



Pós-Graduação  
**ZOOLOGIA**  
MPEG/UFPA

**MUSEU PARAENSE EMÍLIO GOELDI**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**  
**CURSO DE MESTRADO EM ZOOLOGIA**

**REVISÃO SISTEMÁTICA E BIOGEOGRAFIA DA ESPÉCIE**  
***POLITÍPICA CAMPYLORHAMPHUS PROCURVOIDES***

**CARLOS EDUARDO B. PORTES.**

**Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Curso de Mestrado, do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará como requisito para obtenção do grau de mestre em Zoologia.**

**Orientador: Prof. Dr. ALEXANDRE ALEIXO**

**BELÉM-PA**

**2007**

**CARLOS EDUARDO B. PORTES**

**REVISÃO SISTEMÁTICA E BIOGEOGRAFIA DA ESPÉCIE  
POLITÍPICA *CAMPYLORHAMPHUS PROCURVOIDES***

**Dissertação apresentada ao Programa  
de Pós-graduação em Zoologia, Curso  
de Mestrado, do Museu Paraense  
Emílio Goeldi e Universidade Federal  
do Pará como requisito para obtenção  
do grau de mestre em Zoologia.**

**Orientador: Prof. Dr. ALEXANDRE ALEIXO**

**BELÉM-PA**

**2007**

**CARLOS EDUARDO BUSTANTE PORTES**

**REVISÃO SISTEMÁTICA E BIOGEOGRAFIA DA ESPÉCIE  
*POLITÍPICA CAMPYLORHAMPHUS PROCURVOIDES***

**Dissertação aprovada como requisito para obtenção do grau de Mestre no curso de Pós-graduação em Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi e Universidade Federal do Pará, pela Comissão formada pelos professores:**

**Orientador:**

**Prof. Dr. Alexandre Aleixo  
Departamento de Zoologia, MPEG.**

**Dr. José Maria Cardoso da Silva  
Conservação Internacional do Brasil**

**Prof. Dr. Marcos Raposo  
Departamento de Zoologia, MNRJ.**

**Prof. Dra. Maria Luiza Videira Marceliano  
Departamento de Zoologia, MPEG.**

**Prof. Dr. Luis Fabio Silveira.  
Departamento de Zoologia, MZUSP.**

**Belém, 10 de novembro de 2007**

## **i - DEDICATÓRIA**

**Aos meus pais e irmãos, que me apoiaram e me incentivaram para mais essa conquista, amo todos vocês.**

## ii - AGRADECIMENTOS

Serei eternamente grato ao meu orientador, e agora meu grande amigo Alexandre Aleixo, que muito me ensinou, incentivou, despertou e aguçou. O Aleixo foi mais que um orientador, é um exemplo de dedicação e amor ao trabalho.

A Fátima Lima, que sempre com muita paciência me atendeu em todos os momentos em que necessitei de auxílio.

Aos amigos da turma de pós-graduação, que me acolheram muito bem, me apoiando sempre que precisei; atenção especial ao Aderson, Ana Carla, Cristóvão, Danielle, Francilio, Luis Paulo, Marcio, Marília, Paola, Suzanna e Waldima.

A todo corpo docente do programa de pós-graduação que foram essenciais durante toda a minha formação durante esses dois anos, um agradecimento também especial a Doroteia e Anete, nas quais sem elas, o programa não funciona.

Ao conselho Nacional de Desenvolvimento Científico – CNPq, pelo apoio financeiro. Da mesma forma ao Frank Chapmann Fund (American Museum of Natural History) e ao Field Museum of Natural History, pelo suporte financeiro durante minha estadia nos Estados Unidos, onde pude ter acesso a um valioso material para análise. Quero agradecer a todas as pessoas envolvidas durante essa viagem: John Bates (FMNH), Jason Weckstein (FMNH), David Wilard (FMNH), Camila Ribas (AMNH), Joel Cracraft (AMNH), Paul Sweet (AMNH), Bradley Livezey (CMNH) e Stephen Roger (CMNH).

Aos colegas curadores dos museus nacionais: Luis Fabio Silveira (MZUSP) e Marcos Raposo (MNRJ) por facilitarem meu trabalho nas coleções.

Aos meus grandes e verdadeiros amigos (Marcos, André e Kiko) e todos os demais amigos que me acompanham.

Por fim, e certamente mais importante, meus familiares que sempre me apoiaram me dando sempre força para vencer mais um obstáculo em minha formação acadêmica.

### iii - SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
1.1 - Diversidade de Aves na região Neotropical e Amazônia .....	2
1.2 - O Problema do Conceito de Espécie.....	4
1.3 - Taxonomia de <i>Campylorhamphus procurvoides</i> .....	8
2.0 – Material e Métodos.....	11
2.1 - Análise Molecular.....	11
2.2 - Análise Morfológica.....	15
2.2.1 – Morfometria.....	17
2.2.2 – Plumagem.....	19
3.0 – Resultado.....	21
3.1 – Análise Molecular.....	21
3.1.1 - Filogenia Molecular... ..	21
3.2 - Análise Morfológica.....	27
3.3 - Caracterização morfológica e taxonômica das unidades evolutivas de <i>Campylorhamphus procurvoides</i> reconhecidas pela filogenia molecular.....	28
4.0. – Dissertação.....	42
4.1 – Taxonomia e Sistemática de <i>Campylorhamphus procurvoides successor</i> .....	43
4.2 – Taxonomia e Sistemática da espécie política <i>Campylorhamphus procurvoides</i> ...48	
4.2.1. Limites interespecíficos e distribuição geográfica.....	50
4.2.1.1– Clado A: “grupo <i>multostriatus</i> ”.....	50
4.2.1.2 – Clados B, C e D: “grupo <i>procurvoides</i> ”.....	52
4.2.1.2.1. <i>Campylorhamphus taxon novum</i> 1.....	52
4.2.1.2.2. <i>Campylorhamphus sanus</i> .....	53
4.2.1.2.3. <i>Campylorhamphus procurvoides</i> .....	53
4.2.1.3. – Clados E e F: “grupo <i>probatas</i> ”.....	54
4.2.1.3.2 – <i>Campylorhamphus probatus</i> (Clado E).....	54

4.2.1.3.1. <i>Campylorhamphus taxon novum</i> 2.....	56
4.3 – Biogeografia e evolução.....	58
5.0 – Conclusões.....	61
6.0 – Referências Bibliográficas .....	63
7.0 – Apêndices.....	72

#### iv - LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Distribuição geográfica da espécie biológica politípica <i>Campylorhamphus procurvoides</i> .....	10
Figura 2 – Localização geográfica dos espécimes de <i>Campylorhamphus</i> seqüenciados.....	11
Figura 3 – Distribuição geográfica dos espécimes de <i>Campylorhamphus procurvoides</i> estudados.....	16
Figura 4 – Caracteres morfométricos analisados.....	18
Figura 5 – Caracteres de plumagem analisados.....	20
Figura 6 – Filogenia do gênero <i>Campylorhamphus</i> com base no gene mitocondrial Citocromo <i>b</i> e estimada por inferência Bayesiana.....	23
Figura 7 – Distribuição dos táxons atualmente agrupados na espécie politípica <i>C. procurvoides</i> , reconhecendo as populações naturais.....	25
Figura 8 – Espécimes adultos representantes dos clados A – F reconhecidos pela filogenia molecular do gênero <i>Campylorhamphus</i> .....	26
Figura 9 – Distribuições geográficas dos táxons <i>successor</i> e <i>notabilis</i> indicando a sobreposição nas suas distribuições no interflúvio Purus – Madeira.....	47
Figura 10 – Distribuição geográfica das espécies reconhecidas neste trabalho.....	58

## v – RESUMO

A última revisão do gênero *Campylorhamphus* (realizada por Zimmer em 1934), definiu a espécie politípica *C. procurvoides* como constituída pelos seguintes táxons de diagnose tradicionalmente difícil, feita principalmente com base em caracteres de plumagem: *C. p. procurvoides*, *C. p. multostriatus*, *C. p. probatus*, *C. p. sanus* e *C. p. successor*. O objetivo do presente estudo foi revisar a sistemática desta espécie politípica através da descrição da variação geográfica e análise crítica da validade dos táxons atualmente reconhecidos, utilizando-se caracteres morfológicos e moleculares. A análise molecular indicou com forte apoio estatístico que a espécie politípica de *C. procurvoides* é polifilética, uma vez que os táxons nela agrupados se encontram distribuídos em três clados distintos e não proximamente relacionado dentro do gênero *Campylorhamphus*. Uma análise combinada dos caracteres morfológicos e genéticos possibilitou a diagnose objetiva dos táxons *procurvoides*, *multostriatus*, *probatus* e *sanus*, mas não de *successor*, que foi sinonimizada com um táxon agrupado numa outra espécie politípica (*C. t. notabilis*); esta mesma análise indicou a existência de dois táxons distintos previamente não reconhecidos e que aqui são diagnosticados e referidos como *taxon novum 1* e *taxon novum 2*. Com base nas suas relações fologénicas e diagnose consistente, os táxons considerados válidos nesta revisão e tradicionalmente tratados como subespécies de *C. procurvoides*, são aqui elevados ao nível de espécie com base no Conceito Filético Geral de Espécie.

## vi – ABSTRACT

The latest review of the genus *Campylorhamphus* (which dates back to 1934 by Zimmer), recognized the polytypic species *C. procurvoides* as grouping the following taxa whose reciprocal diagnosis is difficult and based mostly on plumage characters: *C. p. procurvoides*, *C. p. multostriatus*, *C. p. probatus*, *C. p. sanus* e *C. p. successor*. The goal of this study is to review the systematics of the polytypic *C. procurvoides* through the critical evolution of the geographic variation and diagnosis of its taxa based on a combined analysis of morphological and molecular characters. All molecular phylogeny estimates produced showed with strong statistical support that *C. procurvoides*, as currently defined, represents a polyphyletic species since its taxa are found in three separate clades with disparate phylogenetic affinities within the genus *Campylorhamphus*. The combined analysis of molecular and morphological characters allowed objective diagnoses for the taxa *procurvoides*, *multostriatus*, *probatus* and *sanus*, but not *successor*, which was synonymized with a taxon grouped under a different polytypic species (*C. trochilirostris notabilis*); the combined analysis further supported the recognition of two additional taxa not previously recognized, which are treated here as *taxon novum 1* and *taxon novum 2*. Based on their phylogenetic relationship and consistent reciprocal diagnoses, each taxa considered valid according to the present review and formerly treated as subspecies of *C. procurvoides*, are recognized as species based on the General Lineage Species Concept.

## 1.0 – Introdução

A fauna de aves da floresta Amazônica na América do Sul é a mais rica do mundo, com mais de 1.000 espécies, das quais aproximadamente 265 são endêmicas (de Schauensee, 1970; Aleixo, 2004; Marini & Garcia, 2005; Silva *et. al.*, 2005).

O entendimento da natureza das espécies tem profundo significado para a evolução e estudos biológicos comparativos, que dependem de uma taxonomia que delimite adequadamente unidades evolutivas e hipóteses filogenéticas, descrevendo acuradamente as relações hierárquicas entre as espécies (Zink & McKittrick, 1995).

O conhecimento da diversidade, das filogenias e distribuições dos organismos na Amazônia ainda é insuficiente, sendo que muitas espécies de numerosos grupos taxonômicos coletados nas últimas décadas ainda precisam ser examinados cuidadosamente (Silva *et. al.*, 2005).

A família Dendrocolaptidae, com 13 gêneros descritos, é parte da irradiação dos passeriformes suboscines Neotropicais (Raikow, 1994; Sick, 1997; Marantz *et. al.*, 2003). A família Dendrocolaptidae é uma linhagem especializada dentro da irradiação dos suboscines do Novo Mundo, tendo como grupo-irmão a família Furnariidae, exceto os gêneros *Sclerurus* e *Geositta* (Marantz *et. al.*, 2003; Irestedt *et al.*, 2004), com a separação entre essas famílias ocorrendo provavelmente no meio do Mioceno (Marantz *et. al.*, 2003). Estudos recentes, com base em dados moleculares e morfológicos, apóiam consistentemente a monofilia dos Dendrocolaptideos (Raikow, 1994; Aleixo, 2002; Irestedt *et al.*, 2004).

O gênero *Campylorhamphus* (Dendrocolaptidae) é bem difundido na região Neotropical, se estendendo desde o sul do México até o norte da Argentina (Marantz *et. al.*, 2003). Atualmente são reconhecidas cinco espécies: *Campylorhamphus pucherani* (Des Murs, 1849), *C. pusillus* (Sclater, 1860), *C. falcularius* (Vieillot, 1822), *C.*

*trochilirostris* (Lichtenstein, 1820) e *C. procurvoides* (Lafresnaye, 1850). A variação geográfica neste grupo é acentuada, principalmente pela variação da coloração da plumagem (Marantz *et al.*, 2003) e das formas das estrias no peito e dorso. A taxonomia do gênero *Campylorhamphus* é ainda mal resolvida, sendo uma das principais questões o posicionamento de diversos táxons amazônicos com características intermediárias entre *C. trochilirostris* e *C. procurvoides* (Marantz *et al.*, 2003). Segundo Aleixo (2002) e Irestedt *et al.* (2004), a monofilia do gênero *Campylorhamphus* é fortemente apoiada; adicionalmente, dados moleculares na literatura sugerem que *C. procurvoides* e *C. trochilirostris* são espécies irmãs (Aleixo, 2002).

A última revisão taxonômica do gênero foi realizada por Zimmer (1934), quando cinco novos táxons foram descritos; no entanto, mesmo após essa revisão, vários problemas taxonômicos persistiram.

### **1.1 – Diversidade de Aves na região Neotropical e Amazônia**

A floresta tropical Amazônica é a maior unidade biogeográfica em diversidade de fauna. Essa diversidade vem sendo foco de estudos evolutivos, particularmente sobre os processos que promoveram os altos níveis de especiação (Marks, *et al.*, 2002, Cheviron, 2005). Entretanto, ainda continuam relativamente poucos os estudos com aves neotropicais (Cheviron, 2005).

As bases da teoria de diversidade e especiação geográfica de E. Mayr (1942; 1963), adaptada para o contexto amazônico por Haffer (1969), assume que as espécies florestais da Amazônia, originaram-se em pequenas populações isoladas de populações aparentadas durante períodos adversos de clima. Para a distinção efetiva entre as

diversas hipóteses de diversificação das espécies, vários autores têm adotado a filogeografia para estudos da biota Amazônica (Aleixo & Rossetti, 2007).

Vários tipos de distribuição das aves na Amazônia ilustram os processos de especiação geográfica (Haffer, 1974). O recente incremento nas taxas de especiação e diferenciação da fauna pode ter sido causado pela flutuação climática associada a mudanças de vegetação nos últimos 800.000 anos (Pleistoceno tardio e Holoceno). Essa recente especiação, provavelmente determinou os vários aspectos da fauna e a presente composição e distribuição de subespécies e espécies (Haffer, 1974). Alternativamente, recentes estudos também têm mostrado que a história geológica da Amazônia durante o Terciário e Quaternário, foram períodos críticos para atual diversificação da avifauna Amazônica, onde regiões geologicamente mais antigas e estáveis (escudos brasileiro e das guianas) funcionaram como “áreas produtoras de espécies” (Aleixo & Rossetti, 2007). Embora numerosas hipóteses biogeográficas já tenham sido formuladas, apenas poucos estudos têm analisado os padrões filogenéticos dos táxons Neotropicais (Haffer, 1985; Raikow, 1994; Marks, *et al.*, 2002; Ericson, *et al.*, 2003; Aleixo, 2004; Cheviron, 2005; Aleixo & Rossetti, 2007).

Estes estudos corroboraram em maior ou menos grau a existência de várias áreas de endemismo já propostas para a região Neotropical (Cracraft, 1985; Marks, *et al.*, 2002; Aleixo, 2004, Silva *et al.*, 2005), que consistem em áreas caracterizadas pela sobreposição de muitos táxons endêmicos (Cracraft, 1985). Segundo Silva *et al.* (2005), existem oito centros de endemismos na Amazônia: Napo, Inambari, Imeri, Rondônia, Tapajós, Xingu e Belém. Nesse ponto, a filogeografia tem um papel importante no entendimento desse padrão de diversificação. Estudos filogeográficos e de genética de populações podem testar várias hipóteses de diversificação, como a hipótese dos rios como barreira (Gascon, *et al.*, 2000) e da incursão marina no Mioceno (Bates, 2001).

Os Passeriformes suboscines, nos quais se inserem as espécies da família Dendrocolaptidae (endêmica da região neotropical), ocupam uma posição de destaque na América do Sul; no Brasil, espécies desta sub-ordem representam 36,2% do total de sua avifauna (Sick, 1997). Diante desta grande representatividade, espécies de suboscines podem servir convenientemente de alvo para estudos em vários setores da biogeografia e sistemática na região Neotropical.

### **1.2.– O Problema do Conceito de Espécie**

É difícil imaginar um ramo da biologia que tenha enfrentado mais problemas epistemológicos do que aquele ligado à definição do que constitui uma espécie (Aleixo, 2007).

Classificação surge como uma necessidade básica da mente humana para entender e usar o mundo natural para seus próprios propósitos. A categoria espécie apareceu como uma necessidade científica para a definição da unidade básica da ordem biológica (Rossello-Mora, 2003).

Ainda que nenhuma definição de espécie tenha satisfeito todos os naturalistas (Zink & McKittrick, 1995), a literatura sobre conceitos de espécie continuará em debates futuros (de Queiroz & Donogue, 1988). Embora alguns cientistas aleguem que não há progressos na definição do conceito de espécie, os esforços continuam para clarear essa questão (Zink & McKittrick, 1995). Um outro conceito aplicado a alguns grupos de vertebrados é o conceito de subespécie. O sistema trinomial é considerado por vários pesquisadores como indispensável para descrever variações geográficas (Lanyon, 1982). No entanto, como discutido acima, os critérios e limites que definem uma subespécie ainda encontram-se obscuros em vários setores da biologia.

Segundo Mayr (1963; 1969), o primeiro critério para definir espécie é o isolamento reprodutivo. O nível de diferença morfológica mostrado por uma população natural é um produto secundário da divergência genética resultante do isolamento reprodutivo. Posteriormente, essa definição foi denominada Conceito Biológico de Espécie (CBE).

Autores como Wilson e Brown (1953) e de Queiroz e Donogue (1988) revisaram a literatura sobre conceitos de espécie e observaram que dois critérios são frequentemente usados por ornitólogos modernos para classificar um táxon como espécie: isolamento reprodutivo ou monofilia. Entretanto, alguns pontos não são adequadamente direcionados em discussões a respeito do CBE: a inclusão de grupos sem uma relação histórica próxima dentro de uma mesma espécie, a importância da hibridização e o *status* de populações alopátricas (Zink & McKittrick, 1995). A dificuldade no uso do conceito de espécie ocorre, principalmente, pela escassez de informações ao redor do nível de variabilidade da espécie com o qual se esta deparada (Mayr, 1963). A presença de zonas de hibridação também obscurece os limites entre populações ou espécies próximas. Short (1969) define zona de hibridização como intercruzamento de populações morfológica e geneticamente distintas.

O CBE tem recebido considerável apoio entre ornitólogos durante muitos anos (Haffer, 1992). O CBE define uma espécie como “comunidade reprodutiva” na quais os limites são definidos pelo potencial de fluxo gênico com outras comunidades semelhantes (Templeton, 2002). Entretanto, outras forças podem ter o papel importante e direto na definição do que é ou não é espécie (Templeton, 2002, *apud* Ehrlich & Raven (1969).

Vários Conceitos Filogenéticos de Espécie (CFE) vêm sendo propostos. No geral, define-se CFE como sendo o menor grupo diagnóstico de indivíduos onde exista

um padrão de ancestralidade e descendência, que em conjunto passam a constituir unidades diagnósticas basais. (Rosen, 1979; Nelson & Platonic, 1981; Cracraft, 1983a; Nixon & Wheeler, 1990; Zink & McKitrick, 1995). O caráter que confere a diagnose de um táxon pode ocorrer com apenas uma única característica ou até mesmo com uma única substituição de nucleotídeo (Zink & McKitrick, 1995). Dessa forma, o CFE é o reconhecimento evolutivo basal de um táxon como espécie (Cracraft, 1983a). Portanto, grupos de indivíduos com trajetórias evolutivas independentes podem ser chamados de espécie (Zink & McKitrick, 1995). Esse conceito faz lembrar muito o Conceito Evolutivo de Espécie (CEE) (e.g. Wiley, 1981; Frost & Hill, 1990). Diferenças entre o CFE e o CEE são mostradas no trabalho de Barrowclough & Gutierrez (1990).

Alguns autores têm argumentado que os diferentes conceitos são propostos para acomodar as diferentes situações e processos evolutivos (Zink & McKitrick, 1995). O CBE e o CFE são os mais utilizados na literatura, porém, as divergências e a aplicação mais adequada desses conceitos, ainda são assuntos muito debatidos em encontros científicos. Muitos ornitologistas desafiam o CBE, advogando a favor do Conceito Filogenético de Espécie (CFE) (Zink & McKitrick, 1995). Por outro lado, há cientistas que não apóiam o CFE, alegando problemas na identificação, principalmente no campo, onde uma determinada espécie pode variar geneticamente, e ser considerada um táxon válido, porém ser fenotipicamente idêntica a uma outra espécie aparentada (Cheviron, *et. al.*, 2005, Watson, 2005). Debates recentes também tentam definir os limites da diagnose de um táxon, com intenção de não negligenciar um táxon válido (Watson, 2005). Segundo de Queiroz (1998), na realidade todos os “conceitos” de espécie propostos até então, são variações de um único conceito de espécie, uma vez que todos eles, explícita ou implicitamente, consideram espécies como sendo segmentos de linhagens evolutivas de níveis populacionais.

As diferenças conceituais que marcaram as distinções entre “conceitos” de espécie mais utilizando recentemente na ornitologia, como o CBE e CFE, dizem respeito apenas à ênfase que cada um deles coloca em diferentes fenômenos que acompanham o processo de cladogênese, não consistindo, contudo, num conflito com relação ao tipo de entidade ao qual eles se referem como “espécie” (Aleixo, 2007). Quando é possível fazer a diagnose entre duas populações distintas, elas já passam a ser reconhecidas como entidades distintas tanto pelo CBE quanto pelo CFE; a grande diferença é que o CBE as denomina subespécies, enquanto o CFE as denomina espécie (Aleixo, 2007 obs. pess.).

Portanto, ao invés de “conceitos” de espécie, de Queiroz (1998) advoga que o CBE e CFE, por exemplo, constituem unicamente critérios distintos e alternativos para a definição de espécie dentro de um mesmo conceito unificado de espécie, batizado por ele de Conceito Filético Geral de Espécie (CFGE). A chave para entender a nova terminologia proposta por de Queiroz (1998) é considerar o relativamente extenso componente temporal do processo de cladogênese que, no nível micro-evolutivo, culmina com a produção de espécies cujos genomas não mais se misturam (Aleixo, 2007). Detalhes sobre o CFGE e as distinções entre CFE e CBE são discutidos nos trabalhos de de Queiroz (1998) e Aleixo (2007).

Por fim, a delimitação de espécie é essencial, por que espécies são usadas como unidades básicas em análises em várias áreas da biogeografia, ecologia e macro-evolução (Sites & Marshall, 2004). Espécie também constitui a peça fundamental para a avaliação da biodiversidade local (Caldecott *et. al.*, 1996) e é, portanto, importante para a conservação biológica (Sites & Marshall, 2004). Portanto, pesquisas são necessárias para se determinar como as regras serão aplicadas e assegurar que a decisão do limite de espécie seja consistente com os padrões fundamentais de evolução (Watson, 2005).

### 1.3 - Taxonomia de *Campylorhamphus procurvoides*

*Campylorhamphus procurvoides* (Lafresnaye, 1850) foi descrito como pertencente ao gênero *Xiphorhynchus* (*Xiphorhynchus procurvoides*). Inicialmente, esse táxon foi sugerido como espécie-irmã de *C. trochilirostris*, porém, com relações obscuras entre alguns táxons desse grupo (Marantz *et.al.*, 2003).

