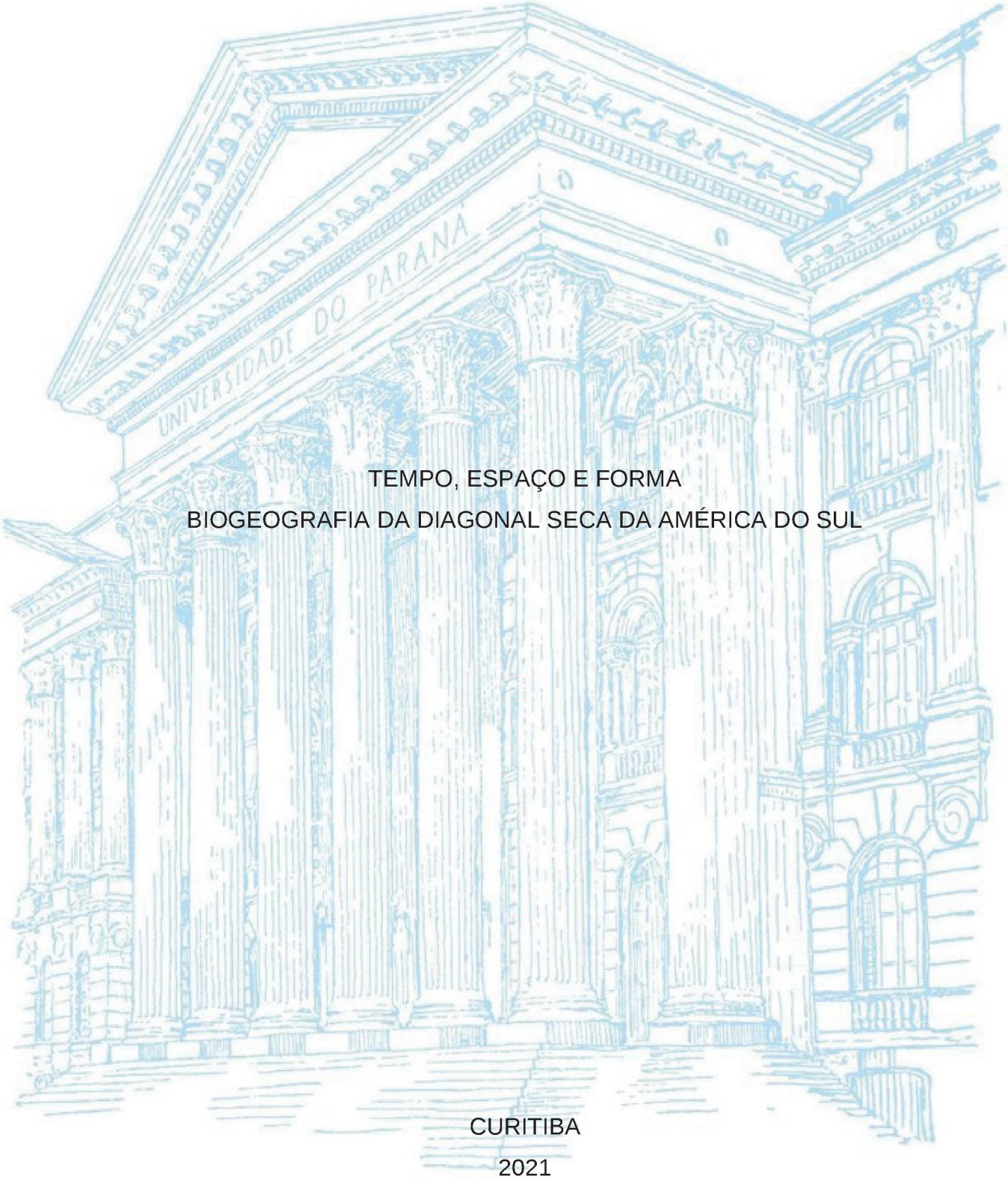
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

SANDRO PAULINO DE FARIA

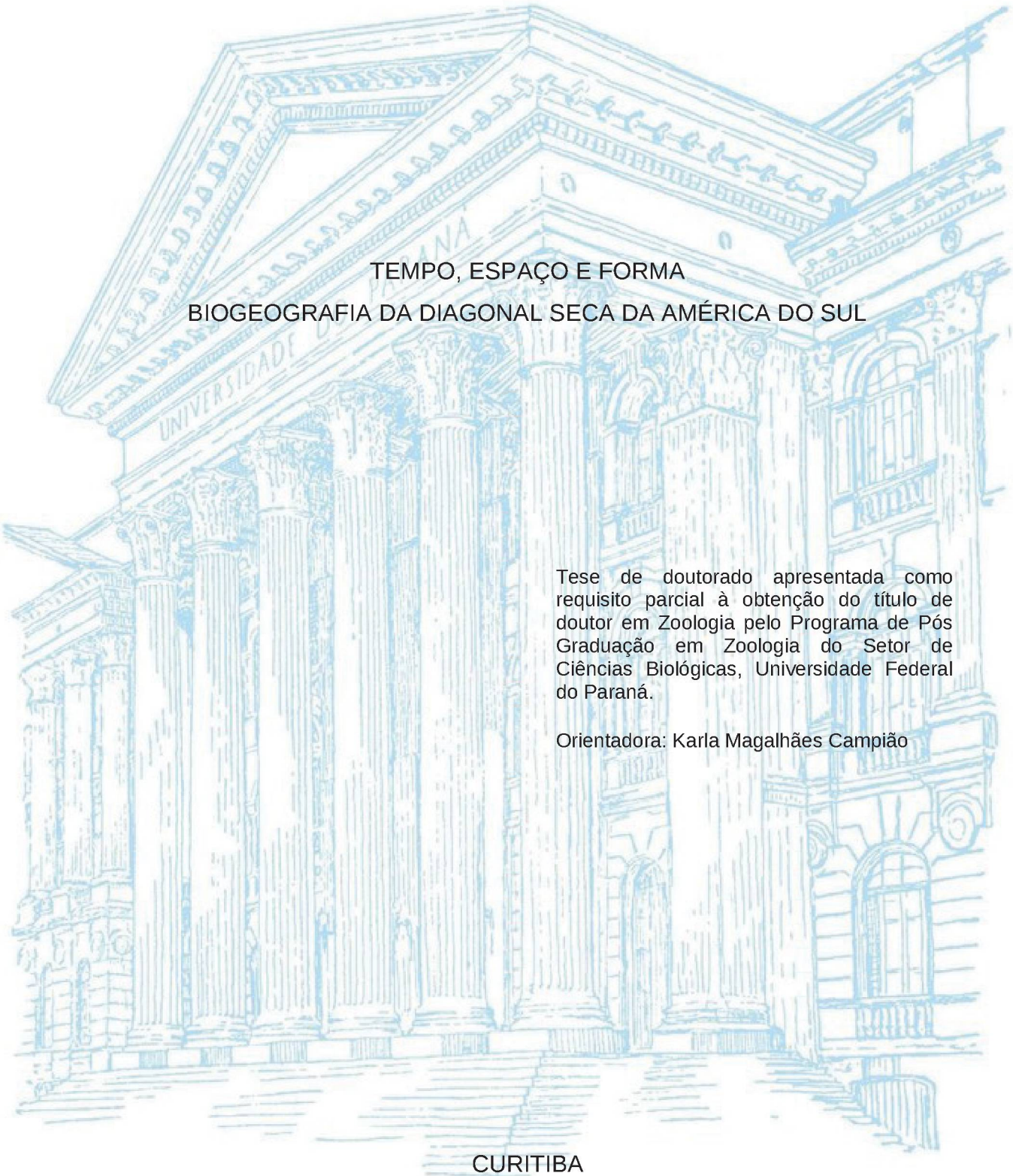


TEMPO, ESPAÇO E FORMA
BIOGEOGRAFIA DA DIAGONAL SECA DA AMÉRICA DO SUL

CURITIBA

2021

SANDRO PAULINO DE FARIA



TEMPO, ESPAÇO E FORMA

BIOGEOGRAFIA DA DIAGONAL SECA DA AMÉRICA DO SUL

Tese de doutorado apresentada como requisito parcial à obtenção do título de doutor em Zoologia pelo Programa de Pós Graduação em Zoologia do Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Karla Magalhães Campião

CURITIBA

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Rosilei Vilas Boas – CRB/9-939).

Faria, Sandro Paulino de.
Tempo, espaço e forma biogeografia da diagonal seca da América do Sul. / Sandro Paulino de Faria. – Curitiba, 2021.
151 f. : il.

Orientadora: Karla Magalhães Campião.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Biogeografia América do Sul. 2. Biogeomorfologia. 3. Filogeografia. I. Título. II. Campião, Karla Magalhães. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (20.ed.) 574.9

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **SANDRO PAULINO DE FARIA** intitulada: **TEMPO, ESPAÇO E FORMA BIOGEOGRAFIA DA DIAGONAL SECA DA AMÉRICA DO SUL**, sob orientação da Profa. Dra. KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO, que após terem inquirido o aluno e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 30 de Novembro de 2021.

Assinatura Eletrônica
01/12/2021 14:06:57.0
KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica
01/12/2021 14:15:19.0
RAFAEL ANTUNES BAGGIO
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica
20/12/2021 11:00:27.0
SARAH MANGIA BARROS
Avaliador Externo (55001298)

Assinatura Eletrônica
01/12/2021 08:56:07.0
CHARLES MORPHY DIAS DOS SANTOS
Avaliador Externo (55001666)

Dedico esta tese a meus pais (*In memoriam*), Olga e João, e a meus amados filhos, João Paulino Ivanechtchuk e Gael Paulino Ivanechtchuk

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal do Paraná (UFPR), pela estrutura e oportunidade de desenvolver minha pesquisa, e à CAPES, pelo financiamento dela.

Ao professor Claudio J. B. de Carvalho, que em 2015 me aceitou como ouvinte da disciplina de biogeografia; foi naquela ocasião que conheci o campus Politécnico da UFPR e quando se deflagrou o desejo de fazer meu doutorado ali. Alcancei esse objetivo ao ingressar no doutorado em evolução e sistemática no ano de 2017. Mais uma vez, o professor Claudio me estendeu a mão ao aceitar que meu estágio de docência fosse realizado em sua disciplina. Foi um semestre memorável, de grande aprendizado e potência, no qual tive a honra de lecionar a disciplina de biogeografia a seu lado. Além de tudo isso, o professor Claudio sempre esteve acessível e disposto para conversar. Muito obrigado, professor.

À minha orientadora Karla M. Campião, por me aceitar como discente, pela generosidade em compartilhar seus conhecimentos e competências, e principalmente pela compreensão de minhas dificuldades ao longo desta jornada.

À Sociedade Brasileira de Zoologia, por me aceitar em sua equipe de apoio nos congressos brasileiros de zoologia de 2018 e 2020, fóruns muito férteis e fundamentais para a minha formação de pesquisador.

À minha banca de acompanhamento, composta por pesquisadores que muito admiro, professores Claudio J. B. de Carvalho, Walter Boeger e Marcio Pie, vocês foram muito importantes em diversos momentos.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), que na figura da Dra. Camila Ribas me acolheu em seu laboratório e permitiu o sequenciamento do DNA de minhas amostras. E à Dra. Fernanda Werneck, por me aceitar como aluno na disciplina de filogeografia do INPA, ministrada em 2017.

Ao Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos liderado pelo professor Marcio Pie, onde dei meus primeiros passos em uma bancada

de biologia molecular e onde extraí o DNA de minhas amostras, trabalho que só foi possível pela paciência e competência do querido amigo André Olivotto. Muito obrigado, André.

Ao Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves da Universidade de São Paulo, que na figura da professora Dra. Cris Miyaki cedeu amostras de tecido para o grupo externo da filogenia do segundo capítulo desta tese.

Também agradeço pela cessão de tecidos à Universidade Federal da Paraíba, Universidade Estadual de Feira de Santana, Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção de Tecidos do Instituto Nacional da Amazônia, Kansas University Natural History Museum, Field Museum of Natural History, e Louisiana State University Museum of Natural Science.

Ao Mapinguari – Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Anfíbios e Répteis da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, de onde sou egresso, e a seus integrantes. Professor Dr. Diego Santana e Dra. Karol Ceron, que me acolheram em expedição ao Chaco e possibilitaram a coleção de espécimes de *Piculus chrysochloros* por lá, além da parceria e disponibilidade de sempre. E ao Dr. Felipe Camurugi, pela parceria, generosidade e disposição no que diz respeito a minhas análises.

Agradeço aos valiosos amigos que estiveram ao meu lado nesta travessia, principalmente durante as diversas coletas que realizei pelo sertão afora, muito obrigado por compartilharem diversos momentos de minha vida nos últimos quatro anos, muitas angústias, aflições e também muito momentos de alegria e descontração regados a cerveja. Obrigado, companheiros e companheiras Liliane Seixas, Sarah Mangia, Thiago Telatin Tognolo, Hugo Morzele, Francisco Severo Neto, Felipe Camurugi, Jorge Cherem e Roger Dalcin.

Agradeço ao amigo Fabiano Franciosi “Tchacka”, veterano da turma de 1994, por me acolher em sua casa e pela parceria nos churrascos, no montanhismo e no dia a dia curitibano.

Por fim, meu agradecimento mais importante, à minha melhor amiga e companheira de todos os momentos, minha eterna namorada e mãe dos meus

filhos, Lessia Raquel Ivanechtchuk. Obrigado, meu amor. Obrigado por suportar minhas ausências e por apoiar meus projetos, obrigado por ser essa mulher incrível, o esteio de nossa família. Eu te amo.

“A ciência exercita a capacidade, não o saber. O valor de praticar com rigor, por algum tempo, uma ciência rigorosa não está propriamente em seus resultados: pois eles sempre serão uma gota ínfima, ante o mar das coisas dignas de saber. Mas isso produz um aumento de energia, de capacidade dedutiva, de tenacidade; aprende-se a alcançar um fim de modo pertinente. Neste sentido é valioso, em vista de tudo o que se fará depois, ter sido homem de ciência. ”

Nietzsche, Humano Demasiado Humano, §256

RESUMO

A Diagonal Seca da América do Sul ocupa um terço do continente e está disposta em diagonal entre o nordeste brasileiro e a Patagônia. A região é composta por um mosaico de solos e vegetação que evoluíram sobre forte pressão de períodos secos. Apresenta expressiva complexidade topográfica e distintos aspectos bióticos e abióticos. Diversos autores se propuseram a estudar e identificar essa região, bem como diversas propostas nomenclaturais foram utilizadas para referenciar esse espaço. Contudo, ainda não há consenso nem sobre o conceito nominal, nem sobre a abrangência exata dessas áreas. Aqui, visamos compreender quais são e como se relacionaram historicamente as áreas que integram a Diagonal Seca. Processos geológicos e alterações climáticas resultam em heterogeneidade espacial, que, por sua vez, determina os padrões de distribuição e a diversidade genética das espécies. O objetivo deste estudo é decifrar os componentes espaciais e temporais subjacentes a tais padrões, bem como examinar seus aspectos filogeográficos. Primeiro, utilizamos 25 hipóteses filogenéticas que incluem plantas, vertebrados e invertebrados, e analisamos a distribuição dos táxons e o tempo de diversificação de cada uma dessas filogenias. A partir dessas hipóteses, construímos subgrupos congruentes no tempo e no espaço. Esses foram os dados de entrada para o programa Lisbeth, que utiliza um algoritmo exaustivo de desvio e vinculação para obter cladogramas de áreas ideais (árvore de interseção). Nossos resultados apontam quatro momentos do Neógeno em que processos geológicos e mares epicontinentais moldaram os padrões de distribuição da biota e o relacionamento de áreas da Diagonal Seca da América do Sul. Propomos que essa região ocupa todo o espaço entre a Caatinga e a Patagônia, excetuando as florestas úmidas. Demonstramos que a biogeografia baseada em padrões pode ser sensível a vários momentos da cladogenese dos organismos estudados e, além disso, demonstramos que áreas até então incluídas em domínios adjacentes apresentam, de fato, aspectos evolutivos e biogeográficos únicos. Em seguida, investigamos a filogeografia do pica-pau-dourado-escuro *Piculus chrysochloros*. Testamos se as populações dessa ave são uma única espécie e, nesse sentido, também testamos a hipótese de que aves distribuídas em áreas abertas e semicontínuas têm estruturação filogeográfica uniforme. Amostramos 33 indivíduos, dos quais extraímos e sequenciamos o DNA de três genes mitocondriais (COI, ND2 e CytB). Concatenamos os genes, produzimos uma árvore de DNA mitocondrial e reconstruímos sua filogenia a partir de análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Em seguida, para avaliar se as alterações climáticas, fragmentações e conexões de hábitat no Plioceno e Pleistoceno tiveram impactos na evolução de *P. chrysochloros*, realizamos modelagens de nicho ecológico. Revelamos que quatro subespécies de *P. chrysochloros* são inválidas, e que a linhagem atribuída à Diagonal Seca contempla um grupo críptico fortemente estruturado na Caatinga, sendo que tal espécie ainda não foi descrita pela ciência. Demonstramos forte associação entre áreas climáticas estáveis e as linhagens genéticas, sugerindo que as oscilações climáticas do Plioceno impulsionaram a diversificação intraespecífica dessa espécie. Além disso, refutamos a hipótese de que as

espécies de aves associadas a ambientes abertos têm menor diferenciação filogeográfica.

Palavras-chave: Biogeografia histórica. Biogeomorfologia. Diagonal Seca. Piculus. Filogeografia. Multi-taxa. Mioceno. Pleistoceno.

ABSTRACT

The Dry Diagonal of South America covers one third of the continent and is placed diagonally between the Brazilian northeast and Patagonia. The region is composed of a mosaic of soils and vegetation that evolved under strong pressure of dry periods. It has an expressive topographic complexity and distinct biotic and abiotic aspects. Several authors proposed to study and to identify this region, as well as several nomenclatural proposals were used to relate to this area. However, there is still no consensus neither on the nominal concept nor on the exact scope of these areas. In this work, we aim to understand what they are and how the areas that make up the Dry Diagonal are historically related. Geological processes and climate change result in spatial heterogeneity, which, in turn, determines the distribution patterns and genetic diversity of species. The aim of this study is to decipher the spatial and temporal components underlying such patterns, as well as to examine their phylogeographic aspects. First, we used 25 phylogenetic hypotheses with plants, vertebrates and invertebrates, and we analyzed the distribution and diversification time of each of these phylogenies. From these hypotheses, we built congruent *subsets* in time and space. These were the input data for the Lisbeth program, which uses an exhaustive branch and bound algorithm to obtain cladograms of ideal areas (intersection tree). Our results indicate four moments of the Neogene in which geological processes and epicontinental seas shaped the patterns of biota distribution and the relationship of the Dry Diagonal of South America areas. We propose that this region covers the entire space between the Caatinga and Patagonia, except for the humid forests. We demonstrated that pattern-based biogeography can be sensitive to several moments in the cladogenesis of the studied organisms and, furthermore, we demonstrated that areas hitherto included in adjacent domains do, in fact, have unique evolutionary and biogeographic aspects. Then, we investigated the phylogeography of the Golden-green woodpecker *Piculus chrysochloros*. We tested whether the populations of this bird are a single species and, accordingly, we also tested the hypothesis that the birds distributed in open and semi-continuous areas have a uniform phylogeographic structure. We sampled 33 individuals, from which we extracted and sequenced the DNA of three mitochondrial genes (COI, ND2 and CytB). We concatenated the genes, produced a mitochondrial DNA tree and reconstructed its phylogeny from maximum likelihood analysis and Bayesian inference. Then, to assess whether climate change, fragmentation and habitat connections in the Pliocene and Pleistocene impact on this bird's evolution, we performed an ecological niche modeling. We revealed that four subspecies of *P. chrysochloros* are invalid, and that the lineage attributed to the Dry Diagonal includes a strongly structured cryptic group in the Caatinga, this species has not yet been described by science. We demonstrated a strong association between stable climatic areas and genetic lineages, suggesting that Pliocene climatic fluctuations boosted the intraspecific diversification of this species. Furthermore, we refuted the hypothesis that bird species associated with open environments have less phylogeographic differentiation.

Keywords: Biogeomorphology. Historical biogeography. Dry Diagonal. Geology. New species. Phylogeography. Miocene. Pleistocene.

LISTA DE FIGURAS

PRÓLOGO

FIGURA 1 - Distribuição da Diagonal Seca da América do Sul proposta por Collevatti et al. (2020).....22

FIGURA 2 - Proposta de "Diagonal Arida da América do Sul" segundo Abraham et al. (2020).....23

FIGURA 3 - *Piculus chrysochloros* adaptado de Winkler et al. (2020).....26

CAPÍTULO 1

FIGURA 1 - Composição da “Diagonal Seca da América do Sul” a partir das áreas recuperadas por nossas análises.....72

FIGURA 2 - Topologias do relacionamento entre áreas que compõem a “Diagonal Seca da América do Sul” recuperadas em quatro períodos.....73

CAPÍTULO 2

FIGURA 1 - *Piculus chrysochloros* capturado na Caatinga.....126

FIGURA 2 - Distribuição das localidades amostradas para análise filogeográfica do pica-pau-verde-dourado.....127

FIGURA 3 - Hipótese filogenética de *Piculus chrysochloros* recuperada por inferência bayesiana a partir de dados concatenados (COI, ND2 e CytB)..128

FIGURA 4 - Modelos de Nicho Ecológico mostrando a adequabilidade climática para *Piculus chrysochloros*.....129

FIGURA 5 - Hipótese filogenética de *Piculus chrysochloros* recuperada por Máxima Verossimilhança a partir de dados concatenados (COI, ND2 e CytB) 130

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

TABELA 1 - Hipóteses filogenéticas utilizadas para as análises de relacionamento dinâmico de áreas.....67

TABELA 2 - Áreas utilizadas nas análises e suas respectivas fontes de delimitação.....69

TABELA 3 - Subsets das hipóteses filogenéticas congruentes no espaço e tempo de diversificação, utilizadas nos quatro recortes temporais para as análises de relacionamento de área.....70

TABELA SUPLEMENTAR 1 - Unidades ecorregionais (TNC 2009), utilizadas para definir as áreas: CAA (Caatinga), CERR (Cerrado), CHACO (Chaco), ACHIQ (Florestas Secas de Chiquitano), YUNPU (Yungas e Puna), PAMPA (Pampas), MONTE (Monte) e PATA (Patagônia).....74

TABELA SUPLEMENTAR 2 - Folhas da aproximação 1: 250.000 (IBGE 2018) utilizadas para a delimitação das áreas CESP, URUG, SEME e MR.....76

CAPÍTULO 2

TABELA 1 - Procedência das amostras de tecidos utilizados para as análises moleculares deste estudo e seus respectivos locais (Município-Estado/Departamento) de coleta.....117

TABELA 2 - Procedência das amostras de tecidos utilizados para as análises filogenéticas do grupo externo.....119

TABELA 3 - Primers utilizados para amplificação dos fragmentos do DNA mitocondrial por meio da PCR.....120

TABELA 4 - Modelos evolutivos selecionados para cada grupo (subset) a partir do programa Partition Finder.....121

TABELA 5 - Resultados do modelo maxent obtidos a partir de 67 pontos de ocorrência.....122

TABELA 6 - Resultados das análises de variância molecular (AMOVAs) para cada gene.....123

TABELA 7 - Análise filogeográfica de genes mitoncondriais do pica-pau *Piculus chrysochloros* de diferentes biomas da Diagonal Seca da América do Sul.....124

TABELA 8 - Distâncias genéticas (distância p) obtidas para cada gene e para os genes concatenados entre os três filogrupos de *Piculus chrysochloros*.....125

SUMÁRIO

PRÓLOGO.....20

CAPÍTULO 1.....28

RESUMO.....30

ABSTRACT.....31

1 INTRODUÇÃO.....32

2 MATERIAIS E MÉTODOS.....34

2.1 COLETA DE DADOS.....34

2.2 ÁREAS.....35

2.3 ANÁLISE BIOGEOGRÁFICA – RELACIONAMENTO DE ÁREAS.....35

3 RESULTADOS.....37

3.1 COMPOSIÇÃO DA DIAGONAL SECA DA AMÉRICA DO SUL.....37

3.2 RELACIONAMENTO DE ÁREAS TEMPORALMENTE DINÂMICO.....37

3.3 MIOCENO BURDIGALIANO: 15 – 18 MA.....38

3.4 MIOCENO TORTONIANO: 7 – 12 MA.....38

3.5 MIOCENO MESSIANO: 5 – 6,5 MA.....38

3.6 PLIOCENO: 2,7 – 4,2 MA.....38

4 DISCUSSÃO.....38

4.1 MIOCENO BURDIGALIANO: FLORESTAS SÃO SUBSTITUÍDAS POR ESTEPES SAVANICAS NO SUL E UM MAR EPICONTINENTAL COBRE O CENTRO E O NORTE DA DIAGONAL SECA.....39

4.2 MIOCENO TORTONIANO: FLORESTAS FICAM RESTRITAS A REGIÕES ELEVADAS E FORMAÇÕES XÉRICAS DOMINAM PLANÍCIES.

UM MAR EPICONTINENTAL ISOLA REGIÕES NOS EXTREMOS NORTE E SUL.....41

4.3 MIOCENO MESSIANO: ATIVIDADES VULCÂNICAS E CLIMA FRIO SÃO PRECEDIDOS POR UM AQUECIMENTO GLOBAL. MOVIMENTOS EPIROGÊNICOS NO SUL E ADAPTAÇÃO DE UMA PALEOFLORA XÉRICA NO CENTRO E NORTE.....43

4.4 PLIOCENO: ELEVAÇÃO FINAL ANDINA, AMPLAS PAISAGENS ÁRIDAS AO SUL E A FORMAÇÃO DAS FALHAS DA BACIA CHACO-PARANÁ. CONEXÕES FLORESTAIS PELO BRASIL CENTRAL E EVIDÊNCIAS DE UM CERRADO MAIS JOVEM DO QUE SE IMAGINAVA 45

5 CONCLUSÕES.....47

AGRADECIMENTOS.....48

ORCID.....48

REFERÊNCIAS.....49

BIOSKETCH.....66

MATERIAL SUPLEMENTAR.....74

CAPÍTULO 2.....84

RESUMO.....86

ABSTRACT.....87

1 INTRODUÇÃO.....88

2 MATERIAIS E MÉTODOS.....90

2.1 AMOSTRAGEM.....90

2.2 EXTRAÇÃO DE DNA.....91

2.3 REAÇÃO DE CADEIA DE POLIMERASE (PCR).....92

2.4 SEQUENCIAMENTO.....93

2.5 ANÁLISES FILOGENÉTICAS.....93

2.6 MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO.....95

2.7 ASSINALAMENTO POPULACIONAL E POLIMORFISMO.....96

3 RESULTADOS.....97

3.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA E DELIMITAÇÃO DE CLUSTERS DE MTDNA.....97

3.2 MODELOS DE NICHO ECOLÓGICO.....98

4 DISCUSSÃO.....98

5 CONCLUSÕES.....102

AGRADECIMENTOS.....103

ORCID.....103

REFERÊNCIAS.....104

BIOSKETCH.....116

EPÍLOGO.....131

REFERÊNCIAS.....133

PRÓLOGO

Em meio à América do Sul se encontram "formações abertas" muito distintas das florestas pluviais adjacentes (Amazônica e Atlântica) a elas. Tais formações estão dispostas geograficamente entre o nordeste brasileiro e a Patagônia, região a que irei referir-me a partir de agora como "Diagonal Seca da América do Sul", ou simplesmente "Diagonal Seca" (DS). Tecnicamente, a definição de áreas secas abrange todas as regiões cujo clima é classificado como seco, hiperárido, árido, semiárido e seco subúmido (United Nations Environment Programme [UNEP], 1997). Tal classificação baseia-se nos valores de "Índices de Aridez", definidos através da relação média anual entre a precipitação de uma área e sua potencial evapotranspiração.

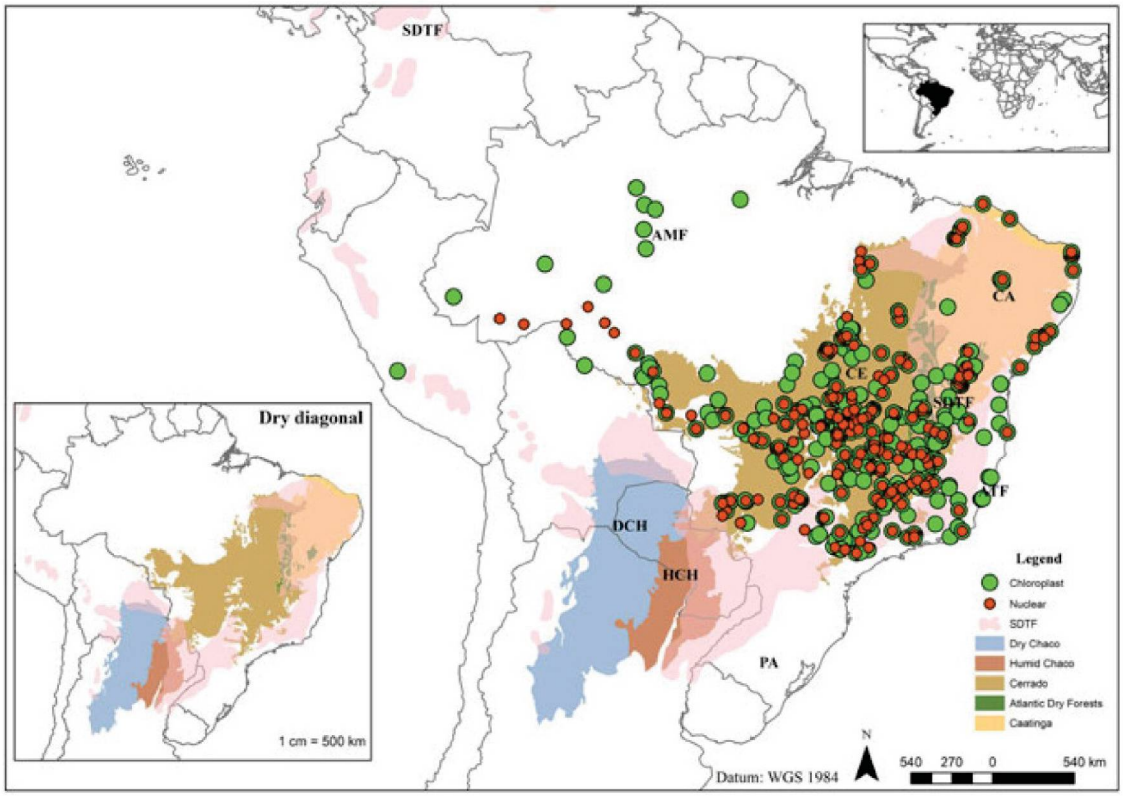
A origem do termo "Diagonal Seca" (DS) deriva de "Diagonal Arreica da América do Sul", proposta pela primeira vez na década de 30 por Emmanuel De Martonne (De Martone, 1935). Nesse trabalho, o autor propõe a ocorrência da DS de Antofagasta, no Chile, até a costa patagônica da Argentina. Décadas depois, Gourou e Papy (1966), baseados em critérios climáticos, propõem a "Diagonal Árida da América do Sul", região entre o litoral do Equador e 50° de latitude sul (costa do Atlântico). Em 1977, Aziz Ab'Saber utiliza o conceito "diagonal árida" e com base em critérios geomorfológicos concorda parcialmente com a proposta de De Martone (1935), uma vez que o autor inclui e detalha na DS as caatingas do Brasil. Já na década de 1990, Prado e Gibbs (1993) propõem o "Arco do Pleistoceno" e utilizam o termo "Diagonal Seca" para referir-se a uma região compreendida por três domínios: a Caatinga no nordeste do Brasil, o Cerrado no centro e no sudeste do Brasil e o e o Chaco na Argentina, Bolívia e Paraguai, até as encostas orientais dos Andes.

A partir dos anos 2000 a DS passou a ser também referida como "Formações Abertas da América do Sul" (Pennington, Lewis & Ratter, 2006; Werneck, 2011) para a representação espacial do corredor "Caatinga, Cerrado e Chaco". Ezcurra (2006) se refere à DS como uma região composta pelos

desertos do Atacama, Puna e Monte. Já Navone et al. (2006) definem a DS como uma longa e contínua formação composta por três desertos continentais (Monte Baixo, Monte Alto e Puna Seca) e dois desertos costeiros (Atacama e Sechura). Para Navone et al. (2006), a DS teria início no Oceano Pacífico, no Peru, seguindo na direção sudeste até a costa atlântica do norte da Patagônia, no paralelo 43° sul. Werneck (2011) usa o termo "Formações Abertas da América do Sul" e aponta que tais formações se organizam em uma diagonal composta por três “biomas tropicais e subtropicais”: as Florestas Tropicais Sazonais Secas (FTSS), as savanas do Cerrado (Brasil central) e o Chaco (nordeste da Argentina, oeste do Paraguai e sudeste da Bolívia). Recentemente, Collevatti, Lima e Vitorino (2020) se referem à região como "Diagonal Seca da América do Sul" e apontam que tais formações ocorrem do nordeste do Brasil ao norte da Argentina, sendo composta basicamente pelos biomas da Caatinga, Cerrado e Chaco (Figura 1).

Abraham et al. (2020) aponta para uma região semelhante à proposta por De Martone (1935), denominada como "Diagonal Arida da América do Sul" (Figura 2). Fica evidente que após mais de 80 anos da proposição do termo, não há consenso em relação ao conceito nominal e à referência espacial da "Diagonal Seca da América do Sul".

