; L. BRADLEY & A. M. P. D. SOUZA. 2002. **Map and database of Quaternary faults and lineaments in Brazil**. U.S. Geological Survey, Open-File Report 02-230. Available online at: <http://pubs.usgs.gov/of/2002/ofr-02-230>. [Accessed: 13 fev 2013].
- SAENZ, C.A.T.; J.C. HADLER NETO; P.J. IUNES; S. GUEDES; P.C. HACKSPACHER; L.F.B. RIBEIRO; S.R. PAULO & A.M. OSORIO. 2005. Thermochronology of the South American platform in the state of São Paulo, Brazil, through apatite fission tracks. **Radiation Measurements** 39: 635-640. doi: 10.1016/j.radmeas.2004.08.005.
- SALGADO, L.; M. FERNÁNDEZ & M. TALEVI. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. **Ameghiniana** 44(3): 513-523.
- SANTOS, C.; C. JARAMILLO; G. BAYONA; M. RUEDA & V. TORRES. 2008. Late Eocene marine incursion in north-western South America. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 264: 140-146. doi: 10.1016/j.palaeo.2008.04.010.
- SANTOS, D.B. DOS; M.J. GARCIA, A.R. SAAD & C.A. BISTRICHI. 2010. Palinoestratigrafia da Formação Itaquaquecetuba, Bacia de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia** 13(3): 205-220.
- SILVA, W.G. DA; P.A. DE SOUZA & M. ARAI. Palinologia do intervalo Neogênico do Poço-2-CA-1-RS (Curral Alto, RS), Bacia de Pelotas, p. 202. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de**

- Paleobotânicos e Palinólogos.** Porto Alegre, Associação Latinoamericana de Paleobotânica y Palinología, 242p.
- SIMPSON, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. **American Scientist** **38**: 261-389.
- SOUZA, Z.S.; P.M. VASCONCELOS; M.A.L. NASCIMENTO; F.V. SILVEIRA; H.S. PAIVA; L.G.S. DIAS; D. THIEDE & I.O. CARMO. 2003. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of Mesozoic and Cenozoic magmatism in NE Brazil, p. 691-694. In: **IV South American Symposium on Isotope Geology**. CD-ROM. Salvador, CBPM.
- SOUZA, Z.S., P.M. VASCONCELOS, M.A.L. NASCIMENTO, F.V.SILVEIRA, H.S. PAIVA, L.G.S. DIAS, M.C.D. VIEGAS, A.C. GALINDO & M.J.R. OLIVEIRA. 2004. Geocronologia e geoquímica do magmatismo cretácico a terciário no nordeste do Brasil, p. S32-T607. In: **42 Congresso Brasileiro de Geologia**. CD-ROM. Araxá.
- TAUBER, A.A. 1997. Paleoeología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. **Ameghiniana** **34**: 517-529.
- THOMAS, E.; H. BRINKHUIS; M. HUBER & U. RÖHL. 2006. An ocean view of the Early Cenozoic greenhouse world. **Oceanography** **19(4)**: 94-103. doi: 10.5670/oceanog.2006.08.
- TORRA, R. 2005. The Chaco Paraná Basin rift system: an approach to the tectonic-stratigraphical evolution from Late Cretaceous to Quaternary South America. **Ciência e Natura UFSM** **27(2)**: 25-64.
- TURNER, J.P.; P.F. GREEN; S.P. HALFORD & S.R. LAWRENCE. 2008. Thermal history of the rio Muni (West Africa)-NE Brazil margins during continental breakup. **Earth and Planetary Science Letters** **270**: 354-367. doi: 10.1016/j.epsl.2008.04.002.
- UBA, C.E.; M.R. STRECKER & A.K. SCHMITT. 2007. Increased sediment accumulation rates and climatic forcing in the central Andes during the late Miocene. **Geology** **35(11)**: 979-982. doi: 10.1130/G224025A.1.
- UBA, C.E.; C-A HASLER; L.A. BUATOIS; A.K. SCHMITT & B. PLESSEN. 2009. Isotopic, paleontologic, and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. **Geology** **37(9)**: 827-830. doi: 10.1130/G30014A.1.

- ULIANA, M.A. & BIDDLE, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of southern South América. **Revista Brasileira de Geociências** **18(2)**: 172-190.
- VEIGA, E.J.; M.B.C. BERNARDES-DE-OLIVEIRA & M.C. DE CASTRO-FERNANDES. 2008. Nova forma foliar Fabácea da Formação Tremembé, Paleógeno da Bacia de Taubaté, no município de Taubaté, SP, Brasil, p. 226. In: D.R. BOARDMAN (Org.). **XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos**. Porto Alegre, Associação Latinoamericana de Paleobotânica y Palinología, 242p.
- VIEIRA, E.M. & D.A. DE MORAES. 2003. Carnivory and insectivory in neotropical marsupials, p. 271-284. In: M. JONES; C. DICKMAN & M. ARCHER (Eds.). **Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials**. CSIRO Publishing, Collingwood, 486p.
- WANDERLEY-FILHO, J.R.; J.E. EIRAS, P.R. DA C. CUNHA & P.H. VAN DER VEN. 2010. The Paleozoic Solimões and Amazonas basins and the Acre foreland of Brazil, p. 29-37. In: C. HOORN & F.P. WESSELINGH (Eds.). **Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the Past**, 1st edition. Oxford, Wiley-Blackwell Publishing, 464 p.
- WEBB, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. **Annual Review of Ecology and Systematics** **9**: 393-426.
- WEBB, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. **Paleobiology** **17(3)**: 266-280.
- WERNECK, F. DE P.; G.R. COLLI & L. J. VITT. 2009. Determinants of assemblage structure in Neotropical dry forest lizards. **Austral Ecology** **34(1)**: 97-115. doi: 10.1111/j.1442-9993.2008.01915.x.
- WESTERHOLD, T.; U. RÖHL; H.K. MCCARREN & J.C. ZACHOS. 2009. Latest on the absolute age of the Paleocene–Eocene Thermal Maximum (PETM): new insights from exact stratigraphic position of key ash layers +19 and –17. **Earth and Planetary Science Letters** **287**: 412-419. doi: 10.1016/j.epsl.2009.08.027.
- WING, S.L.; H-D. SUES; B.H. TIFFNEY; R.K. STUCKY; D.B. WEISHAMPEL; R.A. SPICER; D. JABLONSKI; C.E. BADGLEY; M.V.H. WILSON & W.L. KOVACH. 1992. Mesozoic and Early Cenozoic Terrestrial Ecosystems, p. 327-416. In: A.K. BEHRENSMEYER; J.D. DAMUTH; W.A. DIMICHELE; R. POTTS; H-D. SUES & S.L. WING (Eds.). **Terrestrial Ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals**. Chicago e Londres, The University of Chicago Press, 567p.

- WYSS, A.R.; J.J. FLYNN; M.A. NORELL; C.C. SWISHER III; M.J. NOVACEK; M.C. MCKENNA & R. CHARRIER. 1994. Paleogene mammals from the Andes of Central Chile: a preliminary taxonomic, biostratigraphic, and geochronologic assessment. **American Museum Novitates** **3098**: 1-31.
- ZACHOS, J.; M. PAGANI; L. SLOAN; E. THOMAS & K. BILLUPS. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to the present. **Science** **292**: 686-693. doi: 10.1126/science.1059412.
- ZALÁN, P.V. & J.A.B. DE OLIVEIRA. 2005. Origem e evolução estrutural do sistema de riftes Cenozóicos do sudeste do Brasil. **Boletim Geociências Petrobras** **13(2)**: 269-300.
- ZANÃO, R.; J.C. DE CASTRO & A.R. SAAD. 2006. Caracterização geométrica de um sistema fluvial, Formação Itaquaquecetuba, Terciário da Bacia de São Paulo. **UNESP Geociências** **25(3)**: 307-315.
- ZANELLA, F.C.V. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul, p. 198-220. In: C.J.B. DE CARVALHO & E.A.B. ALMEIDA (Eds.), **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. São Paulo, Rocca, 306p.

CAPÍTULO 3

INVESTIGANDO O ISOLAMENTO ESPLÊNDIDO DA AMÉRICA DO SUL:
BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA DOS THAMNOPHILIDAE (AVES: PASSERIFORMES)³

³ *Capítulo formatado conforme as normas do periódico Systematic Biology*

Abstract. South America (SA) was an island for much of the Cenozoic, leading some authors to suggest that the great levels of biological diversity found in the continent were due a period of “splendid isolation”. Even so, during this period there were several geological and climatic changes that could have affected the evolution of the lineages isolated in SA. Among the bird taxa that evolved this isolation, one of the most suitable to the study of the biogeography of forest areas in the continent is the *Thamnophilidae*, which includes mostly forest species with a low dispersal capacity. We used a time-calibrated phylogeny of the family including 97% of its species and different methods of ancestral area reconstruction to evaluate some of the several hypotheses that could have affected the evolution of the *thamnophilids* in SA. Additionally, we mapped the species richness of clades involved in events of divergence between the northwest and east regions of the continent for the periods of the Miocene and Pliocene. Despite the differences between the results of the different methods of reconstruction, there were points of agreement between them. The ancestral area of the *Thamnophilidae* was the northwestern region of SA, from where they colonized other areas of the continent, with some lineages evolving for a time in these other regions, and then moving back to the Amazonia forest. This supports the occurrence of the mechanisms proposed in the out-of-the-tropics and the taxon cycle hypothesis as involved in the geographic evolution of the *Thamnophilidae* in SA. The geographical distribution of the clades that diverged in the different periods suggests that during the Miocene the northwest and east regions of the continent could have been connected by humid forests at more south-central regions, whereas for the Pliocene they suggest a connection through dry forests north-central areas.

Resumo. A América do Sul (AS) foi uma ilha por muito do Cenozóico, levando alguns autores a sugerirem que os grandes níveis de diversidade biológica encontrados no

continente foram devidos a um período de “isolamento esplêndido”. Mesmo assim, durante este período ocorreram diversas mudanças geológicas e climáticas que podem ter afetado a evolução das linhagens isoladas na AS. Entre os táxons de aves que evoluíram em isolamento, um dos mais favoráveis ao estudo da biogeografia de ambientes florestais são os *Thamnophilidae*, que incluem principalmente espécies florestais com uma baixa capacidade de dispersão. Foi utilizada uma filogenia calibrada temporamente incluindo 97% das espécies e diferentes métodos de reconstrução de área ancestral para avaliar algumas das diferentes hipóteses que podem ter afetado a evolução dos *thamnophilídeos* na AS. Adicionalmente, foi mapeada a riqueza de espécies dos clados envolvidos em eventos de divergência entre as regiões noroeste e o leste do continente para os períodos do Mioceno e Plioceno. Apesar das diferenças entre os resultados dos diferentes métodos de reconstrução, houve pontos de concordância entre eles. A área ancestral dos *Thamnophilidae* foi a região noroeste da AS, de onde eles colonizaram outras áreas do continente, com algumas linhagens evoluindo por um tempo nestas outras regiões, e então voltando para a região da floresta amazônica. Tais resultados suportam a ocorrência de mecanismos propostos nas hipóteses de saída-dos-tropicais e de ciclo de táxons na evolução da distribuição geográfica dos *Thamnophilidae* na AS. A distribuição geográfica dos clados que divergiram em diferentes períodos sugere que durante o Mioceno as regiões noroeste e leste do continente podem ter sido conectadas por florestas úmidas na região centro-sul, enquanto que para o Plioceno os dados indicam uma conexão por florestas secas na região centro-norte.

A América do Sul (AS) é o continente que apresenta a maior riqueza de aves do planeta (Haffer, 1990) e diversos fatores tem sido apontados como importantes para gerar tamanha diversidade. Após a separação de Gondwana, a AS se tornou um continente ilha durante grande parte do Cenozóico, desde a abertura da passagem de Drake no Oligoceno (c. 29 M.a) (Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006) até o surgimento de uma possível conexão intermitente com a América do Norte por uma península entre 19-6 Ma (Kirby et al., 2008), e o posterior fechamento do canal do Panamá há cerca de 3,2 Ma (Coates e Obando, 1996). Tal história geológica é considerada por diversos autores como fonte da grande diversidade de táxons autóctones existentes ainda hoje na AS, como os Xenarthra (i.e. Bradipodidae, Dasypodidae, Myrmecophagidae) (Delsuc et al., 2004) e os primatas do novo mundo (Platyrrhini) (Rosenberger et al., 2008), além de outros já extintos (Behrensmeyer et al., 1992; Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006). A origem desta diversa fauna autóctone e endêmica da AS é geralmente atribuída ao período sem conexão com outros continentes, no que alguns autores chamaram de “isolamento esplêndido” (Simpson, 1980; Ricklefs, 2002).

Dentre as aves, dez famílias da subordem Tyranni são endêmicas da região neotropical e começaram a se diversificar no Eoceno (Cracraft e Baker, 2009, Irestedt et al., 2009), um pouco antes da AS estar completamente isolada. Durante o período em que tais famílias evoluíram, o continente se tornou uma ilha e passou por diversas mudanças em sua paisagem, como o soerguimento dos Andes no oeste e o processo de formação das Serras no leste do continente, diversas transgressões e regressões marinhas, além de uma mudança gradual na metade sul do continente de um ambiente florestal para formações mais abertas (vide Capítulo 2; Behrensmeyer et al., 1992; Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006; Mora et al., 2010). Por outro lado, o entendimento de como a dinâmica evolução geológica e de paisagens na AS afetou a diversificação dessas famílias ainda é incompleto, estando restrito principalmente a estudos envolvendo poucos táxons (e.g. Miller et al., 2008; Mata et al., 2009; Caparroz et al., 2009)

ou restritos geograficamente a uma parte do continente (Gómez et al., 2010) (mas veja Ohlson et al., 2008; Irestedt et al., 2009; Derryberry et al., 2011).

Dentre as famílias de Tyranni endêmicas da AS, uma das primeiras a se diferenciar foi *Thamnophilidae*, que surgiu entre 54-31 milhões de anos (Ma) (Cracraft e Baker, 2009; Irestedt et al., 2009). Essa família inclui 224 espécies, que se distribuem do sul do México (uma espécie) ao norte da Argentina (Ridgely e Tudor, 1994; Sick, 1997; Zimmer e Isler, 2003), com a maior diversidade ocorrendo na Amazônia, onde podem ser encontradas até 50 espécies simpátricas (Isler et al., 1998; Zimmer e Isler, 2003). As espécies da família são predominantemente florestais, com poucas exceções (Sick, 1997; Zimmer e Isler, 2003), ocupando sub-bosque denso (Ridgely e Tudor, 1994) e relutando em cruzar áreas abertas (Skutch, 1996), apresentando uma baixa capacidade de dispersão (Zimmer e Isler, 2003; Reinert, 2008, Woltmann e Sherry, 2011). Todas as espécies de *Thamnophilidae* são insetívoras, e quase todas são sexualmente dimórficas (com exceção de *Pithys albifrons* e *Skutchia borbae*), formando casais estáveis e defendendo ativamente territórios ao longo do ano (Ridgely e Tudor, 1994; Skutch, 1996; Sick, 1997; Zimmer e Isler, 2003). Além disso, ambos os sexos tem papel ativo na construção de ninho, incubação e alimentação de filhotes, sendo ditas monogâmicas (Zimmer e Isler, 2003, mas veja Reinert, 2008; Sobotka, 2011).

Tradicionalmente a taxonomia da família baseou-se em caracteres morfológicos (Sclater, 1890; Ridgway, 1911; Cory e Hellmayr, 1924; Peters, 1951). Desde a década de 1990 uma série de estudos com vocalizações (i.e. Isler et al., 1998, 2008) e genética (i.e. Hackett e Rosenberg, 1990; Irestedt et al., 2004; Brumfield e Edwards, 2007; Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009; Bravo et al., 2012a,b; Belmonte-Lopes et al., 2012) têm sido realizados com os *Thamnophilidae*, os quais passaram a contar com uma filogenia relativamente bem resolvida e sustentada por várias fontes de evidências. Como os rápidos avanços no campo da genética, atualmente existem sequências de DNA para múltiplos genes

disponíveis de mais de 100 táxons da família na base de dados online GenBank-NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov/). Este conjunto de características históricas e biológicas, aliados as informações disponíveis, fazem com que os Thamnophilidae sejam especialmente interessantes para o estudo da biogeografia da AS.

Fatores que influenciaram evolução das aves na América do Sul

Existem diversas hipóteses sobre os fatores que influíram na evolução das aves na AS, com o número destas variando entre seis e doze, e apesar da maioria destas terem sido formuladas levando em consideração a Amazônia (i.e. Haffer, 1969, 1997; Nores, 1999), elas podem ser aplicáveis também a outras áreas (i.e. Nores, 1992, 1994). Uma das teorias mais difundidas é a dos refúgios florestais (Haffer, 1969), que considera que ciclos de umidade e aridez proporcionariam, respectivamente, a expansão e a retração das florestas, com a fragmentação de grandes contínuos florestais em áreas menores (refúgios florestais ou áreas de endemismo). Tal hipótese foi inicialmente formulada com base em distribuições congruentes e considerando os efeitos dos ciclos climáticos do Pleistoceno na região Amazônica, porém a mesma não é restrita temporalmente a este período ou à região amazônica (Haffer e Prance, 2001), tendo sido aplicada para explicar eventos vicariantes ou a persistência de populações também em outras regiões do globo (e.g. Stemberger, 1995; Gong et al., 2008; Mashkour et al., 2009).

Uma teoria similar é a hipótese de distúrbio e vicariância (*sensu* Haffer, 1997), que prevê interações competitivas entre as espécies e o isolamento local de populações em regiões da periferia da Amazônia devido ao isolamento e contrainvasão durante ciclos de frio/calor do Pleistoceno. Uma hipótese que pode ser considerada relacionada as duas ultimas é a hipótese dos museus (*sensu* Haffer, 2008), que prevê o isolamento e especiação de populações animais em pequenos bolsões de habitat montano em torno da Amazônia devido as mudanças

climáticas, porém sem grandes mudanças na vegetação. Uma hipótese relacionada a mudanças climáticas é a de densidade do dossel, em que as mudanças nesse extrato causariam a separação entre populações (“canopy-density hypothesis” *sensu* Haffer, 2008).

Dentro de um contexto histórico mais complexo, a hipótese paleogeográfica (“paleogeographic hypothesis” *sensu* Haffer, 1997) prevê que mudanças na distribuição terrestre e do mar ou na paisagem devido a movimentos tectônicos ou a mudanças no nível do mar formaram barreiras entre populações, levando a isolamento e especiação. Uma variante de tal teoria prevê um papel preponderante das transgressões marinhas na diversificação da avifauna da Amazônia devido à possível formação de diversas ilhas na região e ao isolamento de outras áreas (Nores, 1999, 2004). O papel dos rios como barreiras entre populações é contemplado pela hipótese dos rios (“river hypothesis” *sensu* Haffer, 1997), onde tais corpos de água atuam como barreiras entre populações, levando a diferenciação. Adicionalmente, existe uma variante da teoria dos refúgios que considera também o papel dos rios como barreiras entre populações (“River-refuge hypothesis” *sensu* Haffer, 1997).

Um estudo recente sugere que a evolução dos *Thamnophilidae* na Amazônia foi afetada por fatores ecológicos, como competição e filtragem por habitat (similaridade ecológica resultante de táxons proximamente relacionados permite sua coexistência em nível regional, mas não em nível local devido à competição) (Gómez et al., 2010). Uma teoria de ecológica normalmente implicada na evolução das aves da AS é a hipótese do gradiente (“gradient hypothesis” *sensu* Haffer, 1997), que de maneira similar a filtragem por habitat, prevê especiação parapátrica ao longo de um gradiente de ambientes sem separação das populações representadas. A hipótese do gradiente também pode ser relacionada a gradientes altitude ou latitude, com os mecanismos relacionados a este último permanecendo desconhecidos apesar dos dois séculos desde que sua existência deste foi descrita (Gaston e Blackburn, 2000; Jansson et al., 2013). Existem quatro teorias principais para explicar o aumento na riqueza de

espécies dos polos ao equador e que podem ser invalidadas utilizando os *Thamnophilidae*: (1) a hipótese de tempo de evolução, que sugere que os ambientes tropicais apresentam uma maior riqueza de espécies por serem antigos e acumularem espécies (Fischer, 1960); (2) a hipótese de conservadorismo tropical propõe que a maioria dos clados se origina nos trópicos (por serem ambientes antigos ou cobrirem uma grande área), com raras transições, se mantendo na região (e.g. Farrel et al., 1992; Rickefs e Schluter, 1993; Wiens e Donoghue, 2004); (3) a hipótese de saída dos trópicos (*out-of-the-tropics hypothesis*), que sugere que apesar da maioria dos clados se originar nos trópicos, eles tendem a expandir sua distribuição de forma a incluir outras latitudes, fazendo com que transições sejam frequentes e que diversos táxons da região temperada tenham origens na região tropical (Jablonski, 1993; Jablonski et al., 2006); e (4) a hipótese das taxas de diversificação, que propõe que estas devam ser maiores na região tropical (e.g. Rohde, 1992).