*Campylorhamphus procurvoides* é tratado como uma espécie biológica politípica endêmica da floresta Amazônica (Zimmer, 1934), ocorrendo do nordeste ao noroeste da região Amazônica, em ambas as margens do Rio Solimões / Amazonas se estendendo ao escudo guianense (Fig. 1). Atualmente são reconhecidas 5 subespécies: *C. p. sanus* Zimmer, 1934 (Noroeste da Amazônia, no sudeste da Colômbia, nordeste do Equador, extremo nordeste do Peru e noroeste do Brasil (região do alto Rio Negro), sudeste da Venezuela e norte da Guiana); a forma nominal *C. p. procurvoides* (Lafresnaye, 1850), (nordeste da Amazônia, no Suriname, Guiana Francesa e norte do Brasil, margem leste do baixo Rio Negro até o Amapá); *C. p. successor* Todd, 1948, (sudoeste da Amazônia brasileira, do norte do Acre ao leste do Rio Madeira, chegando também a ilhas do baixo Rio Amazonas; *C. p. probatus* Zimmer, 1934 (Centro sul da Amazônia brasileira, entre os Rios Madeira e Tapajós) e *C. p. multostriatus* (Snethlage, 1907), (Sudeste da Amazônia brasileira, entre os rios Tapajós e Tocantins). Ecologicamente, essa espécie é membro de um grupo de aves amazônicas comumente associado a florestas de bambu (*Guadua ssp.*) (Marantz *et. al.*, 2003; Parker III *et. al.*, 1997), porém, não são restritos a este tipo de ambiente, podendo também ser encontrados em florestas de “terra-firme” e florestas de beira de rios com grande dominância de lianas (com. pess. A. Aleixo e Sidnei Dantas, 2006); com dieta ampla e não exclusiva, forrageiam em busca principalmente de artrópodes (Marantz *et al.*, 2003).

Desde a última revisão do gênero feita por Zimmer (1934), onde foram descritas *C. p. probatus* e *C. p. sanus*, apenas mais um táxon foi descrito: *C. p. successor* (Todd, 1948). No trabalho de Marantz e colaboradores (2003), é questionado o posicionamento de *C. p. multostriatus*, *C. p. probatus* e *C. p. successor* como atualmente reconhecidos. Dentro de *C. procurvoides*, dois grupos se diferenciam vocalmente e morfológicamente: o grupo nominal “*procurvoides*” (incluindo *procurvoides* e *sanus*) e o grupo “*multostriatus*” incluindo *multostriatus*, *probatus* e *successor*; Marantz *et al.*, (2003). Foi levantada a hipótese de que o grupo *multostriatus*, seria na verdade, mais relacionado à *Campylorhamphus trochilirostris* (devido a sua relativa semelhança vocal e morfológica com táxons deste grupo) do que aos táxons do próprio grupo *procurvoides* (Marantz *et al.*, 2003). Além das incongruências morfológicas e vocais observadas nos táxons que compõem a espécie politípica de *C. procurvoides*, o fato de alguns parátipos de *C. p. successor* terem como localidade de coleta algumas das “Ilhas de Óbidos”, no baixo Rio Amazonas (como o descrito por Todd, 1948), implica nas seguintes inconsistências ecológicas e biogeográficas: 1) um membro da espécie politípica *C. procurvoides* (conhecida por estar associada exclusivamente a floresta de terra-firme) seria também encontrada em floresta alagadas (vegetação típica associadas com as ilhas), conclusão essa não apoiada por trabalhos de campo e coletas de vários autores ao longo do baixo Amazonas, onde apenas *C. trochilirostris snethlageae* foi registrado em florestas alagadas (Marantz *et al.*, 2003); 2) a forma nominal *C. p. procurvoides* também tem sido coletada em Óbidos (nas florestas de Terra Firme, não nas ilhas), o que implicaria numa simpatria entre o último táxon e *C. p. successor*, situação não encontrada em nenhuma outra parte da distribuição da espécie, onde os diferentes táxon se substituem parapatricamente (Zimmer 1934, Marantz *et al.* 2003).

A proposta desse trabalho é revisar a variação geográfica, a taxonomia e a sistemática de uma das espécies de *Campylorhamphus* de delimitação tradicionalmente difícil, *C. procurvoides*. Com base nessa revisão, pretende-se fornecer uma taxonomia que, efetivamente, diagnostique unidades evolutivas independentes essenciais para o embasamento de políticas conservacionistas consistentes e fornecer informações sobre biogeografia histórica da Amazônia.

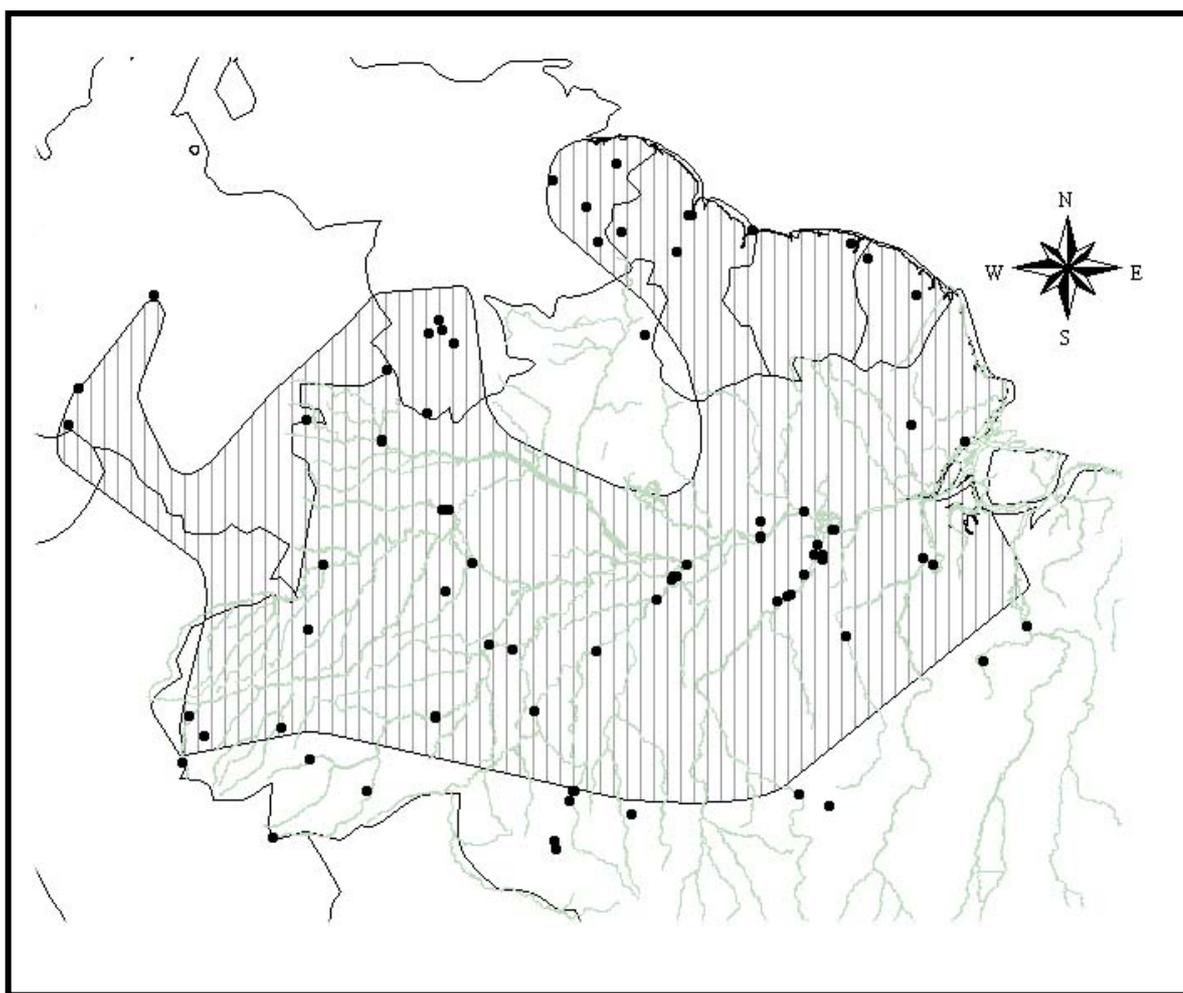


Figura 1 – Distribuição geográfica da espécie biológica politípica *Campylorhamphus procurvoides* de acordo Ridgely & Tudor (1994); os pontos representam os espécimes examinados durante este estudo (Apêndice 7.2).

## 2.0 Material e Métodos

### 2.1 - Análise Molecular

*Cobertura taxonômica* – Além de todos os táxons conhecidos agrupados na espécie politípica *Campylorhamphus procurvoides* (17 espécimes), foram amostrados todas as espécies de *Campylorhamphus*, incluindo a maior parte dos táxons agrupados em *Campylorhamphus trochilirostris* (22 espécimes pertencentes à *devius*, *lafresnayanus*, *major*, *napensis*, *omissus*, *snethlageae*, *trochilirostris* e *ssp.*) (Fig. 2; Apêndice 7.1). A identificação subespecífica das populações de *C. trochilirostris* do sudoeste da Amazônia Brasileira (localidades 16 – 17 na Fig. 2) é incerta (Marantz *et al.*, 2003); por isso, elas foram tratadas aqui como *C. t.successor*.

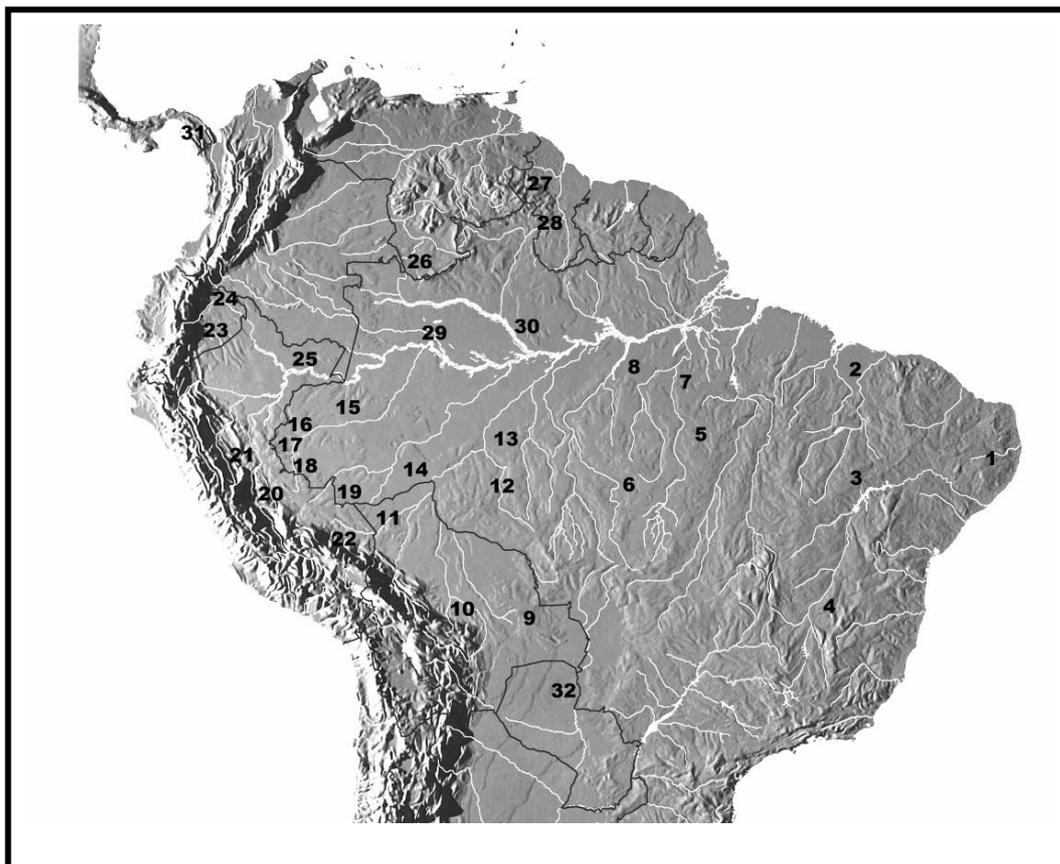


Fig. 2 – Localização geográfica dos espécimes de *Campylorhamphus* seqüenciados (ver Apêndice 7.1 para detalhes sobre as localidades e espécies).

Em um nível genérico, buscou-se primordialmente avaliar a monofilia de *C. procurvoides* e suas relações com espécies próximas, ao invés de fornecer uma filogenia robusta para todo o gênero *Campylorhamphus*. Devido à relação próxima entre os gêneros *Campylorhamphus* e *Lepidocolaptes* dentro da família Dendrocolaptidae (Aleixo, 2002; Irestedt *et al.*, 2004), seqüências de *L. albolineatus* foram utilizadas como grupo externo nas análises.

*Seqüências de DNA* - A extração de DNA dos espécimes de *Campylorhamphus* foi realizada no Laboratório de Biologia Molecular Prtizker, do Field Museum of Natural History (FMNH) em Chicago, utilizando-se tecidos congelados (n = 33) e pedaços da epiderme do ventre ou penas de espécimes taxidermizados depositados em coleções biológicas (n = 9) (Apêndice 7.1). Para a extração do DNA de tecidos congelados utilizou-se o “Quiagen tissue extraction kit” ou o método de Fenol / Clorofórmio (Hillis *et al.* 1990); no caso dos fragmentos de epiderme e penas foi utilizado apenas o “Quiagen QIAampDNA kit”.

Fragmentos do gene mitocondrial Citocromo *b* foram amplificados para as amostras de tecido congelado com os seguintes “primers” externos: L14841 (Kocher *et al.*, 1989) e H16065 (Helm-Bychowski & Cracraft, 1993). No caso das peles e penas de espécimes taxidermizados, cujo DNA é mais degradado, foi adotada uma estratégia para maximizar a porcentagem de sucesso nas amplificações, dividindo-se o gene em 5 partes, sendo necessária uma combinação dos “primers” externos L14841 (Kocher *et al.*, 1989) e H16065 (Helm-Bychowski & Cracraft, 1993) com os “primers” internos Lwood2, Lwood3, Lwood4, Lwood5, Hwood1, Hwood2, Hwood3 e Hwood4 (desenhados pelo autor com a colaboração de Jason D. Weckstein). Todos os “primers” referem-se à base 3’ da seqüência de mtDNA de galinha publicado (Desjardins and Morais 1990). A tabela 1 trás a seqüência dos “primers” utilizados. Fragmentos da

Reação de Polimerase em Cadeia (PCR) foram amplificados usando condições padronizadas. O programa para amplificação do DNA de tecido muscular, durante o tempo de execução no termociclador foi: 94°C por 10min, seguido de 94°C por 30s, depois 50°C por 30s e, por fim, 72°C por 30s; esses ciclos se repetiram 35 vezes, seguidos de 72°C durante mais 5min e mantidos a 4°C após a finalização da reação. Para amplificar o DNA extraído das peles e penas, foi utilizado um Kit para PCR Taq Beads (“RuRe Taq Ready-to-Go PCR Beads” 0.2 ml) e o seguinte programa no termociclador: 94°C por 10 min, seguido de 94°C por 30s, depois 50°C por 30s e, por fim, 72°C por 30s; esses ciclos se repetiram por 35 vezes, seguido de 72°C por 7min e mantidos a 4°C após a finalização da reação.

Tabela 1 – Sequências de Primers externos e internos utilizados para amplificar o gene mitocondrial Citocromo *b*.

<b>Primer</b>	<b>Seqüência</b>	<b>Autor</b>
L14841	5'-CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA AA-3'	Kocher <i>et al.</i> , 1989
H16065	5'-GGA GTC TTC AGT CTC TGG TTT ACA AGA-3'	Helm-Bychowski e Cracraft, 1993
Lwood2	5'-CGT AAC CTC CAY GCA AAC GGA GCC-3'	Portes e Weckstein, 2006
Lwood3	5'-GGR GGA TTC TCA GTA GAC AAC CC-3'	Portes e Weckstein, 2006
Lwood4	5'-GGT GTA CTA GCT ATA TTC TCA CC-3'	Portes e Weckstein, 2006
Lwood5	5'-CCT ATT CCT AGT CCC ATT CCT CC-3'	Portes e Weckstein, 2006
Hwood1	5'-GCC TCG TCC GAT GTG GAG G-3'	Portes e Weckstein, 2006
Hwood2	5'-GGA AGT GTA GGG CRA AGA ATC G-3'	Portes e Weckstein, 2006
Hwood3	5'-GGA GGG GTT ACT AGT GGG TTT GCA GG-3'	Portes e Weckstein, 2006
Hwood4	5'-GGG GRC GRA ARG TTA TTG TTC G-3'	Portes e Weckstein, 2006

Com uma pequena alíquota de cada amplificação, foi verificado usando-se Gel de Agarose 1% a presença e o tamanho do fragmento de DNA amplificado. Os produtos das amplificações foram limpos com o “Qiagen PCR purification kit” e preparados para o sequenciamento com o “Big Dye Terminator kit” (Perkin Elmer, Norwalk, Connecticut), precipitando-se o produto formado com NH<sub>4</sub>OAC, que posteriormente foi seco e re-suspendido em EDTA e submetido para sequenciamento num seqüenciador automático, modelo DNA ABI 3730 Analyzer. As seqüências foram alinhadas e

reconciliadas em ambas as direções dentro e entre as espécies utilizando-se o programa Sequencher 3.1.1 (Genecodes, Madison, Wisconsin). Foram seguidas as seguintes recomendações de Sorenson & Quinn (1998) e Bates *et al.* (1999) para assegurar que os fragmentos de DNA amplificados são de origem mitocondrial e não cópias nucleares de genes mitocondriais (pseudogenes): (1) a maior parte das seqüências foi amplificada em grandes fragmentos (> 1,000 bp); (2) ambas as fitas da dupla hélice do DNA foram seqüenciadas; (3) as seqüências obtidas foram alinhadas com a seqüência completa do DNA mitocondrial das galinhas, sendo inspecionadas eventuais inserções, deleções e códons de parada que poderiam causar uma disfunção da proteína; e (4) esperou-se encontrar seqüências com altas taxas substituições do tipo transição em comparação com aquelas de transversão, padrão esse característico de genes mitocondriais e não genes nucleares.

*Análises filogenéticas* - Buscas heurísticas de Máxima Parcimônia e Máxima Verossimilhança (referidas nessa dissertação como MP e MV, respectivamente) foram conduzidas com PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2001). Análises de MP foram feitas com todos os caracteres (pares de base) recebendo o mesmo peso (“unweighted”). Foi utilizado o teste “likelihood ratio” incorporado ao programa MODELTEST 3.7 (Posada and Crandall, 1998) para selecionar o melhor e mais simples modelo de evolução molecular capaz de explicar a variação nas seqüências analisadas, o qual foi usado na busca por MV. Foram empregadas 1.000 e 100 réplicas não paramétricas de bootstrap (referidas nessa dissertação como BP) para avaliar os níveis de apoio dos nós das filogenias obtidas com MP e MV, respectivamente (Felsenstein, 2004). Foram também estimadas filogenias com base em métodos Bayesianos com auxílio do programa MrBayes, versão 3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2005), com as seguintes especificações: (1) assumindo um modelo de substituição nucleotídica tempo-reversível,

com bases de frequências estimadas e taxas de variação entre sítios seguindo uma distribuição Gamma (modelo TrN+G), como selecionado pelo MODELTEST 3.7; (2) executando o modelo durante 2.000.000 de gerações, amostrando uma árvore a cada 1000 gerações. Seguiram-se as recomendações de Huelsenbeck & Hall (2001) para se descartar árvores obtidas antes da corrente de Markov atingir valores de verossimilhança estáveis e convergentes.

## 2.2 - Análise Morfológica

Foram analisados 196 espécimes de um total de 89 localidades, sendo 139 espécimes de *C. procurvoides* coletados em 54 localidades e 57 espécimes de *C. trochilirostris* amazônicos coletados em 35 localidades (Apêndice 7.2), depositados nas coleções do American Museum of Natural History, New York (AMNH), Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CM), Colección Ornitológica Phelps, Caracas, Venezuela (COP), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge (LSUMZ), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil (MZUSP), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brazil (MPEG), and Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, Sweden (NR) (Apêndice 7.2). Cinco espécimes de *C. procurvoides* foram visualmente inspecionados e fotografados por Alexandre Aleixo no Naturhistorisches Museum, Vienna, Austria (NHMW) e Naturhistorisches Forschungsinstitut, Museum für Naturkunde, Zentral Institut der Humboldt-Universität zu Berlin, Berlin, Alemanha (ZMB) A Figura 3 demonstra a distribuição geográfica dos espécimes estudados. Com exceção da forma nominal (*C. p. procurvoides*), todos os espécimes-tipo dos táxons atualmente considerados subespécies de *C. procurvoides* foram estudados.

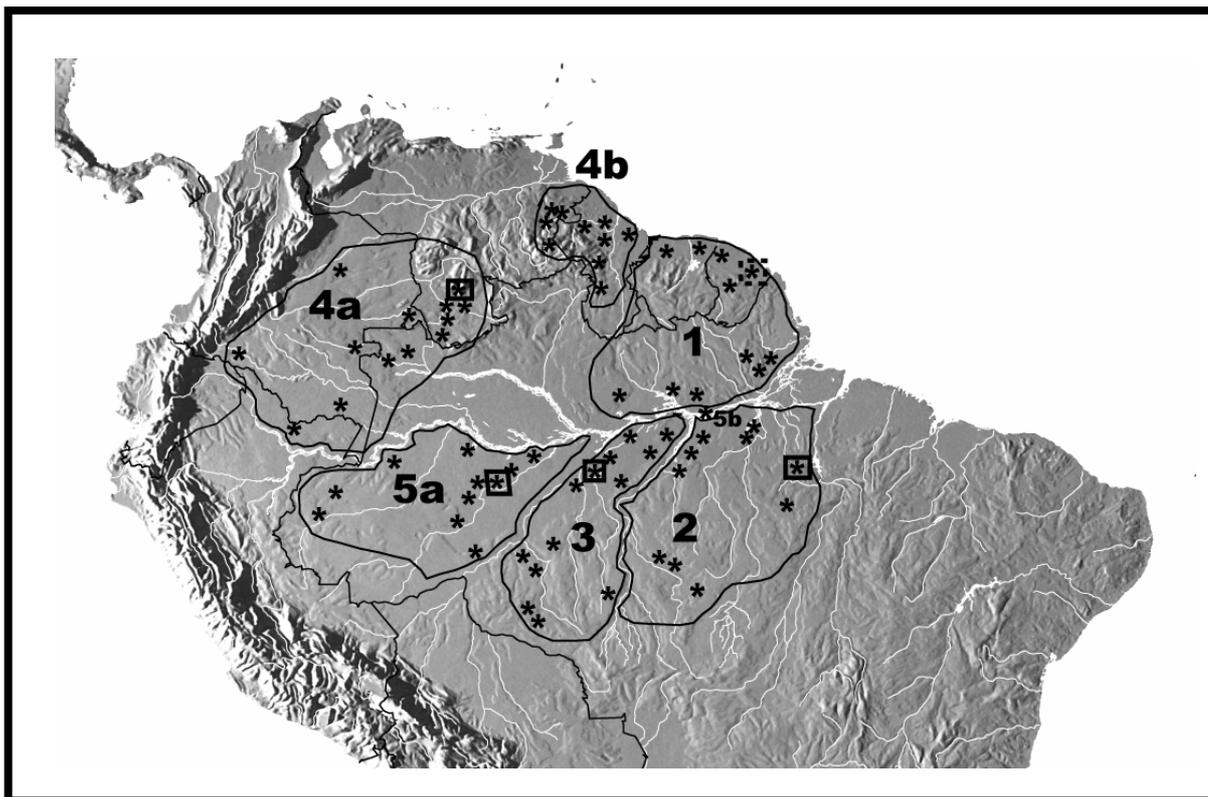


Figura 3 – Distribuição geográfica dos espécimes de *Campylorhamphus procurvoides* estudados. Localidades marcadas com quadrados são aquelas dos espécimes-tipo analisados; a única localidade marcada com um quadrado pontilhado é aquela típica da forma nominal (*C. p. procurvoides*), cujo espécime tipo não foi analisado. Os números de 1 – 5 representam os cinco táxons atualmente considerados subespécies de *C. procurvoides*: 1 – *C. p. procurvoides*; 2 – *C. p. multostriatus*; 3 – *C. p. probatus*; 4a e 4b – *C. p. sanus*; 5a e 5b – *C. p. successor*.

