



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

NATTAN MARTINS MOURA DE SOUSA

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA E BIOLOGIA EVOLUTIVA DO  
GÊNERO *PSEUDOISEISURA*, UMA LINHAGEM DE AVES DA  
DIAGONAL SECA SUL-AMERICANA**

Recife

2025

NATTAN MARTINS MOURA DE SOUSA

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA E BIOLOGIA EVOLUTIVA DO  
GÊNERO *PSEUDOISESURA*, UMA LINHAGEM DE AVES DA  
DIAGONAL SECA SUL-AMERICANA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Curso de Bacharelado em Ciências  
Biológicas da Universidade Federal de  
Pernambuco, como requisito parcial para  
obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Orientador (a): Prof. Dr. Luciano Nicolás Naka

Coorientador (a): Dra. Hevana Santana de Lima

Recife  
2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Sousa, Nattan Martins Moura de.

Biogeografia histórica e biologia evolutiva do gênero *Pseudoseisura*, uma linhagem de aves da diagonal seca sul-americana / Nattan Martins Moura de Sousa. - Recife, 2025.

47 p. : il., tab.

Orientador(a): Luciano Nicolás Naka

Coorientador(a): Hevana Santana de Lima

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2025.  
Inclui apêndices.

1. Filogeografia. 2. Genômica. 3. Região Neotropical. 4. Diagonal de formações abertas. I. Naka, Luciano Nicolás. (Orientação). II. Lima, Hevana Santana de. (Coorientação). IV. Título.

590 CDD (22.ed.)

NATTAN MARTINS MOURA DE SOUSA

**BIOGEOGRAFIA HISTÓRICA E BIOLOGIA EVOLUTIVA DO  
GÊNERO *PSEUDOISEISURA*, UMA LINHAGEM DE AVES DA  
DIAGONAL SECA SUL-AMERICANA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Curso de Bacharelado em Ciências  
Biológicas da Universidade Federal de  
Pernambuco, como requisito parcial para  
obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Aprovado em: 25/11/2025

**BANCA EXAMINADORA**

---

Profa. Dr. Luciano Nicolás Naka (Orientador)

Universidade Federal de Pernambuco

---

Dr. Gustavo Adolfo Bravo Mora (Examinador Externo)

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

---

Dr. Victor Leandro Silva (Examinador Interno)

Universidade Federal de Pernambuco

Para o meu pai,  
que nunca mediou esforços em prol dos meus estudos.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço, primeiro, aos meus pais, João e Mariana, e à minha avó, Edileuza, por durante todos os meus anos se dedicarem à minha educação, se esforçando para manter meus estudos independente de tudo. Agradeço também pelo amor que me ensinou a ser quem sou e o apoio que me deixou ir em direção onde quisesse. Juntamente, agradeço à Neila, que também fez um papel de mãe na minha vida e sempre esteve presente para mim. Também, ao resto da família pelo suporte e confiança depositada em mim.

Obrigado aos meus amigos, que deixam a vida divertida, engraçada e mais leve. Dentre os externos, Ian B. pela irmandade de anos, e Gabriel R. e Alexandre B. pelo companheirismo. Aos amigos que fiz durante a graduação, Lucas O., por tantos momentos que tivemos juntos, João N., meu veterano que mostrou como a banda toca, e tantos outros que fizeram parte desse período.

Agradeço a todo o pessoal do Laboratório de Ecologia e Evolução de Aves da UFPE, que são minha segunda família e responsáveis pelo meu crescimento acadêmico e de passarinheiro. Obrigado a Daniele M. e Giovanna C. pela simpatia e ensinamentos, a Bruna C. pelo cuidado e treinamento, a Anna C. por me escutar quando eu precisava falar, a Victor L. e Jonathan R. por indicar caminhos, e aos meus amigos da graduação que compartilhavam as mesmas dificuldades e formavam uma rede de apoio para mim.

À minha coorientadora, Hevana L., motivo de eu entrar no mundo das aves, obrigado pela inspiração, ensinamentos e simpatia desde os primeiros passos do projeto, que se tornou esse trabalho, até o final. Por fim, obrigado ao Professor Naka pelo aprendizado, pela confiança e pelas oportunidades que tive durante esses últimos tempos. Fico contente com a relação e o trabalho que criamos.

Esse mundo é convenientemente incompleto.  
E é por isso que quero entendê-lo.  
- Yamaguchi Ichiro

## RESUMO

A distribuição dos organismos é moldada por uma combinação de processos históricos e atuais incluindo eventos geológicos, oscilações climáticas e interações ecológicas. Na América do Sul, formações vegetais abertas formam dois corredores conhecidos como Diagonais Seca e Árida. Juntas, estas diagonais limitam a distribuição de espécies florestais úmidas e permitem a dispersão e fluxo gênico de espécies de áreas abertas e secas. A Hipótese do Arco Pleistocênico sugere que estas diagonais tiveram um importante papel histórico durante o Pleistoceno. Através de períodos glaciais e interglaciais, acredita-se que esses ambientes secos passaram por eventos de expansão e retração que controlaram o fluxo gênico dos organismos ali presentes. Neste estudo, pretendemos investigar a estrutura genética do gênero *Pseudoseisura*, uma linhagem de aves de distribuição disjunta em florestas secas e regiões áridas da América do Sul, e entender os processos responsáveis pela sua conformação atual. Usamos dados genômicos, modelagem paleoclimática e análises de reconstrução de área ancestral para entender os processos históricos, evolutivos e biogeográficos que agiram sobre essa linhagem. Nossos resultados mostraram que *Pseudoseisura* possui uma história evolutiva antiga datada do Pleistoceno Inferior com divergência das espécies mais recentes no Pleistoceno Médio. Também vimos que as quatro espécies do gênero são bem estruturadas geneticamente e modelos paleoclimáticos não apontam conexões recentes. Finalmente, foi visto que *Pseudoseisura* tem origem em áreas de florestas secas do oeste da América do Sul.

**Palavras-chave:** filogeografia; genômica; região neotropical; diagonal de formações abertas.

## ABSTRACT

The distribution of organisms is shaped by a combination of historical and current factors, including geological events, climatic oscillations and ecological interactions. In South America, open vegetation formations form two corridors known as the Dry and Arid Diagonals. Together, these diagonals limit the distribution of humid forest species and allow the dispersal and gene flow of species from open and dry areas. The Pleistocene Arc Hypothesis suggests that these diagonals played an important role during the Pleistocene. Through glacial and interglacial periods, it is believed that these dry environments went through a series of expansion and contraction events that controlled the gene flow of the organisms through time. In this study, we aim to investigate the genetic structure within the genus *Pseudoseisura*, a lineage of birds with disjunct distribution in dry forests and arid regions of South America, and to understand the events responsible for their current distribution. We used genomic data, paleoclimatic modeling, and ancestral area reconstruction analyses to understand the historical, evolutionary, and biogeographical events that have acted upon this lineage. Our results showed that *Pseudoseisura* has an ancient evolutionary history dating back to the Early Pleistocene, with the most recent species diverging in the Middle Pleistocene. We also found that the four species of the genus are strongly genetically structured, while paleoclimatic models do not indicate recent connections. Finally, the *Pseudoseisura* lineage is indicated to have originated from western dry forests of South America.

**Keywords:** phylogeography; genomics; neotropical region; diagonal of open formations.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Diagonais seca e árida da América do Sul, áreas de distribuição da espécies do gênero <i>Pseudoseisura</i> e localidades amostradas.	15
Figura 2 –	<i>Flowchart</i> com os passos para o processamento dos dados genômicos de UCEs.	21
Figura 3 –	<i>Flowchart</i> com os passos para a extração do genoma mitocondrial.	23
Figura 4 –	Estrutura populacional em <i>Pseudoseisura</i> inferidas pela SNMF.	27
Figura 5 –	Estrutura populacional em <i>Pseudoseisura</i> recuperada pelo DAPC para número de <i>clusters</i> = 4.	28
Figura 6 –	Árvore Bayesiana calibrada baseada em genes mitocondriais.	29
Figura 7 –	Projeção espacial da adequabilidade ambiental para <i>P. cristata</i> obtida por modelagem de nicho ecológico.	31
Figura 8 –	Projeção espacial da adequabilidade ambiental para <i>P. unirufa</i> obtida por modelagem de nicho ecológico.	31
Figura 9 –	Projeção espacial da adequabilidade ambiental para <i>P. lophotes</i> obtida por modelagem de nicho ecológico.	32
Figura 10 –	Projeção espacial da adequabilidade ambiental para <i>P. gutturalis</i> obtida por modelagem de nicho ecológico.	33
Figura 11 –	Reconstrução de área ancestral para o gênero <i>Pseudoseisura</i> .	34

## **LISTA DE TABELAS**

Tabela 1 –	Lista de amostras de tecido do gênero <i>Pseudoseisura</i> sequenciadas para este estudo.	21
Tabela 2 –	Tabela com parâmetros para escolha de melhor modelo na reconstrução de habitat ancestral.	35

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2 OBJETIVOS .....</b>	<b>16</b>
2.1 OBJETIVO GERAL .....	16
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	16
<b>3 REFERENCIAL TEÓRICO .....</b>	<b>17</b>
3.1 ESPECIAÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO.....	17
3.2 ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DA AVIFAUNA NEOTROPICAL .....	18
3.3 AVES COMO MODELOS FILOGEOGRÁFICOS .....	19
<b>4 MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>20</b>
4.1 AMOSTRAGEM E PROCESSAMENTO DE DADOS GENÔMICOS .....	20
4.2 ANÁLISES POPULACIONAIS .....	22
4.3 EXTRAÇÃO DO GENOMA MITOCONDRIAL .....	22
4.4 ÁRVORE CALIBRADA .....	23
4.5 MODELAGEM PALEOCCLIMÁTICA.....	24
4.6 RECONSTRUÇÃO DE ÁREA ANCESTRAL .....	25
<b>5 RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
5.1 ANÁLISES POPULACIONAIS .....	26
5.2 TOPOLOGIA E TEMPO DE DIVERGÊNCIA .....	28
5.3 MODELAGEM PALEOCCLIMÁTICA .....	30
5.3 RECONSTRUÇÃO DE ÁREA ANCESTRAL .....	33
<b>6 DISCUSSÃO .....</b>	<b>36</b>
6.1 HISTÓRIA EVOLUTIVA E BIOGEOGRÁFICA EM <i>PSEUDOSEISURA</i> .....	36
6.2 CONEXÕES SECUNDÁRIAS ENTRE TÁXONS .....	38
<b>7 CONCLUSÃO .....</b>	<b>39</b>
<b>8 REFERÊNCIAS .....</b>	<b>40</b>
<b>APÊNDICE A – <i>CROSS-ENTROPY SNMF</i>.....</b>	<b>47</b>
<b>APÊNDICE B – VALOR DE BIC DAPC .....</b>	<b>47</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A distribuição dos organismos é moldada por uma combinação de processos históricos e atuais como: eventos geológicos que podem reorganizar ambientes e habitats, oscilações climáticas que modifiquem a distribuição da vegetação e interações ecológicas que podem estabelecer limites não físicos para as espécies (Benton, 2010; Higgins et al., 2011; Hoorn et al., 2013; Svenning et al., 2015). Esses processos podem criar barreiras para o fluxo gênico, causando diversificação da biota e posterior especiação (Brown; Lomolino, 2010).

Mudanças na paisagem são conhecidas como principal condutor de especiação, capaz de reconfigurar a distribuição de táxons e induzir o isolamento de populações antes contínuas (Weir; Price, 2011), ou proporcionar novas áreas para colonização (Wang et al., 2012), através da formação de barreiras geográficas. Eventos como o soerguimento de cordilheiras, formações de rios, ou alterações climáticas são capazes de alterar os limites geográficos dos organismos e provocar diversificação. Por outro lado, espécies também podem surgir a partir de eventos de dispersão que não envolvem mudanças na paisagem (Smith et al., 2014). Assim, entender a história evolutiva de grupos de organismos independentes com distribuições semelhantes, pode esclarecer o histórico das paisagens e induzir hipóteses para explicar esses padrões de diversidade (Avise, 2000).

Na América do Sul, formações vegetais abertas ocupam cerca de metade do continente e formam dois corredores conhecidos como Diagonais Seca e Árida (Luebert, 2021). A Diagonal Seca conecta os domínios da Caatinga, Cerrado e Chaco (Prado; Gibbs, 1993), enquanto a Diagonal Árida conecta os desertos patagônicos com os desertos do Pacífico (Abraham et al., 2020). Juntas, estas diagonais limitam a distribuição de espécies florestais úmidas e permitem a dispersão e fluxo gênico de espécies de áreas abertas e secas (Luebert, 2021). Apesar do enorme potencial destas diagonais como peças-chave na história evolutiva das paisagens da América do Sul, há uma chamativa falta de estudos integrativos que permitam elucidar a história evolutiva destes corredores de formações abertas.

