

Processos Evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica

Evolutionary Processes in the Amazon and Atlantic Forest

Henrique Batalha-Filho

Instituto de Biologia, Universidade
Federal da Bahia, Salvador, BA.

henrique.batalha@outlook.com

Cristina Yumi Miyaki

Instituto de Biociências,
Universidade de São Paulo, São
Paulo, SP.

cymiyaki@usp.br

BATALHA-FILHO, Henrique; MIYAKI, Cristina Yumi. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica. *FRONTEIRAS: Journal of Social, Technological and Environmental Science*, Anápolis-Goiás, v.3, n.2, jul.-dez. 2014, p.34-44.

Resumo

A Floresta Amazônica e a Mata Atlântica estão entre os ecossistemas com os maiores índices de biodiversidade do mundo, e estão separadas pela diagonal de áreas abertas da América do Sul, que é formada pelos biomas Chaco, Cerrado e Caatinga. Na Mata Atlântica estudos sobre evolução e biogeografia têm mostrado que os ciclos glaciais do Pleistoceno tiveram importante papel na diversificação da biota residente em suas florestas. Além disso, outros estudos apontam que atividades tectônicas ocorridas durante o fim do Terciário e no Quaternário possivelmente contribuíram para a diversificação de algumas linhagens. Contudo, na Amazônia, o estabelecimento da drenagem atual da bacia do Rio Amazonas tem sido atribuído como um dos principais mecanismos responsáveis para a origem da biota residente no bioma. Ademais, o soerguimento dos Andes também vem sendo apontado como um dos mecanismos responsáveis pela diversificação da Amazônia. Entretanto, tanto na Mata Atlântica quanto na Amazônia, a origem da biodiversidade parece ter sido produto de uma história bastante complexa, e assumir que esta diversificação foi originada por um ou poucos processos evolutivos é simplista demais. O que parece ter acontecido nestas florestas foi um processo de diversificação contínuo ao longo do tempo, e extremamente complexo com diversas forças atuantes.

Palavras-Chave: Biogeografia; Região Neotropical; Biodiversidade.

Abstract

The Amazon and the Atlantic Forest biomes are amongst ecosystems with high levels of biodiversity in the world, and are separated by a broad diagonal of more xeric habitats comprising the Chaco, the Cerrado uplands, and the Caatinga. In the last decade, studies on biogeography and evolution of the Atlantic Forest have showed that

that Pleistocene glacial cycles played an important role on the diversification of its biota. Furthermore, tectonic activities in the late Tertiary and the Quaternary may have contributed for the diversification of some lineages. Nevertheless, in the Amazon, establishment of current drainage of Amazon River basin could be responsible for the diversification of the organisms from this biome. Moreover, the uplift of the Andes was pointed as a driver for diversification in Amazonian forests. Notwithstanding, both in the Atlantic Forest and the Amazon, the origin of biodiversity seems to have been the product of a complex history, and assume that this diversification was originated by one or a few evolutionary processes is too simplistic. Thus, what seems to have happen in these forests was an ongoing process of diversification over time, and extremely complex with many interacting forces.

Keywords: Biogeograph; Neotropical Region; Biodiversity.