A inclusão nas análises morfológicas apenas dos táxons amazônicos de *C. trochilirostris* (*devius*, *napensis*, *notabilis*, e *snethlageae*) se justifica, segundo a literatura e os dados moleculares (ver abaixo), pelo fato destes táxons serem filogeneticamente próximos a membros do chamado “grupo *multostriatus*” de *C. procurvoides* (Marantz *et al.*, 2003). Portanto, as análises morfológicas incluíram os seguintes táxons (em parênteses o número de representantes analisados; táxons marcados com um asterisco tiveram seus respectivos holótipos examinados): *C. procurvoides multostriatus* (38)\*, *C. procurvoides probatus*\* (31), *C. procurvoides procurvoides* (34), *C. procurvoides sanus*\* (24), *C. procurvoides successor*\* (19); *C.*

*trochilirostris snethlageae*\* (12), *C. trochilirostris notabilis*\* (4) e *C. trochilirostris napensis*\* (22). Os espécimes adultos foram determinados com bases nas informações de ossificação do crânio (considerando-se adultos aqueles espécimes com ossificação acima de 85%) presentes nas etiquetas. Quando não havia nenhuma informação, desconsideraram-se os indivíduos com tamanho de bico e cauda com medidas significativamente menores, características que geralmente denunciam indivíduos imaturos na família Dendrocolaptidae (Marantz *et al.*, 2003).

O georeferenciamento das localidades dos espécimes analisados foi feito com base nas informações das etiquetas; quando coordenadas precisas não estavam presentes, foi utilizada a série de *gazeteers* para vários países da América do Sul e Amazônia brasileira (Paynter & Traylor 1977, 1981 e 1992) e Oren (1999). Para a confecção dos mapas, foi utilizado Software Photoshop para ajuste das imagens.

### **2.2.1 – Morfometria**

A fim de melhor delimitar a diagnose dos diferentes táxons de *C. procurvoides* e *C. trochilirostris* considerados nas análises morfológicas, foram utilizados os seguintes caracteres morfométricos (Fig. 4): (1) comprimento da asa; (2) comprimento da cauda; (3) comprimento do tarso; (4) comprimento do cúlmen (da narina até a extremidade do bico); (5) altura do bico (tomada na linha da narina); (6) largura do bico (tomada na linha da narina). Esses caracteres foram escolhidos por serem mensurados com relativa precisão e por não serem influenciados pela taxidermia e processos não adequados de curadoria. As medidas foram tomadas com paquímetro digital Mitutoyo (precisão de 0.1 mm). Os dados foram testados quanto à existência de distribuição normal por meio de

testes de Kolmogorov – Smirnov, em amostras separadas por sexo e táxon. A presença de dimorfismo sexual foi avaliada por meio do Teste-*t* de *Student* para cada caráter.

Testes univariados de análise de variância de um critério (ANOVA) também foram utilizados para avaliar as diferenças estatísticas para cada caráter medido entre os diferentes táxons analisados. Em caso de constatação de diferenças significativas, foi utilizado teste de Turkey HSD. Foi adotado em todas as análises o índice de 95% de confiança. A base de dados para a análise multivariada dos caracteres morfométricos foi trabalhada com variáveis log-transformadas e com matriz de covariância. Foi utilizado o programa Systat versão 10.2 para Microsoft Windows (SPSS, 1998).

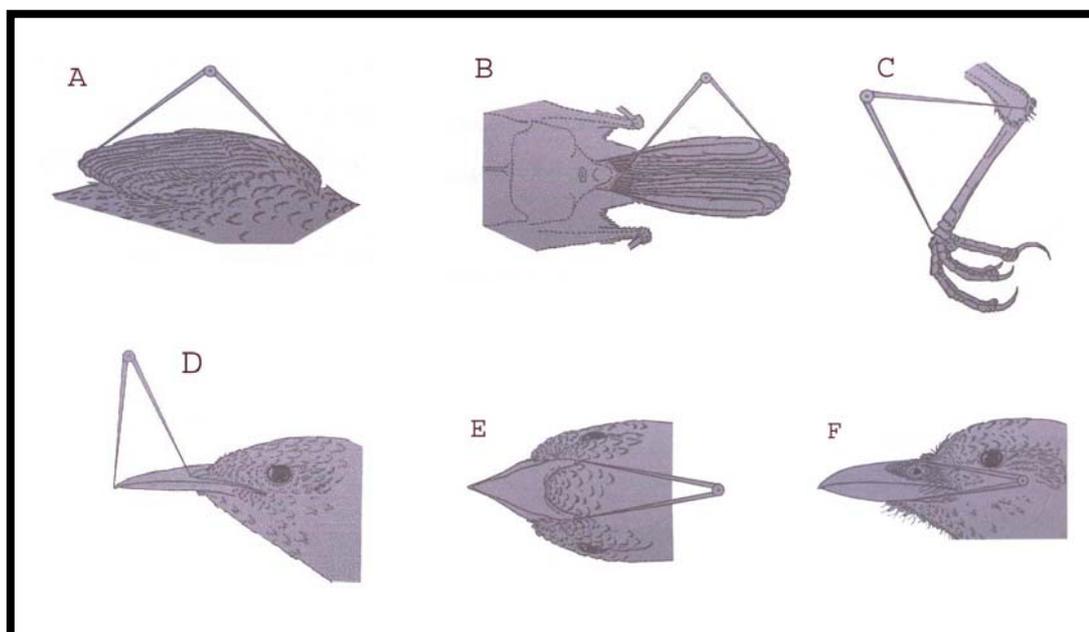


Figura 4 – Caracteres morfométricos analisados: A – comprimento da asa; B – Comprimento da cauda; C – comprimento do tarso; D – comprimento do bico; E – largura do bico; F – altura do bico. Figura adaptada de Sick (1997).

### 2.2.2 – Plumagem

A análise de plumagem baseou-se em nove caracteres (Fig. 5), denominados (7) Número de Estrias no Peito dentro de um quadrado com área definida arbitrariamente de  $0.7 \text{ cm}^2$  (que será abreviada nas tabelas a seguir como NP), (8) Número de Estrias na Cabeça dentro de  $0.7 \text{ cm}^2$  (que será abreviada nas tabelas a seguir como NC), (9) Número de Estrias no Dorso dentro de  $0.7 \text{ cm}^2$  (que será abreviada nas tabelas a seguir como ND), (10) cor da cabeça; (11) borda negra nas estrias do peito, dorso e cabeça; (12) Comprimento Médio da Estria do Peito (que será abreviada nas tabelas a seguir como CMP); (13) Largura Média da Estria do Peito (que será abreviada nas tabelas a seguir como LMP); (14) Comprimento Médio da Estria do Dorso (que será abreviada nas tabelas a seguir como CMD); (15) Largura Média da Estria do Dorso (que será abreviada nas tabelas a seguir como LMD); (16) Comprimento Médio da Estria da Cabeça (que será abreviada nas tabelas a seguir como CMC) e 17) Largura Média da Estria da Cabeça (que será abreviada nas tabelas a seguir como LMC).

A designação das cores foi obtida por meio da comparação direta dos espécimes com base no catálogo de cores de Smith (1975).

Alguns indivíduos obtiveram resultado zero no caráter (9), por essa razão, esse caráter foi retirado em algumas das análises estatísticas, sendo utilizado apenas na diagnose dos táxons.

O caráter borda negra nas estrias do peito, dorso e cabeça (11) foi dividido em 3 estados: a) ausência; b) contorno fraco; c) contorno forte.

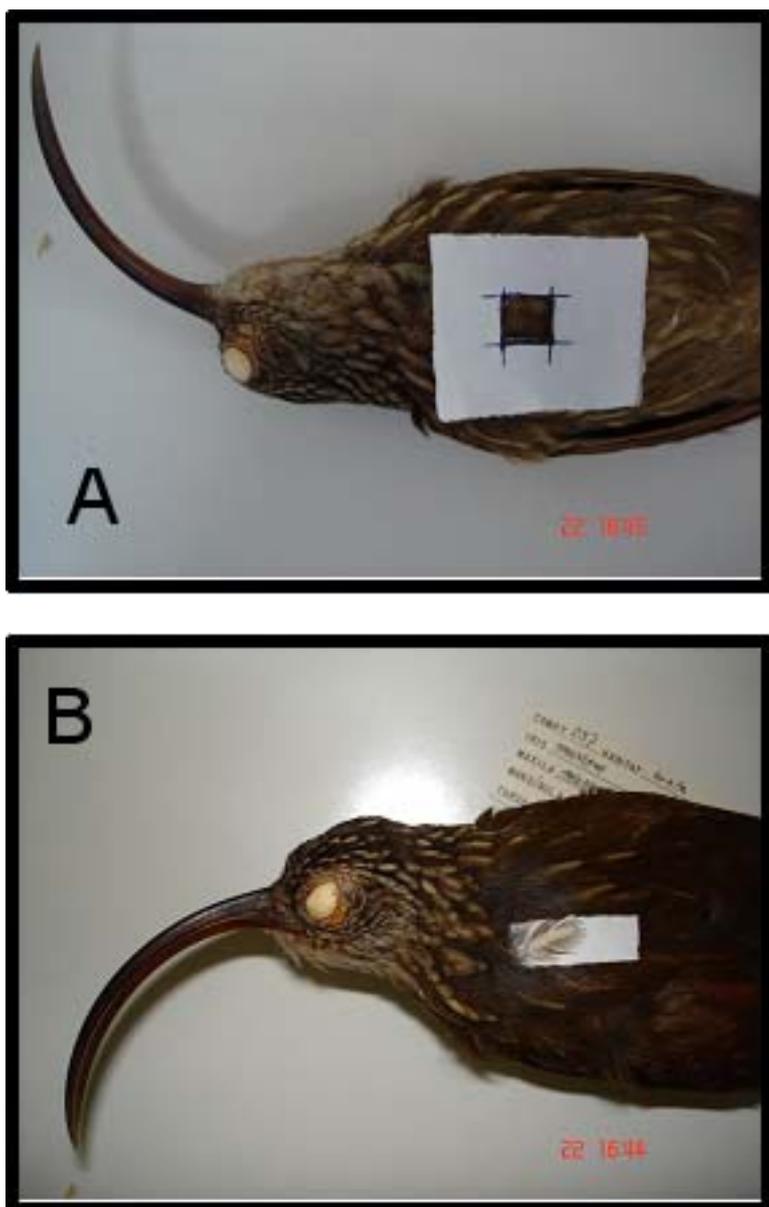


Figura 5 – Caracteres de plumagem analisados. A) procedimento de contagem dos caracteres 7, 8 e 9 dentro de um quadrado com área definida arbitrariamente de 0.7 cm<sup>2</sup>; B) área de mensuração dos caracteres 12, 13, 14, 15, 16 e 17, com destaque para o caráter (11).

### 3.0 – Resultados

#### 3.1 – Análise Molecular

##### 3.1.1 - Filogenia Molecular

*Variação informativa e níveis de divergência genética* – o tamanho das seqüências amplificadas de Citocromo *b* dos indivíduos de *Campylorhamphus* amostrados girou em torno de 1.020 pb, situados entre as posições 15016 e 16035 do gene Citocromo *b* da galinha (*Gallus domesticus*; Desjardins & Morais, 1990). Substituições de nucleotídeos foram observadas em 243 sítios (23.8%), 162 dos quais foram filogeneticamente informativos. Níveis de divergência não corrigidos (distâncias - “p”) entre todos os táxons de *Campylorhamphus* amostrados variaram de 0% (entre *Campylorhamphus trochilirostris major* e *C. t. omissus*) a 10.9% (entre *C. pucherani* e *C. trochilirostris*). Níveis de divergências das seqüências entre os táxons de *Campylorhamphus* e o grupo externo escolhido (*Lepidocolaptes albolineatus*) variaram de 9.1% (*C. pusillus*) a 11.4% (*C. procurvoides multostriatus*). Substituições nucleotídicas acumularam linearmente com as distâncias genéticas entre os táxons de *Campylorhamphus* (inclusive no caso das terceiras posições dos códons), indicando que não houve saturação nas seqüências de Citocromo *b* utilizadas nas análises. Níveis de diferenciação genética entre algumas subespécies de *C. procurvoides* e *C. trochilirostris* foram similares àqueles encontrados entre duas espécies *Campylorhamphus* (*C. pusillus* e *C. trochilirostris*:  $p = 5.9 - 7.3\%$ ; veja abaixo).

*Hipóteses filogenéticas* – Análises de MP com todos os caracteres recebendo o mesmo peso (“unweighted”) resultaram em nove árvores igualmente parcimoniosas (comprimento 446; CI=0.60; RI=0.81; não mostradas), a partir das quais um consenso estrito de BP (baseado em 1000 pseudo-replicações) resultou em uma árvore com topologia idêntica àquelas produzidas pelas análises de MV e métodos Bayesianos (Fig.

6). As análises de MV desenvolvidas assumiram um modelo com seis parâmetros distintos de substituições nucleotídicas (“time reversible”) com frequências de bases estimadas (A = 0.30, C = 0.31, G = 0.11, T = 0.26) e taxas de variabilidade dos sítios seguindo uma distribuição gamma (G = 0.1499), conforme selecionado pelo programa MODELTEST 3.7 (Posada e Crandall, 1998). Uma busca heurística de MV encontrou uma única árvore mais provável (-ln likelihood = 3490.04; não mostrada), na qual a topologia também foi idêntica àquela estimada pela MP e pelos métodos Bayesianos. A única discrepância encontrada entre as topologias das árvores produzidas por MP, MV e métodos Bayesianos envolveu o grupo irmão do clado constituído pelos táxons das atuais espécies biológicas *C. procurvoides* e *C. trochilirostris*, relação essa que também não foi apoiada estatisticamente por quaisquer filogenias produzidas, independentemente do método de construção empregadas. Em contraste, todos os nós da árvore Bayesianas, com probabilidades de 0.95 ou mais, foram também corroborados pelas filogenias estimadas por MP e MV com bons valores de BP; conseqüentemente, a árvore Bayesianas representa um consenso dos nós estatisticamente bem apoiados também pelos outros métodos de inferência filogenética, sendo assim considerada a melhor estimativa da filogenia dos táxons de *Campylorhamphus* amostrados nesse estudo (Fig. 6).

Todas as estimativas de filogenias produzidas mostraram um forte apoio estatístico, onde *C. procurvoides* e *C. trochilirostris*, como atualmente definidos, representam, respectivamente, espécies polifiléticas e parafiléticas (Fig. 6). Táxons atualmente reconhecidos como subespécies de *C. procurvoides* são encontradas em três clados separados com diferentes afinidades filogenéticas, enquanto os agrupados em *C. trochilirostris* são monofiléticos à exceção de *C. t. snethlageae*, que se posiciona



Os três clados altamente apoiados estatisticamente que separam os táxons atualmente classificados como subespécies do polifilético *C. procurvoides* são os seguintes: (1) aves ocorrendo ao sul do rio Amazonas no interflúvio Xingu – Tocantins, no centro de endemismo Xingu (Silva *et al.*, 2005; correspondendo, respectivamente, ao clado / população A nas figuras 6 e 7); (2) aves encontradas ao sul do rio Amazonas e oeste do rio Madeira (no centro de endemismo Inambari, correspondendo ao clado / população B nas figuras 6 e 7) e aves distribuídas ao norte do rio Amazonas, separadas no clado / população C (encontrados nos centros de endemismo Napo e Imeri) e clado / população D (correspondendo ao centro de endemismo Guianas, figuras 6 e 7); e (3) aves encontradas ao sul do rio Amazonas entre os rios Madeira e Xingu, distribuídas no clado / população E (distribuído no centro de endemismo Romdônia, figuras 6 e 7) e clado/ população F (distribuído no centro de endemismo Tapajós, figuras 6 e 7). A Figura 8 mostra a diversidade dos principais caracteres discretos de plumagem de cada clado mencionado acima.

A monofilia das subespécies agrupadas em *C. procurvoides* foi recuperada com forte apoio estatístico apenas para os táxons *successor* (clado B) e *probatas* (clado E), uma vez que *multostriatus* e *sanus* formam grupos parafiléticos e também com alto apoio estatístico. Infelizmente, com base na taxonomia atual (Zimmer 1934), apenas uma amostra da subespécie nominal foi seqüenciada (no entanto, ver resultados abaixo), dificultando, portanto, a avaliação da sua monofilia molecular. Por causa do forte conflito entre a filogenia molecular e os limites inter e intra-específicos atualmente reconhecidos para *C. procurvoides*, os clados A - F (Figs. 6, 7 e 8) serão utilizados como unidades evolutivas naturais para uma revisão taxonômica de todo grupo, baseada em caracteres morfológicos.

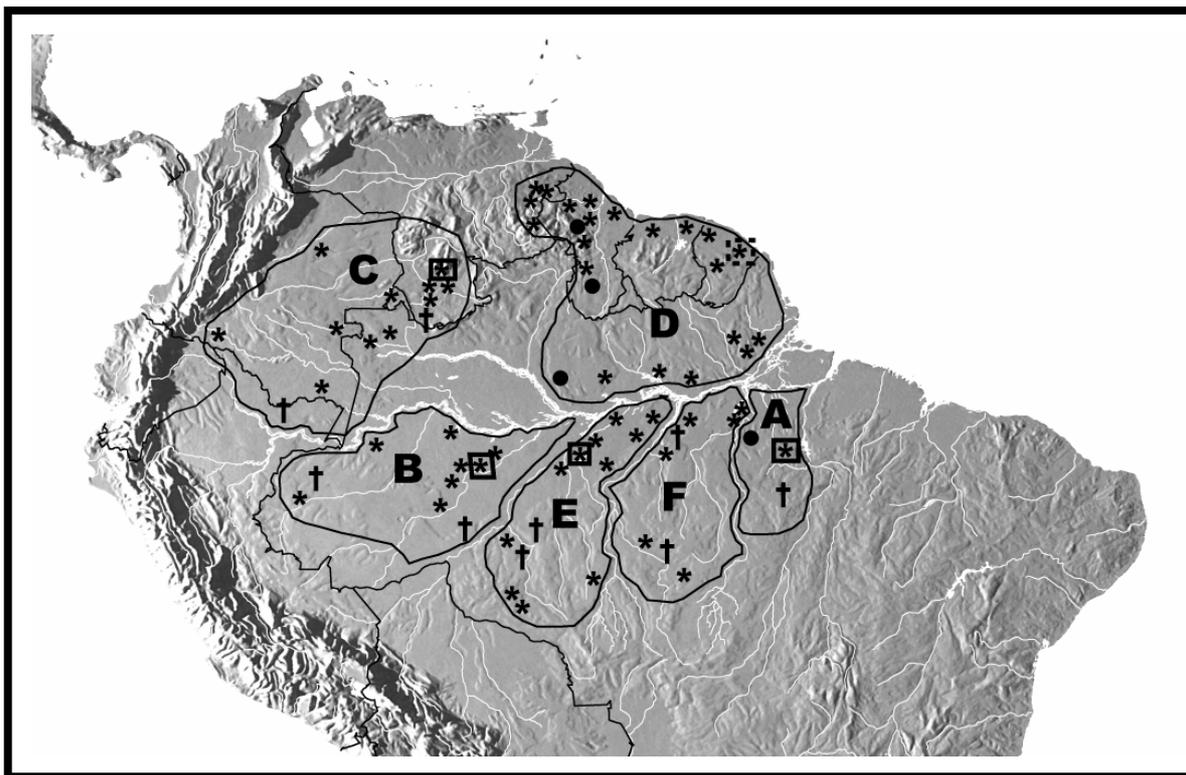


Figura 7 – Distribuição dos táxons atualmente agrupados na espécie politípica *C. procurvoides*, agora reconhecendo as populações naturais (A – F) reveladas pela análise filogenética molecular (Figs. 6 e 8); • - localidade representada na análise apenas por tecidos; \* - localidade representada na análise apenas por espécimes; \* inserido dentro de um quadrado – localidades de espécimes-tipo; † localidades representadas na análise por espécimes e tecidos.

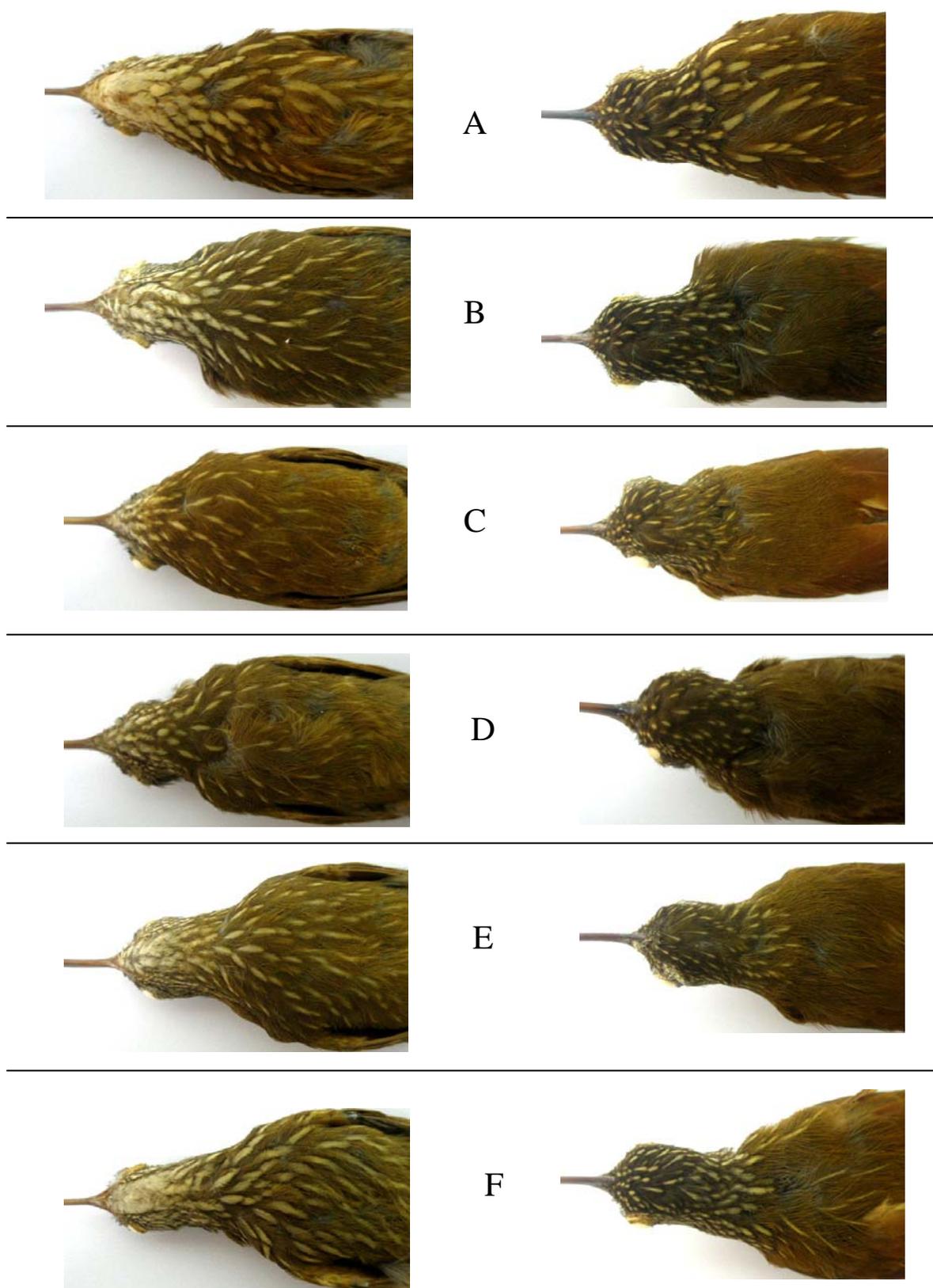


Figura 8 – Espécimes adultos representantes dos clados A – F reconhecidos pela filogenia molecular do gênero *Campylorhamphus* (ver Figs. 6 e 7).