FIGURA 1 Distribuição da Diagonal Seca da América do Sul proposta por Collevatti et al. (2020). Os pontos verdes e vermelhos correspondem à amostragem do referido estudo.

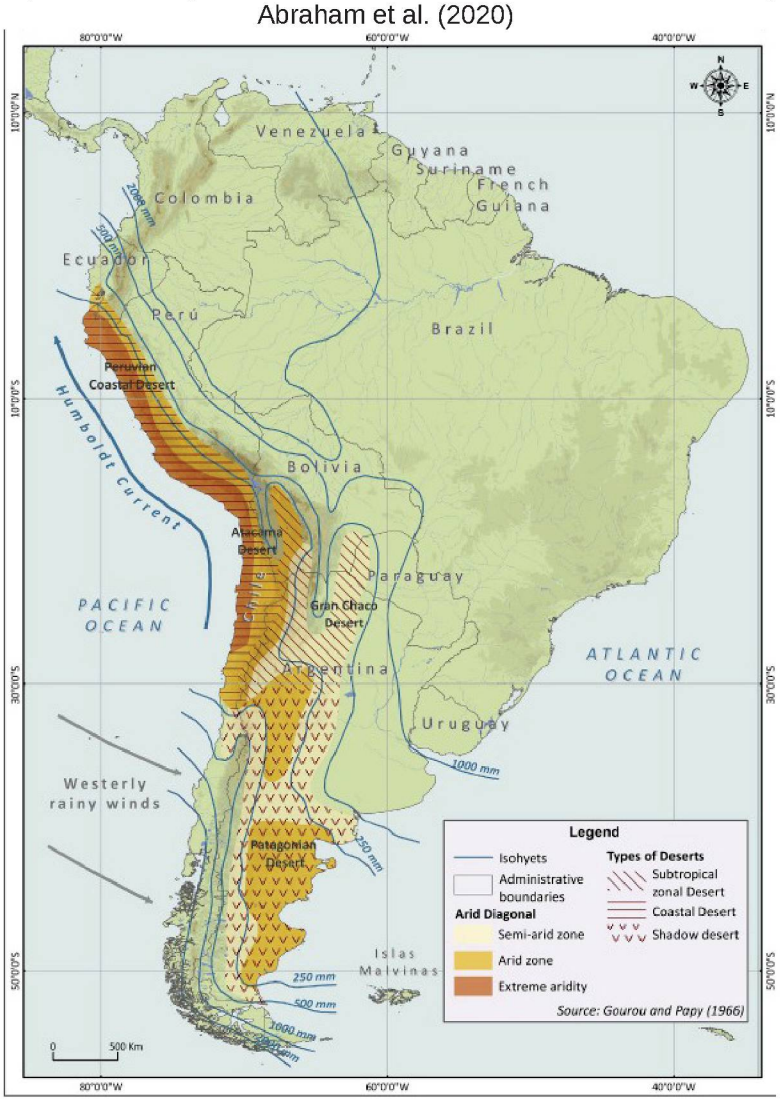


FONTE: Collevatti et al. (2020)

Para análises biogeográficas, a nomeação e delimitação das áreas de estudo são fundamentais. Muitos trabalhos, quando confrontados com a complexidade da delimitação de áreas, simplesmente usam limites geopolíticos (biomas) ou grades de área igual. Quando se escolhe essas opções, nenhuma área biológica de endemismo é definida. Além disso, destaco que a utilização do termo “bioma” não é adequada para abordagens biogeográficas. Biomas são definidos como aglomerados de unidades de vegetação distribuídas globalmente que são estrutural e funcionalmente semelhantes (Woodward, Lomas, & Kelly, 2004; Moncrieff, Bond, & Higgins, 2016). A definição dos limites de uma região ecológica depende, obviamente, do conjunto de dados e dos métodos usados para delimitá-la. No Brasil, em 2004, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística ([IBGE], 2004) identificou seis grandes regiões e as

denominou da seguinte maneira: Bioma Amazônia, Bioma Mata Atlântica, Bioma Caatinga, Bioma Cerrado, Bioma Pantanal e Bioma Pampa.

FIGURA 2 Proposta de "Diagonal Árida da América do Sul" de acordo com o proposto por Abraham et al. (2020)



FONTE: Abraham et al. (2020).

O objetivo do IBGE foi o de fornecer um guia para as políticas públicas ambientais. Tais regiões ecológicas foram delimitadas com base no mapa de vegetação do país na escala de 1: 5.000.000. Os seguintes critérios foram utilizados: (1) a região deve abranger áreas vastas e contínuas dominadas por um único tipo de vegetação; (2) os enclaves de outros tipos de vegetação

encontrados na região devem ser inseridos nela; e (3), as zonas de transição entre regiões ecológicas devem ser fundidas com uma das regiões adjacentes com base no tipo de vegetação que domina a zona de transição. Desta forma, utilizar biomas para regionalizações espaciais e estudos biogeográficos não é adequado. No que diz respeito à DS, o IBGE não reconhece a existência das FTSS e do Chaco no Brasil. Sua metodologia de delimitação ignora totalmente áreas de transição e enclaves e sua proposta é obsoleta.

Para o IBGE (2004), a Caatinga é reconhecida como uma região ecológica de 844.453 km^2. Nessa proposta, o IBGE não contempla na Caatinga uma porção significativa das FTSS, a oeste de seus limites. Recentemente, Silva, Barbosa, Leal e Tabarelli (2017) propuseram novos limites para a Caatinga, incluindo a região desprezada pelo IBGE, área que abrange quase que a totalidade da formação geológica do grupo Urucuia, denominada no primeiro capítulo desta tese como "Urucuia-Gurguéia". A inclusão dessa região na Caatinga altera de 844.453 km^2 para 912.000 km^2 a região abrangida por esse domínio. A problematização aqui exposta para a Caatinga, no que diz respeito ao termo "bioma", também é válida para as demais áreas da DS, no entanto, não é o objetivo desta tese detalhar pontualmente tais questões.

O presente estudo é divido em dois capítulos. No primeiro, o objetivo geral é compreender a composição e o relacionamento histórico das áreas que integram a DS, bem como desvendar quais foram os processos geológicos que afetaram a diversificação e estruturação de sua biota. Eventos geológicos afetam táxons que coexistem no mesmo período e área de vida, produzindo padrões evolutivos correlacionados. Henning (1996), apontou que a distribuição geográfica dos organismos poderia determinar suas relações filogenéticas e "vice-versa". Já Donn Eric Rosen propôs:

> "*...padrões biológicos e geológicos podem lançar luz um sobre o outro em um processo de iluminação recíproca...*" (Rosen, 1978).

Desta forma, selecionamos 25 hipóteses filogenéticas de organismos distribuídos na DS e, aplicando um escopo metodológico inédito, analisamos quais foram os eventos geológicos que afetaram simultaneamente esses táxons entre os períodos Mioceno e Plioceno.

O segundo capítulo da tese é empirico e foi desenvolvido sob as perspectivas da biologia molecular. Meu modelo de estudo foi uma espécie de ampla distribuição na DS, principalmente no Chaco e na Caatinga, um pica-pau discreto e pouco conhecido, *Piculus chrysochloros* (Vieillot, 1818) (Figura 3). O histórico taxonômico deste taxona é controverso. Vieillot (1818) descreveu a espécie nominal *Picus chrysochloros* com a localidade tipo definida apenas como "Paraguai". Em seguida, Valenciennes (1826) descreveu *Picus polyzonus* com a atribuição da localidade tipo como "Brasil". Malherbe (1862) atribuiu a ambas as espécies o gênero *Chloropicus*, bem como descreveu *Chloropicus capistratus*, a partir da análise de um espécime do Rio Negro. Sclater e Salvin (1875) revisaram o gênero *Chloronerpes* e descreveram a espécie *C. xanthochloros* a partir da análise de uma série de fêmeas da Venezuela. Snethlage (1907) descreveu a espécie *Chloronerpes paraensis* também a partir de uma série de fêmeas colecionadas no leste do estado do Pará. Em seguida, Nelson (1912), ignorando a descrição de Sclater e Salvin (1875) para a espécie *C. xanthochloros* e a descrição de Snethlage (1907) para *C. paraensis*, descreveu a espécie *Chloronerpes chrysochloros aurosus* a partir de um único espécime do Panamá (Del-Rio, Silveira, Cavarzere, & Rego, 2013), novamente uma fêmea. Apenas em 1923 o gênero *Piculus* foi resgatado. Oberholser (1923) apontou que embora esquecido há quase 100 anos, *Piculus* (Spix, 1824) possuía prioridade sobre *Choronerpes* (Del-Rio et al., 2013). Todd (1937) descreveu *Piculus chrysochloros guianensis*, *P. c. laemostictus* e *P. c. hypochryseus*, atribuindo como localidade tipo de *P. c. guianensis* a Guiana Francesa e para os dois últimos a região do alto Amazonas, interflúvio Solimões-Tapajós (Del-Rio et al., 2013). Peters (1948), sem discutir ou revisar sistematicamente o grupo, incluiu os nove táxons conhecidos até então como

subespécies de *Piculus chrysochloros*, tratamento que perdura até os dias atuais (Winkler et al., 2020).

FIGURA 3 *Piculus chrysochloros* adaptado de Winkler et al. (2020).

FONTE: Winkler et al. (2020).

Colecionei esses animais no Chaco e na Caatinga, e acessei amostras de tecido da população amazônica. A ausência de análises moleculares deste grupo, sua distribuição disjunta e seu controverso histórico taxonômico, me motivaram a examinar os aspectos evolutivos e a filogeografia de *Piculus chrysochloros*. Meus principais objetivos foram testar se esta espécie possui diversidade críptica, e se é válida a hipótese de que aves distribuídas em áreas abertas e semi contínuas possuem estruturação filogeográfica uniforme.

Muito além de padrões biogeográficos e filogeográficos da DS, o conteúdo apresentado nesta tese reflete também, de certa forma, o atual cenário político e seus impactos negativos na ciência nacional. Além do pica-pau, estudaríamos também a filogeografia de um beija-flor restrito ao semiárido brasileiro, *Anopetia gounellei*. Com recurso próprio, realizei muitas expedições a campo para coleta de espécimes, mas a falta de recursos públicos para financiar os onerosos custos com as análises moleculares foi um dos fatores que inviabilizou a execução do terceiro capítulo da tese. Sessenta animais foram coletados na Caatinga, tiveram seu DNA extraído e foram tombados em coleções zoológicas. Muito tempo e energia foram despendidos nesse processo, e muito ainda será para que este trabalho seja levado a cabo. O descalabro de nossa ciência é evidente. Redijo este prólogo no dia 11 de outubro de 2021; no dia 7 de outubro, a Câmara dos Deputados aprovou, a pedido do Ministério da Economia, um corte de 92% em um crédito suplementar que seria destinado ao Ministério da Ciência, Tecnologia e Inovações, por meio do Projeto de Lei do Congresso Nacional (PLN) 16. Serão necessários anos de muito trabalho e resiliência para que a ciência rompa o obscurantismo vigente. Mais do que nunca, o lema da Universidade Federal do Paraná merece ser amplificado: *Scientia et Labor*.

CAPÍTULO 1

ROCKS AND GENES - TEMPORAL DYNAMICS OF AREA RELATIONSHIPS OF THE DRY DIAGONAL OF SOUTH AMERICA

Sandro Paulino de Faria; Claudio José Barros de Carvalho; Silvio Nihei; Pedro Mallmann; Karla Magalhães Campião

Artigo submetido para a revista Journal of Biogeography

ROCHAS E GENES: DINÂMICA TEMPORAL DO RELACIONAMENTO DE ÁREAS DA DIAGONAL SECA DA AMÉRICA DO SUL

Running title História evolutiva da Diagona Seca

Sandro Paulino de Faria[1,2]; Claudio José Barros de Carvalho[3]; Silvio Nihei[4]; Pedro Mallmann[5]; Karla Magalhães Campião[1]

[1]Laboratory of Ecology and Evolution of Interactions, Department of Zoology, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

[2]Mapinguari - Laboratory of Systematic and Biogeography of Amphibians and Reptiles - Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

[3]Biodiversity and Biogeography Laboratory – Diptera, Department of Zoology, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil.

[4]Systematics and Biogeography of Diptera, Department of Zoology, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

[5]Data Processing Laboratory and Georeferenced Information, Department of Geology, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

Autor de correspondência Sandro Paulino de Faria. E-mail: spfaria@outlook.com.br

RESUMO

Objetivo: Em ambientes altamente heterogêneos como a Diagonal Seca da América do Sul, compreender quais processos contribuíram para a diversificação da biota é uma tarefa tão relevante quanto complexa. Neste sentido, visamos revisar as áreas que compõe a Diagonal Seca e compreender seu relacionamento histórico.
Localização: América do Sul
Taxon: Para compreender estas relações históricas utilizamos 25 hipóteses filogenéticas de plantas, vertebrados e invertebrados.
Métodos: Analisamos a distribuição geográfica e as diversificações de cada uma das hipóteses filogenéticas e chegamos a subsets congruentes no tempo e no espaço. Em seguida, utilizamos o algoritmo exaustivo de desvio e vinculação do programa Lisbeth para obter os cladogramas de áreas ideais (árvore de interseção).
Resultados: Nossos resultados apontam quatro momentos do Neógeno em que processos geológicos e mares epicontinentais moldaram os padrões de distribuição da biota e o relacionamento de áreas da Diagonal Seca. Propomos como Diagonal Seca da América do Sul toda a região entre a Caatinga no nordeste brasileiro e a Patagônia ao sul das cordilheiras dos Andes, excetuando as florestas úmidas.
Conclusões principais: Nossos resultados mostram que a biogeografia baseada em padrões pode ser sensível a vários momentos da cladogenese dos organismos estudados. Demonstramos que a história biogeográfica da Diagonal Seca da América do Sul é refletida por sua intensa atividade geológica, acentuadas alterações climáticas e duas grandes transgressões marinhas. Nossas análises também demonstram que áreas que até então eram tradicionalmente incluídas a seus respectivos domínios adjacentes possuem, de fato, aspectos evolutivos e biogeográficos únicos.

Palavras-chave: Ambientes áridos, biogeomorfologia, diagonal seca, formações abertas, geodiversidade, mares epicontinentais.

ABSTRACT

Aim: In highly heterogeneous environments such as the Dry Diagonal of South America, understanding which processes contributed to biota diversification is a relevant and complex task. In this context, we aimed to review the areas that comprise the Dry Diagonal and understand their historical relationships.
Location: South America
Taxon: We used 25 phylogenetic hypotheses of plants, vertebrates, and invertebrates to understand these historical relationships.
Methods: We analysed the geographic distribution and diversification of each phylogenetic hypothesis to obtain congruent subsets in time and space. Then, we used the exhaustive branch and bound algorithm of LisBeth to achieve the ideal area cladogram (intersection tree).
Results: Our results point to four moments of the Neogene in which geological processes and epicontinental seas shaped the patterns of biota distribution and the relationship of the Dry Diagonal areas. We propose the Dry Diagonal of South America as the entire region between the Caatinga in north-eastern Brazil and Patagonia in the south of the Andean Mountains, except for the humid forests.
Main conclusions: We found that pattern-based biogeography can be sensitive to various moments of cladogenesis of the studied organisms. We also demonstrate that the biogeographic history of the Dry Diagonal in South America is reflected by its intense geological activity, accentuated climate changes, and two major marine transgressions. Finally, we show that areas traditionally included in the adjacent domains of the DS have unique evolutionary and biogeographical aspects.

Keywords: arid environments, biogeomorphology, Dry Diagonal, epicontinental seas, geodiversity, open formations.

1 INTRODUÇÃO

O continente sul americano possui um mosaico de solos que diferem em idade e composição (Trewick, 2017), bem como zonas climáticas distintas e distribuição heterogênea de chuvas, as quais são influenciadas diretamente pela cordilheira dos Andes (Garreaud, 2009). Além disso, o continente foi recentemente afetado pelo fechamento do istmo do Panamá, que alterou a circulação da água do mar e o padrão climático pré-existente (Nascimento et al., 2020). Estes são alguns dos fatores que caracterizam a América do Sul como uma das mais complexas e biodiversas regiões do planeta.

A “Diagonal Seca da América do Sul” (DS) encontra-se inserida no continente entre as formações florestais Amazônica e Atlântica. O termo “Diagonal Seca” foi originalmente proposto por De Martonne (1935) como “Diagonal Arreica da América do Sul”, proposta que compreendia a região entre Antofagasta no Chile e a costa patagônica da Argentina. Gourou e Papy (1967) propuseram o termo “Diagonal Árida da América do Sul” para a região que se estendia do litoral do Equador à 50° de latitude sul, na costa do Atlântico. Aziz Ab'Saber utilizou o conceito “Diagonal Árida” (Ab'Saber, 1977) para se referir a uma região semelhante àquela proposta por De Martone (1935). Prado e Gibbs (1993) usaram o termo “Diagonal Seca” para a região compreendida entre a Caatinga, Cerrado e Chaco. A partir dos anos 2000, esta mesma região passou a ser referida como “Formações Abertas da América do Sul”, (Pennington, Lewis, & Ratter, 2006; Werneck, 2011).

Ezcurra (2006) se refere à DS como uma região composta pelos desertos do Atacama, Puna e Monte. Navone et al. (2006), por sua vez, apontam que a DS é uma longa e continua formação composta por três desertos continentais (Monte Baixo, Monte Alto e Puna Seca) e dois desertos costeiros (Atacama e Sechura). Recentemente, Collevatti, Lima e Vitorino (2020) voltam a se referir às formações do nordeste do Brasil e norte da Argentina (Catinga, Cerrado e Chaco) como “Diagonal Seca da América do

Sul". Fica evidente que, mesmo após mais de 80 anos da proposição do termo, ainda não há consenso em relação ao conceito nominal e a referência espacial da "Diagonal Seca da América do Sul".

Com isso, além de revisar quais são as áreas que compõem a DS, nossas análises visam compreender como tais áreas se relacionaram historicamente. Em ambientes altamente heterogêneos como este, compreender quais processos contribuíram para a diversificação da biota é uma tarefa complexa. Eventos geológicos afetam táxons que coexistem no mesmo período e área de vida, produzindo padrões evolutivos correlacionados (Folinsbee & Evans, 2012). Assim, padrões biológicos e geológicos lançam luz um sobre o outro em um processo de iluminação recíproca (Hennig, 1966; Rosen, 1978). Desde a afirmação de Rosen (1978), a biogeografia histórica explorou diversas abordagens metodológicas visando compreender a evolução da terra e de sua biota (Nelson & Platnick 1981; Nelson & Ladiges, 1991ª, 1996; Nelson & Ladiges, 1996; Page, 1993, 1994; Brooks, 1990; Brooks & McLennan, 1991; Ladiges, 1998; Brooks, Van Veller & McLennan, 2001; Ebach, Humphries, Newman, Williams & Walsh, 2005). Apesar deste constante aprimoramento, tais análises biogeográficas continuavam a apresentar deficiências. Basicamente, a busca por um padrão geral através da combinação ou comparação de cladogramas "táxon – área" não incorporava nenhum processo como premissa, como exemplo, o tempo de diversificação das linhagens e inferências sobre a origem e direção de migração das mesmas (Donoghue & Moore, 2003).

A introdução do conceito de relógio molecular na biogeografia (cf. Sanmartin, 2010) tornou o papel do tempo ainda mais relevante para as análises da evolução espacial. A grande maioria das alterações no DNA tendem a se acumular ao longo do tempo, ou seja, a taxa de mudança nas moléculas é constante o suficiente para estimar tempos de divergência. Assim,

filogenias calibradas com informações independentes, como o registro fóssil, por exemplo, podem ser utilizadas para a inferência temporal de divergência.

Nosso objetivo foi avaliar os principais eventos geológicos ocorridos na DS e como eles afetaram simultaneamente táxons codistribuídos. Nosso estudo apresenta uma abordagem temporalmente dinâmica, multi-taxa e sensível à diversos padrões biogeográficos possíveis. Com isso, objetivamos lançar luz sobre a história geológica da DS, e, principalmente, compreender como diferentes eventos geológicos afetaram a cladogênese e distribuição de sua biota.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Coleta de dados

Para o desenvolvimento das análises, foram utilizadas 25 hipóteses filogenéticas datadas de plantas, vertebrados e invertebrados (Tabela 1). A seleção das hipóteses foi realizada a partir de uma pesquisa bibiliométrica. Para tanto, realizamos uma busca na plataforma Scopus a partir da seguinte combinação de termos: "Dry Diagonal", "Dry Forests", "Open formations", “Phylogeography", “Biogeography”, “Phylogeny” e “South America”.

A partir da pesquisa, os seguintes critérios foram impostos para a escolha das hipóteses utilizadas: disponibilidade de informações sobre a distribuição geográfica das espécies, espécies que ocorrem exclusiva ou predominantemente nas áreas de interesse (DS) e disponibilidade de filogenias com datação. A pesquisa bibiliométrica obteve 1.212 publicações entre os anos de 1990 e 2019, dentre as quais 1089 foram artigos científicos, 76 revisões, 16 capítulos de livro, 16 publicações de conferências, 8 livros, 3 notas, 1 data paper, 1 publicação editorial, 1 Letter e 1 short survey. Após a imposição dos critérios, foram obtidas 25 hipóteses filogenéticas que foram codificadas e analisadas no programa LisBeth v.1.3 (Zaragueta-Bagils et al., 2012).

2.2 Áreas

A delimitação das áreas foi norteada pelas ecorregiões definidas pela The Nature Conservancy ([TNC], 2009) (ver Tabela suplementar 1). Além disso, foram delimitadas áreas com base em suas formações geológicas. Tais limites foram definidos através das folhas da articulação 1:250.000 produzidas pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística ([IBGE], 2018). Com isso, foram definidas 12 áreas (Tabela 2) para a composição da DS, sendo que oito delas foram delimitadas conforme a The Nature Conservancy ([TNC], 2009) e quatro conforme o IBGE (2018). As folhas da articulação 1:250.000 utilizadas nestas últimas são apresentadas nos materiais suplementares (Tabela suplementar 2).

As áreas e suas respectivas abreviaturas são: Caatinga (CAA); Cadeia do Espinhaço (CESP); Urucuia Gurguéia (URUG); Serra das Mesas (SEME); Cerrado (CERR); Serra do Maracaju (MRC); Amolar-Chiquitanos (ACHIQ); Yungas-Puna (YUNPU); Chaco (CHACO); Deserto do Monte (MONTE); Pampa (PAMPA) e Patagônia (PATA).

2.3 Análise Biogeográfica – Relacionamento de Áreas

Para cada hipótese filogenética utilizada, atribuímos os táxons terminais de suas filogenias às suas respectivas distribuições geográficas. Avaliamos as ocorrências de congruência na cladogênese de cada hipótese em relação aos seus respectivos tempos de divergência, eventos geológicos e informações geográficas. A partir de tal congruência temporal e geográfica, conjuntos de filogenias foram codificados em subsets específicos, cada um deles relacionado a seus respectivos tempos e locais de divergência. Desta forma, quatro recortes temporais foram analisados de modo que cada um deles gerou um cladograma de relacionamento de áreas (árvore de interseção). Estes intervalos temporais são: 1 - Mioceno Burdigaliano; 2 - Mioceno Tortoniano; 3 - Mioceno Messiano, e 4 – Plioceno.

Para as análises, utilizamos o programa LisBeth v.1.3 (Zaragueta-Bagils et al., 2012), desenvolvido para analisar “three-item statements ” (3ia) (Nelson & Ladiges, 1991a, b, 1992; Nelson & Platnick, 1991), e o "método transparente" (Ebach et al., 2005), simultaneamente. O programa LisBeth utiliza um algoritmo exaustivo de desvio e vinculação para obter o cladograma de área ideal, denominado de “árvore de interseção”. Desta forma, ele calcula e exibe todas as possíveis árvores de compatibilidade e as recombina para gerar a árvore de interseção. A árvore de interseção resume todas as informações comuns às árvores de compatibilidade, possuindo as características desejáveis para uma árvore consenso (Wilkinson, 1994). No entanto, a árvore de interseção detém maior robustez em relação à árvore de consenso, pois também leva em consideração as informações presentes nos caracteres que serviram para construir as árvores de compatibilidade (Zaragueta-Bagils et al., 2012).

No método "3ia", o índice de retenção (Farris, 1989; Zaragueta-Bagils et al., 2012) mede a proporção das hipóteses primárias de homologia que se ajustam à árvore de compatibilidade. Além dos valores de índice de retenção das árvores de compatibilidade e da árvore de interseção, o LisBeth também gera um índice de avaliação chamado de "índice de completude" (IC). Ele representa a proporção em que a árvore de interseção está presente nos caracteres utilizados. O índice é calculado da seguinte maneira:

Índice de Completude = **A**/**B**

Onde **A** é o número de estados comuns a todas as árvores de compatibilidade encontradas (isto é, usadas para reconstruir a árvore de interseção), e **B** é o número de estados derivados da árvore de interseção. Em suma, o índice de completude mede o grau de apoio fornecido pelas hipóteses primárias de homologia (Zaragueta-Bagils et al., 2012).

A nomenclatura utilizada para o tempo geológico seguiu o preconizado pela International Commission on Stratigraphy ([ICS], 2018), de modo que para nos referirmos a "milhões de anos" utilizaremos a abreviação "Ma". Os scripts

referentes a cada hipótese filogenética e a cada recorte temporal (Mioceno Burdigaliano; Mioceno Tortoniano; Mioceno Messiano e Plioceno) foram redigidos em linguagem "Python" (www.python.org), que apresenta interface com o programa Lisbeth. Estes dados estão disponíveis nos materiais suplementares (Texto suplementar 1).

3 RESULTADOS

3.1 Composição da Diagonal Seca da América do Sul

Tratamos como Diagonal Seca da América do Sul toda a região organizada em diagonal entre a Caatinga e a Patagônia, excetuando as florestas úmidas. Incluímos em nossas análises pampas, prados, estepes, savanas e as regiões áridas e semiáridas do sul do continente. Das 12 áreas analisadas, 11 foram recuperadas por nossas análises (Figura 1), demonstrando que são unidades biogeográficas históricas. Além disso, também consideramos como áreas únicas três formações geológicas: 1 – a região entre a borda leste do Pantanal e o Cerrado, conhecida como Serra do Maracaju (MRC), 2 – a Cadeia do Espinhaço (CESP), e 3 - o Grupo Urucuia Gurguéia no Chapadão Ocidental Baiano (URUG). Estas áreas eram tradicionalmente incluídas em seus respectivos domínios adjacentes, contudo, nossos dados sugerem que elas possuem aspectos evolutivos e biogeográficos únicos. A única área que não foi recuperada por nossas análises e, portanto, não integra a composição da DS, trata-se da área SEME (Serra das Mesas), a oeste da Caatinga (Tabela suplementar 2).

3.2 Relacionamento de áreas temporalmente dinâmico

Os eventos de diversificação de cada subconjunto analisado indicam quatro períodos no Neógeno em que organismos coexistentes foram afetados pelos mesmos eventos. Os cladogramas de área gerados por nossas análises demonstram as relações biogeográficas em cada um desses períodos.

3.3 Mioceno Burdigaliano: 15 – 18 Ma

Este é o período mais antigo recuperado por nossas análises. A partir de sete hipóteses filogenéticas (Tabela 3), 2080 árvores de compatibilidade foram analisadas e convergiram em uma árvore de interseção suportada por um índice de completude de 66.7% (Figura 2).

3.4 Mioceno Tortoniano: 7 – 12 Ma

A partir de 13 hipóteses filogenéticas (Tabela 3), nossas análises exploraram 601 árvores de compatibilidade para o Mioceno Tortoniano, as quais convergiram em uma árvore de interseção com 80% de suporte (Figura 2). Recuperamos uma topologia com oito áreas neste período.

3.5 Mioceno Messiano: 5 – 6,5 Ma

Para o Mioceno Messiano 14 hipóteses filogenéticas (Tabela 3) foram utilizadas e 741 árvores de compatibilidade foram exploradas. Nossas análises convergiram em uma árvore de interseção com 43% de suporte. Nossos resultados recuperaram uma topologia de relacionamento de áreas com seis regiões para este período geológico (Figura 2).

3.6 Plioceno: 2,7 – 4,2 Ma

A partir de nove hipóteses filogenéticas (Tabela 3), temporalmente congruentes para o período Plioceno, foram exploradas 4641 árvores de compatibilidade que convergiram em uma árvore de interseção com 75% de suporte (índice de completude). Recuperamos para este período uma topologia com seis áreas (Figura 2).

4 DISCUSSÃO

A história biogeográfica da Diagonal Seca da América do Sul é refletida por sua intensa atividade geológica, bruscas alterações climáticas e pelos eventos de transgressões do “Mar do Paraná”. Não há consenso quanto à data

de ocorrência ou o número de transgressões marinhas durante o Mioceno (Pascual, Ortiz-Jaureguizar, & Prado, 1996; Donato, Posadas, Miranda-Esquivel, Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2003; Hernández et al., 2005). A dificuldade em se estabeler a data precisa se dá pela incerteza na posição das fácies marinhas em relação às suas idades isotópicas (Hernández et al., 2005). Nossos resultados, por sua vez, apontam dois momentos (Mioceno Burdigaliano e Mioceno Tortoniano) em que mares epicontinentais teriam influenciado a história biogeográfica da Diagonal Seca da América do Sul.

Além de alterações climáticas, o sul do continente sofreu sucessivas deformações entre as cordilheiras da Patagônia, Serras Pampeanas e região central dos Andes, o que repercutiu diretamente na diversificação da biota regional. A região nordeste do continente, por sua vez, foi menos influenciada por controles estruturais e mais determinada por uma intrusão marinha e pelo clima, com um grande período de aridez ocorrido entre 15 e 12 Ma. Nas seções seguintes, discutimos separadamente quatro momentos compreendidos entre 18 e 2.7 Ma, nos quais processos e padrões biogeográficos moldaram a história evolutiva da DS.

4.1 Mioceno Burdigaliano: florestas são substituídas por estepes savânicas no sul e um mar epicontinental cobre o centro e o norte da Diagonal Seca

O período é marcado pelo primeiro evento de transgressão marinha do "Mar do Paraná". Esta topologia recuperou quatro áreas (Figura 2) que representam o centro-sul da DS, com a área Patagônia (PATA) em um clado e um grupo irmão que contém as áreas PAMPA, MONTE e CHACO. Esta topologia é corroborada pela evidência geológica da deformação tectônica na bacia andina da Bolívia (Malumián, 1999; Salfity & Marquillas, 1999), que reativou a epirogenia no sul dos Andes, no centro da Patagônia (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). Esse evento é condizente com nossa hipótese e com o posicionamento isolado da área PATA.

Nossos dados indicam que as áreas PAMPA, MONTE e CHACO formavam uma planície uniforme neste período, parcialmente submersa. Esse resultado também é corroborado pela paleoflora coletada entre o norte da Patagônia e o deserto do Monte, que continha táxons como a planta *Schinopsis* e outros representantes das famílias Anacardiaceae e Fabaceae que são típicos do Chaco (Alejandro-Troncoso & Romero, 1998), comprovando uma relativa uniformidade entre estas áreas.

Inferimos que nossa topologia só recuperou áreas da região sul da DS devido à proporção da transgressão do Mar do Paraná ao norte e leste destas regiões. No extremo sul da DS, o clima passa a ser árido e é evidenciada a substituição de uma floresta por savanas-parque, estepes e prados. A aridez na Patagônia neste período está claramente documentada em registro fóssil (Latorre et al., 1997; Palazzesi & Barreda, 2012; Palazzesi et al., 2014). Em um período anterior, na transição do Oligoceno para o Mioceno, a paleoflora da Patagônia detinha elementos florestais, tais como lianas, palmeiras e pteridófitas arbóreas (Barreda, 1997). Fósseis de primatas na Patagônia (Ortiz-Jaureguizar, 1998; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006) reforçam o fim de um período quente e úmido e a substituição de uma fauna florestal por uma fauna adaptada a condições frias, xéricas e a prados, estepes e pampas.

Análises da deposição de amostras da formação geológica Petaca, no Chaco, também sugerem condições áridas a semiáridas na região (Hulka & Heubeck, 2010). Nesse período, nota-se o aumento da presença de animais pastadores no sul do continente, reforçando a presença de savanas sujeitas a baixos níveis de pluviosidade (Webb, 1978; Pascual et al., 1996; Croft, 2001). Além disso, também ocorre o início da diversificação dos pequenos mamíferos contemporâneos (Pascual, 2006).

4.2 Mioceno Tortoniano: florestas ficam restritas a regiões elevadas e formações xéricas dominam planícies. Um mar epicontinental isola regiões nos extremos norte e sul

A topologia referente a este período recuperou oito áreas na qual dois principais clados são observados, o primeiro deles apresenta a área PAMPA como grupo irmão de um grande clado dividido em dois clados menores, compostos respectivamente por "URUG - CAA" e "CHACO - MONTE". O segundo clado é composto pelas áreas do oeste e sul da DS (YUNPU e ACHIQ), sendo que a área PATA é grupo irmão de todos os demais (Figura 2).

