

Fabio Sarubbi Raposo do Amaral

**Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves,
Accipitridae): uma perspectiva evolutiva**

São Paulo

2008

Fabio Sarubbi Raposo do Amaral

**Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves,
Accipitridae): uma perspectiva evolutiva**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências, na Área de Genética e Biologia Evolutiva.

Orientadora:
Profa. Dra. Anita Wajntal

São Paulo

2008

Ficha Catalográfica

Amaral , Fabio Sarubbi Raposo do

Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves, Accipitridae): uma perspectiva evolutiva
i+162

Tese (Doutorado) - Instituto de
Bióciências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Genética e Biologia
Evolutiva.

1. sistemática molecular 2. biogeografia
histórica 3. comportamento migratório 4.
estrutura secundária
Universidade de São Paulo. Instituto de
Bióciências. Departamento de Genética e
Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Anita Wajntal
Orientadora

Dedicatória

*Aos pais e a companheira
mais amorosos e dedicados
que alguém sonharia ter.*

"It is interesting to contemplate an entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us."

Charles Darwin, 1850
The Origin of Species

Agradecimentos

À Profa. Dra. Anita Wajntal, pela orientação, amizade, entusiasmo, paciência e incentivo a todas as idéias (algumas bem malucas) surgidas nos últimos cinco anos. Seu apoio incondicional, tanto nos momentos bons como nos difíceis, tornaram a elaboração e o desenvolvimento desta tese uma tarefa muito prazerosa.

À Profa. Dra. Cristina Miyaki, pelo apoio, ensinamentos valiosos sobre biologia molecular, e pela competência em tornar nosso laboratório um lugar muito eficiente para se trabalhar.

Ao Prof. Dr. Luís Fábio Silveira, pela contribuição na minha formação desde a época da iniciação no MZUSP, amizade, e por me convencer que sistemática e taxonomia eram muito mais interessantes do que o *Pecten Oculi*. Seus questionamentos, sugestões, amostras de tecido dos cantos mais escondidos do Brasil, e conhecimento profundo de aves neotropicais foram indispensáveis para o desenvolvimento desta tese.

Ao Prof. Dr. Frederick H. Sheldon, pela generosidade, confiança, apoio intelectual e financeiro, e pronto aceite para um estágio na Louisiana State University, que me permitiu não somente a obtenção de dados indispensáveis para as análises filogenéticas, como também passar por experiências profissionais e pessoais ímpares.

Ao Prof. Dr. James Van Remsen pelas inúmeras contribuições em bem humoradas conversas, questionamentos pertinentes, saídas de campo nos EUA e, principalmente, por me proporcionar um exemplo de amor e dedicação à ornitologia.

Ao Prof. Dr. Robb T. Brumfield, pela acolhida no laboratório, pelo exemplo de competência, e inúmeras discussões nas quais aprendi muito – sem esquecer, é claro, de celebrações regadas a caipirinhas de Pitú e comida local.

Aos pesquisadores austríacos Dra. Anita Gamauf, Dr. Martin Riesing, e Dra. Elisabeth Haring, pelos ensinamentos, entusiasmo, paciência, e por terem aceitado colaborar no desenvolvimento deste trabalho com dados de espécies do Velho Mundo.

Aos colegas de laboratório do LGEMA Adri, Flá, Ci, Tânia, Camila, Fernando D'Horta, Zé, Rodrigo, Renatão, Fefê, Erwin, Poly, Jana, Pri, Renatinho, Gustavo, Melina, Érika, Celina, Patrícia, além de outros pós-graduandos do instituto, pela convivência agradável, discussões enriquecedoras e auxílios diversos durante meu doutorado. Agradecimentos especiais ao Erwin pela paciência em me introduzir na biologia molecular, e ao Fernando d'Horta pelas inúmeras caronas, nas quais aprendi muito sobre biogeografia neotropical.