### 3.2 - Análise Morfológica

Os testes de normalidade (Komogorov - Smirnov) indicaram distribuição normal para todos os caracteres contínuos mensurados, o que permitiu o uso de testes paramétricos (Apêndices 7.3 e 7.4). As análises univariadas com base no Teste-t apontaram à presença significativa de dimorfismo sexual em todos os táxons da amostra, principalmente, no caráter Comprimento de Asa (*multostriatus*, *napensis*, *probatus*, *procurvoides*, *snethlageae* e *successor*), exceto em *C. p. sanus*. O Teste-t entre machos e fêmeas dos táxons analisados, demonstrou presença de dimorfismo sexual também nos caracteres Comprimento de Cauda (*multostriatus*, *probatus* e *procurvoides*), Largura do Bico (*probatus* e *sanus*), e Largura Média das Estrias do Peito (*sanus* e *napensis*).

Não houve dimorfismo sexual para os demais caracteres. *Campylorhamphus t. notabilis* (representado por apenas uma fêmea) não foi testado quanto ao dimorfismo. Como o resultado não foi uniforme para alguns caracteres, foram utilizados apenas os espécimes machos (N = 119) dos táxons estudados nas análises seguintes, uma vez que a representatividade das fêmeas foi menor (N = 68). Os Apêndices 7.5 e 7.6 referem-se respectivamente às médias dos dados morfométricos e de plumagem dos espécimes analisados.

### 3.3 - Caracterização morfológica e taxonômica das unidades evolutivas de *Campylorhamphus procurvoides* reconhecidas pela filogenia molecular.

A análise molecular mostrou a existência de três grupos monofiléticos fortemente apoiados estatisticamente dentro de *C. procurvoides*, que serão denominados “Grupo *multostriatus*” (clado A), “Grupo *procurvoides*” (clados B, C e D) e o “Grupo *probatus*” (clados E e F) (Figuras 6, 7 e 8). A seguir, cada um destes clados será caracterizado morfológicamente e taxonomicamente.

*Clado A.* – Esse clado, muito bem apoiado estatisticamente, tem uma posição filogenética incerta dentro do gênero *Campylorhamphus*; no entanto, índices de apoio estatístico significativos, o situam consistentemente fora do clado que agrupa todos os táxons restantes de *C. procurvoides* e também *C. trochilirostris* (exceto *C. t. snethlageae*), atestando a sua independência filogenética (Fig. 6). Morfológicamente, as aves do clado A são distintas das aves dos clados B – F, principalmente, pelas estrias mais numerosas e mais largas do dorso e pelas bordas negras das estrias do peito (Fig. 8; Apêndice 7.5 e 7.6). Apesar dessas diferenças, as aves do Clado A são morfológicamente muito similares às das do Clado F, apesar da grande distância filogenética entre elas (Figs. 6 e 8); no entanto, as aves do clado A se diferenciam morfológicamente daquelas do clado F principalmente por 1) presença de bordas negras menos conspícuas (caráter 11C) nas estrias do peito; 2) estrias do dorso e do peito conspicuamente mais largas e com a forma menos aguda (Fig. 8).

Um Teste - t (Tab. 2) aplicado entre os espécimes machos e fêmeas do Clado A (N = 4) e aqueles do Clado F (N=33) com base nos caracteres contínuos que não variaram significativamente quanto ao dimorfismo sexual (Apêndices 7.3 e 7.4), indicaram diferença significativa nos caracteres Largura média das estrias do dorso (15) e Comprimento médio das estrias da cabeça (16). Uma Análise Discriminante Funcional

(DFA) com base em todos os caracteres que não tiveram diferenças significativas quanto dimorfismo sexual (Apêndices 7.3 e 7.4), aplicados aos mesmos espécimes avaliados pelo Teste-t corroborou adicionalmente essa segregação, classificando corretamente todos os táxons do Clado A e 94% das aves do Clado F (Wilks' lambda = 0.3165; F = 3.8296; gl = 13, 23, P = 0.0025). As únicas aves do Clado F classificadas incorretamente no clado A foram duas fêmeas coletadas em 1919 e 1920 na região de Santarém (CM 73210 e CM 77522).

Tabela 2 - Resultados de um Teste - t aplicado a todos os caracteres de variação contínua que não obtiveram diferenças significativas quanto ao dimorfismo sexual entre espécimes machos e fêmeas de aves do Clado A (N = 4) e aqueles do Clado F (N = 33) (Figs. 6, 7 e 8). O valor em negrito destaca os caracteres com diferenças significativas, com valores de  $P < 0.05$ .

Caráter	T	gl	P
Tarso	-0.230	35	0.819
Comprimento do Bico	1.419	35	0.165
Altura do Bico	0.478	35	0.635
Largura do Bico	1.526	35	0.163
NC	dados insuficientes		
NP	-0.291	35	0.773
ND	-0.157	35	0.876
CMP	0.005	35	0.996
LMP	0.530	35	0.599
CMD	-0.073	35	0.943
LMD	2.957	35	<b>0.014</b>
CMC	-2.283	35	<b>0.029</b>
LMC	-0.153	35	0.879

Os atributos morfológicos que distinguem consistentemente as aves do Clado A, exibidos na variação da série de espécimes estudados, correspondem por completo com a descrição e características do holótipo do táxon *multostriatus* (Sneathlge, 1907), analisado diretamente no ZMB e cuja localidade tipo é Arumatheua (atualmente Tucuruí) na margem oeste do rio Tocantins no sudeste do Estado do Pará, Brasil, assim, dentro do mesmo interflúvio ocupado pelas aves do Clado A (Figs. 3 e 7). Ainda que o

nome *multostriatus* (Snethlage, 1907) seja indiscutivelmente o nome válido a ser aplicado às aves do Clado A (distribuído no interflúvio Xingu – Tocantins; Figs. 3 e 7), ele tem sido também usado para nomear as aves do Clado F (que habitam o vizinho interflúvio Tapajós – Xingu; Fig. 3). Em razão da distância filogenética entre as aves dos Clados A e F e da diagnose morfológica entre elas, fica claro o erro na aplicação do nome *multostriatus* (Snethlage, 1907), que deve designar taxonomicamente apenas as aves do Clado A (Fig. 8, 6 e 7) .

*Clado B* - Esse clado é parte de um grupo fortemente apoiado que inclui os Clados C e D (Fig. 6). Como discutido em detalhes abaixo, as aves do clado B são completamente diagnosticadas morfológicamente dos demais táxons agrupados sob *C. procurvoides*, incluindo os Clados C e D filogeneticamente mais próximos. Historicamente, o nome aplicado às populações de *C. procurvoides* ao oeste do rio Madeira e sul do rio Amazonas, ou seja, a área de distribuição do clado B é *C. p. successor* Todd 1948, cuja série típica foi examinada no CM.

Todd (1948) durante a descrição do táxon *C. p. successor* designou 19 espécimes para compor a série-tipo do referido táxon. A análise morfológica da série-tipo depositada no CM mostrou que os parátipos CM 86702, CM 87386, CM 87857, CM 91898 e CM 96192 diferem em vários caracteres do holótipo (CM 92371); essas diferenças ocorrem, principalmente, nos caracteres de plumagem, que assemelham os parátipos supracitados aos táxons de *C. procurvoides* do norte do Rio Amazonas (*C. p. procurvoides* e *C. p. sanus*). A análise molecular confirma essa relação, uma vez que os espécimes MPEG 60081 e MZUSP 76641 (Clado B na Fig. 6, Apêndice 7.1) compartilham os mesmos caracteres de plumagem que fazem a diagnose dos parátipos CM 86702, CM 87386, CM 87857, CM 91898 e CM 96192 em relação ao holótipo de *C. p. successor*; estes dois espécimes seqüenciados que constituem o clado B se inserem

num clado maior que inclui as populações de *C. procurvoides* distribuídas ao norte do Amazonas (Clados C e D; Fig. 6). As análises morfológicas seguintes referem-se aos espécimes seqüenciados (MPEG 60081 e MZUSP 76641), bem como a alguns parátipos de *C. p. successor* (CM 86702, CM 87386, CM 87857, CM 91898 e CM 96192) e outros localizados em diferentes museus (MPEG 62267, AMNH 309342, NR 569481, NR 569482 e NR 569483) como integrantes do clado B (Figs. 6, 7 e 8).

Os caracteres qualitativos de diagnose entre os espécimes do clado B e o holótipo e outros parátipos (CM 84313, CM 84324, CM 64671, CM 84672, CM 93425, CM 93648, CM 93992, CM 99030 e CM 99363) de *C. p. successor* são: 1) a predominância da cor do peito nas aves do clado B é o marrom-oliváceo (129 – Dark Brownish olive) enquanto que no holótipo e parátipos similares de *C. p. successor* predomina o cinza amarronzado (121 – Vandyke Brown); 2) as estrias do peito nos espécimes do Clado B têm a forma sagital, com a ponta afilada, enquanto que no holótipo e parátipos similares de *C. p. successor* a mancha é maior e com a ponta menos afilada e mais cilíndrica e 3) as estrias do peito do holótipo de *successor* têm contorno negro leve mais acentuado (11-b).

O Teste – t comparando as médias obtidas para todos os caracteres de variação contínua (com exceção do caráter (9), ausente em alguns indivíduos), entre espécimes machos do grupo da série-tipo que inclui o holótipo de *successor* e parátipos similares (N=6) e o grupo que inclui os espécimes com os caracteres de plumagem que definem o clado B (N=9) indicou diferenças significativas nos seguintes caracteres, com valores maiores no grupo que caracteriza o holótipo de *C. p. successor*: 1) Comprimento Médio da Estria do Peito ( $t = -2.112$ ;  $gl = 13$ ;  $P = 0.049$ ); 2) Largura Média da Estria do Peito ( $t = -2.909$ ;  $gl = 13$ ;  $P = 0.012$ ) e 3) Comprimento Médio das Estrias da Cabeça ( $t = -3.703$ ;  $gl = 13$ ;  $P = 0.005$ ).

Com base nos resultados obtidos pelas análises qualitativa de plumagem e testes aplicados à série-tipo de *C. p. successor* Todd, 1948, que mostraram o equívoco do autor em classificar esse táxon dentro do grupo politípico de *C. procurvoides*, torna-se claro agora, que o holótipo e alguns parátipos de *C. p. successor* (CM 84672, CM 84313, CM 92371, CM 93992, CM 99030 e CM 99363) pertencem ao grupo politípico de *C. trochilirostris*, razão pela qual os mesmos foram comparados com espécies das seguintes formas de *C. trochilirostris* que se sobrepõe à sua distribuição na Amazônia: *C. t. notabilis* e *C. t. snethlageae*.

Uma Análise Discriminante Funcional (ADF) contrastando os espécimes do Clado B (N=9) e os *C. trochilirostris* amazônicos (N = 23); incluindo o holótipo de *C. p. successor* e parátipos semelhantes a este, corrobora esse agrupamento, classificando corretamente 100% dos indivíduos que compõem o Clado B e 91% dos táxons amazônicos da espécie politípica *C. trochilirostris* (incluindo o holótipo) (Wilks' lambda = 0.1388; F = 6.6182; gl = 15 1 30; P = 0.001); apenas o indivíduo AMNH 278076 (*snethlageae*) foi classificado erroneamente.

Essa comparação revelou uma grande similaridade entre os táxons acima citados da série-tipo de *C. p. successor* (incluindo o holótipo) e aqueles da série-tipo de *C. t. notabilis* e de um terceiro grupo de espécimes provenientes do estado do Acre. As análises seguintes testam a validade de *successor* em relação a *C. t. notabilis*. Foram incluídos nas análises os espécimes das séries-tipo de cada táxon, além de dez indivíduos depositados no MPEG (48154, 52090, 52092, 52890, 59812, 61273, 61274, 61275, 61276 e 61478) procedentes do estado do Acre e que se encaixam em *successor* com base na comparação direta com o holótipo. Alguns destes espécimes provenientes do Acre (populações 16, 17 e 18 na figura 2 e Apêndice 7.1), comparados diretamente com o holótipo de *successor* e classificados como sendo do mesmo táxon, foram

seqüenciados e incluídos na análise filogenética, agrupando-se junto com os demais táxons de *C. trochilirostris*, exceto *C. t. snethlageae* (Fig. 6).

O Teste – *t*, aplicado em machos e fêmeas de *C. p. successor* e *C. t. notabilis* (que se sobrepõe geograficamente a *successor*) para todos os caracteres, exceto (1) comprimento de asa, que tem diferença significativa entre os sexos em *successor* ( $P = 0.001$ ), indicou diferenças significativas apenas nos caracteres: Altura de Bico ( $P = 0.013$ ), Número de estrias na cabeça dentro de  $0.7 \text{ cm}^2$  ( $P = 0.001$ ), Número de estrias no dorso dentro de  $0.7 \text{ cm}^2$  ( $P = 0.013$ ), Largura média da estria do peito (LMP) ( $P = 0.001$ ) e Largura média da estria do dorso (LMD) ( $P = 0.001$ ). No caráter discreto (10) cor da cabeça, uma variação entre os táxons também é observada: em *notabilis* a cor de todos os indivíduos é o 119 (Sépia); em *successor* também predomina essa mesma cor (119), porém esse caráter varia entre os indivíduos de *successor* coletados no Acre (MPEG 48154, 52090, 52091, 52092, 52890, 59811, 59812, 59949, 61478, 61273, 61274, 61275, 61276) e aqueles procedentes de Caviana no Amazonas (CM 93363 e 99030) que têm a cabeça de cor 121 (Vandyke Brown). No caráter (11) o mesmo padrão de variação é observado: há o predomínio de borda leve (11-b) em todos os indivíduos de *notabilis*, exceto o holótipo que tem ausência desse caráter (11-a), enquanto nos indivíduos de *successor* a borda é mais marcante (11-c). Portanto, a diagnose entre *successor* e *notabilis* não é consistente e clara devido a grande variação individual existente nesses táxons principalmente com relação a caracteres de plumagem.

A Tabela 3 indica o resultado do Teste- *t* aplicado em machos de *successor* ( $N = 17$ ) e *notabilis* ( $N = 4$ ) e em todos os caracteres contínuos, revelando a similaridade morfométrica e de alguns caracteres de plumagem entre os dois táxons. Para aumentar a amostragem em *notabilis*, foi excluído o caráter Comprimento de Asa que foi o único caráter com dimorfismo sexual, podendo dessa forma, utilizar machos e fêmeas.

Tabela 3 – Resultado do Teste – t entre *successor* (N = 17) e *notabilis* (N = 4), aplicados em todos os caracteres contínuos adotados. Os valores em negrito representam os caracteres com diferenças significativas com valor de ( $P < 0.05$ ).

Caráter	T	GI	P
Cauda	1.631	19	0.119
Tarso	0.713	19	0.485
Comprimento do Bico	-0.160	19	0.874
Altura do Bico	2.755	18	<b>0.013</b>
Largura do Bico	-0.624	18	0.514
NC	-4.377	19	<b>0.001</b>
NP	0.001	19	1.000
ND	-2.738	19	<b>0.013</b>
CMP	-1.614	19	0.123
LMP	-5.974	19	<b>0.001</b>
CMD	0.377	19	0.710
LMD	-4.318	19	<b>0.001</b>
CMC	-0.293	19	0.773
LMC	-1.455	19	0.162

Dessa forma, com a segregação existente dentro da série-tipo de *C. p. successor*, verificada pela análise molecular (Fig. 6, Apêndice 7.1) e a variação individual de plumagem existente entre os indivíduos de ambos os táxons, é sugerida a sinonimização de *C. p. successor* que é sinônimo júnior de *C. t. notabilis*. Com relação às aves do Clado B, não existe ainda um nome válido que possa ser aplicado do modo não ambíguo às mesmas.

*Clado C* – Esse clado muito bem apoiado estatisticamente é parte do grupo que inclui os Clado B e C, conforme a Fig. 6. Morfologicamente, as aves do Clado C são facilmente distinguidas dos clados distantemente relacionados A, E e F pelo tamanho reduzido de vários caracteres, principalmente, comprimento de bico e comprimento e largura das estrias do peito e do dorso (Fig. 8). Em comparação com os clados proximamente relacionados B e D, o teste de ANOVA e teste de Tukey HDS aplicados nos caracteres morfológicos contínuos dos espécimes machos (exceto os caracteres comprimento médio das estrias do dorso e largura média das estrias do dorso, ausentes em alguns espécimes), mostrou que o Clado C (N = 18) diferencia-se significativamente

dos Clado B (N = 10) e D (N = 17) nos caracteres comprimento de asa, comprimento da cauda, comprimento do bico, altura do bico, número de estrias do dorso dentro de 0.7 cm<sup>2</sup>, largura média das estrias do peito e largura média das estrias da cabeça (Tab. 4).

Tabela 4 - Resultado do teste de Tukey para os caracteres com diferenças de médias significativas no teste de ANOVA entre espécimes machos dos clados B, C e D. Os valores em negrito destacam os caracteres com diferenças significativas, com valores de  $P < 0.05$ .

	<b>Caráter</b>	Clado D (N = 17)	Clado C (N = 18)
Clado C (N = 18)	Asa	<b>P = 0.046</b>	
	Cauda	<b>P = 0.005</b>	
	Tarso	P = 0.439	
	Comprimento de Bico	<b>P = 0.001</b>	
	Altura do Bico	<b>P = 0.041</b>	
	Largura do Bico	P = 0.561	
	NC	P = 0.534	
	NP	P = 0.999	
	ND	<b>P = 0.004</b>	
	CMP	P = 0.709	
	LMP	P = 0.926	
	CMC	P = 0.056	
	LMC	P = 0.334	
Clado B (N = 10)	Asa	P = 0.814	<b>P = 0.026</b>
	Cauda	P = 0.934	<b>P = 0.008</b>
	Tarso	P = 0.953	P = 0.731
	Comprimento de Bico	P = 0.726	<b>P = 0.001</b>
	Altura do Bico	P = 0.460	P = 0.659
	Largura do Bico	P = 0.981	P = 0.562
	NC	P = 0.843	P = 0.931
	NP	P = 0.929	P = 0.918
	ND	P = 0.743	P = 0.091
	CMP	P = 0.768	P = 0.371
	LMP	<b>P = 0.015</b>	<b>P = 0.007</b>
	CMC	P = 0.859	P = 0.301
	LMC	<b>P = 0.001</b>	<b>P = 0.001</b>

Os resultados obtidos por uma Análise Discriminante Funcional baseada em todos os caracteres morfológicos contínuos de espécimes machos dos clados B (N = 10), C (N = 18) e D (N = 17) corroboraram essa segregação (Wilks' lambda = 0.1107; F = 4.1659; gl = 13, 2, 39,  $P = 0.001$ ). Nesta análise, todas as aves do Clado B foram

classificadas corretamente, o mesmo acontecendo com 93% das aves do clado C (apenas o espécime AMNH 433077 foi classificado como sendo do Clado D) e 94% das aves do Clado D (apenas o espécime COP 46105 foi classificado como sendo do Clado C).

Além dos caracteres de variação contínua, os seguintes caracteres de plumagem também distinguem as aves do Clado B daquelas do Clado C: 1) o branco na garganta nas aves do Clado C é menos pronunciado do que as aves do clado B e 2) o desenho das estrias do peito nas aves do clado C é menos sagital do que as aves do clado B. Da mesma forma, as aves do clado C pode ser distinguidas das aves do clado D conforme descrito em detalhes por Zimmer (1934) (Fig. 8).

As aves do Clado C e o holótipo do táxon *sanus* Zimmer, 1934, cuja localidade tipo é Cierro de La Neblina no sudoeste da Venezuela, compartilham a mesma diagnose morfológica e a mesma distribuição (Fig. 7). Embora o nome *sanus* Zimmer 1934 sempre tenha sido aplicado corretamente às aves do Clado C (distribuídos no noroeste da Amazônia), ele também tem sido usado, desde sua descrição, na designação de uma suposta população disjunta no leste da Venezuela e Guiana (Zimmer 1934, Fig. 3). Como discutido em detalhes abaixo, essa é uma aplicação errada do nome *sanus*, uma vez que as populações do leste da Venezuela e Guiana pertencem de fato ao Clado D, no qual um diferente nome é aplicado (Figs. 3 e 7).

*Clado D* - Esse clado muito bem apoiado estatisticamente é parte de um grupo maior que inclui também os cladros B e C (Fig. 6).

Morfológicamente, aves do clado D são distinguidas daquelas dos cladros relativamente distantes A, E e F pelo padrão de manchas do peito e do dorso (forma, tamanho e quantidade); as manchas do peito das aves do clado D não são margeadas de negro (ao contrario daquelas dos clado A, E e F), o branco da garganta é menos

pronunciado e o contraste entre as cores da cabeça e dorso é mais evidente que nas aves dos clados A, E e F (Fig. 8).

Em comparação com as aves mais proximamente relacionadas (clados B e C), testes de ANOVA e posteriormente Tuckey HDS, baseados nos caracteres morfológicos contínuos dos espécimes machos, mostrou que as aves do Clado D diferem significativamente daquelas dos clado B e C pelos caracteres: (1) comprimento de asa, (2) comprimento de cauda, (3) comprimento do bico, (4) altura do bico, (5) largura média das estrias do peito e (6) largura média das estrias da cabeça. A Tabela 4 indica os valores de significância desse teste. Como reportado para o clado C acima, a Análise de Discriminante Funcional (Wilks' lambda = 0.1107; F = 4.1659; gl = 13, 2, 39, P = 0.001), separou com sucesso 94% dos espécimes do Clado D analisados, classificando apenas COP 46105 como pertencendo ao clado C.

Em adição a análise desses caracteres contínuos, os seguintes caracteres discretos de plumagem também distinguem as aves do Clado D das aves do Clado B: 1) as manchas do peito nas aves do Clado D são mais longas e compridas; 2) o desenho das machas do peito nas aves do Clado D é menos sagital; 3) o branco na garganta das aves do Clado D é menos denso que naquelas do Clado B. Os caracteres discretos de plumagem que também distinguem as aves do Clado D em relação àquelas do Clado C já foram discutidos acima na seção correspondente às aves do Clado C (Fig. 8)

Morfologicamente, as aves do clado D correspondem à diagnose do táxon nominal *procurvoides* (Lafresnaye, 1850), cuja localidade tipo é Caiena, Guiana Francesa, no escudo Guianense, dessa forma dentro da distribuição do clado D (Hellmayr, 1925; Fig. 7). Entretanto, como mencionado acima, as aves da porção noroeste do clado D (que se distribuem no leste da Venezuela e Guiana) têm sido classificadas desde sua descrição por Zimmer (1934) como pertencentes ao táxon *sanus*

(Fig. 3). Como mostrado aqui, as aves dessas áreas se encaixam morfológica e geneticamente dentro da variação mostrada de um grupo maior que inclui as aves das demais porções do escudo Guianense, apoiando dessa forma o seu tratamento como uma mesma unidade evolutiva (Clado D; Tab. 6; Figs. 8, 6 e 7), ao qual o nome *procurvoides* (Lafresnaye, 1850) se aplica.

O conflito entre a taxonomia e as afinidades evolutivas envolvendo as aves da porção noroeste do Clado D decorre da interpretação de Zimmer (1934), que entendeu o vazio na distribuição entre os clados C e D (Figs. 3 e 7) como um artefato decorrente de uma amostragem até então incipiente, que o futuro se revelaria como um espaço de conexão evolutiva (na forma de uma clina) entre elas (Fig. 3). Contudo, como nós e outros autores temos documentado, o intervalo que separa as distribuições dos clados C e D no noroeste da Amazônia é real, o que é consistente com a alta diferenciação morfológica e genética entre estas unidades evolutivas alopátricas.

*Clado E* – Esse Clado é irmão do clado F e ambos formam um grupo monofilético fortemente apoiado estatisticamente com outro clado que agrupa os táxons de *C. trochilirostris*, à exclusão dos clados A - D taxonomicamente agrupados em *C. procurvoides* (Fig. 6).

Morfológica e geneticamente, as aves do clado E são muito variáveis, principalmente, nos caracteres discretos de plumagem, porém, podem ser diagnosticadas dos clados relativamente distantes A – D pelos seguintes caracteres: 1) as estrias do peito nas aves do clado E são mais finas e compridas; 2) o formato das estrias do peito é mais fusiforme; 3) a cor da cabeça nas aves do clado E é predominantemente Hair Brown (119, Smith, 1975); 4) o contraste entre as cores da cabeça e do dorso é mais suave e 5) o branco na garganta nas aves do clado E é mais evidente (Fig. 8).

Um Teste – t aplicado apenas nos espécimes machos mostrou que as aves do clado E (N = 18) diferem significativamente daquelas mais aparentadas filogeneticamente do clado F (N = 19) pelos caracteres: 1) comprimento do tarso, 2) comprimento médio das estrias do peito, 3) largura média das estrias do peito, 4) comprimento médio das estrias do dorso e 5) largura média das estrias do dorso (Tab. 5).

Tabela 5 - Resultados do Teste - T aplicado a todos os caracteres de variação contínua entre espécimes machos dos clados E (N = 18) e o clado F (N = 19). O valor em negrito destaca os caracteres com diferenças significativas, com valores de  $P < 0.05$ .

Caráter	T	gl	P
Asa	0.425	35	0.673
Cauda	-0.020	35	0.985
Tarso	-3.992	35	<b>0.001</b>
Comprimento do Bico	1.042	35	0.304
Altura do Bico	-1.040	35	0.306
Largura do Bico	-0.703	35	0.487
NC	0.093	35	0.927
NP	0.067	35	0.947
ND	-1.429	35	0.162
CMP	-2.415	35	<b>0.021</b>
LMP	-5.928	35	<b>0.001</b>
CMD	-3.013	34	<b>0.005</b>
LMD	-2.208	34	<b>0.034</b>
CMC	-0.054	35	0.957
LMC	-0.858	35	0.396

Estes resultados foram confirmados por uma Análise Discriminante Funcional (DFA) baseada em todos os caracteres contínuos mensurados, a qual separou consistentemente os espécimes machos pertencentes ao clado E (N = 18) e F (N = 19) (Wilks' lambda = 0.2058; F = 5.1446; gl = 15, 20,  $P = 0.005$ ). Todos os espécimes (100%) de cada grupo foram classificados corretamente pela DFA.

Adicionalmente, os seguintes caracteres discretos de plumagem distinguem as aves do clado E daquelas do clado F: 1) as estrias do peito nas aves do clado E são mais

finas e compridas, com o formato mais fusiforme em relação às aquelas do clado F; 2) a cor da cabeça nas aves do clado F é predominantemente Sépia (219, Smith, 1975), enquanto que nas aves do clado E é Hair Brown (119, Smith, 1975); 3) o contraste entre as cores da cabeça e do dorso é mais suave nas aves do clado E; e 4) o branco na garganta nas aves do clado E é mais evidente (Fig. 8).

Os atributos morfológicos que distinguem as aves do clado E correspondem inteiramente à descrição, características do holótipo e distribuição do táxon *probatas* (Zimmer, 1934, Peters, 1951), cuja localidade tipo é Borba, na margem direita (leste) do baixo Rio Madeira no Estado do Amazonas, Brasil, dessa forma, dentro do mesmo interflúvio ocupado pelo clado E (Figs. 3 e 7). Por essa razão, o nome *probatas* Zimmer (1934) é indiscutivelmente corretamente aplicado às aves do clado E.

*Clado F* – Esse Clado é irmão do clado E e ambos formam um grupo monofilético fortemente apoiado estatisticamente com outro clado que agrupa os táxons de *C. trochilirostris*, à exclusão dos clados A - D taxonomicamente agrupados em *C. procurvoides* (Fig. 6).

Como discutido em detalhes acima, as aves do clado F são morfológica e geneticamente diagnosticadas de todas as aves pertencentes aos demais clados de *C. procurvoides*, inclusive aquele mais proximamente relacionado (clado E). Historicamente, entretanto, devido à sua grande similaridade na plumagem, as aves dos clados A e F passaram a ser tratadas dentro de um mesmo táxon (*multostriatus*) a partir da revisão de Zimmer (1934) (Figs. 3, 6, 7 e 8). Como demonstramos aqui, o tratamento destes clados não aparentados filogeneticamente dentro de um mesmo táxon é inapropriado, justificando a descrição de um novo táxon que corresponda à independência evolutiva e diagnose morfológica e genética das aves do clado F, para o

qual nenhum nome ainda se encontra disponível (Hellmayr 1925, Zimmer 1934, Peters 1951, Marantz et al. 2003).

#### 4.0 – Discussão

A dificuldade em separar os táxons agrupados em *Campylorhamphus procurvoides* daqueles simpátricos pertencentes a *C. trochilirostris* é notória entre os ornitólogos que trabalham no Neotrópico (Ridgely & Tudor, 1994). J. T. Zimmer (1934) foi o último autor a revisar a taxonomia alfa de *Campylorhamphus*, listando vários caracteres que separam *C. procurvoides* de *C. trochilirostris* e classificando os diferentes táxons deste gênero até então descritos de acordo com o Conceito Biológico de Espécie (CBE). Mais de 70 anos depois, o tratamento taxonômico de Zimmer (1934) para *C. procurvoides* e *C. trochilirostris* vêm sendo seguido sem mudanças (Todd, 1948; Peters, 1951; Pinto, 1978; Ridgely & Tudor, 1994; Marantz *et al.*, 2003), a despeito de algumas evidências qualitativas indicando que alguns táxons agrupados em *C. procurvoides* (agrupados no denominado grupo “*multostriatus*”) são de fato, vocalmente e morfologicamente mais similares a *C. trochilirostris* (Marantz *et al.*, 2003).

Os resultados apresentados aqui apontam para alterações significativas na taxonomia alfa de *C. procurvoides* e de alguns táxons amazônicos de *C. trochilirostris* em relação ao arranjo proposto por Zimmer (1934) e seguido até hoje. As principais mudanças são: 1) a sinonimização de *C. p. successor* Todd 1948 com *C. t. notabilis* Zimmer 1934; 2) a existência de dois táxons ainda não descritos correspondentes às aves dos clados B e F (Figs. 6, 7 e 8); e 3) o reconhecimento de espécies filogenéticas dentre os táxons atualmente agrupados como subespécies de *C. procurvoides*.

#### 4.1 – Taxonomia e Sistemática de *Campylorhamphus procurvoides successor*.

Em sua revisão taxonômica sobre o gênero *Campylorhamphus*, Zimmer (1934) discutiu sobre uma fêmea de Tefé, na Amazônia Brasileira, cuja classificação apresentava-se difícil. O espécime em questão não pôde ser classificado com certeza em *C. procurvoides* ou *C. trochilirostris*, apesar da semelhança quanto às estrias do peito (um dos caracteres que Zimmer utilizou para separar as duas espécies) ser maior com relação à *sanus*, uma subespécie de *C. procurvoides* descrita pelo próprio Zimmer na mesma publicação. Deste modo, Zimmer (1934) não se sentiu confortável na identificação do espécime de Tefé, particularmente, por que ele tinha apenas aquele indivíduo com aquelas características em mãos.

Alguns anos depois, o mesmo enigmático espécime de *Campylorhamphus* de Tefé foi mencionado por N. Gyldenstolpe (1945), que estudou uma fêmea de *Campylorhamphus* coletada pela família Ollala na localidade de Igarapé Grande, próximo a Eirunepé, Estado do Amazonas, Brasil, e enviada ao Naturhistoriska Riksmuseet (NR) em Estocolmo, Suécia. Gyldenstolpe concluiu que esse espécime em particular e dois outros machos, também depositados no NR e coletados por Ollala ao longo do vale do Rio Purus em Lábrea e Jaburú, eram semelhantes aos caracteres mostrados pelo espécime de Tefé discutido por Zimmer (1934), e que todos esses espécimes provavelmente representavam um táxon ainda não descrito agrupado em *C. procurvoides*. Entretanto, Gyldenstolpe (1945) foi cauteloso e decidiu não nomear este novo táxon até poder avaliar uma série maior de espécimes dos rios Juruá e Purus.

Três anos mais tarde, Todd (1948) estudou uma série de 19 *Campylorhamphus* coletada por S. M. Klages em seis diferentes localidades ao longo dos rios Purus, Solimões e baixo Amazonas, entre 1921 e 1924 e depositadas no Carnegie Museum of

Natural History (CM), em Pittsburgh, EUA. Todd também examinou o espécime de Tefé discutido por Zimmer (1934), e concluiu que todos eles pertenciam, junto com a fêmea do alto Juruá depositada no NR, ao novo táxon reconhecido, mas não nomeado por Gyldenstolpe (1945); dessa forma, Todd finalmente descreveu este novo táxon, o qual foi nomeado *Campylorhamphus procurvoides successor* Todd, 1948.

Subsequentemente, Gyldenstolpe (1951) também classificou os espécimes de Lábrea e Jaburú mencionados acima como *C. p. successor*, mesmo sem ter examinado diretamente a série-tipo do CM. Sua decisão provavelmente baseou-se nos seguintes fatos: 1) o espécime de Jaburú foi coletado próximo à localidade-tipo de *C. p. successor* (Nova Olinda, na margem esquerda do médio Rio Purus) e 2) os caracteres destes espécimes eram consistentes com aqueles do espécime de Tefé discutido por Zimmer (1934), o qual também foi explicitamente incluído por Todd (1948) em *C. p. successor*. Contudo, Gyldenstolpe (1951:153) expressou dúvidas a respeito da distribuição real de *C. p. successor*, como definida por Todd na sua descrição original: “Todd refere-se a exemplares de São Paulo de Olivença e Caviana (lado oposto a Manacapuru) no Rio Solimões como *C. p. successor*, forma a qual – se Todd estiver certo em sua identificação – reaparece nas ilhas próximas de Óbidos, no baixo Rio Amazonas”. Gyldenstolpe (1951) já havia apontado para as seguintes inconsistências ecológicas e biogeográficas referentes ao táxon *successor*: 1) a presença de *C. p. successor* nas ilhas próximas de Óbidos, no baixo Rio Amazonas, implica que *C. procurvoides* (associado exclusivamente à floresta de Terra Firme) é também encontrado em florestas sazonalmente alagadas (vegetação típica associada às ilhas), conclusão essa não apoiada por trabalhos de campo e coletas de vários autores ao longo do baixo Amazonas, onde apenas *C. trochilirostris snethlageae* foi registrado (Marantz *et.al.*, 2003); 2) a forma nominal *C. p. procurvoides* também tem sido coletada em Óbidos (mas não nas ilhas), o

que poderia implicar, alternativamente (no caso de uma rotulagem errônea do ambiente dos espécimes de Óbidos da série tipo de *C. p. successor*), que existem dois táxons de *C. procurvoides* sintópicos em florestas de Terra Firme nessa região em particular, uma situação não encontrada em nenhuma outra parte da distribuição da espécie, onde os diferentes táxons se substituem parapatricamente.

As análises morfométrica e de plumagem reportadas e que incluíram o exame de holótipos dos vários táxons de *Campylorhamphus* indicaram que a série tipo de *C. p. successor* analisada consiste em uma mistura de indivíduos pertencentes a três táxons distintos: *C. p. successor* propriamente dito (que inclui o holótipo – CM 923171 - e mais 5 espécimes – CM 93425, 93648, 93992, 99030, 99363), *C. t. snethlageae* (4 espécimes – CM 84313, 84324, 84671 e 84672) e um táxon ainda não descrito (denominado aqui de Clado B) e que inclui cinco espécimes (CM 86702, 87386, 87857, 91898 e 96192) semelhantes àqueles de Tefé, alto Rio Juruá e Rio Purus discutidos por Zimmer (1934) e Gyldenstolpe (1945, 1951) e a mais três espécimes adicionais coletados entre 2002 e 2007 nos estados de Rondônia e Amazonas (respectivamente MZUSP 76641 e MPEG 60081 e 62267).

Os espécimes das populações 16, 17, 18 e 19 (Apêndice 1, Figs. 2 e 6) seqüenciados, atribuídos nesse trabalho ao táxon *C. p. successor* com base na distribuição geográfica reportada na literatura (Gyldenstolpe 1951, Marantz *et al.* 2003) e comparação direta dos espécimes testemunho com o holótipo, fizeram parte de um clado bem apoiado estatisticamente e que inclui todos os táxons seqüenciados de *C. trochilirostris*, exceto *C. t. snethlageae* que forma uma linhagem evolutiva própria (Fig. 6).

O agrupamento do holótipo e alguns parátipos de *C. p. successor* coletados a oeste do rio Madeira com *C. trochilirostris* é corroborado também por caracteres de

plumagem como a semelhança nos padrões das estrias do peito, dorso e cabeça e contorno negro nas estrias do peito, que assemelham bastante estes espécimes a *C. t. notabilis*. Todos os espécimes da série tipo de *C. p. successor* procedentes de Óbidos, região do baixo Amazonas, estado do Pará, são na verdade indistinguíveis de *C. t. snethlageae*, o que é evidente a partir da cor avermelhada intensa das partes inferiores, especialmente o ventre, destes espécimes e que faz de modo bastante consistente a diagnose deste táxon (Zimmer 1934). Por fim, a descrição formal dos espécimes do Clado B, mais proximamente relacionados à forma nominal de *C. procurvoides* (Fig. 6) e que inclui alguns parátipos de *successor*, ainda está sendo elaborada e será publicada posteriormente.

Com a conseqüente transferência de *C. p. successor* para *C. trochilirostris*, observa-se certa sobreposição na distribuição geográfica deste táxon com aquela de *C. trochilirostris notabilis* Zimmer 1934. Como verificado aqui, excluindo-se os espécimes de Óbidos, facilmente atribuídos a *C. t. snethlageae* e aqueles do Clado B (Fig. 6), a distribuição de *C. p. successor* Todd, 1948 é associada a florestas de várzea e transição, estendendo-se desde o sopé dos Andes no Peru até o interflúvio dos rios Purus e Madeira, no sudeste do estado Amazonas, onde se sobrepõe com *C. t. notabilis*. A Figura 9 mostra a área de simpatria entre os dois táxons.

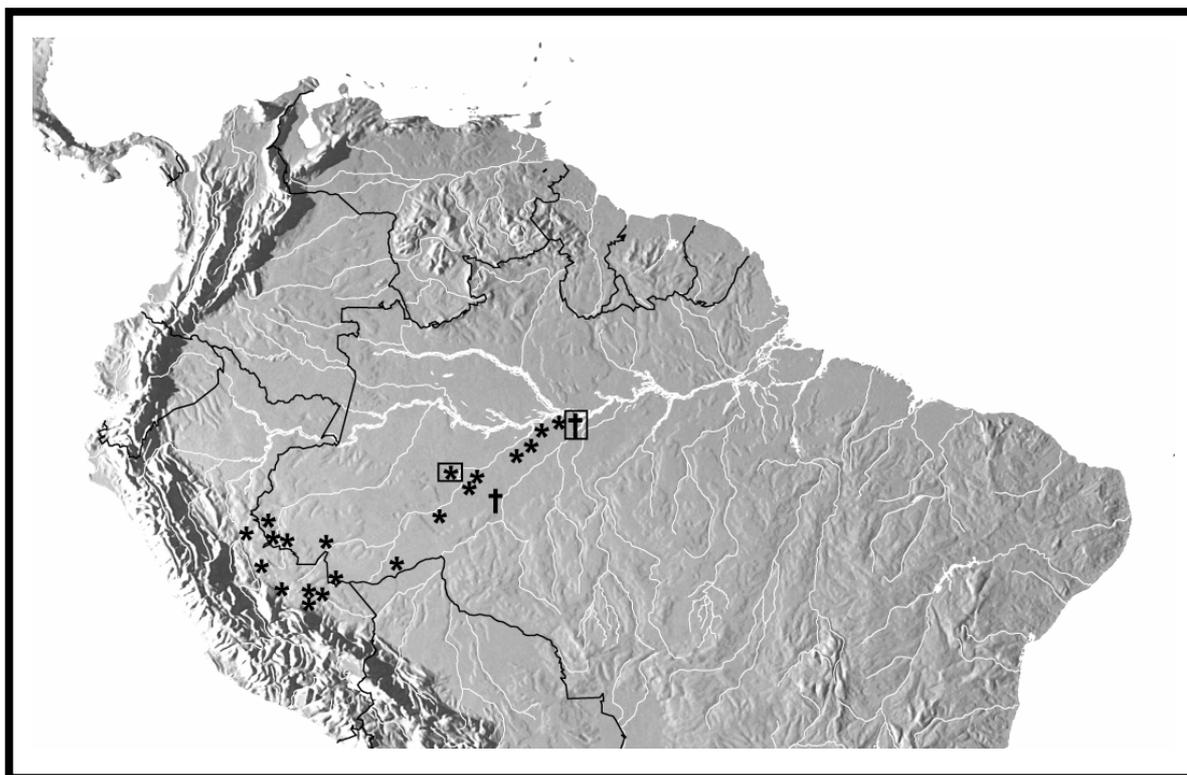


Figura 9 – Distribuições geográficas dos táxons *successor* (conforme definido taxonomicamente neste estudo) e *notabilis* indicando a sobreposição nas suas distribuições no interflúvio Purus – Madeira (Apêndices 1, 2 e 3; Zimmer 1934, Gyldenstolpe 1951). Asterisco delimitado por quadrado – localidade tipo de *successor*; Asterisco – espécimes de *successor*; Cruz delimitada por quadrado – localidade tipo de *notabilis*; Cruz – espécimes de *notabilis*.

Além de sobreporem em distribuição e não serem reciprocamente diagnosticáveis, como demonstrados anteriormente, os holótipos de *notabilis* e *successor* diferem também consistentemente em alguns caracteres em relação às suas respectivas séries-tipo, demonstrando a grande magnitude da variação individual envolvida. Esses caracteres que reforçam a impossibilidade de diagnose entre *notabilis* e *successor*, são:

- 1) o holótipo de *notabilis* não tem borda negra que contorna as estrias do peito, enquanto que os seus respectivos parátipos (AMNH 525235, 282310 e 282311) a tem, assim como os espécimes de *successor*;
- 2) as estrias da cabeça no holótipo de *notabilis* são maiores e mais largas, diferentes dos parátipos, que tem as estrias da cabeça semelhantes às do holótipo de *successor*;
- 3) as estrias do peito do holótipo de *notabilis*

são brancas, suavemente amareladas, enquanto aquelas dos parátipos são brancas acaneladas, como as observadas no holótipo de *successor*.

As variações morfométricas e de plumagem entre *notabilis* e *successor* não permitem uma diagnose clara entre esses táxons, que inclusive possuem distribuições em parte sobrepostas (Fig. 9). Dessa forma, e com base nas análises moleculares e morfológicas reportadas acima, é proposta a sinonimização de *Campylorhamphus procurvoides successor* Todd, 1948, que passa a ser sinônimo júnior de *Campylorhamphus trochilirostris notabilis* Zimmer, 1934, o qual tem prioridade.

Desse modo, foi possível resolver a aparente contradição biogeográfica e ecológica que envolvia o táxon *successor*, apontada originalmente por Gyldenstolpe (1951) e detalhada por Marantz e colaboradores (2003). Como as análises aqui apresentadas confirmaram, os espécimes de Óbidos incluídos na série tipo de *successor*, ponto central da controvérsia, pertencem na verdade à *C. t. snethlageae*. Como um todo, é possível afirmar que o autor de *successor* (Todd, 1948) não foi cuidadoso ao descrever este táxon, sendo incapaz de fazer diagnoses consistentes e compará-las com a literatura e espécimes tipos dos táxons até então descritos e agrupados em *C. procurvoides* e *C. trochilirostris*.

#### **4.2 – Taxonomia e Sistemática da espécie política *Campylorhamphus procurvoides***

A espécie politípica *C. procurvoides* foi delimitada por Zimmer (1934), que nela inicialmente reuniu os táxons já descritos *procurvoides* (Lafresnaye, 1850) e *multostriatus* (Snethlage, 1907) e aqueles descritos por ele mesmo na mesma publicação, a saber, *probatas* e *sanus*. Posteriormente, o táxon *successor* Todd, 1948 foi descrito já como subespécie de *C. procurvoides*, arranjo este seguido em publicações

posteriores (Gyldenstolpe, 1951, Ridgely & Tudor, 1994, Marantz *et al.*, 2003). Portanto, de acordo com o conceito biológico de espécie, utilizado por Zimmer (1934) na delimitação de *C. procurvoides*, todos os táxons nela agrupados manteriam, apesar das suas diferenças em maior ou menor grau, a capacidade de se inter-cruzar e produzir descendentes férteis.

A primeira referência ao extenso grau de divergência morfológica e vocal existentes na espécie biológica *C. procurvoides* (*sensu* Zimmer 1934) foi feita por Ridgely e Tudor (1994), que propuseram a existência de dois grupos distintos: o grupo *procurvoides* (incluindo a forma nominal e *sanus*) e o grupo *multostriatus* (incluindo as subespécies *multostriatus*, *probatus* e *successor*); estes autores também especularam, com base em similaridades de plumagem e vocais, que o grupo *multostriatus* poderia ser mais proximamente relacionado à *Campylorhamphus trochilirostris* do que aos demais táxons de *C. procurvoides*. Essa especulação foi novamente mencionada por Marantz e colaboradores (2003) e permaneceu em aberto até a obtenção dos dados aqui apresentados que, em conjunto, apóiam um agrupamento e tratamento taxonômico ainda não proposto.

A filogenia produzida (Fig. 6) mostrou que, como atualmente definida (*sensu* Zimmer 1934), *C. procurvoides* é uma espécie polifilética, ou seja, ela não constitui um grupo natural. A seguir é proposto um novo tratamento taxonômico dos táxons anteriormente agrupados em *C. procurvoides* com base nas evidências filogenéticas e na revisão taxonômica resultantes deste trabalho. Para tanto, serão utilizados os critérios de delimitação de espécies em prática pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (Aleixo 2007) e que se baseiam no Conceito Filético Geral de Espécie (CFGE), discutido em detalhes por de Queiroz (1998, 2005).

Neste novo tratamento, as unidades de análise serão os três distintos clados que agrupam os táxons de *C. procurvoides* (Fig. 6): 1) clado A; 2) clados B, C e D e 3) clados E e F. Dentro destes clados, todos aqueles táxons diagnosticáveis fenotipicamente e geneticamente, serão tratados como espécies distintas seguindo o CFGE. Sempre que possível, serão apresentadas observações sobre a diagnose bioacústica destes táxons, conforme descritas por colegas e guias sonoros disponíveis comercialmente.

#### **4.2.1. Limites interespecíficos e distribuição geográfica**

Nessa seção serão discutidos os limites interespecíficos e distribuição geográfica dos três grupos monofilético reconhecidos nesse trabalho (Fig. 6), com base nos resultados aqui demonstrados, a saber: “grupo *multostriatus*” representado por *C. multostriatus* (clado A); “grupo *procurvoides*” representado por *C. taxon novum* 1, *C. sanus* e *C. procurvoides* (clados B, C e D, respectivamente) e “grupo *probatas*” representado por *C. probatas* e *C. taxon novum* 2 (clados E e F, respectivamente).

##### **4.2.1.1– Clado A: “grupo *multostriatus*”**

###### *Campylorhamphus multostriatus*

As populações de *Campylorhamphus* do CE Tapajós e CE Xingu foram classificadas no táxon *multostriatus* (Sneath, 1907) na última revisão de Zimmer (1934); no entanto, as análises moleculares revelaram que as populações destes dois centros de endemismo, separados pelo rio Xingu, pertencem na verdade a clados distintos, que também podem ser diagnosticados fenotipicamente e bioacusticamente (Figs. 6 e 7). Os indivíduos do CE Xingu correspondem ao clado A, enquanto os

indivíduos do CE Tapajós pertencem ao clado F. O clado A consiste num grupo isolado e mais basal dentro do gênero *Campylorhamphus* (junto com *C. pusillus* e *C. t. snethlageae*), ao passo que o clado F pertence ao “grupo *probatas*”, que por sua vez é irmão do clado que agrupa todos os táxons de *C. trochilirostris*, exceto *C. t. snethlageae* (Fig. 6). Como discutido nos resultados, o nome *multostriatus* se aplica corretamente apenas ao clado A, distribuído no CE Xingu.

Vários caracteres morfológicos e de plumagem corroboram a diagnose entre o clado A e os demais clados B, C, D, E e F proposta pela filogenia (ver 3.0 - Resultados), o mesmo acontecendo com relação a caracteres vocais associados ao canto (Aleixo, 2007 com. pess., Whittaker, 2006, com. pess.). Portanto, em função da sua independência evolutiva e diagnose objetiva em relação aos demais táxons, sugere-se aqui que *C. multostriatus* seja tratada como espécie independente, seguindo os critérios de delimitação de espécies do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (Aleixo 2007) e que se baseiam no CFGE, de Queiroz (1998, 2005). Adicionalmente, a grande independência evolutiva dos demais táxons associados aos clados B, C, D, E, bem como a aparente ausência de espécimes híbridos entre o clado A e os demais táxons historicamente tratados em *C. procurvoides* (Marantz et al, 2003), permite inferir que *C. multostriatus* também constitui uma espécie biológica distinta, seguindo os critérios do CBE (Aleixo 2007).

#### 4.2.1.2 – Clados B, C e D: “grupo *procurvoides*”

##### 4.2.1.2.1. *Campylorhamphus taxon novum* 1

Como demonstrado nos resultados, as aves do clado B (Fig. 6), apesar de plenamente diagnosticáveis, ainda não possuem um nome válido, sendo aqui tratadas como *C. taxon novum* 1.

Espécimes de *C. taxon novum* 1 são conhecidos apenas da margem sul do Rio Amazonas e a oeste do Rio Madeira (Fig. 7). Não se conhecem até hoje registros de táxons do grupo “*procurvoides*” entre a margem Norte do Rio Amazonas e a direita do Rio Negro em território brasileiro (Figs. 2, 3 e 7), não sendo possível a identificação de áreas de parapatría ou zonas de intergradação entre *taxon novum* 1 e *sanus*, por exemplo.

Como discutido anteriormente, as aves do clado B são totalmente diagnosticáveis de todos os demais táxons agrupados atualmente dentro de *C. procurvoides*, inclusive daqueles mais aparentados filogeneticamente (*sanus* e *procurvoides*, correspondentes respectivamente aos clados C e D), e qualquer outro táxon de *C. trochilirostris*. Uma semelhança fenotípica relativamente superficial com *C. trochilirostris* (essencialmente com base no comprimento total) motivou o equívoco relativo à série-tipo de *successor*, descrito por Todd (1948) e que incluía uma mistura de espécimes de *C. trochilirostris* com aqueles de *C. taxon novum* 1.

Sabe-se, entretanto, com base nas análises de caracteres moleculares que *sanus*, *taxon novum* 1 e *procurvoides* formam um grupo monofilético com alto apoio estatístico (Fig. 6), sendo *procurvoides* (clado D) o grupo irmão de *sanus* (clado C) e *taxon novum* 1. Além da sua independência evolutiva e diagnose plena, as aves do clado B ocupam

uma área completamente isolada em relação *sanus* e *procurvoides*. Com isso, baseando-se no CFGE (de Queiroz, 1998, 2005), sugere-se o tratamento de *C. taxon novum* 1 como espécie independente, devendo sua descrição formal ser publicada posteriormente.

#### 4.2.1.2.2. *Campylorhamphus sanus*

Diferenças empíricas de limites interespecíficos podem ser de determinação difícil, por exemplo, quando há uma zona de hibridização que atua como peneira parcial entre linhagens que sofrem algum contato em pontos de parapatria (Sites & Marshall, 2004). Os dados coletados são insuficientes para a inferência de áreas de contato ou zonas de intergradação na região entre *C. procurvoides* e *C. sanus*, conforme postulado por Zimmer (1934), quando o táxon *sanus* foi descrito. Esse quadro se agrava ainda mais, quando após a análise molecular, constatou-se que os táxons da população 4b (Fig. 3), reconhecidas atualmente como *sanus*, na verdade fazem parte da linhagem correspondente a *C. procurvoides* (clado D; Fig. 3).

A independência evolutiva e diagnose entre as aves do clado C e aquelas dos clados B e D, detalha acima (ver 3.0 – Resultados) permite o seu reconhecimento como espécie independente de acordo como o CFGE (Aleixo 2007), denominada *C. sanus*.

#### 4.2.1.2.3. *Campylorhamphus procurvoides*

Como detalhado nos resultados, *C. procurvoides* (Lafresnaye, 1850), associado ao CE Guiana, constitui uma linhagem evolutiva independente e diagnosticável através de caracteres morfológicos e genéticos de todas as demais agrupadas historicamente na espécie biológica politípica *C. procurvoides*, inclusive os mais proximamente

relacionados *C. taxon novum* 1 e *C. sanus* (Fig. 6). Esses fatores, em conjunto, justificam o tratamento de *C. procurvoides* como espécie independente de acordo com o CFGE (Aleixo 2007).

Entretanto, a análise molecular mostrou um equívoco quanto à distribuição geográfica dos táxons *C. procurvoides* e *C. sanus*. Os espécimes do sudeste da Venezuela (Estado de Bolívar) e oeste da Guiana sempre foram associados à *sanus*. No entanto, a análise molecular mostrou que esta população está inserida em *C. procurvoides*, indicando que há uma extensão na distribuição desse táxon. Mesmo com a extensão na distribuição de *procurvoides*, ainda não foi possível reconhecer uma suposta zona de intergradação entre *sanus* e *procurvoides* (Figs. 3 e 7), como defendido por Zimmer (1934). Na verdade, como discutido anteriormente, todas as evidências até o momento sustentam que *C. procurvoides* e *C. sanus*, como definidas aqui, têm distribuição alopátrica (Fig. 7), sendo, portanto incapazes de interagirem evolutivamente ao longo de uma zona de intergradação, fornecendo um argumento adicional para o seu tratamento como espécies distintas.

#### **4.2.1.3. – Clados E e F: “grupo *probatu*s”**

##### *4.2.1.3.1 – Campylorhamphus probatus* (Clado E)

A análise molecular indicou um forte apoio estatístico para a monofilia entre *C. probatus* e as aves do clado F, tratadas aqui como um táxon distinto, denominado *C. taxon novum* 2 (Fig. 6).

John T. Zimmer (1934) na descrição de *probatu*s, já o considera mais próximo a *multostriatus*, do que a própria forma nominal *procurvoides*, se reportando

principalmente aos caracteres relacionados às estrias do peito e da cabeça, evidenciando a forma e a presença de um contorno negro nas estrias do peito, como o observado em *C. multostriatus* e *C. taxon novum* 2.

A diagnose de *C. probatus* eventualmente pode ser dificultada, conforme já mencionado por Zimmer (1934) quando descreve esse táxon, em função da sua grande variabilidade fenotípica, considerada por ele a maior dentre todos os demais táxons de *Campylorhamphus*. Um espécime (MPEG 39676, macho) coletado em Cachoeira Nazaré (RO), margem direita do Rio Jiparaná, tem a maior variação entre todos os espécimes analisados desse táxon em relação ao holótipo: as estrias do peito são bem marcadas (11c), enquanto que no holótipo de *probatus* a margem negra na estria do peito é menos pronunciada (11b); além disso, as estrias da cabeça são diferentes no comprimento e na largura média. Os espécimes (MPEG 37033, fêmea e 37034, macho) coletados em Ouro Preto do Oeste (RO), localidade próximo àquela de MPEG 39676, se diferenciam do holótipo também pela marca negra das estrias do peito, que é margeada suavemente pelo contorno negro, menos evidente que no holótipo; há uma ausência quase que total das estrias do dorso, sendo que o holótipo e os demais *probatus* tem poucas, porém este não é um caráter ausente. O espécime MPEG 38737 (macho), coletado em Alvorada do Oeste (RO), também é um espécime com grande variação na plumagem, as estrias do peito, logo abaixo da gula, têm ausência do contorno negro (11a), porém, próximo à gula o contorno reaparece; o comprimento e a largura das estrias do peito são conspicuamente maiores em relação ao holótipo, assemelhando-se em coloração àquelas de *C. trochilirostris snethlageae*.

A variação fenotípica em *probatus*, apesar de acentuada, permite uma diagnose consistente em relação às demais linhagens agrupadas historicamente na espécie biológica politípica *C. procurvoides*, inclusive com relação ao mais proximamente

relacionado *C. taxon novum* 2. Essa diagnose permite, com base no CFGE (de Queiroz, 1998, 2005) elevar *C. probatus* ao nível de espécie plena, o que é reforçado pela ausência de uma zona de intergradação entre este táxon e *C. taxon novum* 2, apesar das suas distribuições parapátricas (Fig. 7).

#### 4.2.1.3.2. *Campylorhamphus taxon novum* 2

Como já mencionado anteriormente, espécimes da população do interflúvio Xingu – Tapajós (Figs. 3 e 7), apesar de terem sido historicamente tratados sob a denominação *multostriatus* em função das suas similaridades fenotípicas (Hellmayr 1925, Zimmer 1934, Peters 1951, Marantz et al. 2003), são reconhecidos aqui como um táxon separado, denominado *C. taxon novum* 2. Como já demonstrado, este novo táxon é diagnosticado de todos os demais agrupados em *C. procurvoides* (inclusive *multostriatus*) por caracteres fenotípicos e genéticos.

O tratamento equivocado dos espécimes do interflúvio Xingu-Tapajós sob o nome *multostriatus* decorre, principalmente, do déficit de espécimes provenientes do mesmo interflúvio (Xingu – Tocantins) que o espécime tipo de *multostriatus*, disponíveis em coleções zoológicas. Nas buscas realizadas no âmbito deste trabalho, foram localizados apenas os seguintes espécimes com essas características: o holótipo depositado no ZMB, Berlin, dois espécimes depositados no Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Washington (não analisados) e mais quatro indivíduos depositados no MPEG. O restante dos espécimes atribuídos a *multostriatus* consultados foram todos provenientes do interflúvio Xingu – Tapajós, correspondendo, portanto ao *C. taxon novum* 2 (clado F, Fig.7). Contribui também para a classificação errônea de espécimes de *C. taxon novum* 2 em *C. multostriatus* a difícil diagnose fenotípica entre esses

táxons, que é bastante sutil e relacionada principalmente a alguns caracteres de plumagem como número e largura de estrias no dorso, intensidade do contorno e desenho nas estrias do peito (Fig. 8). Esses caracteres de plumagem diagnósticos são difíceis de identificar no campo ou mesmo em coleções, quando não comprados diretamente com material do interflúvio topotípico de *C. multostriatus*. É bastante sugestivo o fato de Zimmer (1934) não ter analisado nenhum espécime do interflúvio Xingu – Tocantins em sua revisão de *C. procurvoides*, o que pode explicar a sua decisão em tratar as populações a leste do rio Tapajós sob a única denominação, justificada pela localidade tipo de *multostriatus* e pelas semelhanças fenotípicas, já descritas na literatura (Snethlage, 1907; Hellmayr, 1925).

Apesar de similares fenotipicamente, *C. taxon novum 2* e *C. multostriatus* têm vocalizações (cantos) completamente distintas (Aleixo com. pess.); na verdade, as vocalizações de *C. taxon novum 2* são extremamente similares às daquelas de *C. probatus* (tratado logo acima; Aleixo com. pess; Marantz & Zimmer 2007), corroborando a inclusão destes dois táxons distintos fenotipicamente num mesmo clado com base em dados moleculares (Fig. 6). Finalmente, a análise molecular também faz uma completa diagnose entre *C. taxon novum 2* e *C. multostriatus*, que aparecem em dois clados não aparentados (Fig. 6).

### 4.3 – Biogeografia e evolução

A figura 10 indica a distribuição biogeográfica das espécies reconhecidas nesse trabalho, com base principalmente no CFGE (de Queiroz 1998, Aleixo 2007).

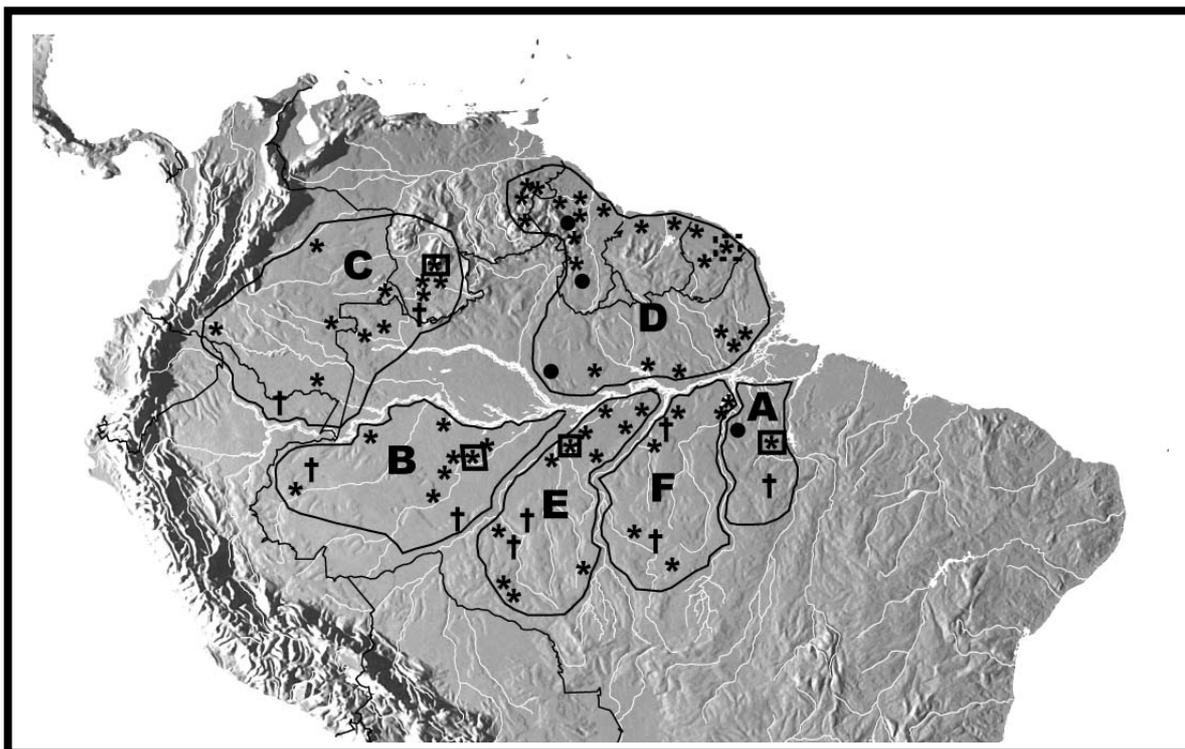


Figura 10 - Distribuição geográfica das espécies reconhecidas neste trabalho (as letras correspondem aos clados da Fig. 6): *C. multostriatus* (A); *C. taxon novum 1* (B); *C. sanus* (C); *C. procurvoides* (D); *C. probatus* (E) e *C. taxon novum 2* (F); • - localidade representada na análise apenas por tecidos; \* - localidade representada na análise apenas por espécimes; \* inserido dentro de um quadrado – localidades de espécimes-tipo; † localidades representadas na análise por espécimes e tecidos.

São reconhecidas neste trabalho seis espécies evolutivas e provavelmente biológicas também (Fig. 10). Com base nesse novo arranjo para os táxons antes agrupados dentro da espécie politípica *Campylorhamphus procurvoides* (*sensu* Zimmer 1934), é possível verificar a existência de espécies endêmicas em todos os Centros de Endemismo

(denominados CE daqui em diante) propostos para a Amazônia, conforme definidos por Silva *et al.* (2005), exceto o CE Belém. O CE Guiana é habitado por *C. procurvoides*, enquanto *Campylorhamphus sanus* ocorre nos CEs Imeri e Napo. Ao sul do Rio Solimões - Amazonas, *C. taxon novum* 1 é endêmico do CE Inambari, *C. probatus* endêmico do CE Madeira, *C. taxon novum* 2 endêmico do CE Tapajós e *C. multostriatus* endêmico ao CE Xingu. Portanto, existe uma grande correspondência entre a diagnose das unidades evolutivas antigamente agrupadas na espécie politípica *C. procurvoides* e por nós consideradas espécies independentes e as principais unidades biogeográficas na Amazônia reconhecidas para vários grupos de organismos (Silva *et al.*, 2005). Essa forte correlação reforça a idéia que as espécies reconhecidas neste estudo constituem populações de organismos com trajetórias evolutivas distintas há tempos consideráveis.

O reconhecimento neste estudo de três unidades evolutivas distintas e não proximamente aparentadas, mas anteriormente agrupadas na espécie politípica *C. procurvoides* (os grupos “*multostriatus*”, “*procurvoides*” e “*probatus*”) também permite uma correlação com um cenário biogeográfico particular, como aquele que advoga que as principais unidades geológicas da Amazônia correspondem a centros formadores de espécies numa escala temporal mais antiga (período Terciário; Bates 2001, Aleixo 2004, Aleixo & Rossetti 2007). Neste cenário, apoiado pela filogenia (Fig. 6), o grupo “*procurvoides*” teria se diferenciado principalmente no escudo das Guianas, eventualmente tendo se estabelecido nas planícies sedimentares do oeste Amazônico (correspondente aos CEs Imeri, Napo e Inambari), proporcionando assim a diferenciação de *C. sanus* e *C. taxon novum* 1. Já o grupo “*probatus*” (Clados E e F) tiveram sua diferenciação centrada no escudo Brasileiro, com a diferenciação posterior entre as espécies deste grupo possivelmente correlacionada com a estabilidade do curso

dos grandes rios que dividem os principais CE desta formação geológica (Tapajós, Xingu e Tocantins), analogamente ao que foi encontrado para o complexo *Xiphorhynchus spixii / elegans*, também pertencente a família Dendrocolaptidae (Aleixo 2004). Já o grupo “*multostriatus*” (Clado A) parece ter uma história biogeográfica completamente diferente. O posicionamento mais basal desse táxon na filogenia (Fig. 6) parece indicar um ciclo de diversificação mais antigo de *Campylorhamphus* na Amazônia, onde possivelmente, apenas as populações do CE Xingu teriam sobrevivido até dos dias de hoje como uma linhagem mais isolada. Mais dados são necessários para uma melhor resolução das afinidades filogenéticas do grupo “*multostriatus*”.

## 5.0 Conclusões

- Os vários táxons considerados hoje subespécies de *Campylorhamphus procurvoides* (*multostriatus*, *probatas*, *procurvoides*, *sanus* e *successor*) têm acentuado dimorfismo sexual em relação a caracteres morfométricos.
- O arranjo taxonômico atual de *C. procurvoides*, datado de 1934, não corresponde à história evolutiva dos táxons agrupados dentro desta espécie biológica politípica, que se mostrou polifilética, com seus membros distribuídos em três clados distintos não proximamente relacionados: os grupos *multostriatus*, *procurvoides* e *probatas*.
- Dentre os táxons anteriormente agrupados na espécie biológica polifilética *C. procurvoides*, foi possível diagnosticar com base em caracteres de plumagem e genéticos seis táxons distintos, tratados aqui como espécies evolutivas de acordo com o CFGE: *C. multostriatus*, *C. procurvoides*, *C. sanus*, *C. taxon novum 1*, *C. probatas* e *C. taxon novum 2*.
- A série-tipo de *C. p. successor* designada por Todd (1948), compreende três táxons diferentes: o táxon por ele descrito (*C. p. successor*) e espécimes de *Campylorhamphus trochilirostris snethlageae* e um terceiro táxon ainda não descrito, diagnosticado e tratado nesse trabalho como *C. taxon novum 1*.
- Com base nos caracteres moleculares, morfométricos e de plumagem, verificou-se que *C. p. successor* Todd 1948 é na verdade um sinônimo júnior de *Campylorhamphus trochilirostris notabilis* Zimmer, 1934.
- As populações de *Campylorhamphus* do interflúvio Tapajós – Xingu são diagnosticáveis fenotipicamente, vocalmente e geneticamente das populações topotípicas do táxon *multostriatus* (às quais foram sempre agrupadas),

justificando o seu tratamento como um táxon independente, denominado aqui *C. taxon novum 2*.

- As filogenias produzidas revelaram que cada centro de endemismo reconhecido na Amazônia (exceto o CE Belém) é habitado por uma das seis linhagens de *Campylorhamphus* reconhecidas neste estudo; as filogenias permitiram correlacionar a diversificação inicial do “grupo *procurvoides*” no escudo Guianense, com o posterior estabelecimento na Amazônia ocidental, enquanto os grupos “*multostriatus*” e “*probatus*” tiveram sua diversificação aparentemente restrita ao escudo Brasileiro.

## 6.0 – Referências Bibliográficas

ALEIXO, A.; WHITNEY, B.M. & OREN, D.C. **Range extensions of birds in southeastern Amazonia.** Wilson Bull., 112 (1): 137 – 142. 2000.

ALEIXO, A. **Molecular systematics and the role of “varzea” – “terra-firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae).** Auk 119: 621 – 640. 2002.

\_\_\_\_\_. **Historical diversification of a “terra-firme” forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification.** Evolution 58: 1303-1317.2004

\_\_\_\_\_. **Operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos.** Revista Brasileira de Ornitologia 15 (2) 297-310. 2007

ALEIXO, A & ROSSETTI, D.F. **Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography?.** J. Ornithol. Springer. 2007.

AMARAL, F.S.R. & SILVEIRA, L.F. ***Tinamus solitarius pernambucensis* Berla, 1946 é sinônimo de *tinamus solitarius* (Vieillot, 1818).** Ararajuba 12 (1): 33 – 41. 2004.

BARROWCLOUGH, G.F. & GUTIERREZ, R.J. **Genetic variation and differentiation in the Spotted Owl (*Strix occidentalis*).** Aukn97: 737 – 744. 1990.

BATES, J.M. **Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification.** In: Vieira I, D’Incão MA, Silva J M C, Oren D (eds) Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp 119-138

- BATES, J.M., HACKETT, S.J. & GOERCK, J.M. **High level of mitochondrial DNA differentiation in two lineages of antbirds (*Drymophila* and *Hypocnemis*)**. *Auk* 116: 1093 – 1106. 1999.
- CALDECOOT, J.O.; JENKINS, M.D.; JOHSON, T.H. & GROOMBRIDGE, B. **Priorities for conserving global species richness and endemism**. *Biodivers. Conserv.* 5: 699 – 727. 1996.
- CHEVIRON, Z.A., HACKETT, S.J. & CAPARELA, A.P. **Complex evolutionary history of a Neotropical lowland hypotheses (*Lepidothrix coronata*) and its applications for historical hypotheses of the origin of Neotropical diversity**. *Mol. Phylog. And Evol.* 36: 338 – 357. 2005.
- CRACRAFT, J. **Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves)**. *Auk* 98: 681-714. October. 1981.
- \_\_\_\_\_. **Species concepts and speciation analysis**. *Curr. Ornithol.* 1: 159 – 187. 1983a.
- \_\_\_\_\_. **Historical biogeography and patterns of diferention within the South America avifauna: Areas of endemism**. *Ornithological Monographs* 36: 49 – 89. 1985.
- de QUEIROZ, K & DONOGUE, M.J. **Phylogenetic systematics and the species problem**. *Cladistic* 4: 317 – 338. 1988.
- de QUEIROZ, K. **The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification e terminological recommendation**. p 57 - 75. Em: D. J. Howard e S. H. Berlocher (eds.) *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press. 1998.
- \_\_\_\_\_. **Ernst Mayr and the modern concept of species**. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102: 6600-6607. 2005.

- de SCHUENSEE, R.M. **A guide to the birds of South American.** Livingston Pub. Co., Wynnerwood, Pennsylvania. 1970.
- DESJARDINS, P. & MORAIS, R. **Sequence and gene organization of the chicken mitochondrial genome: model gene order in higher vertebrates.** J. Mol. Biol. 212: 599 – 634. 1990.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H. **Differentiation of population.** Science 165: 1228 – 1232.1969.
- ERICSON, P.G., IRESTEDT, I. & JOHANSSON, U.S. **Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds.** Journal of Avian Biology 34: 3-15. 2003.
- ESRI. **Environmental Systems Research Institute. ArcView GIS 3.3.** California. United States. 2002.
- FELSENSTEIN, J. **Inferring Phylogenies.** Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2004
- FROST, D.R. & HILL, D.M. **Species in concept and practice: Herpetological applications.** Herpetologica 46: 87 – 104.1990.
- GRASCON, C., MALCOLM, J. R., PATTON, J. L., SILVA, M. N. F., BOGART, J. P., LOUGHEED, S. C., PERES, C A, NECKEL, S., BOAG, P. T. **Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species.** PNAS 97: 13672-13677. 2000
- GYLDENSTOLPE, N. **The bird fauna of rio Juruá in western Brazil.** Kungl. Sv. Vet. Akad. Handlingar, Stockolm, 22 (3): 1 – 337. 1945
- \_\_\_\_\_. **Aves do Rio Purus.** Arkiv for Zoologi. Serie 2. 230p. 1951.
- HAFFER, J. **Speciation in Amazonian forest birds.** Science 165: 131-137. 1969.

- HAFFER, J. **Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Gaubulidae).** Cambridge, Massachusetts. 390 p. 1974.
- HAFFER, J. & FITZPATRICK, J.W. **Geographic variation in some Amazonian forest birds.** Ornithological Monographs 36: 147 – 168. 1985.
- HAFFER, J. **Avian zoogeography of the Neotropical lowlands.** Ornithological Monographs 36: 113 – 141. 1985.
- \_\_\_\_\_. **The story of specie concepts and species limits in ornithology.** Bull. Br. Ornithol. Club Centeny Suppl. 112: 107 – 158. 1992a.
- \_\_\_\_\_. **Parapatric specie of bird.** Bull. British Ornith. Club. 122: 250 – 264. 1992b.
- HELM-BYCHOWSKI, K. & CRACRAFT, J. **Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: relationship within the Corvine assemblage (Class Aves) as inferred from complete sequences of mtDNA Cytochrome b gene.** Mol. Bol. Evol. 10: 1196 – 1214. 1993.
- HELLMAYR, C.E. **Catalogue of birds of the Americas (etc). Furnariidae, Dendrocolaptidae.** Field Museum of Natural History. Zoological Series, 13, Part 4, December 9. iv +390. 1925.
- HILLS, D.M., LARSON, A., DAVIS, S.K. & ZIMMER, E.A. **Nucleic Acids III: sequences.** 318 – 372 in Hillis, DM & Moritz, C., eds Molecular Systematics. Sinauer. Sunderland. MA. 1990.
- HUELSENBECK, J. P. & RONQUIST., F. **Bayesian analysis of molecular evolution using MrBayes.** In: Nielsen, R. (ed.), *Statistical Methods in Molecular Evolution.* Springer, New York. 2005

- HUELSENBECK, J.P. & HALL, B. **Mrs. Bayes: Bayesian inference of phylogeny**. A program for the Bayesian Analysis. Material available at <http://brahms.biology.rochester.edu/software.html>. 2001.
- IRESTEDT, M; FJELDSA, J & ERICSON, P.G.P. **Phylogenetic relationships of woodcreepers (Ave: Dendrocolaptinae) incongruence between molecular and morphological data**. *J. of Avian Biology* 35: 280 – 288. 2004.
- KOCHER, T.D., THOMAS, W.K., MEYER, A., EDWARDS, S.V., PAABO, S., VILLABLANCA, F.X & WILSON, A.C. **Dynamics amplification and sequencing with conserved primers**. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 86: 6196 – 6200. 1989.
- LANYON, W.E. **Concept: then, now, and always**. *Auk* 99: 603 – 604. 1982.
- MARANTZ, C., ALEIXO, A., BEVIER, L. R. AND PATTEN, M. A. **Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers)**, p. 358-447. *In: Handbook of the Birds of the World, Volume 8, Broadbills to Tapaculos* [J. del Hoyo, A. Elliott e D. Christie, eds.]. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. 2003.
- MARINI, M.A. & GARCIA, F.I. **Birds conservation in Brazil**. *Conservation Biology* 19 (3): 665 – 671. 2005.
- MARKS, B.D., HACKETT,S.J. & CAPPARELLA, A.P. **Historical relationship among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*)**. *Molecular Phylog. Evol.* 24: 153 – 167. 2002.
- MAYR, E. **Systematic and the origin of specie**. Columbia University Press, New York. 1942.
- \_\_\_\_\_. **Population, species, and evolution. An abridgment of animal species and evolution**. Oxford University Press, London. 453p. 1963.

- \_\_\_\_\_. **Principles of systematic zoology.** McGraw Hill, Inc. New York. 1969
- NELSON, G. & PLATINICK, N.I. **Systematic e biogeography.** Columbia Univ. Press, New York. 1981.
- NIXON, K.C. & WHELLER, Q.D. **An amplification of the phylogenetic species concept.** Cladistics 6: 211 – 223. 1990.
- OREN, D.C. **Conservação da natureza na Amazônia brasileira: uma orientação sobre prioridades baseadas em aves.** Bol. Mus. Para. Emil. Goeldi. Serie Zoologia 8 (1): 258 – 269. 1992.
- \_\_\_\_\_. **Biogeografia e conservação de aves na região amazônica.** Macapá – PRONABIO Programa Nacional da Diversidade Biológica. Consulta 99. 22p. 1999.
- PARKER III, T.A.; STOLTZ, D.F. & FITZPATRICK, J.W. **Notes on avian bamboo specialists in Southwestern Amazonian Brazil.** Ornithological Monographs 48: 543 – 547p. 1997.
- PAYNTER, R.A.& TRAYLOR, M.A. **Ornithological Gazetteer of Ecuador.** Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 151 p. 1977.
- \_\_\_\_\_. **Ornithological Gazetteer of Colombia.** Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 311 p. 1981.
- PAYNTER, R.A. **Ornithological Gazetteer of Bolivia.** Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 185 p. 1992.
- PETERS, J. L. **Check-list of birds of the world.** Vol. VII. Cambridge: Harvard University Press. 1976
- PINTO, O.M.O. **Novo catálogo das Aves do Brasil. Aves não Passeriformes e Passeriformes não *Oscines*, com exclusão da família *Tyrannidae*.** São Paulo. 446p. 1978.

- POSADA, D. & CRNDALL, K.A. **MODELTEST: Testing the modelo f DNA substitution.** *Bioinformatics* 14: 817 – 818. 1998.
- RAIKOW, R.J. **A phylogeny of the woodcreepers (Dendrocolptidae).** *The Auk* 111 (1): 104 – 114p. 1994.
- RIDGELY, R.S. & TUDOR, G. **The birds of South America: the oscines passerines.** Univ. Texas Press. 516p. 1994.
- ROSEN, D.E. **Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography.** *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162: 267 – 376. 1979.
- ROSSELLO-MORA, R. **Opinion: the species problem, can we achieve a universal concept?.** *System. Appl. Microbiol.* 26: 323 – 326. 2003.
- SHORT, L., L. **Taxonomic aspect of avian hybridization.** *Auk*: 86 (1): 84-105. 1969
- SICK, H. **Ornitologia brasileira.** Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 862p. 1997.
- SILVA, J.M.C.; RYLANDS, A.B.; FONSECA, G.A.B. **The Fate of the Amazonian Areas of Endemism.** *Conservation Biology.* Volume 19, n3. 2005.
- SILVA, J.M.C. & STRAUBE, F.C. **Systematics and Biogeographys of Scaled Woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae).** *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* 31: 3 – 10. 1996.
- SITES, J.W. & MARSHALL, J.C. **Operational criteria for delimiting species.** *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 199 – 227. 2004.
- SMITH, F.B. **Naturalist's color guide.** America Museum Natural History, New York. 1975.
- SNETHLAGE, E. *Orn. Monatsber.* 15: 161.1907.

- SOKAL, L. & ROHLF, F.J. **Biometry**. 2<sup>nd</sup> ed. W.H. Freeman and Co. 1981.
- SORENSEN, MD & QUIM, T.W. **Numts: a challenge for avian systematics and population biology**. *Auk* 115: 214 – 221. 1998.
- SPSS. **Systat 10.2 Statistic**. SPSS Inc. Chicago. 1998.
- STEPHENS, L. & TRAYLOR, M. **Ornithological Gazetteer of Guianas**. Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 121 p. 1985.
- SWOFFORD, D.L. PAUP\*. **Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), version 4.0b10**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 2001.
- TODD, W.E.C. **Critical Remarks on the wood-hewers**. *Amer. Canegie Mus.* 31: 73: 5 – 18. 1948.
- VANZOLINI, P.E. **Zoologia sistemática, geografia e origem das espécies**. Universidade de São Paulo. Séries Teses e Monografia No. 3. 56p. 1970.
- WATSON, D.M. **Diagnosable versus Distinct: evaluating species limits in birds**. *Forum: American Institute of Biology Science*. *BioScience* 55 (1): 60 – 68. 2005.
- WILSON, E.O. & BROWN, W.L. **The subspecies concept and its taxonomic application**. *Systematic Zoology* 2 (3): 97 – 111. 1953.
- WILEY, E.O. **The evolutionary concept reconsidered**. *Systematic Zoology* 27 (1): 17-26. 1978.
- WUSTER, W; FERGUSON, J.E.; QUIJADA-MASCARENAS, A.; POOK, A.E.; SALOMAO, M.G. & THORPE, R. **Tracing an invasion: landbridges, refugia, and phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*)**. *Molecular Ecology*. 1 – 14. 2005.

ZIMMER, J.T. **Studies on Peruvian Birds XIII. The genera *Dendrexetastes*, *Campylorhamphus*, e *Dendrocincla*.** Amer. Mus. Novit. 728: 1-15. 1934.

ZINK, R.M. & McKITRICK, M.C. **The debate about species concepts and its implications for ornithology.** Auk 112: 701 – 719. 1995

## 7.0 - Apêndices

### 7.1. – Listas de espécimes seqüenciados.

<b>Táxon</b>	<b>Número de Tombo</b>	<b>Localidade</b>	<b>População referente à Fig. 2</b>	<b>Origem do Tecido</b>
<i>C. p. multostriatus</i>	MPEG 51427	MT - A.Floresta, Rio Teles Pires, m.dir., 7 Km acima rio Cristalino	6	Pele
<i>C. p. probatus</i>	MPEG 57584	Brazil: Amazonas, Manicore, Rod. do Estanho	13	Muscular
<i>C. p. procurvoides</i>	ASNP 8418	Guiana: Potaro-Siparuni, Reserva Iwokrama; Falls, rio Siparuni	28	Muscular
<i>C. pusillus</i>	ANSP 4838	Equdaor: Napo, 12 km NE El Chaco, Mirador	24	Muscular
<i>C. p. multostriatus</i>	MPEG 36490	BR, PA - Estrada de Santarém Cuibá (84 Km)	8	Pele
<i>C. p. multostriatus</i>	MPEG 38290	Brazil: Pará, Serra Carajás, Serra Norte - Fofoca	5	Pele
<i>C. p. successor</i>	MPEG 48154	Brasil, AC - Mun. Cruzeiro do Sul, Sobral, Rio Juruá, mar. esq.	16	Muscular
<i>C. p. successor</i>	MPEG 52090	Brasil, AC - Mun. M Taumaturgo, rio Tejo, marg. Esq., base pesqueira	17	Pele
<i>C. p. probatus</i>	FMNH 39007	Brazil: Rondônia, Cahoeira Nazare, mar. dir. Do rio Jiparana	12	Muscular
<i>C. p. successor</i>	FMNH395558	Brazil: Acre, Reserva Extrativista Alto Jurua, rio Tejo	18	Muscular
<i>C. p. successor</i>	MZUSP 76641	Brazil: Rondônia, Estacao Ecologica Antonio Mujica Nava	14	Muscular
<i>C. pusillus</i>	LSU 1411	Panama: Provincia Darién, Ca 9 km NO Cana, Cerro Pirre	31	Muscular
<i>C. t. devius</i>	FMNH 429957	Peru: Cuzco, Paucartambo, San Pedro	20	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433295	Peru: Madre de Dios, Moskitania, 13.4 km NO Atalaya, Alto Madre de Dios	22	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433296	Peru: Madre de Dios, Moskitania, 13.4 km NO Atalaya, Alto Madre de Dios	22	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433297	Peru: Madre de Dios, Moskitania, 13.4 km NO Atalaya, Alto Madre de Dios	22	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433298	Peru: Cuzco, Paucartambo, Consuelo, 15.9 km SO Pilcopata	20	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433299	Peru: Madre de Dios, Moskitania, 13.4 km NO Atalaya, Alto Madre de Dios	22	Muscular
<i>C. t. napensis</i>	FMNH 433300	Peru: Madre de Dios, Moskitania, 13.4 km NO Atalaya, Alto Madre de Dios	22	Muscular
<i>C. t. snethlageae</i>	MPEG 43152	Brazil: Amazonas, Mun Maraã, frente loc Maguari, marg. esq. rio Japurá	29	Pele
<i>C. t. omissus</i>	MPEG 47056	Brazil: Bahia, Palmas de Monte Alto, Faz. Boa Vista	4	Pele
<i>C. t. trochilrostris</i>	FMNH 392474	Brazil: Pernambuco, Caatinga	1	Muscular
<i>C. t. lafresnayanus</i>	KU B3167	Paraguay	32	Muscular
<i>C. p. sanus</i>	LSU B7159	Peru: Loreto, 5 km N Amazonas 85 km NE Iquitos, 110m	25	Muscular
<i>C. p. sanus</i>	LSU B7231	Peru: Loreto, 5 km N Amazonas 85 km NE Iquitos, 110m	25	Muscular

<i>C. t. devius</i>	LSU B9030	Bolivia: Pando, Nicolás Suarez; 12 km ao sul da rod. Cobija, 8 km O da rod. Mucden	11	Muscular
<i>C. t. devius</i>	LSU B9278	Bolivia: Pando, Nicolás Suarez; 12 km ao sul da rod. Cobija, 8 km O da rod. Mucden	11	Muscular
<i>C. t. devius</i>	LSU B11132	Peru: Dept. Ucayali, SE Cerro Tahuayo, ca km NE Pucallpa	21	Muscular
<i>C. t. devius</i>	LSU B18663	Bolivia: Dept. Santa Cruz, Cordellera; Estancia Perforacion, ca 130 km E Charagua, 520m	9	Muscular
<i>C. t. major</i>	USP 127	Brazil: Piauí, Parque Nacional Serra das Confusões	3	Muscular
<i>C. p. sanus</i>	LSU B7501	Venezuela: Amazonas, Cerro de la Neblina, Base Camp	26	Muscular
<i>C. p. procurvoides</i>	USNM B9338	Guiana: Distrito Noroeste, Baramita, 125 m	27	Muscular
<i>C. p. procurvoides</i>	USNM B9589	Guiana: Distrito Noroeste, Baramita, 125 m	27	Muscular
<i>C. p. successor</i>	MPEG 59812	Brasil: Acre, ESEC do Rio Acre, ca 78 Km O Assis Brasil	19	Muscular
<i>C. p. procurvoides</i>	USNM B9741	Guiana: Distrito Noroeste, Baramita, 125 m	27	Muscular
<i>C. pucherani</i>	LSU B34815	Peru: Cajamarca, Cordillera del Condor; Picorana	23	Muscular
<i>C. t. devius</i>	LSU B1075	Bolivia: La Paz; Rio Beni, ca 20 km do rio N. Puerto Linares	10	Muscular
<i>C. t. major</i>	MPEG 50760	MA - Mun Caxias, São Miguel, marg. esq. rio Parnaíba	2	Pele
<i>C. p. successor</i>	MPEG 60081	Brasil: Amazonas: RDS Cujubim	15	Muscular
<i>C. p. multostriatus</i>	USNM B6910	Brazil: Altamira, margem direita do rio Xingu	7	Muscular
<i>C. p. procurvoides</i>	LSU B25514	Amazonas: Anavilhanas, Estação Ecológica Anavilhanas, Boca do rio Baependi	30	Muscular
<i>C. p. sanus</i>	ANSP 8435	Guiana: Reserva Iwokrama, Falls, rio Siparuni	28	Muscular
<i>C. falcularius</i>	AY089810	ver GenBank		
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	AY489538	ver GenBank		

## 7.2 - Espécimes analisados.

*C. multostriatus* (Snethlage, 1907)

Material Fotográfico: Espécime-tipo – Brasil, Arumateua, Rio Tocantins (ZMB 31828, 1 ♂).

Peles examinadas: Brasil, Pará, Serra dos Carajás (MPEG 35289 ♀, 36737 ♂ e 38290 ♂); Brasil, Pará, Jacundá (MPEG 36086 ♀).

*C. taxon novum* 2

Peles examinadas: Brasil, Pará, Fazenda do Rio Curuá (MZUSP 2337 ♂); Brasil, Pará, Urucurituba (MZUSP 40672 ♀); Brasil, Pará, Fordlândia (MZUSP 58540 ♂); Brasil, Pará, Altamira (MEPG 30164 sexo indeterminado e 55385 ♀); Brasil, Pará, Rodovia Santarém – Cuiabá (Km 84) (MPEG 36490 ♂, 36491 ♀, 40591 ♂ e 47710 ♂); Brasil, Pará, Santarém (CM 71504 ♂, 73210 ♂, 73459 ♂ e 78142 ♀; FMNH 254755 ♂); Brasil, Pará, Colônia de Mojuy (CM 74484 ♂, 74750 ♂, 74971 ♂ e 75067 ♂); Brasil, Pará, Miritituba (CM 76698 ♂, 77164 ♂, 77522 ♀ e 77622 ♀); Brasil, Piquiatuba, Rio Tapajós (AMNH 286953 ♀ e 286954; ♀); Brasil, Aranamay, Rio Tapajós (AMNH 286955 ♀); Brasil, Caxiricatuba, Rio Tapajós (AMNH 286956 ♂, 286957 ♂ e 286959 sexo indeterminado); Brasil, Victoria, Rio Xingu (AMNH 128595 ♂); Brasil, Mato Grosso, Alta Floresta (MPEG 51427 ♂ e 51428 ♀), Brasil, Amazônia, Aveiro (MZUSP 14654 ♂ e 14655 ♀); Brasil, Mato Grosso, Fazenda São José, Rio Peixoto de Azevedo (MEPG 33625 ♀).

*C. probatus* Zimmer, 1934

Peles examinadas: Brasil, Pará, Juruti, Acampamento Barroso (MPEG 60954, sexo indeterminado); Brasil, Amazonas, Vila Braga (CM 75291 ♂, 75726 ♀, 76065 ♂, 76145 ♂ e 76584 ♀); Brasil, Igarapé Aurá, Rio Madeira (tipo\*) (279769 ♂, 279770 ♂ e AMNH 279773\*♀); Brasil, Amazonas, Boim (AMNH 128596 ♀); Brasil, Igarapé Anova, Rio Madeira (AMNH 279771 ♀ e 279772 ♀); Brasil, Amazonas, Vila Bela Imperatriz (AMNH 278074 ♂, 278075 ♂, 278077 ♀, 278078 ♀ e 278744 ♂); Brasil, Igarapé

Amazônia, Rio Tapajós (AMNH 288694 ♀); Brasil, Amazonas, Rosarinho (AMNH 282309 ♂); Brasil, Igarapé Barato, Rio Tapajós (AMNH 286952 ♂); Brasil, Sinval, Rio Tapajós (AMNH 288695 ♂ e 288696 ♂), Brasil, Amazonas, Manicoré (MPEG 57584 ♀); Brasil, Rondônia, Ouro Preto do Oeste (MPEG 37033 ♀ e 37034 ♂); Brasil, Rondônia, Pedra Branca (FMNH 343880 ♂); Brasil, Rondônia, Cachoeira Nazaré (MPEG 39676 ♂), Brasil, Rondônia, Cachoeira Nazaré (MPEG 39676 ♂); Brasil, Rondônia, Alvorada do Oeste (MPEG 38737 ♂); Brasil, Mato Grosso, Cachoeira Dardanelos (MPEG 31049 ♂) e Brasil, Pará, Itaituba (CM 77107 ♀).

*C. procurvoides* (Lafresnaye, 1850)

Material Fotográfico: Brasil, Pará, Faro, Rio Jacundá (ZMB 31831 ♀) e Brasil, Pará, Óbidos, Colônia de Veado (ZMB 31832 ♂).

Peles Examinadas: Guiana, Bart. District (AMNH 805823 ♂); Guiana, Mines District (AMNH 525232 ♀ e 525233 sexo indeterminado); Guiana Inglesa, Tumatumari, Rio Tataro (AMNH 125799 ♀); Guiana, Rio Carimang (AMNH 525231 ♀); Suriname, Nickerie, West River, Wilhelmina Mts (FMNH 260353 ♂); Guiana, Katarbo (AMNH 805821 ♂); Guiana, Kalacoon (AMNH 805820 ♂ e 805822 ♂); Brasil, Amazonas, Faro (AMNH 284142 ♀, 284144 ♂, 284145 ♂ e 284146 ♀); Brasil, Amapá, Igarapé Novo (MPEG 29507 ♂ e 29510 ♀); Brasil, Amapá, Macapá (MPEG 20486 ♂); Brasil, Pará, Óbidos (CM 83573 ♂); Suriname, Negerkreek (AMNH 461481 ♂); Guiana Francesa, Ipousin (AMNH 525230 ♀); Guiana Francesa, Germanaco, Rio Mana (AMNH 233882 ♂); Guiana Francesa, Saut Tamanoir (CM 61239 ♂, 61603 ♀, 62347 ♂, 62392 ♀ e 62461 ♂); Venezuela: Rio Rdairo (próximo as margens das Guianas (COP 4258 ♀); Venezuela: Altiplanice de Muria, Sierra de Imataca, Bolívar (COP 16949 ♂ e 16950 ♀); Venezuela: Bolivar: Camborere, Cano El Buey, afluente do rio Cuyuni (COP 46105 ♂) e Venezuela: Bolivar: El Venamo (67923 ♀ e 67924 ♂).

*C. sanus* Zimmer, 1934

Peles Examinadas: Povoado de Santa Cruz, Rio Negro (MPEG 31684 ♂); Brasil, Tatu, Rio Negro (AMNH 271133 sexo indeterminado, 434735 ♂ e 434736 ♂); Colombia, Putomayo, Santo Antonio Guamez (MPEG 286993 ♂ e 293224 ♂); Colômbia, Coqueta,

Rio Bodoqueira (AMNH 116480 ♀) e Colômbia, Vilaviceno (AMNH 122111 ♀); Venezuela, Cerro de la Neblina (FMNH 319013 ♂); Venezuela, MT Duida, Conframento del Mídia (tipo) (AMNH 274270 ♂); Venezuela, Solano (AMNH 433077 ♂); Venezuela, Rio Negro, Curucuryai, píe del Cerro (AMNH 310843 ♂ e 310844 ♂); Venezuela, MT Duida, Pier del Cerro (AMNH 274269 ♂); Venezuela, MT Duida, Carrão Seco (AMNH 271131 ♂); Venezuela, Venezuela, Opp el Merey (AMNH 433078 ♀); Venezuela, MT Duida, Esmeralda (AMNH 274272 ♀); Venezuela, MT Duida, Playa Rico Base (AMNH 274268 ♂); Rio Orinoco, Boca do Rio Oçamã (AMNH 432076 ♂); Tahuapunto, Rio Uaupes (AMNH 434734 ♂); Peru, Depto. Lereto, Quebrada Oran, ca. 5 Km N Rio Amazonas, 85 Km Iquitos (LSUNMH 119612, ♂, 119613 ♂ 119614 ♂) e Venezuela: Camp. La Cruz, Yarrita-Pumichin, Amazonas (COP 34384 ♀).

*C. taxon novum* 1.

Peles Examinadas: Brasil, Amazonas, Careiro; BR-319 km 158, Tupana Lodge (MPEG 62267 ♂); Brasil, Amazonas, RDS Cujubim (MPEG 60081 ♂); Brasil, Amazonas, São Paulo de Olivença (CM 96192 ♂); Brasil, Amazonas, Hyutanañ (CM 86702 ♂, 87386 ♂ e 87857 ♂); Brasil, Amazonas, Tefé (AMNH 309342 ♀); Brasil, Amazonas, Nova Olinda (CM 91898 ♂); Brasil, Rondônia, Estação Ecológica Mujica Nava (MZUSP 76641 ♂); Brasil, Amazonas, Rio Purus, Salobra (NR 569481 ♂); Brasil, Amazonas, Rio Juruá, Jaburu (NR 569482 ♂) e Brasil, Amazonas, Rio Juruá, Igarapé Grande (NR 569483 ♀).