A Hipótese do Arco Pleistocênico, apresentada por Prado e Gibbs (1993), sugere que estas diagonais tiveram um importante papel histórico durante o Pleistoceno, servindo como um corredor biológico, permitindo a dispersão e o fluxo gênico de espécies associadas a florestas secas e que hoje se encontram distribuídas de forma disjunta na América do Sul. Segundo este modelo, durante os períodos secos (glaciais) as florestas secas presentes nessas diagonais teriam expandido a sua distribuição, e nos períodos mais úmidos (interglaciais), estas florestas teriam retraído e ficado isoladas, como na atualidade (Prado; Gibbs, 1993). Assim, a

expansão e posterior isolamento das espécies das florestas secas pode ter sido facilitada pelas oscilações climáticas que modelaram os ecossistemas neotropicais (Pennington; Prado; Pendry, 2000). No entanto, este modelo ainda permanece controverso, com o debate entre vicariância e dispersão por longas distâncias para explicar os padrões de distribuição disjuntos nas florestas secas neotropicais (Mayle, 2004; Pennington; Prado; Pendry, 2000). Evidências mostram que a dispersão poderia ter um importante papel para explicar a distribuição em florestas úmidas (Antonelli et al., 2018; Dick; Heuertz, 2008; Pennington et al., 2004a). Em florestas secas, dispersão por longas distâncias pode ter ocorrido entre Cerrado e Chaco através de blocos menores de ambientes semelhantes (Lima et al., 2025; Linares-Palomino; Oliveira-Filho; Pennington, 2011; Mayle, 2004).

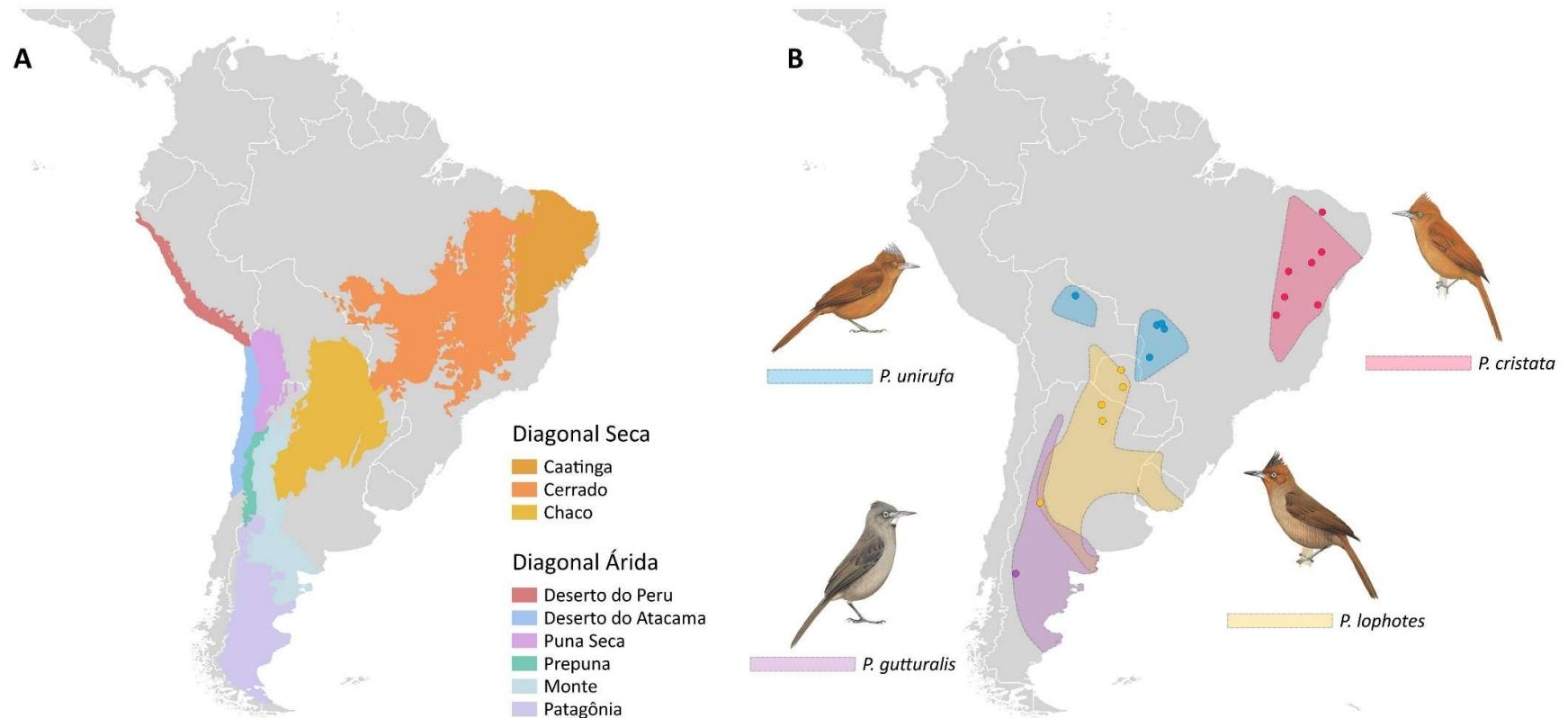
Estudos filogeográficos em aves neotropicais têm se baseado em métodos moleculares para responder questões evolutivas. Após mais de uma década de estudos mitocondriais, esta disciplina percebeu a necessidade de aumentar o número de loci, e superar as limitações dos dados mitocondriais (Galtier et al., 2009). Uma das estratégias adotadas foi obter amostras de partes dos genomas, também conhecidos como representação reduzida dos genomas (Duckett et al., 2023). Dentre estes marcadores se destacam os ddRADseq (Peterson et al., 2012), os elementos não exônicos conservados (Edwards; Cloutier; Baker, 2017), e os elementos ultraconservados (UCEs) (Faircloth et al., 2012), que permitem alta eficiência para análises de estrutura populacional, demografia histórica e reconstrução de filogenias (Van Dam et al., 2021; Winker; Glenn; Faircloth, 2018). Os UCEs são pequenos trechos de DNA presentes em regiões altamente conservadas não só de vertebrados como mamíferos, aves, répteis, anfíbios e peixes (Bejerano et al., 2004; Das et al., 2023; Faircloth et al., 2013; McCormack et al., 2013), mas também entre diversos *Phyla* (Ryu; Seridi; Ravasi, 2012). Devido sua universalidade e aplicabilidade são ótimos para estudos filogenéticos em diferentes níveis taxonômicos (Faircloth et al., 2012). Além disso, complementar essa abordagem com o uso de ferramentas espaciais, como a modelagem de nicho ecológico (ENM), pode ser proveitoso para a filogeografia. A utilização de ENMs em estudos filogeográficos permite uma avaliação objetiva do nicho ecológico das espécies e a comparação com diferentes cenários climáticos passados e atuais, inferindo hipóteses sobre a influência das mudanças climáticas históricas na dinâmica de distribuição dos táxons (Savit; Bates, 2015).

Nesse contexto, o gênero *Pseudoseisura* representa um caso ideal para o estudo da biota das diagonais seca e árida da América do Sul. Com quatro espécies conhecidas e que possuem distribuições disjuntas em florestas secas e regiões áridas da América do Sul, o gênero é composto por *P. cristata*, que ocorre nas florestas secas da Caatinga, no nordeste do Brasil, *P.*

*unirufa*, nas florestas e savanas do Pantanal e do Beni da Bolívia, *P. lophotes*, nas florestas secas e arbustivas do Chaco e Monte na Argentina, e *P. gutturalis*, que ocorre em planícies áridas do sul e oeste da Argentina (Winkler; Billerman; Lovette, 2020) (Figura 1). Dados moleculares indicam que estas espécies formam um grupo monofilético composto por dois clados (*P. lophotes* e *gutturalis*, e *P. cristata* e *unirufa*) (Harvey et al., 2020). Entretanto, estes são dados preliminares e incluem uma amostragem superficial com apenas uma amostra por espécie.

Para explicar a atual distribuição do gênero, cenários alternativos podem tentar elucidar o histórico das linhagens. Um primeiro cenário indicaria que as populações de cada espécie foram isoladas precedendo o Pleistoceno e suas oscilações climáticas. Sob esse cenário, esperase que a estrutura genética do complexo apresente clara distinção entre linhagens e pouca evidência de fluxo gênico. Em contrapartida, em um segundo cenário, concordante com os processos da Hipótese do Arco Pleistocênico, as diferenças genômicas entre as espécies seriam menores e haveria sinais de divergências de populações após esse período e conexão, com potencial fluxo gênico, das linhagens durante o Último Máximo Glacial, ocorrido há aproximadamente 20 mil anos atrás.

Neste estudo, pretendemos investigar a estrutura genética das espécies do gênero *Pseudoseisura*, e entender os processos responsáveis pela conformação atual das linhagens. Para isso, foram utilizados dados genômicos de polimorfismos de nucleotídeo único (SNPs) extraídos das regiões flankeadoras dos UCEs, bem como mitogenomas, para testar a Hipótese do Arco Pleistocênico e estimar parâmetros genéticos estruturais entre linhagens. De forma complementar, também usamos ferramentas de modelagem paleoclimática e análises de reconstrução de área ancestral para testar conexões históricas, inferindo contatos secundários dentro do gênero *Pseudoseisura*.



**Figura 1.** A) Diagonais seca e árida da América do Sul. B) Áreas de distribuição das espécies do gênero *Pseudoseisura* e locais de amostragem obtidas para este trabalho. Ilustrações das espécies obtidas pelo site [birdsoftheworld.org](http://birdsoftheworld.org).

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 OBJETIVO GERAL

Entender os processos históricos, evolutivos e biogeográficos que moldaram a distribuição e estrutura genética dentro do gênero *Pseudoseisura*.

### 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar a estrutura genética e diversidade populacional das quatro espécies que compõem o gênero *Pseudoseisura*;
2. Investigar o padrão espacial e temporal de diversificação do gênero, testando a Hipótese do Arco Pleistocênico;
3. Utilizar modelagem paleoclimática dos nichos ecológicos para investigar possíveis conexões históricas entre populações;
4. Reconstruir a área ancestral do gênero e sua possível associação com eventos climáticos históricos.

### 3 REFERENCIAL TEÓRICO

#### 3.1 ESPECIAÇÃO E DIVERSIFICAÇÃO

A especiação representa o processo de formação de novas espécies de organismos. Esse processo pode ocorrer através da cladogênese, onde novas formas de seres vivos originam a partir de um único ancestral, ou anagênese, onde é formada uma nova espécie a partir da mudança gradual de um ancestral sem o aumento no número de espécies, ou ainda por processos de hibridização (Brown; Lomolino, 2010). Por sua vez, a diversificação representa o balanço entre especiação e extinção ao longo do tempo. Esses processos são provocados pelo acúmulo de diferenças genéticas entre populações que podem definir características que separam grupos de organismos em espécies diferentes (Coyne; Orr, 2004).

Forças evolutivas agem sobre os organismos, definem a composição genética das populações e podem resultar em processos de diversificação e especiação. São elas, (i) a deriva genética, (ii) a seleção natural, (iii) o fluxo gênico, e (iv) a mutação. A deriva genética é uma força que pode modificar drasticamente a frequência do material genético em uma população e causar o chamado efeito fundador (Mayr, 1954). Esse efeito é causado pela perda de variação genética que pode ocorrer quando uma parcela da população original se estabelece isolada (Mayr, 1942). Outra poderosa força, que pode agir em populações independente de seu tamanho, é a seleção natural. A seleção natural é a mudança em uma população que ocorre quando indivíduos expressam características que alteram suas interações com o ambiente e melhoram suas chances de sobrevivência e reprodução (Darwin; Wallace, 1858). O fluxo gênico é outra força evolutiva que age contra a deriva genética. Essa força tende a homogeneizar o material genético em determinada população e manter uma estabilidade entre os indivíduos (Slatkin, 1985). Finalmente, as mutações são alterações espontâneas no material genético de indivíduos e podem agir como fonte de variação genética (Ridley, 2004).

Por meio dessas forças, diferentes tipos de especiação podem agir sobre os organismos, e a forma como o processo ocorre classifica o processo em diferentes categorias. A especiação alopátrica é regida pelo isolamento geográfico entre populações (Smith et al., 2014), e a vicariância ou dispersão podem ser os promotores. No primeiro caso, uma formação de barreira dentro da distribuição da espécie ancestral pode isolar duas populações separadas e cessar o fluxo gênico. Por outro lado, indivíduos podem se dispersar através de uma barreira geográfica e colonizar uma região antes não habitada, provocando o efeito fundador (Coyne; Orr, 2004). Já a especiação simpátrica não envolve o isolamento geográfico, e ocorre quando há um isolamento reprodutivo entre populações através de limitações genéticas, comportamentais ou

ecológicas (Coyne; Orr, 2004). Por fim, a especiação parapátrica também não depende de isolamento geográfico e ocorre quando uma população ocupa uma grande área com ambientes com pressões diferentes e a baixa aptidão de acasalamentos interpopulacionais leva ao isolamento (Coyne; Orr, 2004).