Alternativamente, a distribuição geográfica em biotas complexas podem ser estruturadas por pulsos ou ciclos de táxons como principais determinantes de expansões episódicas, colonização de novas áreas e isolamento em diferentes escalas temporais e espaciais, com tais eventos sendo causados por inovações evolutivas (Wilson, 1961; Erwin, 1985; Hoberg e Brooks, 2010). Estas hipóteses prevêm que episódios de expansão biótica devem resultar em mosaicos complexos, histórias reticuladas, e diferentes idades, origens e fontes para componentes específicos das biotas (Ricklefs e Bermingham, 2002; Hoberg e Brooks, 2010).

Dentro da ideia de utilizar áreas de distribuição congruente entre diversos táxons de aves, estudos anteriores identificaram áreas de endemismo em nível continental (33 áreas, Cracraft, 1985 [Fig. 4.1, A]) e regional (Stattersfield et al., 1998 [Fig. 4.1, B]; Silva e Bates, 2002; Silva et al., 2004 [Fig. 4.1, C]; Santos et al., 2007).

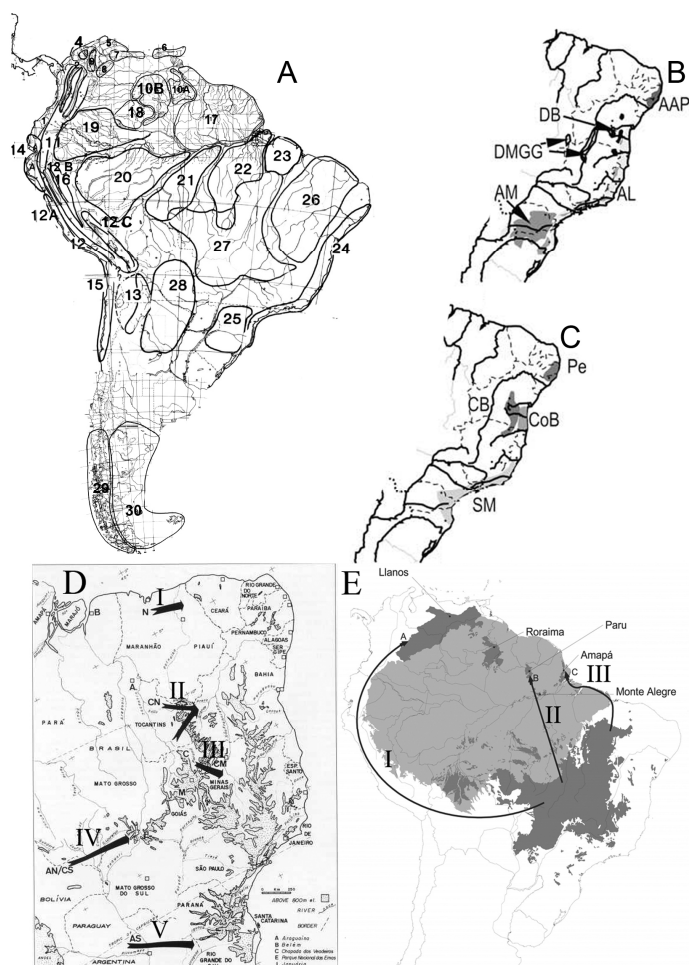


Figura 4.1. Principais áreas de endemismo no continente (adaptado de Cracraft 1985). B. Áreas de endemismo na Floresta Atlântica segundo Statterfield et al., 1998 (adaptado de Cabanne et al. 2008). C. Áreas de endemismo na Floresta Atlântica segundo Silva et al., (adaptado de Cabanne et al. 2008). D. Possíveis rotas de dispersão do norte e oeste do continente para leste (extraído de Willis 1992). E. Possíveis rotas de dispersão de aves de savanas.

Mesmo assim, apesar desses estudos demonstrarem padrões congruentes de distribuição entre diversas espécies e permitirem a inferência das relações históricas até certo ponto, os métodos utilizados por tais estudos não permitem uma precisa relação temporal com eventos históricos devido à ausência de qualquer tipo de calibração temporal. Dentro de cenários envolvendo dispersão e colonização de outras áreas, algumas possíveis rotas foram propostas. Willis (1992), trabalhando apenas com dados de distribuição e sem um componente temporal,

definiu cinco rotas possíveis para a dispersão do noroeste do continente para a região leste, sendo essas as rotas Norte-costeira (Fig. 4.1, D, I), Centro-Norte (“Ponte Mangabeiras”) (Fig. 4.1, D, II), Central (“Ponte Januária”) (Fig. 4.1, D, III), Andes-norte ou Centro-Sul (Fig. 4.1, D, IV) e Andes-sul (Fig. 4.1, D, V). Silva e Bates (2002) propuseram a existência histórica de três possíveis corredores conectando as savanas do norte da AS com a região do Cerrado, sendo estes o corredor Andino (Fig. 4.1, E, I), o corredor da Amazônia Central (Fig. 4.1, E, II) e o corredor costeiro (Fig. 4.1, E, III).

A existência de tal conjunto de hipóteses por si só sugere muitos fatores que podem ter influenciado na evolução geográfica dos *Thamnophilidae*, mas uma interpretação de quais realmente afetaram a família depende de uma filogenia datada e de uma reconstrução de áreas ancestrais. Existem diversas metodologias para a realização de tal reconstrução, com métodos desenvolvidos recentemente considerando também comprimento de ramos e incertezas nas reconstruções filogenética e biogeográficas (e.g. Ree et al., 2005; Nylander et al., 2008; Harris e Xiang, 2009; Yu et al., 2010, 2012; Ali et al., 2012). Dadas tais considerações, o objetivo do presente trabalho foi produzir uma filogenia datada dos *Thamnophilidae* e utilizar diferentes métodos de reconstrução biogeográfica para avaliar os fatores que podem ter influenciado na evolução geográfica da família.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção de sequências de DNA

Para a obtenção de material genético, foram coletados indivíduos de *Thamnophilidae* para retirada de tecido muscular, e quando viável foram coletadas amostras de penas e/ou sangue de espécies consideradas ameaçadas de extinção (e.g. Bush et al., 2004), sendo incluídas um total de 97% das espécies atualmente reconhecidas (224) e 100% dos gêneros (Anexo 1). As espécies para as quais não se obteve amostras foram *Myrmotherula sunensis*,

M. fluminensis, *Terenura sicki*, e *Schistocichla caurensis*. Foram utilizadas múltiplas amostras de algumas espécies de ampla distribuição. Os indivíduos coletados foram taxidermizados e depositados na Coleção Ornitológica do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre (MCP), Museu de História Natural do Capão da Imbuia (MHNCI) e Louisiana State University Museum of Natural History (LSUMZ). Adicionalmente foram também utilizados tecidos cedidos por outras seis coleções (vide Anexo 1). Como grupos externos foram amostrados 12 indivíduos, incluindo ao menos um representante de todas as outras famílias na infraordem Furnariides (Formicariidae, Rhinocryptidae, Grallariidae, Furnariidae, Conopophagidae, and Melanopareiidae; Moyle et al., 2009) e Tyrannides (Pipridae, Tytiridae, Cotingidae, Tyrannidae; Tello et al., 2009), e as famílias Eurylaimidae e Acanthisittidae (Anexo 1).

Para extração do DNA total das amostras, foi utilizado o kit de extração DNeasy[®] (Quiagen Inc.) segundo as instruções do fabricante. Após a obtenção dos extratos, os mesmos foram examinados quanto à concentração e pureza com a utilização de um espectrofotômetro Nanodrop[®]. As amostras obtidas foram amplificadas pela reação em cadeia da polimerase seguindo os protocolos de Brumfield et al. (2007) para três mitocondriais codificantes de proteínas (citocromo B – CYB, 1.045 pares de bases; NADH desidrogenase subunidade 2 – ND2, 1.041 pb; NADH desidrogenase subunidade 3 – ND3, 351 bp) e um íntron nuclear (íntron 5 do β -fibrinogenio, 568 pb). Adicionalmente foram obtidas sequências de dois genes nucleares codificantes (gene de recombinação e ativação 1 – RAG1, 2.875 pb; gene de recombinação e ativação 2 – RAG2, 1.152 pb) utilizando os protocolos de Groth e Barrowclough (1999) e Barker et al. (2002) para um subgrupo das amostras incluindo todo o grupo externo e representantes de todos os clados a nível de gênero.

Todos os genes foram sequenciados bidirecionalmente para verificar acuidade. Sequências de consenso foram produzidas a partir das fitas 3' e 5' de cada gene no programas

STADEN 1.6 e SEQUENCHER 4.7 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI). As sequências geradas foram combinadas com outras obtidas por estudos prévios disponíveis no GenBank (Brumfield e Edwards 2007; Brumfield et al. 2007; Moyle et al. 2009; Gómez et al. 2010; Derryberry et al. 2011; Belmonte-Lopes et al., 2012; Bravo, 2012; Bravo et al., 2012a,b), totalizando ao menos um indivíduo por espécie de Thamnophilidae (220 espécies) e 272 terminais para as análises filogenéticas. As sequências foram alinhadas utilizando o programa MAFFT v. 6 (Kato et al. 2002), sendo utilizado o programa GENEIOUS PRO v5.5 (Biomatters Inc.) para gerar um alinhamento concatenado.

Análises filogenéticas e datação molecular

Utilizando a metodologia descrita por Li et al. (2008), foi obtido que o esquema de particionamento dos dados mais informativo utilizou cada posição dos códons separadamente e o íntron nuclear, em um total de 16 partições. Foi utilizado o programa MRMODELTEST 2.3 (Nylander, 2004) e valores de verossimilhança calculados no programa PAUP* (Swofford, 2003) para avaliar o melhor entre 24 modelos de substituição de DNA para cada partição segundo o Critério de Informação de Akaike (Akaike, 1974). A filogenia dos Thamnophilidae foi inferida utilizando uma metodologia Bayesiana no programa BEAST v 1.7.4 (Drummond & Rambaut, 2007). Foi utilizado um relógio molecular log-normal relaxado utilizando a divergência de *Acanthisitta* dos demais Passeriformes e *Nestor* dos outros Psittaciformes como ponto de calibração (vide Bravo, 2012), que ocorreu durante a separação da Nova Zelândia e Antártica entre 82 e 85 milhões de anos atrás (Ma) (Cracraft, 2001; Barker et al., 2004; Ribas et al., 2007).

Utilizando a hipótese de um prior restringindo a divergência de *Acanthisitta* dos demais Passeriformes entre 82 e 85 Ma, foi inferida a filogenia dos Thamnophilidae utilizando um modelo lognormal sem correlação (Drummond et al., 2006), com um *prior* de Yule para

forma da árvore, sem restrições à mesma, e distribuição lognormal. Também foram utilizadas distribuições lognormais para os valores dos *priors* de taxas de substituição e frequência de bases, e uma distribuição Γ utilizando médias no espaço real. Foram realizadas duas réplicas desta análise utilizando uma cadeia de Markov Monte-Carlo com 200.000.000 de gerações e amostragem a cada 1.000. Os valores de verossimilhança das réplicas foram comparados no programa TRACER 1.5. (Rambaut e Drummond, 2009) e no servidor AWTY (Wilgenbusch et al., 2004. Nylander et al., 2008b). Não foram encontradas diferenças significativas entre as réplicas, com ambas obtendo um tamanho amostral estimado (ESS) maior que 400 para todos os parâmetros. As árvores obtidas (exceto pelo descarte dos 25% iniciais da cadeia de Markov) foram utilizadas para produzir uma árvore de consenso baseada na regra de maioria de 50% baseada nos comprimentos de ramos medianos utilizando o programa TREEANNOTATOR 1.7.4 (Drummond e Rambaut, 2007).

Análises Biogeográficas

Com base na distribuição atual das espécies de *Thamnophilidae*, estas foram categorizadas como ocorrendo em ao menos uma de sete diferentes regiões neotropicais definidas com base em sua história geológica, afinidade entre habitats, e importância na distribuição da família. As regiões utilizadas foram (1) Floresta Atlântica, (2) Cerrado-Chaco, (3) Nordeste do Brasil, (4) Amazônia, (5) Escudo das Guianas-Llanos, (6) Andes (acima de 800 m s.n.m.) e (7) América do Sul trans-Andina e América Central (Fig. 4.2). Tais regiões correspondem grosseiramente a diferentes biomas ou tipos principais de vegetação, os quais representam uma complexa comunidade biótica caracterizada por plantas e animais distintos. Preferiu-se utilizar tal esquema ao invés de outro baseado nas diversas propostas de áreas de endemismo para o continente devido a: (I) os programas utilizados para as análises permitem apenas um número restrito de áreas e o presente estudo se propõe a fazer análises a nível continental (e

cada bioma pode incluir diversas áreas de endemismo); (II) as diferentes propostas de áreas de endemismo para AS não são totalmente congruentes entre si; (III) Muitas das diferentes metodologias utilizadas para o estabelecimento de áreas de endemismo não consideram nenhum componente temporal, gerando apenas regiões de congruência de distribuição entre táxons diversos, as quais não necessariamente apresentam qualquer componente histórico, podendo representar apenas similaridade nos nichos ocupados por espécies que não necessariamente evoluíram na mesma região (da mesma forma que as áreas utilizadas), (IV) não existe nenhuma proposta para Aves que tenha sido obtida por métodos que considerem um componente temporal, o que põe em dúvida sua utilização conjuntamente com uma filogenia datada, pois o agrupamento de clados de diferentes idades ou relacionamentos filogenéticos incertos descaracteriza as propostas existentes segundo a definição de Harold e Mooi (1994) de áreas de endemismo.

Uma espécie foi assinalada para uma determinada região em particular apenas se esta representasse um terço ou mais de sua distribuição. Os táxons também foram assinaladas para áreas onde ocorrem populações intra-específicas disjuntas, que sempre que possível foram representadas por mais de um terminal. Para permitir uma interpretação mais clara dos resultados foram realizadas análises prévias permitindo um máximo variável de seis a duas áreas na reconstrução de um nó ancestral. Utilizando o número de áreas mais informativo (duas áreas), foram utilizadas quatro metodologias para estimar as áreas de ocorrência dos nós ancestrais dos *Thamnophilidae*. As metodologias utilizadas foram de dispersão-extinção-cladogenese (DEC) (Ree e Smith, 2008), abordagem Bayesiana a análise de dispersão-vicariância (ou S-DIVA) (Nylander et al., 2008; Harris e Xiang, 2009), análise por cadeia de Markov-Monte Carlo (MCMC) binária (Ali et al., 2012), e reconstrução por parcimônia não ordenada.

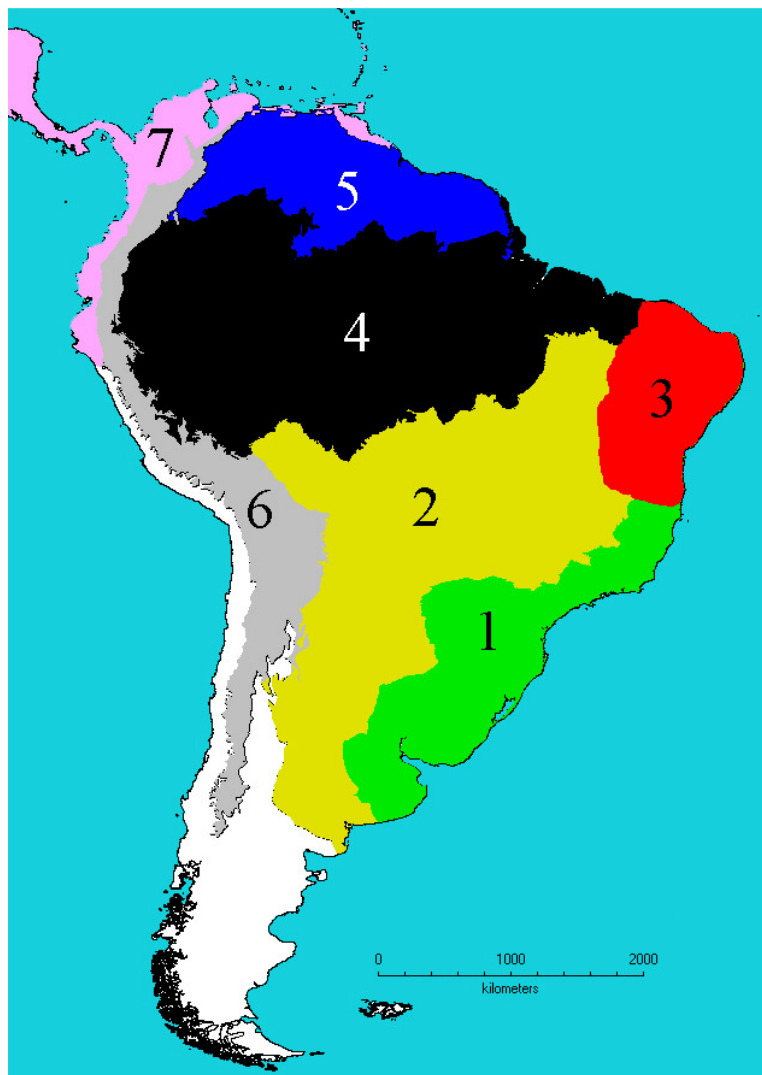


Figura 4.2. Áreas utilizadas para as análises biogeográficas. foram (1) Floresta Atlântica, (2) Cerrado-Chaco, (3) Nordeste do Brasil, (4) Amazônia, (5) Escudo das Guianas-Llanos, (6) Andes (acima de 800 m s.n.m.) e (7) América do Sul trans-Andina e América Central.

As análises pela metodologia de DEC foram implementadas no executável em C++ LAGRANGE 0.1 (Ree e Smith, 2008). Essa metodologia permite que sejam incorporadas informações sobre tempo de divergência das linhagens e disponibilidade de conexões (rotas de dispersão), no chamado modelo de dispersão-extinção-cladogênese (DEC) (Ree et al., 2005; Ree e Smith, 2008). Essa análise utiliza um modelo que tem como parâmetros as áreas de interesse (que são mantidas para toda análise), as conexões (especificadas como a

probabilidade de dispersão entre determinadas áreas em determinados intervalos de tempo) e as linhagens (representadas pelos nós internos da árvore) (Ree et al., 2005). Para cada linhagem é construída uma matriz de probabilidades de transição entre as distribuições possíveis no tempo de sua origem para as distribuições possíveis no final da duração da linhagem (quando esta alcança o tempo presente) (Ree et al., 2005). A matriz é construída em forma de algoritmo a partir do modelo DEC para evolução de distribuição geográfica, e tem como componentes taxa de dispersão de i para j e taxa de extinção local na área i . Essa matriz é utilizada junto com os cenários de herdabilidade de distribuição previamente definidos, para calcular a verossimilhança dos cenários de herdabilidade de distribuição através da integração das probabilidades condicionais (Ree e Smith, 2008). Não foi possível utilizar a codificação em sete áreas para tal análise, pois a utilização das áreas da Amazônia e escudo das Guianas/Llanos gerou um problema de convergência nas análises, possivelmente devido aos dados serem pouco informativos e gerarem uma superfície de verossimilhança achatada (Richard Ree, com. pess. 2013). Desta forma, para possibilitar as análises por esta metodologia as duas regiões citadas acima foram tratadas como uma única área.

A metodologia S-DIVA foi implementada no programa RASP 2.1 (Yu et al., 2010), que determina a frequências das áreas ancestrais reconstruídas para um nó como o número de vezes um área ocorre no conjunto de reconstruções desse nó em um conjunto de árvores, e soma o produto dessas frequências e da probabilidade do nó em todas as reconstruções para obter a probabilidade da área ancestral (Nylander et al., 2008a; Harris e Xiang, 2009; Yu et al., 2010). Tal metodologia é baseada na utilização da análise de dispersão-vicariância (DIVA) (Ronquist, 1997, 2001) para um conjunto de árvores gerado por análises de inferência Bayesiana de filogenias, desta forma gerando uma pseudo-distribuição posterior das áreas ancestrais de cada nó (Nylander et al. 2008; Harris e Xiang, 2009). Tal abordagem contorna dois problemas identificados na atual implementação da análise de dispersão-vicariância

(DIVA), pois esta ignora a incerteza na inferência filogenética, sendo as áreas ancestrais são reconstruídas em apenas uma árvore na qual se assume não haver erros (Nylander et al., 2008) e produz múltiplas reconstruções igualmente parcimoniosas que frequentemente resultam em múltiplas reconstruções para nós ancestrais (Ronquist, 1997; Nylander et al., 2008).

O método de cadeia de Markov-Monte Carlo binária foi proposto por Yu et al. (2012), e analisa a probabilidade de uma área ou conjunto de áreas estar presente em um nó ancestral por meio de cadeias de Markov-Monte Carlo binárias. Tal método foi implementado no programa RASP 2.1 (Yu et al., 2010), utilizando o modelo JC+ Γ com distribuição nula na raiz, dez cadeias simultâneas de 5.000.000 de gerações, com amostragem a cada 100. A análise por parcimônia representa um dos primeiros métodos de reconstrução de reconstrução de caracteres em árvores filogenéticas (Fitch, 1971), e continua a ser utilizado para análise de reconstrução de áreas ancestrais (e.g. DaCosta e Klicka, 2008). A análise por parcimônia foi implementada no programa MESQUITE 2.75 (Maddison e Maddison, 2011). Para tal análise as áreas foram codificadas como um único caráter multiestado, incluindo entre os caracteres todas combinações de áreas encontradas nas distribuições atuais dos *Thamnophilidae*.

Para comparar entre as diferentes metodologias foram analisados o número, idade, e intervalo de confiança dos eventos independentes de transição entre áreas em relação aos nós internos da árvore. Tais eventos foram definidos como a ocorrência de uma área em um nó filho que não era ocupada na reconstrução de seu nó ancestral, representando um evento de colonização de uma nova região por dispersão. Eventos adicionais necessários para alguns terminais da árvore alcançarem sua distribuição atual a partir de seu nó ancestral com distribuição diferente não foram computados devido a impossibilidade de precisar sua idade. No caso das metodologias que utilizam probabilidades para a reconstrução dos nós, foi considerada apenas a reconstrução mais provável. As reconstruções utilizadas são apresentadas na Figura S1 e Tabela S1. Também foi mapeada a riqueza de espécies entre

clados que apresentaram eventos de isolamento geográfico (vicariância) entre o noroeste e o leste do continente. Para a elaboração de tais mapas foram utilizados dois períodos, o Mioceno (c. 23-5,3 Ma) e o Plioceno/Pleistoceno (c. 5,3 Ma ao presente). Os mapas foram estimados a partir das diferentes reconstruções e mapas de distribuição disponíveis no site www.natureserve.org no programa SAM 4.0 (Rangel et al., 2010), utilizando células de 0,5° de longitude por 0,5° de latitude. Todas as espécies de um clados foram utilizadas quando a reconstrução das áreas ancestrais foi simétrica em relação as áreas, porém em casos de eventos isolados (um único terminal esta envolvido na transição) ou reconstruções não simétricas (envolvendo clados com a ocorrência de eventos independentes de colonização de uma mesma área) se utilizou a(s) espécie(s) envolvida na disjunção, e as espécies encontradas em um nó anterior e um nó posterior.

RESULTADOS

Os resultados da relação dos *Thamnophilidae* com os grupos externos utilizados na filogenia datada são congruentes com os de estudos anteriores e não são apresentados. A árvore para os *Thamnophilidae* é apresentada na Figura S1. A divergência entre as duas principais linhagens de Tyranni na AS (Tyrannides e Furnariides) foi datada no Cretáceo Tardio, a c. 72,42 Ma (95% HPD 63,65-81,67 Ma). A divergência da linhagem que inclui Formicariidae, Grallaridae, Conopophagidae, Melanopareidae e *Thamnophilidae* dos demais Furnariides ocorreu no Paleoceno, a c. 62,39 Ma (95% HPD 54,04-70,7 Ma), sendo que os *Thamnophilidae* se separaram destas outras famílias no início Eoceno, a c. 55,72, Ma (95% HPD 47,59-63,27 Ma). A diversificação dos *Thamnophilidae* se iniciou no Oligoceno com as espécies de Euchrepomidinae, a c. 32,73 Ma (95% HPD 28,48-37,26 Ma), sendo seguida pela diversificação das subfamílias *Thamnophilinae* e *Myrmornitinae* (mediana = 31,05 Ma, 95% HPD 27,05-35,19 Ma). Dentre os *Thamnophilinae*, as linhagens que deram origem às tribos

desta subfamília começaram a se diversificar no Oligoceno Tardio, com a primeira a divergir sendo Microrhopini (mediana = 26,98 Ma, 95% HPD 23,56-30,5 Ma), seguida pelos Formicivorini (mediana = 26,12 Ma, 95% HPD 22,71-29,37 Ma), Thamnophilini (mediana = 25,17 Ma, 95% HPD 22,01-28,42 Ma) e pela separação de Pithyini e Pyriglenini (mediana = 24,45 Ma, 95% HPD 21,39-27,63 Ma). A divergência entre populações da mesma espécie apresentou uma média de $2,75 \pm 1,96$ Ma, variando de 6,94 Ma (95% HPD 5,02-9,17 Ma) entre populações de *Microrhophias quixensis* do Peru e Panamá, a 0,16 Ma (95% HPD 0,04-0,32 Ma) em populações de *Thamnophilus doliatus* da Bolívia e do estado brasileiro de São Paulo.

Análises biogeográficas

Quando consideradas todas as áreas, os diferentes métodos de reconstrução biogeográfica concordam que todas as regiões analisadas possuem uma fauna de Thamnophilidae proveniente de eventos de colonização independentes, com a maioria das transições entre áreas ocorrendo nos últimos 10 Ma (Figs. 4.3, S1; Tabela S1). Os métodos também apresentam concordância entre os padrões de distribuição das espécies envolvidas em eventos de disjunção entre o leste e o noroeste do continente (Figs. 4.4, 4.5, 4.6). Os eventos do Mioceno envolveram principalmente espécies de florestas úmidas, que por suas distribuições sugerem uma possível ligação entre a região amazônica e o leste do continente através do leste da Bolívia e Paraguai e dos estados brasileiros do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Santa Catarina. Por outro lado, os eventos do Plioceno/Pleistoceno envolveram diversas espécies que utilizam ambientes mais secos, sugerindo um possível ligação entre a região norte e o leste do continente através da Mesoamérica, Andes e Guianas, contornando a região nuclear da Amazônia e seguindo pelo Brasil central.

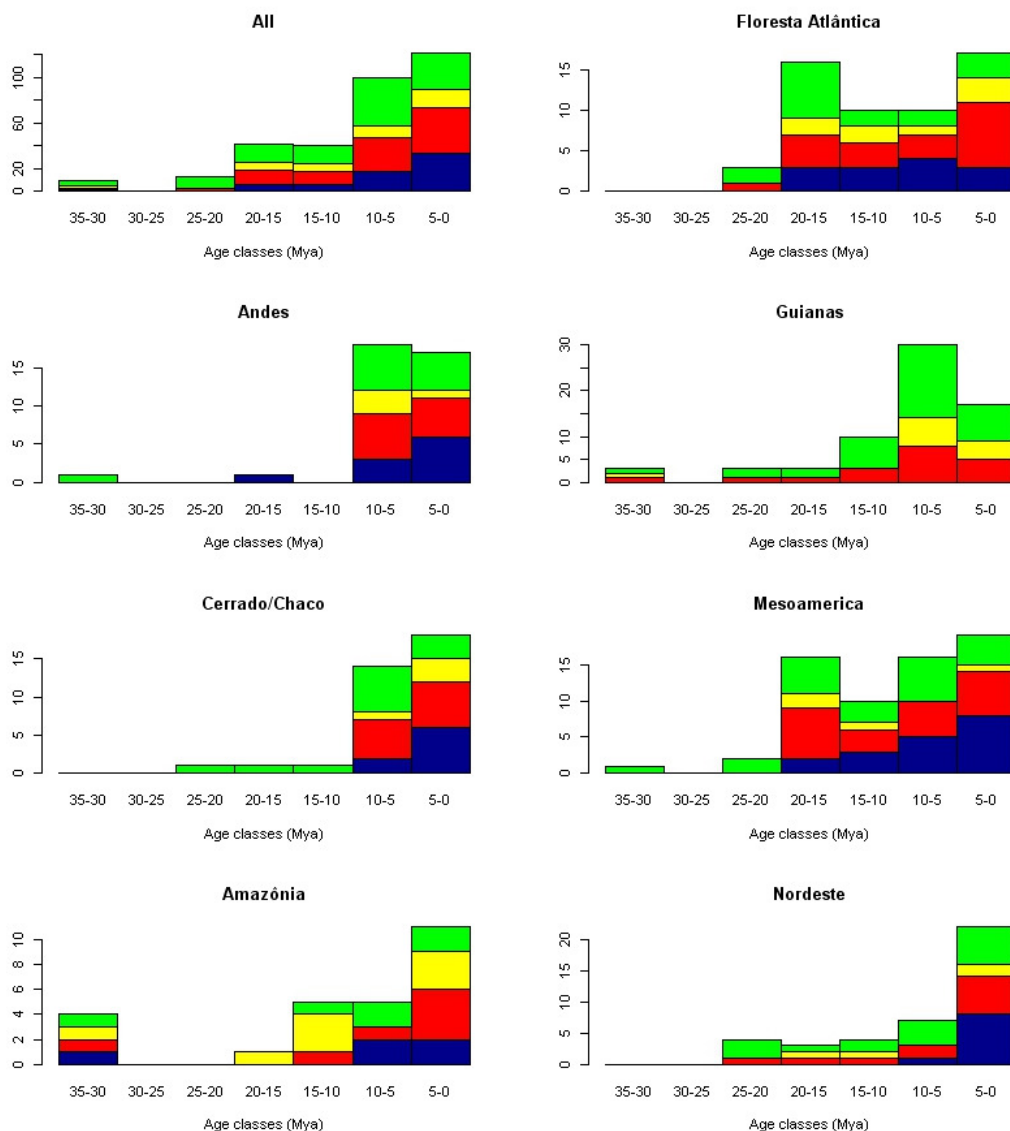


Figura 4.3. Frequências de eventos de transições entre as áreas em diferentes classes de idade, reconstruídas a partir das diferentes metodologias. Azul = DEC; Vermelho = S-DIVA; Amarelo = MCMC binária; Verde = Parcimonia.

A reconstrução utilizando a metodologia de DEC (Figs. 4.3, 4.4, 4.5, Tabela S1) necessitou de um total de 224 eventos (149 de dispersão e 75 de vicariância). Este método reconstruiu como área ancestral na raiz dos Thamnophilidae a Amazônia. A reconstrução por tal metodologia sugere uma frequência quase constante de eventos de colonização da Floresta Atlântica entre 20 Ma e o presente. A análise com o modelo DEC sugeriu um evento de

colonização dos Andes antes de 10 Ma, com a região sendo alvo de outros eventos de colonização entre 10-5 Ma, com uma maior frequência destes de 5 Ma ao presente. Os eventos reconstruídos pelo modelo DEC sugerem que a frequência de eventos de colonização da região pelos *Thamnophilidae* aumentou de forma linear de 20 Ma ao presente. A análise com tal método sugere uma frequência baixa de eventos de colonização da região do Cerrado/Chaco entre 10-5 Ma, com tal frequência triplicando nos últimos 5 Ma. A Amazônia foi recuperada como área ancestral dos *Thamnophilidae*, porém a mesma também foi alvo de eventos de colonização por linhagens advindas de outras regiões nos últimos 10 Ma (e.g. incluindo clados de *Thamnophilus*, *Dysithamnus*, *Drymophila*, e *Formicivora*). Os resultados do modelo DEC em relação ao Nordeste sugerem que tal área apresentou uma baixa frequência de eventos no estágio inicial de colonização da região, entre 10-5 Ma, com esta aumentando mais de oito vezes nos últimos 5 Ma.

A reconstrução pela metodologia S-DIVA (Figs. 4.3, 4.4; Tabela S1) necessitou de um total de 292 eventos (185 de dispersão, 100 de vicariância e sete de extinção). Tal análise reconstruiu como área ancestral na raiz dos *Thamnophilidae* a combinação das áreas da Amazônia e escudo das Guianas/Llanos. Foi recuperada uma série de eventos de transição para a Floresta Atlântica desde 25 Ma até o presente, com a mais alta frequência sendo encontradas nos últimos 5 Ma. A análise pelo método S-DIVA sugere que os Andes começaram a ser colonizados a partir de 10 Ma, com maior frequência de eventos entre 10-5 Ma, e um pequeno declínio em número após tal período. O escudo das Guianas/Llanos está presente na raiz da árvore, porém tal área desaparece em nós posteriores, com novos eventos a partir de 25 Ma, mas em pequeno número até 10-5 Ma, quando tal frequência aumentou c. oito vezes, para depois sofrer uma pequena diminuição nos últimos 5 Ma.

A colonização do Cerrado/Chaco se iniciou a c. 10 Ma, com vários eventos entre 10-5 Ma, e uma frequência maior após 5 Ma. A América Central apresentou uma alta frequência de

eventos de colonização a partir de 20 Ma, com um grande número de eventos em primeiro período, seguido de uma diminuição nas frequências e subsequente aumento das mesmas até valores mais próximos dos iniciais nos dias atuais. A Amazônia foi reconstruída na raiz da árvore junto com o escudo das Guianas/Llanos, porém mesmo a primeira foi sujeita a colonização de linhagens advindas de outras áreas. Eventos de colonização da Amazônia envolveram clados de *Thamnophilus*, *Herpsilochmus*, *Dysithamnus*, *Frederickena*, *Dryophila*, e *Formicivora*, ocorrendo em pequeno número entre 15-5 Ma, com um grande aumento na frequência nos últimos 5 Ma. Os eventos de colonização do Nordeste se iniciaram a 25 Ma, mantendo uma frequência baixa, mas constante, até 10-5 Ma, quando houve um pequeno aumento, o qual foi seguido por uma taxa elevada de eventos de colonização nos últimos 5 Ma, de maneira similar ao encontrado para as outras áreas.

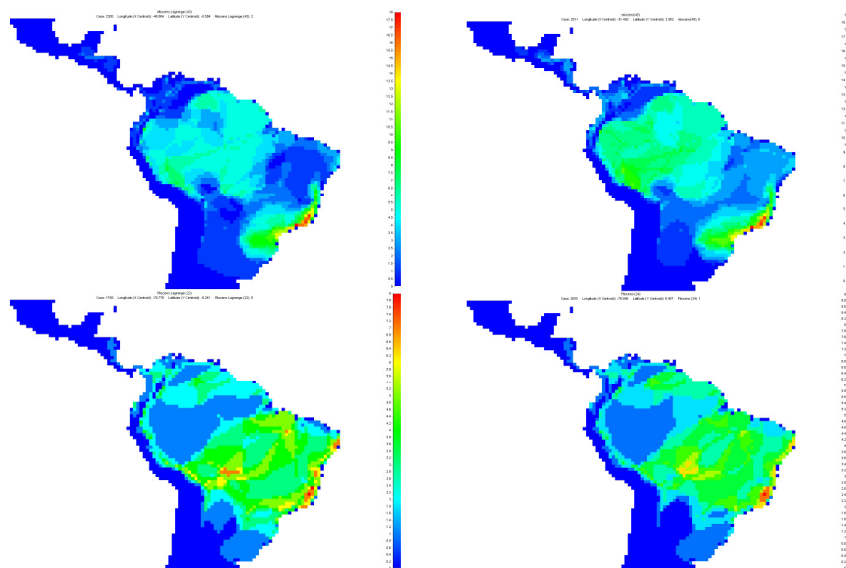


Figura 4.4. Mapa de riqueza dos clados envolvidos em eventos de vicariância entre o leste e noroeste do continente segundo o modelo DEC (esquerda) e segundo o método S-DIVA (direita), nos períodos do Mioceno (acima) e Plioceno/Pleistoceno (abaixo). Para maiores detalhes vide métodos.

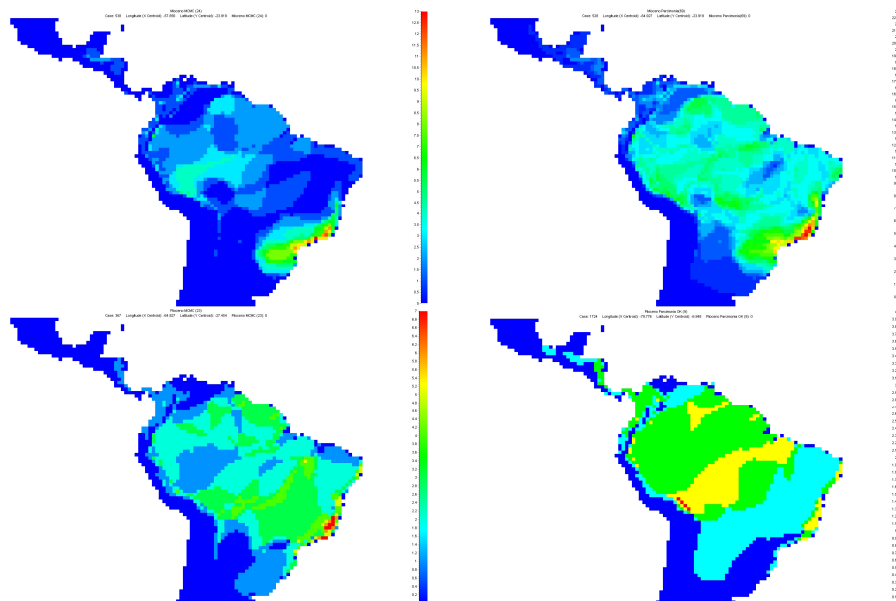


Figura 4.5. Mapa de riqueza dos clados envolvidos em eventos de vicariância entre o leste e noroeste do continente segundo o método de MCMC binária (esquerda) e Parcimônia (direita), nos períodos do Mioceno (acima) e Plioceno/Pleistoceno (abaixo). Para maiores detalhes vide métodos.

A reconstrução por MCMC binária (Figs. 4.3, 4.5; Tabela S1) necessitou de um total de 404 eventos (292 de dispersão, 99 de vicariância e 13 de extinção). A maioria de tais eventos de dispersão são referentes a aqueles necessários para os táxons utilizados alcançarem sua distribuição atual, não sendo possível precisar sua idade. Esta metodologia reconstruiu o escudo das Guianas/Llanos como área ancestral dos *Thamnophilidae*. Em relação a Floresta Atlântica, a análise recuperou dois períodos de maior frequência de eventos de colonização, um entre 20-10 Ma, e outro entre 5 Ma e o presente. O método de MCMC binária resultou em uma alta frequência de colonização dos Andes entre 10-5 Ma, com um pequeno número de eventos após esse período. Considerando o escudo das Guianas/Llanos, além da raiz da árvore, tal região voltou a ser colonizada a partir de 10 Ma, com um grande número de eventos entre 10-5 Ma e uma frequência menor entre 5 Ma e o presente. A metodologia de

MCMC binária retornou o início da colonização do Cerrado/Chaco como ocorrendo entre 10-5 Ma, com um aumento na frequência de eventos entre 5 Ma e o presente. Este método retornou dois períodos distintos de colonização da América Central, um com uma maior frequência de eventos entre 20-10 Ma, e outro entre 5 Ma e o presente. Em relação à Amazônia, a reconstrução retornou a colonização da região em nó subsequente a raiz da árvore, com dois períodos posteriores com transições para a Amazônia envolvendo os clados de *Thamnophilus*, do ancestral de *Herpsilochmus* e *Dysithamnus*, *Frederickena*, *Formicivora*, e *Myrmotherula axillaris*. Os três primeiros clados estão envolvidos no período entre 20-10 Ma, enquanto que os dois últimos participaram de eventos entre 5 Ma e o presente.