Desde os tempos de Alfred Russel Wallace (1852) a região Neotropical intriga os naturalistas. Naquela época esse pesquisador britânico, que também é conhecido por ser um dos pais da teoria da evolução, ficou intrigado com a elevada riqueza de espécies de macacos presentes nas florestas ao longo da bacia do Rio Amazonas. Ainda, Wallace (1852) notou que as espécies de diferentes gêneros apresentavam suas distribuições delimitadas pelos rios amazônicos, e postulou que aqueles rios poderiam ter alguma correlação com a origem das espécies, sendo um dos primeiros a propor uma hipótese biogeográfica para a origem da biota Neotropical. Desde Wallace muito conhecimento foi acumulado e mudanças de paradigmas aconteceram na Biologia e em outras áreas, e estas mudanças influenciaram a maneira pela qual os biólogos tentam inferir os eventos do passado, buscando encontrar respostas para tamanha diversidade de vida na Terra. Dentre estas mudanças podemos destacar a proposta do modelo de estrutura da molécula responsável por armazenar a informação genética dos organismos, o ácido desoxirribonucleico – DNA, por James Watson e Francis Crick na década de 50 (Watson & Crick 1953). Esse modelo, bem como outros avanços na biologia molecular e genética, permitiu aos biólogos acessar informações sobre como as espécies evoluíram ao longo tempo por meio da análise das mutações que ficam registradas nas moléculas de DNA. Com isso foi possível inferir uma árvore da vida muito mais precisa e completa (<http://tolweb.org/>), desde aquela apresentada por Charles Darwin no livro *A Origem das Espécies* em 1859. Além disso, estes avanços proporcionaram uma revolução na Biogeografia, permitindo inferir de uma nova maneira a história passada.

A biogeografia é uma ciência que procura entender como os organismos estão distribuídos geograficamente, tanto no passado como no presente, e quais padrões e processos ocorridos na Terra, tanto no passado quanto no presente, estão relacionados à biodiversidade que observamos

atualmente (Brown & Lomolino 2006). Há algum tempo os biogeógrafos reconhecem duas escolas clássicas dentro da biogeografia: a biogeografia ecológica e a biogeografia histórica. A biogeografia ecológica tem como foco entender como os processos ecológicos que aconteceram há um relativo curto intervalo de tempo atuaram nos padrões de distribuição dos seres vivos. Enquanto a biogeografia histórica concentra-se em entender como os processos que ocorreram no passado (ao longo de milhares a milhões de anos) influenciaram os padrões que observamos atualmente (Crisci et al. 2003). O objetivo central da biogeografia histórica vem sendo elaborar e desenvolver hipóteses sobre como a distribuição dos organismos se modificou sobre a Terra ao mesmo tempo em que a diversificação evolutiva das linhagens ocorria (Brown & Lomolino 2006). Nos últimos anos a Biogeografia tem contribuído muito para a compreensão da origem e da diversificação da biota residente nas florestas da América do Sul, em especial a Amazônia e Mata Atlântica (Carvalho & Almeida 2010, Turchetto-Zolet et al. 2013).

Amazônia e Mata Atlântica: Extensão e biodiversidade

As florestas da Amazônia (AM) e da Mata Atlântica (MA) estão entre os ecossistemas com os maiores índices de biodiversidade do mundo (Galindo-Leal & Câmara 2005, Hubbell et al. 2008), e estão separadas pela diagonal seca da América do Sul, que é formada pelos biomas Chaco, Cerrado e Caatinga (Fig. 1; Ab'Saber 1977).

A AM é conhecida mundialmente por sua grande biodiversidade, tanto aquática quanto terrestre, e contém cerca de 40% dos remanescentes florestais do planeta (Hubbell et al. 2008). Número de espécies que existem no bioma ainda está aumentando. Contudo suspeita-se que a AM abrigue nada menos do que 7500 espécies de lepidópteros (possivelmente cerca de 40% das espécies de borboletas do mundo), 1500 espécies de aves (cerca de um terço das aves do planeta) e cerca de 11200 espécies de árvores (Hubbell et al. 2008, Hoorn & Wesselingh 2010). A drenagem da bacia Amazônia cobre mais de 8 milhões de km² e tem a maior floresta tropical da Terra. O Rio Amazonas possui uma extensão de 6400 km e estende-se desde a sua origem na Cordilheira dos Andes até a sua foz no Oceano Atlântico, sendo considerado o maior rio do mundo em extensão. A bacia Amazônia inclui uma variedade de paisagens, como os enigmáticos Tepuis ao norte, as florestas de encosta no sopé dos Andes a oeste, e as florestas de várzea e terra firme na parte central da bacia (Hoorn & Wesselingh 2010).

