

Padrões de distribuição da biodiversidade Amazônica: um ponto de vista evolutivo

Distributional patterns of amazon biodiversity: an evolutionary point of view

Kirstern Lica Follmann Haseyama, Claudio José Barros de Carvalho

Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná Brasil

Resumo. Na região amazônica diversas hipóteses têm sido publicadas para explicar a origem da biodiversidade local. Estas hipóteses possuem como consequência interpretações de diferentes tempos de divergência das linhagens e diferentes padrões de distribuição. Neste artigo, são revistos, brevemente, alguns conceitos biogeográficos relacionados aos padrões de distribuição e as principais hipóteses que visam explicar a biodiversidade amazônica. No final são exemplificados estudos de casos de diferentes grupos de seres vivos.

Palavras-chave. *Biogeografia, especiação, evolução.*

Abstract. In the Amazonian region, many theories have been published to explain the origin of local biodiversity. These theories have, as consequences, different divergence times between the lineages and different distributional patterns. In this article, we briefly review some biogeographical concepts related to distributional patterns, as well as the main theories that attempt to explain Amazonian biodiversity. Finally, case studies of different living organisms groups are presented.

Key words. *Biogeography, speciation, evolution.*

Contato do autor:

licahaseyama@yahoo.com.br

Apoio: CNPq

Recebido 12set10

Aceito 08mai11

Publicado 07nov11

Padrões: para que servem?

O reconhecimento de leis gerais é uma atividade inerente à ciência. Sem elas, a ciência perderia seu potencial preditivo e se tornaria apenas descritiva (Cervo e Bervian, 1983). Dentro da biogeografia, a ideia de que a distribuição da biota não é dada ao acaso, mas que seguiria padrões gerais deu origem à própria disciplina em trabalhos de Buffon, de Candolle, Humboldt e Linnaeus, entre a primeira metade do século XVIII e o início do século seguinte (Briggs e Humphries, 2004). Posteriormente, com a publicação dos trabalhos de Darwin e Wallace (1858) e o livro "A origem das espécies" (Darwin, 1859) a distribuição dos seres vivos passou a ser vista como evolutivamente significativa, pois estaria ligada à distribuição de seus ancestrais e à especiação pelo isolamento reprodutivo (Briggs e Humphries, 2004).

Portanto, não só a distribuição geográfica, como também a história evolutiva dos grupos, são atualmente utilizadas na procura por pa-

drões de distribuição dos organismos. Resumidamente, eles podem ser entendidos como distribuições geográficas repetitivas, e não formadas ao acaso, de táxons (família, gênero, espécie, etc.) ou linhagens (táxon ou população) relacionados por parentesco (Morrone, 2009). Assim, é adequado utilizar não só dados de distribuição como também as filogenias de diferentes táxons para a procura de padrões, pois são elas que oferecem a informação de parentesco.

A explicação mais comum (e, mais parcimoniosa) para a coincidência de padrões é que os ancestrais destes diferentes táxons estariam distribuídos por uma mesma área, que foi modificada pela formação ou quebra de barreiras (figura 1A), gerando então uma congruência de padrões filogenéticos e espaciais. No entanto, Donoghue e Moore (2003) mudaram esta perspectiva quando resgataram os conceitos de pseudo-congruência e pseudo-incongruência. A pseudo-congruência é uma congruência espacial e filogenética que não foi criada pelo

mesmo evento ou pela mesma série de eventos (por exemplo, formação e quebra de barreiras). Já a pseudo-incongruência é o caso oposto: os táxons foram sujeitos aos mesmos eventos, no entanto, o padrão está mascarado pelo fato de que diferentes organismos podem responder de formas diferentes aos mesmos eventos (por exemplo, uma espécie pode responder à formação de uma barreira dando origem a duas espécies descendentes; uma segunda espécie que ocupava a mesma área pode não sofrer especiação e ocupar as duas novas áreas; há ainda a possibilidade de extinção de alguma das espécies) (figuras 1B e 1C). A tônica destes dois conceitos está na congruência temporal, que até então era pouco utilizada, entre outros motivos, pela dificuldade em se construir hipóteses a respeito da idade absoluta dos táxons.

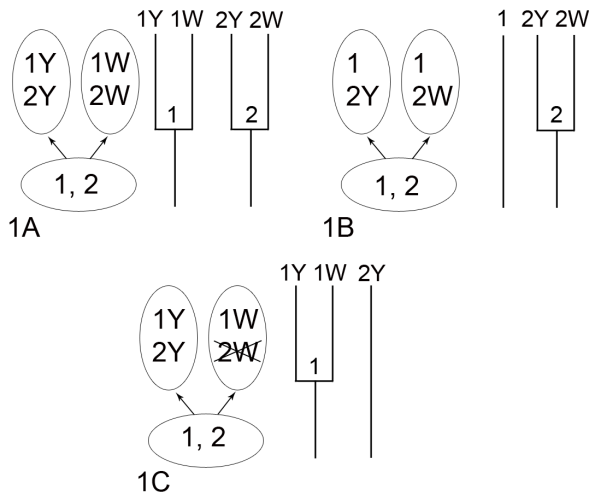


Figura 1 – Possíveis efeitos da formação de barreiras e os padrões filogenéticos resultantes. A. Congruência: as espécies ancestrais 1 e 2 respondem ao evento de vicariância com especiação. B. espécie ancestral 1 não sofre especiação e passa a ocupar as duas novas áreas, enquanto a 2 sofre especiação. C. a espécie 2W se extingue.

Dados de distribuição, filogenias, dados fósseis e geológicos eram as únicas informações disponíveis para testar os padrões. Nos últimos anos, no entanto, este quadro vem mudando. A crescente facilidade na obtenção de dados moleculares e a publicação de diversos programas computacionais têm permitido a datação molecular de diferentes táxons. A datação molecular é um processo através do qual as mudanças nas sequências de aminoácidos da cadeia de DNA são contadas em táxons proximamente relacionados. Estas mudanças são então utilizadas em conjunto com outros dados, como idades de

fósseis pertencentes a esses táxons ou a grupos proximamente relacionados, para prover idades mínimas para os organismos estudados. Este é um ponto importante: são idades mínimas e não idades absolutas ou máximas (Heads, 2005). A técnica ainda causa polêmica, sendo duramente criticada por alguns autores (por exemplo, Pulquério e Nichols, 2007) e aceita por outros como uma importante ferramenta para estudos biogeográficos (por exemplo, de Queiroz, 2005).

Todas estas mudanças conceituais e novas técnicas afetaram as abordagens nas pesquisas biogeográficas, e conseqüentemente o modo como os padrões amazônicos são entendidos.

Padrões amazônicos: quais foram seus eventos geradores?

Existem diversas hipóteses a respeito da origem dos padrões e da biodiversidade amazônica (Bush, 1994). Dentro do escopo deste trabalho, serão sumariadas apenas três.

Darwin (1859) enfatizou o papel das barreiras na formação de biotas distintas em regiões próximas. Elas impediriam a migração, gerando novas espécies e confinando táxons em determinadas regiões. Em se tratando mais especificamente da região amazônica, as barreiras são principalmente os grandes rios. O papel destes na formação da biodiversidade local foi pela primeira vez salientado por Wallace (1852), em seu estudo sobre os primatas da região. O autor observou que diferentes espécies de macacos estavam confinadas nas diferentes áreas isoladas pelos afluentes do rio Amazonas. Ressaltou ainda que estas barreiras seriam efetivas não apenas para primatas, mas também para aves e insetos. Esta hipótese foi desenvolvida e ficou posteriormente conhecida como teoria das barreiras fluviais. Darwin e Wallace viam a dispersão sobre tais barreiras como o principal evento responsável pela especiação. Apenas muitos anos mais tarde, com os trabalhos de Croizat (1958) e Nelson e Platnick (1981), a vicariância, ou seja, a formação de uma barreira separando um táxon que pode vir a divergir em duas linhagens (figura 1A), começou a ser entendida como o evento responsável por impedir o fluxo gênico e levar a especiação (Amorim e Pires, 1996).