A reconstrução por parsimônia (Figs. 4.3, 4.5; Tabela S1) necessitou de 145 passos, resultando em um total de 207 eventos (122 de dispersão, 51 de vicariância e 34 de extinção), mas para diversos nós a reconstrução foi ambígua, e devido a todas as áreas na reconstrução de um nó apresentarem igual probabilidade, estes nós ambíguos foram tratados como uma combinação de áreas. A estimativa da área ancestral dos Thamnophilidae foi incerta, incluindo Amazônia, Andes e América Central. Em relação à Floresta Atlântica, a reconstrução por parcimônia apresentou um padrão diferente das demais em relação à distribuição dos eventos, que por esta metodologia se concentraram no período entre 20-15 Ma. A análise por parcimônia foi a única que incluiu os Andes na reconstrução do ancestral dos Thamnophilidae, porém o restante do padrão encontrado para esta área é similar ao das outras metodologias. A região do escudo das Guianas/Llanos também foi reconstruída por parcimônia como parte da área ancestral dos Thamnophilidae pelas análises utilizando os métodos S-DIVA e MCMC binária, com os resultados das três reconstruções que utilizaram essa área sendo similares. Considerando o Cerrado, os resultados da parcimônia sugerem um início da colonização da região a c. 25 Ma, 15 Ma antes do que o estimado utilizando as demais metodologias, com uma maior frequência de eventos entre 10-5 Ma, também diferindo

das demais análises. O método de parcimônia foi o único a incluir a América Central entre as áreas ancestrais dos *Thamnophilidae*, com novos eventos de colonização a partir de 25 Ma, e uma maior frequência entre os períodos de 20-15 Ma e de 10-5 Ma. Esta análise recuperou também a Amazônia entre as áreas ocupadas pelo ancestral dos *Thamnophilidae*, com novos eventos de colonização da região ocorrendo a partir de 15 Ma, e aumentando sua frequência a partir de 10 Ma. Em relação ao Nordeste, a parsimônia sugere o início da colonização da região a c. 25 Ma, com maior frequência de eventos nos períodos entre 25-20 Ma, 10-5 Ma, e 5 Ma até o presente.

DISCUSSÃO

Os *Thamnophilidae* surgiram no Oligoceno, sendo sugerido como área ancestral da família o noroeste do continente. A maior parte de sua diferenciação a nível genérico ocorreu no Mioceno, com a maioria das espécies tendo surgindo antes do Pleistoceno, o que não suporta o papel de mudanças climáticas deste período (Haffer, 1969) como responsável pelo alto grau de diversificação dos *Thamnophilidae* a nível continental. De forma congruente com a hipótese de tempo de evolução (Fischer, 1960), o início da diversificação da família ocorreu nas áreas de florestas tropicais do noroeste do continente, e em acordo com a hipótese de saída dos trópicos (Jablonski, 1993; Jablonski et al., 2006), os *Thamnophilidae* expandiram sua distribuição a partir desta região de forma a alcançarem outras latitudes, com frequentes transições. Adicionalmente, não existem diferenças significativas entre as taxas de evolução encontradas nas diferentes áreas (Bravo, 2012), não havendo suporte para a hipótese das taxas de diversificação (e.g. Rohde, 1992). A evolução da distribuição dos *Thamnophilidae* na AS apresentou um padrão reticulado, representando um complexo mosaico de clados de diferentes idades e origens. Tais resultados são congruentes com a hipótese de ocorrência de pulsos ou ciclos de táxons em uma escala macroecológica diferente da proposta originalmente

(Wilson, 1961; Erwin, 1985). Não foi encontrado suporte para a hipótese de conservatismo tropical nos Thamnophilidae, assim como em um grupo de borboletas (Rosser et al., 2012). De maneira geral, apenas estudos individuais suportam tal hipótese, e quando considerados diversos clados em conjunto não há evidências em favor das hipóteses de conservativismo tropical, existindo, porém, suporte para as hipóteses de tempo de evolução e saída dos trópicos, e uma tendência a maior diversificação em linhagens em estase latitudinal do que naquelas que colonizaram em uma região diferente (Jansson et al., 2013).

Houve algumas diferenças entre as reconstruções dos eventos de colonização das áreas conforme a metodologia utilizada, porém as mesmas apresentaram congruência em diversos pontos. O método de parcimônia reconstruiu idades de colonização mais antigas para a maioria das áreas, e a metodologia de MCMC binária apresentou o maior número de eventos sem data precisa devido a sua localização nos ramos dos terminais. Todos os métodos concordam que os Thamnophilidae surgiram isolados no noroeste do continente, o que é congruente historicamente com a diferenciação das florestas do leste do continente em relação ao noroeste durante o Oligoceno (veja Capítulo 2). Apesar das diferenças encontradas entre os métodos, todos concordam que o maior número de transições entre as áreas estudadas passou a ocorrer a partir do Mioceno Tardio, quando passaram a ocorrer significativas mudanças globais nos padrões climáticos (Andersson, 2009). Na AS, o soerguimento dos Andes acima de dois mil metros entre o Mioceno Médio e o Mioceno Tardio modificou a circulação atmosférica do continente, alterando a localização de centros de precipitação, com o padrão no primeiro período diferindo do que passou a ocorrer entre o Mioceno Tardio e o presente (Poulsen et al., 2010). Ainda durante o Mioceno Tardio se iniciou o estágio final do sistema Pebas no sudoeste da Amazônia, e o fim das incursões marinhas no norte do continente e no leste do Brasil (Petri e Fúlvaro, 1983; Hoorn et al., 2010), ocorrendo também o aparecimento de gramíneas C₄ típicas das savanas da AS na dieta de herbívoros (Gottberger e Silberbauer-

Gottberger, 2009). Tal conjunção de eventos sugere que durante o Mioceno Tardio houve uma retração das áreas de florestas tropicais no noroeste do continente, com as mesmas se recuperando entre o Plioceno e o presente (Jaramillo et al., 2010).

Tal diminuição das áreas florestais na região pode ser uma das causas que levou a diversos eventos de disjunção entre a região Amazônica e o leste do continente no Mioceno. Tal padrão no Mioceno e Plioceno/Pleistoceno também é encontrado em outros clados (Costa, 2003; Galeski et al., 2005; Pellegrino et al., 2011; Batalha-Filho et al.; 2012). Os mapas de distribuição dos clados de *Thamnophilidae* envolvidos nas disjunções no Mioceno sugerem a possível utilização das rotas Centro-Sul (ou Andes-Norte) e Andes-sul propostas por Willis (1992), nomeada como corredor dos Andes por Silva e Bates (2002), e de área de contato antiga por Batalha-Filho et al. (2012). A ocorrência de uma conexão mais ao sul do continente é suportada indiretamente pela ocorrência de plantas adaptadas a climas semiáridos no nordeste brasileiro já durante o Mioceno Inferior (Moura et al., 2008), bem como pela existência extensas florestas no sul do continente até o fim do Mioceno Médio e início do Mioceno Tardio (Bown e Larriestra, 1990; Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006). Adicionalmente, conforme sugerido por Batalha-Filho et al. (2012), a utilização de tal rota pode ter estar também relacionada formação de novos habitats florestais durante as extensas ingressões marinhas do Mioceno Inferior e Médio (Petri e Fúlvaro, 1983; Hoorn et al. 2010), as quais afetaram o sul do continente também durante o Mioceno Tardio (Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006).

Os eventos de disjunção entre o noroeste e leste do continente reconstruídos para o Plioceno/Pleistoceno parecem estar relacionados ao Ótimo Climático do Mioceno/Plioceno (Zachos et al., 2001), que por sua vez é correlacionado a uma expansão nas florestas semidecíduas e decíduas na região central e norte continente (Salzmann et al., 2009, 2011), enquanto que no sul da AS durante tal período ocorreu tendência ao resfriamento sobreposta a

algumas curtas fases de clima quente (Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006). Tal expansão das áreas de florestas decíduas é congruente com uma ligação entre noroeste e leste do continente por meio das florestas secas dos Andes, América Central e escudo das Guianas/Llanos até a região central do Brasil e seu litoral. Adicionalmente, o soerguimento do Istmo do Panamá entre o fim do Plioceno e o início do Pleistoceno (3-2,5 Ma) (Coates e Obando, 1996; Coates et al., 2004; Farris et al., 2011) e os baixos níveis do mar encontrados no Plioceno Inferior (Haq et al., 1987; Dutra, 2004) também sugerem a possibilidade de uma rota de conexão entre noroeste e leste a partir do litoral norte do continente. Tais cenários correspondem as rotas Norte-costeira, Centro-Norte (“Ponte Mangabeiras”), Central (“Ponte Januária”) e Centro-Sul propostas por Willis (1992), ou aos três corredores entre as áreas secas do norte do continente com a região central do Brasil (Andino, Central e costeiro) propostos por Silva e Bates (2002).

Tais resultados diferem daqueles apresentados por Batalha-Filho et al. (2012), os quais sugerem como regiões de contato recentes apenas áreas equivalentes as rotas Norte-costeira e Centro-Norte de Willis (1992). Uma vez que todos os táxons de *Thamnophilidae* implicados neste período utilizados por Batalha-Filho et al. (2012) também foram identificados como participando de eventos no Plioceno/Pleistoceno pelo presente estudo, as diferenças entre os resultados são devidas a utilização de diferente números de táxons, em especial devido a inclusão de clados de *Myrmotherula*, *Formicivora*, *Herpsilochmus*, *Dysithamnus* e *Thamnophilus* no presente estudo. Dados de palinologia para região nordeste do Brasil sugerem a ocorrência de táxons de florestas pluviais na região durante períodos de clima mais frio no Pleistoceno (Oliveira et al., 1999; Wang et al., 2004), existindo a possibilidade que os períodos glaciais tenha favorecido a colonização da região por espécies de climas úmidos.

Considerando as outras regiões incluídas no presente estudo, as reconstruções da colonização do Cerrado/Chaco coincidem com o esbecimento das savanas (Gottberger e

Silberbauer- Gottberger, 2009) e com a chamada “idade das planícies do sul” (IPS) (c. 8-3 Ma) (Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar e Cladera, 2006), durante a qual ocorreu a expansão dos habitats de savana em todo continente. Em relação aos Andes, a colonização da região coincide com um período de grande atividade geológica registrada entre 10-3 Ma (Hooghiemstra et al., 2006; Mora et al., 2010). Apesar das incursões marinhas do Mioceno, todas metodologias reconstruíram eventos de colonização da América Central durante tais ingressões, em alguns casos com frequências elevadas. Como a formação do canal do Panamá só se iniciou entre c. 16-15 Ma, com a acreção do bloco Chocó entre 12-11 Ma (Ludenberg et al., 1998), tais eventos devem estar relacionados principalmente a colonização da região litorânea ao norte dos Andes. Durante o Mioceno, a região oeste da Venezuela apresentou a substituição de extensas florestas tropicais por vegetação adaptada a climas secos que ocorre na região até o presente (Jaramillo et al., 2010). Tal mudança pode ter afetado os táxons de *Thamnophilidae* que ocupavam a região na época, pois algumas reconstruções sugerem a expansão do gênero *Thamnophilus* a partir dessa região, em especial das espécies que ocupam áreas secas, com as linhagens da América Central colonizando outras áreas do continente mesmo antes do fechamento do istmo do Panamá.

Aparentemente os mares epicontinentais do Mioceno não parecem ter isolado a região da América Central, porém os mesmos parecem ter afetado o escudo das Guianas/Llanos. As reconstruções indicam um pequeno número de eventos de colonização da região durante as ingressões marinhas, e um grande número durante e após o fim do sistema Pebas. Tal cenário é parcialmente concordante com o proposto por Nore (1999, 2004), que supõe o isolamento da região devido as incursões marinhas do Micoeno. Em relação a região Nordeste, todas as reconstruções sugerem um maior número de eventos de colonização entre 5 Ma e o presente, muito depois do estabelecimento de condições mais secas e de táxons de vegetação semiárida na região (Moura et al., 2008; Peulvast et al. 2008). As amostras de *Dysithamnus mentalis* e

Thamnophilus doliatus desta região sugerem uma maior proximidade com aquelas da região da América Central do que com outras obtidas nas regiões do Cerrado e Floresta Atlântica. Apesar de vários clados de plantas endêmicas das florestas decíduais terem iniciado sua diversificação no Mioceno Tardio, algumas espécies que ocorrem na América Central e no Nordeste também apresentam registros eventos de especiação no Plioceno e Pleistoceno (Pennington et al., 2004), com idades similares as encontradas *Dysithamnus mentalis* e *Thamnophilus doliatus*.

Apesar de tais períodos terem moldado a distribuição atual dos Thamnophilidae em escala continental, estudos com escalas mais restritas sugerem que a diversificação das espécies da família podem ser atribuídas também a outros fatores. Em nível regional, a diversificação da família parece ser afetada por mecanismos como filtragem de habitat (Gómez et al., 2010), enquanto que em uma escala específica podem ser observados efeitos da evolução da paisagem sobre os táxons da família (e.g. Fernandes et al., 2012). Isso demonstra a diversidade de fatores implicados na evolução dos Thamnophilidae durante o “isolamento esplêndido” da AS, sugerindo complexas interações que ainda necessitam ser melhor estudadas na família e também em outros grupos de organismos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control 19: 716-723.
- Ali, S.S.; Yu, Y.; Pfosser, M. e Wetschnig, W. 2012. Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian Binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). Annals of Botany 109: 95-107.

- Andersson, C. 2009. Neogene climates. Pp. 609-612 In: V. Gornitz (ed.). Encyclopedia of paleoclimatology and ancient environments. Dordrecht: Springer, 1047p.
- Barker, F.K., Barrowclough, G.F. e Groth, J.G. 2002. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. Proc. R. Soc. Lond. B 269, 295–308.
- Bates, J.M.; Cadena, C.D.; Tello, J.G. e Brumfield, R.T.. 2008. Diversification in the Neotropics: phylogenetic patterns and historical processes. Ornitologia Neotropical 19(Suppl.): 427-432.
- Behrensmeyer, A.K.; Damuth, J.D.; Dimichele, W.A.; Potts, R.; Sues, H-D. e Wing, S.L. (eds.). 1992. Terrestrial Ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals. Chicago: The University of Chicago Press. 568p.
- Belmonte-Lopes, R., Bravo, G.A., Bornschein, M.R., Maurício, G.N., Pie, M.R., Brumfield, R.T. 2012. Genetic and morphological data support the placement of *Myrmotherula gularis* (Spix) in the monotypic genus *Rhopias* Cabanis and Heine (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). Zootaxa 3451: 1-16.
- Bown, T.M. e Larriestra, C.N.. 1990. Sedimentary paleoenvironments of fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz Province, Argentina. Journal of Human Evolution 19: 87-119.
- Bravo, G.A. 2012. Phenotypic and niche evolution in the antbirds (Aves: Thamnophilidae). Ph.D. Dissertation. Louisiana State University, Baton Rouge.
- Bravo, G.A., Chesser, R.T., Brumfield, R.T. 2012a. *Isleria*, a new genus of Antwren (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae). Zootaxa 3195: 61-67.
- Bravo, G.A., Remsen Jr., J.V., Whitney, B.M., Brumfield, R.T. 2012b. DNA sequence data reveals a sub-family level divergence within the Thamnophilidae. Molecular Phylogenetics and Evolution 65: 287-293.

- Brumfield, R.T. e Capparella, A.P. 1996. Historical diversification of birds in Northwestern South America: a molecular perspective on the role of vicariant events. *Evolution* 50(4): 1607-1624.
- Brumfield, R.T. e Edwards, S.V. 2007. Evolution into and out of the Andes: a Bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* Antshrikes. *Evolution* 61: 346-367.
- Brumfield, R.T.; Tello, J.G.; Cheviron, Z.A.; Carling, M.D.; Crochet, N. e Rosenberg, K.V. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: Army-ant-following in the typical Antbirds (Thamnophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 1-13.
- Bush, K.L.; Vinsky, M.D.; Aldridge, C.L. e Paszkowski, C.A.. 2005. A comparison of sample types varying in invasiveness for use in DNA sex determination in an endangered population of Greater Sage-Grouse (*Centrocercus urophasianus*). *Conservation Genetics* 6: 867-870.
- Cabanne, G.S., d'Horta, F.M., Sári, E.H.R., Santos, F. R., Miyaki, C.Y., 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* Aves: Dendrocolaptidae: biogeography and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 760-773.
- Caparroz, R., Seixas, G.H.F., Berkunsky, I. and Collevatti, R.G. 2009. The role of demography and climatic events in shaping the phylogeography of *Amazona aestiva* (Psittaciformes, Aves) and definition of management units for conservation. *Diversity and Distributions* 15(3): 459-468.
- Coates, A.G. e Obando, J.A. 1996. The geological evolution of Central American Isthmus. Pp.21-56 In: *Evolution and Environment in Tropical Americas*. J.B.C. Jackson, A.F. Budd e A.G. Coates (eds.). Chicago: The University of Chicago Press.

- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M.P. e Berggren, W.A. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene–Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 116: 1327-1344. doi: 10.1130/B25275.1.
- Cory, C.B. e Hellmayr, C.E. 1924. Catalogue of the Birds of the Americas, part III: Pterotochidae, Conopophagidae, Formicariidae. *Field Museum of Natural History Publication* 223, Zoological Series, vol. XIII. 369p.
- Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography* 30: 71-86.
- Cracraft, J. 1985. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- Cracraft, J. e Baker, F.K. 2009. Passerine birds (Passeriformes). Pp. 423-431 In: S.B. Hedges e S. Kumar (eds.). *The Timetree of Life*. Londres: Oxford University Press.
- DaCosta, J.M. e Klicka, J. 2008. The Great American Interchange in birds: a phylogenetic perspective with the genus *Trogon*. *Molecular Ecology* 17: 1328-1343.
- Delsuc, F.; Viscáino, S.F. e Douzery, E.J.P. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evolutionary Biology* 2004 4:11.
- Derryberry, E.P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R.T., Cracraft, J., Aleixo, A., Pérez-Emán, J., Renssen, J.V. Jr and Brumfield, R.T. 2011. Lineage diversification and morphological evolution in a large scale continental radiation: the neotropical Ovenbirds and Woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution* 65(10): 2973-2986.
- Drummond, A.J. e Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7:214.

- Dutra, T.L. 2004. Paleofloras da Antártica e sua relação com os eventos tectônicos e paleoclimáticos nas altas latitudes do sul. *Revista Brasileira de Geociências* 34: 401-410.
- Erwin, T.L. 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. Pp. 437-472. In G.E. Ball (ed.) *Taxonomy, Phylogeny and Biogeography of Beetles and Ants*. W. Junk, Dordrecht.
- Farrell, B.D., Mitter, C., and Futuyma, D.J. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience* 42:34-42.
- Farris, D.W., Jaramilo, C., Bayona, G., Restrepo-Moreno, S.A., Montes, C., Cardona, A., Mora, A., Speakman, R.J., Glasscock, M.D. e Valencia, V. 2011. Fracturing of the Panama Isthmus during initial collision with South America. *Geology* 39: 1007-1010. doi: 10.1130/G32237.1.
- Fernandes, A.M.; Wink, M. e Aleixo, A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *Journal of Biogeography*: DOI:10.1111/j.1365-2699.2012.02712.x
- Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining course of evolution - minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Galewski, T., Mauffrey, J.F., Leite, Y.L., Patton, J.L., Douzery, E.J. 2005. Ecomorphological diversification among South American spiny rats (Rodentia; Echimyidae): a phylogenetic and chronological approach. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 601-615.
- Gómez, J.P., Bravo, G.A., Brumfield, R.T., Tello, J.G. & Cadena, C.D. 2010. A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology* 79: 1181-1192.
- Gong, W., Chen, C., Dobes, C., Fu, C-X. and Koch, M.A. 2008. Phylogeography of a living fossil: Pleistocene glaciations forced *Ginkgo biloba* L. (Ginkgoaceae) into two refuge

areas in China with limited subsequent postglacial expansion. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1094-1105.

Gottberger, G. e Silberbauer-Gottberger, I. 2009. Tropical Savanas – Introduction, p. 341-380.

In: Del Claro, K., Oliveira, P.S. e Rico-Gray, V. (Orgs.), *Encyclopaedia of Tropical Biology and Conservation Management Vol. X, Tropical savanna ecosystems*. Paris, Unesco/EOLSS, 385p.

Groth, J. G. e Barrowclough, G.F. 1999. Basal divergences in birds and the phylogenetic utility of the nuclear RAG-1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 115-123.

Hackett, S.J. e Rosenberg, K.V. 1990. Comparison of the phenotypic and genetic differentiation in South American Antwrens (Formicariidae). *Auk* 107: 473-489.