Por sua vez, a MA é um dos 25 *hotspots* de biodiversidade reconhecidos no mundo por abrigar altos índices de biodiversidade e estar entre os biomas mais degradados do planeta (Myers et al. 2000). Estimativas recentes mostram que a MA está reduzida em 11,4% a 16% de sua

extensão original (Ribeiro et al. 2009). A biota da MA é extremamente rica e provavelmente abriga entre 1 a 8% de toda biodiversidade do planeta (Silva & Casteleti 2003). Esse alto índice de diversidade possivelmente está associado à heterogeneidade de habitats presentes na MA. Essa diversidade pode ser explicada pelas variações latitudinais, longitudinais e de altitude presentes no bioma: sendo que sua latitude se estende entre 1° ao 30° grau no continente sul americano, sua longitude vai de 35° a 60° graus, e a altitude varia desde o nível do mar até 2700 metros (Silva & Casteleti 2003). A combinação destes fatores proporciona uma grande possibilidade para existência de vários macro e micro-habitats ao longo do bioma.

Estado da Arte da Diversificação da Amazônia

Durante muitos anos a hipótese dos refúgios (Haffer 1969, Vanzolini & Williams 1970) foi atribuída como o mecanismo principal que deu origem à biodiversidade Amazônica. Entretanto, dados paleoecológicos revelaram a presença de florestas durante o último máximo glacial em alguns locais na AM (Colinvaux et al. 2000, Bush & Oliveira 2006). Assim, o cenário é bastante complexo.

Recentemente uma nova perspectiva sobre a origem da biodiversidade Amazônica tem emergido (Antonelli & Sanmartín 2011, Hoorn et al., 2010). Segundo esta teoria o soergimento dos Andes em conjunto com as incursões marinhas durante o Mioceno superior influenciaram na formação da drenagem atual da bacia Amazônica, bem como do sistema fluvial do norte da América do Sul (Hoorn et al. 2010). Ainda, o soergimento dos Andes desencadeou uma mudança climática no continente, pois esta cordilheira atua como um “paredão” que retém toda umidade que vem do Oceano Atlântico e, com isso, a AM se torna uma das florestas mais úmidas do mundo. Entretanto, ainda existem controvérsias em relação a esta hipótese (Rull 2011b), pois vários grupos se diversificaram durante o Quaternário (Rull 2008) e uma diversificação contínua ao longo do tempo seria atribuída como a hipótese mais plausível para a origem da biota neotropical (Rull 2011a).

Ainda mais recentemente estudos com aves têm mostrado que a hipótese dos rios como barreira ao fluxo gênico para animais terrestres (Wallace 1852) parece ter sido responsável por eventos de especiação recentes em aves na AM (Fernandes et al. 2012, Maldonado-Coelho et al. 2013, Patel et al. 2011, Ribas et al. 2012). Estes estudos mostraram a presença de linhagens ou espécies limitadas pelos grandes rios Amazônicos que parecem ter sido barreiras primárias que levaram à separação entre estes táxons. As datações são mais congruentes com a hipótese do

estabelecimento recente da drenagem moderna da bacia Amazônica nos últimos 3 milhões de anos (Ribas et al. 2012).

De forma geral, é crescente um consenso de que a origem da biota amazônica não pode ser atribuída a um único ou poucos eventos históricos que aconteceram durante um determinado intervalo de tempo (Rull 2011a), mas sim a um mosaico de eventos que podem ter acontecido em diferentes escalas temporais, gerando um cenário complexo de evolução espaço-temporal (Rull 2013). Em consonância com um cenário complexo de diversificação da biota Neotropical, Smith et al. (2014), por meio da análise de 27 linhagens de aves Neotropicais, observaram que a diversificação destes grupos não pode ser atribuída somente a eventos vicariantes, como por exemplo o soerguimento dos Andes ou mudanças climáticas do Quaternário. Em vez disso, os autores postulam que os preditores mais fortes para especiação na região neotropical são a quantidade de tempo que uma linhagem persistiu na paisagem e a capacidade das aves em se dispersarem através da paisagem.

Deste modo mais estudos sobre a evolução da biota Amazônica são necessários, principalmente aqueles que testam hipóteses concorrentes sobre a evolução do bioma. Assim com o acúmulo destes estudos será possível traçar um panorama sobre quais eventos históricos podem ter influenciado a origem da enorme biodiversidade que observamos atualmente.

Estado da arte da diversificação da Mata Atlântica

A história evolutiva da MA parece ter sido bastante influenciada pelos períodos de máximo glacial ocorridos no Pleistoceno. Registros paleopalinológicos mostram que o último máximo glacial na MA ocorreu entre 18 e 48 mil anos A.P., com a expansão de áreas abertas (*grasslands*) pelo sudeste brasileiro (Behling & Pillar 2007). Essas áreas abertas se estenderam por cerca de 750 km, do sul ao sudeste do Brasil da latitude 28°/27° S até 20° S (Behling & Lichte 1997, Behling 2002). A expansão das áreas florestadas modernas ocorreu somente no Holoceno (Behling 2002, Behling & Pillar 2007).

Carnaval & Moritz (2008) realizaram um estudo com modelagem paleoclimática do último máximo glacial ocorrido na MA (~21 mil anos atrás) e revelaram a existência de hipotéticos refúgios florestais pleistocênicos no corredor central da MA (Bahia) e em Pernambuco. Os autores ainda mostraram a possível existência de uma região florestada instável em São Paulo durante o final do Pleistoceno. Estas possíveis zonas de estabilidade e instabilidade florestal durante o último máximo glacial (refúgios) mostram bastante concordância com alguns estudos filogeográficos

(Cabanne et al. 2007 2008, Carnaval et al. 2009, d'Horta et al. 2011, Maldonado-Coelho 2012, Martins et al. 2009).

Contudo, comparado com a grande biodiversidade da MA poucos estudos filogeográficos detalhados foram realizados até o momento, e, dada a riqueza de padrões e processos de diversificação encontrados, ainda é necessário continuar sua descrição. Porém estes estudos apontam para a existência de descontinuidades filogeográficas recorrentes para diferentes grupos de organismos (Batalha-Filho & Miyaki 2011). Entretanto, essas quebras filogeográficas recorrentes são congruentes no espaço, porém não totalmente congruentes no tempo. Alguns estudos reportam que os ciclos glaciais pleistocênicos possivelmente teriam atuado como o efeito vicariante que originou as linhagens observadas (Cabanne et al. 2007 2008, d'Horta et al. 2011, Carnaval et al. 2009, Martins et al. 2009), porém em outros estudos, além da teoria dos refúgios, a hipótese de diversificação por tectonismo foi invocada para explicar os resultados (Amaro et al. 2012, Batalha-Filho et al. 2010, Thomé et al. 2010). Ainda, alguns estudos reportaram eventos vicariantes com datação anterior ao Quaternário, no Plioceno (Amaro et al. 2012, Graziotin et al. 2006), ou estabilidade no último máximo glacial (Batalha-Filho et al. 2012, Cabanne et al. 2013).

Ademais, recentemente, Carnaval et al. (2014), com base em endemismos filogeográfico e dados paleogeográficos, identificaram dois domínios bioclimáticos na MA. A descontinuidade entre estes domínios foi observada próximo ao Rio Doce, e os autores apontam que ambas as regiões apresentaram estabilidade climática no Quaternário. Contudo, esses domínios estiveram sujeitos a diferentes regimes do clima (Carnaval et al. 2014): enquanto no domínio ao norte os padrões filogeográficos pode ser predito pela estabilidade climática, no domínio ao sul o endemismo filogeográfico pode ser explicado pela heterogeneidade contemporânea do clima.

Os estudos publicados até momento mostram que, embora alguns organismos compartilhem uma história em comum, parece haver uma gama de padrões e processos de diversificação dentro da MA que possivelmente estão relacionados às dependências ecológicas e requerimento de habitats inerentes às idiossincrasias de cada organismo (Batalha-Filho et al. 2012).

Contatos históricos entre Amazônia e Mata Atlântica

Acredita-se que a AM e a MA foram conectadas várias vezes através da diagonal seca da América do Sul durante períodos climáticos mais úmidos que o atual nesta região (Auler et al. 2004, Auler & Smart 2001, Behling et al. 2000, Costa, 2003, Oliveira et al. 1999, Por 1992, Wang et al. 2004). Estudos paleopalinológicos e de espeleotemas têm mostrado que durante o final do

Pleistoceno (últimos 900 mil de anos) estes dois biomas foram conectados por matas de galerias que se estenderam através do domínio atual dos biomas Cerrado e Caatinga (Auler et al. 2004, Auler & Smart 2001, Behling et al. 2000, Oliveira et al. 1999, Wang et al. 2004). Além disso, em um estudo filogeográfico comparando pequenos mamíferos não voadores da AM e MA, Costa (2003) encontrou linhagens de ambos biomas distribuídas no domínio atual do Cerrado, e em alguns casos as populações do norte da MA foram mais próximas da AM do que do sul MA.

Batalha-Filho et al. (2013) analisaram a dinâmica de contatos históricos entre AM e MA por meio da análise filogenética e da distribuição geográfica de linhagens de pássaros do grupo dos suboscines do Novo Mundo, que ocorrem de maneira disjunta entre AM e MA. Os resultados mostraram que os contatos históricos entre estes dois biomas compreendem duas conexões espaço-temporais distintas: i) uma mais antiga durante o Mioceno através da porção sul do Cerrado pelo Mato Grosso, e na transição do Chaco e da savana de palmeiras no Paraguai e Bolívia possivelmente associada com eventos tectônicos; ii) a outra seria mais recente durante o Plioceno e o Pleistoceno através da Caatinga e Cerrado no Nordeste do Brasil e estaria associada com as mudanças climáticas neste período que promoveram expansões das florestas de galeria para dentro da diagonal seca da América do Sul.

Considerações finais

O cenário do conhecimento atual indica que a origem da biodiversidade neotropical é produto de uma evolução bastante complexa, e, em outras palavras, não é possível assumir que esta diversificação se originou devido a um ou poucos processos evolutivos. O que parece ter acontecido nas florestas Amazônica e Atlântica foi um processo de diversificação contínuo ao longo do tempo, e extremamente complexo com diversas forças atuantes.

Os avanços nos campos da filogenética e filogeografia nos últimos anos vêm trazendo novas perspectivas sobre como os biólogos evolutivos podem investigar o passado. Além disso, cada vez mais os filogeógrafos e filogeneticistas têm procurado associar seus resultados a dados geológicos e paleoambientais com o intuito de tornar suas discussões mais realistas. O recente surgimento da nova geração de sequenciamento de DNA é um campo extremamente promissor nestas áreas, porém o modo pelo qual os dados são extraídos e analisados nas técnicas de *Next Generation Sequencing* ainda está em sua “infância” e pouco prático para estes estudos. Contudo, nos próximos anos estes métodos deverão estar acessíveis e permitirão testar as hipóteses levantadas na literatura, bem como propor novas hipóteses sobre a origem da biota destas florestas.