A todos os estudantes de pós-graduação, pós-docs, *research associates* e profissionais da LSU, entre eles Andrés Cuervo, Gustavo Bravo, Zac Cheviron, Matt Carling, James Maley, Katie Faust, Haw Chuan Lin, Dan Lane, Richard Gibbon, Curt Burney, Santiago Claramunt, Cheryl Haynes, Ali Jennings, Ben Marks, "CJ" Hayden, Nathan Jackson, Jamie Oaks, Susan Murray, Peggy Sims, Tammie Jackson, Donna Dittman e Steve Cardiff, pelo apoio das formas mais diversas, e por permitir que os seis meses fora do País deixassem saudades não de colegas, mas de grandes amigos. Agradecimentos especiais ao Dan por me acolher (com bastante paciência) por este período em sua casa, e dividir não somente as contas, mas também seu talento com aves neotropicais; a Richard e Curt (e suas companheiras) por topar incursões (bem) freqüentes ao Chelsea's para longas horas de pebolim, além de ensinamentos dos aspectos mais obscuros da língua inglesa; à Melanie por ter sido uma irmã mais velha postiça muito competente; e à Susan pelo seu bom humor, apoio e ajuda nos momentos em que estive mais sobrecarregado.

Ao Dr. Sérgio Pereira, pelo apoio em todos os momentos, e pronto suporte às perguntas mais complicadas sobre métodos de análise.

Aos professores da USP Dra. Mariana C. de Oliveira, Dr. Fernando Marques, Dra. Lurdes Foresti, e na LSU, o Dr. Michael Hellberg e o doutorando Ron Eytan, por permitir o uso de seus laboratórios no processamento de amostras de museu.

Aos professores Dr. Fernando Marques e Dr. Antonio Marques, pela ajuda na análise de dados no cluster da Zoologia, e principalmente, pelos ensinamentos sobre sistemática e confrontos de idéias sobre critérios de otimização, fora e dentro da disciplina ministrada por eles. Dois grandes mestres da sistemática, aos quais devo muito do que aprendi.

Aos outros diversos professores com os quais estudei disciplinas que me auxiliaram muito no desenvolvimento da tese, como Dra. Elisabeth Höfling, Dr. Gabriel Marroig e Dr. Sérgio Matioli.

À Silvia Geurgas pela valiosa ajuda com o seqüenciamento, além do apoio e divertidíssimas conversas.

A todos os funcionários do Instituto de Biociências, em especial Luceleni e Maria, por ajudarem direta ou indiretamente de infinitas maneiras.

Ao doutorando do STRI Matthew Miller e seu co-orientador Prof. Dr. Eldrege Bermingham, pelo auxílio na obtenção de dados de algumas amostras da LSU, em uma época que estas estavam fora de meu alcance, e contribuições geniais ao primeiro manuscrito oriundo deste trabalho. À Érika Tavares pela ajuda com análises e obtenção de seqüências de parte das amostras da ANSP também durante esta mesma época, e ao Prof. Dr. Allan Baker por permitir a obtenção destes dados por ela em seu laboratório no ROM (Canadá).

A todas as pessoas e instituições envolvidas na dura tarefa de amostrar um grupo pouco coletado como os acipitrídeos, entre elas Donna Dittman, Robb Brumfield e Fred Sheldon (LSUMZ); John Bates e David Willard (FMNH); Leo Joseph e Nate Rice (ANSP); Alexandre Aleixo e Marcos Pérsio D. Santos (MPEG); Anita Gamauf e Lisi Haring (NHMW); Marcelo Soares (UFPA); Carlos E. A. Carvalho, Eduardo P. M. de Carvalho Filho, Giancarlo Zorzin, Gustavo D. M. de Carvalho e Marcus Canuto (SOS Falconiformes); Pedro Scherer Neto (Museu de História Natural Capão do Imbuía); Zoológico de Paulínia; Ricardo Pereira (Zoológico de São Paulo); Leo Fukui e Jorge Lisboa (ABPFAR); David Whitacre, Rick Watson e Martin Gilbert (Peregrine Fund); Tammo Hoeksema (ZOOMAT); Sérgio Aguilar (Veracruz Pronatura); Alexandre Miranda, José H. Fontenele, Greicelene R. Pedro (Orquidário de Santos); Renato Gaban Lima e Guilherme Renzo (USP); Adriana Joppert (DEPAVE/SP); Robson Silva e Silva e Fábio Olmos. Agradecimentos especiais a John Bates e David Willard pelas diversas amostras e (muitos) espécimes emprestados durante meu estágio.

Aos nossos competidores estrangeiros, por oferecerem um desafio adicional, me forçando a publicar, aprender a espremer melhor os dados, e me estimulando a trabalhar cada vez mais.