Uma hipótese alternativa à das barreiras fluviais foi publicada por Haffer (1969) e ficou conhecida como teoria dos refúgios. De acordo

com ela, períodos secos durante o Pleistoceno (2,6 - 0,01 MA) e pós-Pleistoceno (0,01 MA ao presente) teriam dividido a floresta Amazônica em porções isoladas (refúgios), as quais foram unidas novamente em períodos mais úmidos. As barreiras, no caso, seriam cinturões de áreas secas que impediriam a migração de espécies típicas das regiões úmidas. Este ciclo teria ocorrido diversas vezes durante o quaternário (2,6 MA ao presente) permitindo a especiação rápida da fauna terrestre. Os refúgios seriam coincidentes com áreas de maior pluviosidade atualmente.

Uma terceira alternativa é teoria das incursões marinhas. Ela foi criada com base em evidências geológicas e paleontológicas de que eventos tectônicos e a elevação do nível dos oceanos ocorreram pela última vez ao menos em duas ocasiões no Mioceno (uma entre 15-13 MA e outra mais recente, a cerca de 10 MA). Estes eventos fizeram com que as águas salgadas invadissem a bacia amazônica e a fauna e a flora ficassem restritas às regiões mais altas, ou seja, a região andina, o escudo das Guianas e o escudo Brasileiro (Roddaz e col., 2010).

Testando as hipóteses

Cracraft (1985) utilizou dados de distribuição de aves para estabelecer áreas de endemismo na Amazônia, que correspondiam, aproximadamente, a subdivisões das áreas de Wallace (1852). Áreas de endemismo podem ser definidas de acordo com muitos conceitos. O mais adequado indica que áreas de endemismo possuem congruência de táxons espacial e filogeneticamente (Harold e Mooi, 1994). Outros autores encontraram, de forma aproximada, os mesmos padrões para primatas (Silva e Oren, 1996), anfíbios, répteis (Ron, 2000) e borboletas (Racheli e Racheli, 2004), entre outros. Alguns destes estudos, além do espaço, ainda utilizaram-se de hipóteses filogenéticas (Cracraft e Prum, 1988 com aves; Ron, 2000 com anfíbios e répteis). Todos estes estudos descreveram padrões de distribuição semelhantes, em que as diferentes espécies estudadas ocupavam diferentes regiões interfluviais (figura 2).

Haffer (1969) procurava uma hipótese alternativa à das barreiras fluviais por acreditar que estas não constituíam impedimento para o fluxo gênico no caso das aves, que seriam capazes de atravessá-las nas regiões mais estreitas. Conforme demonstrado por Cracraft (1985),

esta hipótese não se aplica a todos os grupos de aves. No entanto, há evidências de que a teoria dos refúgios se aplica a outros táxons sem a mesma aparente capacidade de dispersão, como borboletas, anfíbios, abelhas sem ferrão e escorpiões (Bush, 1994).



Figura 2 – Áreas de Endemismo delimitadas pelos rios Amazônicos (adaptado de Silva e col., 2005).

Quanto à teoria das incursões marinhas, existem diversas evidências geológicas e paleontológicas de que elas tenham ocorrido (Hovikoski e col., 2010). No entanto, poucos estudos conseguiram ligar estes eventos à distribuição e filogenia de grupos atuais. Um exemplo de sucesso é com as plantas da família Rubiaceae, a qual pertence, por exemplo, o café (Antonelli e col., 2009).

Fósseis demonstram que no período do Paleogeno (65-23 MA) já havia espécies de mamíferos na Amazônia; no Mioceno médio (16-11,6 MA) outros mamíferos e também peixes, crocodilos, quelônios e cobras; no Mioceno superior (11,6-5,3 MA) o registro fóssil é bastante rico, sendo as aves a principal novidade (Negri e col., 2010). O Rio Amazonas teve a sua formação relacionada ao soerguimento dos Andes, que teve seu clímax entre o Mioceno Superior e o Plioceno (10-4 MA) (Hoorn e Wesselingh, 2010). Sendo assim, alguns representantes destes grupos possuem idade suficiente para terem sido afetados pela formação da Bacia Amazônica e também pelas incursões marinhas do Mio-

ceno, e portanto, são muito antigos para terem sido afetados pelas mudanças climáticas do Pleistoceno.