O clado que exibe os grupos irmãos "CHACO - MONTE" e "CAA - URUG", tem sua topologia condizente com diversas evidências, entre 11 e 6 Ma. Florestas de extratos mais elevados se restringiram a áreas de altitude, enquanto as formações abertas e xéricas dominaram altitudes mais baixas no sul da DS (Romero, 1993; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006). Alguns gêneros de arbustos característicos da área MONTE são também encontrados na área CHACO, corroborando esse relacionamento de áreas, tais como os gêneros *Aloysia*, *Capparis*, *Parkinsonia* e *Larrea* (Roig et al., 2009). Atualmente, estas áreas guardam uma semelhança na composição florística, com 60% de espécies compartilhadas (Solbrig & Orians, 1977) desde esta época.

Neste mesmo sentido, a herpetofauna das áreas CHACO e MONTE também corrobora a hipótese proposta, com diversos representantes compartilhados a partir deste período, por exemplo *Teius teyou*, *Teius oculatus*, e *Tupinambis rufescens* (Cei, 1986; Roig et al., 2009), e as cobras *Epictia australis*, *Rena unguirostris*, *Xenodon semicinctus*, *Oxyrhopus rhombifer bachmanni*, *Philodryas psammophidea*, *Micrurus pyrrhocryptus* e *Bothrops neuwiedi diporus* (Ávila, Acosta & Murúa, 1998; Cei & Roig, 1973; Scolaro, 2006; Roig et al., 2009). Neste mesmo sentido, alguns anfíbios também demonstram a relação biogeográfica destas áreas, tais como *Odontophrynus occidentalis*, *Pleurodema nebulosa* e *Rhinella arenarum* (Roig et al., 2009).

A relação “CAA - URUG” é ilustrada neste período do Mioceno pela Formação Geológica Pirabas. Tal formação, localizada onde atualmente se encontram parte dos estados do Pará, Maranhão e Piauí, detém fósseis de invertebrados e peixes marinhos (Távora, Santos, & Neto-Araújo, 2010; Moraes-Santos, Villanueva, & Toledo, 2011), evidenciando uma transgressão marinha. Inferimos que parte do Chapadão ocidental Baiano, principal formação da área URUG, não foi totalmente afetada por esse mar, uma vez que o mesmo se caracteriza por uma superfície tabuliforme que possui em torno de 850 metros de altitude (Villela & Nogueira, 2011), sendo que as altitudes eram ainda superiores no Mioceno, uma vez que tais tabuleiros sofrem desgaste natural constante.

O Chapadão Ocidental Baiano exibe maciços pré-devonianos exumados cortados em pediplanação, diferenciais tanto nos terrenos sedimentares como cristalinos (Brasil, 1973). Nestas condições, os arenitos do grupo Urucuia eram contínuos e ultrapassavam a Chapada das Mangabeiras com fácies desérticas (Brasil, 1973). Desta forma, inferimos que mesmo isoladas por um mar epicontinental, estes ambientes (URUG e CAA) eram xéricos e semelhantes. A deformação do relevo desta região foi definida por eventos geomorfológicos ao longo de todo o Mioceno e Plioceno. Tal estruturação foi influenciada por controles estruturais e alterações climáticas (Villela & Nogueira, 2011). Os depósitos da Formação Geológica Barreiras sugerem que o maior período de aridez destas regiões ocorreu entre 15 e 12 Ma (Peulvast, Sales, Bétard, & Gunnell, 2008), reafirmando as diversas alternações climáticas subsequentes ao longo do Mioceno Tortoniano (Brasil, 1973).

Por fim, o posicionamento da área PAMPA como grupo-irmão do clado (“CHACO - MONTE” e “CAA - URUG”) é corroborado pela documentação de uma ruptura em sua paleoflora (Garralla, Muruaga & Cuadrado, 2008). Estas divisões florísticas são notadas nas regiões norte e nordeste da Argentina (“MONTE - CHACO”), sul do Brasil e Uruguai. Inferimos que estas divisões

estão relacionadas ao soerguimento das cordilheiras da Patagônia, entre 12,5 e 9 Ma (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006), que formaram uma grande barreira para os ventos úmidos do Pacífico, além de sombrearem a região (*Op. citum*). Estes eventos dão caráter singular à área e corroboram o posicionamento isolado da área PATA. Além disso, durante o Mioceno Tortoniano havia uma sazonalidade bem marcada na região da Patagônia (Tauber, 1997), com as temperaturas permanecendo constantes até o fim do período (Markgraf, Romero, & Villagran, 1996; Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

A região central dos Andes sofreu sucessivas deformações neste momento. Na área YUNPU há registros de sedimentos vulcânicos datados entre 12 e 4 Ma (Gioncada et al., 2010). Sedimentos com as mesmas características foram encontrados nas Serras Pampeanas (*Op. citum*). Estes eventos geológicos corroboram a relação das áreas YUNPU – ACHIQ. Tais deformações estruturais no sul dos Andes, somadas às intrusões marinhas miocênicas causaram a disjunção de diversas plantas entre o sul da América do Sul (PATA) e o sul do Brasil (PAMPA), corroborando a topologia destas duas áreas em clados distintos. Luebert et al. (2020), demonstram que disjunções entre os gêneros botânicos *Araucária*, *Fuchsia* e *Viviania*, coincidem com a intrusão do Mar do Paraná, que pode ter causado extinções nestas áreas intermediárias.

4.3 Mioceno Messiano: atividades vulcânicas e clima frio são precedidos por um aquecimento global. Movimentos epirogênicos no sul e adaptação de uma paleoflora xérica no centro e norte

A topologia referente ao Mioceno Messiano recuperou seis áreas (Figura 2). A área MONTE se apresenta isolada em um único clado, em outro clado a área PAMPA se apresenta separada de dois grupos irmãos formados respectivamente por “CHACO - YUNPU” e “CAA - ACHIQ”. Atribuímos o primeiro evento de separação (~6 Ma) entre a área MONTE e o clado restante à atividade vulcânica no centro da Argentina (Gioncada et al., 2010). Neste

mesmo período (~5.8 Ma) e região, registra-se um acentuado resfriamento (Rabassa, 1999). Tal atividade vulcânica seguida desta alteração climática bem marcada consolidam as distinções biogeográficas entre as áreas MONTE e PAMPA.

A partir disso, nota-se um período caracterizado pelo aquecimento global que durou até Plioceno Tardio (3,2 Ma) (Zachos, Pagani, Sloan, Thomas, & Billups, 2001). Contudo, na região que inclui a área PAMPA, prevaleceu a tendência de resfriamento, apesar de uma intercalação de curtas fases de clima quente (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006), o que corrobora a separação da área PAMPA dos outros dois grupos do clado ("CHACO-YUNPU" e "CAA - ACHIQ").

O registro fóssil bem representado de marsupiais no sul da DS evidencia a presença de hábitats secos e abertos predominantes durante o Mioceno Messiano (Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 1990; Pascual et al., 1996). Relações estáveis de isótopos de carbono do esmalte dos dentes de mamíferos, carbonatos de paleosolo e paleoflora (Latorre, Quade & McIntosh, 1997; Kleinert & Strecker, 2001; Bywater-Reyes, Carrapa, Clementz & Schoenbohm, 2010; Hynek et al., 2012; Rohrmann et al., 2016; Azevedo et al., 2020) também documentam a disseminação de gramíneas C4 neste momento (~5,5 Ma).

Estas características de ambientes secos e abertos reforçam separação da área MONTE das demais, uma vez que nesta área as gramíneas C4 e ambientes abertos não ocorreram neste corte temporal. Pelo contrário, neste período já se nota que a paleoflora desta área se torna arbustiva e singular (Anzótegui & Herbst, 2004). Outro importante ponto que caracteriza estas distinções entre MONTE e suas regiões vizinhas, ou seja, o grupo irmão "CHACO-YUNPU", é a "Fase Diaguita" da Orogenia Andina, que culminou com o surgimento da Serras Pampeanas orientais (Pascual, Vucetich, Scillato-Yané, & Bond, 1985). Este evento causou uma ruptura entre floresta subtropical e floresta montana na peleoflora do noroeste argentino, que também passou a

registrar as primeiras evidências de estepes de clima seco (Quattrocchio & Sarjeant, 2003). A partir deste período, savanas xerófitas e florestas de montanha passaram a ocorrer na área YUNPU (Mautino & Anzótegui, 2002), explicitando o caráter topográfico destes relacionamentos de áreas.

Na Caatinga, a paleoflora da Formação Geológica Boa Vista apresenta registros de táxons adaptados a climas áridos a partir deste período (Moura, Dutra, Wilberger, Lages, & Medeiros, 2008). O mesmo se registra na Bolívia, através da documentação de uma peleoflora xérica subtropical (Gregory-Wodzicki et al., 1998; Gregory-Wodzicki 2002), corroborando o relacionamento e o agrupamento do clado "CAA – ACHIQ".

4.4 Plioceno: elevação final andina, amplas paisagens áridas ao sul e a formação das falhas da bacia Chaco-Paraná. Conexões florestais pelo Brasil central e evidências de um Cerrado mais jovem do que se imaginava

O cladograma de áreas se apresenta com a área MONTE separada de dois clados contendo os grupos irmãos CHACO-ACHIQ, e CESP-CERR-MRC. O gênero botânico *Bipinnula* (orquidácea) tem seu tempo de divergência estimado entre 3.6 e 3.3 Ma (Amidon et al., 2017; Luebert et al., 2020), que coincide com um expressivo evento de aridificação entre o sul dos Andes centrais e norte da Argentina (Luebert et al., 2020). Inferimos que a alteração climática que resultou nessa aridificação causou a separação da área MONTE das regiões vizinhas CHACO-ACHIQ, uma vez que a aridificação foi mais intensa nesta região (Kleinert & Strecker, 2001). A topologia é ainda reforçada pela continuidade dos eventos da fase "Diaguita" da orogenia andina, uma vez que neste momento se desencadeou o soerguimento das Serras Pampeanas e Central na área MONTE (Roig, Roig-Juñent, & Corbalán, 2009; Cadena et al., 2020).

Alguns autores apontam que neste período a área anteriormente ocupada pelo Mar do Paraná deu lugar à hábitats terrestres abertos de grande

extensão (Marshall et al., 1992; Ortiz-Jaureguizar, 1998). Outros argumentam que após a colisão geológica do escudo brasileiro com o "Contraforte Chapare", a elevação final dos Andes deu origem a um contínuo de paisagens acidentadas (Cadena et al., 2020). A topologia recuperada para este corte temporal é congruente com a segunda hipótese. Nossos dados sustentam que estes acidentes topográficos moldaram a biogeografia das áreas ao sul da Diagonal Seca.

O posicionamento dos clados MONTE e CHACO-ACHIQ em grupos distintos também é influenciado pelo rebaixamento de uma grande região no sudeste e sul da DS, este evento afetou regiões da Bolívia, Paraguai, Brasil e Uruguai e formou o conjunto de falhas da Bacia Chaco-Paraná (Torra, 2005; Zanella, 2011). Ao mesmo tempo ocorre a elevação final do Altiplano e o afundamento abrupto (subsidência geológica) das planícies de Beni e do Chaco (Hanagarth, 1993).

Os dois grupos irmãos ("MRC - CERR - CESP") e ("CHACO - ACHIQ"), são separados neste período pelo soerguimento do planalto central brasileiro (Zanella, 2011). Trabalhos de paleomodelagem confirmam a cobertura de savanas no Brasil central por volta de 3 Ma (Dowsett et al., 2016; Azevedo et al., 2020) e indicam que florestas ocupavam a parte sul da atual formação do Cerrado conectando as áreas MRC e CESP, corroborando a presente topologia.

O Cerrado já foi considerado um dos ecossistemas mais antigos do continente sul-americano, conclusão baseada na distribuição geográfica de táxons sobre superfícies geomorfológicas antigas (Cole, 1986; Ratter, Ribeiro, & Bridgewater, 1997). No entanto, essa visão foi contestada com base em dados moleculares de plantas (Pennington, Richardson, & Lavin, 2006; Azevedo et al., 2020) que apontam a diversificação das linhagens do Cerrado entre o fim do Mioceno e início do Plioceno (Pennington, Richardson, et al., 2006; Simon et al., 2009), o que é compatível com nossos resultados. Aves e

mamíferos, por exemplo, apresentam baixos níveis de endemismo (<10%) para o Cerrado (Macedo, 2002; Marinho-Filho, Rodrigues & Juarez, 2002; Azevedo et al., 2020), sendo que as divergências mais antigas destas linhagens são temporalmente congruentes com as relatadas para plantas (Pennington, Richardson, et al., 2006; Simon et al., 2009; Azevedo et al., 2020). A inferência desta idade mais recente para o Cerrado (Azevedo et al., 2020) também é suportada pelos nossos dados, uma vez que a área CERR não foi recuperada em nenhuma topologia miocênica, apresentando-se exclusivamente no Plioceno (Figura 2).

Azevedo et al. (2020) sugerem que a derivação na composição da biota do Cerrado indica que a região é jovem e foi colonizada pelas florestas úmidas adjacentes, que por sua vez seriam mais antigas. Tal proposição é corroborada pela topologia aqui apresentada no clado “CESP - CERR - MRC”, uma vez que a área CERR apresenta em seu limite leste a cadeia do Espinhaço (área CESP), divisor natural entre a DS e a Mata Atlântica, e em seu limite oeste a Serra do Maracaju (área MRC), que também fazia contato com a Mata Atlântica de interior neste período.

5 CONCLUSÕES

Entre 18 e 2,7 milhões de anos atrás, a Diagonal Seca da América do Sul passou por intensos processos geológicos (epirogênia e subsidência), além de variações climáticas bruscas e duas grandes transgressões marinhas. Nossas análises apontam para quatro períodos cruciais em que esses processos moldaram a história biogeográfica da Diagonal Seca. Nosso escopo metodológico elimina a problemática da paralogia biogeográfica e contorna outros problemas críticos da biogeografia baseada em padrões. Basicamente, a busca por um padrão geral através da combinação ou comparação de cladogramas “táxon - área” não incorporava informações essenciais, por exemplo: tempo de diversificação das linhagens e inferências sobre a origem e

direção de migração das mesmas. Aqui, resolvemos tais questões, recuperamos informações históricas relevantes e demonstramos como as áreas de distribuição dos táxons são dinâmicas ao longo do tempo. Nossa abordagem demonstra que a biogeografia baseada em padrões pode ser sensível a vários momentos da cladogênese dos organismos estudados. A análise de subgrupos filogenéticos congruentes no tempo e no espaço revelou padrões comuns entre diferentes grupos. Estes padrões espelhados em nossas topologias foram consistentemente iluminados por processos geológicos. A recíproca é verdadeira, uma vez que nossos resultados fornecem importantes evidências sobre os períodos e a abrangência destes processos.

AGRADECIMENTOS

SPF agradece à Coordenação de Desenvolvimento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento via bolsa de pesquisa código 001, e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR), pela liberação de verbas de apoio. CJBC e SN agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), respectivamente, pelos processos 309873 / 2016-9 e 309192 / 2018-8.

ORCID

Sandro Paulino de Faria; ORCID 0000-0002-4497-1103
Claudio José Barros de Carvalho; ORCID 0000-0002-3533-6853
Silvio Nihei; ORCID 0000-0002-6887-6282
Pedro Mallmann; ORCID 0000-0002-9553-2522
Karla Magalhães Campião; ORCID 0000-0002-2574-8045

REFERÊNCIAS

Ab'Saber, A. N. (1977). *Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Geomorfologia.* São Paulo, SP: Universidade de São Paulo.

Alejandro-Troncoso, A., & Romero, E. J. (1998). Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. *Monographs in Systematic Botany, 68*, 149-172.

Almeida, E. A., Packer, L., Melo, G. A., Danforth, B. N., Cardinal, S. C., Quinteiro, F. B., & Pie, M. R. (2019). The diversification of neopasiphaeine bees during the Cenozoic (Hymenoptera: Colletidae). *Zoologica Scripta*, *48*(2), 226-242. doi:10.1111/zsc.12333

Almeida, F. C., Bonvicino, C. R., & Cordeiro-Estrela, P. (2007). Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *42*(2), 449-466. doi:10.1016/j.ympev.2006.07.005

Almeida, R. F., Amorim, A. M. A., & Berg, C. (2018). Timing the origin and past connections between Andean and Atlantic seasonally dry tropical forests in South America: insights from the biogeographical history of *Amorimia* (Malpighiaceae). *Taxon*, *67*(4), 739-751. doi:10.12705/674.4

Amidon, W. H., Fisher, G. B., Burbank, D. W., Ciccioli, P. L., Alonso, R. N., Gorin, A. L., ... & Christoffersen, M. S. (2017). Mio-Pliocene aridity in the south-central Andes associated with Southern Hemisphere cold periods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(25), 6474-6479.

Anzótegui, L. M., & Herbst, R. (2004). Megaflora (hojas y frutos) de la Formación San José (Mioceno Medio) en río Seco, departamento Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana, 41*(3), 423-436.

Retrieved from https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/835

Ávila, L. J. (2002). Geographic distribution of lizards of the genus Teius (Squamata: Teiidae: Teiinae) in southern South America. *Biogeographica, 78*(1), 15-33.

Ávila, L. J., Acosta, J. C., & Murúa, A. F. (1998). Herpetofauna de la provincia de San Juan, Argentina: lista comentada y distribución geográfica. *Cuadernos de Herpetologıa, 12*(1), 11-29. Retrieved from http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/6298

Azevedo, J. A. R., Collevatti, R. G., Jaramillo, C. A., Strömberg, C. A. E., Guedes, T. B., Matos-Maraví, P., ... & Antonelli, A. (2020). On the young savannas in the land of ancient forests. In: V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.) *Neotropical diversification: Patterns and processes* pp.271-298. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. doi:10.1007/978-3-030-31167-4_12

Barreda, V. D. (1997). Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la cuenca austral. *Ameghiniana, 34*(3), 283-294.

Beati, L., Nava, S., Burkman, E. J., Barros-Battesti, D. M., Labruna, M. B., Guglielmone, A. A., ... & Faccini, J. L. (2013). *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787)(Acari: Ixodidae), the Cayenne tick: phylogeography and evidence for allopatric speciation. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1), 1-20. doi:10.1186/1471-2148-13-267

Brasil (1973). *Projeto Radam. Parte das Folhas SC.23 Rio São Francisco e SC.24 Aracaju. Série Levantamento dos Recursos Naturais, Rio de Janeiro* (Vol. 1). Rio de Janeiro, RJ: Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral.

Breitman, M. F., Avila, L. J., Sites Jr, J. W., & Morando, M. (2011). Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *59*(2), 364-376. doi:10.1016/j.ympev.2011.02.008

Brooks, D. R. (1990). Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology, 39*(1), 14-30. doi:10.2307/2992205

Brooks, D. R., & McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.

Brooks, D. R., Van Veller, M., & McLennan, D. A. (2001). How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, *28*(3), 345-358. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00545.x

Bywater-Reyes, S., Carrapa, B., Clementz, M., & Schoenbohm, L. (2010). Effect of late Cenozoic aridification on sedimentation in the Eastern Cordillera of northwest Argentina (Angastaco basin). *Geology, 38*(3), 235-238. doi:10.1130/G30532.1

Cadena, C. D., Cuervo, A. M., Céspedes, L. N., Bravo, G. A., Krabbe, N., Schulenberg, T. S., … & Fjeldså, J. (2020). Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *The Auk, 137*(2), ukz077. doi:10.1093/auk/ukz077

Cei, J. M. (1986). *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas* (Monografie IV). Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali Torino.

Cei, J. M., & Roig, V. G. (1973). Fauna y ecosistemas del oeste árido argentino: I- Reptiles de la provincia de Mendoza. *Deserta, 4*(1), 69–91.

Cole, M. M. (1986). *The savannas: biogeography and geobotany*. London, UK: Academic Press.

Collevatti, R. G., Lima, N. E., & Vitorino, L. C. (2020). The Diversification of Extant Angiosperms in the South America Dry Diagonal. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp.547-568. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.

Côrtes, A. L. A., Rapini, A., & Daniel, T. F. (2015). The *Tetramerium* lineage (Acanthaceae: Justicieae) does not support the Pleistocene Arc hypothesis for South American seasonally dry forests. *American Journal of Botany*, *102*(6), 992-1007. doi:10.3732/ajb.1400558

Costa, W. J., Amorim, P. F., & Mattos, J. L. O. (2018). Synchronic historical patterns of species diversification in seasonal aplocheiloid killifishes of the semi-arid Brazilian Caatinga. *PloS one*, *13*(2), e0193021. doi:10.1371/journal.pone.0193021

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.

De Martonne, E. (1935). Problème des régions arides sud-américaines. *Annales de géographie, 44*(247), 1-27. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/23438061

Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D. R., Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. (2003). Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhinini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean society, 80*(2), 339-352. doi:10.1046/j.1095-8312.2003.00243.x

Donoghue, M. J., & Moore, B. R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology, 43*(2), 261-270. doi:10.1093/icb/43.2.261

Dowsett, H., Dolan, A., Rowley, D., Moucha, R., Forte, A. M., Mitrovica, J. X., ... & Foley, K. (2016). The PRISM4 (mid-Piacenzian) paleoenvironmental reconstruction. *Climate of the Past, 12*(7), 1519-1538. doi:10.5194/cp-12-1519-2016

Ebach, M. C., Humphries, C. J., Newman, R. A., Williams, D. M., & Walsh, S. A. (2005). Assumption 2: opaque to intuition? *Journal of Biogeography, 32*(5), 781-787. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01283.x

Ezcurra, E. (2006). *Global deserts outlook*. UNEP/Earthprint.

Fabre, P. H., Upham, N. S., Emmons, L. H., Justy, F., Leite, Y. L., Carolina Loss, A., ... & Douzery, E. J. (2017). Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution*, *34*(3), 613-633. doi:10.1093/molbev/msw261

Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics, 5*(4), 417-419. doi:10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x

Folinsbee, K. E., & Evans, D. C. (2012). A protocol for temporal calibration of general area cladograms. *Journal of biogeography, 39*(4), 688-697. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02643.x

Franck, A. R., Cochrane, B. J., & Garey, J. R. (2013). Phylogeny, biogeography, and infrageneric classification of *Harrisia* (Cactaceae). *Systematic Botany*, *38*(1), 210-223. doi:10.1600/036364413X662105

Franco, F. F., Silva, G. A. R., Moraes, E. M., Taylor, N., Zappi, D. C., Jojima, C. L., & Machado, M. C. (2017). Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *183*(2), 199-210. doi:10.1093/botlinnean/bow010

Garralla, S., Muruaga, N. B., & Cuadrado, G. (2008). Morfología polínica de especies argentinas de *Rebutia* S. str. (Cactaceae, Cactoideae). *Darwiniana, 46*(2), 270-278. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/23228358

Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences, 22*, 3-11. doi:10.5194/adgeo-22-3-2009

Gioncada, A., Vezzoli, L., Mazzuoli, R., Omarini, R., Nonnotte, P., & Guillou, H. (2010). Pliocene intraplate-type volcanism in the Andean foreland 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

Gourou, P., & Papy, L. (1967). Compendio de geografía general. Madrid, España: Ediciones RIALP.

Gregory-Wodzicki, K. M. (2002). A late Miocene subtropical-dry flora from the northern Altiplano, Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 180*(4), 331-348. doi:10.1016/S0031-0182(01)00434-5

Gregory-Wodzicki, K. M., McIntosh, W. C., & Velasquez, K. (1998). Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences, 11*(6), 533-560. doi:10.1016/S0895-9811(98)00031-5

Hanagarth, W. (1993). Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. La Paz, Bolivia: Instituto de Ecología.

Hernández, R. M., Jordan, T. E., Farjat, A. D., Echavarría, L., Idleman, B. D., & Reynolds, J. H. (2005). Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences, 19*(4), 495-512. doi:10.1016/j.jsames.2005.06.007

Hulka, C., & Heubeck, C. (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.

Hynek, S. A., Passey, B. H., Prado, J. L., Brown, F. H., Cerling, T. E., & Quade, J. (2012). Small mammal carbon isotope ecology across the Miocene–Pliocene boundary, northwestern Argentina. *Earth and Planetary Science Letters, 321*, 177-188. doi:10.1016/j.epsl.2011.12.038

Inglis, P. W., & Cavalcanti, T. B. (2018). A molecular phylogeny of the genus *Diplusodon* (Lythraceae), endemic to the campos rupestres and cerrados of South America. *Taxon*, *67*(1), 66-82. doi:10.12705/671.5

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2018). *Base geológica vetorial contínua do Brasil. Escala 1:250.000*. Rio de Janeiro, RJ: IBGE. Retrieved from https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/geologia/15822-geologia-1-250-000.html?=&t=acesso-ao-produto.

International Commission on Stratigraphy (2018). International Stratigraphic Chart. Retrieved from https://stratigraphy.org/timescale

Kleinert, K., & Strecker, M. R. (2001). Climate change in response to orographic barrier uplift: paleosolo and stable isotope evidence from the late Neogene Santa Maria basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, *113*(6), 728-742. doi:10.1130/0016-7606(2001)113<0728:CCIRTO> 2.0.CO;2

Ladiges, P. Y. (1998). Biogeography after Burbidge. *Australian Systematic Botany*, *11*(2), 231-242. doi:10.1071/SB97009

Lanna, F. M., Werneck, F. P., Gehara, M., Fonseca, E. M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., ... & Garda, A. A. (2018). The evolutionary history of *Lygodactylus*

lizards in the South American open diagonal. *Molecular phylogenetics and evolution*, *127*, 638-645. doi:10.1016/j.ympev.2018.06.010

Latorre, C., Quade, J., & McIntosh, W. C. (1997). The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters, 146*(1-2), 83-96. doi:10.1016/S0012-821X(96)00231-2

Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartin, I. (2019). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, *46*(1), 238-250. doi:10.1111/jbi.13481

Luebert, F., Lörch, M., Acuña, R., Mello-Silva, R., Weigend, M., & Mutke, J. (2020). Clade-specific biogeographic history and climatic niche shifts of the southern Andean-southern Brazilian disjunction in plants. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical diversification: patterns and processes* pp.661-682. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. doi:10.1007/978-3-030-31167-4_24

Macedo, R. H. F. (2002). The avifauna: ecology, biogeography, and behavior. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savana* (1st ed.) pp 242-265. UK: Columbia University Press.

Machado, A. F., Nunes, M. S., Silva, C. R., Dos Santos, M. A., Farias, I. P., da Silva, M. N. F., & Anciães, M. (2019). Integrating phylogeography and ecological niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evolutionary ecology*, *33*(1), 111-148. doi:10.1007/s10682-019-09968-1

Machado, T., Silva, V. X., & Silva, M. J. D. J. (2014). Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically

highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 71*, 1-14. doi:10.1016/j.ympev.2013.10.003

Maciel, N. M., Collevatti, R. G., Colli, G. R., & Schwartz, E. F. (2010). Late Miocene diversification and phylogenetic relationships of the huge toads in the *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) species group (Anura: Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 57*(2), 787-797. doi:10.1016/j.ympev.2010.08.025

Magalhães, I. L.F., Oliveira, U., Santos, F. R., Vidigal, T. H., Brescovit, A. D., & Santos, A. J. (2014). Strong spatial structure, Pliocene diversification and cryptic diversity in the Neotropical dry forest spider *Sicarius cariri*. *Molecular Ecology, 23*(21), 5323-5336. Retrieved from http://hdl.handle.net/11336/84490

Magalhães, I. L. F., Neves, D. M., Santos, F. R., Vidigal, T. H. D. A., Brescovit, A. D., & Santos, A. J. (2019). Phylogeny of Neotropical *Sicarius* sand spiders suggests frequent transitions from deserts to dry forests despite antique, broad-scale niche conservatism. *Molecular phylogenetics and evolution*, *140*, 106569. doi:10.1016/j.ympev.2019.106569

Malumián, N. (1999). La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.557-612. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Marinho-Filho, J., Rodrigues, F. H. G., & Juarez, K. M. (2002). The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In P. S. Oliveira, R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savana* pp.266-284. New York, NY: Columbia University Press.

Markgraf, V., Romero, E., & Villagran, C. (1996). History and paleoecology of South American Nothofagus forests. In T. T. Veblen, R. S. Hill, & J. Read

(Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* pp.354-386. Yale University Press.

Marshall, L. G., Swisher III, C. C., Lavenu, A., Hoffstetter, R., Hoffstetter, F., & Curtis, G. H. (1992). Geochronology of the mammal-bearing Late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences, 5*(1), 385-389. doi:10.1016/0895-9811(92)90056-5

Mautino, L. R., & Anzótegui, L. M. (2002). Palinología de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior), en Río Vallecito, provincia de Catamarca, Argentina. Parte 2. Polen. *Ameghiniana*, *39*(3), 271-284.

Miranda, N. E. O., Maciel, N. M., Lima-Ribeiro, M. S., Colli, G. R., Haddad, C. F. B., & Collevatti, R. G. (2019). Diversification of the widespread neotropical frog Physalaemus cuvieri in response to Neogene-Quaternary geological events and climate dynamics. *Molecular phylogenetics and evolution*, *132*, 67-80. doi:10.1016/j.ympev.2018.11.003

Moraes-Santos, H., Villanueva, J. B., & Toledo, P. M. (2011). New remains of a gavialoid crocodilian 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

Morando, M., Medina, C. D., Avila, L. J., Perez, C. H., Buxton, A., & Sites Jr, J. W. (2014). Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zoologica Scripta*, *43*(3), 249-260. doi:10.1111/zsc.12052

Morando, M., Olave, M., Avila, L. J., Baker, E., & Sites Jr, J. W. (2015). Molecular phylogeny of the lizard clade Leiosaurae endemic to southern South America. *Herpetologica*, *71*(4), 322-331. doi:10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00067

Moura, C. R., Dutra, T. L., Wilberger, T., Lages, G. A., & Medeiros, V. C. (2008). Flora inédita de angiospermas para a bacia de Boa Vista, Paraíba, Brasil. In D. R. Boardman (Ed.), *Boletim de Resumos do XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos* pp.28-41. Porto Alegre, Brazil: Associacíon Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología.

Nascimento, F. F., Lazar, A., Menezes, A. N., Durans, A. D. M., Moreira, J. C., Salazar-Bravo, J., ... & Bonvicino, C. R. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One*, *8*(4), e61924. doi:10.1371/journal.pone.0061924

Nascimento, J. C. S., Morales, M. J. A., Arroyo-Pérez, W. Y., José, J., Quast, M. P., & Solferini, V. N. (2020). Tropical and subtropical South America: A study of community turnover across environmental gradients. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp.71-83. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. doi:10.1007/978-3-030-31167-4_4

Navone, S., Abraham, E., Bargiela, M., Dent, D. L., Espoz-Alsina, C., Maggi, A., ... & Salomón, M. (2006). State and trends of the world"s deserts. In E. Ezcurra (Ed.), *Global Deserts Outlook* pp.73-88. Nairobi, Quênia: UNEP/Earthprint.

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1991a). Standard assumptions for biogeographic analysis. *Australian Systematic Botany, 4*(1), 41-58. doi:10.1071/SB9910041

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1991b). Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology, 40*(4): 470-485. doi:10.1093/sysbio/40.4.470

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1992). Information Content and Fractional Weight of Three-Item Statements. *Systematic Biology, 41*(4), 490-494. doi:10.2307/2992590

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1996). *Paralogy in Cladistic Biogeography and Analysis of Paralogy-Free Subtrees*. New York, NY: The American Museum of Natural History.

Nelson, G. J., & Platnick, N. I. (1981). Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. *Systematic Biology, 59*(5), 612-614. doi:10.1093/sysbio/syq050

Nelson, G. J., & Platnick, N. I. (1991). Three-taxon statements: A more precise use of parsimony? *Cladistics, 7*(4), 351-366. doi:10.1111/j.1096-0031.1991.tb00044.x

Ortiz-Jaureguizar, E. (1998). Paleoecologia y evolucion de la fauna de mamiferos de América del Sur durante la “Edad de las planicies australes” (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geologicos, 54*(3-4), 161-169. Retrieved from https://estudiosgeol.revistas.csic.es/index.php/estudiosgeol/article/view/215

Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments, 66* (3), 498-532. doi:10.1016/j.jaridenv.2006.01.007

Page, R. D. M. (1993). Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Systematic Biology, 42*(2), 77-84. doi:10.1093/sysbio/42.1.77

Page, R. D. M. (1994). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology, 43*(1), 58-77. doi:10.1093/sysbio/43.1.58

Palazzesi, L., & Barreda, V. (2012). Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature communications, 3*(1), 1-6. doi:10.1038/ncomms2299

Palazzesi, L., Barreda, V. D., Cuitiño, J. I., Guler, M. V., Tellería, M. C., & Santos, R. V. (2014). Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. *Nature communications, 5*(1), 1-8. doi:10.1038/ncomms4558

Pascual, R. (2006). Evolution and geography: the biogeographic history of south american land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *93*(2), 209-230. doi:10.3417/0026-6493(2006)93[209:EAGTBH]2.0.CO;2

Pascual, R., & Ortiz-Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. In J. G. Fleagle, & A. L. Rosenberger (Eds.), *The Platyrrhine fossil record* pp.23-60. San Diego, CA: Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-260345-7.50006-0

Pascual, R.; Ortiz-Jaureguizar, E., & Prado, J. L. (1996). Land-mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology, 30*, 265-319.

Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J., & Bond, M. (1985). Main pathways of mammalian diversification in South America. In F. G. Stehli, S. D. Webb (Eds.), *The great American biotic interchange* pp.219-247. Boston, MA: Springer. doi:10.1007/978-1-4684-9181-4_8

Pennington, R. T., Lewis, G. P., & Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In R. T. Pennington, G. P. Lewis, J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation* pp.1-29. New York, NY: CRC Press Taylor & Francis Group.