Haffer, J., 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* 165(3839): 131-137.

Haffer, J. 1990. Avian species richness in tropical South America. *Studies in neotropical fauna and environment* 25(3): 157-183

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

Haffer, J. 2008. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Brazilian Journal of Biology* 68(4, supplement): 917-947.

Haffer, J. e Prance, G.T. 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16: 579-607.

Haq, B., Hardenbol, J. e Vail, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science* 235: 1156-1167.

Harold, A.S. e Mooi, R.D. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43: 261-266.

Harris, A.J. e Xiang, Q-Y. 2009. Estimating ancestral distributions of lineages with uncertain sister groups: a statistical approach to Dispersal-Vicariance Analysis and a case using

- Aesculus* L. (Sapindaceae) including fossils. *Journal of Systematics and Evolution* 47: 349-368.
- Hoberg, E.P e Brooks, D.R. 2010. Beyond vicariance: integrating taxon pulse, ecological fitting, and oscilation in evolution and historical biogeography. Pp. 7-20. In: Morand, S. e Krasnov, B.R. (eds.). *The biogeography of host-parasite interactions*. Oxford University Press, Oxford. 277p.
- Hooghiemstra, H.; Wijninga, V.M. e Cleff, A.M. 2006. The paleobotanical records of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2): 297-325.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundenberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. e Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927-931.
- Irestedt, M.; Fjelså, J.; Nylander, J.A.A. e Ericson, P.G.P. 2004. Phylogenetic relationships of typical antbirds (Thamnophilidae) and test of incongruence based on Bayes factors. *BMC Evolutionary Biology* 4:23.
- Isler, M.L.; Isler, P.R. e Whitney, B.M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115(3): 577-590.
- Isler, M.L.; Isler, P.R. e Whitney, B.M. 2008. Species limits in Antbirds (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae): an evaluation of Plumbeous Antvireo (*Dysithamnus plumbeus*) based on vocalizations. *Zootaxa* 1726: 60-68.
- Jablonski, D. 1993. The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature* 364:142-144.

- Jablonski, D., Roy, K, e Valentine, J.W. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science* 314:102-106.
- Jansson, R.; Rodríguez-Castañeda, G. e Harding, L.E. 2013. What can multiple phylogenies say about the latitudinal diversity gradient? A new look at the tropics conservatism, out-of-the-tropics and diversification rate hypothesis. *Evolution*: doi: 10.1111/evo.12089.
- Jaramillo, C.; Hoorn, C.; Silva, S.A.F.; Leite, F.; Herrera, F.; Quiroz, L.; Dino, R. e Antonioli, L. 2010. The origin of the Modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. Pp. 317-333 In: C. Hoorn e F.P. Wesselingh (eds.). *Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the Past*, 1st edition. Oxford, Wiley-Blackwell Publishing, 464 p.
- Jaureguizar, E.O. 1998. Paleoeología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la “Edad de las planicies australes” (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geológicos* 54: 161-169.
- Katoh, K.; Misawa, K.; Kuma, K. e Miyata, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research* 30: 3059-3066.
- Li, C., Lu, G. e Ortí, G. 2008. Optimal data partitioning and a test case for Ray-finned fishes (Actinopterygii) based on ten nuclear loci. *Systematic Biology* 57: 519-539.
- Lundenberg, J.G.; Marshall, L.G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. e Wesselingh, F. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. Pp. 13-48 In: L.R. Malabarba, R.E. Reis; R.P. Vari; Z.M. Lucena e C.A.S. Lucena (eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs, 603p.
- Kirby, M.X.; Jones, D.S. e MacFadden, B.J. 2008. Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and its bearing on the Central American peninsula. *PLoS ONE* 3(7): e2791.

- Maddison, W.P. e Maddison, D.R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Available at: <http://mesquiteproject.org>.
- Mata, H., Fontana, C. S., Maurício, G. N., Bornschein, M. R., Vasconcelos, M. F. de, e Bonatto, S. L., 2009. Molecular phylogeny and biogeography of the eastern tapaculos Aves: Rhinocryptidae: *Scytalopus*, *Eleoscytalopus*: cryptic diversification in Brazilian Atlantic forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 450-462.
- Mashkour, M., Monchot, H., Trinkaus, E., Reyss, J-L., Biglari, F., Bailon, S., Heydari, S. and Abdi, K. 2009. Carnivores and their prey in the Wezmeh Cave (Kermanshah, Iran): a Late Pleistocene refuge in Zagros. *International Journal of Osteoarcheology* 16(6): 678-694.
- Miller, M.J., Bermingham, E., Klicka, J., Escalante, P., Amaral, F.S.R., Weir, J.T. and Winker, K. 2008. Out of Amazonia again and again: episodic crossing of the Andes promotes diversification in a lowland forest flycatcher. *Proceedings of the Royal Society – Biology* 275(1639): 1133-1142.
- Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W. e Espurt, N. 2010. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. Pp. 38-60 In: C. Hoorn e F.P. Wesselingh (eds.). *Amazonia, Landscape and Species Evolution: a look into the Past*, 1st edition. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing. 464 p.
- Moura, C.R., T.L. Dutra, T. Wilberger, G. de A. Lages & V.C. de Medeiros. 2008. Flora inédita de angiospermas para a bacia de Boa Vista, Paraíba, Brasil. XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos. Florianópolis, SC, Brasil, 2 a 5 de novembro de 2008. www.ufrgs.br/xiisbpps. p. 152
- Moyle, R.G.; Chesser, R.T.; Brumfield, R.T.; Tello, J.G.; Marchese, D.J. e Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* 25: 1-20.

- Nores, M. 1992. Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. *Auk* 109(2): 346-357.
- Nores, M. 1994. Quaternary vegetation changes and bird differentiation in subtropical South America. *Auk* 111(2): 499-503.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26: 475-485.
- Nores, M. 2004. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of northern South America. *Global Ecology and Biogeography* 13: 149-161.
- Nylander, J.A.A. 2004. MrModeltest version 2. Evolutionary Biology Center, Uppsala University, Uppsala, Sweden. Available from <http://www.abc.se/~nylander/>.
- Nylander, J.A.A.; Wilgenbusch, J.C.; Warren, D.L. e Swofford, D.L. 2008. AWTY (are we there yet?): a system for graphical exploration of mcmc convergence in Bayesian phylogenetics. *Bioinformatics* 24(4): 581-583.
- Nylander, J.A.A.; Olsson, U.; Alström, P. e Sanmartín, I. 2008. Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal-vicariance analysis of the Thrushes (Aves: *Turdus*). *Systematic Biology* 57(2): 257-268.
- Ohlson, J., Fjeldså J. & Ericson, P.G.P. 2008. Tyrant flycatchers coming out in the open: phylogeny and ecological radiation of Tyrannidae (Aves, Passeriformes). *Zoologica Scripta* 37: 315-335.
- Oliveira, P.E., Barreto A.M.F. e Suguio, K. 1999. Late pleistocene/holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152: 319-337.
- Ortiz-Jaureguizar, E. e Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-532.

- Peulvast, J-P., V.C. Sales, F. Bétard & Y. Gunnell. 2008. Low post-Cenomanian denudation depths across the Brazilian Northeast: implications for a long-term landscape evolution at a transform continental margin. *Global and Planetary Change* 62: 39-60.
- Poulsen, C.J.; T.A. Ehlers & N. Insel. 2010. Onset of convective rainfall during gradual Late Miocene rise of Central Andes. *Science* 328: 490-493.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K. e Butterworth, C.A. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants shows patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 515-538.
- Pellegrino, K.M.C., Rodrigues, M.T., Harris, D.J., Yonenaga-Yassuda, Y. e Sites, J.S. Jr. 2011. Molecular phylogeny, biogeography and insights into the origin of parthenogenesis in the Neotropical genus *Leposoma* (Squamata: Gymnophthalmidae): ancient links between the Atlantic Forest and Amazonia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 446-459.
- Peters, J.L. 1951. Check-list of the Birds of the World: vol. VII. Cambridge: Museum of Comparative Zoölogy. 318p.
- Petri, S. e Fúlvaro, V.J. 1983. Geologia do Brasil (Fanerozóico). São Paulo: T.A. Queiroz, Ed. da Universidade de São Paulo.
- Rambaut, A. e Drummond, A.J. 2009. Tracer: MCMC analysis tool. Disponível em: <http://beast.bio.ed.ac.uk/> (acesso em 05 Maio 2011).
- Rangel, T.F.; Diniz-Filho, A.F. e Bini, L.M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- Ree, R.H.; Moore, B.R.; Webb, C.O. e Donoghue, M.J. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* 59: 2299-2311.

- Ree, R.H. e Smith, S.A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57(1): 4-14.
- Reinert, B.L. 2008. Ecologia e comportamento do bicudinho-do-brejo (*Stymphalornis acutirostris* Bornschein, Reinert & Teixeira, 1995 - Aves, Thamnophilidae). Tese de doutorado em Zoologia. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. 198p.
- Ricklefs, R.E. 2002. Splendid isolation: historical ecology of South American passerine fauna. *Journal of Avian Biology* 33: 207-211.
- Ricklefs, R.E. e Bermingham, E. 2002. The concept of taxon cycle in biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 11: 353-361.
- Ricklefs, R.E. e Schluter, D.. 1993. Species diversity: regional and historical influences, pp. 350–363 In: R.E. Ricklefs and D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press: Chicago, IL.
- Ridgely, R.S. e Tudor, G. 1994. *The Birds of South America. Volume II: The Suboscine Passerines*. Austin: University of Texas Press. 814p.
- Ridgway, R. 1911. *The Birds of North and Middle America*. US National Museum Bulletin 50(5). Washington: Smithsonian Institution. 859p.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity - the search for the primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Ronquist, F. 2001. DIVA version 1.2. Computer program for MacOS and Win32. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Available at <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.

- Rosenberger, A.L.; Tejedor, M.F.; Cooke, S. e Halenar, L. 2008 Platyrrhine ecophylogenetics in space and time. Pp. 69-103 In: P. Garber; A. Estrada; J.C. Bicca-Marques; E.W. Heymann e K.B. Strier (eds.). South American primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation. New York: Springer. 447p.
- Salzmann, U., Haywood, A.M. e Lunt, D.J. 2009. The past is a guide to the future? Comparing Middle Pliocene vegetation with predicted biome distributions for the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 367: 189-204.
- Salzmann, U., Williams, M., Haywood, A.M. e Johnson, A.L.A. 2011. Climate and environment of a Pliocene warm world. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 309:1-8.
- Santos, A.M.M., Cavalcanti, D.R., Silva, J.M.C. e Tabarelli, M. 2007. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 34: 437-446.
- Sclater, P.L. 1890. *Catalogue of the Birds in the British Museum*. Vol. 15. Londres: British Museum.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira. 862p.
- Silva, J.M.C. e Bates, J.M. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *Bioscience* 52(3): 225-233.
- Silva, J.M.C.; De Sousa, M.C. e Castelleti, C.H.M., 2004. Areas of endemism for passerine birds in Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography* 13: 85-93
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: the curious history of South American mammals*. New Haven: Yale University Press
- Skutch, A.F. 1996. *Antbirds and Ovenbirds*. Austin: University of Texas Press. 268p.

- Smith, S.A. 2009. Taking into account phylogenetic and divergence-time uncertainty in a parametric biogeographical analysis of the Northern Hemisphere plant clade Caprifolieae. *Journal of Biogeography* 36(12): 2324-2337.
- Stattersfield, A.J., Crosby, M.J., Long, A.J., Wege, D.C., 1998. *Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation*. BirdLife International, Cambridge, UK.
- Stemberger, R.S. 1995. Pleistocene refuge areas and postglacial dispersal of copepods of the northeastern United States. *Canadian Journal of Fishery and Aquatic Sciences* 52: 2197-2210.
- Swofford, D.L. 2003. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Sunderland, Sinauer Associates, CD-ROM.
- Tello, J.G.; Moyle, R.G.; Marchese, D.J. e Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manikins, and their allies (Aves: Tyrannides). *Cladistics* 25: 429-467.
- Wang, X.F., Auler, A.S., Edwards, R.L., Cheng, H., Cristalli, P.S., Smart, P.L., Richards, D.A. e Shen, C.C. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432: 740-743.
- Wiens, J.J. e Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Wilgenbusch, J.C.; Warren, D.L. e Swofford, D.L. 2004. AWTY: A system for graphical exploration of MCMC convergence in Bayesian phylogenetic inference. Disponível em: <http://ceb.csit.fsu.edu/awty>.
- Willis, E.O. 1992. Zoogeographical origins of eastern Brazilian birds. *Ornitologia Neotropical* 1(3): 1-15.
- Wilson, E.O. 1961. The nature of taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *American Naturalist* 95: 169-193.

- Woltmann, S. and Sherry, T.W. 2011. High Apparent Annual Survival and Stable Territory Dynamics of Chestnut-Backed Antbird (*Myrmeciza exsul*) in a Large Costa Rican Rain Forest Preserve. *The Wilson Journal of Ornithology* 123(1): 15-23.
- Yu, Y.; Harris, A.J. e He, X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(2): 848-850.
- Zachos, J.; Pagani, M.; Sloan, L.; Thomas, E. e Billups, K. 2001. Trends, Rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to the present. *Science* 292: 686-693
- Zimmer, J.K. e Isler, M.L. 2003. Family Thamnophilidae (typical antbirds). Pp. 448-681 In: J. del Hoyo, A. Elliot e D. A. Christie (eds.). *Handbook of the birds of the World. Vol. 8. Broadbills to tapaculos*. Barcelona: Lynx Edicions. 845p.

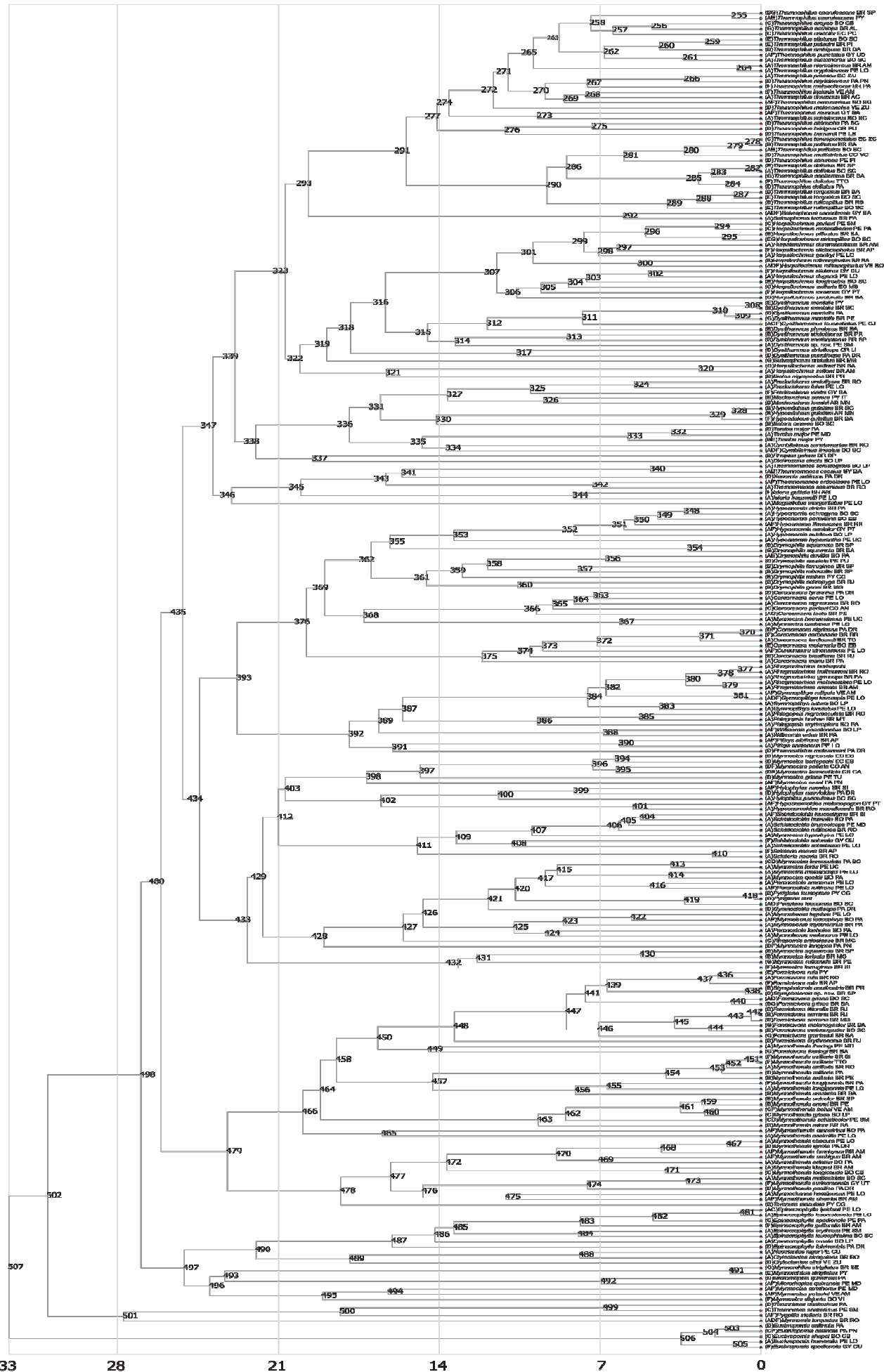


Figura S1. Filogenia datada dos *Thamnophilidae*. Entre parênteses são apresentadas as distribuições atribuídas para os táxons. Os números dos nós indicam na Tabela S1 os resultados das reconstruções pelos diferentes métodos. A = Amazônia; B = Floresta Atlântica; C = Andes; D = América Central; E = Cerrado/Chaco; F = escudo das Guianas/Llanos; G = Nordeste. Vide também Tabela S1.

Tabela S1. Probabilidade posterior (p.p.) dos nós da árvore e reconstruções de área ancestral para cada nó segundo as diferentes metodologias. Os números após as letras indicando as áreas representam a probabilidade da área na reconstrução. Vide Figura S1 para localização dos nós na árvore. A = Amazônia; B = Floresta Atlântica; C = Andes; D = América Central; E = Cerrado/Chaco; F = escudo das Guianas/Llanos; G = Nordeste.

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
255	≥0,95	AB 59,17; BE 23,54; AG 17,30	AG 50,00; AB 50,00	A 68,21	A; C; BG; AE
256	≥0,95	BC 100,00	AC 34,12; CF 32,94; BC 32,94	C 70,54; B 15,43; BC 11,73	A
257	≥0,95	BC 68,17; C 31,83	AC 50,00; C 50,00	C 81,05	A
258	≥0,95	B 34,52; AC 31,74; AB 23,65; BC 10,09	AC 50,57; A 49,43	A 75,88	A; C; BG; AE
259	≥0,95	E 100,00	E 100,00	E 98,79	E
260	≥0,95	BE 100,00	BE 100,00	A 40,79; B 24,47; E 22,68	A; B; E
261	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 91,43	A
262	≥0,95	AB 63,36; AE 27,55	AE 50,00; AB 50,00	A 89,23	A
263	≥0,95	AB 53,31; A 46,69	A 100,00	A 91,76	A
264	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,70	A
265	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 96,01	A
266	≥0,95	AD 100,00	AD 100,00	A 72,91	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
267	≥0,95	A 85,21; AD 14,79	AF 100,00	F 41,12; A 33,40; AF 23,32	A
268	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 40,18; AF 32,87; F 26,60	A
269	0,86	A 100,00	A 100,00	AF 61,01; A 26,21; F 12,65	A
270	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 46,39; AF 34,25; F 18,35	A
271	0,93	A 100,00	A 100,00	A 82,42	A
272	≥0,95	AD 82,16; A 17,84	AD 100,00	A 52,36; D 24,77; AD 13,19	A; D
273	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 85,59	A; D; AF
274	0,8	AD 72,29; A 27,71	A 53,60; AD 46,40	A 51,00; D 19,79; AD 19,50	A; D
275	≥0,95	D 100,00	D 100,00	D 99,71	D
276	≥0,95	D 100,00	D 100,00	D 97,92	D
277	≥0,95	AD 100,00	AD 55,35; D 44,65	D 56,56; A 21,03; AD 17,36	A; D
278	≥0,95	BC 100,00	BC 100,00	B 48,15 C 31,80	B; C; D; AE
279	≥0,95	AB 28,30; AC 25,85; BE 24,14; CE 21,70	AC 25,01; CE 25,01; BE 24,77; AB 24,77	D 53,98; A 14,66; E 14,08	B; C; D; AE
280	≥0,95	AD 35,81; DE 27,53; BD 20,80; CD 15,85	CD 25,00; DE 25,00; AD 25,00; BD 25,00	D 97,60	D
281	≥0,95	D 54,20; AD 23,40; DE 14,67	D 33,35; DE 33,30; AD 33,30	D 98,87	D

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
282	≥0,95	AE 100,00	AE 100,00	A 45,22; E 36,	A; D; E; G
283	0,56	AG 85,80 A 14,20	EG 50,00; AG 50,00	G 41,42; D 32,62	A; D; E; G
284	0,94	AD 100,00	DF 100,00	D 86,90	A; D; E; F
285	≥0,95	AD 71,14; ADG 16,55; AG 12,31	DG 24,61; EG 14,09; AG 14,09; EF 11,81; AF 11,81; DE 11,12; AD 11,12	D 90,40	A; D; E
286	≥0,95	D 56,88; A 19,51; DE 12,15; AD 11,45	D 20,04; E 19,99; DE 19,99; A 19,99; AD 19,99	D 94,97	A; D; E
287	≥0,95	BE 100,00	BE 100,00	B 77,48; E 12,42	B; E
288	≥0,95	BE 100,00	BE 50,00; B 50,00	B 82,02	B; E
289	≥0,95	BE 60,32; E 39,68	BE 50,23; E 49,77	E 51,14; D 21,29; B 11,89	A; B; D; E
290	≥0,95	DE 49,02; BD 21,68; AE 20,40	AE 20,00; E 20,00; DE 19,99; AB 19,97; BD 19,96	D 77,78	A; B; D; E
291	≥0,95	AD 80,37; A 19,63	AE 19,76 AD 19,76 A 19,76 AB 19,66 D 19,54	D 38,70; A 31,43; AD 23,30	A; D
292	≥0,95	A 62,56; AD 37,44	A 87,42; AD 12,58	A 67,67; AD 18,34	A
293	≥0,95	A 100,00	A 49,34; AD 48,23	A 60,66; AD 22,25	A
294	≥0,95	C 100,00	C 100,00	C 97,86	C

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
295	≥0,95	BG 50,13; BE 49,87	BG 50,00; BE 50,00	B 43,58; E 19,00; G 18,66	B
296	≥0,95	BC 54,30; CG 23,00; CE 22,69	BC 33,37; CG 33,32 ;CE 33,32	C 33,63; B 29,46; A 17,26	B
297	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 93,60	A
298	0,81	A 100,00	A 67,21; AF 32,79	A 97,45	A
299	≥0,95	AC 37,16; AB 30,91; AG 11,04; AE 10,77; A 10,12	AB 15,63; AG 15,56; AE 15,56; AC 15,56	A 71,20; B 12,45	B
300	≥0,95	AB 87,50; A 12,50	AB 40,94; BF 32,16; BD 26,90	A 51,10; B 12,68	B
301	≥0,95	A 76,79; AB 23,21	A 23,68; B 10,34; DG 10,28; FG 10,28; AG 10,28; BG 10,28	A 57,25; B 16,76	B
302	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	F 49,15; A 32,27	F
303	≥0,95	A 60,81; AE 39,19	EF 50,03; AE 49,97	E 46,64; F 32,66	F
304	≥0,95	A 50,47; AC 39,05; AE 10,49	CF 50,02; AC 49,97	C 45,86; F 35,32	F
305	≥0,95	A 100,00	F 49,99; AF 49,94	F 84,25	F
306	0,36	A 62,66; AG 37,34	FG 50,01; AG 49,99	G 40,14; F 37,03	B; F; G
307	≥0,95	A 68,02; AG 20,34; AB 11,64	AG 26,02; FG 18,65; BG 17,83; G 17,78	A 41,38; B 22,43; G 10,71	B; G
308	≥0,95	BE 100,00	BE 100,00	B 69,27; E 18,77	B

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
309	0,94	DG 100,00	DG 100,00	D 38,31; G 37,52; B 11,86	B; D; G
310	≥0,95	BD 50,01; BG 49,99	BG 25,10; EG 24,99; BD 24,06; DE 23,95	B 70,43	B
311	≥0,95	AB 67,87; BC 32,13	BF 16,70; BC 16,70; AB 16,70; AG 16,63; AD 16,63; AE 16,63	B 55,52; A 16,25	B
312	≥0,95	B 59,63; AB 40,37	B 50,11; AB 49,89	B 71,64; A 12,32; AB 12,13	B
313	≥0,95	B 87,42; AB 12,58	B 100,00	B 95,41	B
314	≥0,95	AB 70,91; A 16,67; B 12,42	AB 100,00	B 48,08; A 31,04; AB 19,88	B
315	≥0,95	AB 71,95; A 28,05	AB 33,44; B 33,33; A 33,23	B 55,71; A 26,53; AB 14,85	B
316	≥0,95	A 81,68; AB 18,32	A 26,71; BG 26,54; AB 26,54; B 20,22	A 38,40; B 34,68	B; G
317	≥0,95	D 65,32; AD 34,68	D 100,00	D 99,10	D
318	≥0,95	A 64,94; AD 35,06	AD 36,62; DG 36,45; BD 26,93	D 42,90; A 22,25; G 12,53; B 10,79	A; B; D; G
319	≥0,95	A 82,04; AG 17,96	AG 29,89; G 29,73; DG 20,22; BG 20,16	G 48,55; A 25,54	A; B; D; G
320	≥0,95	AG 100,00	AG 100,00	A 65,73; G 22,12	A; B; G
321	≥0,95	A 57,40; AB 34,39; AG 8,21	AB 61,14; BG 38,86	A 55,97; B 20,69	A; B; G

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
322	0,76	A 100,00	A 19,92; G 19,88; AG 19,88; B 13,38; AB 13,38; AD 13,38	A 65,83	A; B; G
323	≥0,95	A 100,00	A 41,37; AG 27,53; AB 19,98	A 80,64	A
324	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,17	A
325	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 55,58; B 18,89; F 14,08	A; B; F
326	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 96,56	B
327	≥0,95	AB 100,00	BF 50,00; AB 50,00	B 71,36; AB 14,43; A 11,76	A; B
328	0,8	B 100,00	B 100,00	B 99,72	B
329	≥0,95	BG 100,00	B 100,00	B 99,36	B
330	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 96,83	B
331	≥0,95	AB 84,26; B 15,74	AB 50,00; B 50,00	B 66,28; AB 18,65; A 13,93	A; B
332	≥0,95	AD 82,61; A 17,39	AD 100,00	A 79,82	A
333	≥0,95	AB 55,12; AE 44,88	AE 48,84; AB 48,84	A 62,34; AB 11,27; B 11,02	A
334	0,57	A 100,00	A 100,00	A 86,65	A
335	≥0,95	A 84,72; AB 15,28	A 96,66	A 76,64; AB 11,70	A
336	≥0,95	A 50,95; AB 49,05	AB 50,00; A 50,00	A 69,76; AB 18,38	A
337	0,89	A 74,83; AB 25,17	AB 100,00	A 84,92; AB 10,32	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
338	0,88	A 100,00	A 99,96	A 79,16; AB 14,83	A
339	0,91	A 100,00	A 99,21	A 86,07	A
340	≥0,95	A 63,60; AB 36,40	A 100,00	A 93,50	A
341	0,84	A 80,97; AD 19,03	AD 100,00	A 93,59	A
342	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 91,15	A
343	≥0,95	A 100,00	A 91,49	A 91,52	A
344	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 92,64	A
345	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 91,60	A
346	0,63	A 100,00	A 100,00	A 93,75	A
347	≥0,95	A 100,00	A 98,85	A 81,22; AF 17,24	A
348	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,74	A
349	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 97,04	A
350	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 58,20; AF 41,25	A; AF
351	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 52,80; A 46,76	A; AF
352	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 95,39	A
353	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 98,34	A
354	≥0,95	BG 100,00	B 100,00	B 38,47; A 34,93; G 15,12	A; B; G

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
355	0,68	AB 100,00	AB 100,00	A 81,06	A; B
356	≥0,95	AD 35,60; DE 27,25; AB 11,87; BE 11,36	DE 50,00; AD 50,00	B 43,64; D 22,45; A 12,52	B; D; AE
357	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 98,89	B
358	≥0,95	B 37,22; AB 26,00; BD 22,30; BE 14,49	BE 33,33; BD 33,33; AB 33,33	B 94,91	B
359	≥0,95	B 82,32; AB 17,68	B 100,00	B 97,24	B
360	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 99,07	B
361	≥0,95	B 85,69; AB 14,31	B 100,00	B 89,92	B
362	≥0,95	AB 100,00	AB 64,74; B 35,26	A 76,74; AB 12,21	A; B
363	≥0,95	A 56,69; AD 43,31	AD 100,00	A 96,53	A
364	≥0,95	A 100,00	A 99,82	A 99,11	A
365	≥0,95	A 53,79; AC 46,21	AC 100,00	A 94,34	A
366	≥0,95	A 59,40; AC 29,77; AG 10,83	A 98,67	A 90,66	A
367	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,80	A
368	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 98,02	A
369	≥0,95	A 88,03; AB 11,97	A 64,74; AB 35,26	A 95,80	A
370	≥0,95	A 66,18; AD 33,82	F 100,00	F 87,25	A; ADF
371	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 64,15; F 18,02; AF 13,45	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
372	≥0,95	AE 64,51; A 35,49	AE 100,00	A 63,73; F 15,19; AF 11,16	A
373	0,51	A 100,00	A 100,00	A 64,26; AF 26,52	A
374	≥0,95	AB 57,14; A 42,86	AB 100,00	A 85,80	A
375	≥0,95	A 73,13; AB 26,87	A 100,00	A 92,68	A
376	≥0,95	A 100,00	A 99,98	A 90,24	A
377	0,94	A 100,00	A 100,00	A 99,86	A
378	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,80	A
379	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,82	A
380	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,12	A
381	≥0,95	AD 63,36; A 36,64	A 100,00	AF 70,60; A 27,34	A; AF; ADF
382	0,52	A 100,00	A 100,00	A 89,66	A
383	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,68	A
384	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 94,81	A
385	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,87	A
386	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,56	A
387	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 93,89	A
388	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 81,63; AF 18,06	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
389	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 77,05; AF 22,60	A
390	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 80,12; AF 18,47	A
391	≥0,95	A 69,01; AD 30,99	AD 100,00	A 72,18; AF 21,78	A
392	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 72,55; AF 26,31	A
393	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 67,62; AF 31,54	A
394	0,56	D 100,00	D 100,00	D 97,92	D
395	0,46	AD 64,09; D 35,91	D 100,00	DF 88,17; D 10,83	D
396	≥0,95	AD 62,13; D 37,87	D 100,00	D 59,16; DF 37,57	D
397	≥0,95	AD 54,82; D 37,14; A 8,04	D 100,00	D 42,10; DF 29,68; F 18,52	A; D; AF
398	≥0,95	A 51,99; AD 48,01	AD 99,99	AF 76,77; A 12,32; F 10,41	A; D; AF
399	≥0,95	AD 71,57; A 28,43	AD 100,00	A 46,16; AF 44,85	A; D; AF
400	≥0,95	A 81,24; AD 18,76	A 100,00	AF 53,43; A 45,17	A; AF
401	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 56,78; A 42,69	A; AF
402	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 75,61; A 23,63	A; AF
403	0,59	A 100,00	A 100,00	AF 81,97; A 15,00	A; AF
404	0,58	A 100,00	A 100,00	A 95,43	A
405	0,51	A 100,00	A 100,00	A 99,07	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
406	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,41	A
407	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 97,68	A
408	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 75,66; AF 15,75	A
409	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 70,36; AF 27,13	A
410	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 57,18; AF 27,17; F 15,26	A
411	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 52,05; A 43,12	A
412	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 75,41; A 18,87	A
413	≥0,95	AC 50,19; AD 49,81	AD 50,00; AC 50,00	A 93,05	A
414	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,77	A
415	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 97,41	A
416	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 94,40	A
417	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 95,48	A
418	≥0,95	BG 100,00	BG; 100,00	A 43,66; B 16,61; G 14,87; D 12,76	A; B ;G; AD
419	≥0,95	ADG 73,87; AG 26,13	AG 33,33; G 33,33; AB 33,33	A 62,70; AD 26,25	A; B ;G; AD
420	≥0,95	A 45,75; AD 29,92; ADG 14,76	A 51,51; AG 48,49	A 76,90; AD 16,98	A
421	0,45	AD 55,39; A 26,03; ADG 18,58	AD 99,88	A 55,37; AD 23,80; D 19,74	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
422	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 95,06	A
423	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 98,72	A
424	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,80	A
425	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 98,78	A
426	≥0,95	A 77,83; AD 11,31; AG 10,86	A 99,98	A 86,22	A
427	≥0,95	A 49,05; AG 41,55	AG 100,00	A 55,37; F 12,00	A
428	≥0,95	A 100,00	AF 49,99; AD 49,99	F 45,21; AF 24,74; A 15,19	A
429	0,82	A 100,00	A 100,00	AF 61,13; F 19,72; A 17,91	A
430	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 98,74	B
431	0,43	B 44,17; G 19,79; BG 16,54; AB 11,38	B 100,00	F 29,21; G 28,90; B 23,42	A; B; F; G
432	≥0,95	AB 57,91; AG 29,49; A 12,60	BF 100,00	F 81,76; AF 10,63	A; B; F; G
433	≥0,95	A 100,00	AB 78,01; AF 21,99	AF 53,96; A 24,82; F 20,56	A
434	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 50,10; A 47,20	A
435	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 54,37; A 44,54	A
436	0,74	AE 100,00	AE 100,00	A 48,21; E 36,07	A; B; E; F
437	≥0,95	AE 65,22; A 34,78	AF 48,01; EF 38,38; AE 13,61	B 42,07; F 27,96; A 15,28	A; B; E; F
438	0,93	B 100,00	B 100,00	B 98,83	B

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
439	0,73	AB 78,83; A 21,17	BF 33,33; BE 33,33; AB 33,33	B 90,84	A; B
440	≥0,95	ADG 50,60; AB 24,93; BD 15,72	BD 34,23; AB 34,23; AG 29,54	B 62,93; BG 13,35	A; B; AD; BG
441	0,82	AB 50,18; B 21,66; AG 17,47; A 10,69	A 43,75; B 41,79	B 79,01; BG 10,81	A; B
442	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 99,72	B
443	≥0,95	B 100,00	B 100,00	B 98,69	B
444	≥0,95	EG 100,00	EG 100,00	G 58,71; B 16,38; E 15,67	A; E; G
445	≥0,95	BG 100,00	BG 50,00; BE 50,00	B 64,29; G 19,84; BG 12,88	B; G
446	0,9	BG 69,43; G 30,57	BG 49,27; G 49,27	B 53,56; G 27,08; BG 16,84	B; G
447	≥0,95	AB 44,81; AG 23,07; BG 19,73; B 12,39	B 37,51; AG 28,27; BG 27,31	B 80,81; BG 11,67	A; B
448	≥0,95	AB 51,92; B 24,25; A 13,66; BG 10,17	B 54,76; AB 45,23	B 91,84	A; B
449	≥0,95	A 62,04; AG 37,96	AG 100,00	A 36,04; B 27,96; G 25,01	A
450	≥0,95	A 54,51; AB 35,11; AG 10,38	AB 54,59; A 45,08	B 78,65	A
451	≥0,95	A 100,00	F 100,00	F 99,15	F
452	0,55	A 100,00	AF 100,00	A 49,04; F 35,27	A
453	≥0,95	AD 100,00	AD 70,50; AF 29,50	B 50,66; D 26,73; A 10,47	A
454	≥0,95	ADG 69,07; AB 16,01; AG 14,92	AB 99,99	B 92,54	A
455	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	B 39,80; A 32,35; F 17,82	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
456	≥0,95	AG 82,78; A 17,22	AG 98,40	B 87,62	A
457	≥0,95	A 73,19; AG 26,81	A 100,00	B 89,33	A
458	≥0,95	A 71,23; AB 28,77	A 100,00	B 84,69	A
459	≥0,95	B 100,00	BG 100,00	B 98,08	B
460	≥0,95	C 100,00	C 100,00	C 83,59	B; C; AF
461	≥0,95	BC 100,00	CG 50,00; BC 50,00	B 47,24; C 25,28; BC 24,07	B
462	0,89	BC 78,63; C 21,37	BD 33,33; BC 33,33; C 33,33	B 39,26; C 28,32; BC 24,51	B
463	≥0,95	BC 60,11; B 30,70	BC 49,73; B 46,68	B 89,48	B
464	0,93	AB 46,19; A 41,07; AC 12,75	AB 48,43; AC 48,15	B 56,55; A 17,01; AB 14,96	A
465	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 65,94; AF 32,08	A
466	≥0,95	A 73,33; AB 26,67	A 94,96	A 49,60; AF 40,06	A
467	≥0,95	AD 100,00	AD 100,00	A 86,62; AF 9,13	A
468	≥0,95	A 73,70; AD 26,30	A 100,00	AF 59,82; A 38,69	A
469	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 55,11; AF 44,47	A
470	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 58,90; A 40,41	A
471	≥0,95	AC 100,00	AC 100,00	A 89,37	A
472	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 53,56; AF 44,01	A

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
473	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	A 55,52; F 28,05; AF 15,05	A
474	≥0,95	AD 83,45; A 16,55	AD 100,00	A 51,02; AF 24,50; F 20,62	A
475	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 63,08; AF 35,33	A
476	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 49,21; AF 45,50	A
477	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 48,87; AF 46,90	A
478	≥0,95	A 59,72; AB 40,28	AB 100,00	A 46,81; AF 41,09	A
479	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 53,25; A 41,44	A
480	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 66,47; A 31,93	A
481	≥0,95	AC 100,00	A 100,00	A 65,33; AC 29,55	A
482	≥0,95	AC 100,00	AC 100,00	A 38,71; C 33,17; AC 27,25	A
483	≥0,95	A 69,28; AC 30,72	AF 100,00	A 82,79	A
484	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,79	A
485	0,66	A 100,00	A 100,00	A 97,78	A
486	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 98,49	A
487	≥0,95	AD 53,09; A 46,91	AD 100,00	A 82,01; AD 10,37	A; D
488	≥0,95	A 100,00	A 100,00	A 99,23	A
489	≥0,95	A 58,92; AD 41,08	AD 100,00	A 82,72; AD 10,38	A; D

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
490	≥0,95	A 84,56; AD 15,44	A 100,00	A 81,93	A; D
491	≥0,95	BE 100,00	EG 100,00	F 36,12; A 23,59; E 13,90; G 11,78	D; E; G; AF
492	≥0,95	AD 100,00	AF 50,00; AD 50,00	AF 36,77; A 31,14; F 29,31	D; AF
493	0,29	A 100,00	AG 25,04; AE 25,04; FG 24,96; EF 24,96	AF 46,32; A 27,31; F 24,45	D; AF
494	≥0,95	A 100,00	F 50,00; A 50,00	AF 95,33	AF
495	≥0,95	A 100,00	AF 50,00; F 50,00	AF 71,88; F 24,29	D; F; AF
496	≥0,95	A 100,00	AF 20,10; F 20,10; A 20,10; AG 15,15; AE 15,15	AF 66,60; A 20,09; F 12,83	D; AF
497	≥0,95	A 100,00	A 45,62; AF 44,92	AF 60,93; A 33,12	A; D
498	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 70,39; A 25,56	A; D
499	≥0,95	CD 100,00	CD 100,00	A 25,01; F 24,52; D 23,45; C 10,40	A; C; D; AF; ADF
500	≥0,95	AC 43,45; AD 41,92; A 14,63	AD 49,98; AC 49,98	AF 65,79; A 15,25; F 13,88	A; C; D; AF; ADF
501	≥0,95	A 84,33; AD 15,67	A 100,00	AF 79,99	A; C; D; AF; ADF
502	≥0,95	A 100,00	A 100,00	AF 64,96; A 19,87; F 12,06	A; C; D

Nó	p.p.	DEC (%)	S-DIVA (%)	MCMC binária (%)	Parcimônia
503	≥0,95	CD 74,86; AC 25,14	CD 50,01; DF 49,99	C 56,66; CF 21,27; F 15,80	A; C; CF
504	≥0,95	C 37,42; CD 33,70; AC 28,88	C 39,92; CF 39,91; DF 13,81	C 58,90; F 20,12; CF 16,86	A; C; CF
505	≥0,95	A 100,00	AF 100,00	F 61,78; A 26,51	A; C; D; F
506	≥0,95	AC 84,09; AD 15,91	AC 31,64; CF 31,64; F 31,64	F 56,25; A 19,21	A; C; D
507	≥0,95	A 43,91; AC 42,50; AD 13,59	AF 32,28; A 32,28; AC 32,25	F 50,21; A 28,85; AF 14,11	A; C; D

ANEXOS

Anexo 1. Lista de espécimes utilizados para as análises filogenéticas. Os táxons sequenciados pelo presente estudo são indicados por um *. AMNH – American Museum of Natural History, New York City; FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago; KU – The University of Kansas Natural History Museum, Lawrence; LSUMZ – Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge; MCP – Coleção de Ornitologia do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MZUSP – Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, São Paulo; USNM – United States National Museum of Natural History – Smithsonian Institution, Washington; UWBM – University of Washington Burke Museum, Seattle; MHNCI – Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba.

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Cymbilaimus lineatus</i>	<i>intermedius</i>	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B18168	x	FJ461169	EF030254	EF030283	EF030221	EF030315
<i>Biatas nigropectus</i>	nominal	Brasil: Paraná	MPEG	64530	x	x	x	x	x	x
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	monotípica	Argentina: Misiones	UWBM	DHB1805			EF639891	EF640023	EF640090	EF639956
<i>Hypoedaleus guttatus</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3130			X	x		x
<i>Hypoedaleus guttatus</i> *	monotípica	Brasil: Santa Catarina	MCP	3127			x	x	x	x
<i>Batara cinerea</i>	<i>argentina</i>	Bolívia: Santa Cruz	UWBM	RTB520			EF639874	EF640006	EF640073	EF639939
<i>Batara cinerea</i>	<i>argentina</i>	Bolívia: Tarija	LSUMZ	18607	x	FJ461171				
<i>Mackenziaena leachii</i>	monotípica	Argentina: Misiones	USNM	B5986	x	FJ461172	EF639893	EF640025	EF640092	EF639958
<i>Mackenziaena severa</i>	monotípica	Paraguai: Itapoa	KU	3729			x	x	x	x
<i>Frederickena viridis</i>	monotípica	Guiana: Barima-Waini	USNM	B9259			EF639893	EF640025	EF640092	EF639958
<i>Frederickena viridis</i>	monotípica	Venezuela: Bolivar	AMNH	11974	x	FJ461173				
<i>Frederickena fulva</i>	nominal	Perú: Loreto	LSUMZ	B4281			EF030255	EF030284	EF030222	EF030316
<i>Taraba major</i>	<i>obscurus</i>	Panamá: Darién								GU215275
<i>Taraba major</i>	<i>melanurus</i>	Perú: Madre de Dios	FMNH	321773			EF639919	EF640053	EF640120	EF639986
<i>Taraba major</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	AMNH	2244	x	FJ461174				

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Taraba major</i> *	nominal	Brasil: Rondônia	MCP	2620			x	x	x	x
<i>Taraba major</i>	nominal	Paraguai								AY676938
<i>Sakesphorus canadensis</i>	<i>trinitatis</i>	Guiana: Barima-Waini	KU	MBR6243			EF030257	EF030286	EF030224	EF030318
<i>Sakesphorus cristatus</i>	monotípica	Brasil: Piauí	MPEG	68000						
<i>Sakesphorus cristatus</i> *	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3134			x	x	x	x
<i>Sakesphorus cristatus</i> *	monotípica	Brasil: Minas Gerais	?	JB132	x	x	x	x	x	x
<i>Sakesphorus luctuosus</i>	nominal	Brasil: Pará	USNM	B7012			EF030258	EF030287	EF030225	EF030319
<i>Sakesphorus luctuosus</i>	nominal	Brasil: Rondônia	FMNH	389937	x	FJ461175				
<i>Thamnophilus bernardi</i>	nominal	Perú: Lambayeque	LSUMZ	B5136			EF030256	EF030285	EF030223	EF030317
<i>Thamnophilus doliatus</i>	nominal	Trinidad e Tobago								GU215286
<i>Thamnophilus doliatus</i>	<i>radiatus</i>	Bolívia: Santa Cruz	UWBM	RTB390			EF030267	EF030296	EF030234	EF030327
<i>Thamnophilus doliatus</i> *	<i>radiatus</i>	Brasil: São Paulo	MCP	RBL83			x	x	x	x
<i>Thamnophilus doliatus</i>	<i>nigricristatus</i>	Panamá: Darién								GU215284
<i>Thamnophilus capistratus</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3129			x	x	x	x
<i>Thamnophilus zarumae</i>	<i>palamblae</i>	Perú: Piura	LSUMZ	B191			EF030281	EF030310	EF030248	EF030340
<i>Thamnophilus tenuipunctatus</i>	<i>tenuifasciatus</i>	Equador: Zamora Chinchipe	ANSP	B1686			EF030278	EF030307	EF030245	EF030338
<i>Thamnophilus palliatus</i>	puncticeps	Bolívia: Santa Cruz	UWBM	MAB2			EF030272	EF030301	EF030239	EF030332
<i>Thamnophilus nigriceps</i>	monotípica	Panamá: Panamá	UAM	20238			EF030270	EF030299	EF030237	EF030330
<i>Thamnophilus praecox</i>	monotípica	Equador: Sucumbíos	ANSP	B3190			EF030273	EF030302	EF030240	EF030333

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Thamnophilus nigrocinereus</i>	<i>cinereoniger</i>	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B20233			EF030271	EF030300	EF030238	EF030331
<i>Thamnophilus cryptoleucus</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B7285			EF030266	EF030295	EF030233	EF030326
<i>Thamnophilus aethiops</i>	incertus	Brasil: Alagoas	FMNH	399223			EF639924	EF640058	EF640125	EF639991
<i>Thamnophilus unicolor</i>	nominal	Equador: Pichincha	LSUMZ	B12144			EF030280	EF030309	EF030247	AY962685
<i>Thamnophilus schistaceus</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B12559			EF030277	EF030306	EF030244	EF030337
<i>Thamnophilus murinus</i>	nominal	Guiana: Barima-Waini	USNM	B9206			EF030269	EF030298	EF030236	EF030329
<i>Thamnophilus aroyae</i>	monotípica	Bolívia: Cochabamba	UWBM	RTB395			EF030262	EF030291	EF030229	EF030322
<i>Thamnophilus atrinucha</i>	nominal	Panamá: Bocas del Toro	USNM	B393			EF030263	EF030292	EF030230	EF030323
<i>Thamnophilus punctatus</i>	nominal	Guiana: Upper Demerara - Berbice	USNM	B4172			EF030274	EF030303	EF030241	EF030334
<i>Thamnophilus stictocephalus</i>	<i>parkeri</i>	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B13850			EF030275	EF030304	EF030242	EF030335
<i>Thamnophilus ambiguus</i>	monotípica	Brasil: Sergipe	UFMG	B1403				EU295779		
<i>Thamnophilus amazonicus</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B13045			EF030261	EF030290	EF030228	EF030321
<i>Thamnophilus insignis</i>	nominal	Venezuela: Amazonas	LSUMZ	B7486			EF030268	EF030297	EF030235	EF030328
<i>Thamnophilus divisorius</i>	monotípica	Brasil: Acre	MPEG	52754			EF030282	EF030311	EF030249	EF030341
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	nominal	Brasil: São Paulo	FMNH	395426			EF030265	EF030294	EF030232	EF030325
<i>Thamnophilus caeruleus</i>	<i>paraguayensis?</i>	Bolívia: Santa Cruz	AMNH	2252	x	FJ461176				

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Thamnophilus caerulescens</i>	<i>paraguayensis?</i>	Paraguai								AY078176
<i>Thamnophilus torquatus</i>	monotípica	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B13900			EF030279	EF030308	EF030246	EF030339
<i>Thamnophilus torquatus*</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3133			x	x	x	x
<i>Thamnophilus ruficapillus</i>	<i>cochabambae</i>	Bolívia Santa Cruz	UWBM	RTB347			EF030276	EF030305	EF030243	EF030336
<i>Thamnophilus ruficapillus*</i>	nominal	Brasil: Rio Grande do Sul	MCP	2896			x	x	x	x
<i>Thamnophilus ruficapillus*</i>	nominal	Brasil: Rio Grande do Sul	MCP	3090				x		x
<i>Thamnophilus ruficapillus*</i>	nominal	Brasil: Rio Grande do Sul	MCP	3189						x
<i>Thamnophilus bridgesi</i>	monotípica	Costa Rica: Puntarenas	LSUMZ	B16149			EF030264	EF030293	EF030231	EF030324
<i>Megastictus margaritatus</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B6836			EF639894	EF640026	EF640093	EF639959
<i>Megastictus margaritatus</i>	monotípica	Venezuela: Amazonas	AMNH	4296	x	FJ461179				
<i>Neotantes niger</i>	monotípica	Perú: Cuzco	FMNH	321806		FJ461178	EF639908	EF640042	EF640109	EF639975
<i>Thamnistes anabatinus</i>	<i>rufescens</i>	Perú: San Martín	LSUMZ	B5467		FJ461180	EF639922	EF640056	EF640123	EF639989
<i>Thamnistes anabatinus</i>	?	Panamá								FJ222641
<i>Dysithamnus stictothorax*</i>	monotípica	Brasil: Paraná	MCP	3155		x	x	x	x	X
<i>Dysithamnus stictothorax*</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3135			x	x	x	x
<i>Dysithamnus mentalis</i>	<i>septentrionalis</i>	Panamá: Darien								GU215224
<i>Dysithamnus mentalis</i>	<i>spodionotus</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	4278	x	FJ461181				

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Dysithamnus mentalis</i>	<i>emiliae</i>	Brasil: Pernambuco	FMNH	392443			EF639880	EF640012	EF640079	EF639945
<i>Dysithamnus mentalis</i> *	nominal	Brasil: Santa Catarina	MCP	2577			x	x	x	x
<i>Dysithamnus mentalis</i>	nominal	Paraguai								AY676948
<i>Dysithamnus plumbeus</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MZUSP	BA192	x	x	x	x	x	x
<i>Dysithamnus plumbeus</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3132				x		
<i>Dysithamnus leucostictus</i>	nominal	Perú: Cajamarca	LSUMZ	B33684			EF639938	EF640072	EF640139	EF640005
<i>Dysithamnus xanthopterus</i> *	nominal	Brasil: Paraná	MCP	3164			x	x	x	x
<i>Dysithamnus</i> sp. nov.*		Peru: Serra Madre	LSUB	44234			x	x	x	x
<i>Dysithamnus puncticeps</i> *	nominal	Panamá: Darien	LSUB	28714	x	x	x	x	x	x
<i>Dysithamnus striaticeps</i> *	nominal	Costa Rica: Límon	LSUB	72090	x	x	x	x	x	X
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	<i>obidensis</i>	Venezuela: Bolivar	AMNH	11911		FJ461182				
<i>Thamnomanes ardesiacus</i>	nominal	Perú: Loreto	LSUMZ	B6896			HM637199	HM637242	HM637104	HM637152
<i>Thamnomanes saturninus</i>	nominal	Brasil: Rondônia	FMNH	389947			EF639923	EF640057	EF640124	EF639990
<i>Thamnomanes caesius</i>	<i>glaucus</i>	Guiana: Barima-Waini	USNM	B9482			EF030259	EF030288	EF030226	EF030320
<i>Thamnomanes schistogynus</i>	nominal	Bolívia: La Paz	LSUMZ	B992			HM637200	HM637243	HM637105	HM637153
<i>Xenornis setifrons</i>	nominal	Panamá: Darien	?	?	x	x	x	x	x	x
<i>Pygiptila stellaris</i>	<i>occipitalis</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	12397	x	FJ461177				
<i>Pygiptila stellaris</i>	nominal	Brasil: Rondônia	FMNH	389931			EF639914	EF640048	EF640115	EF639981

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Epinecrophylla fulviventris</i>	monotípica	Panamá: Darién	LSUMZ	B2299			HM637201	HM637244	HM637106	HM637154
<i>Epinecrophylla gutturalis</i>	monotípica	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B20419			HM637202	HM637245	HM637107	HM637155
<i>Epinecrophylla leucophthalma</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B18242			HM637203	HM637246	HM637108	HM637156
<i>Epinecrophylla haematonota</i>	<i>pyrrhonota</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B2509			EF639925	EF640059	EF640126	EF639992
<i>Epinecrophylla haematonota</i>	nominal	Perú: Loreto	LSUMZ	B4579				HM449839		
<i>Epinecrophylla spodionota</i>	<i>sororia</i>	Peru: Pasco	LSUMZ	B2058			HM637204	HM637247	HM637109	HM637157
<i>Epinecrophylla ornata</i>	<i>meridionalis</i>	Bolívia: La Paz	LSUMZ	B1082				HM449840	HM637110	HM637158
<i>Epinecrophylla erythrura</i>	<i>septentrionalis</i>	Perú: San Martín	LSUMZ	B5474			HM637205	HM637248	HM637111	HM637159
<i>Myrmotherula brachyura</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B4722				EF640040	EF640107	EF639973
<i>Myrmotherula obscura</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B4908			HM637206	HM637249	HM637112	HM637160
<i>Myrmotherula ambigua</i>	monotípica	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B25408			HM637207	HM637250	HM637113	HM637161
<i>Myrmotherula sclateri</i>	monotípica	Bolívia: Pando	LSUMZ	B9717			HM637208	HM637251	HM637114	HM637162
<i>Myrmotherula multostriata</i>	monotípica	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	12968			HM637209	HM637252	HM637115	HM637163
<i>Myrmotherula pacifica</i>	monotípica	Panamá: Darién	LSUMZ	B2229			HM637210	HM637253	HM637116	HM637164
<i>Myrmotherula cherriei</i>	monotípica	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B25458			HM637211	HM637254	HM637117	
<i>Myrmotherula klagesi</i>	monotípica	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B25562			HM637212	HM637255	HM637118	HM637165
<i>Myrmotherula longicauda</i>	<i>australis</i>	Bolívia: Cochabamba	LSUMZ	B39036			EF639907	EF640041	EF640108	EF639974

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Myrmotherula axillaris</i>	<i>albigula</i>	Panamá: Darién								GU215256
<i>Myrmotherula axillaris</i>	<i>melaena</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	4299	x	FJ461183				
<i>Myrmotherula axillaris</i>	<i>luctuosa</i>	Brasil: Pernambuco	FMNH	392444			EF639906	EF640039	EF640106	EF639972
<i>Myrmotherula axillaris</i> *	<i>luctuosa</i>	Brasil: Bahia	MCP	3159			x		x	x
<i>Myrmotherula axillaris</i> *	nominal	Brasil: Rondônia	MCP	3139			x	x	x	x
<i>Myrmotherula axillaris</i>	nominal	Trinidad e Tobago								GU215260
<i>Myrmotherula schisticolor</i>	interior	Perú: San Martín	LSUMZ	B5536			HM637214	HM637257	HM637120	HM637167
<i>Myrmotherula longipennis</i>	<i>zimmeri</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B7008			HM637215	HM637258	HM637121	HM637168
<i>Myrmotherula longipennis</i> *	<i>paraensis</i>	Brasil: Pará	MHNCI	6263			x	x	x	x
<i>Myrmotherula grisea</i>	monotípica	Bolívia: La Paz	LSUMZ	B22676			HM637216	HM637259	HM637122	HM637169
<i>Myrmotherula behni</i>	<i>yavii</i>	Venezuela: Amazonas	LSUMZ	B7453			HM637217	HM637260	HM637123	HM637170
<i>Myrmotherula unicolor</i> *	nominal	Brasil: Santa Catarina	MCP	3150			x	x	x	x
<i>Myrmotherula urosticta</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3153			x	x	x	x
<i>Myrmotherula minor</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3155			x	x	x	x
<i>Myrmotherula minor</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MZUSP	BA202		x	x	x	x	x
<i>Myrmotherula menetriesii</i>	nominal	Bolívia: Pando	LSUMZ	B9759			HM637218	HM449845	HM637124	HM637171
<i>Myrmotherula assimilis</i>	nominal	Perú: Loreto	LSUMZ	B7305			HM637219	HM637261	HM637125	HM637172
<i>Isleria hauxwelli</i>	<i>suffusa</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B4270			HM637213	HM637256	HM637119	HM637166
<i>Isleria guttata</i>	nominal	Brazil: Amazonas	INPA	1258		x	x	x	x	x

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Rhopias gularis</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	1724				x	x	x
<i>Rhopias gularis</i> *	nominal	Brasil: Paraná	MCP	1726				x	x	x
<i>Rhopias gularis</i> *	nominal	Brasil: São Paulo	FMNH	330815	x	x	x	x	x	x
<i>Dichrozona cincta</i>	zononota	Brasil: Rondônia	FMNH	389859	x	FJ461184				
<i>Dichrozona cincta</i>	monotípica	Bolívia: La Paz	FMNH	391144			EF639878	EF640010	EF640077	EF639943
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	suspíca	Bolívia: Santa Cruz	AMNH	2227	x	FJ461185				
<i>Myrmorchilus strigilatus</i>	nominal	Brasil: Sergipe	FMNH	392862			EF639904	EF640037	EF640104	EF639970
<i>Myrmorchilus strigilatus</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3161			x	x	x	x
<i>Herpsilochmus pilletaus</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	RBL149		x	x	x	x	x
<i>Herpsilochmus pectoralis</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3152		x	x	x	x	x
<i>Herpsilochmus atricapillus</i>	monotípica	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B6632			HM637220	HM637262	HM637126	HM637173
<i>Herpsilochmus motacilloides</i>	monotípica	Peru: Pasco	LSUMZ	B8145			HM637221	HM637263	HM637127	HM637174
<i>Herpsilochmus motacilloides</i>	monotípica	Peru: Pasco	LSUMZ	B1659			HM637222	HM637264	HM637128	HM637175
<i>Herpsilochmus stictocephalus</i>	monotípica	Brasil: Amapá	LSUMZ	25544			HM637223	HM637265	HM637129	HM637176
<i>Herpsilochmus dorsimaculatus</i>	monotípica	Brasil: Amazonas	LSUMZ	B20225			HM637224	HM637266	HM637130	HM637177
<i>Herpsilochmus longirostris</i>	monotípica	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B13879			HM637225	HM637267	HM637131	HM637178

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Herpsilochmus axillaris</i>	nominal	Perú: Cuzco	FMNH	433407	x	FJ461186				
<i>Herpsilochmus axillaris</i>	<i>aequatorialis</i>	Equador: Morona Santiago	LSUMZ	B6174			HM637226	HM637268	HM637132	HM637179
<i>Herpsilochmus rufimarginatus*</i>	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3143			x	x	x	x
<i>Herpsilochmus rufimarginatus</i>	<i>frater</i>	Venezuela: Bolívar	FMNH	339650			EF639885	EF640017	EF640084	EF639950
<i>Herpsilochmus sellowi*</i>	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3146			x	x	x	x
<i>Herpsilochmus sellowi*</i>	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3140			x	x	x	x
<i>Herpsilochmus sellowi*</i>	nominal	Brazil: Amazonas	INPA	843	x	x	x	x	x	x
<i>Microrhopias quixensis albicauda</i>	<i>albicauda</i>	Perú: Cuzco	FMNH	433417	x	FJ461187				
<i>Microrhopias quixensis albicauda</i>	<i>albicauda</i>	Perú: Madre de Dios	FMNH	321993			EF639895	EF640027	EF640094	EF639960
<i>Microrhopias quixensis consobrinus</i>	<i>consobrinus</i>	Panamá: Darién						FJ175886		GU215243
<i>Formicivora iheringi*</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3142			x	x	x	x
<i>Formicivora iheringi*</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3157	x	x	x	x	x	x
<i>Formicivora grisea</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B15217			HM637227	HM637269	HM637133	HM637180
<i>Formicivora grisea*</i>	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3145			x	x	x	x
<i>Formicivora serrana*</i>	nominal	Brasil: Minas Gerais	MZUSP	85432			x	x	x	x
<i>Formicivora serrana*</i>	interposita	Brasil: Rio de Janeiro	MCP	RBL184				x	x	x
<i>Formicivora littoralis*</i>	monotípica	Brasil: Rio de Janeiro	sangue	sangue			x	x	x	x

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Formicivora littoralis</i> *	monotípica	Brasil: Rio de Janeiro	sangue	sangue					x	x
<i>Formicivora littoralis</i> *	monotípica	Brasil: Rio de Janeiro	sangue	sangue				x		x
<i>Formicivora melanogaster</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	B6675			HM637228	HM637270	HM637134	HM637181
<i>Formicivora melanogaster</i> *	<i>bahiae</i>	Brasil: Bahia	MCP	3185			x	x	x	x
<i>Formicivora melanogaster</i> *	<i>bahiae</i>	Brasil: Minas Gerais		JB30			x	x	x	x
<i>Formicivora rufa</i>	nominal	Bolívia: Santa Cruz	AMNH	2291	x	FJ461188				
<i>Formicivora rufa</i>	nominal	Paraguai								AY676958
<i>Formicivora rufa</i>	<i>chapmani</i>	Brasil: Amapá	FMNH	391399			EF639881	EF640013	EF640080	EF639946
<i>Formicivora rufa</i> *	<i>rufatra</i>	Brasil: Rondônia	MCP	2622			x	x	x	x
<i>Formicivora grantsauí</i> *	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3151			x	x	x	x
<i>Formicivora grantsauí</i> *	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	3163	x	x	x	x	x	x
<i>Stymphalornis acutirostris</i> *	monotípica	Brasil: Paraná	MCP	3137			x	x	x	x
<i>Stymphalornis acutirostris</i> *	monotípica	Brasil: Paraná	penas	penas				x	x	x
<i>Stymphalornis</i> sp. nov.*	---	Brasil: Sao Paulo	MZUSP	85428	x	x	x	x	x	x
<i>Drymophila ferruginea</i> *	monotípica	Brasil: São Paulo	MCP	1710			x	x	x	x
<i>Drymophila genei</i>	monotípica	Brasil: Minas Gerais	FMNH	432972			EF639879	EF640011	EF640078	EF639944
<i>Drymophila ochropyga</i> *	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	1714			x	x	x	x
<i>Drymophila ochropyga</i> *	monotípica	Brasil: Paraná	MCP	1718			x	x	x	x

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Drymophila squamata</i> *	stictocorypha	Brasil: Paraná	MCP	1711			x	x	x	x
<i>Drymophila squamata</i> *	nominal	Brasil: Bahia	MCP	3141			x	x	x	x
<i>Drymophila squamata</i> *	nominal	Brasil: São Paulo	LSUB	37222	x	x	x	x	x	x
<i>Hypocnemis peruviana</i>	monotípica	Bolívia: El Behni	FMNH	391136			EF639889	EF640021	EF640088	EF639954
<i>Hypocnemis ochrogyna</i> *	monotípica	Brasil: Rondônia	MCP	2618				EU339964	EU340010	
<i>Hypocnemis striata</i> *	<i>affinis</i>	Brasil: Pará	MCP	6265				EU339947	EU339994	
<i>Terenura maculata</i>	monotípica	Paraguai: Caaguazu	LSUB	25885	x	x	x	x	x	x
<i>Euchrepomis humeralis</i>	monotípica	Brasil: Rondônia	FMNH	389942			EF639920	EF640054	EF640121	EF639987
<i>Euchrepomis sharpei</i>	monotípica	Bolívia: Cochabamba	LSUMZ	B39086	x	FJ461190	EF639921	EF640055	EF640122	EF639988
<i>Euchrepomis callinota</i>	monotípica	Panamá: Panamá	LSUB	2198			x	x	x	x
<i>Euchrepomis callinota</i>	monotípica	Panamá: Darien								GU215278
<i>Euchrepomis spodionota</i>	monotípica	Guianas: Cuyuni-Mazaruni	USNM	5113			x	x	x	x
<i>Cercomacra cinerascens</i>	<i>sclateri</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	28057			HM637229	HM449834	HM637135	HM637182
<i>Cercomacra brasiliiana</i>	monotípica	Brasil: Rio de Janeiro	MNRJ	44251			HM637230	HM637271	HM637136	HM637183
<i>Cercomacra tyrannina</i>	nominal	Venezuela: Amazonas	AMNH	4244	x	FJ461191				
<i>Cercomacra tyrannina</i>	nominal	Panamá: Darién	LSUMZ	B2273			EF639876	EF640008	EF640075	EF639941
<i>Cercomacra laeta</i>	<i>sabinoi</i>	Brasil: Pernambuco	FMNH	392376			HM637231	HM637272	HM637137	HM637184
<i>Cercomacra parkeri</i>	monotípica	Colômbia: Antioquia	IAvH	4962			HM637232	HM637273	HM637138	HM637185
<i>Cercomacra nigrescens</i>	<i>approximans</i>	Brasil: Rondônia	FMNH	389848			HM637233	HM637274	HM637139	HM637186

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Cercomacra nigrescens</i> *	<i>approximans</i>	Brasil: Rondônia	MCP	2623			x	x	x	x
<i>Cercomacra serva</i>	<i>hypomelaena</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B27609			EF639875	EF640007	EF640074	EF639940
<i>Cercomacra nigricans</i>	monotípica	Panamá: Darién	LSUMZ	2277				HM637275	HM637140	HM637187
<i>Cercomacra carbonaria</i>	monotípica	Brasil: Roraima	FMNH	389250			HM637234	HM637276	HM637141	HM637188
<i>Cercomacra melanaria</i>	monotípica	Bolívia: El Behni	FMNH	334470			HM637235	HM637277	HM637142	HM637189
<i>Cercomacra manu</i>	monotípica	Brasil: Pará	LSUMZ	35304			HM637236	HM637278	HM637143	HM637190
<i>Pyriglena leuconota</i>	<i>hellmayri</i>	Bolívia: La Paz	AMNH	2685	x	FJ461192				
<i>Pyriglena leuconota</i>	<i>hellmayri</i>	Bolívia: Santa Cruz	FMNH	334469			EF639915	EF640049	EF640116	EF639982
<i>Pyriglena leucoptera</i>	monotípica	Paraguai: Caraguazu	LSUB	25922			x	x	x	x
<i>Pyriglena atra</i>	monotípica	?	LGEMA	11661					JN882228	
<i>Myrmoborus myotherinus</i>	<i>ochrolaema</i>	Brasil: Pará	FMNH	391406			EF639902	EF640035	EF640102	EF639968
<i>Myrmoborus leucophrys</i>	monotípica	Bolívia: Pando	LSUB	9286			x	x	x	x
<i>Myrmoborus lugubris</i>	<i>berlepschi</i>	Peru: Loreto	LSUB	7269			x	x	x	x
<i>Myrmoborus melanurus</i>	monotípica	Peru: Loreti	LSUB	43056			x	x	x	x
<i>Rhopornis ardesiacus</i>	monotípica	Brasil: Minas Gerais	MZJM	1729			x	x	x	x
<i>Hypocnemoides melanopogon</i>	nominal	Brasil: Pará	FMNH	391414			EF639890	EF640022	EF640089	EF639955
<i>Hypocnemoides maculicauda</i>	monotípica	Brasil: Mato Grosso	FMNH	392074	x	FJ461195				
<i>Myrmochanes hemileucus</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B3649	x	FJ461196	EF639903	EF640036	EF640103	EF639969

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Gymnocichla nudiceps</i>	nominal	Panamá: Darién	LSUMZ	B2228	x	FJ461197	EF639883	EF640015	EF640082	EF639948
<i>Sclateria naevia</i>	<i>argentata</i>	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	12949	x	FJ461198				
<i>Sclateria naevia</i>	nominal	Brasil: Amapá	FMNH	391418			EF639918	EF640052	EF640119	EF639985
<i>Percnostola rufifrons</i>	<i>minor</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	8849	x	FJ461200				
<i>Percnostola rufifrons</i>	<i>jensoni</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B7011			EF639910	EF640044	EF640111	EF639977
<i>Percnostola lophotes</i>	monotípica	Bolívia: Pando	LSUMZ	9499	x	FJ461199				
<i>Percnostola lophotes</i>	monotípica	Perú: Madre de Dios	FMNH	433492			EF639909	EF640043	EF640110	EF639976
<i>Percnostola arenarum</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUB	42715			x	x	x	x
<i>Schistocichla schistacea</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B4686			EF639917	EF640051	EF640118	EF639984
<i>Schistocichla leucostigma</i>	nominal	Suriname: Sipaliwini	LSUB	55190			x	x	x	x
<i>Schistocichla humaythae</i>	nominal	Bolívia: Pando	LSUB	8922			x	x	x	x
<i>Schistocichla bruneiceps</i>	nominal	Peru: Madre de Dios	FMNH	433483			x	x	x	x
<i>Schistocichla rufifacies</i>	nominal	Brasil: Rondônia	FMNH	389929			x	x	x	x
<i>Schistocichla saturata</i>	nominal	Guianas: Cuyuni-Mazaruni	KU	3895			x	x	x	x
<i>Myrmeciza longipes</i>	<i>griseipectus</i>	Brasil: Amapá	FMNH	391420				GU215396		
<i>Myrmeciza longipes</i>	<i>panamensis</i>	Panamá: Panamá	LSUMZ	B46533			HM637237	HM637279	HM637144	HM637191
<i>Myrmeciza exsul</i>	<i>niglarus</i>	Panamá: Panamá	UAM	20240			EF639897	EF640030	EF640097	EF639963
<i>Myrmeciza ferruginea</i>	nominal	Suriname: Distrikt Sipaliwini	LSUMZ	B55285				HM637280	HM637145	HM637192

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Myrmeciza squamosa</i>	monotípica	Brasil: Sao Paulo	LSUMZ	B16940			HM637238	HM637281	HM637146	HM637193
<i>Myrmeciza squamosa*</i>	monotípica	Brasil: São Paulo	---	---			x	x	x	x
<i>Myrmeciza loricata*</i>	monotípica	Brasil: Bahia	MCP	1719			x	x	x	x
<i>Myrmeciza loricata*</i>	monotípica	Brasil: Minas Gerais	MZUSP	85433			x	x	x	x
<i>Myrmeciza laemosticta</i>	monotípica	Panamá: Coclé	LSUMZ	B52919				HM637282	HM637147	HM637194
<i>Myrmeciza palliata</i>	nominal	Colombia: Antioquia	IAvH	8455				HM486423		
<i>Myrmeciza nigricauda</i>	monotípica	Equador: Esmeraldas	LSUMZ	B11717				HM637283	HM637148	HM637195
<i>Myrmeciza berlepschi</i>	monotípica	Equador: Esmeraldas	LSUMZ	B12026	x	FJ461203		EF640029	EF640096	EF639962
<i>Myrmeciza pelzelni</i>	monotípica	Venezuela: Amazonas	LSUMZ	B7523	x	FJ461201	EF639901	EF640034	EF640101	EF639967
<i>Myrmeciza hemimelaena</i>	nominal	Perú: Ucayali	UAM	20237			EF639899	EF640032	EF640099	EF639965
<i>Myrmeciza castanea</i>	<i>centucolorum</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	42168			HM637239	HM637284	HM637149	HM637196
<i>Myrmeciza atrothorax</i>	nominal	Venezuela: Bolivar	AMNH	11858	x	FJ461202				
<i>Myrmeciza atrothorax</i>	<i>obscurata</i>	Perú: Madre de Dios	FMNH	322209			EF639896	EF640028	EF640095	EF639961
<i>Myrmeciza atrothorax*</i>	<i>melanurus</i>	Brasil: Rondônia	MCP	2627			x	x	x	x
<i>Myrmeciza melanoceps</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B43013			EF639937	EF640071	EF640138	EF640004
<i>Myrmeciza goeldii</i>	monotípica	Bolívia: Pando	LSUMZ	B9293			EF639935	EF640069	EF640136	EF640002
<i>Myrmeciza hyperythra</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B7342			EF639936	EF640070	EF640137	EF640003
<i>Myrmeciza fortis</i>	nominal	Perú: Ucayali	UAM	20533			EF639898	EF640031	EF640098	EF639964
<i>Myrmeciza immaculata</i>	<i>zeledoni</i>	Panamá: Bocas del Toro	UAM	20534			EF639900	EF640033	EF640100	EF639966

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Myrmeciza nigricauda</i>	nominal	Equador: Esmeraldas	LSUB	11717			x	x	x	x
<i>Myrmeciza disjuncta</i>	nominal	Colombia: Vichada	IAvH	8031			x	x	x	x
<i>Myrmornis torquata</i>	nominal	Brasil: Rondônia	FMNH	389880	x	FJ461205	EF639905	EF640038	EF640105	EF639971
<i>Pithys albifrons</i>	nominal	Venezuela: Amazonas	AMNH	4241	x	FJ461206				
<i>Pithys albifrons</i>	nominal	Brasil: Amapá	FMNH	391430			EF639913	EF640047	EF640114	EF639980
<i>Pithys castaneus</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B42817			EF639926	EF640060	EF640127	EF639993
<i>Gymnopathys leucaspis</i>	<i>castanea</i>	Perú: Loreto	LSUMZ	B4136			EF639928	EF640062	EF640129	EF639995
<i>Gymnopathys leucaspis</i>	<i>bicolor</i>	Panamá: Darién	LSUMZ	B2096			EF639927	EF640061	EF640128	EF639994
<i>Gymnopathys rufigula</i>	<i>pallidus</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	4309	x	FJ461207				
<i>Gymnopathys rufigula</i>	<i>pallidus</i>	Venezuela: Amazonas	LSUMZ	B7512			EF639930	EF640064	EF640131	EF639997
<i>Gymnopathys salvini</i>	monotípica	Bolívia: La Paz	FMNH	391147			EF639884	EF640016	EF640083	EF639949
<i>Gymnopathys lunulata</i>	monotípica	Perú: Loreto	LSUMZ	B27384			EF639929	EF640063	EF640130	EF639996
<i>Rhegmatorhina gymnops</i>	monotípica	Brasil: Mato Grosso	FMNH	392082	x	FJ461208				
<i>Rhegmatorhina gymnops</i>	monotípica	Brasil: Pará	LSUMZ	B35298			EF639931	EF640065	EF640132	EF639998
<i>Rhegmatorhina hoffmannsi</i>	monotípica	Brasil: Rondônia	FMNH	389933			EF639916	EF640050	EF640117	EF639983
<i>Rhegmatorhina melanosticta</i>	nominal	Perú: Loreto	LSUMZ	B4248			EF639932	EF640066	EF640133	EF639999
<i>Rhegmatorhina cristata</i>	nominal	Brasil: Amazonas	INPA	1136			x	x	x	x
<i>Hylophylax naevioides</i>	nominal	Panamá: Darién	LSUMZ	B2230			EF639887	EF640019	EF640086	EF639952
<i>Hylophylax naevius</i>	nominal	Suriname: Distrikt	LSUMZ	55298			HM637240	HM637285	HM637150	HM637197

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
Sipaliwini										
<i>Hylophylax punctulatus</i>	monotípica	Bolívia: Santa Cruz	LSUMZ	12593			HM637241	HM637286	HM637151	HM637198
<i>Willisornis poecilinotus</i>	<i>duidae</i>	Venezuela: Amazonas	AMNH	4308	x	FJ461204				
<i>Willisornis poecilinotus</i>	<i>griseiventris</i>	Bolívia: La Paz	FMNH	391148			EF639888	EF640020	EF640087	EF639953
<i>Willisornis poecilinotus*</i>	<i>griseiventris</i>	Brasil: Rondônia	MCP	2363			x	x	x	x
<i>Willisornis vidua*</i>	nominal	Brasil: Pará	MHNCI	6266			x	x	x	x
<i>Phlegopsis nigromaculata</i>	nominal	Perú: Cuzco	FMNH	433498	x	FJ461209				
<i>Phlegopsis nigromaculata</i>	<i>bowmani</i>	Brasil: Rondônia	FMNH	389842			EF639912	EF640046	EF640113	EF639979
<i>Phlegopsis erythroptera</i>	<i>ustulata</i>	Bolívia: Pando	LSUMZ	B9617			EF639934	EF640068	EF640135	EF640001
<i>Phlegopsis borbae</i>	nominal	Brasil: Mato Grosso	LGEMA	P44			x	x	x	x
<i>Phaenostictus mcleannani</i>	nominal	Panamá: Darién	LSUMZ	B2135	x	FJ461210	EF639911	EF640045	EF640112	EF639978
<u>Grupo externo</u>	<u>Familia</u>									
<i>Conopophaga melanops*</i>	Conopophagidae	Brasil: Santa Catarina	MCP	3160						
<i>Conopophaga ardesiaca</i>	Conopophagidae				x	AY443271.1				
<i>Melanopareia maximiliani</i>	Melanopareidae									AY065725
<i>Melanopareia elegans</i>	Melanopareidae				x	FJ461227			GU371847	
<i>Rhinocrypta lanceolata</i>	Rhinocryptidae				x	FJ461221	GQ140169.1	AY370596.1	AY489554.1	AY078174.1
<i>Liosceles thoracicus</i>	Rhinocryptidae				x	FJ461223	EF639892.1	EF640024.1	EF640091.1	EF639957.1
<i>Formicarius colma*</i>	Formicariidae	Brasil: Paraná	MCP	não						

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
catalogado										
<i>Formicarius colma</i>	Formicariidae				x	AY056993				
<i>Chamaeza campanisoma</i>	Formicariidae						EF639877.1	EF640009.1	EF640076.1	EF639942.1
<i>Chamaeza nobilis</i>	Formicariidae				x	FJ461211				
<i>Hylopezus berlepschi</i>	Grallaridae				x	FJ461212	EF639886	EF640018	EF640085	EF639951
<i>Furnarius cristatus</i>	Furnariidae						EF212052.1			AY064279.1
<i>Furnarius rufus</i>	Furnariidae				x	AY056995		GQ906711.1	GQ922581.1	
<i>Sclerurus mexicanus</i>	Scleruridae				x	FJ461150		GQ906710.1	AY489541.1	FJ899247.1
<i>Sclerurus scansor</i>	Scleruridae						EF212071			
<i>Mionectes oleagineus</i>	Tyrannidae							FJ231711.1	DQ294422.1	EF110857.1
<i>Mionectes macconnellii</i>	Tyrannidae				x	AY443302				
<i>Elaenia flavogaster</i>	Tyrannidae						GQ140164.1			
<i>Tityra semifasciata</i>	Tityridae				x	AY443337		DQ363969.1	AY489524.1	FJ899402
<i>Tityra cayana</i>	Tityridae						GQ140171			
<i>Pipra mentalis</i>	Pipridae						DQ294448.1	DQ294535.1	DQ294404.1	DQ294491.1
<i>Pipra filicauda</i>	Pipridae				x	FJ501714				
<i>Querula purpurata</i>	Cotingidae				x	FJ501736				FJ899375.1
<i>Lipaugus vociferans</i>	Cotingidae							DQ363981.1		
<i>Rupicola rupicola</i>	Cotingidae								AY489531.1	
<i>Pyroderus scutatus</i>	Cotingidae						GQ140168.1			

espécie	subespécie	subregião	instituição	voucher	RAG2	RAG1	Bf5	ND2	ND3	CytB
<i>Smithornis sharpei</i>	Eurylaimidae						4894488	4894488	4894488	4894488
<i>Smithornis capensis</i>	Eurylaimidae				x	DQ320608				
<i>Philepitta castanea</i>	Philepittidae				x	AY057018	DQ320604			AY065726
<i>Neodrepanis coruscans</i>	Philepittidae								AY489516	
<i>Pitta sordida</i>	Pittidae				x	AY443319	DQ320589.1	GQ369692.1		X60948.1
<i>Pitta guajana</i>	Pittidae								AY489514	
<i>Acanthisitta chloris</i>	Acanthisittidae				x	AY056975	GQ140172.1	40388199	40388199	40388199
<i>Corvus corax</i>	Corvidae									AY527270.1
<i>Corvus corone</i>	Corvidae				x	AY056989	AY529982.1	AY529949.1		
<i>Corvus brachyrhynchos</i>	Corvidae								AY489511.1	
<i>Parus major</i>	Paridae				x	AY443314	DQ320586	AY136587.1		EU167009.1
<i>Agapornis roseicollis</i>	Psittassidae							NC_011708.1	NC_011708.1	NC_011708.1
<i>Agapornis personata</i>	Psittassidae				x	EF517672				
<i>Polyborus plancus</i>	Falconidae				x	AY461409				U83313
<i>Falco peregrinus</i>	Falconidae							EU327624		
<i>Falco subbuteo</i>	Falconidae								GU816797	
<i>Daptrius ater</i>	Falconidae						EU739244			