### 3.2 ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DA AVIFAUNA NEOTROPICAL

A região Neotropical é conhecida por ser uma das mais biodiversas do planeta (Antonelli; Sanmartín, 2011; Rull, 2011). Para aves, o Neotrópico abriga cerca de 41% de todas as espécies do mundo, apesar de possuir aproximadamente 13% da extensão em terra global (Naka; Leandro-Silva; Claramunt, 2025). Além disso, 80% da avifauna neotropical é endêmica e sua riqueza representa quase a metade de todas as famílias e gêneros conhecidos (Naka; Leandro-Silva; Claramunt, 2025). Essa enorme diversidade é fruto de processos históricos que moldaram o ambiente e atuaram como motor de diversificação, e interações ecológicas que agiram sobre a seleção e persistência das linhagens (Kennedy et al., 2014; Smith et al., 2014). Durante a história de América do Sul alguns processos chave podem ter contribuído para sua notável biodiversidade. Dentre eles, o isolamento do continente como ilha durante aproximadamente 40 milhões de anos, a formação do Istmo do Panamá durante o Neógeno, o soerguimento da Cordilheira dos Andes, e os ciclos glaciais do Pleistoceno (Kattan et al., 2016).

O isolamento da América do Sul, além de agir como barreira para o fluxo gênico e provocar a diversificação da própria biota, criou um ambiente receptivo para colonização de linhagens norte-americanas após a formação do Istmo do Panamá (Montes et al., 2015; Webb, 1991). A troca de linhagens ocorrida devido essa formação, conhecida como o Grande Intercâmbio Biótico Americano, é destacado como a maior troca biótica intercontinental já documentada (Cody et al., 2010; Simpson, 1980). Durante esse período de conexão, alguns grupos de aves que deram origem a táxons endêmicos do Neotrópico colonizaram a América do Sul através de dispersão pelo Panamá (Weir; Bermingham; Schluter, 2009). O soerguimento dos Andes também causou mudanças significativas na paisagem. Além da criação da maior barreira do continente, a cordilheira dos Andes provocou a formação de novos habitats montanhosos com novas oportunidades de colonização e mudanças na configuração fluvial da Bacia Amazônica que impactaram na biodiversidade neotropical (Antonelli et al., 2009; Hoorn et al., 2010, 2013).

Para as linhagens associadas aos ambientes secos e abertos, as oscilações climáticas podem explicar padrões de distribuição e a diversificação desses grupos. A especiação da biota

de florestas secas e ambientes abertos pode ter sido promovida pelos ciclos glaciais durante o Pleistoceno que causaram a expansão e redução de biomas secos e úmidos de forma alternada, gerando corredores e ilhas que determinavam o fluxo gênico (Haffer, 1969). A partir dessa ideia, surgiu a Hipótese do Arco Pleistocênico (Prado; Gibbs, 1993), afirmando que um arco de florestas secas conectadas pela expansão em períodos mais frios e secos haveria se formado, agindo como corredor para as espécies desse bioma.

### 3.3 AVES COMO MODELOS FILOGEOGRÁFICOS

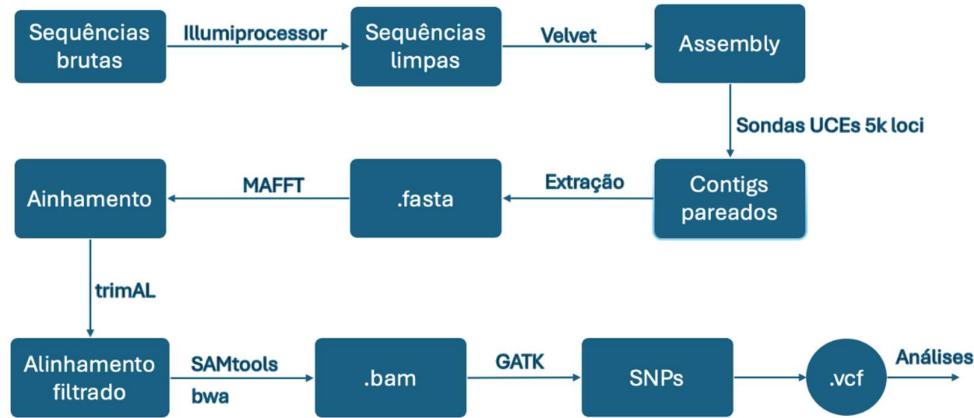
Aves são bons modelos para estudos filogeográficos graças a sua ampla distribuição, sensibilidade a mudanças no habitat e taxonomia relativamente bem conhecida (Sibley, 1994). A subordem *Tyranni* (suboscines) é um dos componentes mais proeminentes na Região Neotropical, com quase um terço da avifauna representada pelos suboscines (Harvey et al., 2020). Dentre eles, uma das três famílias consideradas como mega diversas é a *Furnariidae* (furnarídeos). Os furnarídeos possuem espécies que ocupam quase todos os habitats da Região Neotropical e são caracterizados por uma plumagem generalizada com tons de marrom e vermelho, mas também por alta diversidade morfológica e de tipos de ninho (Derryberry et al., 2011; Winkler; Billerman; Lovette, 2020).

Os casacas-de-couro, ou *cacholotes*, (*Pseudoseisura*) são um gênero de furnarídeos endêmicos da Região Neotropical com história evolutiva pouco conhecida. Até o ano 2000, *P. cristata* e *P. unirufa* compreendiam uma única espécie que posteriormente foi dividida com suporte principal de análises vocais (Zimmer; Whittaker, 2000). As duas espécies possuem uma distribuição disjunta e são monotípicas, apesar de *P. unirufa* possuir populações alopátricas no Pantanal e Beni (Winkler; Billerman; Lovette, 2020). Por outro lado, *P. lophotes* e *P. gutturalis* são bem distintas morfologicamente, com seus níveis taxonômicos de espécie, e subespécies (*P. l. lophotes* e *P. l. argentina*; *P. g. gutturalis* e *P. g. ochroleuca*), já bem estabelecidos (Winkler; Billerman; Lovette, 2020). As quatro espécies do gênero são exclusivas de ambientes abertos e secos, com exceção de *P. unirufa* de áreas abertas e úmidas, e são, portanto, um bom modelo para o estudo da história evolutiva desses biomas.

## 4 MATERIAIS E MÉTODOS

### 4.1 AMOSTRAGEM E PROCESSAMENTO DE DADOS GENÔMICOS

Foram obtidas 21 amostras de tecido muscular do gênero *Pseudoseisura* abrangendo as quatro espécies e diferentes localidades dentro de suas distribuições (Figura 1), porém com cinco dos seis táxons do gênero, já que nossas duas amostras de *P. gutturalis* correspondem apenas a uma subespécie, *P. g. gutturalis*. As amostras deste trabalho foram provenientes de expedições a campo feitas pela equipe do Laboratório de Ecologia e Evolução de Aves da UFPE e de outras coleções ornitológicas brasileiras e internacionais (Tabela 1). As amostras foram enviadas para Rapid Genomics (Gainsville, FL) e sequenciadas para UCEs utilizando o conjunto de sondas para 5000 loci (Faircloth et al., 2012). As sequências brutas foram processadas seguindo o Phyluce pipeline 1.7.3 (Faircloth, 2016). Para isso, a limpeza e *trimming* das sequências brutas foram feitas utilizando o Illumiprocessor (Faircloth, 2013) com o Trimmomatic (Bolger; Lohse; Usadel, 2014), *assembly* utilizando o Velvet (Zerbino; Birney, 2008), e foi usado o phyluce\_assembly\_match\_contigs\_to\_probes para parear as *contigs* com as sondas de UCEs, uce-5k-probes.fasta. A extração das UCEs usou o phyluce\_assembly\_get\_match\_counts e para obter em FASTA foi usado o phyluce\_assembly\_get\_fasta\_from\_match\_counts. Para alinhamento, o MAFFT (Katoh; Standley, 2013) foi usado com phyluce\_align\_seqcap\_align. Foram removidas sequências em que mais da metade das posições eram *gaps* com o trimAL (Capella-Gutiérrez; Silla-Martínez; Gabaldón, 2009). Após isso, o bwa (Li, 2013) foi usado para mapear as leituras, SAMtools (Li et al., 2009) para criar arquivos .bam, e Picard MarkDuplicates ([broadinstitute.github.io/picard](https://broadinstitute.github.io/picard)) para identificar leituras duplicadas. Finalmente, o GATK (McKenna et al., 2010) para extrair os SNPs, e manter somente um SNP por locus. O arquivo .vcf gerado foi então exportado para posterior análises (Figura 2).



**Figura 2.** Flowchart com os passos para o processamento dos dados genômicos de UCEs. Início com os arquivos de sequências brutas recebidas da Rapid Genomics (Gainsville, FL) e final com arquivo .vcf para ser usados nas análises posteriores.

**Tabela 1.** Lista de amostras de tecido do gênero *Pseudoseisura* sequenciadas para este estudo, incluindo o número de amostras e instituição de origem.

Origem	<i>P. cristata</i>	<i>P. unirufa</i>	<i>P. lophotes</i>	<i>P. gutturalis</i>	Total
KU			1		1
LSU		1	1		2
MACN			3	2	5
MPEG	2				2
UEFS	1				1
UFMT		5			5
UFPE	5				5
<b>Total</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>21</b>

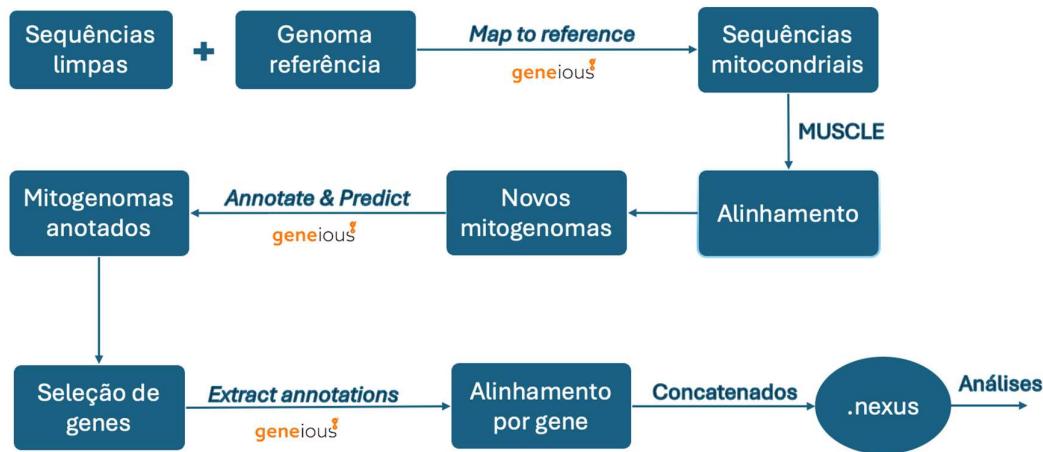
Acrônimos: KU – Kansas University, LSU – Louisiana State University, MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales, UEFS – Universidade Estadual de Feira de Santana, UFMT – Universidade Federal do Mato Grosso, UFPE – Universidade Federal de Pernambuco.

## 4.2 ANÁLISES POPULACIONAIS

A estrutura populacional de *Pseudoseisura* foi inferida usando duas abordagens, com a função de fatorização de matrizes esparsas não negativas (sNMF) através do pacote LEA (Fritchot; François, 2015), e utilizando uma análise discriminante de componentes principais (DAPC) (Jombart; Devillard; Balloux, 2010) usando o pacote adegenet (Jombart, 2008). A sNMF foi usado para estimar o melhor número de populações ancestrais “K” e avaliar o nível de mistura genética entre cada linhagem. Foram testados valores de K para duas, quatro, cinco e seis populações ancestrais, com valor de alpha e número de repetições igual a dez. A DAPC foi usada para estimar o número de agrupamentos genéticos nos dados, identificando os agrupamentos com base na variação genética dos SNPs. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R 4.5.1 (R Core Team, 2025).

## 4.3 EXTRAÇÃO DO GENOMA MITOCONDRIAL

Foi usado o Geneious Prime 2025.2.2 ([www.geneious.com](http://www.geneious.com)) para obter as sequências codificadoras de proteínas do genoma mitocondrial de cada amostra. Para isso, primeiramente foram extraídas e montadas sequências mitocondriais a partir das sequências limpas obtidas pelo Illumiprocessor durante o processamento das UCEs das 21 amostras de *Pseudoseisura* e uma de *Mazaria propinqua* como grupo externo. Isso foi feito através da função *Map to reference* do Geneious utilizando as sequências limpas contra o genoma mitocondrial anotado da espécie filogeneticamente mais próxima do gênero *Pseudoseisura* disponível no *GenBank* (*Furnarius figulus*, número de acesso NC\_053074.1). Em seguida, as anotações do genoma de referência foram transferidas utilizando a função *Annotate & Predict*. Os alinhamentos entre amostra e referência foram feitos usando o MUSCLE (Edgar, 2004) com parâmetros padrão do Geneious. Somente as sequências que obtiveram 75% ou mais de similaridade com o genoma mitocondrial de referência foram extraídas. Finalmente, foram extraídos os genes codificadores de proteínas pela função *extract annotations*. Alinhamentos para cada gene foram obtidos utilizando o algoritmo de alinhamento do Geneious e estes foram posteriormente concatenados (Figura 3).