*C. t. successor* (Todd, 1948)

Peles Examinadas: Brasil, Acre, Porto Walter (MPEG 52890 ♂); Brasil, Acre, Cruzeiro do Sul, Sobral (MPEG 48154 ♂); Brasil, Acre, M. Taumaturgo (MPEG 52090 ♂, 52091 ♂ e 52092 ♀); Brasil, Acre, Porto Acre (MPEG 59949 ♀); Brasil, Acre, ESEC do Rio Acre (MPEG 59811 ♀ e 59812 ♂); Brasil, Amazonas, Nova Olinda (tipo) (CM 923171 ♂); Brasil, Amazonas, Arimã (CM 93425 ♂, 93648 ♀ e 93992 ♂); Brasil, Amazonas, Caviana (CM 99030 ♂ e 99363 ♂); Brasil, Acre, Manoel Urbano, BR 364 (MPEG 61478 ♂); Brasil, Acre, Transacreana Km 70, ramal Jarinal MPEG 61273 ♂, 61274 ♂, 61275 ♂ e 61276 ♂); : Peru, Puerto Bermudez (FMNH 65864 ♂); Peru, Vista Alegre

(FHNH 65853 ♂); Peru, Depto. Junin, Cochapen (FMNH 285101 ♂); Peru, Depto. Cusco, Consuelo (FMNH 311297 ♀ e 311298 ♀); Peru, Depto. Cusco, Shintuya (CM 262 ♂); Peru, Depto. Cusco, Tono (FMNH 321462 ♀); Peru, Santa Rosa, Alto Ucayali (AMNH 240423 ♂); Peru, Depto. Madre di Dios (FMNH 310597 ♀, 315543 ♂, 320286 ♂, 321452 ♂ e 321458 ♂); Peru, Cusco, Paucartambo (FMNH 433298 ♂); Peru, Quebrada das Águas Calientes (FMNH 397941 ♂); Peru, Moskitania (FMNH 433296 ♀); Peru, Depto de Huanaco (AMNH 821016 ♂);

*C. t. napensis* Chapman, 1925

Peles Examinadas: Naco, Curaray (AMNH 256162 ♂); Boca Santiago (AMNH 407174 ♀); Equador, Rio Suno, Ávila (tipo\*) (AMNH 179479\* ♂ e 179480 ♀) e Equador, São José de Sumaco (AMNH 179481 ♀).

*C. t. notabilis* Zimmer, 1934

Peles Examinadas: Brasil, Amazonas, Humaitá (AMNH 525235 ♂) e Brasil, Amazonas, Rosarinho (tipo) (AMNH 282310 ♂, 282311 sexo indeterminado e 282312\* ♀\*).

*C. t. snethlageae* Zimmer, 1934

Peles Examinadas: Brasil, Pará, Faro (AMNH 284143 ♂); Brasil, Amazonas, Marãã (MPEG 43152 ♂, 43153 ♂ e 43154 ♀), Brasil, Pará, Óbidos (CM 84313 ♂, 84324 ♀); Brasil, Pará, Óbidos (84671 ♀ e 84672 ♂) e Brasil, Amazonas, Vila Bela Imperatriz (tipo\*) (AMNH 278746 ♀, 278076 ♂, 278079 ♀ e 278745\* ♂).

7.3 – Resultados de Testes-t para dimorfismo sexual, aplicados aos caracteres morfométricos contínuos dos táxons estudados. Os valores em negrito representam os táxons com diferenças significativas com valor de ( $P < 0.05$ ).\*

Táxon	Asa			Cauda			Tarso			Comp. Bico			Alt. Bico			Larg. Bico		
	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P
<i>multostriatus</i>	-4.947	34	<b>0.001</b>	-2.935	34	<b>0.006</b>	-1.223	34	0.230	0.623	33	0.537	-1.521	34	0.138	-0.760	34	0.485
<i>probatus</i>	-2.482	28	<b>0.019</b>	-2.238	28	<b>0.033</b>	2.353	28	0.026	1.916	27	0.066	1.128	28	0.269	2.165	28	<b>0.039</b>
<i>procurvoides</i>	-2.728	31	<b>0.010</b>	-2.335	31	<b>0.026</b>	-0.287	31	0.776	-0.888	31	0.382	-1.083	31	0.287	1.637	31	0.112
<i>sanus</i>	-0.537	21	0.597	0.215	21	0.832	-0.033	21	0.974	-0.516	18	0.612	-0.382	20	0.707	2.559	20	<b>0.019</b>
<i>snethlageae</i>	-3.754	6	<b>0.009</b>	-1.686	6	0.143	0.064	6	0.951	0.669	5	0.533	0.461	5	0.664	0.576	6	0.585
<i>napensis</i>	-4.951	18	<b>0.001</b>	-1.825	18	0.085	-0.283	17	0.780	-0.203	18	0.750	-1.838	18	0.083	0.203	18	0.841
<i>successor</i>	-4.600	21	<b>0.001</b>	-1.938	21	0.066	0.006	21	0.996	-1.348	21	0.192	-1.613	20	0.122	0.265	20	0.794

\**multostriatus* (N ♂= 21; N ♀= 15); *probatus* (N ♂= 18; N ♀= 12); *procurvoides* (N ♂= 18; N ♀= 15); *sanus* (N ♂= 17; N ♀= 6); *snethlageae* (N ♂= 8; N ♀= 6); *napensis* (N ♂= 2; N ♀= 3); *successor* (N ♂= 27; N ♀= 9)

7.4 – Resultados de Testes-t para dimorfismo sexual, aplicados aos caracteres de plumagem dos táxons estudados. Os valores em negrito representam os táxons com diferenças significativas com valor de ( $P < 0.05$ ).

Táxon	CMP			LMP			CMD			LMD			CMC			LMC		
	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P
<i>multostriatus</i>	0.057	34	0.955	-0.801	34	0.429	0.146	34	0.885	1.393	34	0.173	0.279	34	0.782	-0.345	34	0.732
<i>probatas</i>	-0.792	28	0.435	-1.299	28	0.204	-1.871	28	0.073	1.757	28	0.091	-1.328	28	0.195	-1.523	28	0.139
<i>procurvoides</i>	1.002	31	0.324	0.040	31	0.968	0.237	22	0.815	0.952	22	0.352	-0.276	31	0.784	0.668	31	0.509
<i>sanus</i>	1.212	21	0.239	5.100	21	<b>0.001</b>	1.648	20	0.115	-0.555	20	0.585	2.025	21	0.056	1.704	21	0.103
<i>snethlageae</i>	1.544	6	0.174	2.180	6	0.073	0.046	6	0.965	-0.474	6	0.652	-0.542	6	0.607	-0.870	6	0.418
<i>napensis</i>	1.250	18	0.227	2.286	18	<b>0.035</b>	0.226	18	0.824	0.601	18	0.555	1.171	18	0.257	-0.247	18	0.808
<i>successor</i>	1.930	21	0.067	1.475	21	0.155	-0.120	21	0.906	0.478	21	0.637	-1.434	21	0.166	1.063	21	0.300

Táxon	NC			NP			ND		
	T	GI	P	T	GI	P	T	GI	P
<i>multostriatus</i>	1.734	34	0.092	0.780	34	0.441	0.372	34	0.712
<i>probatas</i>	0.488	28	0.629	-0.251	28	0.804	0.359	28	0.722
<i>procurvoides</i>	-0.824	31	0.416	-0.272	31	0.787	2.238	31	<b>0.033</b>
<i>sanus</i>	-0.147	21	0.885	0.513	21	0.614	-0.231	21	0.820
<i>snethlageae</i>	-1.369	6	0.220	-0.588	6	0.578	-0.655	6	0.537
<i>napensis</i>	0.810	18	0.428	0.260	18	0.798	0.637	18	0.532
<i>successor</i>	1.687	21	0.106	1.393	21	0.178	-0.561	21	0.581

\**multostriatus* (N ♂= 21; N ♀= 15); *probatas* (N ♂= 18; N ♀= 12); *procurvoides* (N ♂= 18; N ♀= 15); *sanus* (N ♂= 17; N ♀= 6); *snethlageae* (N ♂= 8; N ♀= 6); *napensis* (N ♂= 2; N ♀= 3); *successor* (N ♂= 27; N ♀= 9)

7.5 - Estatística descritiva dos caracteres morfométricos medidos para os táxons analisados. N – numero de espécimes analisados; DP – desvio padrão. M – machos. F – fêmeas.

Táxon	Sexo	Asa			Cauda			Tarso			Comp. Bico			Alt. Bico			Larg. Bico		
		N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP
<i>multostriatus</i>	M	2	96.81	±1.34	2	89.43	±1.48	2	18.29	±0.37	2	52.68	±1.33	2	6.13	±0.17	2	4.42	±0.21
	F	2	92.77	±0.79	2	84.21	±7.62	2	19.31	±0.18	2	53.48	±2.6	2	5.8	±0.01	2	4.95	±0.56
	Total	4	94.79	±2.5	4	86.82	±5.4	4	18.8	±0.63	4	53.08	±1.75	4	5.97	±0.21	4	2.68	±0.46
<i>taxon novum 2.</i>	M	18	94.94	±2.67	18	91.74	±4.53	18	19.14	±1.14	18	51.07	±3.26	18	5.95	±1.00	18	4.46	±0.31
	F	11	90.45	±2.5	11	85.92	±5.22	11	18.47	±1.01	11	51.48	±2.77	11	5.55	±0.25	11	4.31	±0.34
	Total	29	93.24	±3.38	29	89.53	±5.51	29	18.89	±1.12	29	51.23	±3.04	29	5.8	±0.82	29	4.4	±0.33
<i>probatus</i>	M	20	95.95	±3.19	20	90.79	±4.23	20	18.05	±0.87	20	51.76	±1.95	20	5.69	±0.26	20	4.45	±0.25
	F	11	92.59	±2.61	11	87.36	±6.43	11	18.53	±1.09	10	53.51	±2.97	11	5.97	±1.04	11	4.59	±0.21
	Total	31	94.18	±3.18	31	89.57	±5.28	31	18.22	±0.96	31	52.34	±2.44	31	5.79	±0.65	31	4.5	±0.24
<i>procurvoides</i>	M	14	96.99	±3.4	14	93.5	±4.66	14	18.92	±0.75	14	53.49	±1.74	14	5.64	±0.28	14	4.29	±0.31
	F	8	93.18	±2.71	8	89.57	±5.93	8	18.81	±1.16	8	51.3	±6.44	8	5.73	±0.23	8	4.36	±0.13
	Total	23	95.64	±3.54	23	91.93	±5.3	23	18.87	±0.87	23	52.74	±4.01	23	5.66	±0.26	23	4.31	±0.25
<i>sanus</i>	M	15	92.3	±3.76	15	87.97	±4.79	15	18.47	±1.05	15	48.23	±1.85	15	5.48	±0.15	15	4.21	±0.25
	F	8	91.38	±2.94	8	87.01	±4.32	8	18.33	±0.69	7	49.11	±1.7	7	5.42	±0.3	7	4.59	±0.22
	Total	29	91.65	±3.87	29	87.6	±4.45	29	18.32	±0.89	26	48.78	±1.87	28	5.46	±0.2	28	4.31	±0.29
<i>taxon novum 1.</i>	M	6	97.75	±2.15	6	93.5	±2.53	6	18.44	±1.42	5	51.59	±1.59	5	5.45	±0.09	5	4.13	±0.31
	F	1	96.43		1	88.9		1	18.62		1	53.78		1	5.4		1	4.32	
	Total	7	95.85	±1.98	7	92.84	±2.94	7	18.46	±1.29	6	51.95	±1.68	6	5.44	±0.08	6	4.16	±0.28
<i>snehlageae</i>	M	5	98.98	±1.91	5	99.67	±3.12	5	20.73	±1.68	5	55.73	±1.45	5	5.84	±0.36	5	4.47	±0.27
	F	5	90.69	±3.61	5	87.63	±11.34	5	20.83	±1.64	4	54.02	±1.77	4	5.97	±0.42	5	4.62	±0.25
	Total	10	94.83	±5.15	10	93.65	±10.09	10	20.78	±1.56	9	54.97	±1.74	9	5.9	±0.37	10	4.55	±0.26

Táxon	Sexo	Asa			Cauda			Tarso			Comp. Bico			Alt. Bico			Larg. Bico		
		N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP
<i>devius</i>	M	1	99.9		1	102.82		1	22.1		1	54.18		1	5.59		1	4.12	
	F	3	96.27	$\pm 2.7$	3	94.14	$\pm 4.00$	3	20.8	$\pm 1.09$	3	58.28	$\pm 4.21$	3	5.76	$\pm 0.09$	3	4.61	$\pm 0.29$
	Total	4	97.18	$\pm 2.85$	4	96.31	$\pm 5.43$	4	21.12	$\pm 1.1$	4	57.25	$\pm 4.00$	4	5.71	$\pm 0.11$	4	4.48	$\pm 0.33$
	M	12	97.96	$\pm 1.6$	12	94.54	$\pm 5.41$	11	20.15	$\pm 1.38$	12	53.73	$\pm 3.56$	12	5.9	$\pm 0.28$	12	4.27	$\pm 0.33$
	F	9	92.84	$\pm 3.19$	9	90.28	$\pm 4.00$	9	19.86	$\pm 1.04$	9	53.53	$\pm 3.87$	9	5.66	$\pm 0.35$	9	4.33	$\pm 0.25$
<i>napensis</i>	Total	22	95.76	$\pm 3.41$	22	93.00	$\pm 5.26$	21	19.96	$\pm 1.22$	22	53.43	$\pm 3.65$	22	5.79	$\pm 3.65$	22	4.27	$\pm 0.3$

7.6 - Estatística descritiva dos caracteres de plumagem de variação contínua medida para os táxons analisados. N – número de táxon; DP – desvio padrão. M – machos. F – fêmeas.

Táxon	Sexo	CMP			LMP			CMD			LMD			CMC			LMC		
		N	Média	DP															
<i>multostriatus</i>	M	2	10.71	±0.13	2	3.22	±0.03	2	11.78	±1.42	2	1.66	±0.3	2	3.73	±1.14	2	1.38	±0.1
	F	2	10.68	±0.01	2	2.98	±0.04	2	11.66	±0.75	2	1.75	±0.1	2	3.81	±0.06	2	1.11	±0.2
	Total	4	10.69	±0.08	4	3.1	±0.14	4	11.72	±0.93	4	1.7	±0.19	4	3.77	±0.66	4	1.24	±0.2
<i>taxon novum 2</i>	M	18	10.81	±1.03	18	2.95	±0.43	18	11.66	±1.26	18	1.12	±0.42	18	5.11	±1.05	18	1.26	±0.22
	F	11	10.62	±0.95	11	2.91	±0.31	11	11.5	±1.26	11	1.34	±0.27	11	5.16	±1.09	11	1.26	±0.17
	Total	29	10.74	±0.99	29	2.93	±0.38	29	11.6	±1.24	29	1.2	±0.38	29	5.13	±1.04	29	1.26	±0.2
<i>probatus</i>	M	20	9.67	±1.07	20	2.23	±0.29	18	10.39	±1.41	18	0.9	±0.16	20	4.88	±0.96	20	1.18	±0.2
	F	11	9.34	±1.01	11	2.09	±0.28	10	9.88	±0.46	10	1.03	±0.29	11	4.62	±0.68	11	1.12	±0.15
	Total	31	9.55	±1.05	31	2.17	±0.29	28	10.21	±1.17	28	0.94	±0.22	31	4.79	±0.87	31	1.16	±0.18
<i>procurvoides</i>	M	14	7.91	±0.82	14	1.68	±0.27	9	9.15	±1.47	9	0.8	±0.24	14	4.6	±0.97	14	1.02	±1.14
	F	8	8.13	±0.95	8	1.8	±0.29	6	9.49	±1.53	6	0.76	±0.18	8	4.39	±0.68	8	1.03	±0.15
	Total	23	7.98	±0.84	23	1.74	±0.28	15	9.52	±1.68	15	0.79	±0.2	23	4.53	±0.85	23	1.03	±0.15
<i>sanus</i>	M	15	7.71	±1.01	15	1.62	±0.15	14	9.02	±1.13	14	1.00	±0.44	15	4.02	±0.46	15	1.08	±0.12
	F	8	8.4	±0.83	8	1.84	±0.36	8	9.25	±2.03	8	0.89	±0.13	8	4.25	±0.72	8	1.21	±0.2
	Total	29	7.93	±0.97	29	1.71	±0.25	26	9.21	±1.48	26	0.94	±0.34	29	4.17	±0.54	29	1.12	±0.15
<i>taxon novum 1</i>	M	6	9.62	±0.89	6	2.14	±0.35	6	10.09	±0.77	6	1.00	±0.17	6	4.63	±0.31	6	1.5	±0.23
	F	1	7.81		1	2.08		1	12.98		1	0.91		1	4.72		1	1.27	
	Total	7	9.36	±1.06	7	2.13	±0.32	7	10.5	±1.29	7	0.99	±0.16	7	4.65	±0.28	7	1.47	±0.26
<i>snethlageae</i>	M	5	10.62	±0.97	5	2.31	±0.34	5	12.49	±1.59	5	1.04	±0.1	5	4.73	±0.43	5	1.38	±0.1
	F	5	10.92	±1.2	5	7.33	±4.65	5	12.08	±2.00	5	0.95	±0.19	5	4.59	±0.28	5	1.19	±0.26
	Total	10	10.77	±1.04	10	2.26	±0.39	10	12.29	±1.71	10	1.00	±0.15	10	4.66	±0.35	10	1.28	±0.21

Táxon	Sexo	CMP			LMP			CMD			LMD			CMC			LMC		
		N	Média	DP															
<i>devius</i>	M	1	8.32		1	2.07		1	11.29		1	0.87		1	5.01		1	1.34	
	F	3	9.4	$\pm 0.88$	3	1.78	$\pm 0.55$	3	11.05	$\pm 0.36$	3	0.87	$\pm 0.25$	3	4.47	$\pm 0.36$	3	1.37	$\pm 0.21$
	Total	4	9.13	$\pm 0.9$	4	1.85	$\pm 0.47$	4	11.11	$\pm 0.32$	4	0.87	$\pm 0.2$	4	4.61	$\pm 0.39$	4	1.36	$\pm 0.17$
<i>napensis</i>	M	12	10.22	$\pm 1.06$	12	2.06	$\pm 0.33$	12	10.91	$\pm 0.88$	12	1.07	$\pm 0.31$	12	4.36	$\pm 0.36$	12	1.33	$\pm 0.26$
	F	9	10.81	$\pm 0.81$	9	2.35	$\pm 0.3$	9	11.08	$\pm 0.73$	9	1.18	$\pm 0.3$	9	4.6	$\pm 0.47$	9	1.26	$\pm 0.15$
	Total	22	10.53	$\pm 0.99$	22	2.17	$\pm 0.34$	22	11.01	$\pm 0.79$	22	1.11	$\pm 0.29$	22	4.53	$\pm 0.5$	22	1.29	$\pm 0.22$
<i>successor</i>	M	14	10.78	$\pm 0.87$	14	2.48	$\pm 0.25$	14	11.68	$\pm 1.89$	14	1.05	$\pm 0.3$	14	5.03	$\pm 0.83$	14	1.36	$\pm 0.17$
	F	8	11.57	$\pm 1.16$	8	2.58	$\pm 0.32$	8	11.64	$\pm 2.3$	8	1.12	$\pm 0.26$	8	4.77	$\pm 0.48$	8	1.42	$\pm 0.23$
	Total	22	11.07	$\pm 1.03$	22	2.49	$\pm 0.28$	22	11.67	$\pm 1.99$	22	1.08	$\pm 0.28$	22	4.93	$\pm 0.72$	22	1.38	$\pm 0.19$
<i>notabilis</i>	M	2	11.89	$\pm 1.21$	2	3.41	$\pm 0.27$	2	11.36	$\pm 0.94$	2	1.88	$\pm 0.25$	2	5.31	$\pm 0.4$	2	1.67	$\pm 0.26$
	F	1	11.61		1	2.98		1	12.53		1	1.51		1	5.47		1	1.45	
	Total	4	11.67	$\pm 0.75$	4	3.26	$\pm 0.25$	4	11.77	$\pm 0.77$	4	1.78	$\pm 0.23$	4	5.46	$\pm 0.3$	4	1.59	$\pm 0.18$

Táxon	Sexo	No. estrias cabeça			No. estrias peito			No. estrias dorso		
		N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP
<i>multostriatus</i>	M	2	5.00	$\pm 0.00$	2	3.00	$\pm 0.00$	2	1.5	$\pm 0.7$
	F	2	5.00	$\pm 0.00$	2	3.5	$\pm 0.7$	2	2.00	$\pm 0.00$
	Total	4	5.00	$\pm 0.00$	4	3.25	$\pm 0.5$	4	1.75	$\pm 0.5$
<i>taxon novum 2</i>	M	18	4.55	$\pm 1.04$	18	3.33	$\pm 0.84$	18	1.83	$\pm 0.92$
	F	11	5.36	$\pm 1.12$	11	3.54	$\pm 1.29$	11	1.81	$\pm 0.75$
	Total	29	4.86	$\pm 1.12$	29	3.41	$\pm 1.01$	29	1.82	$\pm 0.84$
<i>probatus</i>	M	20	4.7	$\pm 1.17$	20	3.35	$\pm 0.74$	20	1.35	$\pm 0.74$
	F	11	5.18	$\pm 1.32$	11	3.27	$\pm 1.1$	11	1.63	$\pm 0.8$
	Total	31	4.87	$\pm 1.23$	31	3.32	$\pm 0.87$	31	1.45	$\pm 0.36$
<i>procurvoides</i>	M	14	5.28	$\pm 1.13$	14	3.28	$\pm 1.58$	14	0.64	$\pm 0.63$
	F	8	4.37	$\pm 0.73$	8	3.00	$\pm 0.75$	8	1.00	$\pm 0.75$
	Total	23	4.95	$\pm 1.06$	23	3.17	$\pm 1.3$	23	0.78	$\pm 0.67$
<i>sanus</i>	M	15	5.26	$\pm 1.33$	15	3.33	$\pm 0.89$	15	1.73	$\pm 0.79$
	F	8	5.5	$\pm 1.19$	8	3.5	$\pm 0.75$	8	1.25	$\pm 0.46$
	Total	29	5.27	$\pm 1.33$	29	3.58	$\pm 0.94$	29	1.34	$\pm 0.81$
<i>taxon novum 1</i>	M	6	5.33	$\pm 1.03$	6	2.66	$\pm 0.51$	6	0.5	$\pm 0.83$
	F	1	5.00		1	3.00		1	1.00	
	Total	7	5.28	$\pm 0.95$	7	2.71	$\pm 0.48$	7	0.57	$\pm 0.78$
<i>snethlageae</i>	M	5	6.00	$\pm 1.41$	5	3.4	$\pm 0.84$	5	1.6	$\pm 0.54$
	F	5	5.2	$\pm 1.09$	5	3.00	$\pm 0.7$	5	1.8	$\pm 0.83$
	Total	10	5.6	$\pm 1.26$	10	3.2	$\pm 0.78$	10	1.7	$\pm 0.67$
<i>devius</i>	M	1	4.00		1	4.00		1	2.00	
	F	3	4.66	$\pm 1.52$	3	2.66	$\pm 0.57$	3	2.00	$\pm 1.00$
	Total	4	4.5	$\pm 1.29$	4	3.00	$\pm 0.81$	4	2.00	$\pm 0.81$
<i>napensis</i>	M	12	5.41	$\pm 1.16$	12	2.91	$\pm 0.79$	12	2.00	$\pm 0.85$
	F	9	5.88	$\pm 1.16$	9	3.00	$\pm 0.7$	9	2.33	$\pm 0.86$
	Total	22	5.63	$\pm 1.13$	22	2.95	$\pm 0.72$	22	2.09	$\pm 0.86$

Táxon	Sexo	No. estrias cabeça			No. estrias peito			No. estrias dorso		
		N	Média	DP	N	Média	DP	N	Média	DP
<i>notabilis</i>	M	2	6.00	$\pm 0.00$	2	3.00	$\pm 1.41$	2	2.5	$\pm 1.7$
	F	1	6.00		1	3.00		1	2.00	
	Total	4	6.25	$\pm 0.5$	4	3.00	$\pm 0.81$	4	2.25	$\pm 0.5$
	M	14	4.5	$\pm 0.75$	14	3.00	$\pm 0.55$	14	1.57	$\pm 0.51$
<i>successor</i>	F	8	4.62	$\pm 1.3$	8	3.25	$\pm 0.46$	8	1.15	$\pm 0.64$
	Total	22	4.54	$\pm 0.96$	22	3.09	$\pm 0.52$	22	1.4	$\pm 0.59$