Pennington, R. T., Richardson, J. E., & Lavin, M. (2006). Insights into the historical construction of species rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, *172*(4), 605-616. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01902.x

Peulvast, J. P., Sales, V. C., Bétard, F., & Gunnell, Y. (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*(1-2), 39-60. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.11.005Get

Pocco, M. E., Guzman, N., Plischuk, S., Confalonieri, V., Lange, C. E., & Cigliano, M. M. (2018). Diversification patterns of the grasshopper genus *Zoniopoda* Stål (Romaleidae, Acridoidea, Orthoptera) in open vegetation biomes of South America. *Systematic Entomology*, *43*(2), 290-307. doi:10.1111/syen.12277

Prado, D. E., & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 80*(4), 902-927. doi:10.2307/2399937

Quattrocchio, M. E., & Sarjeant, W. A. (2003). Dinoflagellates from the Chorrillo Chico Formation (Paleocene) of southern Chile. *Ameghiniana, 40*(2), 129-153. Retrieved from https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/view/950

Rabassa, J. (1999). Cuaternario de la cordillera patagónica y Tierra del Fuego. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.710-714. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., Bridgewater, S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of botany*, *80*(3), 223-230. doi:10.1006/anbo.1997.0469

Rohrmann, A., Sachse, D., Mulch, A., Pingel, H., Tofelde, S., Alonso, R. N., & Strecker, M. R. (2016). Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Scientific reports, 6*(1), 1-7. doi:10.1038/srep35678

Roig, F. A., Roig-Juñent, S., & Corbalán, V. (2009). Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments, 73*(2), 164-172. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.07.016

Romero, E. J. (1993). South American Paleofloras. In P. Goldblatt (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America* pp.62-85. London, UK: Yale University Press.

Rosen, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic zoology, 27*(2), 159-188. doi:10.2307/2412970

Salfity, J. A., & Marquillas, R. A. (1999). The Cretaceous-Tertiary basin of argentinian north. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.613-626. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Sanmartín, I. (2010). Evolutionary biogeography: An integrative approach. *Systematic Biology, 59*(4), 486-488. doi:10.1093/sysbio/syq016

Scolaro, A. (2006). *Reptiles Patagónicos Norte. Una Guía de Campo*. Comodoro Rivadavia, Argentina: Universidad Nacional de la Patagonia.

Simon, M. F., Grether, R., Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(48), 20359-20364. doi:10.1073/pnas.0903410106

Solbrig, O. T., & Orians, G. H. (1977). The adaptive characteristics of desert plants: a cost/benefit analysis of photosynthesis leads to predictions about

the types and distributions of desert plants. *American Scientist*, 65(4), 412-421. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/27847962

Tauber, A. A. (1997). Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana, 34*, 517-529.

Távora, V. A., Santos, A. A. R., & Neto-Araújo, R. (2010). Localidades fossilíferas da Formação Pirabas (Mioceno Inferior). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, 5(2), 207-224. Retrieved from http://scielo.iec.gov.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1981-81142010000200008&lng=pt&tlng=pt.

The Nature Conservancy (2009). *Terrestrial ecoregions of the world*. Retrieved from http://maps.tnc.org/files/metadata/TerrEcos.xml.

Thode, V. A., Sanmartín, I., & Lohmann, L. G. (2019). Contrasting patterns of diversification between Amazonian and Atlantic forest clades of Neotropical lianas (*Amphilophium*, Bignonieae) inferred from plastid genomic data. *Molecular phylogenetics and evolution*, *133*, 92-106. doi:10.1016/j.ympev.2018.12.021

Torra, R. (2005). The Chaco Paraná Basin rift basin system. An approach to the tectonic-stratigraphical evolution from the Late Cretaceous to Quaternary. *South America. Ciência e Natura, 27*(2), 25-64.

Torres-Carvajal, O., Echevarría, L. Y., Lobos, S. E., Venegas, P. J., & Kok, P. J. (2019). Phylogeny, diversity and biogeography of Neotropical sipo snakes (Serpentes: Colubrinae: *Chironius*). *Molecular phylogenetics and evolution*, *130*, 315-329. doi:10.1016/j.ympev.2018.10.022

Trewick, S. (2017). Plate tectonics in biogeography. In S. D. Brunn (Ed.), *International encyclopedia of geography: people, the Earth, environment and technology* pp.1-9. Wiley. doi:10.1002/9781118786352.wbieg0638

Villela, F. N. J., & Nogueira, C. (2011). Geologia e geomorfologia da estação ecológica Serra Geral do Tocantins. *Biota Neotropica, 11*(1), 217-229. doi:10.1590/S1676-06032011000100023

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(1), 393-426. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/2096755

Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews, 30*, 1630–1648. doi:10.1016/j.quascirev.2011.03.009

Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., & Costa, G. C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, *39*(9), 1695-1706. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02715.x

Wilkinson, M. (1994). Common cladistic information and its consensus representation: reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Systematic Biology, 43* (3), 343–368. doi:10.1093/sysbio/43.3.343

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to the present. *Science, 292*(5517), 686-693. doi:10.1126/science.1059412

Zanella, F. C. V. (2011). Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos* pp.198-220. São Paulo, Brazil: Roca.

Zaragueta-Bagils, R., Ung, V., Grand, A., Vignes-Lebbe, R., Cao, N., & Ducasse, J. (2012). LisBeth: New cladistics for phylogenetics and biogeography. *Comptes Rendus Palevol, 11*(8), 563–566. doi:10.1016/j.crpv.2012.07.002

BIOSKETCH

Sou um zoológo com interesse especial na intersecção das disciplinas da biologia e geologia. Procuro compreender as relações entre a evolução da terra e de sua biota em diferentes escalas temporais, atualmente meu foco principal é a diagonal seca da América do Sul.

Contribuição dos autores: Todos os autores possuem interesse na biogeografia da América do Sul. SPF concebeu a ideia e KC supervisionou o delineamento do trabalho. SPF e SN desenvolveram parte do arcabouço metodológico. SPF e KC lideraram a redação do manuscrito. Todos os autores redigiram, revisaram e concordam com a versão final do manuscrito.

DECLARAÇÃO DE DISPONIBILIDADE DE DADOS

Todos os dados estão disponíveis nos materiais suplementares.

TABELA 1 Hipóteses filogenéticas utilizadas para as análises de relacionamento dinâmico de áreas.

Referências	Táxon	Grupo
1 – Almeida, Bonvicino & Cordeiro-Estrela, 2007	*Calomys*	Mamífero - Roedor
2 - Almeida et al., 2018	*Amorimia*	Planta - Malpighiaceae
3 - Almeida et al., 2019	Hymenoptera	Insecta - Abelha
4 - Beati et al., 2013	*Amblyomma cajennense*	Arachinida - Carrapato
5 – Breitman, Avila, Sites Jr, & Morando, 2011	*Liolaemus lineomaculatus*	Reptil - Squamata
6 – Torres-Carvajal, Echevarría, Lobos, Venegas, & Kok, 2019	*Chironius*	Reptil - Squamata
7 – Costa, Amorim, & Mattos, 2018	*Hypsolebias antenori*	Peixe
8 – Côrtes, Rapini, & Daniel, 2015	*Tetramerium*	Planta - Acanthaceae
8 – Franck, Cochrane, & Garey, 2013	*Harrisia*	Planta - Cactaceae
9 - Fabre et al., 2016	Família Echimyidae	Mamífero - Roedor
10 - Franco et al., 2017	*Cereus*	Planta - Cactaceae
11 - Inglis & Cavalcanti, 2018	*Diplusodon*	Planta - Lythraceae
12 - Lanna et al., 2018	*Lygodactylus*	Reptil - Squamata
13 – Lavor, Calvente, Versieux & Sanmartin, 2018	*Pilosocereus*	Planta - Cactaceae
14 - Machado et al., 2019	*Hylaeamys*	Mamífero - Roedor
15 – Machado, Silva & Silva, 2014	*Bothrops neuwiedi* (grupo)	Reptil - Squamata
16 – Maciel, Collevatti, Colli & Schwartz, 2010	*Rhinella*	Amphibia - Anura

17 - Magalhães et al., 2014	*Sicarius cariri*	Arachinida - Aranha
18 - Magalhães et al., 2019	*Sicarius*	Arachinida - Aranha
19 - Miranda et al., 2019	*Physalaemus cuvieri*	Amphibia - Anura
20 - Morando et al., 2014	*Homonota*	Reptil - Squamata
21 – Morando, Olave, Avila, Baker & Sites Jr, 2015	*Pristidactylus*	Reptil - Squamata
22 - Nascimento et al., 2013	*Thrichomys*	Mamífero - Roedor
23 - Pocco et al., 2018	*Zoniopoda*	Orthoptera - Gafanhoto
24 – Thode, Sanmartín & Lohmann, 2019	*Amphilophium*	Planta – Liana
25 – Werneck, Nogueira, Colli, Sites Jr & Costa, 2012	*Phyllopezus pollicaris*	Reptil - Squamata

TABELA 2 Áreas utilizadas nas análises e suas respectivas fontes de delimitação.

Abreviação	Área	Referência de Delimitação
CAA	Caatinga	TNC (2009)
URUG	Urucuia Gurguéia	IBGE (2018)
CERR	Cerrado	TNC (2009)
ACHIQ	Amolar Chiquitanos	TNC (2009)
CESP	Cadeia do Espinhaço	IBGE (2018)
MRC	Maracaju	IBGE (2018)
SEME	Serra das Mesas	IBGE (2018)
CHACO	Chaco	TNC (2009)
MONTE	Monte	TNC (2009)
YUNPU	Yungas Puna	TNC (2009)
PAMPA	Pampa	TNC (2009)
PATA	Patagônia	TNC (2009)

TABELA 3 Subgrupos das hipóteses filogenéticas congruentes no espaço e tempo de diversificação, utilizadas nos quatro recortes temporais para as análises de relacionamento de área.

Período Geológico	Hipóteses filogenéticas	Táxon	Grupo
Pliocene	1 - Almeida et al., 2007	*Calomys*	Mammal - Rodent
	2 - Côrtes et al., 2015	*Tetramerium*	Plant - Acanthaceae
	3 – Franck et al., 2013	*Harrisia*	Plant - Cactaceae
	4 - Franco et al., 2017	*Cereus*	Plant - Cactaceae
	5 - Inglis & Cavalcanti, 2018	*Diplusodon*	Plant - Lythraceae
	6 - Lavor et al., 2018	*Pilosocereus*	Plant - Cactaceae
	7 - Machado et al., 2019	*Hylaeamys*	Mammal - Rodent
	8 - Miranda et al., 2019	*Physalaemus cuvieri*	Amphibian - Frog
	9 - Morando et al., 2015	*Pristidactylus*	Reptile - Squamata
Messenian Miocene	1 - Almeida et al., 2007	*Calomys*	Mammal - Rodent
	2 - Almeida et al., 2019	*Amorimia*	Plant - Malpighiaceae
	3 - Beati et al., 2013	*Amblyomma cajennense*	Arachnid - Tick
	4 - Breitman et al., 2011	*Liolaemus lineomaculatus*	Reptile - Squamata
	5 - Côrtes et al., 2015	*Tetramerium*	Plant - Acanthaceae
	6 - Fabre et al., 2016	Spiny Rats	Mammal - Rodent
	7 - Machado et al., 2014	*Bothrops neuwiedi* group	Reptile - Squamata
	8 - Maciel et al., 2010	*Rhinella*	Amphibian - Frog
	9 - Magalhães et al., 2014	*Sicarius cariri*	Arachnid - Spider
	10 - Miranda et al., 2019	*Physalaemus cuvieri*	Amphibian - Frog
	11 - Morando et al., 2014	*Homonota*	Reptile - Squamata
	12 - Nascimento et al., 2013	*Thrichomys*	Mammal - Rodent

	13 - Pocco et al., 2018	*Zoniopoda*	Orthoptera - Locust
	14 - Werneck et al., 2012	*Phyllopezus pollicaris*	Reptile - Squamata
Tortonian Miocene	1 - Beati et al., 2013	*Amblyomma cajennense*	Arachnid - Tick
	2 - Torres-Carvajal et al., 2019	*Chironius*	Reptile - Squamata
	3 - Fabre et al., 2016	Spiny Rats	Mammal - Rodent
	4 - Lanna et al., 2018	*Lygodactylus*	Reptile - Squamata
	5 - Machado et al., 2014	*Bothrops neuwiedi group*	Reptile - Squamata
	6 - Maciel et al., 2010	*Rhinella*	Amphibian - Frog
	7 - Morando et al., 2015	*Pristidactylus*	Reptile - Squamata
	8 - Werneck et al., 2012	*Phyllopezus pollicaris*	Reptile - Squamata
	9 - Almeida et al. 2019	*Hymenoptera*	Insect - Bee
	10 - Nascimento et al., 2013	*Thrichomys*	Mammal - Rodent
	11 - Thode et al., 2019	*Amphilophium - Bignoniaceae*	Plant- Liana
	12 - Morando et al., 2014	*Homonota*	Reptile - Squamata
	13 - Magalhães et al., 2019	*Sicarius*	Arachnid - Spider
Burdigalian Miocene	1 - Almeida et al., 2019	*Amorimia*	Plant - Malpighiaceae
	2 - Almeida et al., 2019	*Hymenoptera*	Insect - Bee
	3 - Breitman et al., 2011	*Liolaemus lineomaculatus*	Reptile - Squamata
	4 - Costa et al., 2018	*Hypsolebias antenori*	Fish
	5 - Magalhães et al., 2019	*Sicarius*	Arachnid - Spider
	6 - Morando et al., 2014	*Homonota*	Reptile - Squamata
	7 - Pocco et al., 2018	*Zoniopoda*	Orthoptera - Locust

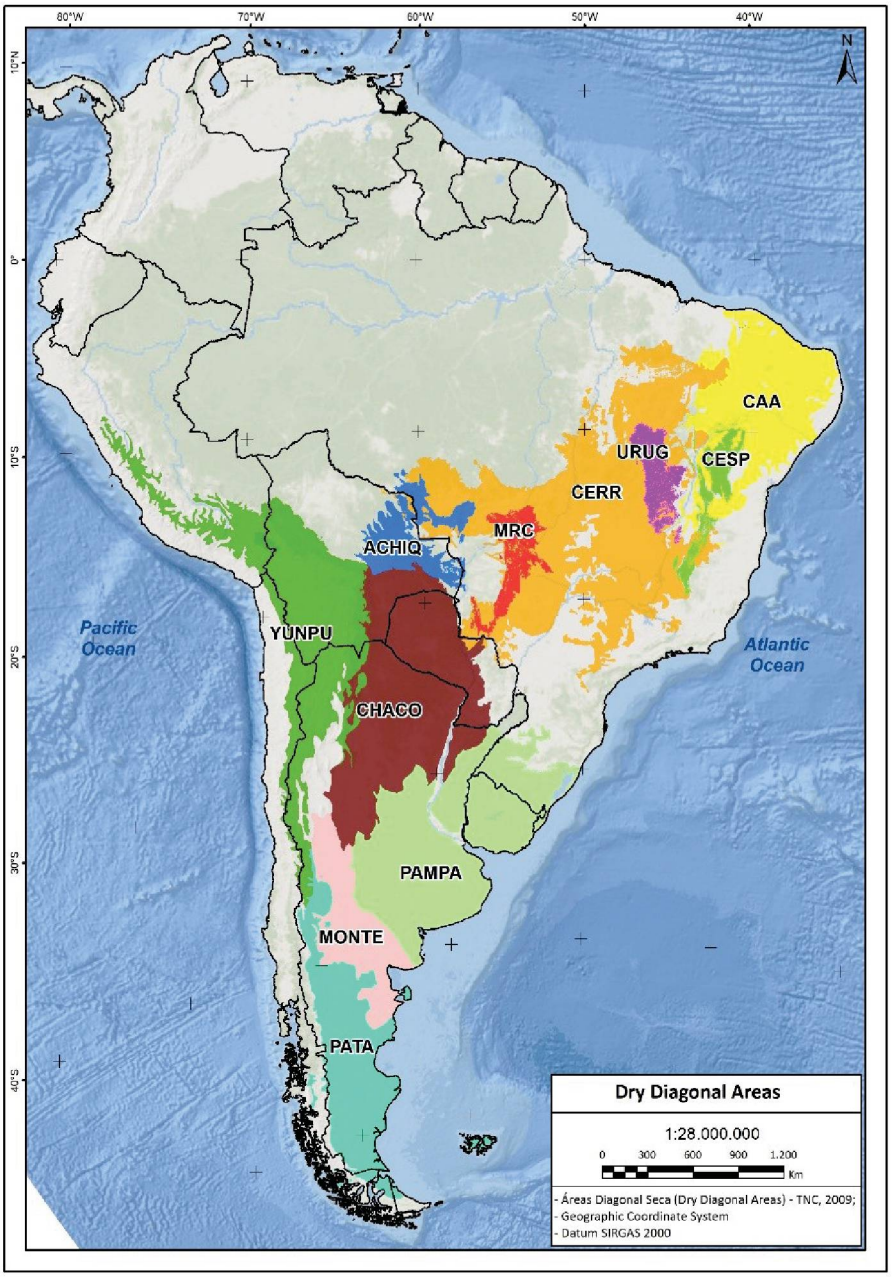


FIGURA 1 Composição da Diagonal Seca da América do Sul a partir das áreas recuperadas por nossas análises. As áreas e suas respectivas abreviaturas são: Caatinga (CAA); Cadeia do Espinhaço (CESP); Urucuia Gurguéia (URUG); Cerrado (CERR); Serra do Maracaju (MRC); Amolar-Chiquitanos (ACHIQ); Yungas-Puna (YUNPU); Chaco (CHACO); Deserto do Monte (MONTE); Pampa (PAMPA) e Patagônia (PATA).

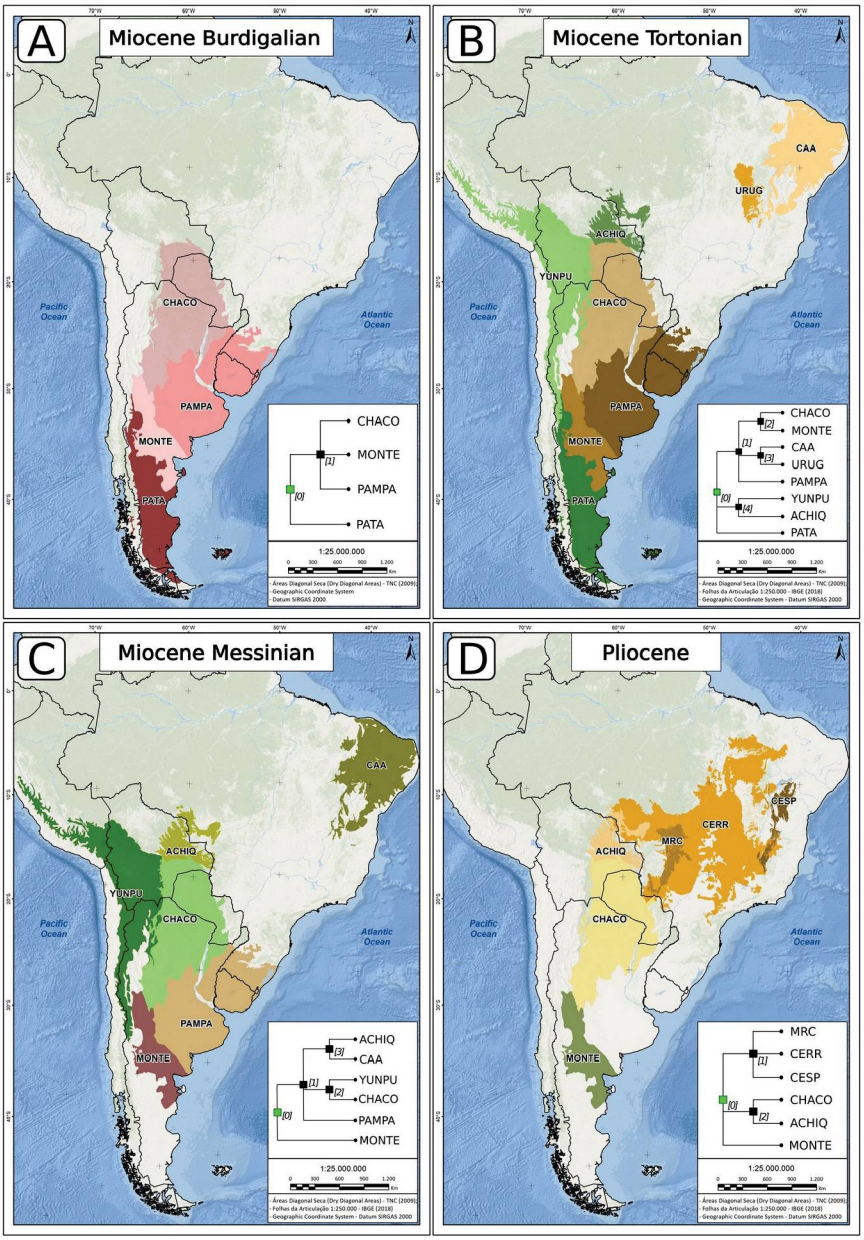


FIGURA 2 Topologias do relacionamento entre áreas que compõem a "Diagonal Seca da América do Sul" recuperadas em quatro períodos: A = Mioceno Burdigaliano, B = Mioceno Tortoniano, C = Mioceno Messeniano e D = Plioceno. As áreas e suas respectivas abreviaturas são: Caatinga (CAA); Cadeia do Espinhaço (CESP); Urucuia Gurguéia (URUG); Cerrado (CERR); Serra do Maracaju (MRC); Amolar-Chiquitanos (ACHIQ); Yungas-Puna (YUNPU); Chaco (CHACO); Deserto do Monte (MONTE); Pampa (PAMPA) e Patagônia (PATA).

MATERIAL SUPLEMENTAR

TABELA SUPLEMENTAR 1 Unidades ecorregionais (TNC 2009), utilizadas para definir as áreas: CAA (Caatinga), CERR (Cerrado), CHACO (Chaco), ACHIQ (Florestas Secas de Chiquitano), YUNPU (Yungas e Puna), PAMPA (Pampas), MONTE (Monte) e PATA (Patagônia).

Código	Nome	Regiões
NT0105	Bolivian Yungas	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests
NT9898	Lake	Inland Water
NT0165	Southern Andean Yungas	Tropical and Subtropical Moist Broadleaf Forests
NT0206	Bolivian montane dry forests	Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests
NT0212	Chiquitano dry forests	Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests
NT0704	Cerrado	Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0210	Dry Chaco	Tropical and Subtropical Dry Broadleaf Forests
NT0708	Humid Chaco	Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0710	Uruguayan savanna	Tropical and Subtropical Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0801	Espinal	Temperate Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0803	Humid Pampas	Temperate Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0802	Low Monte	Temperate Grasslands, Savannas and Shrublands
NT0805	Patagonian steppe	Temperate Grasslands, Savannas and Shrublands

NT0909	Southern Cone Mesopotamian savanna	Flooded Grasslands and Savannas
NT1001	Central Andean dry puna	Montane Grasslands and Shrublands
NT1002	Central Andean puna	Montane Grasslands and Shrublands
NT1003	Central Andean wet puna	Montane Grasslands and Shrublands
NT1008	Southern Andean steppe	Montane Grasslands and Shrublands
NT1304	Caatinga	Deserts and Xeric Shrublands

TABELA SUPLEMENTAR 2 Folhas da aproximação 1: 250.000 (IBGE 2018), utilizadas para a delimitação das áreas CESP, URUG, SEME e MRC.

Área	Folha IBGE	Nomenclatura da Folha IBGE
CESP	SE-23-X-B	ARAÍ
CESP	SC-23-Z-D	BARRA
CESP	SE-23-Z-C	BELO HORIZONTE
CESP	SD-23-X-D	BOM JESUS DA LAPA
CESP	SE-23-X-D	CAPELINHA
CESP	SC-23-Z-A	CURIMATÁ
CESP	SE-23-Z-A	CURVELO
CESP	SD-23-Z-B	GUANAMBI
CESP	SE-23-Z-B	GUANHÃES
CESP	SD-23-X-B	IBOTIRAMA
CESP	SE-23-Z-D	IPATINGA
CESP	SD-23-Z-D	JANAÚBA
CESP	SC-24-V-C	JUAZEIRO
CESP	SD-24-V-C	LIVRAMENTO DO BRUMADO
CESP	SC-24-Y-C	MORRO DO CHAPÉU
CESP	SD-24-Y-C	PEDRA AZUL
CESP	SE-23-X-C	PIRAPORA
CESP	SC-23-X-D	REMANSO
CESP	SD-24-V-A	SEABRA
CESP	SC-24-Y-B	SENHOR DO BONFIM
CESP	SC-24-Y-D	SERRINHA
CESP	SC-24-V-D	UAUÁ
CESP	SC-24-Y-A	UPAMIRIM
CESP	SD-24-Y-A	VITÓRIA DA CONQUISTA
CESP	SC-23-Z-B	XIQUE-XIQUE
CESP e URUG	SE-23-X-A	MONTES CLAROS
CESP e URUG	SC-23-Z-C	SANTA RITA DE CÁSSIA
CESP e URUG	SD-23-X-A	SANTANA

Área	Folha IBGE	Nomenclatura da Folha IBGE
MRC	SF-21-V-B	ALDEIA TOMAZIA
MRC	SF-21-X-A	AQUIDAUANA
MRC	SD-22-Y-D	BARRA DO GAREAS
MRC	SE-22-Y-B	CAÇU
MRC	SE-21-Z-D	CAMAPUZ
MRC	SF-21-X-B	CAMPO GRANDE
MRC	SE-21-Y-D	CORUMBY
MRC	SE-21-Z-B	COXIM
MRC	SD-21-Z-C	CUIABÁ
MRC	SD-21-Z-D	DOM AQUINO
MRC	SD-22-Y-C	GENERAL CARNEIRO
MRC	SE-22-V-A	GUIRATINGA
MRC	SE-21-X-D	ITIQUIRA
MRC	SF-21-X-C	JARDIM
MRC	SE-22-V-D	JATAÍ
MRC	SF-21-X-D	MARACAJU
MRC	SE-22-V-C	MINEIROS
MRC	SE-22-Y-C	PARAÍSO
MRC	SD-21-Z-B	PARANATINGA
MRC	SE-22-Y-A	PARQUE NACIONAL DAS EMAS
MRC	SE-21-X-A	POCONÉ
MRC	SF-21-Z-A	PONTA PORÃ
MRC	SE-21-Z-C	PORTO CARRERO
MRC	SF-21-V-D	PORTO MURTINHO
MRC	SE-21-X-B	RONDONÓPOLIS
MRC	SD-21-Z-A	ROSÁRIO
SEME	SB-23-Y-D	BALSAS
SEME	SB-23-V-D	BARRA DO CORDA
SEME	SB-23-Y-C	CAROLINA

Área	Folha IBGE	Nomenclatura da Folha IBGE
SEME	SB-23-Z-B	FLORIANO
SEME	SB-23-Y-B	FORTALEZA DOS NOGUEIRAS
SEME	SB-23-V-C	IMPERATRIZ
SEME	SB-22-X-D	MARABÁ
SEME	SB-23-X-C	PRESIDENTE DUTRA
SEME	SB-23-Z-A	SÃO JOZO DOS PATOS
SEME	SB-23-Y-A	TOCANTINÓPOLIS
SEME	SB-22-Z-B	XAMBIOÁ
URUG	SD-23-V-A	ARRAIAS
URUG	SD-23-V-B	BARREIRAS
URUG	SD-23-Y-D	BURITIS
URUG	SC-23-Y-B	CORRENTE
URUG	SC-23-Y-C	DIANÓPOLIS
URUG	SC-23-Y-D	FORMOSA DO RIO PRETO
URUG	SC-23-V-D	GILBUÉS
URUG	SD-23-Z-C	JANUÁRIA
URUG	SC-23-V-C	LIZARDA
URUG	SD-23-Z-A	MANGA
URUG	SC-23-Y-A	PONTE ALTA DO NORTE
URUG	SD-23-Y-B	POSSE
URUG	SE-23-V-B	SÃO ROMÃO
URUG	SD-23-V-D	SÃO DOMINGOS
URUG	SD-23-X-C	SANTA MARIA DA VITÓRIA