**Figura 3.** Flowchart com os passos para a extração do genoma mitocondrial. Início com os arquivos de sequências limpas obtidas pelo Illumiprocessor e final com arquivo .nexus para ser usado na construção da árvore mitocondrial.

#### 4.4 ÁRVORE CALIBRADA

Foram estimados o tempo das divergências de cada indivíduo amostrado através do BEAST2 v2.7.7 (Bouckaert et al., 2014), usando todos os genes mitocondriais codificadores de proteínas exceto por ND6, ATP8 e ND4L, que são considerados menos informativos (Li, 2022; Talavera; Vila, 2011). Para isso, o esquema de particionamento ideal e modelos de substituição para cada gene foram estimados no software IQ-TREE 3 (Wong et al., 2025), utilizando o algoritmo do ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Após isso, usando um relógio estrito, a calibração foi baseada na taxa de substituição do gene mitocondrial Citocromo b de divergência de 2.1% por milhão de anos (Weir; Schluter, 2008). Foram corridas 50 milhões de gerações, amostrando a cada 5000, e a convergência das réplicas foi avaliada utilizando o Tracer v1.7.2 (Rambaut et al., 2018). Em seguida, foi gerada uma árvore de credibilidade de clado máximo usando o TreeAnnotator v2.4.4 (Bouckaert et al., 2014) com um *burn-in* de 20% e seguindo o consenso da regra da maioria.

#### 4.5 MODELAGEM PALEOCLIMÁTICA

Para produzir os modelos ecológicos paleoclimáticos de nicho primeiramente foram obtidos os registros de ocorrências para as quatro espécies do gênero *Pseudoseisura*. As localidades foram obtidas pelo banco de dados do *Global Biodiversity Information Facility* ([www.gbif.org](http://www.gbif.org)). Estes dados foram processados e filtrados, removendo registros com localidades suspeitas, identificadas comparando-as com o mapa de ocorrência da espécie obtido pelo BirdLife International ([datazone.birdlife.org](http://datazone.birdlife.org)). Também, foram removidos registros com localidades duplicadas e incompletas (Boria et al., 2014), e mantidas apenas uma localidade por pixel para lidar com a correlação espacial. Após filtragem, foram mantidas 856 ocorrências para *Pseudoseisura cristata*, 274 para *P. unirufa*, 1991 para *P. lophotes* e 470 para *P. gutturalis*.

As variáveis climáticas usadas foram obtidas pelo PaleoClim (Brown et al., 2018), incluindo um conjunto de variáveis de temperatura e precipitação de 1979 até 2013 (Karger et al., 2017), bem como camadas para o Holoceno Médio (8,326-4,2 ka) (Fordham et al., 2017), o Último Máximo Glacial (21 ka) (Karger et al., 2017), o Último Interglacial (130 ka) (Otto-Btiesner et al., 2006), e dos estágios isotópicos de oxigênio marinho 19 (MIS19)(787 ka) (Brown et al., 2018).

Para remover a correlação entre variáveis ambientais foi calculado o índice de correlação de Spearman entre variáveis. Foram selecionadas para análise as variáveis: Bio01 (Temperatura média anual), Bio04 (Sazonalidade da temperatura), Bio13 (Precipitação do mês mais úmido), Bio14 (Precipitação do mês mais seco) e Bio15 (Sazonalidade da precipitação) com base em sua importância biológica e correlação menor que 70% entre elas.

Para gerar pseudo-ausências para os modelos foram extraídos pontos de fundo a partir do espaço ecologicamente acessível para cada espécie (Barve et al., 2011). Os modelos ecológicos de nicho foram obtidos utilizando uma abordagem multi-algoritmo usando o BIOCLIM (Booth et al., 2014), Gower (Gower, 1971), GLM (Guisan; Zimmermann, 2000), Random forest (Cutler et al., 2007), MaxEnt (Phillips; Anderson; Schapire, 2006) e SVM (Cortes; Vapnik, 1995). Os modelos foram avaliados individualmente com base na Área Sob a Curva ROC (AUC) e no Índice de Verdadeiro Hábito (TSS). Finalmente, foi construído um conjunto com as previsões de cada algoritmo.

#### 4.6 RECONSTRUÇÃO DE ÁREA ANCESTRAL

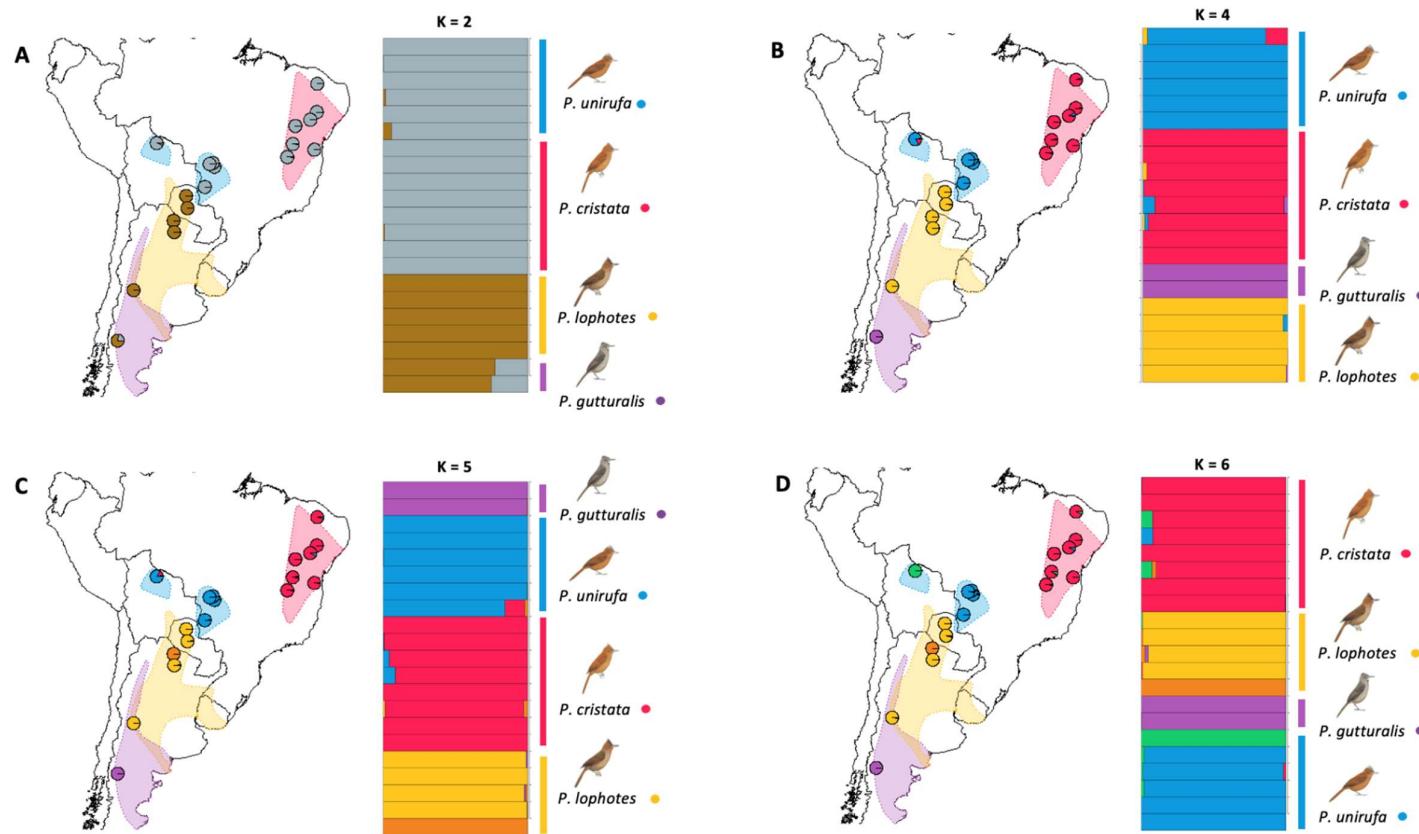
Para inferir o área ancestral do gênero, primeiramente foi obtido uma árvore filogenética publicada (Harvey et al., 2020) contendo o clado dos furnarídeos. Em seguida, ajustamos essa subárvore para refletir a topologia recuperada em nossas análises filogenéticas baseadas em genes mitocondriais. Para definir as áreas ancestrais do clado *Pseudoseisura*, foram utilizadas nove áreas biogeográficas, como proposto por (Lima et al., 2025). As áreas biogeográficas incluíram: i) Floresta Amazônica, ii) Floresta Montana Andina, iii) Floresta Atlântica, iv) Caatinga, v) Cerrado, vi) Florestas Secas, vii) Florestas Úmidas da Mesoamérica, viii) Pântanos e Pampas, e ix) Desertos, Estepes e Matagais.

Foram então testados seis diferentes modelos evolutivos utilizando o pacote BioGeoBEARS (Matzke, 2013). Os modelos incluíram: i) Cladogênese de Dispersão-Extinção (DEC); ii) Cladogênese de Dispersão-Extinção com parâmetro fundador (DEC+J); iii) Análise de Dispersão-Vicariante (DIVA); iv) Análise de Dispersão-Vicariante com parâmetro fundador (DIVA+J); v) Inferência bayesiana de biogeografia histórica para áreas discretas (BAYAREALIKE), e vi) Método de inferência bayesiana com parâmetro fundador (BAYAREALIKE+J). Cada modelo fornece cenários biogeográficos alternativos que podem ter ocorrido durante a história evolutiva do clado. O melhor modelo foi selecionado utilizando o AIC (Critério de Informação de Akaike) e o AICc (Critério de Informação de Akaike corrigido para tamanho de amostras pequenas), também implementados através do pacote BioGeoBEARS.

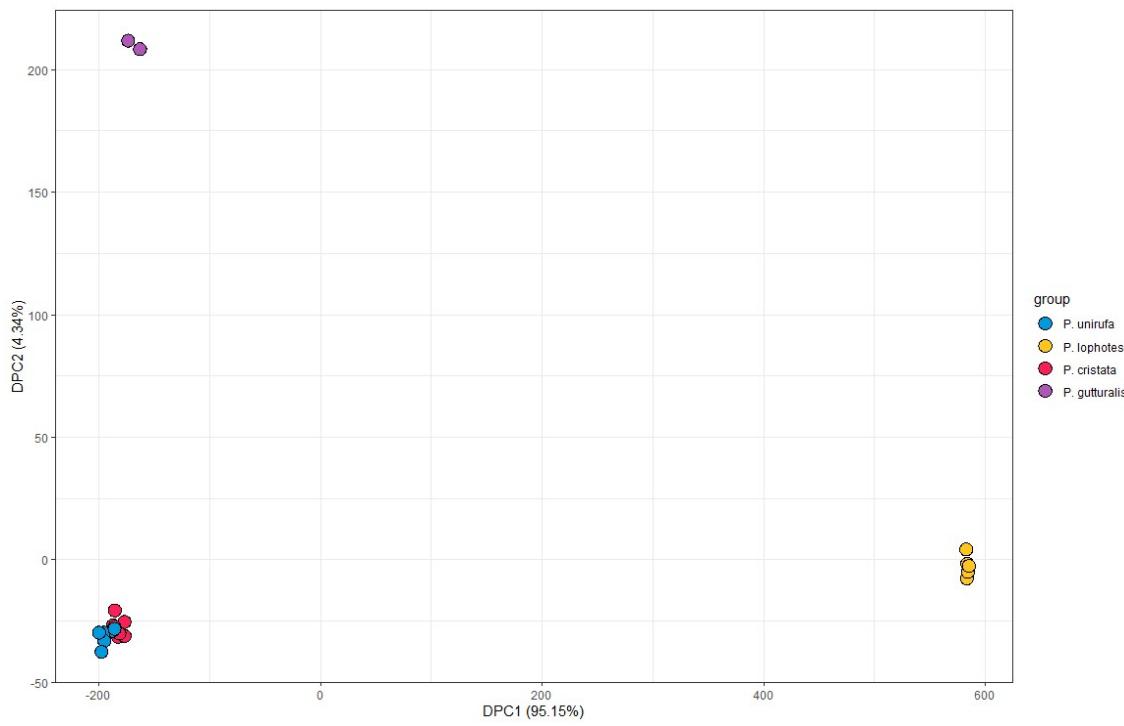
## 5 RESULTADOS

### 5.1 ANÁLISES POPULACIONAIS

A sNMF e DAPC mostraram congruência nos resultados com forte estruturação genética em *Pseudoseisura*, agrupando o gênero em quatro conjuntos populacionais respectivos a cada espécie. A análise de sNMF mostrou baixa mistura genética entre espécies, com todos os representantes do gênero apresentando algum nível de ancestralidade compartilhada, com exceção das amostras de *P. gutturalis* (Figura 4b). Maiores níveis de mistura foram vistos entre as espécies irmãs *P. cristata* e *unirufa*. Em K=2, *P. cristata* e *P. unirufa* formam um grupo claro, assim como *P. lophotes*, enquanto *P. gutturalis* apresentou mistura entre os dois conjuntos populacionais (Figura 4a). Em valores de K mais altos, quatro populações ancestrais apontaram grupo bem definidos entre as espécies (Figura 4b), enquanto K=5 e K=6 destacaram variação nas amostras de *P. lophotes* (MACN 5408) do norte da Argentina (Figura 4c), e de *P. unirufa* (LSU 7634) do Beni da Bolívia (Figura 4d), respectivamente. Além disso, o DAPC mostrou maior divisão entre amostras agrupando conforme a topologia conhecida para o gênero, mas também agrupando *P. gutturalis* mais próximo ao clado *P. cristata* e *P. unirufa* do que *P. lophotes* (Figura 5).