Aos meus pais, Luiz e Cristina, meus irmãos, Alexandre e Luciana, e minha cunhada Isa, pelo amor, compreensão e apoio, e por representar uma família fantástica. Muito obrigado por entender minha ausência, ansiedade e confinamento nos últimos cinco anos, sem vocês nada disso existiria.

À Cibele, em um primeiro momento colega de bancada, e de quase quatro anos para cá minha companheira. Obrigado pelo amor, lealdade, apoio e dedicação incondicionais, e pela capacidade de me fazer achar que os problemas que encontrei pela frente não eram tão grandes assim. Agradeço também à minha nova família (Vanilda, Álfio, Fabrício, Flávia) pelo apoio.

Aos meus tios e primos, em especial tio Goffredo, tia Maria Eugênia e Olívia, pelo apoio incondicional desde os tempos de faculdade.

A todos aqueles que não foram incluídos nesta seção, mas que contribuíram no desenvolvimento deste trabalho.

Por fim, mas não menos importante, agradeço o apoio recebido de agências de fomento na forma de bolsa de doutorado (FAPESP), bolsa sanduíche (CAPES) e diversos tipos de auxílio ao laboratório (FAPESP, CAPES, CNPq), sem os quais seria impossível o desenvolvimento desta tese.

Índice

Resumo	1
Abstract	2
Capítulo 1. Introdução geral	3
Capítulo 2. Inferência filogenética e biogeografia histórica dos gaviões buteoninos (Aves, Accipitridae): padrões e processos de diversificação em um grupo ecologicamente diverso e amplamente distribuído	19
Capítulo 3. Um modelo de estrutura secundária do rRNA 16S de Aves baseado em análise comparativa	88
Capítulo 4. Conclusões	109
Anexos	112

Resumo

A família Accipitridae representa uma das maiores radiações de aves atuais, ocupando habitats diversos em grande parte do planeta. Entre as divisões propostas para a família no passado, o grupo dos gaviões buteoninos figura entre um dos poucos que se aproximam em composição a uma linhagem monofilética, de acordo com análises filogenéticas recentes. Além de ocorrer tanto no Novo Mundo como no Velho Mundo, a maior parte das espécies de gaviões buteoninos está concentrada na América do Sul e na América Central, o que os torna um modelo atrativo para a análise de padrões e processos de diversificação em escalas continental e local. Outro aspecto interessante do grupo é o grande número de espécies migratórias, padrão ainda pouco explorado sob uma perspectiva filogenética.

Os principais objetivos deste trabalho foram inferir as relações filogenéticas entre as espécies de gaviões buteoninos, analisar a evolução do comportamento migratório no grupo, e inferir padrões e processos de diversificação, com ênfase na região Neotropical. Foram utilizados mais de 7.000 pares de base de DNA mitocondrial e nuclear de 51 espécies de gaviões buteoninos, compreendendo o maior estudo filogenético do grupo até o momento. Do total de seqüências utilizadas, cerca de um terço foi representado por seqüências de DNA do 12S, tRNA^{Val} e 16S, que contém uma proporção de sítios de evolução dependente resultante da existência de uma estrutura secundária. Como forma de avaliar o impacto destes sítios nas estimativas, foram também realizadas análises alternativas que incorporaram informação de estrutura secundária. Devido à indisponibilidade de um modelo de estrutura secundária de 16S para aves, este foi aqui elaborado com base em uma análise comparativa de representantes de todas as ordens de aves atuais.

Os resultados sugerem que os gêneros *Buteo*, *Leucopternis* e *Buteogallus* como atualmente reconhecidos não são monofiléticos, o que ressalta a falta de concordância entre a classificação atual e a histórica evolutiva do grupo. Cinco linhagens principais foram encontradas, sendo a base da árvore composta por espécies predominantemente neotropicais, e a porção mais derivada principalmente por espécies neárticas e do Velho Mundo. Este resultado, associado às estimativas de tempo de divergência, sugere um longo período de diversificação na região Neotropical (com início entre o Oligoceno Superior ou o Mioceno, e se estendendo até o Pleistoceno), com colonização e diversificação recentes na região Neártica e no Velho Mundo (com início no Mioceno Superior ou no Plioceno, se estendendo até o Pleistoceno). O comportamento migratório evoluiu diversas vezes, e pode ter contribuído para a diversificação de algumas espécies, ao possibilitar a colonização de habitats antes não ocupados e promover especiação em ilhas.