Novas abordagens

No contexto filogenético, as predições das três hipóteses aqui abordadas são principalmente: barreiras fluviais – os ancestrais dos táxons atuais seriam amplamente distribuídos pela Amazônia antes da formação da bacia hidrográfica, e as espécies ou populações de lados opostos do rio seriam monofiléticas; refúgios pleistocênicos – os ancestrais estariam amplamente distribuídos durante o Pleistoceno, os táxons afetados seriam exclusivamente amazônicos, as espécies mais antigas estariam localizadas nos supostos refúgios e as linhagens derivadas nas regiões fora dos refúgios; incursões marinhas – os ancestrais estariam distribuídos pela região antes das incursões no Mioceno, e haveria uma especiação concomitante entre os táxons localizados nas duas áreas não inundadas, uma correspondendo aproximadamente às regiões Guiana, Imeri e Napo e outra a Pará e Belém (Solomon e col., 2008; Antonelli e col., 2010).

A distinção entre os efeitos da primeira hipótese e as outras duas é bem clara. No entanto, distinguir as duas últimas apenas com os dados de distribuição atuais é mais complicado, pois a maior parte dos refúgios seria coincidente com as regiões altas que teriam ficado imunes às inundações das incursões marinhas (Solomon e col., 2008). Para distinguir entre as duas, é necessária uma precisa datação das linhagens e uma estrutura populacional ou filogenética muito clara, o que nem sempre é obtido como resultado. A datação molecular ainda precisa ser aprimorada para ter resultados mais precisos, e a amostragem incompleta das espécies ou populações envolvidas pode prejudicar a precisão da estrutura filogenética ou populacional. Abaixo, revisaremos alguns estudos de caso, que utilizaram datação molecular para estudar diferentes táxons distribuídos pela Amazônia, e que demonstram estas dificuldades.

Utilizando as abordagens da filogenia molecular, datação molecular e biogeografia, Ribas e Miyaki (2004) publicaram um artigo que corrobora parcialmente a teoria dos refúgios como explicação para os padrões de diversificação e distribuição de algumas espécies de periquitos (gênero *Aratinga*). Para terem sido afetadas pelos refúgios do quaternário, as espécies preci-

sam ser relativamente recentes (no máximo 2,6 MA). Este requisito constitui uma das principais críticas a esta teoria, pois acredita-se que a maioria das espécies tenha iniciado seu processo de divergência em tempos anteriores (Ribas e Miyaki, 2004; Solomon e col., 2008). No entanto, Ribas e Miyaki (2004) encontraram tempos de divergência bastante variáveis dentro das cinco espécies que estudaram. A idade estimada da espécie mais antiga do grupo é de 4,9 a 6,1 MA, portanto muito antiga para aplicar-se a teoria dos refúgios. Porém, as outras espécies possuíam idades estimadas entre 2,28 a 0,46 MA, estando temporalmente de acordo com a teoria de Haffer (1969). Assim sendo, a diferenciação da primeira espécie do gênero pode ter sido causada pela formação do rio Amazonas ou por incursões marinhas, e as outras potencialmente pelas mudanças climáticas do Pleistoceno.

Os mesmos resultados foram obtidos também por outros estudos realizados com a fauna local: algumas espécies da linhagem seriam mais antigas e outras teriam se originado no Pleistoceno. Alguns exemplos de grupos estudados são: serpentes (Wüster e col., 2005), roedores (Salazar-Bravo e col., 2001) e dois dos gêneros de aves utilizados no trabalho de Cracraft e Prum (1988) (Eberhard e Bermingham, 2005).