TEXTO SUPLEMENTAR 1 Códigos de entrada usados no programa LisBeth para cada subconjunto de hipóteses filogenéticas em seus respectivos intervalos de tempo.

```
# File generated by ttsbiog
# from file <BURDIGALIAN.txt>

Dimensions
  ntax=7 nchar=2
;
Taxa
  AA = ACHIQ
  AB = MONTE
  AC = YUNPU
  AD = CHACO
  AE = PAMPA
  AF = PATA
  AG = CAA
;
Characters
# Source : [1] ((((A1,A2),A3),(((A4,A5),(A6,A7)),A8)),(((((A10,A11),A12),
(A13,A14),A15),A16),A9),(A17,(A18,(A19,(A20,A21)))),A22)
# Source : [2] ((((((((((((P1,P2),P3),P4),P5),(P6,P7)),P8),P9)),
((P10,P11),P12)),P13),P14),(P15,P16)),P17)
# Source : [3] ((((((((((((C1,C2),(C3,C4)),(((C10,C9),C11),((C5,C6),(C7,C8)))),
((((C12,C13),C14),C15),(C16,C17))),(((C18,((C19,C20),C21)),C22),C23)),
((C24,C25),C26)),((C27,C28),((C29,C30),C31))),((C32,C33),C34)),(((C35,
(C36,C37)),C38),(C39,C40)),(((((C41,C42),C43),C44),C45),C46),C47),
(((C48,C49),C50),C51)),((C52,C53),((C54,C55),C56))),((C57,C58),(C59,C60)))
# Renorm : [3.Exp0003] (((((((((AB,(AD,AD)),(AD,AD)),((((((AD,AD),(AD,AD)),
(((AD,AD),(AD,AD)),((AD,AD),AD))),((((AD,AD),AD),AD),(AD,AD))),(((AD,
((AD,AD),AD)),AD),AD)),((AD,AD),AD))),((AB,AB),AB)),(((AB,(AB,AB)),AB),
(AB,AB)),(((((AB,AB),AB),AB),AB),AB),AB),(((AB,AB),AE),AE)),((AF,AF),
((AF,AF),AF))),((AF,AF),(AF,AF)))
[1] ((AB,AE),AF)
[2] ((AB,AD),AF)
# Source : [4] ((I1,(I2,I3)),((((I10,I9),((I11,(I12,I13)),((I14,I15),(I16,((I17,I18),(I19,
(I20,((I21,I22),(I23,I24)))))))),(I6,(I7,I8))),(I4,I5)))
# Source : [5] (((((((CU1,((CU10,CU9),(CU7,CU8)),CU11,(CU12,
(CU13,CU14,CU15)),(CU2,CU3),((CU4,CU5),CU6)),CU16),(CU17,CU18)),
(CU19,CU20),(CU21,((CU22,CU23),((CU24,CU25),CU26)))),(CU27,CU28)),
((CU29,CU30),CU31)),CU32)
# Source : [6] ((((((((((BK1,BK2),BK3),BK4),BK5),BK6),BK7),BK8),
((((BK10,BK9),(BK11,BK12)),(BK13,BK14)),BK15)),
(((BK16,BK17),BK18),BK19)),BK20),((BK21,BK22),BK23))
```

```
# Source : [7] (R1,((((((R10,(R7,(R8,R9))),((R11,R12),(R13,R14))),
(R5,R6)),R4),R3),R2))
;


# File generated by ttsbiog
# from file <MESSINIAN.txt>

Dimensions
  ntax=10 nchar=5
;
Taxa
  AA = MRC
  AB = ACHIQ
  AC = CAA
  AD = YUNPU
  AE = MONTE
  AF = PAMPA
  AG = CHACO
  AH = CERR
  AI = PATA
  AJ = URUG
;
Characters
# Source : [1] ((((T1,(T2,((T3,T4),T5))),T6),T7),T8)
# Source : [2] ((((A1,A2),A3),(((A4,A5),(A6,A7)),A8)),(((((A10,A11),A12),
(A13,A14),A15),A16),A9),(A17,(A18,(A19,(A20,A21)))),A22)
# Renorm : [2.Exp0002] (AD,(((AD,(AD,AD)),AF),AF),(((((AF,AG),AF),
(AF,AF),AF),AF),AG),(((AG,AG),AG),(((AG,AG),(AG,AG)),AG)))
[1] ((AD,AF),AG)
# Source : [3] ((M1,(M2,M3)),((((M10,(M11,(M12,M13),(M14,(M15,M16)))),
(M8,M9)),((M17,M18),(((M19,M20),(M21,(M22,M23))),(((M24,(M25,M26)),(M27,
(M28,(M29,M30)))),((((M31,M32),(M33,M34),(M35,M36))),((M37,((M38,M39),
((M40,M41),(M42,(M43,M44))))))))),((M4,M5),(M6,M7))))
# Source : [4] (((((((X1,(X2,((X3,X4),X5))),X6),X7),X8),X9),(X10,(X11,X12)),
(X13,(X14,X15)),X16),X17)
# Source : [5] ((((W1,W2),((W3,W4),W5)),((((W10,W9),((W6,W7),W8)),
(((W11,W12),W13),(W14,W15))),(W16,(W17,(W18)))),((W19,W20),W21)),
((((W22,(W23,W24)),W25),W26),W27))
# Source : [6] ((((((((((BK1,BK2),BK3),BK4),BK5),BK6),BK7),BK8),
((((BK10,BK9),(BK11,BK12)),(BK13,BK14)),BK15)),
(((BK16,BK17),BK18),BK19)),BK20),((BK21,BK22),BK23))
# Renorm : [6.Exp0006] (((((((AB,((((AC,AC),AC),AC),AC)),AB),AB),((((AD,AD),
(AD,AE)),(AE,AE)),AE)),(AD,((AF,AF),AF))),AD),((AD,AD),AD))
[2] ((AB,AC),AD)
```

```
[3] ((AB,AC),AE)
[4] ((AB,AC),(AD,AE))
# Source : [7] (J1,(J2,((J3,J4),J5)))
# Source : [8] (O1,(((((((O10,O11),O9),O8),(O6,O7)),(O4,O5)),O3),O2))
# Source : [9] (U1,((((((U10,(U11,U12)),(U8,U9)),U7),((U4,U5),U6)),U3),U2))
# Source : [10] (((((((((Y1,Y2),Y3),(Y4,Y5)),Y6),(Y10,
((Y7,Y8),Y9))),Y11),Y12),Y13),Y14)
# Source : [11] (((((Z1,Z2),(Z3,Z4)),(Z5,Z6)),((((Z10,Z11),Z9),((((Z12,Z13),Z14),
(Z15,Z16)),((Z17,Z18),((Z19,Z20),(Z21,Z22))))),(Z7,Z8))),((((Z23,Z24),Z25),
((Z26,Z27),(Z28,Z29))),(Z30,((Z31,(Z32,(Z33,Z34))),((Z35,Z36),Z37)))))
# Source : [12] (R1,((((((R10,(R7,(R8,R9))),((R11,R12),(R13,R14))),
(R5,R6)),R4),R3),R2))
# Source : [13] ((V1,V2),(((((V10,V11),V9),(V12,(V13,(V14,(V15,V16))))),
(((V17,V18),(V19,(V20,(V21,V22)))),(V23,((V24,V25),(V26,(V27,V28))))))),((V3,
(V4,V5)),(V6,(V7,V8)))))
# Renorm : [13.Exp0013] (((((AB,(AB,AB)),(AB,(AB,(AB,(AB,AD))))),(((AD,AD),
(AD,(AD,(AD,AD)))),(AD,((AD,AD),(AD,(AD,AD))))))),((AG,(AG,AG)),(AG,
(AG,AG)))),(AG,AG))
[5] ((AB,AD),AG)
# Source : [14] (((((((CU1,((CU10,CU9),(CU7,CU8)),CU11,(CU12,
(CU13,CU14,CU15)),(CU2,CU3),((CU4,CU5),CU6)),CU16),(CU17,CU18)),
(CU19,CU20),(CU21,((CU22,CU23),((CU24,CU25),CU26)))),(CU27,CU28)),
((CU29,CU30),CU31)),CU32)
;

# File generated by ttsbiog
# from file <TORTONIAN.txt>

Dimensions
  ntax=10 nchar=6
;
Taxa
  AA = CHACO
  AB = YUNPU
  AC = MONTE
  AD = CAA
  AE = SEME
  AF = CERR
  AG = PAMPA
  AH = PATA
  AI = URUG
  AJ = ACHIQ
;
Characters
# Source : [1] ((((T1,(T2,((T3,T4),T5))),T6),T7),T8)
```

```
# Source : [2] ((M1,(M2,M3)),((((M10,(M11,(M12,M13),(M14,(M15,M16)))),
(M8,M9)),((M17,M18),(((M19,M20),(M21,(M22,M23))),(((M24,(M25,M26)),(M27,
(M28,(M29,M30)))),((((M31,M32),(M33,M34),(M35,M36))),((M37,((M38,M39),
((M40,M41),(M42,(M43,M44))))))))),((M4,M5),(M6,M7))))
# Source : [3] ((((W1,W2),((W3,W4),W5)),((((W10,W9),((W6,W7),W8)),
(((W11,W12),W13),(W14,W15))),(W16,(W17,(W18)))),((W19,W20),W21)),
((((W22,(W23,W24)),W25),W26),W27))
# Source : [4] ((((((((((C1,C2),(C3,C4)),(((C10,C9),C11),((C5,C6),(C7,C8)))),
((((C12,C13),C14),C15),(C16,C17))),(((C18,((C19,C20),C21)),C22),C23)),
((C24,C25),C26)),((C27,C28),((C29,C30),C31))),((C32,C33),C34)),(((C35,
(C36,C37)),C38),(C39,C40)),(((((C41,C42),C43),C44),C45),C46),C47),
(((C48,C49),C50),C51)),((C52,C53),((C54,C55),C56))),((C57,C58),(C59,C60)))
# Renorm : [4.Exp0004] (((((((((AA,AA),AA),AA),AC),AC),((AA,AA),((AF,
(AF,AF)),AF)),AC,(((((((AD,AD),(AD,AD)),(((AD,AD),(AD,AD)),((AD,AD),AD))),
((((AD,AD),AD),AD),(AD,AD))),(((AD,((AF,AF),AF)),AF),AF)),((AF,AF),AF)),
((AF,AF),((AF,AF),AF))),((AF,AF),AF))),(((AC,AC),AG),AG)),((AH,AH),
((AH,AH),AH))),((AH,AH),(AH,AH)))
[1] (((AA,AC),AD),AH)
[2] ((AC,AG),AH)
[3] ((AA,AF),AH)
[4] (((AA,AC),AF),AH)
[5] (((AA,AC),(AD,AF)),AH)
# Source : [5] ((S1,S2),((((S10,S9),S8),(((S11,(S12,(S13,S14))),((S15,S16),
(S17,(S18,S19))))))),(((S3,S4),(S5,S6)),S7)))
# Source : [6] (((((E1,E2),(E3,(E4,E5))),E6),E7),E8)
# Source : [7] ((I1,(I2,I3)),((((I10,I9),((I11,(I12,I13)),((I14,I15),(I16,((I17,I18),(I19,
(I20,((I21,I22),(I23,I24)))))))),(I6,(I7,I8))),(I4,I5)))
# Renorm : [7.Exp0007] (((((((AA,AA),(AA,((AA,AA),((((AB,AB),
(AB,AB)),AJ),AJ)))),(AJ,(AJ,AJ))),(AJ,AJ)),(AJ,(AJ,AJ))),(AJ,AJ)),(AJ,(AJ,AJ)))
[6] (AA,(AB,AJ))
# Source : [8] ((((((((L1,L2),L3),((L4,L5),L6)),L7),L8),((((L10,L9),L11),L12),L13)),
((((L14,L15),(L16,L17)),((L18,L19),L20)),(L21,L22))),((((L23,L24),L25),
(L26,L27)),((L28,L29),L30)))
# Source : [9] (U1,((((((U10,(U11,U12)),(U8,U9)),U7),((U4,U5),U6)),U3),U2))
# Source : [10] (((((((((Y1,Y2),Y3),(Y4,Y5)),Y6),(Y10,
((Y7,Y8),Y9))),Y11),Y12),Y13),Y14)
# Source : [11] (R1,((((((R10,(R7,(R8,R9))),((R11,R12),(R13,R14))),
(R5,R6)),R4),R3),R2))
# Source : [12] ((V1,V2),(((((V10,V11),V9),(V12,(V13,(V14,(V15,V16))))),
(((V17,V18),(V19,(V20,(V21,V22)))),(V23,((V24,V25),(V26,(V27,V28)))))),((V3,
(V4,V5)),(V6,(V7,V8)))))
# Source : [13] (((((((K1,K2),K3),K4),K5),(K10,(((K6,K7),K8),K9))),
(((K11,K12),K13),K14)),K15)
;
```

```
# File generated by ttsbiog
# from file <PLIOCENE.txt>

Dimensions
  ntax=10 nchar=3
;
Taxa
  AA = PTMR
  AB = CAA
  AC = MONTE
  AD = CHACO
  AE = ACHIQ
  AF = CERR
  AG = CESP
  AH = SEME
  AI = YUNPU
  AJ = PATA
;
Characters
# Source : [1] (((N1,((((N2,N3),N4),N5),(N6,N7))),((N10,(N8,N9)),N11)),
((N12,N13),N14),N15)
# Source : [2] (((((((X1,(X2,((X3,X4),X5))),X6),X7),X8),X9),(X10,(X11,X12)),
(X13,(X14,X15)),X16),X17)
# Renorm : [2.Exp0002] (((((((AA,(AA,((AA,AA),AA))),AA),AB),AB),AB),(AB,
(AC,AC)),(AD,(AD,AD)),AD),AD)
[1] ((AA,AB),AD)
[2] ((AB,AC),AD)
# Source : [3] (F1,((((((F10,(F11,(F12,F13))),(F7,(F8,F9))),F6),F5),(F2,(F3,F4))),
((F14,(F15,F16)),(((F17,(F18,F19)),((F20,(F21,F22)),(F23,(F24,F25)))),
((F26,F27),((F28,F29),((F30,(F31,F32)),(F33,(F34,F35)))))))))
# Source : [4] (J1,(J2,((J3,J4),J5)))
# Renorm : [4.Exp0004] ((((AD,AE),AD),AF),AF)
[3] ((AD,AE),AF)
# Source : [5] (O1,(((((((O10,O11),O9),O8),(O6,O7)),(O4,O5)),O3),O2))
# Source : [6] (((((XX1,XX2),XX3),((XX4,XX5),XX6)),(XX7,XX8)),(XX10,XX9))
# Source : [7] (((Q1,(Q2,Q3)),(Q4,Q5)),Q6)
# Source : [8] (((((((K1,K2),K3),K4),K5),(K10,(((K6,K7),K8),K9))),
(((K11,K12),K13),K14)),K15)
;
```

CAPÍTULO 2

FILOGEOGRAFIA DO PICA-PAU-DOURADO-ESCURO: DIVERSIDADE CRÍPTICA E COMPLEXO DE TRÊS LINHAGENS

Sandro Paulino de Faria; Felipe Camurugi; Camila Ribas; Romina Batista; Andre Olivotto; Bernardo Prestes Onça; Karla Magalhães Campião

Artigo em produção a ser submetido para a revista Journal of Biogeography

Obs: a ordem dos autores está sujeita a alterações

FILOGEOGRAFIA DO PICA-PAU-DOURADO-ESCURO: DIVERSIDADE CRÍPTICA E COMPLEXO DE TRÊS LINHAGENS

Running title: Um novo *Piculus* para a Caatinga

Sandro Paulino de Faria[1,2]; Felipe Camurugi[2]; Karla Magalhães Campião[1]

[1]Laboratory of Ecology and Evolution of Interactions, Department of Zoology, Universidade Federal do Paraná (UFPR), Curitiba, Paraná, Brasil.

[2]Mapinguari - Laboratory of Systematic and Biogeography of Amphibians and Reptiles - Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brasil.

Autor de correspondência Sandro Paulino de Faria. E-mail: spfaria@outlook.com.br

RESUMO

Objetivo: Examinamos os aspectos evolutivos do pica-pau-verde-dourado para investigar se *Piculus chrysochloros* se trata de uma única espécie, e neste sentido, também testamos a hipótese de que aves distribuídas em áreas abertas e semicontínuas possuem estruturação filogeográfica uniforme.
Localização: Domínios biogeográficos Caatinga, Chaco e Amazônia
Taxon: *Piculus chrysochloros*
Métodos: Amostramos 33 indivíduos dos quais extraímos e sequenciamos o DNA de três genes mitocondriais (COI, ND2 e CytB). Concatenamos os genes para produzir uma árvore de DNA mitocondrial e reconstruímos as árvores filogenéticas a partir de análises de máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Também conduzimos modelagens de nicho ecológico para avaliar a paleodistribuição de *Piculus chrysochloros*.
Resultados: Nossas análises recuperaram o monofiletismo de *P. chrysochloros* com elevados níveis de diversidade genética e três linhagens fortemente estruturadas. A paleomodelagem sugere forte associação entre áreas climáticas estáveis e as linhagens genéticas, sugerindo que as oscilações climáticas do Plioceno impulsionaram a diversificação intraespecífica desta espécie.
Conclusões principais: Nossos dados fornecem apoio para a invalidação de quatro subespécies de *P. chrysochloros* e apontam que a linhagem atribuída à Diagonal Seca contempla um grupo críptico fortemente estruturado na Caatinga. Tal espécie ainda não foi descrita. Além disso, nossos resultados refutam a hipótese de que as espécies de aves associadas a ambientes abertos têm menor diferenciação filogeográfica.

Palavras-chave: Alterações climáticas, diagonal seca, especiação, nova espécies, Pleistoceno, Plioceno.

ABSTRACT

Aim: We examine the evolutionary aspects of the Golden-green Woodpecker to investigate whether *Piculus chrysochloros* is a single species, and in this sense, we also test the hypothesis that birds distributed in open and continuous areas have a uniform phylogeographic structure.
Location: Biogeographic domains Caatinga, Chaco and Amazon.
Taxon: *Piculus chrysochloros*
Methods: We sampled 33 individuals from which we extracted and sequenced the DNA of three mitochondrial genes (COI, ND2 and CytB). We concatenate the mitochondrial genes into a single data array to produce a mitochondrial DNA tree and reconstruct the phylogenetic trees from maximum likelihood analysis and Bayesian inference. We also conduct ecological niche modeling to assess the paleodistribution of *Piculus chrysochloros*.
Results: Our analyzes recovered the monophyly of *P. chrysochloros* with high levels of genetic diversity and three strongly structured lineages. Paleomodeling showed a strong association between stable climatic areas and genetic lineages, suggesting that Pliocene climatic fluctuations boosted the intraspecific diversification of this species.
Main conclusions: Our data provide support for the invalidation of four subspecies of *P. chrysochloros*, and point out that the lineage attributed to Dry Diagonal includes a strongly structured cryptic group in the Caatinga. Such species has not yet been described. Furthermore, our results refute the hypothesis that bird species associated with open environments have less phylogeographic differentiation.

Keywords: Climate change, dry diagonal, speciation, new species, Pleistocene, Pliocene.

1 INTRODUÇÃO

Processos geológicos, flutuações climáticas e heterogeneidade espacial são fatores determinantes para a distribuição da diversidade genética das espécies e estrutura das populações (Brown, Cameron, Yoder, & Vences, 2014; Carnaval, Hickerson, Haddad, Rodrigues, & Moritz, 2009; Hewitt, 1996). Decifrar os componentes espaciais e temporais subjacentes aos padrões estruturais observados nas populações, bem como, interpretar os processos ecológicos responsáveis por tal evolução, são os principais objetivos da filogeografia (Beheregaray, 2008).Nos últimos anos a filogeografia contribuiu muito para o conhecimento dos padrões de diversidade da região Neotropical. A maior parte dos estudos filogeográficos utilizando aves como modelos são focados nas regiões dos Andes, Amazônia e na Floresta Atlântica (Amaral et al., 2021; Berv et al., 2021; Bocalini, Bolívar-Leguizamón, Silveira, & Bravo, 2021; Buainain et al., 2021; Miranda, Prestes, & Aleixo, 2021; Ritter et al., 2021). O número relativamente baixo de estudos com foco na evolução intraespecífica de aves da diagonal seca sul-americana (Leite, Seixas, Berkunsky, Collevatti, & Caparroz, 2009; Savit & Bates, 2015; Moura et al., 2018; Lima-Rezende et al., 2019) pode estar atrelado aos resultados que indicam uma diferenciação intraespecífica muito baixa em aves de áreas abertas (Bates, Tello, & Silva, 2003). Isso ocorre pois, aves que habitam ambientes abertos tendem a ter alta capacidade de dispersão, o que levaria a alto fluxo gênico entre as populações e, portanto, menor diferenciação geográfica (Bates et al., 2003; Leite et al., 2008).

Embora a diagonal seca sul-americana represente uma longa e contínua região, diferentes aspectos bióticos e abióticos compõem essa área (Werneck, 2012; Collevatti, Lima, & Vitorino, 2020; Rocha et al., 2020). Essa heterogeneidade ambiental pode ter particionado e promovido a diferenciação genética da biota distribuída por seus domínios, ideia já sustentada por alguns estudos (Fonseca et al., 2018; Moura et al., 2018; Rocha et al., 2020). A

Diagonal Seca (DS) representa a maior porção contínua de vegetação seca do continente sul-americano, ocupando aproximadamente um terço da região (Rocha et al., 2020). É composta por um complexo mosaico de vegetação que evoluiu sob forte pressão de períodos de seca e marcada sazonalidade (Furley & Metcalfe, 2007). As principais formações que compõem esse mosaico são as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas, o Cerrado (savanas tropicais do Brasil central) e o Chaco (florestas secas do norte da Argentina, oeste do Paraguai e sudeste da Bolívia) (Linares-Palomino, Oliveira-Filho, & Pennington, 2011; Rocha, 2020). Estudos indicam que a diversificação biológica na DS está associada a eventos geológicos e climáticos que ocorreram durante o Terciário e o Quaternário (ver capítulo 1 desta tese), contudo, os agentes e processos promotores de diversificação biológica na DS ainda são pouco conhecidos (Turchetto-Zolet, Pinheiro, Salgueiro, & Palma-Silva, 2013; Rocha et al., 2020).

Nosso estudo utiliza como modelo o pica-pau-dourado-escuro, *Piculus chrysochloros* (Vieillot, 1818). Este passeriforme (Figura 1) é amplamente distribuído pela Diagonal Seca, sendo que seus mais expressivos gradientes populacionais estão no Chaco e na Caatinga. *P. chrysochloros* também possui populações pouco conhecidas na Amazônia. Trata-se de uma espécie de distribuição disjunta que ocupa uma grande variedade de habitats da América do Sul, como as florestas de várzea e florestas de terra firme na Amazônia, além dos domínios biogeográficos da Caatinga, Chaco, bosques Chiquitanos e áreas periféricas do Cerrado e da Mata Atlântica (Winkler & Christie, 2002; Del-Rio, Silveira, Cavarzere, & Rego, 2013). É um pica-pau discreto e silencioso, o que dificulta sua detecção em campo (Baptista, 1978). Consequentemente, é uma espécie pouco representada em coleções zoológicas (Del-Rio et al., 2013), e rara na natureza (Malherbe, 1862; Winkler & Christie, 2002; Del-Rio et al., 2013).

O histórico taxonômico de *P. chrysochloros* é controverso (Del-Rio et al., 2013). O taxon é representado por nove subespécies (Winkler, Christie, &

Kirwan, 2020), descritas a partir de caracteres diagnósticos de coloração do píleo e face das fêmeas. Uma revisão taxonômica morfológica e morfométrica indicou que, das nove subespécies conhecidas (*P. c. chrysochloros*, *P. c. polyzonus*, *P. c. laemostictus*, *P. c. hypochryseus*, *P. c. capistratus*, *P. c. guianensis*, *P. c. paraensis*, *P. c. aurosus* e *P. c. xanthochlorus*), apenas seis seriam espécies filogenéticas válidas, sendo que *P. c. hypochryseus*, *P. c. guianensis* e *P. c. aurosus* não representariam "unidades taxonômicas diagnosticáveis" (Del-Rio et al., 2013). Contudo, Winkler et al. (2020) optaram por manter estas últimas três como subespécies, uma vez que, segundo eles, exibem algumas diferenças nos caracteres morfológicos.

A ausência de análises moleculares deste grupo, sua distribuição disjunta e seu controverso histórico taxonômico (ver Prólogo da tese) nos motivaram a examinar os aspectos evolutivos e a filogeografia de *Piculus chrysochloros*. Primeiramente, testamos se *P. chrysochloros* trata-se de uma única população. Também testamos a hipótese de que aves distribuídas em áreas abertas e semicontínuas possuem estruturação filogeográfica uniforme (Silva & Bates, 2002; Bates et al., 2003; Norambuena, Van Els, Muñoz-Ramírez, & Victoriano, 2018). Em seguida, para avaliar se as alterações climáticas, fragmentações e conexões de hábitat no Plioceno e Pleistoceno tiveram impactos na evolução desta ave, realizamos modelagens de nicho ecológico e paleodistribuição. Por fim, discutimos, à luz de nossos resultados, as implicações taxonômicas para esta espécie.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Amostragem

Os espécimes foram coletados com o auxílio de redes de captura e arma de fogo sob a licença SISBIO 60700 e 60700-2. Além dos espécimes coletados, tecidos foram cedidos por coleções zoológicas e de tecidos do Museu Paraense Emilio Goeldi (MPEG), Instituto Nacional de Pesquisas da

Amazônia (INPA), Universidade Estadual de Freira de Santana (UEFS), Universidade Federal da Paraíba (UFPB) e Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves da Universidade de São Paulo (LGEMA).

Sequenciamos um total de 33 amostras de *Piculus chrysochloros* provenientes de 25 localidades (Figura 2 e Tabela 1), além de 10 amostras das três espécies do grupo externo: duas amostras de *Piculus leucolaemus*, duas de *Piculus aurulentus* e seis amostras de *Piculus flavigula* (Tabela 2). A escolha dessas três espécies como grupo externo teve base em hipóteses filogenéticas que apontam sua proximidade com *P. chrysochloros* (Dufort, 2016; Winkler et al., 2020).

2.2 Extração de DNA

Fragmentos de tecido de aproximadamente 20 mg foram incubados com um tampão de digestão (30 mM TRIS, 10 mM EDTA, 1% SDS e 0,2 mg/mL de proteínase K) em 56 °C por 24 horas, com agitação. A lise dos tecidos foi efetuada a partir de um tampão de digestão baseado em proteinase K. Após a incubação, o lisado foi submetido a um processo de purificação de imobilização reversível de fase sólida modificado (DeAngelis, Wang, & Hawkins, 1995). O lisado foi inicialmente incubado em uma solução de condensação (concentração final de 0,7 M NaCl, 12,5% PEG-8000, 10 mM TRIS, 1 mM EDTA, 0,05% Tween 20 e 0,5 mg/mL SeraMag Carboxylated SpeedBeads (GEHealthcare) em temperatura ambiente por 5 minutos.

A solução de condensação foi imediatamente magnetizada na presença de um imã de lantanídeo, até todas as microesferas magnéticas formarem um agrupamento visível na parede do tubo. O tubo foi mantido na presença do imã até a última etapa. O sobrenadante foi então retirado e adicionamos 800 uL da solução de condensação usada no lisado inicial, desta vez, sem as microesferas magnéticas. O agrupamento de microesferas foi ressuspendido e incubado em temperatura ambiente por 10 minutos, em seguida, a solução foi novamente magnetizada e o sobrenadante removido. O

agrupamento foi então lavado com álcool duas vezes, onde foi adicionado 500 uL de 2-propanol 70% ao tubo, sem perturbar a aglomeração das microesferas. A solução foi incubada por 2 minutos e o sobrenadante removido. Após a segunda lavagem, o agrupamento foi seco em temperatura ambiente por 10 minutos. As microesferas então foram ressuspendidas com tampão TE (10 mM TRIS e 1 mM EDTA) fora do imã e incubadas em 60 °C por 3 minutos. A solução foi novamente magnetizada, e o sobrenadante contendo o DNA foi removido e armazenado em um tubo livre de DNA.

2.3 Reação de Cadeia de polimerase (PCR)

Três genes mitocondriais (mtDNA) – citocromo b [Cytb], desidrogenase subunidade 2 [ND2] e citocromo oxidase I [COI] – foram amplificados (Tabela 3), via reação em cadeia de polimerase (PCR). Para tanto, seguimos o protocolo "PCR GoTaq Flexi Promega" e realizamos as amplificações a partir da seguinte reação de 15 ul: 3 ul de tampão 5x Colorless GoTaq Flexi Buffer; 1,2 ul de MgCl2 25 mM; 1,2ul de dNTP 10 mM; 0,5 ul de upstream primer 10uM; 0,5 ul de downstream primer 10 uM; 0,3 ul de Taq caseira; 1,0 ul de DNA [~50ng/ul], e 7,3 ul de H_2O ultrapura. Para a amplificação dos genes do mtDNA realizamos uma etapa de pré-desnaturação de 1 minuto a 68 °C, seguida por 35 ciclos de vinte minutos a 93 °C para desnaturação, um ciclo de anelamento de 35 minutos a 50 °C e mais 35 ciclos de um minuto e meio a 68 °C para extensão, finalizando com um ciclo de extensão final de 10 minutos a 68 °C.

As amostras foram purificadas com a solução PEG 8000 (20% w/v PEG, 2,5 M NaCl), com 10 g de Polietilenoglicol 8.000, 7,3 g de NaCl e 45 ml H_2O Milli-q. Esta solução foi dissolvida no agitador e teve seu volume complementado com H_2O Milli-q até atingir o volume de 50 ml. Em seguida, procedemos com a purificação da solução, para tanto, adicionamos ao PCR 15 ul de PEG e incubamos as amostras por 30 minutos a 37 °C. Posteriormente as amostras foram centrifugadas por 30 minutos na velocidade de 21.000 RCF a 4

°C. O conteúdo do sobrenadante foi descartado e 125 ul de etanol 80% gelado foi adicionado. Estas amostras foram novamente centrifugadas por 15 minutos na velocidade 21.000 RCF a 4 °C, o álcool foi descartado e o pellet seco. Após a secagem completa, adicionamos 10 ul de H_2O Milli-q e submetemos as amostras à 65 °C por 30 minutos para otimizar a eluição.

2.4 Sequenciamento

Para a reação de sequenciamento de 10 ul utilizamos 2 ul de Tampão de Sequenciamento BigDye 5x, 0,4 ul de primer 10uM, 0,3ul de BigDye, 1,5 ul de PCR purificado e 5,8 ul de água ultra-pura. Esta reação foi precipitada com a adição de 2 ul de Acetato de Sódio 3 M, 2 ul de EDTA 125 mM pH 8,0 e 30 ul de álcool 100%. Em seguida submetemos a placa de sequenciamento à centrifugação em velocidade de 2.200 RCF a 4 °C por 45 minutos. O sobrenadante foi descartado e 125 ul de álcool 70% foram adicionados a cada poço da placa, que foi novamente submetida a centrifugação em velocidade de 2.200 RCF a 4 °C por 15 minutos. O sobrenadante foi descartado e a placa foi seca em termociclador por 15 minutos a 37 °C. Após a secagem adicionamos em cada poço da placa 10 ul de formamida e desnaturamos a placa em termociclador por 5 minutos a 95 °C. O sequenciamento foi realizado em um analisador genético ABI PRISM 3130 XL. Os cromatogramas foram visualizados e editados usando o Geneious® v.9.1.6 (Kearse et al., 2012). O alinhamento final foi construído em Geneious a partir do algoritmo MUSCLE com configurações padrão.

2.5 Análises filogenéticas

Reconstruímos as árvores filogenéticas (Figuras 3 e 5) a partir de análises de máxima verossimilhança (ML) e inferência bayesiana (IB). Concatenamos os genes mitocondriais COI, CytB e ND2 em uma única matriz de dados para produzir uma árvore de DNA mitocondrial. O modelo de evolução de nucleotídeos e o esquema de particionamento mais adequados foram selecionados a partir do programa PartitionFinder v0.9 (Lanfear, Calcott,

Ho & Guindon, 2012) sob o critério de Akaike (AIC; Akaike, 1973). Para cada partição definimos o número de taxas de substituição, bem como a variação da taxa entre os *loci* (distribuição gama e/ou proporção de sítios invariáveis) que melhor se ajustam à evolução dos nucleotídeos. O melhor modelo de substituição e partição foram obtidos com as opções de modelo de comprimento de ramo ligado e uma busca "gananciosa" (*linked branch lengths model and a "greedy" search*).

Seguindo a melhor estratégia de partição (Tabela 4), procedemos com a Inferência bayesiana através do BEAST 2.6 (Drummond e Rambaut 2007), usando três corridas independentes replicadas, cada uma com 20 milhões de gerações e amostradas a cada 2 mil gerações. Estimamos uma árvore calibrada usando uma média de 0,01105 substituições nucleotídicas por sítio por milhão de ano para o gene Cytb, conforme proposto por Souza-Neves et al. (2013). Para a árvore foi utilizado como *priors* o modelo de especiação *Yule* e o relógio molecular estrito (Fonseca, Duckett, & Carstens, 2021). Os arquivos log e as árvores geradas em cada corrida foram combinados em nCombiner 2.6. (Bouckaert et al., 2014).

A estacionariedade para cada corrida foi detectada após avaliarmos a convergência entre cadeias e traçar os valores de log-verossimilhança usando o Tracer v1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). Após a análise de convergência da cadeia (valores de ESS maiores que 200), descartamos todas as amostras obtidas durante as primeiras dez milhões gerações como *burn-in*. Os arquivos log e as árvores geradas em cada corrida foram combinados com o LogCombiner 2.6. (Bouckaert et al., 2014).

A frequência de qualquer clado particular na árvore de consenso representa a probabilidade posterior desse clado (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). A análise de ML foi realizada com o software RAxML v7.2.8 (Silvestro & Michalak, 2010), através do website RAxML BlackBox (https://raxml-ng.vital-it.ch/). Por meio da opção de bootstrap, as análises de ML foram executadas

dez vezes para gerar 1.000 réplicas de bootstrap não paramétricas. As análises de ML foram executadas também usando o esquema de partição por gene.

2.6 Modelos de nicho ecológico

Construímos modelos de nicho ecológico (MDEs) para estimar as áreas climaticamente adequadas para a ocorrência de *P. chrysochloros* hoje e no passado. Para tanto, usamos dois tipos de informação: dados de ocorrência da espécie e dados ambientais (dados bioclimáticos, que incluem variáveis de temperatura e precipitação). Reunimos dados de ocorrência de *P. chrysochloros* (N = 83) disponíveis em coleções científicas e na bibliografia (Del-Rio et al., 2013). Esses dados foram filtrados, excluindo múltiplas ocorrências dentro de um *grid* de 10 Km com o pacote spThin R (Aiello-Lammens, Boria, Radosavljevic, Vilela, & Anderson, 2015), que resultou em 67 pontos geográficos usados para a construção dos modelos. Em seguida, utilizamos a base de dados CHELSA (Karger et al., 2017) e obtivemos 19 variáveis bioclimáticas a uma resolução espacial de 2,5 arc-min. Então, removemos variáveis altamente correlacionadas (r de Pearson ≥ 0,8), mantendo os descritores bioclimáticos biologicamente relevantes, conforme segue: sazonalidade da temperatura (BIO4), temperatura média do trimestre mais úmido (BIO8), temperatura média do trimestre mais seco (BIO9), precipitação do mês mais chuvoso (BIO13), precipitação do mês mais seco (BIO14), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais quente (BIO18) e precipitação do trimestre mais frio (BIO19).

Para gerar os modelos de distribuição, utilizamos o algoritmo MaxEnt (Phillips, Anderson, & Schapire, 2006) e o pacote ENMEval R (Muscarella et al., 2014). Selecionamos o modelo com base no menor valor de AICc, considerando diferentes combinações de Regularization multipliers e Feature classes com as opções predefinidas no ENMEval. Em seguida, usamos as oito variáveis bioclimáticas da modelagem climática atual para construir projeções climáticas passadas para seis períodos nos últimos 3,3 milhões de anos, como

segue: Plioceno M2 (3,3 milhões de anos), Plioceno período quente médio do Plioceno (3 milhões de anos), Estágio de isótopo marinho 19 no Pleistoceno (MIS19; 787 mil anos) (Brown, Hill, Dolan, Carnaval, & Haywood, 2018), Último Interglacial (LIG; 120 mil anos) (Otto-Bliesner et al., 2006), Último Máximo Glacial (LGM; 21 mil anos) (Karger et al., 2017) e Holoceno médio (Holoceno; 8.326 a 4,2 mil anos) (Fordham et al., 2017). Os dados do paleoclima foram baixados do Paleoclim (Brown et al., 2018; http://www.paleoclim.org/). O desempenho dos modelos foi avaliado com a área sob o valor da curva (AUC). AUC varia de 0,5 (predição aleatória) a 1, em que valores entre 0,80 e 0,90 sugerem que o desempenho do modelo é bom, enquanto valores mais altos são considerados excelentes (Tabela 5). Também geramos um mapa (Figura 4 - Historical Stability Areas - 790 Kya) de estabilidade climática para o Quaternário, sobrepondo mapas binários dos cinco modelos dentro desse período de tempo. Usamos os valores de "*10th percentile presence Equal training sensitivity and specificity logistic threshold*" como ponto de corte para a produção desses mapas binários.

2.7 Assinalamento populacional e polimorfismo

Para avaliar a estruturação genética de *P. chrysochloros* usamos o software de agrupamento bayesiano Baps v.6.0 (Corander, Sirén, & Arjas, 2008; Cheng, Connor, Sirén, Aanensen, & Corander, 2013). Para avaliar o grau de divergência e variabilidade genética em *Piculus chrysochloros* nós calculamos a divergência genética e polimorfismos dos clados recuperados pelo BAPS (ver Resultados). Para isso, estimamos a divergência genética entre os clusters por meio de distâncias-p não corrigidas (1000 réplicas de bootstrap) no programa MEGA X (Kumar, Stecher, Li, Knyaz, & Tamura, 2018). No programa DnaSP 5.10 (Rozas, Librado, Sánchez-DelBarrio, & Rozas, 2010), calculamos as seguintes métricas genéticas: número de haplótipos (H), número de sítios polimórficos (S), diversidade haplotípica (Hd) e diversidade nucleotídica (π). Além disso, avaliamos com a análise hierárquica de variância

molecular (AMOVA) a partição da variação genética dos clusters (Tabela 6), dentro e entre populações no programa Arlequin v.3.5.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Para avaliar possíveis mudanças demográficas ao longo do tempo realizamos testes de neutralidade para cada um dos clusters recuperados pelo BAPS. Os testes de neutralidade (D de Tajima e F de Fu) foram realizados a partir de 1.000 simulações coalescentes no programa DnaSP 5.10.