Referencias

- Ab'Saber AN 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 53: 1–23.
- Amaro RC, Rodrigues MT, Yonenaga-Yassuda Y, Carnaval AC 2012. Demographic processes in the montane Atlantic rainforest: Molecular and cytogenetic evidence from the endemic frog *Proceratophrys boiei*. *Mol Phylogenet Evol* 62: 880–888.
- Antonelli A, Sanmartín I 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403–414.
- Auler AS, Smart PL 2001. Late Quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from u-series dating of travertine and water-table speleothems. *Quat Res* 55: 159–167.
- Auler AS, Wang A, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart ML, Richards DA 2004. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *J Quat Sci* 19: 693–701.
- Batalha-Filho H, Cabanne GS, Miyaki CY 2012. Phylogeography of an Atlantic forest passerine reveals demographic stability through the last glacial maximum. *Mol Phylogenet Evol* 65: 892–902.
- Batalha-Filho H, Fjeldså J, Fabre P-H, Miyaki CY 2013. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *J Ornithol* 154: 41–50.
- Batalha-Filho H, Miyaki CY 2011. Filogeografia da Mata Atlântica. *Rev Biol* 7 (Vol. Esp. Biogeografia): 31–34.
- Batalha-Filho H, Waldschmidt AM, Campos LAO, Tavares MG, Fernandes-Salomão TM 2010. Phylogeography and historical demography of the Neotropical stingless bee *Melipona quadrifasciata* (Hymenoptera, Apidae): incongruence between morphology and mitochondrial DNA. *Apidologie* 41: 534–547.
- Behling H 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 177: 19–27.
- Behling H, Arz HW, Patzold J, Wefer G 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB3104–1. *Quat Sci Rev* 19: 981–994.
- Behling H, Lichte M 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical southeastern Brazil. *Quatern Res* 48: 348–358.
- Behling H, Pillar VDP 2007. Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philos Trans R Soc B* 362: 243–251.
- Brown JH, Lomolino MV 2006. *Biogeografia*. 2ª ed. Trad: Afonso IF. Ribeirão Preto: FUNPEC Editora.
- Bush MB, de Oliveira PE 2006. The rise and fall of the refugial hypothesis of Amazonian speciation: a paleoecological perspective. *Biot Neotrop* 6: 1–17.
- Cabanne GS, d'Horta FM, Sari EHR, Santos FR, Miyaki CY 2008. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematic implications. *Mol Phylogenet Evol* 49: 760–773.
- Cabanne GS, Santos FR, Miyaki CY 2007. Phylogeography of *Xiphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. *Biol J Linn Soc* 91: 73–84.

- Cabanne GS, Sari EHR, Meyer D, Santos FR, Miyaki CY 2013. Matrilineal evidence for demographic expansion, low diversity and lack of phylogeographic structure in the Atlantic forest endemic greenish schiffornis *Schiffornis virescens* (Aves: Tityridae). *J Ornithol* 154: 371–384.
- Carnaval AC, Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT, Moritz C 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323: 785–789.
- Carnaval AC, Moritz C 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *J Biogeogr* 35: 1187–1201.
- Carnaval AC, Waltari E, Rodrigues MT, Rosauer D, VanDerWal J, Damasceno R, Prates I, Strangas M, Spanos Z, Rivera D, Pie MR, Firkowski CR, Bornschein MR, Ribeiro LF, Moritz C 2014. Prediction of phylogeographic endemism in an environmentally complex biome. *Proc R Soc B* 281: 20141461.
- Carvalho JB, Almeida EAB 2010. *Biogeografia da América do Sul: padrões e processos*. São Paulo: Roca.
- Colinvaux PA, de Oliveira PE, Bush MB 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time scales: The failure of the aridity and refuge hypothesis. *Quaternary Sci Rev* 19: 141–169.
- Costa LP 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forests of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *J Biogeogr* 30: 71–86.
- Crisci JV, Katinas L, Posadas P 2003. *Historical Biogeography: an Introduction*. Cambridge: Harvard University Press.
- d’Horta F, Cabanne GS, Meyer D, Miyaki CY 2011. The genetic effects of Late Quaternary climatic changes over a tropical latitudinal gradient: diversification of an Atlantic Forest passerine. *Mol Ecol* 20: 1932–1935.
- Fernandes AM, Wink M, Aleixo A 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J Biogeogr* 39: 1524–1535.
- Galindo-Leal C, Câmara IG 2005. Status do hotspot Mata Atlântica: uma síntese. In Galindo-Leal C, Câmara IG (Eds), *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectivas*, Belo Horizonte, Conservação Internacional, 3–11 pp.
- Grazziotin FG, Monzel M, Echeverrigaray S, Bonatto SL 2006. Phylogeography of the *Bothrops jararaca* complex (Serpentes: Viperidae): past fragmentation and island colonization in the Brazilian Atlantic Forest. *Mol Ecol* 15: 3969–3982.
- Haffer J 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131–137.
- Hoorn C, Wesselingh FP 2010. Introduction: Amazonia, landscape and species evolution. In Hoorn C, Wesselingh FP (Eds), *Amazonia: Landscape and Species Evolution: a Look into the Past*, London, Blackwell, pp 1–6.
- Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T, Antonelli A 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Hubbell SP, He F, Condit R, Borda-de-Água L, Kellner J, ter Steege H 2008. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? *Proc Natl Acad Sci USA* 105: 11498–11504.

- Maldonado-Coelho M 2012. Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic Forest fire-eye antbirds (Aves: *Thamnophilidae*). *Biol J Linn Soc* 105: 900–924.
- Maldonado-Coelho M, Blake JG, Silveira LF, Batalha-Filho H, Ricklefs RE 2013. Rivers, refuges and population divergence of fire-eye antbirds (*Pyriglena*) in the Amazon Basin. *J Evol Biol* 26: 1090–1107.
- Martins FM, Templeton AR, Pavan ACO, Kohlbach BC, Morgante JS 2009. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evol Biol* 9: 294.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Oliveira PE, Barreto AMF, Suguio K 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 152: 319–337.
- Patel S, Weckstein JD, Patané JSL, Bates JM, Aleixo A 2011. Temporal and spatial diversification of *Pteroglossus* arazaris (Aves: Ramphastidae) in the neotropics: constant rate of diversification does not support an increase in radiation during the Pleistocene. *Mol Phylogenet Evol* 58: 105–115.
- Por FD 1992. *Sooretama: the Atlantic Rain Forest of Brazil*. The Haugue: SPB Academic Publishing.
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CY, Cracraft J 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc Royal Soc London B* 279, 681–689.
- Ribeiro CA, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Cons* 142: 1141–1153.
- Rull V 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Mol Ecol* 17: 2722–2729.
- Rull V 2011a. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends Ecol Evol* 26: 508–513.
- Rull V 2011b. Origins of biodiversity. *Science* 331: 398–399.
- Rull V 2013. Palaeoclimates and Amazon biodiversity. *J Biogeogr* 40: 1413–1414.
- Silva JMC, Casteleti CHM 2005. Estado da biodiversidade da Mata Atlântica brasileira. In Galindo-Leal C, Câmara IG (Eds). *Mata Atlântica: Biodiversidade, Ameaças e Perspectiva.*, Belo Horizonte: Conservação Internacional, 43–59 pp.
- Smith BT, McCormack JE, Cuervo AM, Hickerson MJ, Aleixo A, Cadena CD, Pérez-Emán J, Burney CW, Xie X, Harvey MG, Faircloth BC, Glenn TC, Derryberry EP, Prejean J, Fields S, Brumfield RT 2014. The drivers of tropical speciation. *Nature* doi:10.1038/nature13687.
- Thomé MTC, Zamudio KR, Giovanelli JGR, Haddad CFB, Baldissera Jr FA, Alexandrino JMB 2010. Phylogeography of endemic toads and post-Pliocene persistence of the Brazilian Atlantic Forest. *Mol Phylogenet Evol* 55: 1018–1031.
- Turchetto-Zolet AC, Pinheiro F, Salgueiro F, Palma-Silva C 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Mol Ecol* 22: 1193–1213.

Henrique Batalha-Filho; Cristina Yumi Miyaki

Vanzolini PE, Williams EE 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria: Iguanidae). *Arquiv Zool (S Paulo)* 19: 1–298.

Wallace AR 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proc Zool Soc London* 20: 107–110.

Wang XF, Auler AS, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA, Shen CC 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* 432: 740–743.

Watson JD, Crick FHC 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 4356: 737–738.