Um outro tipo de abordagem recente na biogeografia é a filogeografia. Ela pode ser entendida como um ramo da biogeografia que busca compreender os princípios e processos causadores da distribuição das linhagens proximamente relacionadas (Avice, 2001), como por exemplo, populações de uma espécie. Para testar a validade da teoria das barreiras fluviais Solomon e col. (2008) utilizaram a filogeografia aliada a projeções de paleodistribuições, feitas a partir de dados climáticos do passado. Para isso, utilizaram três espécies de formigas cortadeiras (gênero *Atta*). Duas das espécies estudadas mostraram que sua estrutura populacional formou-se durante o Mioceno, podendo ter sido afetadas tanto pela formação do rio Amazonas quanto pelas incursões marinhas na região. No entanto, os dados moleculares demonstram que há fluxo gênico entre as três espécies estudadas nas diferentes margens do rio, descartando a aplicação da teoria das barreiras fluviais. Uma das espécies mostrou ter uma estrutura jovem o suficiente para ter sido influenciada por eventos do Plioceno e do Pleistoceno, e, portanto pelos supostos refúgios formados durante este período. No entanto, a estrutura filogeográfica en-

contrada não está totalmente de acordo com as previsões da teoria. Apenas uma das espécies corroborou as previsões da teoria dos refúgios, com as populações formando clados monofiléticos entre regiões que abrigavam os supostos refúgios pleistocênicos.

Rull (2008) revisou grande parte dos estudos com datação de linhagens neotropicais disponíveis até então. Concluiu, que de 1115 linhagens estudadas, aproximadamente metade delas (51%) tinha origem anterior ao Pleistoceno e o restante durante o Pleistoceno.

Qual a real causa dos padrões de distribuição e da biodiversidade da Amazônia?

Esta pergunta tem sido o alvo de diversos pesquisadores desde a época da visita dos primeiros naturalistas à região. É interessante notar que os estudos citados ao longo desta revisão testaram as hipóteses apresentadas em diferentes níveis taxonômicos (gêneros, grupos de espécies e populações) e também diferentes grupos de seres vivos (plantas, mamíferos, répteis, aves, anfíbios e insetos). Fica claro que os diferentes níveis taxonômicos e grupos de seres vivos possivelmente se originaram em períodos distintos, e dessa forma é provável que não haja um único processo que possa explicar a diversidade amazônica. Todas as hipóteses levantadas podem explicar parte dos padrões (Bush, 1994; Tuomisto, 2007; Rull, 2008; Antonelli e col., 2010). Este fato pode ser bem compreendido com estudos como o de Ribas e Miyaki (2004) que sugerem que espécies de um mesmo gênero podem ter sido geradas por diferentes eventos. Embora estudos particulares possam favorecer a uma ou outra hipótese, à medida que o número de estudos com datação molecular aumentaram, tem-se demonstrado que a maior parte dos táxons amazônicos foi afetada pelo soerguimento dos Andes, incursões marinhas e mudanças climáticas do Neogeno (Antonelli e col., 2010).

A biogeografia é uma ciência dinâmica. Assim sendo, novas abordagens surgem com frequência, podendo dar nova luz a esta antiga questão. Técnicas de datação molecular e estudos de filogeografia prometem iluminar os padrões de distribuição com novas hipóteses. Mas acima de tudo, faz-se necessária a obtenção de dados de localização geográfica das espécies, trabalhos de revisão que delimitem com clareza as unidades taxonômicas (gêneros, espécies,

etc.) e estudos evolutivos em diferentes grupos de seres vivos.

Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa e auxílios concedidos (KLFH: 157808/2010-6, CJBC: 300873/2008-5). Ao Silvio Shigueo Nihei (USP) pelo convite para participar deste volume da Revista da Biologia. A Diana L. Grisales (UFPR) pela leitura crítica do manuscrito.

Bibliografia

- Amorim, D.S. e Pires, M.R.S. (1996). Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. Em: Bicudo, C.E.M. e Menezes, N.A. (eds.). Biodiversity in Brazil, a first approach. São Paulo: CNPq.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. e Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. PNAS, 106: 9749-9754.
- Antonelli, A., Quijada-Mascareñas, Q., Crawford, A.J., Bates, J.M., Velazco, P.M. e Wuster, W. (2010). Molecular studies and phylogeography of Amazon tetrapods and their relation to geological and climatic models. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Avise, J.C. (2001). Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge: Harvard University Press.
- Briggs, J.C. e Humphries, C.J. (2004). Early classics. Em: Lomolino, M.V., Sax, D.V. e Brown, J.H. Foundations of Biogeography: classic papers with commentaries. Chicago: University of Chicago Press.
- Bush, B.M. (1994). Amazonian speciation: a necessary complex model. Journal of Biogeography 21, 5-17.
- Cervo, A.L. e Bervian, P.A (1983). Metodologia Científica. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil.
- Cracraft, J. (1985). Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological monographs 36, 35-84.
- Cracraft, J. e Prum, R.O. (1988). Pattern and processes of diversification in some Neotropical birds. Evolution 43, 603-620.
- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. Caracas: publicado pelo autor.
- Darwin, C. e Wallace, A.R. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by means of natural selection. Proceedings of the Linnean Society, Zoology 3, 53-62.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species (by means of natural selection). London: John Murray.
- Donoghue, M.J. e Moore, B.R. (2003). Toward an integrative historical biogeography. Integrative and Comparative Biology 43, 261-270.
- Eberhard, J.R. e Bermingham, E. (2005). Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. Molecular Phylogenetics and Evolution 36, 288-304.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. Science 165, 131-137.

- Harold, A.S. e Mooi, R.D. (1994). Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology* 43, 261-266.
- Heads, M. (2005). Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics* 21, 62-78.
- Hovikoski, J., Wesselingh, F.P., Räsänen, M., Gingras, M. e Vonhof, H.B. (2010). Marine influence in Amazonia: evidence from geological record. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Horn, C. e Wesselingh, F. (2010). Introduction. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Morrone, J.J. (2009). *Evolutionary Biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Negri, F.R., Bocquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. e Antoine, P.O. (2010). A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia.
- Nelson, G. e Platnick, N.I. (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Pulquério, M.J.F. e Nichols, R.A. (2007). Dates from the molecular clock: how wrong can it be? *Trends in Ecology and Evolution* 22, 180-184.
- de Queiroz, A. (2005). The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 68-73.
- Racheli, L. e Racheli, T. (2004). Patterns of Amazonian areas relationship based on raw distribution of papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilioninae). *Biological Journal of the Linnean Society* 82, 345-357.
- Ribas, C.C. e Miyaki, C.Y. (2004). Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the '*solstitialis*' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30, 663-675.
- Roddaz, M., Hermoza, W., Mora, A., Baby, P., Parra, M., Christophoul, F. Brusset, S. e Espurt, N. (2010). Cenozoic sedimentary evolution of the Amazonian foreland basin system. Em: Hoorn, C. e Wesseling, F. Amazonia: landscape and species evolution, a look into the past. Oxford: Willey-Blackwell.
- Ron, S.R. (2000). Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrate groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71, 379-402.
- Rull, V. (2008). Speciation time and Neotropical biodiversity: the Tertiary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* 17, 2722-2729.
- Salazar-Bravo, J., Dragoo, J.W., Tinnin, D.S. e Yates, T.L. (2001). Phylogeny and evolution of the Neotropical rodent genus *Calomys*: inferences from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20, 173-184.
- Silva, J.M.C. e Oren, D.C. (1996). Application of parcimony analysis of endemism (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59, 427-437.
- Silva, J.M.C., Rylands, A.B., Silva Junior, J.S., Gascon, G. e Fonseca, G.A.B. (2005). Primate diversity patterns and their conservation in Amazonia. Em: Purvis, A.; Gittleman, J.L. e Brooks, T. *Phylogeny and Conservation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Solomon, S.E., Bacci, M., Martins, J.Jr., Vinha, G.G. e Mueller, U.G. (2008). Paleodistributions and comparative molecular phylogeography of leafcutter ants (*Atta* spp.) provide new insights into the origins of Amazon diversity. *PLoS ONE* 3, e2738.
- Tuomisto, H. (2007). Interpreting the biogeography of South America. *Journal of Biogeography* 34, 1294-1295.
- Wallace, A.R. (1852). On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20, 107-110.
- Wüster, W., Ferguson, J.E., Quijada-Mascareñas, A., Pook, C.E., Salomão, M.G. e Thorpe, R.S. (2005). Tracing an invasion: landbridges, refugia, and phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). *Molecular Ecology* 14, 1095-1108.