3 RESULTADOS

3.1 Análise filogenética e delimitação de clusters de mtDNA

Obtivemos um alinhamento final de 2.504 pares de base de comprimento para 33 indivíduos de *Piculus chrysochloros*. Nossas análises recuperaram o monofiletismo de *P. chrysochloros* com elevados níveis de diversidade genética (Tabela 7), sendo 109 sítios polimórficos, 42 haplótipos e diversidade nucleotídica de 2,553. Encontramos três clusters genéticos espacialmente estruturados, com log da verossimilhança marginal da partição ótima sendo -2420,677 e com probabilidade para número de *clusters* igual a 3 de 0,99758. Além disso, através de um BAPS hierárquico, também detectamos estrutura geográfica dentro dos clusters (ver Figura 2). As divergências genéticas entre os grupos (distância p não corrigida) foram altas (variando de 2,3 a 3,5%; Tabela 8). A AMOVA detectou que a maior parte da variação genética é observada entre populações (acima de 76% e $p < 0,0001$ para todos os marcadores) e o restante dentro delas. Todos os agrupamentos apresentaram níveis altos de diversidade genética (Tabela 7). A maior diversidade haplotípica e nucleotídica foi observada no cluster Chaco, mesmo com o número de amostras menor, seguido pelo cluster Amazônia e Caatinga (Tabela 7). Em geral, os testes de neutralidade não detectaram desvios do modelo (*p* não significativo), sugerindo estabilidade populacional.

A diversificação em *Piculus chrysochloros* teve início no Plioceno (Figura 3), há aproximadamente 3,79 milhões de anos (95% HPD; intervalo

entre 4,63 e 2,98 milhões de anos). Nesse período ocorreu a divisão entre o cluster amazônico e os clusters da DS. Posteriormente, houve a separação dos clusters da Caatinga e do Chaco, há aproximadamente 2,2 milhões de anos (95% HPD; intervalo entre 2,76 e 1,72 milhões de anos).

3.2 Modelos de Nicho Ecológico

Nossos modelos apresentaram uma boa performance (Figura 4), com valores de AUC acima de 0,78 (Tabela 5). Tendo como referência o cenário climático atual, nossos modelos de nicho ecológico detectaram as possíveis barreiras climáticas entre os três grupos. A formação de áreas climaticamente inadequadas para a ocorrência de *P. chrysochloros* ocorreram principalmente na área do planalto central brasileiro. Essas áreas climaticamente inadequadas também foram verificadas em quatro períodos, o primeiro há 3,3 milhões de anos (período M2 do Plioceno), o segundo e terceiro períodos já no Pleistoceno, no último interglacial (120 mil anos atrás) e no último máximo glacial (21 mil anos atrás), e o último, no Holoceno (8,3 – 4,2 mil anos atrás). Por outro lado, o aumento da adequabilidade destas áreas em outros dois períodos, o MIS19 (790 mil anos) e o período quente do Plioceno médio (3 milhões de anos) podem ter proporcionado a conexão entre estas populações.

4 DISCUSSÃO

Nossas análises filogenéticas de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana recuperaram topologias muito semelhantes, com forte suporte de bootstrap e probabilidade posterior. Nossos resultados confirmam que o conjunto de grupos que forma *P. chrysochloros* é monofilético. Contudo, as relações internas de nossa hipótese filogenética sugerem uma diversidade críptica com três linhagens evolutivas distintas. A divisão basal em nossas filogenias indica uma ruptura filogeográfica há 3,79 milhões de anos, quando o clado da Amazônia se separou das populações da Diagonal Seca. Em seguida,

por volta de 2,2 milhões de anos, outra quebra filogeográfica ocorreu, separando nesta ocasião os clados da Caatinga e Chaco.

Nossos resultados revelam que a espécie, até então atribuída à DS e distribuída do nordeste do Brasil ao norte da Argentina (Del-Rio et al., 2013), tida como especialista nesta região (Winkler et al., 2020), possui na realidade duas unidades evolutivas distintas. *Piculus chrysochloros*, descrito com a localidade tipo "Paraguai" em 1818 (Vieillot, 1818), é distribuído em áreas abertas no centro da América do Sul, abrangendo o oeste do Brasil (Mato Grosso e Mato Grosso do Sul), Paraguai, Argentina e Bolívia. Já a espécie distribuída pelo semiárido brasileiro, *Piculus* sp. nov. ainda não foi descrita.

No caso do clado amazônico, baseados na revisão taxonômica de Del-Rio et al. (2013) e em nossos dados, inferimos que *P. c. hypochryseus* Todd, 1937, *P. c. guianensis* Todd, 1937 e *Piculus c. capistratus* (Malherbe, 1862) pertencem à mesma linhagem evolutiva. A distância genética intra populacional e as divergências recentes (pleistocênicas) dentro do clado não sustentam linhagens distintas. Diversas destas subespécies, como as descritas por Todd (1937) – por exemplo, *P. c. guianensis* e *P. c. hypochryseus* – foram sugeridas a partir de uma diagnose fraca (Del-Rio et al., 2013). Contudo, a ausência de estudos moleculares até o momento levou alguns autores a manter o reconhecimento destas trinômias até a presente data (Winker et al., 2020).

A distribuição da subespécie *Piculus chrysochloros laemostictus* (oeste, centro e sul da Amazônia, Chaco e oeste brasileiro), também descrita por Todd (1937), e seu expressivo polimorfismo (Del-Rio et al., 2013) obscurecem nosso apontamento em relação a qual clado essa forma pertence (amazônico ou chaquenho). Contudo, a afirmação relativa ao clado amazônico de que as distâncias genéticas intrapopulacionais e as divergências recentes dentro do clado não sustentam linhagens distintas também serve para o Chaco, invalidando essa subespécie.

Nossa amostragem não cobriu as áreas de ocorrência das subespécies *Piculus chrysochloros xanthochloros* (Sclater & Salvin, 1875), *P. c. aurosus* (Nelson, 1912), *Piculus c. paraensis* (Snethlage, 1907) e *Piculus c. polyzonus* (Valenciennes, 1826). Contudo, reforçamos que *P. c. aurosus*, de ocorrência no sul do Panamá, seja tratado como sinônimo júnior de *Piculus c. xanthochloros*, de ocorrência no Panamá, Colômbia e Venezuela (Winkler et al., 2020), conforme já sugerido por Del-Rio et al. (2013). A descrição de Nelson (1912) para *P. c. aurosus* contém as características típicas de *P. c. xanthochloros*. Fica evidente que Nelson (1912) desconhecia a descrição de *P. c. xanthochloros* (Sclater & Salvin, 1875) e postulou erroneamente a existência de uma enorme lacuna de coleta entre o espécime que ele estava descrevendo, do Panamá, e *P. chrysochloros* da Diagonal Seca (Del-Rio et al., 2013). Contudo, salientamos a importância da coleta e sequenciamento de DNA de *P. c. xanthochloros* para o preenchimento desta lacuna filogeográfica. O mesmo é válido para *Piculus c. paraensis* (Snethlage, 1907), distribuído entre o leste do Pará e o oeste do Maranhão, e *Piculus c. polyzonus* (Valenciennes, 1826), restrito a uma pequena faixa entre o litoral da Bahia e do Espirito Santo.

Nossos modelos de nicho ecológico demonstram ampliações e retrações de áreas climaticamente estáveis nos últimos 3,3 milhões de anos. No geral, o clima do Plioceno foi globalmente quente e caracterizado por altas concentrações de dióxido de carbono na atmosfera (Lariviere et al., 2012; De Schepper, Gibbard, Salzmann, & Ehlers, 2014). Apesar disso, quatro eventos (4,8; 4,0; 3,6 e 3,3 Ma) de glaciação ocorreram entre 4,8 e 3,3 milhões de anos (De Schepper et al., 2014) e influenciaram a divergência basal de *P. chrysochloros*. Nossos modelos demonstram que a adequabilidade climática moldou a paleodistribuição de *P. chrysochloros* (Figura 4, Pliocene M2), e consequentemente, influenciou a separação do clado amazônico dos demais. Nossos dados apontam que esta ruptura ocorreu há 3,79 milhões de anos (95% HPD; intervalo entre 4,63 e 2,98 milhões de anos).

Ainda no Plioceno, o planeta passou por um período quente que teve início há 3 milhões de anos. Nesta época as temperaturas eram até 3ºC mais altas do que a era pré-industrial (Pontes et al., 2020). Nossos modelos apontam que neste momento a adequabilidade climática proporcionou a ampla paleodistribuição de *P. chrysochloros* por toda a Caatinga, grande parte do Cerrado e uma conexão com o Chaco através da Mata Atlântica de interior (Figura 4, Mid−Pliocene warm period). Trabalhos de paleomodelagem confirmam a cobertura de savanas no Brasil central por volta de 3 Ma (Dowsett et al., 2016; Azevedo et al., 2020) e corroboram nossas hipóteses, indicando que florestas ocupavam a parte sul da atual formação do Cerrado. Nossos dados apontam que a ruptura filogeográfica entre os grupos da Caatinga e do Chaco ocorreu após esta antiga conexão, há aproximadamente 2,2 milhões de anos (95% HPD; intervalo entre 2,76 e 1,72 milhões de anos). Além dos resultados de nossa modelagem, a cronologia de ruptura dos três grupos também é congruente com a distância genética observada entre eles (Tabela 8).

O modelo referente ao período Pleistoceno (Figura 4, MIS19, 790 mil anos) demonstra que as áreas adequadas sofrem uma diminuição no planalto central brasileiro, alterando a conexão pretérita (Caatinga e Chaco via Mata Atlântica) para uma nova conexão da Caatinga com o Chaco, desta vez pela região oeste, através das florestas Chiquitanas. Neste período, a paleodistribuição *P. chrysochloros* na região amazônica também sofreu uma expressiva diminuição em decorrência da inadequabilidade climática da região, isolando um grupo definitivamente dos grupos da DS. O Último Interglacial (Figura 4, LIG, 120 mil anos) apresentava adequabilidade climática semelhante à atual, e o mesmo vale para o Holoceno (Figura 4, Holocene, 8,326 - 4,2 mil anos). A maior alteração climática do Quaternário, segundo nosso modelo, ocorreu no Último Máximo Glacial (Figura 4, LGM, 21 mil anos). Contudo, ao avaliarmos a topologia da filogenia de *P. chrysochloros* (Figura 3) e nossas estatísticas genéticas, observamos que os impactos destes três últimos

períodos afetaram apenas a estruturação intrapopulacional de cada filogrupo (Figura 2B, C e D), e não a diferenciação das três linhagens, que se estabeleceram antes disso.

As expressivas áreas apontadas em nossa modelagem de nicho ecológico como climaticamente inadequadas também explicam a não ocorrência de *P. chrysochloros* em boa parte do planalto central brasileiro até os dias atuais. Estas áreas do Cerrado brasileiro mostraram adequabilidade de nicho pela última vez no período MIS19 (há 790 mil anos).

Além das flutuações climáticas discutidas, eventos geológicos expressivos são congruentes com a diversificação do pica-pau-dourado-escuro. A fase "Diaguita" da orogenia andina desencadeou o soerguimento das Serras Pampeanas e Central no sul da DS (Roig et al., 2009). Além disso, a colisão geológica do escudo brasileiro com o "Contraforte Chapare", deu origem a um contínuo de paisagens acidentadas e florestadas nessa região (Cadena et al., 2020). Inferimos que tais eventos estão relacionados com a separação entre o clado da Amazônia e os da DS (Chaco e Caatinga). No que diz respeito à diversificação seguinte, entre os clados da Caatinga e do Chaco, o rebaixamento de uma grande região no sudeste e sul da DS também é congruente com esta diversificação. Este processo geológico afetou regiões da Bolívia, Paraguai e oeste do Brasil, formando o conjunto de falhas da Bacia Chaco-Paraná (Torra, 2005). Ao mesmo tempo, ocorreu a elevação final do Altiplano e o afundamento abrupto (subsidência geológica) das planícies de Beni e do Chaco (Hanagarth, 1993).

5 CONCLUSÕES

Este trabalho contribui para o conhecimento da diversidade críptica do pica-pau-dourado-escuro *Piculus chrysochloros* ao revelar uma nova espécie de ave para ciência e ao demonstrar que quatro subespécies não são válidas. Demonstramos que flutuações climáticas e eventos geológicos do Plioceno e

início do Pleistoceno moldaram a distribuição desta espécie e impactaram em sua especiação. Ao longo dos últimos 3,3 milhões de anos *Piculus chrysochloros* sofreu fortes pressões seletivas em seu fenótipo, contudo, com baixos níveis de divergência morfológica. Por fim, esse trabalho contraria a hipótese de que, em grandes distâncias semicontínuas de áreas abertas, aves mostram pouca diferenciação genética (Silva & Bates, 2002; Bates et al., 2003; Norambuena et al., 2018), uma vez que ela não é válida para *Piculus chrysochloros*.

AGRADECIMENTOS

SPF agradece ao Laboratório Temático de Biologia Molecular do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia (INPA), pela recepção e apoio para o sequenciamento de DNA. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento via bolsa de pesquisa código 001, e ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR), pela liberação de verbas de apoio.

ORCID

Sandro Paulino de Faria; ORCID 0000-0002-4497-1103
Felipe Camurugi; ORCID 0000-0003-4383-4905
Romina Batista; ORCID 0000-0002-7030-5227
Bernardo Prestes Onça; ORCID 000-0002-8463-6457
Camila Ribas; ORCID 0000-0002-9088-4828
André Olivoto; ORCID 0000-0002-0205-5465
Karla Magalhães Campião; ORCID 0000-0002-2574-8045

REFERÊNCIAS

Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography, 38*(5), 541-545. doi:10.1111/ecog.01132

Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov, F. Csaki (Eds.), *Second International Symposium on Information Theory*. Budaoest: Akademiai Kiado.

Amaral, F. R., Thom, G., Lima-Ribeiro, M. S., Alvarado-Serrano, D. F., Montesanti, J. A., Pellegrino, K. C., ... & Maldonado-Coelho, M. (2021). Rugged relief and climate promote isolation and divergence between two neotropical cold-associated birds. *Evolution*, *75*(10), 2371-2387. doi:10.1111/evo.14318

Avise, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.

Azevedo, J. A. R., Collevatti, R. G., Jaramillo, C. A., Strömberg, C. A. E., Guedes, T. B., Matos-Maraví, P., ... & Antonelli, A. (2020). On the young savannas in the land of ancient forests. In V. Rull, A. C. Carnaval (Eds.) *Neotropical diversification*. Berlin: Springer.

Baptista, L. F. (1978). A Revision of the Mexican *Piculus* (Picidae) Complex. *The Wilson Bulletin, 90*(2), 159-181.

Bates, J. M., Tello, J. G., & Silva, J. M. C. (2003). Initial assessment of genetic diversity in ten bird species of South American Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, 38*(2), 87-94. doi:10.1076/snfe.38.2.87.15924

Beheregaray, L. B. (2008). Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology, 17*(17), 3754-3774. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03857.x

Berv, J. S., Campagna, L., Feo, T. J., Castro-Astor, I., Ribas, C. C., Prum, R. O., & Lovette, I. J. (2021). Genomic phylogeography of the White-crowned Manakin *Pseudopipra pipra* (Aves: Pipridae) illuminates a continental-scale radiation out of the Andes. BioRxiv, 713081. doi:10.1016/j.ympev.2021.107205

Bocalini, F., Bolívar-Leguizamón, S. D., Silveira, L. F., & Bravo, G. A. (2021). Comparative phylogeographic and demographic analyses reveal a congruent pattern of sister relationships between bird populations of the northern and south-central Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 154*, 106973. doi:10.1016/j.ympev.2020.106973

Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.H., Xie D., ... & Drummond A. J. (2014). BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology, 10*(4), 1-6. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537.

Brown, J. L., Cameron, A., Yoder, A. D., & Vences, M. (2014). A necessarily complex model to explain the biogeography of the amphibians and reptiles of Madagascar. *Nature Communications*, *5*, 5046. doi:10.1038/ncomms6046.

Brown, J. L., Hill, D. J., Dolan, A. M., Carnaval, A. C., & Haywood, A. M. (2018). Paleoclim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific data*, *5*(1), 1-9. doi:10.1038/sdata.2018.254

Buainain, N., Maximiano, M. F., Ferreira, M., Aleixo, A., Faircloth, B. C., Brumfield, R. T., ... & Ribas, C. C. (2021). Multiple species and deep genomic divergences despite little phenotypic differentiation in an ancient Neotropical songbird, *Tunchiornis ochraceiceps* (Sclater, 1860) (Aves:

Vireonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 162*, 107206. doi:10.1016/j.ympev.2021.107206

Cadena, C. D., Cuervo, A. M., Céspedes, L. N., Bravo, G. A., Krabbe, N., Schulenberg, T. S., ... & Fjeldså, J. (2020). Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *The Auk, 137*(2), ukz077. doi:10.1093/auk/ukz077

Caetano, S., Prado, D., Pennington, R. T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R. & Naciri, Y. (2008). The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*, *17*(13), 3147-3159. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03817.x

Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, *323*(5915), 785-789. doi:10.1126/science.1166955

Cheng, L., Connor, T. R., Sirén, J., Aanensen, D. M., & Corander, J. (2013). Hierarchical and spatially explicit clustering of DNA sequences with BAPS software. *Molecular biology and evolution, 30*(5), 1224-1228. doi:10.1093/molbev/mst028

Collevatti, R. G., Lima, N. E., & Vitorino, L. C. (2020). The Diversification of Extant Angiosperms in the South America Dry Diagonal. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp.547-568. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.

Costa, G. C., Hampe, A., Ledru, M. P., Martinez, P. A., Mazzochini, G. G., Shepard, D. B., ... & Carnaval, A. C. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(3), 285-297. doi:10.1111/geb.12694

Corander, J., Sirén, J., & Arjas, E. (2008). Bayesian spatial modeling of genetic population structure. *Computational Statistics*, *23*(1), 111-129. doi:10.1007/s00180-007-0072-x

DeAngelis, M. M., Wang, D. G., & Hawkins, T. L. (1995). Solid-phase reversible immobilization for the isolation of PCR products. *Nucleic acids research, 23*(22), 4742. doi:10.1093/nar/23.22.4742

DeFilippis, V. R., & Moore, W. S. (2000). Resolution of phylogenetic relationships among recently evolved species as a function of amount of DNA sequence: An empirical study based on woodpeckers (Aves: Picidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 16*(1), 143-160. doi:10.1006/mpev.2000.0780

Del-Rio, G., Silveira, L. F., Cavarzere, V., & Rego, M. A. (2013). A taxonomic review of the Golden-green Woodpecker, *Piculus chrysochloros* (Aves: Picidae) reveals the existence of six valid taxa. *Zootaxa, 3626*, 531-542. doi:10.11646/zootaxa.3626.4.7

De Schepper, S., Gibbard, P. L., Salzmann, U., & Ehlers, J. (2014). A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch. *Earth-Science Reviews, 135*, 83-102. doi:10.1016/j.earscirev.2014.04.003

Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., ... & Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience, 67*(6), 534-545. doi:10.1093/biosci/bix014

Dowsett, H., Dolan, A., Rowley, D., Moucha, R., Forte, A. M., Mitrovica, J. X., ... & Foley, K. (2016). The PRISM4 (mid-Piacenzian) paleoenvironmental reconstruction. *Climate of the Past, 12*(7), 1519-1538. doi:10.5194/cp-12-1519-2016

Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology, 7*, 214. doi:10.1186/1471-2148-7-214

Dufort, M. J. (2016). An augmented supermatrix phylogeny of the avian family Picidae reveals uncertainty deep in the family tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 94*, 313-326. doi:10.1016/j.ympev.2015.08.025

Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular ecology resources, 10*(3), 564-567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Fonseca, E. M., Gehara, M., Werneck, F. P., Lanna, F. M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., ... & Garda, A. A. (2018). Diversification with gene flow and niche divergence in a lizard species along the South American “diagonal of open formations”. *Journal of Biogeography*, *45*(7), 1688-1700. doi:10.1111/jbi.13356

Fonseca, E. M., Duckett, D. J., & Carstens, B. C. (2021). P2C2M. GMYC: An R package for assessing the utility of the Generalized Mixed Yule Coalescent model. *Methods in Ecology and Evolution*, *12*(3), 487-493. doi:10.1111/j.2041-210x.2010.00016.x

Fordham, D. A., Saltré, F., Haythorne, S., Wigley, T. M., Otto-Bliesner, B. L., Chan, K. C., & Brook, B. W. (2017). PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography, 40*(11), 1348-1358. doi:10.1111/ecog.03031

Furley, P. A., & Metcalfe, S. E. (2007). Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. *Progress in Physical Geography*, *31*(6), 633-642. doi:10.1177/0309133307087087

Hanagarth, W. (1993). *Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia*. La Paz, Bolivia: Instituto de Ecología.

Heled, J., & Drummond, A. J. (2009). Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular biology and evolution*, *27*(3), 570-580. doi:10.1093/molbev/msp274

Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society, 58*, 247-276. doi:10.1111/j.1095-8312.1996.tb01434.x.

Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics, 17*, 754–755. doi:10.1093/bioinformatics/17.8.754

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., ... & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific data*, *4*(1), 1-20. doi:10.1038/sdata.2017.122

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., ... & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, *28*(12), 1647-1649. doi:10.1093/bioinformatics/bts199

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*, *35*(6), 1547. doi:10.1093/molbev/msy096

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, *29*(6), 1695-1701. doi:10.1093/molbev/mss020

LaRiviere, J. P., Ravelo, A. C., Crimmins, A., Dekens, P. S., Ford, H. L., Lyle, M., & Wara, M. W. (2012). Late Miocene decoupling of oceanic warmth and atmospheric carbon dioxide forcing. *Nature, 486*(7401), 97-100. doi:10.1038/nature11200

Leite, K. C. E., Seixas, G. H. F., Berkunsky, I., Collevatti, R. G., & Caparroz, R. (2008). Population genetic structure of the blue-fronted Amazon (Amazona aestiva, Psittacidae: Aves) based on nuclear microsatellite loci: implications for conservation. *Genetics and Molecular Research*, *7*, 819-829. doi: 10.4238/vol7-3gmr474

Lima-Rezende, C. A., Rocha, A. V., Júnior, A. F. C., Martins, É. D. S., Vasconcelos, V., & Caparroz, R. (2019). Late Pleistocene climatic changes promoted demographic expansion and population reconnection of a Neotropical savanna-adapted bird, *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae). *PloS one*, *14*(3), e0212876. doi:10.1371/journal.pone.0212876

Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forest: diversity, endemism, and biogeography of woody plants pp.3–21. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & Ceballos, G. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and Conservation*. Island Press.

Malherbe, A. (1862). *Monographie des Picidées*. Metz: Société d"Histoire naturelle de Moselle.

Marques Silva, S., Peterson, A. T., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., ... & Aleixo, A. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Science Advances*, *5*(7), eaat5752. doi:10.1126/sciadv.aat5752

Miranda, L. S., Prestes, B. O., & Aleixo, A. (2021). Molecular systematics and phylogeography of a widespread Neotropical avian lineage: evidence for

cryptic speciation with protracted gene flow throughout the Late Quaternary. *Biological Journal of the Linnean Society, 132*(2), 431-450. doi:10.1093/biolinnean/blaa193

Moura, C. C. D. M., Araujo, H. F. D., Aleixo, A., Wink, M., & Fernandes, A. M. (2018). The role of landscape change and paleoclimatic events in shaping the evolutionary history of the *Polioptila gnatcatchers* (Passeriformes, Polioptilidae) with emphasis on species associated with open habitats. *Journal of Avian Biology, 49*(5), jav-012409. doi:10.1111/jav.01692

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in ecology and evolution*, *5*(11), 1198-1205. doi:10.1111/2041-210X.12261

Nelson, T. H. (1912). New Birds from Panama and Vicinity. Smithsonian Miscellaneous Collection*, 60*, 3–4.

Norambuena, H. V., Van Els, P., Muñoz-Ramírez, C. P., & Victoriano, P. F. (2018). First steps towards assessing the evolutionary history and phylogeography of a widely distributed Neotropical grassland bird (Motacillidae: *Anthus correndera*). *PeerJ, 6*, e5886. Doi:10.7717/peerj.5886

Otto-Bliesner, B. L., Marshall, S. J., Overpeck, J. T., Miller, G. H., Hu, A., & CAPE Last Interglacial Project members. (2006). Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science, 311*(5768), 1751-1753. doi:10.1126/science.1120808

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, *190*(3-4), 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Pontes, G. M., Wainer, I., Taschetto, A. S., Gupta, A. S., Abe-Ouchi, A., Brady, E. C., ... & Zhang, Z. (2020). Drier tropical and subtropical Southern Hemisphere in the mid-Pliocene Warm Period. *Scientific reports, 10*(1), 1-11. doi:10.1038/s41598-020-68884-5

Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2007). Tracer. Available from http//beast.bio.ed.ac.uk/Tracer.

Ramos, A. C. S., Lemos-Filho, J. P., Ribeiro, R. A., Santos, F. R., & Lovato, M. B. (2007). Phylogeography of the tree Hymenaea stigonocarpa (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of Quaternary climate changes in the Brazilian Cerrado. *Annals of botany*, *100*(6), 1219-1228. doi:10.1093/aob/mcm221

R Development Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing website. doi:10.1007/978-3-540-74686-7

Ritter, C. D., Coelho, L. A., Capurucho, J. M., Borges, S. H., Cornelius, C., & Ribas, C. C. (2021). Sister species, different histories: comparative phylogeography of two bird species associated with Amazonian open vegetation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *132*(1), 161-173. doi: 10.1093/biolinnean/blaa167

Rocha, A. V., Cabanne, G. S., Aleixo, A., Silveira, L. F., Tubaro, P., & Caparroz, R. (2020). Pleistocene climatic oscillations associated with landscape heterogeneity of the South American dry diagonal explains the phylogeographic structure of the narrow-billed woodcreeper (*Lepidocolaptes angustirostris*, Dendrocolaptidae). *Journal of Avian Biology, 51*(9). doi:10.1111/jav.02537

Rozas, J. P., Librado, J. C., Sánchez-DelBarrio, X., & Rozas, R. (2010). DnaSP version 5.10.1 (Selfextracting file of 4.6 Mb). Universitat de Barcelona.

Savit, A. Z., & Bates, J. M. (2015). Right around the Amazon: the origin of the circum-Amazonian distribution in Tangara cayana. *Journal of Vertebrate Biology*, *64*(3), 273-283. doi:10.25225/fozo.v64.i3.a8.2015

Sclater, P. L., & Salvin, O. (1875). On Venezuelan Birds collected by Mr. A. Goering. *Proceedings of the Zoological Society of London, 5*, 234-238.

Silvestro, D., & Michalak, I. (2010). RAxML GUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution, 12*, 335–337. doi:10.1007/s13127-011-0056-0

Snethlage, E. (1907). Neue Vogelarten aus Südamerika. *Ornithologische Monatsberichte, 15*, 160-164.

Sousa-Neves, T., Aleixo, A., & Sequeira, F. (2013). Cryptic patterns of diversification of a widespread Amazonian Woodcreeper species complex (Aves: Dendrocolaptidae) inferred from multilocus phylogenetic analysis: Implications for historical biogeography and taxonomy. *Molecular phylogenetics and evolution, 68*(3), 410-424. doi:10.1016/j.ympev.2013.04.018

Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, *22*(21), 2688-2690. doi:10.1093/bioinformatics/btl446

Todd, W. E. C. (1937). New South American Birds. *Annals of the Carnegie Museum, 25*, 243-255.

Torra, R. (2005). The Chaco Paraná Basin rift basin system. An approach to the tectonic-stratigraphical evolution from the Late Cretaceous to Quaternary. South America. *Ciência e Natura, 27*(2), 25-64. doi:10.5902/2179460X9676

Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., & Palma-Silva, C. (2013). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South A merica. *Molecular ecology*, *22*(5), 1193-1213. doi:10.1111/mec.12164

Valenciennes, P. H. (1826). Le Pic Gorge Jaune (*Picus polyzonus*). In F. G. Levreault (Ed.), *Dictionnaire des Sciences Naturelles* pp.170-171. Paris: Bibliothèque municipale de Lyon.

Vieillot, L. J. P. (1818) Le Pic Vert Doré, *Picus chrysochloros*. In Société de Naturalistes et d"Agriculteurs (Eds.), *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle Appliquée aux Arts* pp.98. Crez Deterville, Paris: Societé de Naturalistes et D'Agriculteurs.

Werneck, F. P., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., & Sites, Jr, J. W. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the South American "dry diagonal": Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, *66*(10), 3014-3034. doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01682.x

Winkler, H., & Christie, D. A. (2002). Family Picidae (Woodpeckers). In J. Del-Hoyo, A. Elliot, & J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World - Jacamars to Woodpeckers* pp.296–555. Barcelona: Lynx Editions.

Winkler, H., Christie, D. A., & Kirwan, G. M. (2020). Golden-green Woodpecker (*Piculus chrysochloros*), version 1.0. In J. Del-Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Birds of the World.* Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology. doi:10.2173/bow.gogwoo1.01

BIOSKETCH

Minha pesquisa se interessa pela distribuição e processos evolutivos de aves neotropicais, atualmente meu foco principal são aves de distribuição disjunta que não tiveram seus aspectos moleculares examinados.

TABELA 1 Procedência das amostras de tecidos utilizados para as análises moleculares deste estudo e seus respectivos locais (Município-Estado/Departamento) de coleta. Os acrônimos relacionados a cada voucher, seguidos de seus respectivos números de tombo representam as seguintes instituições: D.A = Divisão de Aves do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana; TCAHZ = Tecido da Coleção de Aves Heretiano Zenaide; MPEG = Museu Paraense Emílio Goeldi; MHNCI = Museu de História Natural do Capão da Imbuia; INPA = Coleção de Tecidos do Instituto Nacional da Amazônia; KUNHM = Kansas University Natural History Museum; FMNH = Field Museum of Natural History, e LSUMZ = Louisiana State University Museum of Natural Science.

Voucher	Espécie	Município - Estado/Departamento	País
D.A. 01553	*Piculus chrysochloros*	Sento Sé - Bahia	Brasil
D.A. 01573	*Piculus chrysochloros*	Sento Sé - Bahia	Brasil
D.A. 01574	*Piculus chrysochloros*	Sento Sé - Bahia	Brasil
D.A. 01572	*Piculus chrysochloros*	Porto Murtinho - Mato Grosso do Sul	Brasil
D.A. 0804	*Piculus chrysochloros*	Magnesita - Bahia	Brasil
D.A. 0182	*Piculus chrysochloros*	Morro do Chapéu - Bahia	Brasil
D.A. 0444	*Piculus chrysochloros*	Paulo Afonso - Bahia	Brasil
D.A. 0660	*Piculus chrysochloros*	Paulo Afonso - Bahia	Brasil
TCAHZ00184	*Piculus chrysochloros*	São João da Lagoa Tapada - Paraíba	Brasil
TCAHZ01012	*Piculus chrysochloros*	São João da Lagoa Tapada - Paraíba	Brasil
TCAHZ01472	*Piculus chrysochloros*	Quixadá - Ceará	Brasil
MPEG60132	*Piculus chrysochloros*	Jutaí - Amazonas	Brasil
MPEG62036	*Piculus chrysochloros*	Porto Walter - Acre	Brasil
MPEG62586	*Piculus chrysochloros*	Maraã - Amazonas	Brasil
MPEG67964	*Piculus chrysochloros*	Uruçuí - Piauí	Brasil
MPEG67963	*Piculus chrysochloros*	Uruçuí - Piauí	Brasil

MPEG75676	*Piculus chrysochloros*	Jacareacanga - Pará	Brasil
MPEG76067	*Piculus chrysochloros*	Canto do Buriti - Piauí	Brasil
MPEG77392	*Piculus chrysochloros*	São Gabriel da Cachoeira - Amazonas	Brasil
MPEG77432	*Piculus chrysochloros*	São Gabriel da Cachoeira - Amazonas	Brasil
MPEG79657	*Piculus chrysochloros*	Jutaí - Amazonas	Brasil
MHNCI 6761	*Piculus chrysochloros*	São Desidério - Bahia	Brasil
MHNCI 6762	*Piculus chrysochloros*	São Desidério - Bahia	Brasil
MHNCI 6763	*Piculus chrysochloros*	Porto Murtinho - Mato Grosso do Sul	Brasil
MHNCI 6764	*Piculus chrysochloros*	São Desidério - Bahia	Brasil
MPEG15578	*Piculus chrysochloros*	Cáceres - Mato Grosso	Brasil
INPA A 918	*Piculus chrysochloros*	Ipixuna - Amazonas	Brasil
INPA 20711	*Piculus chrysochloros*	Iranduba - Amazonas	Brasil
INPA 26534	*Piculus chrysochloros*	Caruari - Amazonas	Brasil
MFCO97	*Piculus chrysochloros*	Jati - Ceará	Brasil
KUNHM2966	*Piculus chrysochloros*	Indeterminado	Paraguai
FMNH334419	*Piculus chrysochloros*	Chiquitos - Santa Cruz	Bolívia
LSUMZ 4296	*Piculus chrysochloros*	Loreto	Peru

TABELA 2 Procedência das amostras de tecidos utilizados para as análises filogenéticas do grupo externo. Os acrônimos representam as instituições onde os tecidos de cada espécie estão tombados, seguidos de seus respectivos números de tombo: LSUMZ = Louisiana State University Museum of Natural Science; FMNH = Field Museum of Natural History; INPA = Coleção de Tecidos do Instituto Nacional da Amazônia, e LGEMA = Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves da Universidade de São Paulo.

Voucher	**Espécie**
LSUMZ2130	*Piculus leucolaemus*
LSUMZ2134	*Piculus leucolaemus*
FMNH181	*Piculus flavigula*
LSUMZ4831	*Piculus flavigula*
INPA 5151	*Piculus flavigula*
INPA 15936	*Piculus flavigula*
LGEMA 5319	*Piculus flavigula*
LGEMA 14820	*Piculus flavigula*
LGEMA 18769	*Piculus aurulentus*
LGEMA 13417	*Piculus aurulentus*

TABELA 3 Primers utilizados para amplificação dos fragmentos do DNA mitocondrial por meio da PCR, os quais foram posteriormente, sequenciados pelo método de Sanger.

Gene	Primer	Sequência do Primer	Referência
Cytb	H16064	CTTCGATCTTTGGCTTACAAGACC	Sorenson et al., 1999
	L14990	CCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA	
ND2	H6313	CCTTTATTTAAGGCTTTGAAGGC	Hackett, 1996
	L5215	TATCGGGCCCATACCCCGAAAAT	
COI	L6615	CCTCTGTAAAAAGGACTACAGCC	DeFilippis & Moore 2000
	H7032	TTGCCAGCTAGTGGGGGGTA	

TABELA 4 Modelos evolutivos selecionados para cada grupo (subset) a partir do programa Partition Finder.

Subset	Best Model	Partition Names
Amazon	HKY + I	nd2_pos1, COI_pos1, cytb_pos3
Caatinga	HKY + I	nd2_pos2, cytb_pos1, COI_pos2
Chaco	GTR	COI_pos3, nd2_pos3, cytb_pos2

TABELA 5 Resultados do modelo maxent obtidos a partir de 67 pontos de ocorrência. São apresentados os valores de AUC (area under curve) de teste e treinamento. As classes de características e multiplicador de regularização são expressos via porcentagem (%) de contribuição dos preditores para cada variável bioclimática.

Parâmetro	**Valor**
AUC teste	00,76
AUC treino	00,78
Sazonalidade da temperatura (BIO4)	05,13 %
Temperatura média do quartil mais úmido (BIO8)	31,94 %
Temperatura média do quartil mais seco (BIO9)	05,71 %
Precipitação do mês mais úmido (BIO13)	31,86 %
Precipitação do mês mais seco (BIO14)	00,00 %
Sazonalidade da precipitação (BIO15)	00,00 %
Precipitação do quartil mais quente (BIO18)	00,00 %
Precipitação do quartil mais frio (BIO19)	25,35 %

TABELA 6 Resultados das análises de variância molecular (AMOVAs) para cada gene. Os dados concatenados foram removidos por conta dos dados faltantes (missing data). $P < 0.0001$ para todas as comparações.

	Fonte de variação (%)	
Gene	**Entre populações**	**Dentro das populações**
COI	82,95	17,05
Cytb	76,05	23,95
ND2	77,33	22,67

TABELA 7 Análise filogeográfica de genes mitoncondriais do pica-pau *Piculus chrysochloros* de diferentes domínios biogeográficos. N - tamanho da amostra, S - número de sítios polimórficos, H - número de haplótipos, Hd - diversidade de haplótipos, π - diversidade de nucleotídeos, testes de neutralidade D de Tajima e F de Fu. Valores foram considerados significativos quando p < 0,05 e estão destacados com asterísco (*) e negrito.

Cluster	Gene	N	Tamanho (pb)	S	H	Hd	π	Tajima"s D	Fu's F
	COI	31	543	35	14	0,77	0,02007 ± 0,00189	0,681	0,902
TOTAL	Cytb	30	1008	12	13	0,89	0,01545 ± 0,00176	-0,674	**-5,090***
	ND2	25	953	62	15	0,89	0,02072 ± 0,00165	0,331	1,034
	COI	10	543	13	7	0,91	0,00765 ± 0,00130	-0,457	-1,203
Amazônia	Cytb	9	1008	9	8	0,97	0,01050 ± 0,00164	-0,895	**-4,377***
	ND2	10	953	28	8	0,96	0,01112 ± 0,00132	0,331	1,034
	COI	17	543	12	4	0,33	0,00260 ± 0,00186	**-2,260***	0,613
Caatinga	Cytb	17	1008	5	6	0,71	0,00371 ± 0,00081	-1,270	**-5,090***
	ND2	11	953	2	3	0,47	0,00053 ± 0,00020	-0,778	-0,659
	COI	4	543	11	4	1,00	0,01241 ± 0,00336	1,117	0,155
Chaco	Cytb	4	1008	14	4	1,00	0,00868 ± 0,00234	-0,674	0,165
	ND2	4	953	23	4	1,00	0,01557 ± 0,00439	1,739	1,034

TABELA 8 Distâncias genéticas (distância p) obtidas para cada gene e para os genes concatenados entre os três filogrupos de *Piculus chrysochloros*.

	Distâncias Genéticas		
Genes	**Amazônia x Caatinga**	**Amazônia x Chaco**	**Caatinga x Chaco**
Concatenado	0,0347	0,0328	0,0229
COI	0,0350	0,0312	0,0244
Cytb	0,0350	0,0340	0,0227
ND2	0,0349	0,0340	0,0212

FIGURA 1 *Piculus chrysochloros* colecionado na Caatinga. Foto de Sandro Paulino de Faria.

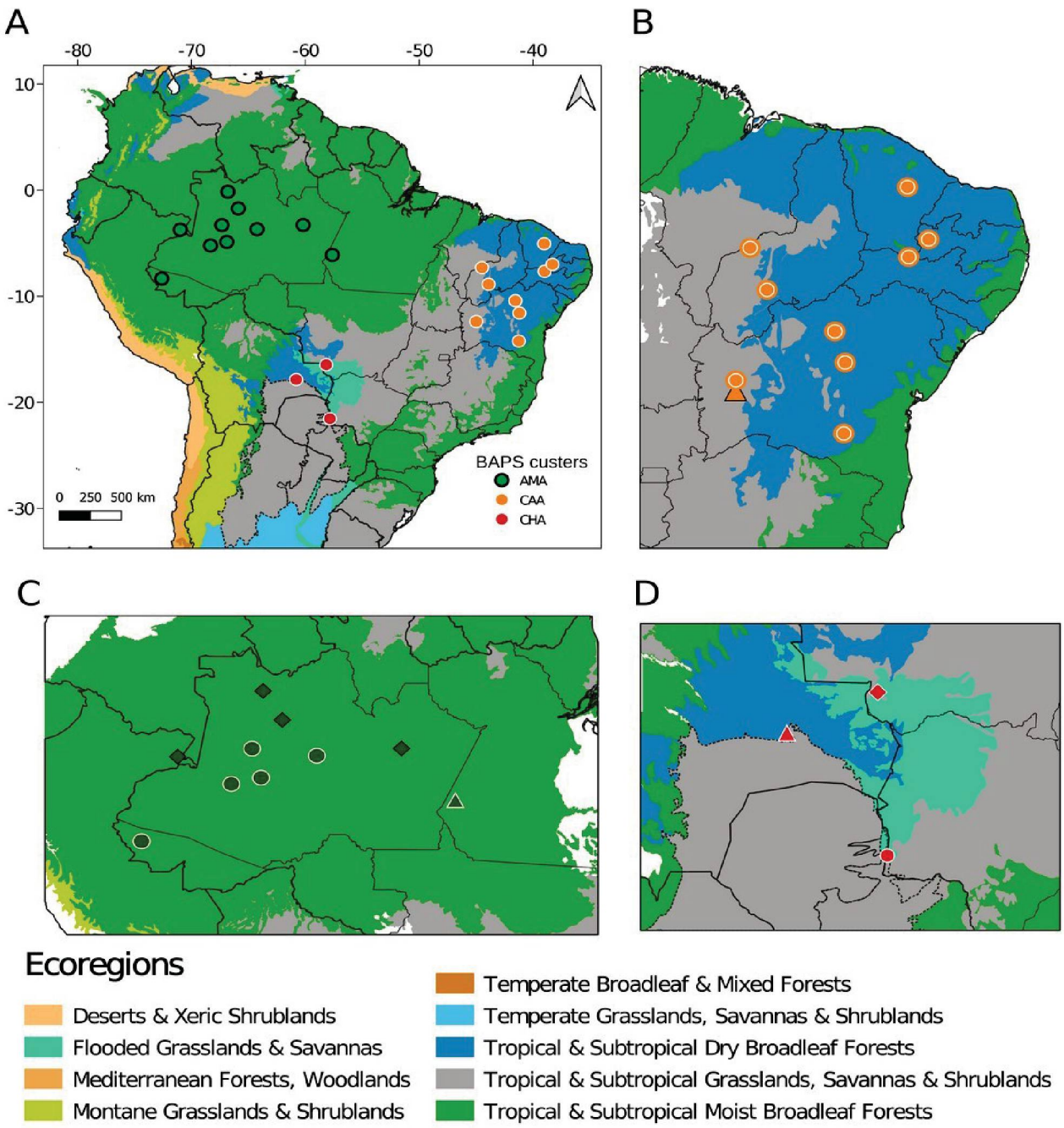


FIGURA 2 Distribuição das localidades amostradas para análise filogeográfica do pica-pau-dourado-escuro. **A**, onde os círculos verdes representam o cluster da Amazônia; laranja o cluster da Caatinga, e vermelho o cluster do Chaco. As imagens **B**, **C** e **D** representam respectivamente as variações de estruturação genética intrapopulacional na Caatinga, Amazônia e Chaco. As ecorregiões seguem Dinerstein et al. (2017).

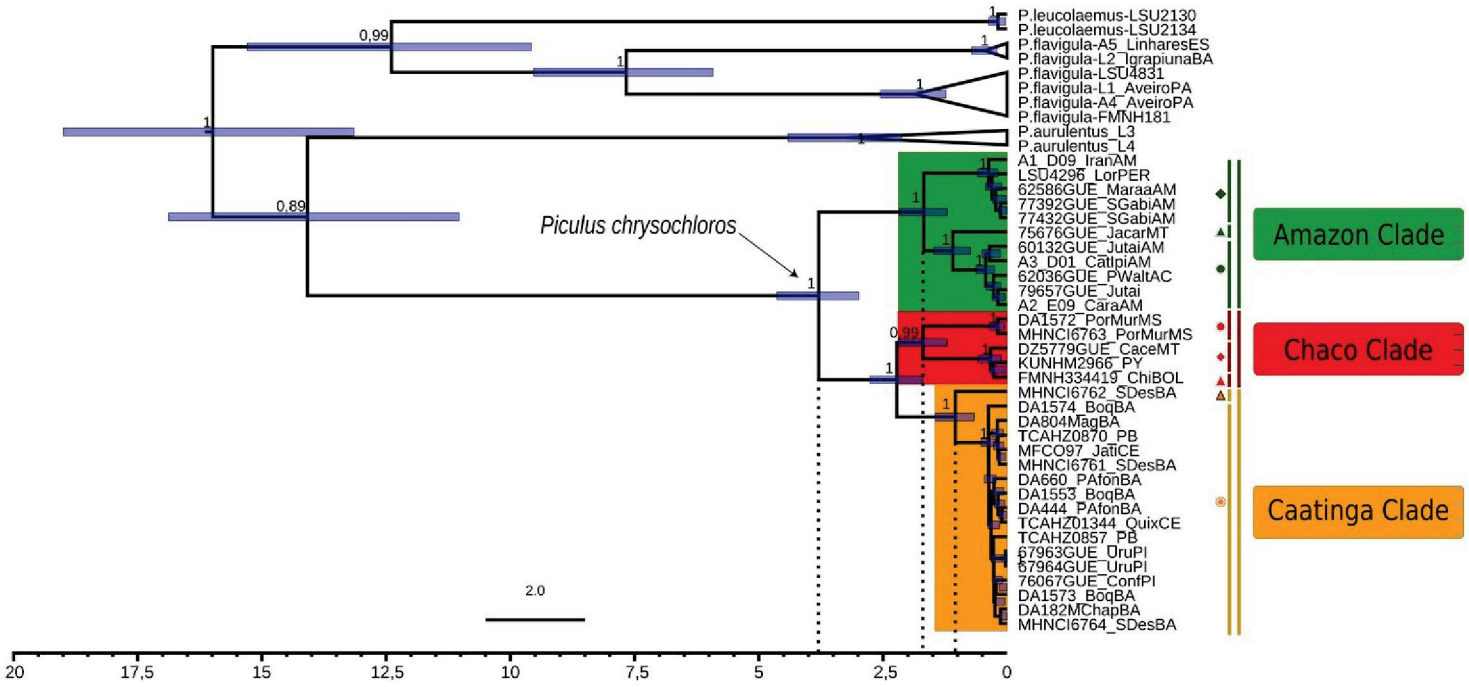


FIGURA 3 Hipótese filogenética de *Piculus chrysochloros* recuperada por inferência bayesiana a partir de dados concatenados (COI, ND2 e CytB). Os valores de suporte dos nós correspondem à probabilidade posterior. Os três grupos evolutivos distintos são destacado por cor, Caatinga em laranja, Chaco em vermelho e Amazônia em verde.

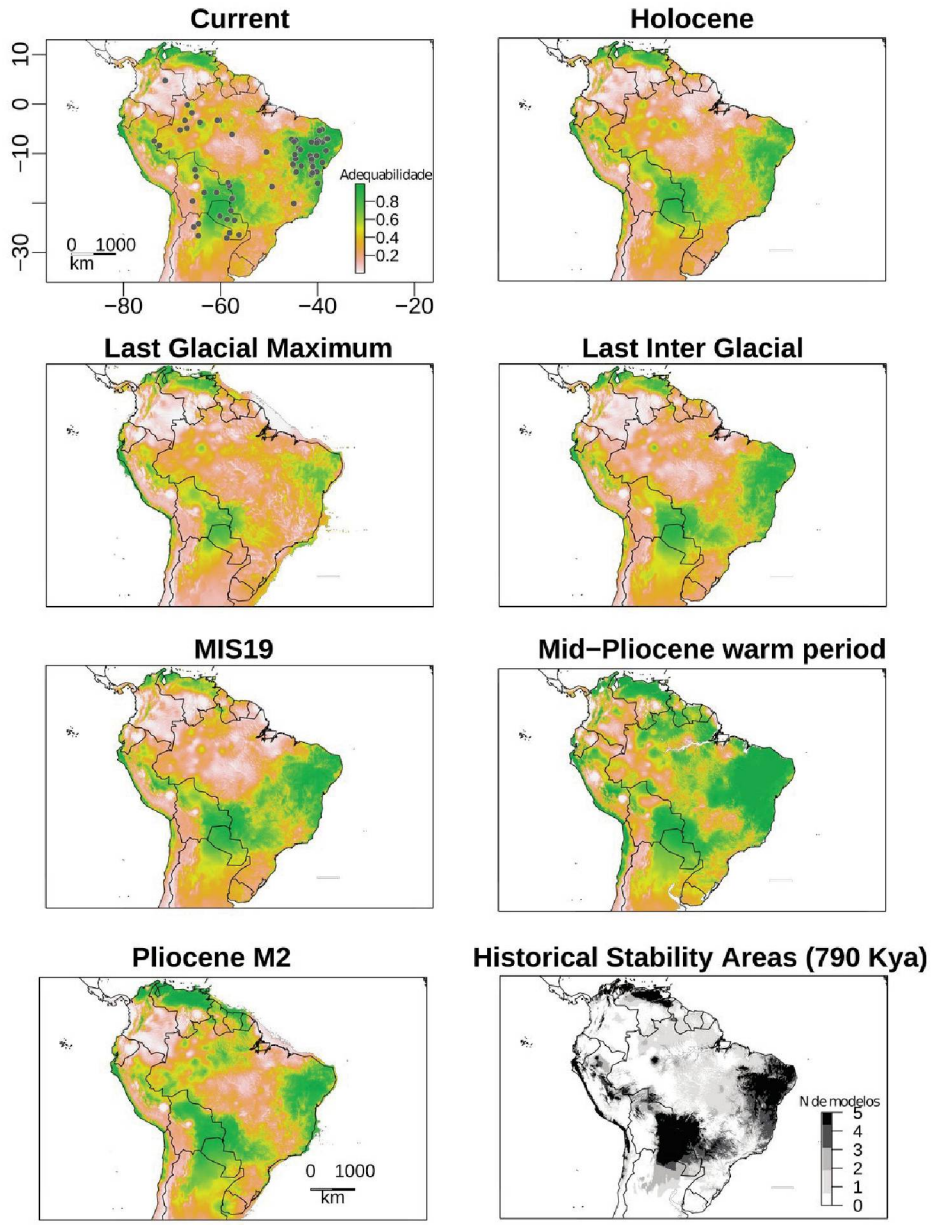


FIGURA 4 Modelos de Nicho Ecológico nos quais a adequabilidade climática para *Piculus chrysochloros* é representada pela cor verde, e os valores mais próximos a 1 representam a predição perfeita. Nossos modelos representam a distribuição atual (Current); o Holoceno médio (Holocene), entre 8.326 e 4,2 mil anos; o Último máximo glacial (Last Glacial Maximum) há 21 mil anos; o Último interglacial (Last Inter Glacial) há 120 mil anos; o Estágio de isótopo marinho 19 do Pleistoceno (MIS19) há 787 mil anos; o período quente médio do Plioceno (Pliocene warm period) há 3 milhões de anos; o Plioceno M2 (M2) há 3,3 milhões de anos, e por fim, as áreas historicamente estáveis (refúgios climáticos) do Pleistoceno (Historical Stability Areas).

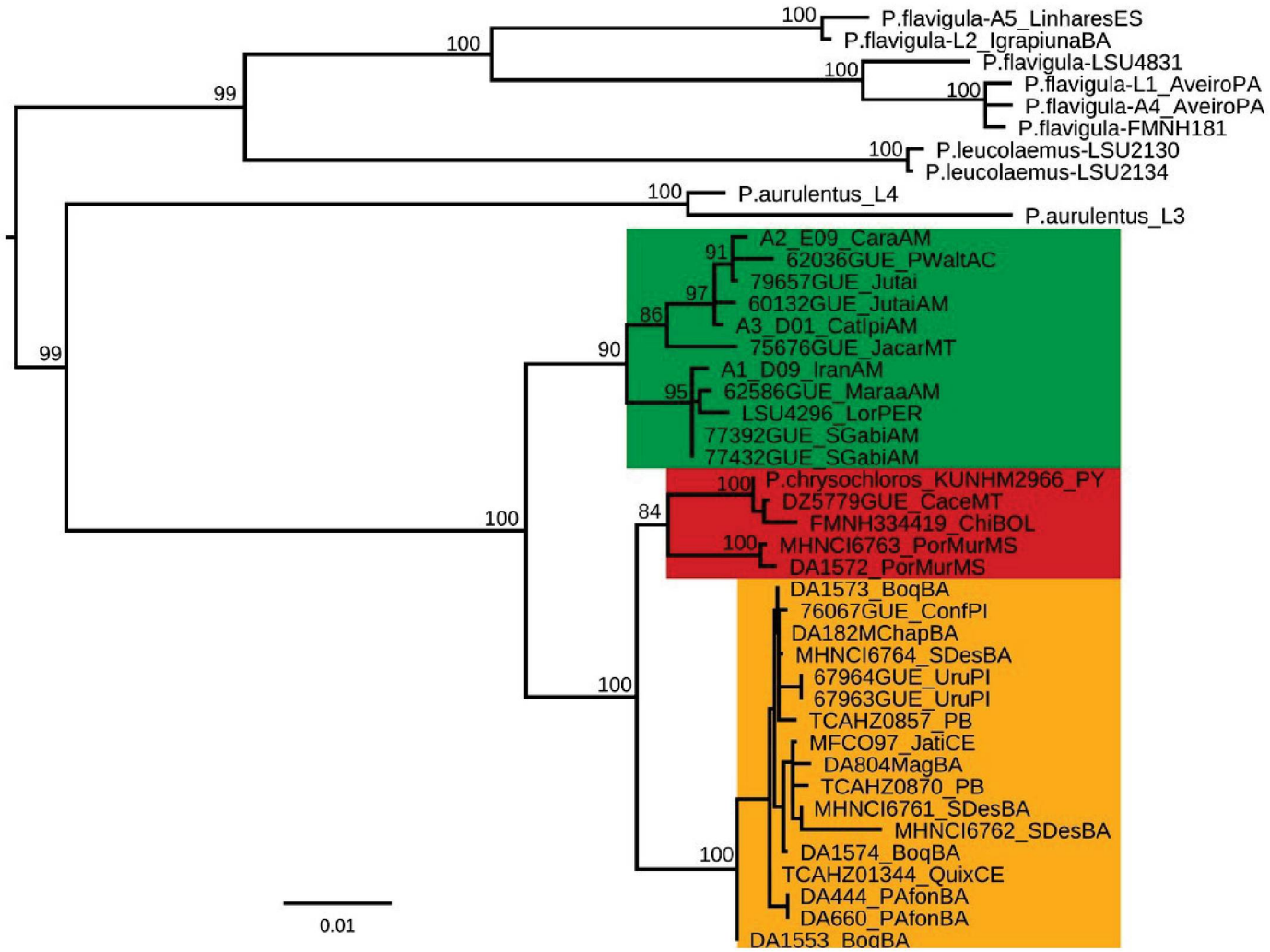


FIGURA 5 Hipótese filogenética de *Piculus chrysochloros* recuperada por Máxima Verossimilhança a partir de dados concatenados (COI, ND2 e CytB). Os valores de suporte dos nós correspondem ao suporte bootstrap. Os três grupos evolutivos distintos são destacado por cor, Caatinga em amarelo, Chaco em vermelho e Amazônia em verde.

EPÍLOGO

Biólogos, naturalistas e filósofos se fascinam com a biodiversidade sul-americana e se dedicam a compreendê-la há séculos. Por que os organismos estão onde estão? Qual a história destes organismos no tempo e no espaço? A missão da biogeografia é responder tais questões e seus argumentos mais potentes vem da associação entre padrões geográficos e evolutivos.

Nas últimas décadas uma série de ferramentas metodológicas foi proposta para auxiliar nesta missão, como os princípios probabilísticos de verossimilhança e inferência bayesiana. Contudo, apesar do constante aprimoramento, a biogeografia de padrão e seus resultados baseados em topologias (cladogramas de áreas) continuavam a apresentar deficiências. O primeiro capítulo desta tese propõe um arcabouço metodológico inédito; a partir dele foi possível detectar os momentos mais relevantes para a cladogênese de diversas hipóteses filogenéticas simultaneamente. Nossa abordagem recuperou importantes informações históricas, apontou processos geológicos que afetaram organismos co-distribuídos, e demonstrou o relacionamento das áreas que compõe a Diagonal Seca entre o Mioceno e Plioceno.

A filogeografia é uma vertente da biogeografia. Sua abordagem clássica é semelhante à utilizada na biogeografia de padrão, ou biogeografia cladística, segundo a qual são sobrepostos e interpretados a hipótese filogenética da espécie e sua distribuição geográfica. Neste sentido, o segundo capitulo da tese revelou que o pica-pau *Piculus chrysochloros* possui diversidade críptica com três distintas unidades evolutivas, sendo a linhagem da Caatinga uma nova espécie para a ciência. Além disso, nossos dados sugerem que as alterações climáticas e processos geológicos do Plioceno e Pleistoceno tiveram grande impacto na fragmentação da distribuição desse complexo de espécies.

Seja pelo reconhecimento de unidades biogeográficas históricas ou linhagens evolutivas, este trabalho comtemplou os últimos 18 milhões de anos da história geomorfológica e climática da Diagonal Seca da América do Sul.

Sob a luz da evolução, as ferramentas aqui utilizadas demonstram como aspectos bióticos e abióticos são intimamente relacionados. Ao desvendar estes eventos pretéritos em escala cada vez mais fina, a biogeografia permite que inferências sobre o futuro de nossa biodiversidade e de nosso planeta sejam possíveis.

REFERÊNCIAS

Ab'Saber, A. N. (1977). *Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Geomorfologia*. São Paulo, SP: Universidade de São Paulo.

Abraham, E. M., Rodríguez, M. D., Rubio, M. C., Guida-Johnson, B., Gomez, L., & Rubio, C. (2020). Disentangling the concept of "South American Arid Diagonal". *Journal of Arid Environments, 175*, 104089.

Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography, 38*(5), 541-545. doi:10.1111/ecog.01132

Akaike, H. (1973). Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov, F. Csaki (Eds.), *Second International Symposium on Information Theory*. Budaoest: Akademiai Kiado.

Alejandro-Troncoso, A., & Romero, E. J. (1998). Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. *Monographs in Systematic Botany, 68*, 149-172.

Almeida, E. A., Packer, L., Melo, G. A., Danforth, B. N., Cardinal, S. C., Quinteiro, F. B., & Pie, M. R. (2019). The diversification of neopasiphaeine bees during the Cenozoic (Hymenoptera: Colletidae). *Zoologica Scripta, 48*(2), 226-242. doi:10.1111/zsc.12333

Almeida, F. C., Bonvicino, C. R., & Cordeiro-Estrela, P. (2007). Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 42*(2), 449-466. doi:10.1016/j.ympev.2006.07.005

Almeida, R. F., Amorim, A. M. A., & Berg, C. (2018). Timing the origin and past connections between Andean and Atlantic seasonally dry tropical forests in South America: insights from the biogeographical history of *Amorimia* (Malpighiaceae). *Taxon, 67*(4), 739-751. doi:10.12705/674.4

Amaral, F. R., Thom, G., Lima-Ribeiro, M. S., Alvarado-Serrano, D. F., Montesanti, J. A., Pellegrino, K. C., ... & Maldonado-Coelho, M. (2021). Rugged relief and climate promote isolation and divergence between two neotropical cold-associated birds. *Evolution, 75*(10), 2371-2387. doi:10.1111/evo.14318

Amidon, W. H., Fisher, G. B., Burbank, D. W., Ciccioli, P. L., Alonso, R. N., Gorin, A. L., ... & Christoffersen, M. S. (2017). Mio-Pliocene aridity in the south-central Andes associated with Southern Hemisphere cold periods. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 114*(25), 6474-6479.

Anzótegui, L. M., & Herbst, R. (2004). Megaflora (hojas y frutos) de la Formación San José (Mioceno Medio) en río Seco, departamento Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana, 41*(3), 423-436. Retrieved from https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana/article/ view/835

Ávila, L. J. (2002). Geographic distribution of lizards of the genus Teius (Squamata: Teiidae: Teiinae) in southern South America. *Biogeographica, 78*(1), 15-33.

Ávila, L. J., Acosta, J. C., & Murúa, A. F. (1998). Herpetofauna de la provincia de San Juan, Argentina: lista comentada y distribución geográfica. *Cuadernos de Herpetologıa, 12*(1), 11-29. Retrieved from http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/6298

Avise, J. C. (2000). Phylogeography: the history and formation of species. Harvard university press.

Azevedo, J. A. R., Collevatti, R. G., Jaramillo, C. A., Strömberg, C. A. E., Guedes, T. B., Matos-Maraví, P., ... & Antonelli, A. (2020). On the young savannas in the land of ancient forests. In V. Rull, A. C. Carnaval (Eds.) Neotropical diversification. Berlin: Springer.

Baptista, L. F. (1978). A Revision of the Mexican Piculus (Picidae) Complex. *The Wilson Bulletin, 90*(2), 159-181.

Barreda, V. D. (1997). Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de Playa La Mina (provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la cuenca austral. *Ameghiniana, 34*(3), 283-294.

Bates, J. M., Tello, J. G., & Silva, J. M. C. (2003). Initial assessment of genetic diversity in ten bird species of South American Cerrado. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, 38*(2), 87-94. doi:10.1076/snfe.38.2.87.15924

Beati, L., Nava, S., Burkman, E. J., Barros-Battesti, D. M., Labruna, M. B., Guglielmone, A. A., ... & Faccini, J. L. (2013). *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787)(Acari: Ixodidae), the Cayenne tick: phylogeography and evidence for allopatric speciation. *BMC Evolutionary Biology, 13*(1), 1-20. doi:10.1186/1471-2148-13-267

Beheregaray, L. B. (2008). Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology, 17*(17), 3754-3774. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03857.x

Berv, J. S., Campagna, L., Feo, T. J., Castro-Astor, I., Ribas, C. C., Prum, R. O., & Lovette, I. J. (2021). Genomic phylogeography of the White-crowned Manakin *Pseudopipra pipra* (Aves: Pipridae) illuminates a continental-scale radiation out of the Andes. *BioRxiv, 713081*. doi:10.1016/j.ympev.2021.107205

Bocalini, F., Bolívar-Leguizamón, S. D., Silveira, L. F., & Bravo, G. A. (2021). Comparative phylogeographic and demographic analyses reveal a congruent pattern of sister relationships between bird populations of the northern and south-central Atlantic Forest. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 154*, 106973. doi:10.1016/j.ympev.2020.106973

Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.H., Xie D., ... & Drummond A. J. (2014). BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology, 10*(4), 1-6. doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537.

Brasil (1973). Projeto Radam. Parte das Folhas SC.23 Rio São Francisco e SC.24 Aracaju. Série Levantamento dos Recursos Naturais, Rio de Janeiro (Vol. 1). Rio de Janeiro, RJ: Ministério de Minas e Energia. Departamento Nacional de Produção Mineral.

Breitman, M. F., Avila, L. J., Sites Jr, J. W., & Morando, M. (2011). Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 59*(2), 364-376. doi:10.1016/j.ympev.2011.02.008

Brooks, D. R. (1990). Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology, 39*(1), 14-30. doi:10.2307/2992205

Brooks, D. R., & McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.

Brooks, D. R., Van Veller, M., & McLennan, D. A. (2001). How to do BPA, really. *Journal of Biogeography, 28*(3), 345-358. doi:10.1046/j.1365-2699.2001.00545.x

Brown, J. L., Cameron, A., Yoder, A. D., & Vences, M. (2014). A necessarily complex model to explain the biogeography of the amphibians and reptiles of Madagascar. *Nature Communications, 5*, 5046. doi:10.1038/ncomms6046.

Brown, J. L., Hill, D. J., Dolan, A. M., Carnaval, A. C., & Haywood, A. M. (2018). Paleoclim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific data, 5*(1), 1-9. doi:10.1038/sdata.2018.254

Buainain, N., Maximiano, M. F., Ferreira, M., Aleixo, A., Faircloth, B. C., Brumfield, R. T., ... & Ribas, C. C. (2021). Multiple species and deep genomic divergences despite little phenotypic differentiation in an ancient Neotropical songbird, *Tunchiornis ochraceiceps* (Sclater, 1860) (Aves: Vireonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 162*, 107206. doi:10.1016/j.ympev.2021.107206

Bywater-Reyes, S., Carrapa, B., Clementz, M., & Schoenbohm, L. (2010). Effect of late Cenozoic aridification on sedimentation in the Eastern Cordillera of northwest Argentina (Angastaco basin). *Geology, 38*(3), 235-238. doi:10.1130/G30532.1

Cadena, C. D., Cuervo, A. M., Céspedes, L. N., Bravo, G. A., Krabbe, N., Schulenberg, T. S., … & Fjeldså, J. (2020). Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *The Auk, 137*(2), ukz077. doi:10.1093/auk/ukz077

Caetano, S., Prado, D., Pennington, R. T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R. & Naciri, Y. (2008). The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology, 17*(13), 3147-3159. doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03817.x

Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science, 323*(5915), 785-789. doi:10.1126/science.1166955

Cei, J. M. (1986). *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas* (Monografie IV). Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali Torino.

Cei, J. M., & Roig, V. G. (1973). Fauna y ecosistemas del oeste árido argentino: I- Reptiles de la provincia de Mendoza. *Deserta, 4*(1), 69–91.

Cheng, L., Connor, T. R., Sirén, J., Aanensen, D. M., & Corander, J. (2013). Hierarchical and spatially explicit clustering of DNA sequences with BAPS software. *Molecular biology and evolution, 30*(5), 1224-1228. doi:10.1093/molbev/mst028

Cole, M. M. (1986). *The savannas: biogeography and geobotany*. London, UK: Academic Press.

Collevatti, R. G., Lima, N. E., & Vitorino, L. C. (2020). The Diversification of Extant Angiosperms in the South America Dry Diagonal. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp.547-568. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG.

Corander, J., Sirén, J., & Arjas, E. (2008). Bayesian spatial modeling of genetic population structure. *Computational Statistics, 23*(1), 111-129. doi:10.1007/s00180-007-0072-x

Côrtes, A. L. A., Rapini, A., & Daniel, T. F. (2015). The *Tetramerium* lineage (Acanthaceae: Justicieae) does not support the Pleistocene Arc hypothesis for South American seasonally dry forests. *American Journal of Botany, 102*(6), 992-1007. doi:10.3732/ajb.1400558

Costa, G. C., Hampe, A., Ledru, M. P., Martinez, P. A., Mazzochini, G. G., Shepard, D. B., ... & Carnaval, A. C. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography, 27*(3), 285-297. doi:10.1111/geb.12694

Costa, W. J., Amorim, P. F., & Mattos, J. L. O. (2018). Synchronic historical patterns of species diversification in seasonal aplocheiloid killifishes of the semi-arid Brazilian Caatinga. *PloS one, 13*(2), e0193021. doi:10.1371/journal.pone.0193021

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.

De Martonne, E. (1935). Problème des régions arides sud-américaines. *Annales de géographie, 44*(247), 1-27. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/23438061

De Schepper, S., Gibbard, P. L., Salzmann, U., & Ehlers, J. (2014). A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch. *Earth-Science Reviews, 135*, 83-102. doi:10.1016/j.earscirev.2014.04.003

DeAngelis, M. M., Wang, D. G., & Hawkins, T. L. (1995). Solid-phase reversible immobilization for the isolation of PCR products. Nucleic acids research, 23(22), 4742. doi:10.1093/nar/23.22.4742

DeFilippis, V. R., & Moore, W. S. (2000). Resolution of phylogenetic relationships among recently evolved species as a function of amount of DNA sequence: An empirical study based on woodpeckers (Aves: Picidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 16*(1), 143-160. doi:10.1006/mpev.2000.0780

Del-Rio, G., Silveira, L. F., Cavarzere, V., & Rego, M. A. (2013). A taxonomic review of the Golden-green Woodpecker, Piculus chrysochloros (Aves: Picidae) reveals the existence of six valid taxa. *Zootaxa, 3626*, 531-542. doi:10.11646/zootaxa.3626.4.7

Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., ... & Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience, 67*(6), 534-545. doi:10.1093/biosci/bix014

Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D. R., Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. (2003). Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhinini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean society, 80*(2), 339-352. doi:10.1046/j.1095-8312.2003.00243.x

Donoghue, M. J., & Moore, B. R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology, 43*(2), 261-270. doi:10.1093/icb/43.2.261

Dowsett, H., Dolan, A., Rowley, D., Moucha, R., Forte, A. M., Mitrovica, J. X., ... & Foley, K. (2016). The PRISM4 (mid-Piacenzian) paleoenvironmental reconstruction. *Climate of the Past, 12*(7), 1519-1538. doi:10.5194/cp-12-1519-2016

Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology, 7*, 214. doi:10.1186/1471-2148-7-214

Dufort, M. J. (2016). An augmented supermatrix phylogeny of the avian family Picidae reveals uncertainty deep in the family tree. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 94*, 313-326. doi:10.1016/j.ympev.2015.08.025

Ebach, M. C., Humphries, C. J., Newman, R. A., Williams, D. M., & Walsh, S. A. (2005). Assumption 2: opaque to intuition? Journal of Biogeography, 32(5), 781-787. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01283.x

Excoffier, L., & Lischer, H. E. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows.

Molecular ecology resources, 10(3), 564-567. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x

Ezcurra, E. (2006). *Global deserts outlook*. UNEP/Earthprint.

Fabre, P. H., Upham, N. S., Emmons, L. H., Justy, F., Leite, Y. L., Carolina Loss, A., ... & Douzery, E. J. (2017). Mitogenomic phylogeny, diversification, and biogeography of South American spiny rats. *Molecular Biology and Evolution, 34*(3), 613-633. doi:10.1093/molbev/msw261

Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics, 5*(4), 417-419. doi:10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x

Folinsbee, K. E., & Evans, D. C. (2012). A protocol for temporal calibration of general area cladograms. *Journal of biogeography, 39*(4), 688-697. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02643.x

Fonseca, E. M., Duckett, D. J., & Carstens, B. C. (2021). P2C2M. GMYC: An R package for assessing the utility of the Generalized Mixed Yule Coalescent model. *Methods in Ecology and Evolution, 12*(3), 487-493. doi:10.1111/j.2041-210x.2010.00016.x

Fonseca, E. M., Gehara, M., Werneck, F. P., Lanna, F. M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., ... & Garda, A. A. (2018). Diversification with gene flow and niche divergence in a lizard species along the South American “diagonal of open formations”. *Journal of Biogeography, 45*(7), 1688-1700. doi:10.1111/jbi.13356

Fordham, D. A., Saltré, F., Haythorne, S., Wigley, T. M., Otto-Bliesner, B. L., Chan, K. C., & Brook, B. W. (2017). PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography, 40*(11), 1348-1358. doi:10.1111/ecog.03031

Franck, A. R., Cochrane, B. J., & Garey, J. R. (2013). Phylogeny, biogeography, and infrageneric classification of Harrisia (Cactaceae). *Systematic Botany, 38*(1), 210-223. doi:10.1600/036364413X662105

Franco, F. F., Silva, G. A. R., Moraes, E. M., Taylor, N., Zappi, D. C., Jojima, C. L., & Machado, M. C. (2017). Plio-Pleistocene diversification of Cereus (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera. *Botanical Journal of the Linnean Society, 183*(2), 199-210. doi:10.1093/botlinnean/bow010

Furley, P. A., & Metcalfe, S. E. (2007). Dynamic changes in savanna and seasonally dry vegetation through time. *Progress in Physical Geography, 31*(6), 633-642. doi:10.1177/0309133307087087

Garralla, S., Muruaga, N. B., & Cuadrado, G. (2008). Morfología polínica de especies argentinas de Rebutia S. str. (Cactaceae, Cactoideae). *Darwiniana, 46*(2), 270-278. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/23228358

Garreaud, R. D. (2009). The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences, 22*, 3-11. doi:10.5194/adgeo-22-3-2009

Gioncada, A., Vezzoli, L., Mazzuoli, R., Omarini, R., Nonnotte, P., & Guillou, H. (2010). Pliocene intraplate-type volcanism in the Andean foreland 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

Gourou, P., & Papy, L. (1966). *Géographie, classes terminales: les grandes puissances*. Classiques Hachette.

Gourou, P., & Papy, L. (1967). *Compendio de geografía general*. Madrid, España: Ediciones RIALP.

Gregory-Wodzicki, K. M. (2002). A late Miocene subtropical-dry flora from the northern Altiplano, Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 180*(4), 331-348. doi:10.1016/S0031-0182(01)00434-5

Gregory-Wodzicki, K. M., McIntosh, W. C., & Velasquez, K. (1998). Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences, 11*(6), 533-560. doi:10.1016/S0895-9811(98)00031-5

Hanagarth, W. (1993). Acerca de la geoecología de las sabanas del Beni en el noreste de Bolivia. La Paz, Bolivia: Instituto de Ecología.

Heled, J., & Drummond, A. J. (2009). Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular biology and evolution, 27*(3), 570-580. doi:10.1093/molbev/msp274

Hernández, R. M., Jordan, T. E., Farjat, A. D., Echavarría, L., Idleman, B. D., & Reynolds, J. H. (2005). Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences, 19*(4), 495-512. doi:10.1016/j.jsames.2005.06.007

Hewitt, G. M. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society, 58*, 247-276. doi:10.1111/j.1095-8312.1996.tb01434.x.

Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics, 17*, 754–755. doi:10.1093/bioinformatics/17.8.754

Hulka, C., & Heubeck, C. (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.

Hynek, S. A., Passey, B. H., Prado, J. L., Brown, F. H., Cerling, T. E., & Quade, J. (2012). Small mammal carbon isotope ecology across the Miocene–Pliocene boundary, northwestern Argentina. *Earth and Planetary Science Letters, 321*, 177-188. doi:10.1016/j.epsl.2011.12.038

Inglis, P. W., & Cavalcanti, T. B. (2018). A molecular phylogeny of the genus *Diplusodon* (Lythraceae), endemic to the campos rupestres and cerrados of South America. *Taxon, 67*(1), 66-82. doi:10.12705/671.5

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2004). De Biomas do Brasil. Escala 1:5.000.000. Rio de Janeiro: IBGE. Retrieved from https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/geologia/15822-geologia-1-250-000.html?=&t=acesso-ao-produto.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. (2018). Base geológica vetorial contínua do Brasil. Escala 1:250.000. Rio de Janeiro, RJ: IBGE. Retrieved from https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes-ambientais/ geologia/15822-geologia-1-250-000.html?=&t=acesso-ao-produto.

International Commission on Stratigraphy (2018). International Stratigraphic Chart. Retrieved from https://stratigraphy.org/timescale

Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., ... & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific data, 4*(1), 1-20. doi:10.1038/sdata.2017.122

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., ... & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics, 28*(12), 1647-1649. doi:10.1093/bioinformatics/bts199

Kleinert, K., & Strecker, M. R. (2001). Climate change in response to orographic barrier uplift: paleosolo and stable isotope evidence from the late Neogene Santa Maria basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin, 113*(6), 728-742. doi:10.1130/0016-7606(2001)113<0728: CCIRTO> 2.0.CO;2

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution, 35*(6), 1547. doi:10.1093/molbev/msy096

Ladiges, P. Y. (1998). Biogeography after Burbidge. *Australian Systematic Botany, 11*(2), 231-242. doi:10.1071/SB97009

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S. Y., & Guindon, S. (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution, 29*(6), 1695-1701. doi:10.1093/molbev/mss020

Lanna, F. M., Werneck, F. P., Gehara, M., Fonseca, E. M., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., ... & Garda, A. A. (2018). The evolutionary history of *Lygodactylus* lizards in the South American open diagonal. *Molecular phylogenetics and evolution, 127*, 638-645. doi:10.1016/j.ympev.2018.06.010

LaRiviere, J. P., Ravelo, A. C., Crimmins, A., Dekens, P. S., Ford, H. L., Lyle, M., & Wara, M. W. (2012). Late Miocene decoupling of oceanic warmth and atmospheric carbon dioxide forcing. *Nature, 486*(7401), 97-100. doi:10.1038/nature11200

Latorre, C., Quade, J., & McIntosh, W. C. (1997). The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters, 146*(1-2), 83-96. doi:10.1016/S0012-821X(96)00231-2

Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartin, I. (2019). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography, 46*(1), 238-250. doi:10.1111/jbi.13481

Leite, K. C. E., Seixas, G. H. F., Berkunsky, I., Collevatti, R. G., & Caparroz, R. (2008). Population genetic structure of the blue-fronted Amazon (Amazona aestiva, Psittacidae: Aves) based on nuclear microsatellite loci: implications for conservation. *Genetics and Molecular Research, 7*, 819-829. doi: 10.4238/vol7-3gmr474

Lima-Rezende, C. A., Rocha, A. V., Júnior, A. F. C., Martins, É. D. S., Vasconcelos, V., & Caparroz, R. (2019). Late Pleistocene climatic changes promoted demographic expansion and population reconnection of a Neotropical savanna-adapted bird, *Neothraupis fasciata* (Aves: Thraupidae). PloS one, 14(3), e0212876. doi:10.1371/journal.pone.0212876

Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A. T., & Pennington, R. T. (2011). Neotropical Seasonally Dry Forest: diversity, endemism, and biogeography of woody plants pp.3–21. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, & Ceballos, G. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forest: Ecology and Conservation*. Island Press.

Luebert, F., Lörch, M., Acuña, R., Mello-Silva, R., Weigend, M., & Mutke, J. (2020). Clade-specific biogeographic history and climatic niche shifts of the southern Andean-southern Brazilian disjunction in plants. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical diversification: patterns and processes* pp.661-682. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. doi:10.1007/978-3-030-31167-4_24

Macedo, R. H. F. (2002). The avifauna: ecology, biogeography, and behavior. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savana* (1st ed.) pp 242-265. UK: Columbia University Press.

Machado, A. F., Nunes, M. S., Silva, C. R., Dos Santos, M. A., Farias, I. P., da Silva, M. N. F., & Anciães, M. (2019). Integrating phylogeography and ecological niche modelling to test diversification hypotheses using a Neotropical rodent. *Evolutionary ecology, 33*(1), 111-148. doi:10.1007/s10682-019-09968-1

Machado, T., Silva, V. X., & Silva, M. J. D. J. (2014). Phylogenetic relationships within *Bothrops neuwiedi* group (Serpentes, Squamata): Geographically highly-structured lineages, evidence of introgressive hybridization and Neogene/Quaternary diversification. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 71*, 1-14. doi:10.1016/j.ympev.2013.10.003

Maciel, N. M., Collevatti, R. G., Colli, G. R., & Schwartz, E. F. (2010). Late Miocene diversification and phylogenetic relationships of the huge toads in the *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) species group (Anura: Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 57*(2), 787-797. doi:10.1016/j.ympev.2010.08.025

Magalhães, I. L. F., Neves, D. M., Santos, F. R., Vidigal, T. H. D. A., Brescovit, A. D., & Santos, A. J. (2019). Phylogeny of Neotropical *Sicarius* sand spiders suggests frequent transitions from deserts to dry forests despite antique, broad-scale niche conservatism. *Molecular phylogenetics and evolution, 140*, 106569. doi:10.1016/j.ympev.2019.106569

Magalhães, I. L.F., Oliveira, U., Santos, F. R., Vidigal, T. H., Brescovit, A. D., & Santos, A. J. (2014). Strong spatial structure, Pliocene diversification and cryptic diversity in the Neotropical dry forest spider *Sicarius cariri*. *Molecular Ecology, 23*(21), 5323-5336. Retrieved from http://hdl.handle.net/11336/84490

Malherbe, A. (1862). *Monographie des Picidées*. Metz: Société d"Histoire naturelle de Moselle.

Malumián, N. (1999). La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.557-612. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Marinho-Filho, J., Rodrigues, F. H. G., & Juarez, K. M. (2002). The Cerrado mammals: diversity, ecology, and natural history. In P. S. Oliveira, R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savana* pp.266-284. New York, NY: Columbia University Press.

Markgraf, V., Romero, E., & Villagran, C. (1996). History and paleoecology of South American Nothofagus forests. In T. T. Veblen, R. S. Hill, & J. Read (Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests* pp.354-386. Yale University Press.

Marques Silva, S., Peterson, A. T., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., ... & Aleixo, A. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Science Advances, 5*(7), eaat5752. doi:10.1126/sciadv.aat5752

Marshall, L. G., Swisher III, C. C., Lavenu, A., Hoffstetter, R., Hoffstetter, F., & Curtis, G. H. (1992). Geochronology of the mammal-bearing Late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences, 5*(1), 385-389. doi:10.1016/0895-9811(92)90056-5

Mautino, L. R., & Anzótegui, L. M. (2002). Palinología de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior), en Río Vallecito, provincia de Catamarca, Argentina. Parte 2. Polen. *Ameghiniana, 39*(3), 271-284.

Miranda, L. S., Prestes, B. O., & Aleixo, A. (2021). Molecular systematics and phylogeography of a widespread Neotropical avian lineage: evidence for cryptic speciation with protracted gene flow throughout the Late Quaternary. *Biological Journal of the Linnean Society, 132*(2), 431-450. doi:10.1093/biolinnean/blaa193

Miranda, N. E. O., Maciel, N. M., Lima-Ribeiro, M. S., Colli, G. R., Haddad, C. F. B., & Collevatti, R. G. (2019). Diversification of the widespread neotropical frog Physalaemus cuvieri in response to Neogene-Quaternary geological events and climate dynamics. *Molecular phylogenetics and evolution, 132*, 67-80. doi:10.1016/j.ympev.2018.11.003

Moncrieff, G. R., Bond, W. J., & Higgins, S. I. (2016). Revising the biome concept for understanding and predicting global change impacts. *Journal of Biogeography, 43*(5), 863-873. doi:10.1111/jbi.12701

Moraes-Santos, H., Villanueva, J. B., & Toledo, P. M. (2011). New remains of a gavialoid crocodilian 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

Morando, M., Medina, C. D., Avila, L. J., Perez, C. H., Buxton, A., & Sites Jr, J. W. (2014). Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zoologica Scripta, 43*(3), 249-260. doi:10.1111/zsc.12052

Morando, M., Olave, M., Avila, L. J., Baker, E., & Sites Jr, J. W. (2015). Molecular phylogeny of the lizard clade Leiosaurae endemic to southern South America. *Herpetologica, 71*(4), 322-331. doi:10.1655/HERPETOLOGICA-D-14-00067

Moura, C. C. D. M., Araujo, H. F. D., Aleixo, A., Wink, M., & Fernandes, A. M. (2018). The role of landscape change and paleoclimatic events in shaping the evolutionary history of the *Polioptila gnatcatchers* (Passeriformes, Polioptilidae) with emphasis on species associated with open habitats. *Journal of Avian Biology, 49*(5), jav-012409. doi:10.1111/jav.01692

Moura, C. R., Dutra, T. L., Wilberger, T., Lages, G. A., & Medeiros, V. C. (2008). Flora inédita de angiospermas para a bacia de Boa Vista, Paraíba, Brasil. In D. R. Boardman (Ed.), *Boletim de Resumos do XII Simpósio de Paleobotânicos e Palinólogos* pp.28-41. Porto Alegre, Brazil: Associacíon Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología.

Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M., & Anderson, R. P. (2014). ENM eval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in ecology and evolution, 5*(11), 1198-1205. doi:10.1111/2041-210X.12261

Nascimento, F. F., Lazar, A., Menezes, A. N., Durans, A. D. M., Moreira, J. C., Salazar-Bravo, J., ... & Bonvicino, C. R. (2013). The role of historical barriers in the diversification processes in open vegetation formations during the Miocene/Pliocene using an ancient rodent lineage as a model. *PLoS One, 8*(4), e61924. doi:10.1371/journal.pone.0061924

Nascimento, J. C. S., Morales, M. J. A., Arroyo-Pérez, W. Y., José, J., Quast, M. P., & Solferini, V. N. (2020). Tropical and subtropical South America: A study

of community turnover across environmental gradients. In V. Rull, & A. C. Carnaval (Eds.), *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* pp.71-83. Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG. doi:10.1007/978-3-030-31167-4_4

Navone, S., Abraham, E., Bargiela, M., Dent, D. L., Espoz-Alsina, C., Maggi, A., ... & Massad, W. (2006). State and trends of the world's deserts. In E. Ezcurra (Ed.), *Global Deserts Outlook* pp.73-88. Nairobi, Quênia: UNEP/Earthprint.

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1991a). Standard assumptions for biogeographic analysis. *Australian Systematic Botany, 4*(1), 41-58. doi:10.1071/SB9910041

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1991b). Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology, 40*(4): 470-485. doi:10.1093/sysbio/40.4.470

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1992). Information Content and Fractional Weight of Three-Item Statements. *Systematic Biology, 41*(4), 490-494. doi:10.2307/2992590

Nelson, G. J., & Ladiges, P. Y. (1996). *Paralogy in Cladistic Biogeography and Analysis of Paralogy-Free Subtrees*. New York, NY: The American Museum of Natural History.

Nelson, G. J., & Platnick, N. I. (1981). Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. *Systematic Biology, 59*(5), 612-614. doi:10.1093/sysbio/syq050

Nelson, G. J., & Platnick, N. I. (1991). Three-taxon statements: A more precise use of parsimony? *Cladistics, 7*(4), 351-366. doi:10.1111/j.1096-0031.1991.tb00044.x

Nelson, T.H. (1912). New Birds from Panama and Vicinity. *Smithsonian Miscellaneous Collection, 60*, 3–4.

Norambuena, H. V., Van Els, P., Muñoz-Ramírez, C. P., & Victoriano, P. F. (2018). First steps towards assessing the evolutionary history and phylogeography of a widely distributed Neotropical grassland bird (Motacillidae*: Anthus correndera*). *PeerJ, 6*, e5886. Doi:10.7717/peerj.5886

Oberholser, H. C. (1923). *Chloronerpes* Swainson versus *Piculus* Spix. *Proceedings of Biological Society of Washington, 36*, 201–202.

Ortiz-Jaureguizar, E. (1998). Paleoecologia y evolucion de la fauna de mamiferos de América del Sur durante la “Edad de las planicies australes” (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geologicos, 54*(3-4), 161-169. Retrieved from https://estudiosgeol.revistas.csic.es/index.php/estudiosgeol/article/view/215

Ortiz-Jaureguizar, E., & Cladera, G. A. (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. Journal of Arid Environments, 66 (3), 498-532. doi:10.1016/j.jaridenv.2006.01.007

Otto-Bliesner, B. L., Marshall, S. J., Overpeck, J. T., Miller, G. H., Hu, A., & CAPE Last Interglacial Project members. (2006). Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science, 311*(5768), 1751-1753. doi:10.1126/science.1120808

Page, R. D. M. (1993). Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Systematic Biology, 42*(2), 77-84. doi:10.1093/sysbio/42.1.77

Page, R. D. M. (1994). Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology, 43*(1), 58-77. doi:10.1093/sysbio/43.1.58

Palazzesi, L., & Barreda, V. (2012). Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature communications, 3*(1), 1-6. doi:10.1038/ncomms2299

Palazzesi, L., Barreda, V. D., Cuitiño, J. I., Guler, M. V., Tellería, M. C., & Santos, R. V. (2014). Fossil pollen records indicate that Patagonian desertification was not solely a consequence of Andean uplift. *Nature communications, 5*(1), 1-8. doi:10.1038/ncomms4558

Pascual, R. (2006). Evolution and geography: the biogeographic history of south american land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 93*(2), 209-230. doi:10.3417/0026-6493(2006)93[209:EAGTBH]2.0.CO;2

Pascual, R., & Ortiz-Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. In J. G. Fleagle, & A. L. Rosenberger (Eds.), *The Platyrrhine fossil record* pp.23-60. San Diego, CA: Academic Press. doi:10.1016/B978-0-12-260345-7.50006-0

Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J., & Bond, M. (1985). Main pathways of mammalian diversification in South America. In F. G. Stehli, S. D. Webb (Eds.), *The great American biotic interchange* pp.219-247. Boston, MA: Springer. doi:10.1007/978-1-4684-9181-4_8

Pascual, R.; Ortiz-Jaureguizar, E., & Prado, J. L. (1996). Land-mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology, 30*, 265-319.

Pennington, R. T., Lewis, G. P., & Ratter, J. A. (2006). An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. In R. T. Pennington, G. P. Lewis, J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography and Conservation* pp.1-29. New York, NY: CRC Press Taylor & Francis Group.

Pennington, R. T., Richardson, J. E., & Lavin, M. (2006). Insights into the historical construction of species rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist, 172*(4), 605-616. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01902.x

Peters, J. L. (1948). *Check-list of birds of the world*. Cambridge: Harvard University Press.

Peulvast, J. P., Sales, V. C., Bétard, F., & Gunnell, Y. (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*(1-2), 39-60. doi:10.1016/j.gloplacha.2007.11.005Get

Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling, 190*(3-4), 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026

Pocco, M. E., Guzman, N., Plischuk, S., Confalonieri, V., Lange, C. E., & Cigliano, M. M. (2018). Diversification patterns of the grasshopper genus *Zoniopoda* Stål (Romaleidae, Acridoidea, Orthoptera) in open vegetation biomes of South America. *Systematic Entomology, 43*(2), 290-307. doi:10.1111/syen.12277

Pontes, G. M., Wainer, I., Taschetto, A. S., Gupta, A. S., Abe-Ouchi, A., Brady, E. C., ... & Zhang, Z. (2020). Drier tropical and subtropical Southern Hemisphere in the mid-Pliocene Warm Period. *Scientific reports, 10*(1), 1-11. doi:10.1038/s41598-020-68884-5

Prado, D. E., & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distribution in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden, 80*(4), 902-927. doi:10.2307/2399937

Quattrocchio, M. E., & Sarjeant, W. A. (2003). Dinoflagellates from the Chorrillo Chico Formation (Paleocene) of southern Chile. *Ameghiniana, 40*(2), 129-153.

Retrieved from https://ameghiniana.org.ar/index.php/ameghiniana /article/view/950

R Development Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing website. doi:10.1007/978-3-540-74686-7

Rabassa, J. (1999). Cuaternario de la cordillera patagónica y Tierra del Fuego. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.710-714. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Rambaut, A., & Drummond, A. J. (2007). Tracer. Available from http//beast.bio.ed.ac.uk/Tracer.

Ramos, A. C. S., Lemos-Filho, J. P., Ribeiro, R. A., Santos, F. R., & Lovato, M. B. (2007). Phylogeography of the tree Hymenaea stigonocarpa (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of Quaternary climate changes in the Brazilian Cerrado. *Annals of botany, 100*(6), 1219-1228. doi:10.1093/aob/mcm221

Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., Bridgewater, S. (1997). The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of botany, 80*(3), 223-230. doi:10.1006/anbo.1997.0469

Ritter, C. D., Coelho, L. A., Capurucho, J. M., Borges, S. H., Cornelius, C., & Ribas, C. C. (2021). Sister species, different histories: comparative phylogeography of two bird species associated with Amazonian open vegetation. *Biological Journal of the Linnean Society, 132*(1), 161-173. doi: 10.1093/biolinnean/blaa167

Rocha, A. V., Cabanne, G. S., Aleixo, A., Silveira, L. F., Tubaro, P., & Caparroz, R. (2020). Pleistocene climatic oscillations associated with landscape heterogeneity of the South American dry diagonal explains the phylogeographic structure of the narrow-billed woodcreeper (*Lepidocolaptes angustirostris*, Dendrocolaptidae). *Journal of Avian Biology, 51*(9). doi:10.1111/jav.02537

Rohrmann, A., Sachse, D., Mulch, A., Pingel, H., Tofelde, S., Alonso, R. N., & Strecker, M. R. (2016). Miocene orographic uplift forces rapid hydrological change in the southern central Andes. *Scientific reports, 6*(1), 1-7. doi:10.1038/srep35678

Roig, F. A., Roig-Juñent, S., & Corbalán, V. (2009). Biogeography of the Monte desert. *Journal of Arid Environments, 73*(2), 164-172. doi:10.1016/j.jaridenv.2008.07.016

Romero, E. J. (1993). South American Paleofloras. In P. Goldblatt (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America* pp.62-85. London, UK: Yale University Press.

Rosen, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic zoology, 27*(2), 159-188. doi:10.2307/2412970

Rozas, J. P., Librado, J. C., Sánchez-DelBarrio, X., & Rozas, R. (2010). *DnaSP version 5.10.1 (Selfextracting file of 4.6 Mb)*. Universitat de Barcelona.

Salfity, J. A., & Marquillas, R. A. (1999). The Cretaceous-Tertiary basin of argentinian north. In R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina* pp.613-626. Buenos Aires, Argentina: Instituto de Geología y Recursos Minerales.

Sanmartín, I. (2010). Evolutionary biogeography: An integrative approach. *Systematic Biology, 59*(4), 486-488. doi:10.1093/sysbio/syq016

Savit, A. Z., & Bates, J. M. (2015). Right around the Amazon: the origin of the circum-Amazonian distribution in Tangara cayana. *Journal of Vertebrate Biology, 64*(3), 273-283. doi:10.25225/fozo.v64.i3.a8.2015

Sclater, P. L., & Salvin, O. (1875). On Venezuelan Birds collected by Mr. A. Goering. *Proceedings of the Zoological Society of London, 5*, 234–238. doi:10.1111/j.1469-7998.1869.tb07326.x

Scolaro, A. (2006). *Reptiles Patagónicos Norte. Una Guía de Campo*. Comodoro Rivadavia, Argentina: Universidad Nacional de la Patagonia.

Silva, J. M. C., Barbosa, L. C. F., Leal, I. R., & Tabarelli, M. (2017). The Caatinga: understanding the challenges. In J. M. C. Silva, I. R. Leal & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* pp.3-19. Cham, Switzerland: Springer International Publishing.

Silvestro, D., & Michalak, I. (2010). RAxML GUI: a graphical front-end for RAxML. *Organisms Diversity & Evolution, 12*, 335–337. doi:10.1007/s13127-011-0056-0

Simon, M. F., Grether, R., Queiroz, L. P., Skema, C., Pennington, R. T., & Hughes, C. E. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 106*(48), 20359-20364. doi:10.1073/pnas.0903410106

Snethlage, E. (1907). Neue Vogelarten aus Südamerika. *Ornithologische Monatsberichte, 15*, 160–164. Retrieved from http://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30-1092138

Solbrig, O. T., & Orians, G. H. (1977). The adaptive characteristics of desert plants: a cost/benefit analysis of photosynthesis leads to predictions about the types and distributions of desert plants. *American Scientist, 65*(4), 412-421. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/27847962

Sousa-Neves, T., Aleixo, A., & Sequeira, F. (2013). Cryptic patterns of diversification of a widespread Amazonian Woodcreeper species complex (Aves: Dendrocolaptidae) inferred from multilocus phylogenetic analysis: Implications for historical biogeography and taxonomy. *Molecular phylogenetics and evolution, 68*(3), 410-424. doi:10.1016/j.ympev.2013.04.018

Spix, J. B. (1824). *Avium species novae, quas in itinere per Brasilian annis*. Monachii: Typis Franc. Seraph. Hubschmanni.

Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics, 22*(21), 2688-2690. doi:10.1093/bioinformatics/btl446

Tauber, A. A. (1997). Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana, 34*, 517-529.

Távora, V. A., Santos, A. A. R., & Neto-Araújo, R. (2010). Localidades fossilíferas da Formação Pirabas (Mioceno Inferior). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais, 5*(2), 207-224. Retrieved from http://scielo.iec.gov.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1981-81142010000200008&lng=pt&tlng=pt.

The Nature Conservancy (2009). Terrestrial ecoregions of the world. Retrieved from http://maps.tnc.org/files/metadata/TerrEcos.xml.

Thode, V. A., Sanmartín, I., & Lohmann, L. G. (2019). Contrasting patterns of diversification between Amazonian and Atlantic forest clades of Neotropical lianas (Amphilophium, Bignonieae) inferred from plastid genomic data. *Molecular phylogenetics and evolution, 133*, 92-106. doi:10.1016/j.ympev.2018.12.021

Todd, W. E. C. (1937). New South American Birds. *Annals of the Carnegie Museum, 25*, 243-255.

Torra, R. (2005). The Chaco Paraná Basin rift basin system. An approach to the tectonic-stratigraphical evolution from the Late Cretaceous to Quaternary. South America. *Ciência e Natura, 27*(2), 25-64. doi:10.5902/2179460X9676

Torres-Carvajal, O., Echevarría, L. Y., Lobos, S. E., Venegas, P. J., & Kok, P. J. (2019). Phylogeny, diversity and biogeography of Neotropical sipo snakes (Serpentes: Colubrinae: *Chironius*). *Molecular phylogenetics and evolution, 130*, 315-329. doi:10.1016/j.ympev.2018.10.022

Trewick, S. (2017). Plate tectonics in biogeography. In S. D. Brunn (Ed.), *International encyclopedia of geography: people, the Earth, environment and technology* pp.1-9. Wiley. doi:10.1002/9781118786352.wbieg0638

Turchetto-Zolet, A. C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., & Palma-Silva, C. (2013). Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular ecology, 22*(5), 1193-1213. doi:10.1111/mec.12164

United Nations Environment Programme [UNEP] (1997). *World Atlas of Desertification*, 2nd. ed. Oxford University Press.

Valenciennes, P.H. (1826). Le Pic Gorge Jaune (Picus polyzonus). In: F. G. Levreault (Ed.), *Dictionnaire des Sciences Naturelles* pp.170–171. Paris: Bibliothèque municipale de Lyon.

Vieillot, L. J. P. (1818). Le Pic Vert Doré, Picus chrysochloros. In Société de Naturalistes et d"Agriculteurs (Eds.), *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle Appliquée aux Arts* pp.98. Crez Deterville, Paris: Societé de Naturalistes et D'Agriculteurs.

Villela, F. N. J., & Nogueira, C. (2011). Geologia e geomorfologia da estação ecológica Serra Geral do Tocantins. *Biota Neotropica, 11*(1), 217-229. doi:10.1590/S1676-06032011000100023

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*(1), 393-426. Retrieved from https://www.jstor.org/stable/2096755

Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews, 30*, 1630–1648. doi:10.1016/j.quascirev.2011.03.009

Werneck, F. P., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., & Sites, Jr, J. W. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the South American "dry diagonal": Integrating continent-wide phylogeography and distribution

modeling of geckos. *Evolution: International Journal of Organic Evolution, 66*(10), 3014-3034. doi:10.1111/j.1558-5646.2012.01682.x

Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites Jr, J. W., & Costa, G. C. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography, 39*(9), 1695-1706. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02715.x

Wilkinson, M. (1994). Common cladistic information and its consensus representation: reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Systematic Biology, 43*(3), 343–368. doi:10.1093/sysbio/ 43.3.343

Winkler, H., & Christie, D. A. (2002). Family Picidae (Woodpeckers). In J. Del-Hoyo, A. Elliot, & J. Sargatal (Eds.), *Handbook of the Birds of the World - Jacamars to Woodpeckers* pp.296-555. Barcelona: Lynx Editions.

Winkler, H., Christie, D. A., & Kirwan, G. M. (2020). Golden-green Woodpecker (*Piculus chrysochloros*), version 1.0. In J. Del-Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Birds of the World*. Ithaca, NY, USA: Cornell Lab of Ornithology. doi:10.2173/bow.gogwoo1.01

Woodward, F. I., Lomas, M. R., & Kelly, C. K. (2004). Global climate and the distribution of plant biomes. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences, 359*(1450), 1465-1476. doi:10.1098/rstb.2004.1525

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to the present. *Science, 292*(5517), 686-693. doi:10.1126/science.1059412

Zanella, F. C. V. (2011). Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul. In C. J. B. Carvalho & E. A. B. Almeida (Eds.), *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos* pp.198-220. São Paulo, Brazil: Roca.

Zaragueta-Bagils, R., Ung, V., Grand, A., Vignes-Lebbe, R., Cao, N., & Ducasse, J. (2012). LisBeth: New cladistics for phylogenetics and biogeography. *Comptes Rendus Palevol, 11*(8), 563–566. doi:10.1016/j.crpv.2012.07.002