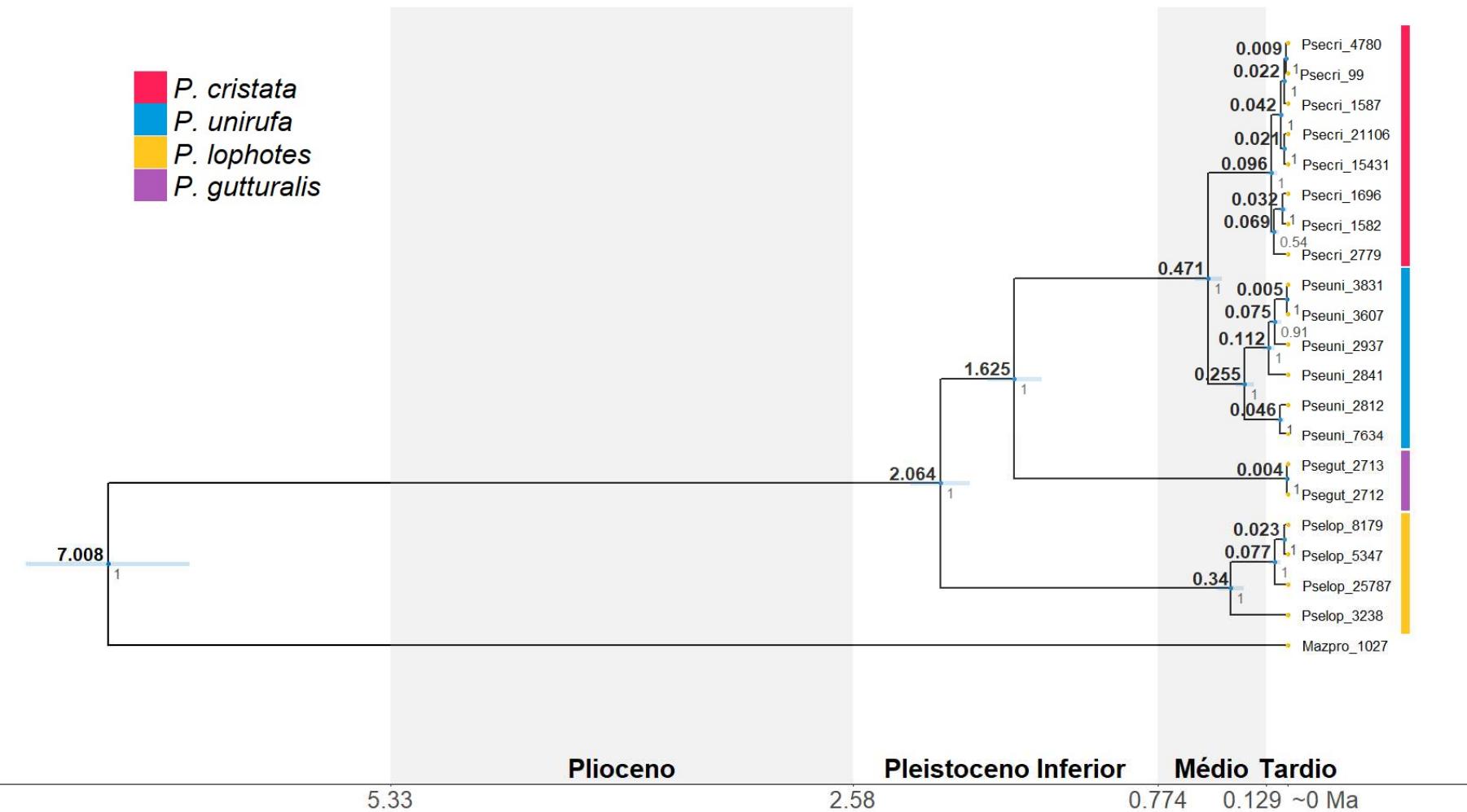
**Figura 4.** Estrutura populacional em *Pseudoseisura*. Gráficos à direita mostram as proporções de ancestralidade inferidas pela SNMF implementada no pacote LEA de cada amostra. Cada coluna representa um indivíduo, e as cores das colunas representam a proporção de ancestralidade em cada um dos *clusters*. Mapas à esquerda associam cada resultado por amostra com sua localidade. A análise foi executada para  $K = 2, 4, 5$  e  $6$  *clusters* genéticos, utilizando um parâmetro de regularização ( $\alpha$ ) de 10.



**Figura 5.** Estrutura populacional em *Pseudoseisura*. O gráfico mostra os *clusters* genéticos recuperados pelo DAPC implementado no pacote adegenet. A análise foi executada para número de *clusters* = 4. Cada ponto representa um indivíduo, e as cores representam o *cluster* para cada indivíduo.

## 5.2 TOPOLOGIA E TEMPO DE DIVERGÊNCIA

Inferências filogenéticas baseadas no genoma mitocondrial recuperaram clados bem suportados de *Pseudoseisura* em relação ao grupo externo e de cada espécie do gênero. A filogenia datada utilizando DNA mitocondrial recuperou uma primeira divergência dentro do gênero *Pseudoseisura* a 2.06 milhões de anos atrás (intervalo de confiança: 1,88–2,24 Ma) entre *P. lophotes* e o restante das espécies. Em seguida foi visto a separação de *P. gutturalis* com *P. cristata* e *unirufa* a 1.62 (1,46–1,79) Ma. Finalmente, a divergência entre *P. cristata* e *unirufa* datando 0,47 (0,39–0,55) Ma. Dentro de *P. unirufa* não houve separação entre os indivíduos das populações do Beni e Pantanal, com o Beni agrupando com o Pantanal Sul enquanto as localidades do Pantanal Norte formaram o clado irmão (Figura 6).

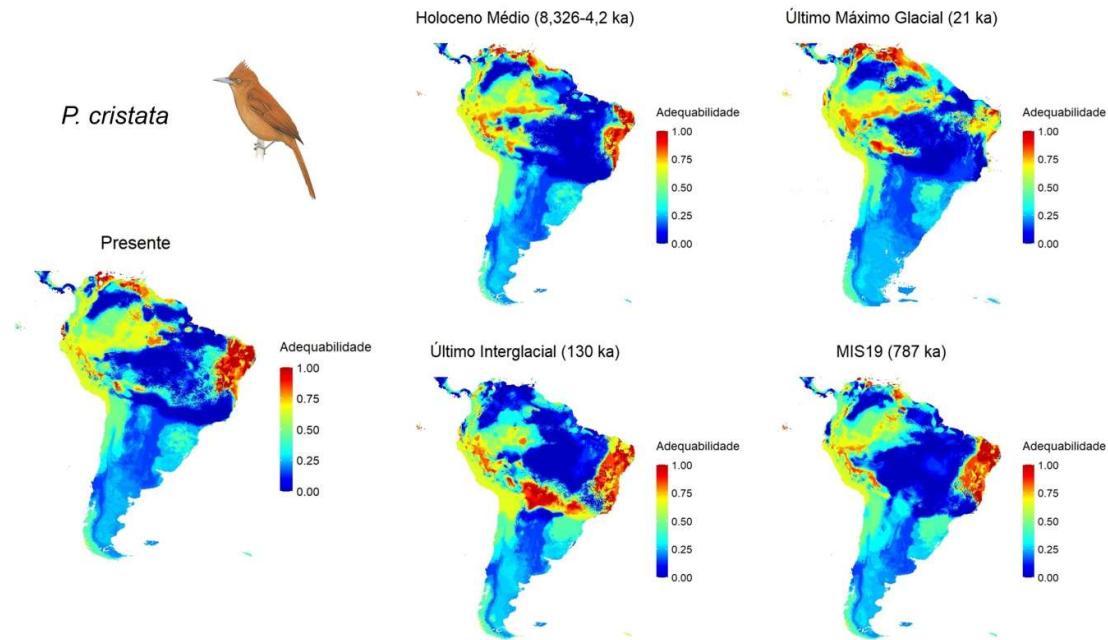


**Figura 6.** Árvore Bayesiana calibrada baseada em genes mitocondriais.

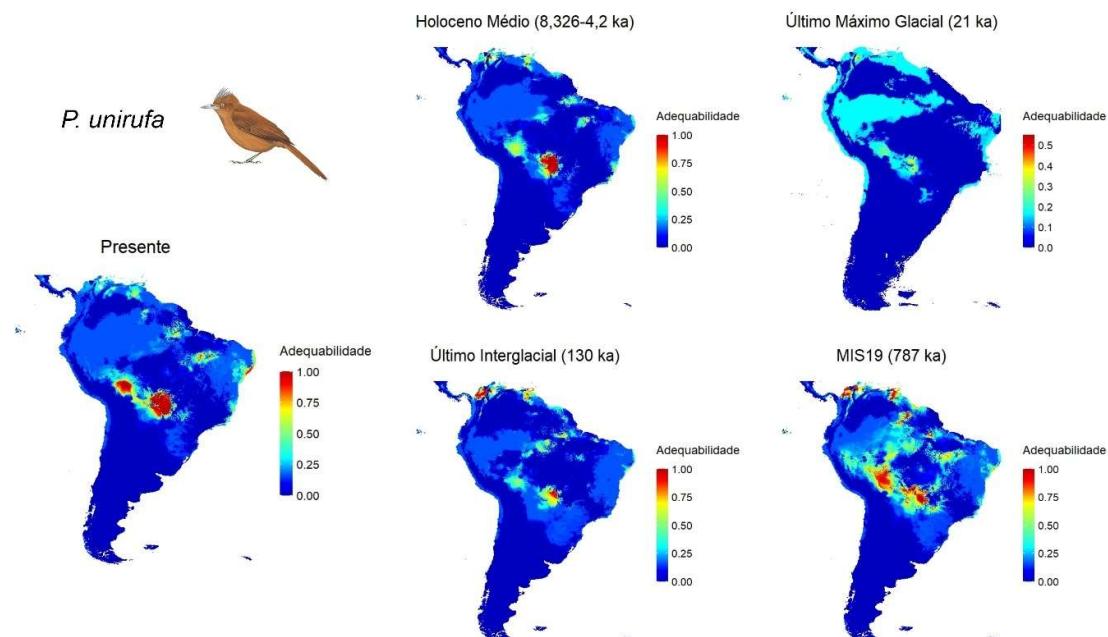
### 5.3 MODELAGEM PALEOCLIMÁTICA

Durante os estágios isotópicos de oxigênio marinho 19 (MIS19) (797 ka), a adequabilidade de *P. cristata* se mostrou consistente com a distribuição atual da espécie com altos valores para a região da Caatinga do presente. Já para o Último Interglacial (130 ka), há uma expansão da área adequada para o sudeste do Brasil e projeção de uma nova área adequada no centro da América do Sul, onde é a distribuição atual de *P. unirufa* (Figura 7). Durante o Último Máximo Glacial (21 ka), *P. cristata* mostra uma diminuição na sua área adequada com poucas áreas remanescentes na região da Caatinga com alta adequabilidade. Mais recentemente, durante o período do Holoceno Médio (8,326-4,2 ka) haveria um aumento da área de ocorrência, permanecendo onde a espécie ocorre atualmente (Figura 7).

*P. unirufa* não apresentou grande variação na sua área adequada com os núcleos do Pantanal e Beni relativamente consistentes durante MIS19, LIG, Holoceno Médio e o presente. No entanto, após MIS19, foi visto uma diminuição de adequabilidade, principalmente no Beni, que atingiu um pico durante o LGM (Figura 8). *P. lophotes* também não mostrou grandes variações apresentando alta adequabilidade e restrição para a região e sul do Chaco, com exceção para o período do LIG onde houve uma alta perda de adequabilidade para a espécie em toda sua extensão (Figura 9). Por fim, *P. gutturalis* mostrou o mesmo padrão de *P. lophotes*, com alta adequabilidade e restrição para a Patagônia e Monte, e diminuição de área durante o LIG (Figura 10).

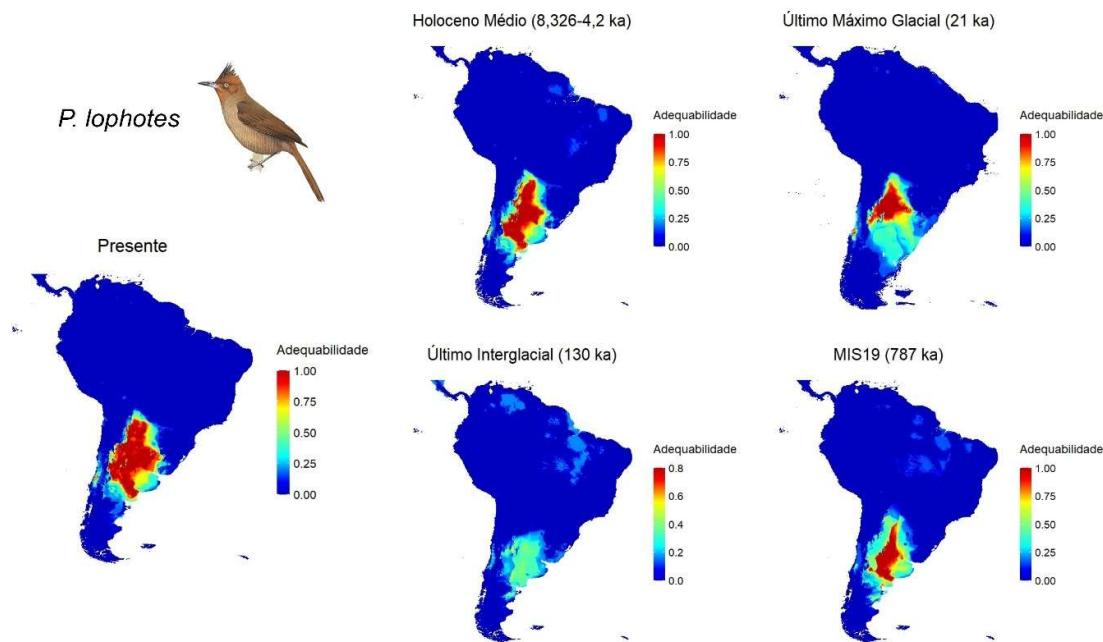


**Figura 7.** Projeção espacial da adequabilidade ambiental para *P. cristata* obtida por modelagem de nicho ecológico com abordagem em *ensemble* (modelo conjunto). Valores variam de 0 (baixa adequabilidade) a 1 (alta adequabilidade). À esquerda, projeção para a atualidade de áreas adequadas para a espécie. À direita, projeção para diferentes períodos paleoclimáticos.

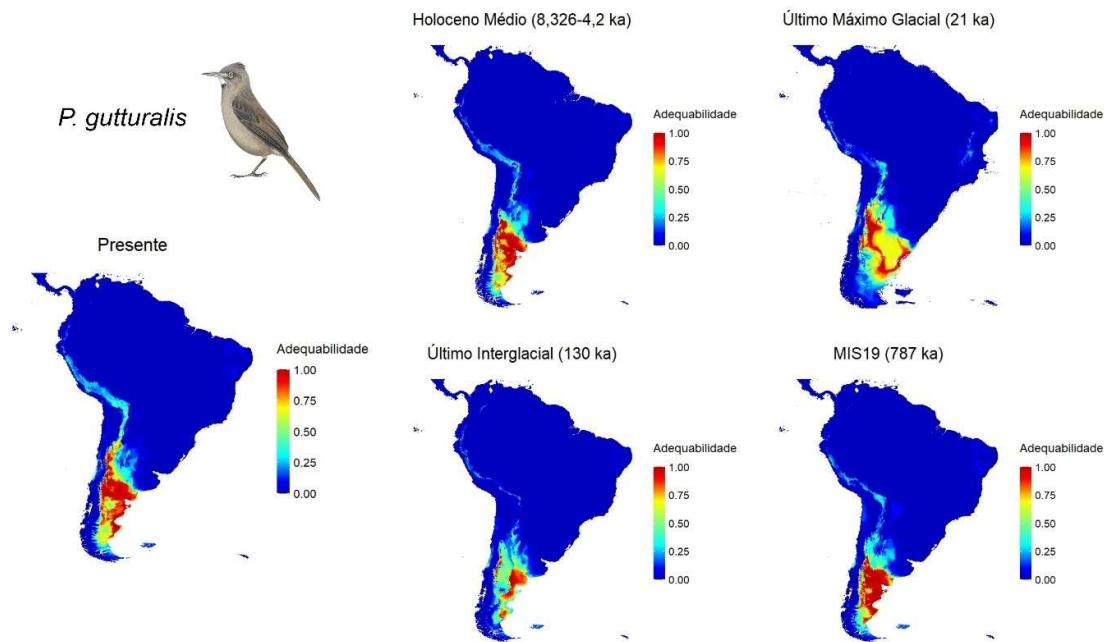


**Figura 8.** Projeção espacial da adequabilidade ambiental para *P. unirufa* obtida por modelagem de nicho ecológico com abordagem em *ensemble* (modelo conjunto). Valores variam de 0 (baixa adequabilidade)

a 1 (alta adequabilidade). À esquerda, projeção para a atualidade de áreas adequadas para a espécie. À direita, projeção para diferentes períodos paleoclimáticos.



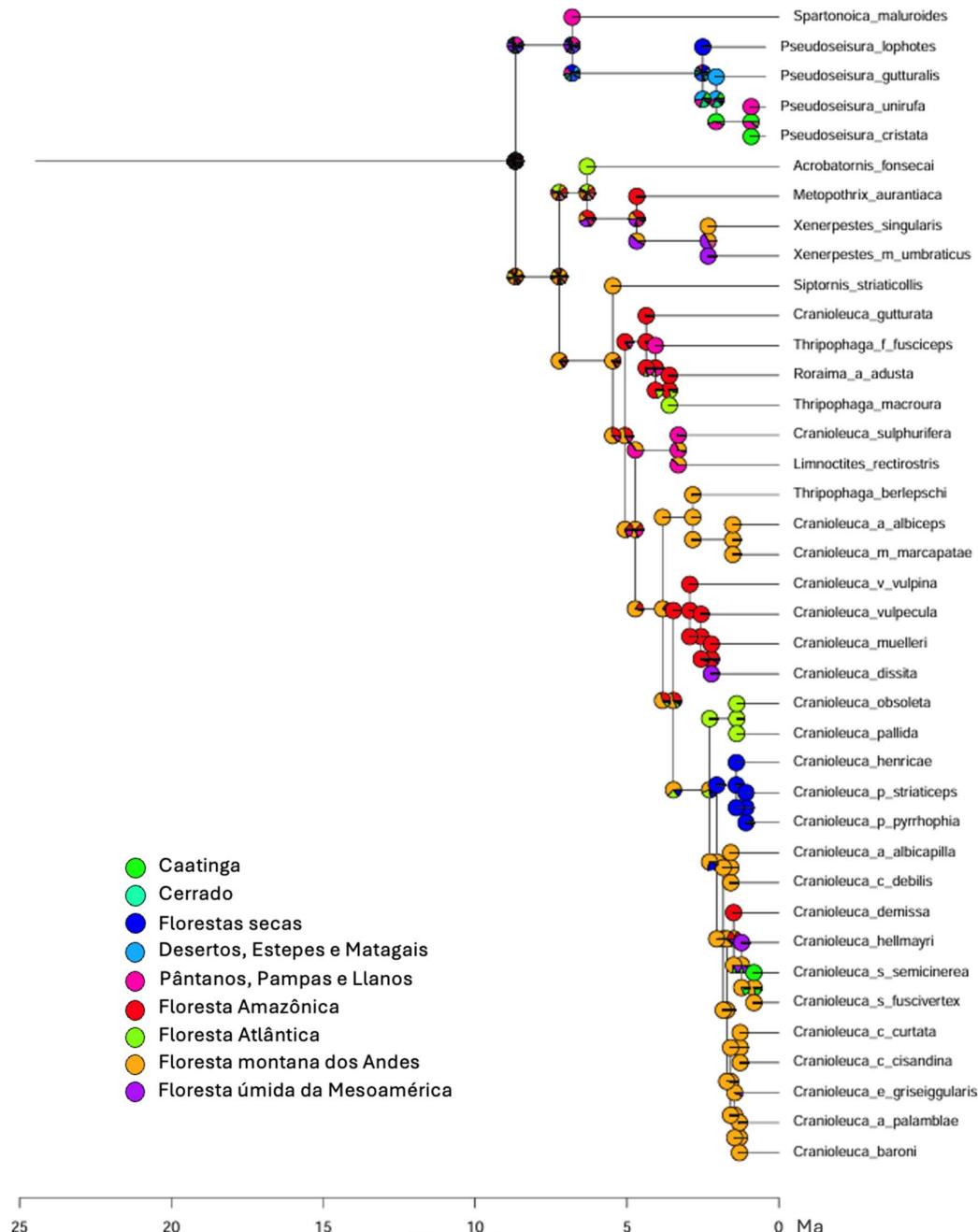
**Figura 9.** Projeção espacial da adequabilidade ambiental para *P. lophotes* obtida por modelagem de nicho ecológico com abordagem em *ensemble* (modelo conjunto). Valores variam de 0 (baixa adequabilidade) a 1 (alta adequabilidade). À esquerda, projeção para a atualidade de áreas adequadas para a espécie. À direita, projeção para diferentes períodos paleoclimáticos.



**Figura 10.** Projeção espacial da adequabilidade ambiental para *P. gutturalis* obtida por modelagem de nicho ecológico com abordagem em *ensemble* (modelo conjunto). Valores variam de 0 (baixa adequabilidade) a 1 (alta adequabilidade). À esquerda, projeção para a atualidade de áreas adequadas para a espécie. À direita, projeção para diferentes períodos paleoclimáticos.

### 5.3 RECONSTRUÇÃO DE ÁREA ANCESTRAL

A análise de reconstrução de área ancestral indicou que o gênero *Pseudoseisura* tem origem em florestas secas, onde o grupo mais basal *P. lophotes* ocorre atualmente (Figura 11). Ainda no Pleistoceno Inferior, representantes do gênero *Pseudoseisura* passaram a ocupar também áreas de desertos, estepes e matagais, onde *P. gutturalis* ocorre. Finalmente, as linhagens mais recentes de *Pseudoseisura*, *P. cristata* e *P. unirufa*, se formaram a partir da colonização da área da Caatinga e de áreas abertas e úmidas para a linhagem de *P. unirufa*. O modelo mais adequado para o clado foi a Análise de Dispersão-Vicariante com parâmetro fundador (DIVA+J), indicando que a expansão das espécies para outros ambientes foi marcada por eventos de dispersão e efeito fundador.



**Figura 11.** Reconstrução de área ancestral para o gênero *Pseudoseisura*. Árvore filogenética com áreas biogeográficas atuais para os táxons atuais e passados segundo o melhor modelo.

**Tabela 2.** Tabela indicando DIVALIKE+J como melhor modelo evolutivo para o clado com menor valor de log-likelihood (LnL) e AIC.

Modelo	LnL	numparams	d	e	j	AIC	AICwt	AICc	AICcwt
<b>DIVALIKE+J</b>	-89,61	3	0,0051	1,0e-12	0,056	185,2	0,69	185,9	0,69
DEC+J	-90,44	3	0,0040	1,0e-12	0,064	186,9	0,30	187,6	0,30
<b>BAYAREALIKE+J</b>	-95,07	3	0,0041	1,0e-07	0,071	196,1	0,0029	196,8	0,0029
DIVALIKE	-109,7	2	0,019	0,012	0	223,4	3,6e-09	223,7	4,3e-09
DEC	-112,1	2	0,016	0,034	0	228,3	3,1e-10	228,6	3,7e-10
BAYAREALIKE	-125,5	2	0,019	0,30	0	254,9	5,1e-16	255,2	6,1e-16

## 6 DISCUSSÃO

Os resultados aqui trazidos elucidam a história evolutiva do gênero *Pseudoseisura*, um grupo pouco estudado do ponto de vista evolutivo, e trouxe conclusões significativas para o estudo da diversificação da biota neotropical. Através de abordagem utilizando dados genômicos e paleoclimáticos, conseguimos inferir aspectos envolvendo a história biogeográfica do gênero *Pseudoseisura* nas diagonais seca e árida da América do Sul. Primeiro, vimos que a diversificação do gênero não parece ser explicada pela hipótese do Arco Pleistocênico, e outros processos como dispersão podem tentar explicar melhor a distribuição atual. Segundo, caracterizamos a estrutura genética presente dentro de *Pseudoseisura*, elucidando relações interespecíficas e intraespecíficas entre linhagens. Finalmente, alterações na distribuição das espécies e possíveis conexões secundárias históricas entre populações não foram encontradas através da projeção por modelos paleoclimáticos.

### 6.1 HISTÓRIA EVOLUTIVA E BIOGEOGRÁFICA EM *PSEUDOSEISURA*

Os agrupamentos genéticos encontrados concordam com a topologia e taxonomia conhecida para as espécies do gênero *Pseudoseisura* (Harvey et al., 2020; Winkler; Billerman; Lovette, 2020). No entanto, a topologia inferida a partir de genes mitocondriais não demonstrou apoio a filogenias já publicadas para o grupo (Derryberry et al., 2011; Harvey et al., 2020), apresentando *P. lophotes* como grupo mais basal e grupo irmão das demais espécies.

Por outro lado, os resultados de análises populacionais e filogenia mitocondrial aqui vistos indicam um cenário em que, apesar de *P. gutturalis* ser mais próximo filogeneticamente do clado *P. cristata* e *P. unirufa*, *P. gutturalis* é mais semelhante geneticamente a linhagem mais basal, *P. lophotes*. Isso pode ser explicado por uma possível estabilidade genética na linhagem de *P. gutturalis*, enquanto o clado *P. cristata* e *P. unirufa* pode ter passado por processos que criaram uma distinta composição de alelos. Resultados de reconstrução de área ancestral indicando a colonização de ambientes com ação do efeito fundador e os tempos de divergência encontrados mostrando a diversificação do clado *P. cristata* e *unirufa* durante o Pleistoceno Médio, período em que oscilações climáticas foram mais proeminentes em comparação ao Pleistoceno Inferior (Head; Gibbard, 2005), podem apoiar essa afirmativa. Assim, a reconfiguração de ambientes causada por períodos glaciais e interglaciais durante o Pleistoceno Médio podem ter provocado grande diversificação nas linhagens mais recentes do gênero.

Encontramos uma reduzida estruturação genética intraespecífica ao analisar os dados a partir de quatro populações ancestrais. No entanto, ao aumentar o número de agrupamentos nas análises populacionais surgem diferenças dentro das espécies. *P. lophotes* apresentou dois agrupamentos distintos em um valor de K=6. *P. lophotes* MACN 5408, do norte do Chaco argentino, foi separado das demais amostras da espécie, apesar de haver localidades próximas (norte do Chaco) e distantes (Mendoza) amostradas. Já em *P. unirufa*, LSU 7634, do Beni da Bolívia, foi separado as amostras brasileiras do Pantanal. Este resultado mostra que as populações Beni e Pantanal parecem ser geneticamente diferentes apesar da formação de uma clado Beni e Pantanal Sul visto na filogenia mitocondrial, indicando que a separação desses dois ambientes não é recente. Além disso, uma variação genética entre a amostra do Beni em relação ao Pantanal mostra pela primeira vez agrupamentos entre as populações disjuntas visto que diferenças morfológicas e acústicas não foram encontradas em estudos anteriores (Zimmer; Whittaker, 2000).

O gênero *Pseudoseisura* parece ter uma antiga história evolutiva com uma primeira separação de linhagens durante o Pleistoceno inferior (Figura 6). Essa primeira divisão teria separado as linhagens associadas a florestas secas, *P. lophotes* (Chaco) e *P. cristata* (Caatinga) muito antes das oscilações climáticas conhecidas do Pleistoceno Médio e Tardio (Head; Gibbard, 2005). Dessa forma, a distribuição disjunta do gênero em diferentes blocos de florestas secas não parece ser explicada como relíquias do último máximo glacial como poderia ser apontado com a Hipótese do Arco Pleistocênico (Prado; Gibbs, 1993). Esse padrão também é visto em outros táxons onde a divergência entre linhagens de blocos de florestas secas como Missiones e Caatinga é datada no começo ou antes do Pleistoceno (Pennington et al., 2004b; Särkinen et al., 2012). Uma alternativa para explicar esses padrões seria a ocorrência de eventos de colonização a partir de outros ambientes através de eventos de dispersão por longa distância (Linares-Palomino; Oliveira-Filho; Pennington, 2011). Essa alternativa é reforçada pelos resultados de reconstrução de área ancestral, onde foi visto que os modelos com eventos de efeito fundador foram escolhidos sobre os modelos sem essa força evolutiva.

Nossos resultados indicam que por volta de 1,6 milhões de anos atrás *Pseudoseisura* já poderia estar ocupando a caatinga, e essa colonização teria acontecido a partir de áreas de desertos, estepes e matagais, onde *P. gutturalis* ocorre. Isso pode indicar que esses ambientes poderiam ter passado por um período de extensão que facilitaria o acesso ao nordeste do Brasil durante essa época. Segundo o modelo mais adequado, um efeito fundador na Caatinga a partir da população de *P. gutturalis* dos desertos e estepes seria responsável pela colonização do novo ambiente. Esse resultado é diferente do já encontrado para a linhagem (Lima et al., 2025) e traz

questionamentos sobre como se deu esse deslocamento geográfico. Por outro lado, *P. unirufa* parece ter se diversificado a partir da população do nordeste brasileiro e ocupado uma condição mais ancestral com a ocupação de ambientes abertos e úmidos assim como o grupo irmão do clado *Pseudoseisura*, *Spartonoica maluroides*.

## 6.2 CONEXÕES SECUNDÁRIAS ENTRE TÁXONS

Com a maioria dos táxons analisados pertencentes a ambientes de florestas secas e regiões áridas, esperava-se que o período mais frio e seco do Pleistoceno Tardio (LGM) ocasionasse o aumento da área adequada dessas espécies e possivelmente conectasse mais suas distribuições. Embora esse padrão esperado tenha sido encontrado em outros estudos (Corbett et al., 2020; Werneck; Colli, 2006), as linhagens de *Pseudoseisura* mostraram, em geral, consistência e restrição a uma única distribuição durante diferentes períodos do Quaternário. Como visto, a história evolutiva e diversificação do gênero é mais antiga que o período projetado na modelagem, e isso pode indicar que as linhagens são bem estabelecidas ao seu ambiente atual.

Os dados de modelagem de distribuição paleoclimática, em geral, não indicaram que houve conexão mais recente entre as espécies. Exceções para isso são uma sobreposição de adequabilidade entre *P. cristata* e *P. unirufa* durante o Último Interglacial na região central da América do Sul, e o contato entre *P. lophotes* e *P. gutturalis* na região central da Argentina que é mantido atualmente. Com esses possíveis contatos muito após a divergência das linhagens, e resultados de estrutura genética mostrando baixa mistura entre espécies, não parece ter ocorrido fluxo gênico mesmo se houve contato entre linhagens, apesar de que ainda se faz necessário quantificá-lo. No entanto, a falta de fluxo gênico poderia ser explicada pelo importante papel que diferenças na vocalização possuem no isolamento reprodutivo de linhagens de suboscines (Isler; Isler; Brumfield, 2005; Remsen, 2005; Tobias et al., 2012).

## 7 CONCLUSÃO

O gênero *Pseudoseisura* possui uma história evolutiva antiga e espécies bem estruturadas geneticamente. A datação da separação de linhagens associadas a florestas secas no Pleistoceno Inferior indica que outros processos, além das oscilações climáticas do Pleistoceno Médio e Tardio devem ter um papel maior na diversificação de suas linhagens. A topologia encontrada para o gênero trouxe novos olhares sobre a diversificação de *Pseudoseisura*, permitindo fazer novas inferências sobre como se deu a ocupação nos diferentes ambientes encontrados na Região Neotropical. Uma origem em florestas secas, mas ocupação da Caatinga somente após expansão do clado para desertos e estepes indica que essa chegada ao nordeste brasileiro pode não ter ocorrido por corredores causados pela expansão dessas florestas. Finalmente, pelo tempo de divergência entre linhagens e características idiossincráticas das espécies, conexões presentes entre *P. lophotes* e *P. gutturalis* durante diversos períodos do Quaternário, e possivelmente entre *P. unirufa* e *P. cristata* durante o Último Interglacial não aparentam indicar fluxo gênico recente entre os táxons.

Além disso, a estrutura genética encontrada trouxe pela primeira vez agrupamentos entre diferentes populações de *P. unirufa*, que podem ser mais bem estudadas com maior amostragem e abordagens diferentes. Também, os agrupamentos vistos em *P. lophotes*, contra a classificação conhecida de subespécies, pode indicar que a espécie pode ser melhor estudada quanto a validação de suas divisões taxonômicas. Por fim, trazendo maior conhecimento sobre a história evolutiva de uma linhagem de aves associada as diagonais seca e árida da América do Sul, esse estudo pode contribuir com o conhecimento geral desses ambientes e os processos moldaram a biodiversidade neles presente.

## 8 REFERÊNCIAS

- ABRAHAM, Elena *et al.* Disentangling the concept of “South American Arid Diagonal”. **Journal of Arid Environments**, v. 175, p. 104089, 1 abr. 2020.
- ANTONELLI, Alexandre *et al.* Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 24, p. 9749–9754, 16 jun. 2009.
- ANTONELLI, Alexandre *et al.* Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 115, n. 23, p. 6034–6039, 5 jun. 2018.
- ANTONELLI, Alexandre; SANMARTÍN, Isabel. Why are there so many plant species in the Neotropics? **TAXON**, v. 60, n. 2, p. 403–414, 1 abr. 2011.
- AVISE, John C. **Phylogeography: The History and Formation of Species**. Cambridge: Harvard University Press, 2000.
- BEJERANO, Gill *et al.* Ultraconserved Elements in the Human Genome. **Science**, v. 304, n. 5675, p. 1321–1325, 28 maio 2004.
- BENTON, Michael J. The origins of modern biodiversity on land. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1558, p. 3667–3679, 27 nov. 2010.
- BOLGER, Anthony M.; LOHSE, Marc; USADEL, Bjoern. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. **Bioinformatics**, v. 30, n. 15, p. 2114–2120, 1 ago. 2014.
- BOOTH, Trevor H. *et al.* bioclim: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 1, p. 1–9, 1 jan. 2014.
- BORIA, Robert A. *et al.* Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological Modelling**, v. 275, p. 73–77, 10 mar. 2014.
- BARVE, Narayani *et al.* The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810–1819, jun. 2011.
- BOUCKAERT, Remco *et al.* BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. **PLOS Computational Biology**, v. 10, n. 4, p. e1003537, 10 abr. 2014.
- BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeography**. 4. ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2010.
- BROWN, Jason L. *et al.* PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. **Scientific Data**, v. 5, n. 1, p. 180254, 13 nov. 2018.

- CAPELLA-GUTIÉRREZ, Salvador; SILLA-MARTÍNEZ, José M.; GABALDÓN, Toni. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. **Bioinformatics**, v. 25, n. 15, p. 1972–1973, 1 ago. 2009.
- CODY, Sarah *et al.* The Great American Biotic Interchange revisited. **Ecography**, v. 33, n. 2, p. 326–332, 1 abr. 2010.
- CORBETT, Eamon C. *et al.* Evidence for the Pleistocene Arc Hypothesis from genome-wide SNPs in a Neotropical dry forest specialist, the Rufous-fronted Thornbird (Furnariidae: *Phacellodomus rufifrons*). **Molecular Ecology**, v. 29, n. 22, p. 4457–4472, nov. 2020.
- CORTES, Corinna; VAPNIK, Vladimir. Support-vector networks. **Machine Learning**, v. 20, n. 3, p. 273–297, set. 1995.
- COYNE, J. A.; ORR, H. A. **Speciation**. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2004.
- CUTLER, D. Richard *et al.* Random forests for classification in ecology. **Ecology**, v. 88, n. 11, p. 2783–2792, 1 nov. 2007.
- DARWIN, Charles; WALLACE, Alfred Russel. On the Tendency of Species to Form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. **Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology**, v. 3, p. 45–62, 1858.
- DAS, Sunandan *et al.* Ultraconserved elements-based phylogenomic systematics of the snake superfamily Elapoidea, with the description of a new Afro-Asian family. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 180, p. 107700, 1 mar. 2023.
- DERRYBERRY, Elizabeth P. *et al.* Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). **Evolution**, v. 65, n. 10, p. 2973–2986, 1 out. 2011.
- DICK, Christopher W.; HEUERTZ, Myriam. The complex biogeographic history of a widespread tropical tree species. **Evolution**, v. 62, n. 11, p. 2760–2774, 1 nov. 2008.
- DUCKETT, Drew J. *et al.* Reduced representation approaches produce similar results to whole genome sequencing for some common phylogeographic analyses. **PLOS ONE**, v. 18, n. 11, p. e0291941, 30 nov. 2023.
- EDGAR, Robert C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research**, v. 32, n. 5, p. 1792–1797, 1 mar. 2004.
- EDWARDS, Scott V.; CLOUTIER, Alison; BAKER, Allan J. Conserved Nonexonic Elements: A Novel Class of Marker for Phylogenomics. **Systematic Biology**, v. 66, n. 6, p. 1028–1044, 1 nov. 2017.
- FAIRCLOTH, BC. Illumiprocessor: a trimmomatic wrapper for parallel adapter and quality trimming. 2013.

- FAIRCLOTH, Brant C. *et al.* Ultraconserved Elements Anchor Thousands of Genetic Markers Spanning Multiple Evolutionary Timescales. **Systematic Biology**, v. 61, n. 5, p. 717–726, 1 out. 2012.
- FAIRCLOTH, Brant C. *et al.* A Phylogenomic Perspective on the Radiation of Ray-Finned Fishes Based upon Targeted Sequencing of Ultraconserved Elements (UCEs). **PLOS ONE**, v. 8, n. 6, p. e65923, 18 jun. 2013.
- FAIRCLOTH, Brant C. PHYLUCE is a software package for the analysis of conserved genomic loci. 2016.
- FORDHAM, Damien A. *et al.* PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. **Ecography**, v. 40, n. 11, p. 1348–1358, 1 nov. 2017.
- FRICHOT, Eric; FRANÇOIS, Olivier. LEA: An R package for landscape and ecological association studies. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 6, n. 8, p. 925–929, 1 ago. 2015.
- GALTIER, N. *et al.* Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. **Molecular Ecology**, v. 18, n. 22, p. 4541–4550, 1 nov. 2009.
- GOWER, J. C. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. **Biometrics**, v. 27, n. 4, p. 857–871, 1971.
- GUISAN, Antoine; ZIMMERMANN, Niklaus E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, v. 135, n. 2–3, p. 147–186, dez. 2000.
- HAFFER, Jürgen. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131–137, 11 jul. 1969.
- HARVEY, Michael G. *et al.* The evolution of a tropical biodiversity hotspot. **Science**, v. 370, n. 6522, p. 1343–1348, 11 dez. 2020.
- HEAD, Martin J.; GIBBARD, Philip L. Early-Middle Pleistocene transitions: an overview and recommendation for the defining boundary. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 247, n. 1, p. 1–18, jan. 2005.
- HIGGINS, Mark A. *et al.* Geological control of floristic composition in Amazonian forests. **Journal of Biogeography**, v. 38, n. 11, p. 2136–2149, 1 nov. 2011.
- HOORN, C. *et al.* Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. **Science**, v. 330, n. 6006, p. 927–931, 12 nov. 2010.
- HOORN, Carina *et al.* Biodiversity from mountain building. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 3, p. 154–154, mar. 2013.
- ISLER, Morton L.; ISLER, Phyllis R.; BRUMFIELD, Robb T. Clinal Variation in vocalizations of an Antbird (Thamnophilidae) and Implications for Defining Species Limits (Variación Clinal en las Vocalizaciones de un Hormiguero (Thamnophilidae) e Implicaciones para Definir los Límites entre Especies). **The Auk**, v. 122, n. 2, p. 433–444, 2005.

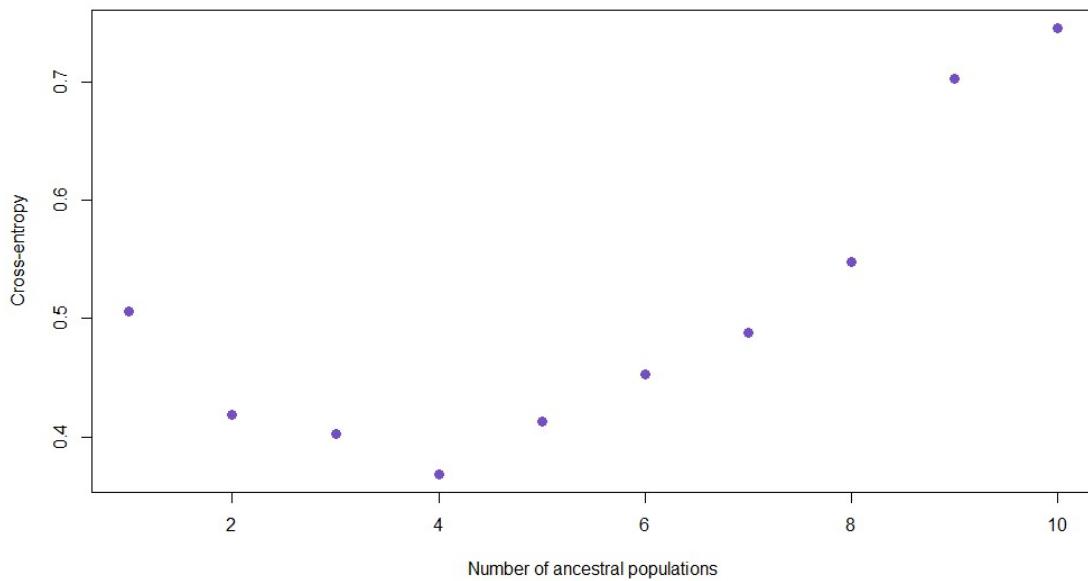
- JOMBART, Thibaut. adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. **Bioinformatics**, v. 24, n. 11, p. 1403–1405, 1 jun. 2008.
- JOMBART, Thibaut; DEVILLARD, Sébastien; BALLOUX, François. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. **BMC Genetics**, v. 11, n. 1, p. 94, 2010.
- KALYAANAMOORTHY, Subha *et al.* ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. **Nature Methods**, v. 14, n. 6, p. 587–589, jun. 2017.
- KARGER, Dirk Nikolaus *et al.* Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. **Scientific Data**, v. 4, n. 1, p. 170122, 5 set. 2017.
- KATOH, K.; STANDLEY, D. M. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 4, p. 772–780, 1 abr. 2013.
- KATTAN, Gustavo *et al.* Neotropical bird evolution and 100 years of the enduring ideas of Frank M. Chapman. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 117, p. n/a-n/a, 1 mar. 2016.
- KENNEDY, Jonathan D. *et al.* Into and out of the tropics: the generation of the latitudinal gradient among New World passerine birds. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 9, p. 1746–1757, set. 2014.
- LI, Heng *et al.* The Sequence Alignment/Map format and SAMtools. **Bioinformatics**, v. 25, n. 16, p. 2078–2079, 15 ago. 2009.
- LI, Heng. Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM. arXiv, , 26 maio 2013. Disponível em: <<http://arxiv.org/abs/1303.3997>>. Acesso em: 3 nov. 2025
- LI, Xin-Ran. Phylogeny and age of cockroaches: a reanalysis of mitogenomes with selective fossil calibrations. **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v. 69, n. 1, p. 1–18, 7 jan. 2022.
- LIMA, Hevana S. *et al.* Origins and Diversification of the Caatinga Dry Forest Endemic Avifauna. **Journal of Biogeography**, v. 52, n. 9, p. e70003, set. 2025.
- LINARES-PALOMINO, Reynaldo; OLIVEIRA-FILHO, Ary; PENNINGTON, R. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. In: **Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation**. /S.l.: S.n./. p. 3–21.
- LUEBERT, Federico. The two South American dry diagonals. **Frontiers of Biogeography**, v. 13, n. 4, 2 dez. 2021.
- MATZKE, Nicholas Joseph. Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. **Frontiers of Biogeography**, v. 5, n. 4, 31 dez. 2013.

- MAYLE, Francis E. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. **Journal of Quaternary Science**, v. 19, n. 7, p. 713–720, 1 out. 2004.
- MAYR, Ernst. **Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist**. New York: Columbia University Press, 1942.
- MAYR, Ernst. Change of Genetic Environment and Evolution. In: HUXLEY, J.; HARDY, A. C.; FORD, E. B. (Orgs.). **Evolution as a Process**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1954. p. 157–180.
- MCCORMACK, John E. *et al.* A Phylogeny of Birds Based on Over 1,500 Loci Collected by Target Enrichment and High-Throughput Sequencing. **PLOS ONE**, v. 8, n. 1, p. e54848, 29 jan. 2013.
- MCKENNA, Aaron *et al.* The Genome Analysis Toolkit: A MapReduce framework for analyzing next-generation DNA sequencing data. **Genome Research**, v. 20, n. 9, p. 1297–1303, set. 2010.
- MONTES, C. *et al.* Middle Miocene closure of the Central American Seaway. **Science**, v. 348, n. 6231, p. 226–229, 10 abr. 2015.
- NAKA, L. N.; LEANDRO-SILVA, V.; CLARAMUNT, S. Avian Diversity and Patterns of Diversification in South America. In: EDWARDS, S. V.; REED, J. M. (Orgs.). **New Perspectives in Ornithology: 21st Century Dispatches Across the World of Birds**. New York: Oxford University Press, 2025. p. 190–224.
- OTTO-BLIESNER, Bette L. *et al.* Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation. **Science**, v. 311, n. 5768, p. 1751–1753, 24 mar. 2006.
- PENNINGTON, P. T. *et al.* The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1450, p. 1611–1622, 29 out. 2004a.
- PENNINGTON, R. Toby *et al.* Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 515–538, 29 mar. 2004b.
- PENNINGTON, R. Toby; PRADO, Darién E.; PENDRY, Colin A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261–273, 1 mar. 2000.
- PETERSON, Brant K. *et al.* Double Digest RADseq: An Inexpensive Method for De Novo SNP Discovery and Genotyping in Model and Non-Model Species. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, p. e37135, 31 maio 2012.
- PHILLIPS, Steven J.; ANDERSON, Robert P.; SCHAPIRE, Robert E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3, p. 231–259, 25 jan. 2006.

- PRADO, Darien E.; GIBBS, Peter E. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 80, n. 4, p. 902–927, 1993.
- RAMBAUT, Andrew *et al.* Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. **Systematic Biology**, v. 67, n. 5, p. 901–904, 1 set. 2018.
- REMSEN, J. V. Pattern, process, and rigor meet classification. **The Auk**, v. 122, n. 2, p. 403–413, 1 abr. 2005.
- RIDLEY, M. **Evolution**. 3. ed. Malden: Blackwell Publishing, 2004.
- RULL, Valentí. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 10, p. 508–513, out. 2011.
- RYU, Taewoo; SERIDI, Loqmane; RAVASI, Timothy. The evolution of ultraconserved elements with different phylogenetic origins. **BMC Evolutionary Biology**, v. 12, n. 1, p. 236, 2012.
- SÄRKINEN, Tiina *et al.* Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 5, p. 884–900, 1 maio 2012.
- SAVIT, Aaron Zvi; BATES, John Marshall. Right around the Amazon: the origin of the circum-Amazonian distribution in Tangara cayana. **Folia Zoologica**, v. 64, n. 3, p. 273–283, 1 nov. 2015.
- SIBLEY, Charles G. On the Phylogeny and Classification of Living Birds. **Journal of Avian Biology**, v. 25, n. 2, p. 87–92, 1994.
- SIMPSON, George Gaylord. **Splendid isolation: the curious history of South American mammals.** [S.l.]: Yale University Press New Haven, 1980. v. 266
- SLATKIN, M. **Gene Flow in Natural Populations**. Annual Review of Ecology, Evolution, and SystematicsAnnual Reviews, , 1985.
- SMITH, Brian Tilston *et al.* The drivers of tropical speciation. **Nature**, v. 515, n. 7527, p. 406–409, 20 nov. 2014.
- SVENNING, Jens-Christian *et al.* **The Influence of Paleoclimate on Present-Day Patterns in Biodiversity and Ecosystems**. Annual Review of Ecology, Evolution, and SystematicsAnnual Reviews, , 2015.
- TALAVERA, Gerard; VILA, Roger. What is the phylogenetic signal limit from mitogenomes? The reconciliation between mitochondrial and nuclear data in the Insecta class phylogeny. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, n. 1, p. 315, 27 out. 2011.
- TOBIAS, Joseph *et al.* The importance of suboscine birds as study systems in ecology and evolution. **ORNITOLOGIA NEOTROPICAL**, v. 23, p. 161–174, 1 jan. 2012.

- VAN DAM, Matthew H. *et al.* Genomic Characterization and Curation of UCEs Improves Species Tree Reconstruction. **Systematic Biology**, v. 70, n. 2, p. 307–321, 1 mar. 2021.
- WANG, Li *et al.* The rise of the Himalaya enforced the diversification of SE Asian ferns by altering the monsoon regimes. **BMC Plant Biology**, v. 12, n. 1, p. 210, dez. 2012.
- WEBB, S. David. Ecogeography and the Great American Interchange. **Paleobiology**, v. 17, n. 3, p. 266–280, 1991.
- WEIR, J. T.; SCHLUTER, D. Calibrating the avian molecular clock. **Molecular Ecology**, v. 17, n. 10, p. 2321–2328, 1 maio 2008.
- WEIR, Jason T.; BERMINGHAM, Eldredge; SCHLUTER, Dolph. The Great American Biotic Interchange in birds. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 51, p. 21737–21742, 22 dez. 2009.
- WEIR, Jason T.; PRICE, Momoko. Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 21, p. 4550–4563, 1 nov. 2011.
- WERNECK, Fernanda P.; COLLI, Guarino R. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocene Arc. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 11, p. 1983–1992, nov. 2006.
- WINKER, Kevin; GLENN, Travis C.; FAIRCLOTH, Brant C. Ultraconserved elements (UCEs) illuminate the population genomics of a recent, high-latitude avian speciation event. **PeerJ**, v. 6, p. e5735, 5 out. 2018.
- WINKLER, D. W.; BILLERMAN, S. M.; LOVETTE, I. J. Ovenbirds and Woodcreepers (Furnariidae). In: BILLERMAN, S. M. *et al.* (Orgs.). **Birds of the World**. Ithaca, NY: Cornell Lab of Ornithology, 2020.
- WONG, Thomas *et al.* **IQ-TREE 3: Phylogenomic Inference Software using Complex Evolutionary Models.** [S.l.: S.n.].
- ZERBINO, Daniel R.; BIRNEY, Ewan. Velvet: Algorithms for de novo short read assembly using de Bruijn graphs. **Genome Research**, v. 18, n. 5, p. 821–829, maio 2008.
- ZIMMER, Kevin J.; WHITTAKER, Andrew. The Rufous Cacholote (Furnariidae: *Pseudoseisura*) Is two species. **The Condor**, v. 102, n. 2, p. 409–422, 1 maio 2000.

## APÊNDICE A – CROSS-ENTROPY SNMF



## APÊNDICE B – VALOR DE BIC DAPC