Na região Neotropical, disjunções de espécies de florestas de terras baixas que ocupam áreas a leste e oeste dos Andes ocorreram quatro vezes, possivelmente em dois eventos vicariantes. As disjunções mais antigas podem ter sido causadas pelo soerguimento da cordilheira, enquanto não foi possível definir claramente os processos envolvidos nas especiações mais recentes. Foram encontradas duas linhagens distribuídas em habitats alagados e ripários. Os resultados sugerem não somente um longo processo de diversificação, de forma independente das espécies de florestas não alagadas, mas também conexões históricas entre florestas de várzea da Amazônia e habitats costeiros. Espécies florestais e de áreas abertas não são reciprocamente monofiléticas. De forma similar, em alguns casos, espécies pertencentes a um mesmo bioma não são proximamente relacionadas, o que sugere uma história complexa de diversificação na região. A utilização de dados de sítios emparelhados de seqüências de RNA não trouxe mudanças significativas nas topologias e inferências de tempo de divergência, possivelmente devido à baixa variação das hastes neste grau de divergência.

Abstract

The family Accipitridae represents one of the largest radiations of modern birds, with species being found in a plethora of habitats around the world. Among the divisions proposed for the family in the past, the group of the buteonine hawks is one of the few that approximate monophyletic lineages, according to recent phylogenetic analyses. Besides occurring both in the New World and Old World, most buteonine hawk species are mainly found in Central and South America, what provides an opportunity to evaluate patterns and processes of diversification in both continental and local scales.

The main goals of this work were to infer phylogenetic relationships among species of buteonine hawks, analyze the evolution of migratory behaviour, and evaluate patterns and processes of diversification, especially in the Neotropical region. We obtained more than 7.000 base pairs of mitochondrial and nuclear DNA sequences from 51 species of buteonine hawks, what comprises the largest phylogenetic analysis of the group so far. Approximately one third of the total dataset was obtained from DNA sequences of 12S, tRNA^{Val} and 16S, which are known to have paired sites that evolve in concert due to the presence of a secondary structure. Alternative analyses incorporating such information have been performed, as a way to evaluate the effects of secondary structure in the phylogenetic analyses. Since a model of secondary structure of 16S of birds was not available so far, we build one based on comparative analysis of representatives of all modern avian orders.

The results suggest that the genera *Buteo*, *Leucopternis* and *Buteogallus* as currently accepted are not monophyletic, what stress a lack of concordance between current classification and the evolutionary history of this group. Five main lineages were found, and the most basal part of the topology is composed by mainly neotropical species, while the majority of nearctic and Old World species were positioned in the most derived part of the tree. Together with divergence time estimates, those results suggest a long period of diversification in the Neotropics (possibly beginning in the Upper Miocene or Oligocene, and extending to the Pleistocene), with a latter colonization and diversification of the Nearctics and Old World (possibly beginning between the Upper Oligocene or Pliocene, and extending to the Pleistocene). Migratory behaviour evolved several times, and may have contributed to diversification by means of exploitation of previously unavailable habitats as well as promotion of speciation in islands.

Lowland species disjunctions between each side of the Andes occurred four times, possible due to two vicariant events. The earliest disjunctions may have been caused by Andean orogeny, but no process could be clearly attributed to the two most recent speciations. Two lineages restricted to flooded habitats were found. The results suggest not only a long process of diversification in such habitats, independently of species of non-flooded habitats, but also a historical relationship between *varzea* forests in Amazonia and costal habitats. Similarly, species that occupy the same biome are not the closest relatives in several cases, what suggests a complex history of diversification in the Neotropical region. Inclusion of secondary structure information did not affect significantly phylogenetic and divergence time estimates, likely due to the low variation in stems in such level of divergence.

Gracias por visitar este Libro Electrónico

Puedes leer la versión completa de este libro electrónico en diferentes formatos:

- HTML(Gratis / Disponible a todos los usuarios)
- PDF / TXT(Disponible a miembros V.I.P. Los miembros con una membresía básica pueden acceder hasta 5 libros electrónicos en formato PDF/TXT durante el mes.)
- Epub y Mobipocket (Exclusivos para miembros V.I.P.)

Para descargar este libro completo, tan solo seleccione el formato deseado, abajo:

