



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

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA, VOCAL E GENÉTICA NA ESPÉCIE  
POLITÍPICA *LEPIDOCOLAPTES ALBOLINEATUS* (AVES –  
DENDROCOLAPTIDAE)**

**ELINETE BATISTA RODRIGUES**

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 de grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Aleixo

Belém – PA

2008

ELINETE BATISTA RODRIGUES

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA, VOCAL E GENÉTICA NA ESPÉCIE  
POLITÍPICA *LEPIDOCOLAPTES ALBOLINEATUS* (AVES –  
DENDROCOLAPTIDAE)**

Belém – PA

2008



ELINETE BATISTA RODRIGUES

**VARIAÇÃO MORFOLÓGICA, VOCAL E GENÉTICA DA  
ESPÉCIE POLITÍPICA *LEPIDOCOLAPTES*  
*ALBOLINEATUS* (AVES – DENDROCOLAPTIDAE)**

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.

**Orientador: Prof. Dr. Alexandre Aleixo**

Coordenação de Zoologia, MPEG

**Prof. Dr José Maria Cardoso da Silva**

Conservação Internacional

**Prof. Dr. Luis Fábio Silveira**

Universidade de São Paulo, USP

**Prof. Dr. Marcos Pérsio Dantas Santos**

Universidade Federal do Piauí

**Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli**

Unesp, Faculdade de Ciências

Belém – PA

2008

## **i – DEDICATÓRIA**

Aos amores da minha vida: meu pai e minha mãe. Aos meus irmãos, sobrinhos e cunhado (as), que mais uma vez me apoiaram nessa conquista. Sem dúvida merecem mais do que isso.

## ii – AGRADECIMENTOS

Sou imensamente grata a Alexandre Aleixo, pela orientação, incentivo, paciência e principalmente pela confiança que depositou em mim com o desafio do desenvolvimento deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro durante estes dois anos de pesquisas.

Ao Smithsonian Institution, que além de dar-me suporte financeiro para visita às coleções americanas, também possibilitou a minha estadia nesse museu para realizar minhas análises.

Agradeço imensamente ao meu “sponsor” Terry Chesser do Smithsonian Institution, primeiro por aceitar e defender meu projeto, e também por todo apoio dado durante minha estadia em Washington D. C, principalmente nos momentos mais difíceis que inoportunamente passei.

Aos curadores e assistentes de curadoria das coleções norte-americanas Joel Cracraft e Paul Sweet (AMNH), John Bates (FMNH), James Dean (USNM), R.T. Brumfield e D. Dittmann (LSUZM) e Stephen Roger (CMNH), Nathan Rice (ANSP), pelo empréstimo de todo material que consultei.

Ao Dr. James Dean (USNM), Claudia Angle, Carla Dove, Cris Milesnky, Brian Schimidt e Christina Ghebard, por ter facilitado meu trabalho nas dependências da coleção ornitológica. Em especial Cris Milensky que me ajudou com as fotografias, Brian e Christina, por me hospedarem na sua maravilhosa casa em Maryland, além de todo o cuidado e atenção que tiveram comigo enquanto estive com eles.

Ao Dr. Luis Fábio Silveira curador da Coleção de Aves do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

A Prof<sup>a</sup> Paula Schneider, Prof<sup>o</sup>. Evonildo Gonçalves e Prof<sup>o</sup>. Artur Silva, que foram extremamente bem receptivos permitindo o uso da infra-estrutura do Laboratório de Polimorfismo do DNA (LPDNA). Em especial aos colegas: Socorro, Nira, Soraya, Tibério e Leonardo, sempre pacientes e dispostos a me ajudar sempre que precisava.

Ao Luciano Naka (LSU), pelo envio de seqüências, e ao Andrew Whittaker, com a ajuda na identificação das vocalizações.

A Monik e Daniel, duas pessoas maravilhosas que conheci no Smithsonian e que me ajudaram muito como meus intérpretes (risos) e ainda foram os responsáveis pelo *city tour* que fiz em Washignton D. C. Valeu mesmo!

Aos amigos da turma de Pós-Graduação, Cleuton, Fernanda, Maya, Fabrício, Patricia, Claudeth, Dijane, Alex, Stepheson, Paulo, Jerriane, Gláucia, Elaine, Andreza, José Roberto.

Aos meus queridos amigos ornitólogos do Goeldi: Fátima Lima, Guilherme, Lincoln, Marcelo, João, Carla Bedran, Romina, Adriana e Dudu. Em especial minha amigona “arretada” Inês Serrano, que me deu toda força em praticamente todas as etapas da dissertação. Adoro você amiga!

Aos meus amigos do LZUFPI, onde tudo começou e com certeza todos torceram muito pra eu chegar aqui: Marcelo, Vitor, Eduardo, Wáldima, Cris, Silvia, Camila, Mônica, Lise, Cleuton, Neto, Adão e Douglinha (*in memorian*)

Aos pesquisadores John Bates (FMNH), Jason Weckstein, (FMNH), Marcos Pérsio, meu primeiro orientador (UFPI) e agora amigos de grandes Expedições

Ornitológicas (Caxiuanã, Urucu e Japurá) das quais tive oportunidade de participar no decorrer do curso, e claro, fizeram toda diferença para o meu conhecimento sobre as aves da Amazônia.

À minha família torta da “República Baixaria” Marco Antonio (“meu coração”), Raulzito, Sidnei, Hermes, Maya (minha irmãzinha siamesa) e mais recentemente a Anne, que tiveram presentes em todos os momentos, desde baladas em todos os cantos de Belém até em momentos mais sérios e de responsabilidades, e ainda suportar a minha oscilação de humor na finalização desse trabalho. Amo demais vocês!

Um agradecimento especial ao Marco Antonio, com quem compartilhei quase 24 horas por dia e as noites de insônia regada a chá verde e conversas às vezes nada a ver, mas que foram momentos de pura descontração e motivos de muitas risadas. Obrigada coração!

À minha verdadeira família, que sem dúvida é a razão da minha vida: em especial meus pais Nestor e Lourdes, aos meus irmãos: Wellington, Elizabeth, Nestor Filho e Alberto, por todo o apoio que ofereceram durante todo esse tempo pra essa “doída que gostava de estudar passarinhos”.

**MUITO OBRIGADA!**

### iii – SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	iv
<b>RESUMO</b> .....	v
<b>ABSTRACT</b> .....	vi
<b>1.0 INTRODUÇÃO</b> .....	15
1.1 Variação geográfica de espécies na Amazônia.....	19
1.2 Áreas de endemismo na Amazônia.....	21
1.3 O problema do conceito de Espécie.....	23
1.4 Taxonomia de <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> .....	26
<b>2.0 – OBJETIVOS</b> .....	30
<b>3.0 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	31
3.1 – Análise molecular.....	31
3.2 – Análise morfológica .....	34
3.2.1 – Caracteres morfométricos .....	36
3.2.2 – Caracteres de Plumagem.....	38
3.2.3 – Caracteres de plumagem de variação discreta.....	38
3.2.4 - Análise estatística .....	40
3.3 – Vocalizações.....	42
<b>4.0 – RESULTADOS</b> .....	44
4.1 – Análise Molecular.....	44
4.2 – Análise Morfológica.....	52
4.2.1 – Análise discriminante entre todos os táxons.....	5
4.3 – Caracterização morfológica e taxonômica das unidades evolutivas de <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> reconhecidas pela filogenia molecular.....	57

<b>5.0 – VOCALIZAÇÕES</b> .....	61
<b>6.0 – DISCUSSÃO</b> .....	72
6.1 – Taxonomia e Sistemática da espécie politípica <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> .....	74
6.1.1. – Clado 1 : <i>Lepidocolaptes fuscicapillus</i> .....	76
6.1.2. – Clado 2: <i>Lepidocolaptes layardi</i> .....	77
6.1.3 – Clado 3 – <i>Lepidocolaptes taxon novum</i> .....	79
6.1.4. –Clado 4: <i>Lepidocolaptes duidae</i> .....	80
6.1.5 – Clado 5 <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> .....	81
<b>7.0 – BIOGEOGRAFIA E EVOLUÇÃO</b> .....	83
<b>8.0 – CONCLUSÕES</b> .....	87
<b>9.0 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	88
<b>10 – APÊNDICES</b> .....	97

#### iv - LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Distribuição de <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> na America do Sul.....	18
Figura 2 – Mapa com as localidades tipo das subespécies da espécie politípica <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> .....	29
Figura 3 – Distribuição geográfica dos espécimes de <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> estudados.....	35
Figura 4 – Ilustração dos caracteres morfométricos analisados.....	37
Figura 5 – Ilustração dos Caracteres de plumagem analisados.....	39
Figura 6 – Filogeografia das populações da espécie politípica <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> com base no gene mitocondrial ND2.....	46
Figura 7 - Distribuição dos táxons atualmente agrupados na espécie politípica <i>L. albolineatus</i> reconhecendo as populações monofiléticas.....	50
Figura 8 – Ilustração dos espécimes adultos representantes dos clados 1-5 reconhecidos pela filogeografia das populações da espécie politípica <i>Lepidocolaptes albolineatus</i> ....	51
Figura 9 – Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da análise discriminante canônica independente de tamanho, dos espécimes da espécie politípica <i>L. a. albolineatus</i> .....	56
Figura 10 – Espectrograma da população correspondente ao Clado 1 da espécie politípica <i>L. albolineatus</i> .....	63
Figura 11 – Espectrograma da população correspondente ao Clado 2 da espécie politípica <i>L. albolineatus</i> .....	65
Figura 12 – Espectrograma da população correspondente ao Clado 3 da espécie politípica <i>L. albolineatus</i> .....	67

Figura 13 – Espectrograma da população correspondente ao Clado 4 da espécie politípica <i>L. albolineatus</i> .....	69
Figura 14 – Espectrograma da população correspondente ao Clado 5 da espécie politípica <i>L. albolineatus</i> .....	71
Figura 15 - Distribuição geográfica dos táxons reconhecidos com válidos neste trabalho.....	84

## v – RESUMO

*Lepidocolaptes albolineatus* (Aves: Dendrocolaptidae) é uma espécie biológica politípica, constituída pelos seguintes táxons: *L. a. albolineatus*, que ocorre na Área de Endemismo (AE) Guiana, *L. a. duidae* (AE Imeri), *L. a. fuscicapillus* (AE Rondônia), *L. a. madeirae* (AE Rondônia) e *L. a. layardi* (AEs Tapajós, Xingu e Belém). Os objetivos deste trabalho foram: (1) revisar a validade e a diagnosabilidade dos táxons atualmente agrupados em *L. albolineatus* com base em caracteres morfológicos, vocais e moleculares e (2) reavaliar os limites interespecíficos entre estes táxons. Foram mensurados 150 espécimes depositados em 8 museus do Brasil e EUA. Para a análise molecular, foram seqüenciados um total de 940 pb do gene mitocondrial ND2 para 35 indivíduos de todos os táxons de *L. albolineatus*. As análises filogenéticas foram realizadas nos programas PAUP 4.0 b 10 e MrBayes 3.1 utilizando-se os métodos de parcimônia (MP), máxima verossimilhança (MV) e inferência Bayesiana. A combinação de dados morfológicos e moleculares revelou a existência de 5 clados fortemente apoiados estatisticamente: clado 1 (agrupando indivíduos da AE Rondônia), clado 2 (agrupando espécimes das AE Belém, Xingu e Tapajós), clado 3 (incluindo espécimes da AE Inambari), clado 4 (incluindo indivíduos da AE Imeri) e clado 5 (agrupando indivíduos da AE Guiana). Todos os clados corresponderam a táxons já nomeados, exceto o clado 3 para o qual nenhum nome válido se encontra disponível, já que o nome *fuscicapillus* na verdade se aplica ao clado 1 e, portanto, deve ser considerado sinônimo sênior de *madeirae*. A principal separação genética e morfológica em *L. albolineatus* acontece entre o táxon nominal e os demais, embora cada um dos 5 clados possa ser considerado uma espécie distinta (com base

no Conceito Filético Geral de Espécie) através de uma combinação única de caracteres morfológicos, vocais e moleculares diagnósticos.

## vi – ABSTRACT

*Lepidocolaptes albolineatus* (Aves: Dendrocolaptidae) is a polytypic biological species including the following taxa: *L. a. albolineatus* occurring in the Guiana Area of Endemism (hereafter AE), *L. a. duidae* (Imeri AE), *L. a. fuscicapillus* and *L. a. madeirae* (both in the Rondônia AE), and *L. a. layardi* (Tapajós, Xingu, and Belém AEs). The main goals of the present study were: (1) review the validity and diagnoses of the taxa grouped under *L. albolineatus* based on a combination of morphological, vocal, and molecular characters, and (2) re-evaluate inter-specific limits between among those taxa. A total of 150 specimens deposited in Brazilian and North American collections were measured. In the molecular analysis a total of 940 bp of the mitochondrial gene ND2 belonging to 35 individuals representing all taxa of *L. albolineatus* was sequenced. PAUP 4.0 b 10 and MrBayes 3.1 were used to generate phylogenetic trees under parsimony, maximum likelihood, and Bayesian approaches. Morphological and molecular data strongly supported the existence of five natural populations (clades) within *L. albolineatus*: clade 1 (grouping populations from the Rondônia AE), clade 2 (including populations of the Belém, Xingu, and Tapajós AEs), clade 3 (including specimens from the Inambari AE), clade 4 (grouping specimens from the Imeri AE), and clade 5 (including specimens of the Guiana AE). All clades corresponded to already named taxa, except clade 3, which has no valid name yet since the name *fuscicapillus* is in fact applicable to clade 1, and therefore must be considered the senior synonymous of *madeirae*. The main genetic and morphological separation in *L. albolineatus* occurs between the nominate taxon (clade 5) and all remaining taxa

and clades, although each clade recognized in the analysis can be regarded as a separate species under the General Lineage Species Concept, since they are all mutually diagnosed based on a combination of morphological, vocal, and genetic characters.

## 1 – INTRODUÇÃO

A avifauna amazônica é a mais rica do mundo, com cerca de 1.300 espécies, dentre as quais, 265 são endêmicas (Mittermeier *et al.* 2003). Apesar do conhecimento sobre avifauna nessa região ser o maior dentre os grupos biológicos, vários estudos têm revelado a existência de muitas lacunas, pois novas espécies de aves continuaram a ser descritas nas últimas décadas, especialmente no Brasil (Silveira e Olmos 2007).

O entendimento da natureza das espécies tem profundo significado para a evolução e estudos biológicos comparativos, pois estes dependem de uma taxonomia que delimite adequadamente unidades evolutivas e de hipóteses filogenéticas, que descrevam acuradamente as relações históricas entre as unidades (Zink e 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 examinadas.

Um número ainda maior de estudos revelou que muitas espécies com ampla distribuição na bacia Amazônica são na verdade compostas por um complexo de espécies (Bierregaard *et al.* 1997, Krabbe *et al.* 1999, Aleixo 2002, 2004, Zimmer 2002), ou seja, por populações alopátricas ou parapátricas bastante diferenciadas vocal e geneticamente, que se comportam evolutivamente como espécies independentes. Portanto, é certo que novos estudos taxonômicos deverão revelar uma diversidade muito maior do que aquela conhecida atualmente para a avifauna Amazônica.

As aves da família Dendrocolaptidae (arapaçus) compreendem 13 gêneros e cerca de 50 espécies, fazendo parte da irradiação de aves passeriformes endêmicas da região Neotropical (Raikow 1994). Os Dendrocolaptidae constituem uma linhagem

altamente especializada dentro da irradiação dos suboscines do Novo Mundo sendo considerados grupo irmão da família Furnariidae, excluindo-se o gênero *Sclerurus* (Irestedt *et al.* 2004). Ao contrário dos Furnariidae, os Dendrocolaptidae tiveram sua maior diferenciação na Amazônia.

Em Dendrocolaptidae o porte varia consideravelmente, sendo a menor espécie *Glyphorynchus spirurus*, pesando cerca de 14,4 gramas e a maior podendo chegar a 120 gramas, como é o caso de *Xiphocolaptes promeropyrhynchus* (Sick 1997).

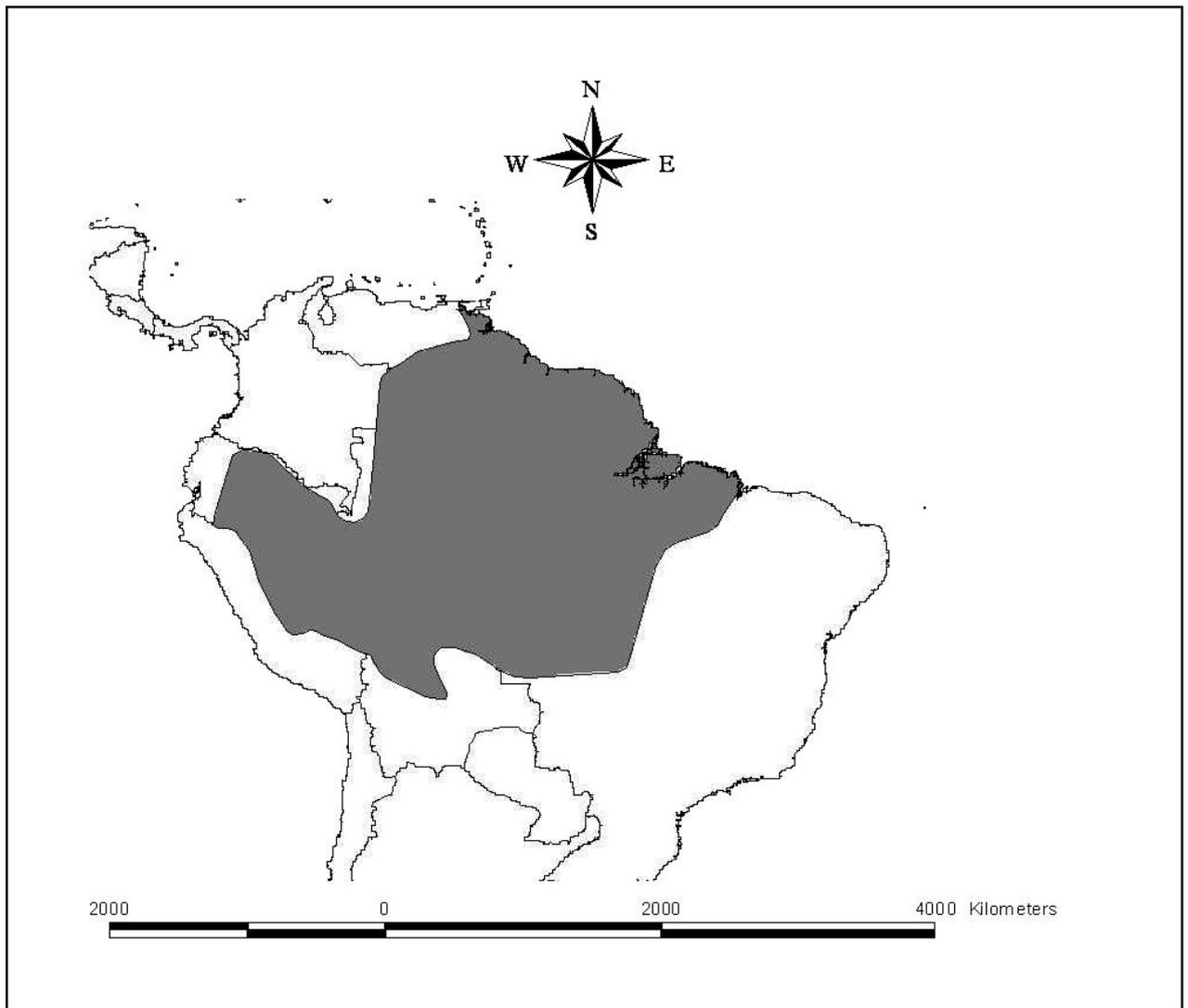
O gênero *Lepidocolaptes* compreende de oito a nove espécies de arapaçus (dependendo da taxonomia adotada), sendo que a maioria habita áreas florestadas, principalmente o dossel, como no caso de *Lepidocolaptes albolineatus*, mas também ambientes abertos como *L. angustirostris* e *L. souleyetti* (Garcia-Moreno e Silva 1997, Marantz *et al.* 2003). As espécies deste gênero são de tamanho médio dentro da família e distribuem-se do México até Argentina (Ridgely e Tudor 1994), apresentando um padrão de plumagem críptica, o que normalmente pode dificultar a sua diagnose com base somente em caracteres morfológicos.

A espécie biológica politípica *Lepidocolaptes albolineatus* (*sensu* Zimmer 1934) pode ser encontrada por toda Bacia Amazônica (Figura 1) e inclui cinco subespécies: 1) *L. a. albolineatus*, que ocorre no nordeste da Amazônia, no escudo guianense, cuja distribuição coincide com a área de endemismo Guiana (Silva *et al.* 2005); 2) *L. a. duidae* do noroeste da Amazônia e sopé dos Tepuis, que ocorre na área de endemismo Imeri; 3) *L. a. fuscicapillus*, do sudoeste da Amazônia entre o sopé dos Andes e a margem direita do rio Madeira no Brasil, e no norte da Bolívia na área de endemismo Inambari; 4) *L. a. madeirae*, encontrado no sul e centro da Amazônia brasileira, no interflúvio do Madeira-Tapajós, na área de endemismo Rondônia e 5) *L. a.*

*layardi*, que ocorre no sudeste da Amazônia brasileira, ao sul do rio Amazonas e a leste do rio Tapajós nas áreas de endemismo Tapajós, Xingu e Belém (Marantz *et al.* 2003).

Hipóteses filogenéticas já publicadas sugerem, alternativamente, que *L. albolineatus* seria o táxon irmão de *Lepidocolaptes souleyetti*, *L. affinis* ou *L. lacrymiger* (Garcia-Moreno e Silva 1997). No entanto, estudos baseados na morfologia têm sugerido que *L. albolineatus* seria a espécie irmã de um grupo incluindo *L. angustirostris* e *L. leucogaster* (Marantz *et al.* 2003).

Ecologicamente, essa espécie faz parte de um grupo de aves amazônicas encontrada em dossel de florestas em diferentes estágios sucessionais, sendo normalmente vista acompanhando bandos mistos de aves (Marantz *et al.* 2003).



**Figura 1** – Distribuição de *Lepidocolaptes albolineatus* (área marcada em cinza escuro) na América do Sul. Mapa modificado de Ridgely (2003).

A presente dissertação envolveu a análise de táxons crípticos, de difícil diagnose e a reavaliação de seus *status* taxonômico. Essa abordagem tem grande importância por constituir a base para uma reavaliação acurada da riqueza do patrimônio biológico da região Neotropical e, mais especificamente, da Amazônia, onde acredita-se haver uma sub-estimativa crônica da sua biodiversidade (Lewinsohn e Prado 2005).

## 1.1 – Variação geográfica de espécies na Amazônia

O padrão de variação geográfica apresentado por muitos organismos, assim como os fatores responsáveis pelo seu surgimento e manutenção, representam um tema central nos debates sobre a natureza das espécies e os processos de especiação (Gould e Johnston 1972).

Mayr (1969) definiu variação geográfica como a “ocorrência de diferenças entre populações de uma espécie, que estão segregadas espacialmente”. A interpretação biológica da variação biológica intra-específica vem sofrendo, ao longo da história da sistemática, uma profunda mudança conceitual, que foi marcada pela transição de um pensamento tipológico para um pensamento populacional (Mayr 1986, 2001). O pensamento tipológico não foi predominante somente nas ciências biológicas, mas em praticamente todas as ciências naturais desde a obra de Platão até mesmo depois da publicação de *On the origin of species by means of Natural Selection*, por Charles Darwin em 1859, que marca o início da transição entre estas duas correntes de pensamentos nas ciências biológicas. O pensamento tipológico, também conhecido como essencialismo, postula que o mundo consiste de um número limitado de classes de entidades e que apenas o tipo de cada classe representa a realidade, e todas as variações ao redor deste tipo são consideradas deformações da realidade, desprovidas, portanto de informação e sendo irrelevantes (Mayr 2001). O pensamento populacional, através da teoria evolucionista, inverte completamente essa visão de mundo ao atribuir grande importância à variação biológica, uma vez que, nessa linha de pensamento, a variação apresentada por indivíduos de uma mesma espécie representa o substrato e o produto do processo evolutivo, sendo, portanto, o fenômeno essencial da evolução (Bowler 1984).

Vários tipos de variação geográfica na Amazônia ilustram os processos de especiação alopátrica (Haffer 1974). O postulado recente incremento nas taxas de especiação e diferenciação da fauna pode ter sido causado pela flutuação climática associada a mudanças na 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 na região Neotropical (Haffer 1974). De forma alternativa, estudos recentes 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 e Rossetti 2007). Embora numerosas hipóteses biogeográficas já tenham sido formuladas, um número ainda relativamente pequeno de estudos têm analisado os padrões filogenéticos dos táxons Neotropicais (Haffer 1985; Raikow 1994; Avila-Pires 1995, Marks *et al.* 2002; Ericson *et al.* 2003; Aleixo 2004; Cheviron 2005; Aleixo e Rossetti 2007).

## 1.2 - As áreas de endemismo na Amazônia

O conceito de áreas de endemismo é muito importante para a compreensão de processos evolutivos históricos, pois estas são unidades geográficas básicas para a reconstrução da história evolutiva da biota de uma determinada região. Além disso, as áreas de endemismo abrigam um conjunto único e insubstituível de espécies e são, portanto, regiões prioritárias para o estabelecimento de programas de conservação (Silva *et al.* 2005).

As áreas de endemismo são identificadas a partir da presença de vários táxons cujas distribuições sejam coincidentes e restritas a um determinado espaço geográfico. O primeiro a propor uma divisão da Amazônia em centros de endemismo foi Wallace (1852), dividindo a Amazônia em quatro áreas (que ele denominou de “distritos”) com base na distribuição dos primatas: (a) Guiana, (b) Equador, (c) Peru e (d) Brasil. As bordas destas áreas de endemismo correspondiam aos rios Amazonas-Solimões, Negro, e Madeira. A hipótese de Wallace foi apoiada por vários estudos de vários grupos de vertebrados como também pela re-análise das informações atualizadas sobre os primatas amazônicos (Avila Pires 1995, Silva e Oren 1996, Silva *et al.* 2005).

Haffer (1969), examinando as distribuições das aves, propôs seis áreas de endemismo, refinando assim as áreas identificadas por Wallace. Assim, a área Guiana permaneceu como uma área de endemismo distinta; a área Equador foi dividida em duas áreas de endemismo (Imeri e Napo); a área Peru foi renomeada Inambari e a área Brasil foi dividida em duas áreas (Rondônia e Belém). Cracraft (1985) fez uma análise mais detalhada das distribuições das aves na América do Sul e chegou quase a mesma conclusão que Haffer no que diz respeito ao número de áreas de endemismo na Amazônia. A única diferença foi que Cracraft reconheceu mais uma área de endemismo

na Amazônia Oriental, que foi denominada de Pará, para toda a região entre os rios Tocantins e Tapajós.

A partir da publicação do trabalho de Morrone (1994), vários estudos foram feitos para avaliar a proposta destas sete áreas de endemismo utilizando a nova metodologia desenvolvida por este autor. Em todos os estudos, a divisão da Amazônia em sete áreas de endemismo foi apoiada. Mais recentemente, Silva *et al.* (2002) analisaram novas informações sobre a distribuição e taxonomia de aves e sugeriram que a área de endemismo Pará é, de fato, composta por duas áreas bem distintas, cada qual com o seu próprio conjunto de espécies endêmicas, que foram nomeadas de Xingu e Tapajós (Silva *et al.* 2005).

Desta forma, oito grandes áreas de endemismo podem ser reconhecidas para vertebrados terrestres na Amazônia. As áreas de endemismo reconhecidas para subespécies de borboletas florestais e para espécies de plantas vasculares são geralmente coincidentes ou estão contidas dentro das oito áreas de endemismo de vertebrados terrestres, indicando assim uma boa congruência espacial entre os padrões de endemismo de diferentes grupos taxonômicos. (Silva *et al.* 2005).

As áreas de endemismo na Amazônia variam consideravelmente em extensão, desde a pequena Belém (201.541 km<sup>2</sup>) até a enorme Guiana (1.700.532 km<sup>2</sup>). As outras possuem as seguintes extensões: Imeri (679.867 km<sup>2</sup>), Napo (508.104 km<sup>2</sup>), Inambari (1.326.684 km<sup>2</sup>), Rondônia (675.454 km<sup>2</sup>), Tapajós (648.862 km<sup>2</sup>) e Xingu (392.468 km<sup>2</sup>). O número e os limites das áreas de endemismo na Amazônia devem ser vistos como hipóteses de trabalho, exigindo constante reavaliação quando novos dados taxonômicos e biogeográficos de diferentes grupos de organismos tornam formalmente disponíveis. É possível prever, por exemplo, que algumas áreas de endemismo, como

Guiana, Imeri e Inambari, serão subdivididas em uma ou mais áreas de acordo com o aumento do conhecimento sobre suas biotas (Silva 2005).

### **1.3 – O Problema do conceito de espécie**

O tratamento taxonômico de muitas espécies, principalmente daquelas politípicas, depende fundamentalmente do que entendemos por 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). E apesar da grande quantidade de conceitos de espécie existentes, dois conceitos dominam a literatura ornitológica, o conceito biológico (CBE) e o conceito filogenético de espécie (CFE).

Segundo Mayr (1942) o CBE define como espécies grupos de populações naturais, atual ou potencialmente intercruzantes e reprodutivamente isoladas de outros grupos, ou ainda, como uma comunidade reprodutiva de populações (reprodutivamente isolada de outras) que ocupa um nicho específico na natureza (Mayr 1988). O CFE, por sua vez, define espécie como o menor grupo diagnosticável de organismos individuais, entre os quais há um padrão parental de ancestralidade e descendência (Cracraft 1983). Portanto, em tese, a diagnose de uma determinada espécie filogenética pode ocorrer com base em apenas um único caráter ou até mesmo com base numa única substituição de nucleotídeo (Zink e McKittrick 1995). Dessa forma, o CFE é o reconhecimento evolutivo basal de um táxon como espécie (Cracraft 1983), portanto, grupos de indivíduos com trajetórias evolutivas independentes podem ser chamados de espécie (Zink e McKittrick 1995). Esse conceito faz lembrar muito o Conceito Evolutivo de

Espécie (CEE) (e.g., Wiley 1981; Frost e Hill 1990). Diferenças entre o CFE e o CEE são mostradas no trabalho de Barrowclough e Gutierrez (1990).

Alguns autores têm argumentado que os diferentes conceitos são propostos para acomodar as diferentes situações e processos evolutivos (Zink e McKittrick 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 CFE (Zink e McKittrick 1995). Por outro lado, há cientistas que não apóiam o CFE, alegando problemas na identificação de espécies filogenéticas, principalmente no campo, onde uma determinada espécie pode variar geneticamente e ser considerada uma espécie válida, porém ser fenotipicamente idêntica a uma outra espécie aparentada (Cheverson *et al.* 2005).

Segundo de Queiroz (1998), na realidade todos os “conceitos” de espécie propostos até o momento, são variações de um único conceito de espécie, uma vez que todos eles explícita ou implicitamente consideram espécies segmentos de linhagens evolutivas de níveis populacionais.

As diferenças conceituais que marcaram as distinções entre os “conceitos” de espécie mais utilizados recentemente na ornitologia, como 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 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).

Portanto, ao invés de “conceitos” de espécie, de Queiroz (1998) advoga que o CBE e o 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, porque elas são usadas como unidades básicas em análises em várias disciplinas da biologia como biogeografia, ecologia e macro evolução (Sites e Marshall 2004). Portanto, pesquisas sobre a história evolutiva de populações agrupadas dentro de uma mesma espécie biológica são essenciais para assegurar que os limites inter-específicos formalmente reconhecidos para a espécie sejam consistentes com os padrões fundamentais de evolução do grupo (Watson 2005).

#### 1.4 – Taxonomia de *Lepidocolaptes albolineatus*

*Lepidocolaptes albolineatus* (Lafresnaye 1846) foi originalmente descrito como pertencente ao gênero *Dendrocolaptes* (*Dendrocolaptes albolineatus*), tendo como localidade tipo Caiena, na Guiana Francesa (Figura 2), conforme designado mais tarde por Cory e Hellmayr (1925).

Pelzeln (1868), descreveu *Picolaptes fuscicapillus* a partir de uma série de 4 espécimes de Engenho do Gama, no estado do Mato Grosso (Figura 2), considerando-o próximo de *L. albolineatus* e da espécie *L. affinis*, mas destes se diferenciando pelo tamanho corporal maior e pela homogeneidade na coloração e falta de marcação no alto da cabeça e pescoço (Pelzeln 1868).

O táxon *Picolaptes layardi* foi descrito por Sclater (1873) a partir de um único espécime procedente de Belém, estado do Pará, sendo considerado próximo a *fuscicapillus* principalmente devido à cor uniforme e não marcada do píleo, mas deste diferindo principalmente pelo bico mais curto e delicado e pelas estrias das partes inferiores mais largas e mais brancas (Sclater 1873).

Chapman (1919) descreveu *Trypobrotus layardi madeirae* a partir de espécimes de Porto Velho e Barão Melgaço no norte do atual estado de Rondônia, considerando-o desde o início uma população apenas um pouco diferenciada do táxon *layardi*.

A primeira proposta de reunião dos táxons atualmente considerados subespécies de *Lepidocolaptes albolineatus* numa mesma espécie biológica foi feita por Cory e Hellmayr (1925), que trataram *albolineatus* como espécie separada, mas reuniram *fuscicapillus*, *layardi* e *madeirae* numa mesma espécie biológica: *Lepidocolaptes fuscicapillus*. Os motivos principais para este tratamento foram a grande

diferenciação morfológica de *albolineatus* em relação aos demais táxons e a uma suposta intergradação entre *fuscicapillus* e *layardi* através do táxon *madeirae*, que representaria uma população intermediária (Cory e Hellmayr 1925).

Zimmer (1934), numa revisão seguinte sobre as espécies de *Lepidocolaptes* do Peru, mesmo sem analisar material topotípico, e estudando apenas um pequeno número de espécimes de várias localidades da Bolívia, Peru e Equador, notou algumas diferenças consistentes entre esta série de espécimes e o táxon *fuscicapillus*, ao qual os espécimes supostamente deveriam pertencer de acordo com a taxonomia então vigente. No entanto, devido a um número reduzido de espécimes e a uma grande variabilidade de natureza individual em alguns caracteres, Zimmer (1934) não separou taxonomicamente esta população de *fuscicapillus*. A situação foi diferente em relação a uma série de 17 espécimes da margem esquerda (norte) do alto rio Negro e da vizinhança do Monte Duida na Venezuela, que consistiu uma significativa extensão na distribuição conhecida do grupo e mostrou distinção suficiente para ser reconhecida como um táxon diferente, denominado *Lepidocolaptes albolineatus duidae*. Além de descrever este novo táxon, Zimmer (1934) reuniu numa mesma espécie biológica o táxon *albolineatus* e todos aqueles reunidos em *fuscicapillus* por Cory e Hellmayr (1925), com base numa postulada seqüência de intergradação entre táxons parapátricos que se substituíam geograficamente.

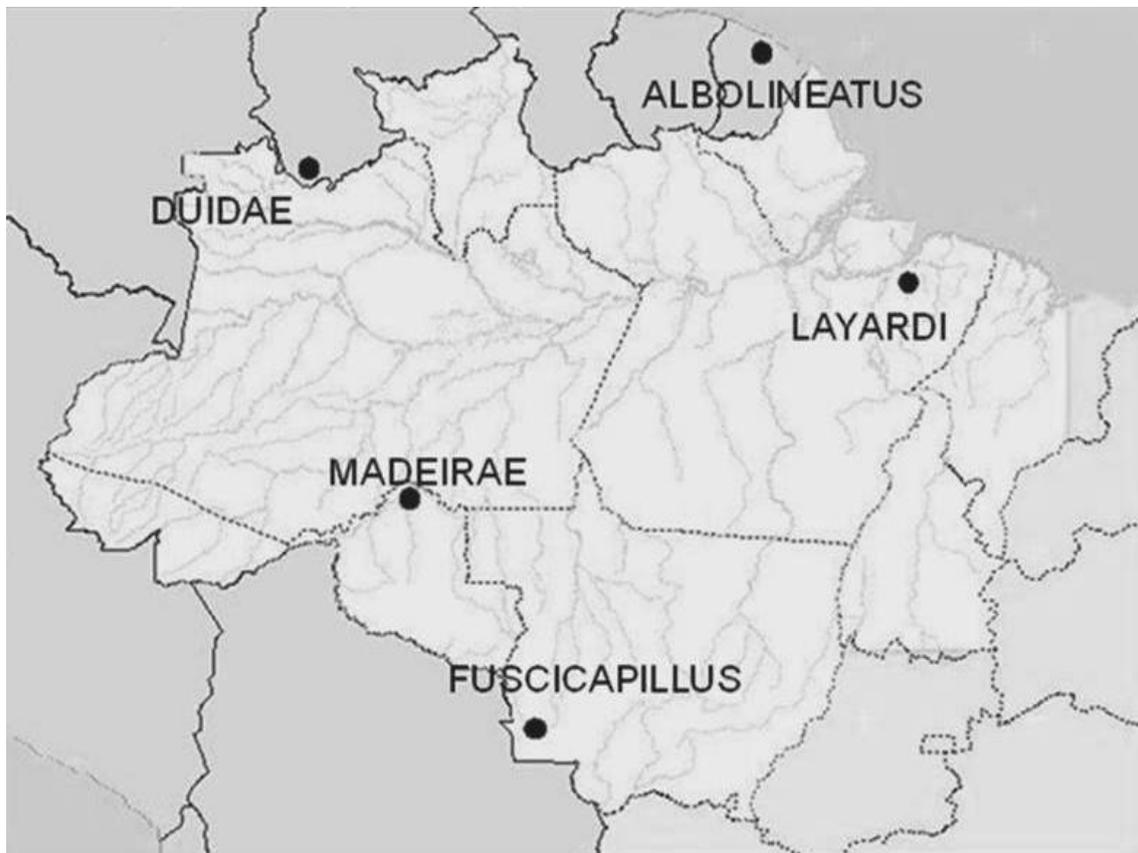
Portanto, o arranjo seguido atualmente para a espécie biológica politípica *Lepidocolaptes albolineatus* (com o tratamento dos táxons *albolineatus*, *duidae*, *fuscicapillus*, *layardi* e *madeirae* como subespécies; Marantz *et al.* 2003, CBRO 2008, SACC 2008) teve sua gênese a mais de 70 anos atrás na revisão de Zimmer (1934).

Apesar do tratamento taxonômico de Zimmer (1934) para *L. albolineatus* persistir até hoje, trabalhos de campo relativamente recentes já indicaram uma

pronunciada variação vocal entre as subespécies de *L. albolineatus* (Marantz *et al.* 2003), enfatizando a necessidade de uma nova e moderna revisão taxonômica do grupo e que incluía, além de caracteres de plumagem (os únicos utilizados até então), dados sistematizados sobre a variação vocal e molecular.

Vale ressaltar que análises espectrográficas de vocalizações têm contribuindo de forma decisiva para revisão de limites inter-específicos de várias espécies politípicas de Passeriformes suboscines, como por exemplo, *Myrmotherula surinamensis*, *Thamnophilus punctatus*, *Hemitriccus minor* e *Automolus infuscatus* (Isler *et al.* 1999, 2001, Cohn-Haft 2000, Zimmer 2002). Além disso, diversos estudos moleculares têm mostrado que subespécies válidas de muitas espécies politípicas de Passeriformes suboscines amazônicos são igualmente ou até mais divergentes entre si, do que vários pares de espécies biológicas tradicionalmente reconhecidas dentro dos mesmos gêneros (Bates *et al.* 1999, Cohn-Haft 2000, Aleixo 2002).

Portanto, é aqui apresentada uma revisão taxonômica de *L. albolineatus* baseada em um maior número de caracteres, objetivando não somente decisões taxonômicas a respeito da posição dos seus diferentes táxons, mas também para fornecer uma hipótese filogeográfica adicional para o estudo da biogeografia histórica da Amazônia.



**Figura 2** – Mapa com as localidades tipo dos táxons atualmente reconhecidos como pertencentes à espécie biológica *Lepidocolaptes albolineatus* (*sensu* Zimmer 1934).

## 2.0 – OBJETIVOS GERAIS

Foi o objetivo geral do presente estudo, revisar a taxonomia da espécie *Lepidocolaptes albolineatus* baseando-se em caracteres morfológicos, vocais e moleculares, a fim de tentar delimitar unidades evolutivas independentes que tenham relevância para conservação e estudos biogeográficos.

### Objetivos específicos

- Revisar a validade e a diagnosabilidade dos táxons atualmente agrupados em *Lepidocolaptes albolineatus*.
- Reavaliar os limites inter-específicos entre os diferentes táxons de *L. albolineatus* com base em diferentes conceitos de espécie.
- Reavaliar a variação geográfica de plumagem e caracteres morfométricos dentro da espécie politípica *L. albolineatus*.
- Esclarecer, com base numa análise molecular, as relações filogenéticas e biogeográficas entre os táxons atualmente agrupados na espécie biológica politípica *L. albolineatus*.
- Classificar qualitativamente e mapear na filogenia molecular produzida os diferentes tipos vocais entre as populações de *L. albolineatus*.
- Verificar se existe congruências entre os padrões de variação morfológica, vocal e molecular nas populações de *L. albolineatus*.

### 3.0 – MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 – Análise Molecular

*Cobertura taxonômica* – Foram amostrados molecularmente todos os táxons conhecidos e agrupados na espécie politípica *L. albolineatus* (35 espécimes), dentre estes 10 espécimes pertencentes à forma nominal *albolineatus*, 8 pertencentes a *layardi*, 6 pertencentes à *duidae* e 11 pertencentes a *fuscicapillus* e *madeirae*. Uma lista completa dos tecidos utilizados com suas respectivas localidades, coleções de origem e informações sobre espécimes testemunho se encontram nos apêndices 1 e 2. Foram usados como grupo externo seqüências de 4 indivíduos pertencentes a todas espécies conhecidas do gênero *Lepidocolaptes*, excetuando-se: *L. soleyetii*, que infelizmente não teve amplificação bem sucedida e *L. leucogaster* (Apêndice 2.). Essas duas espécies foram consideradas por Raikow (1994) próximas de *L. albolineatus* quanto a morfologia, o que foi também corroborado por Garcia-Moreno e Silva (1997) com base em filogenias inferidas a partir dos genes mitocondriais ND2 e Citocromo b; no entanto, o apoio estatístico para os nós críticos da filogenia sustentando esse arranjo não foram bem apoiados estatisticamente.

*Seqüenciamento* a extração do DNA de tecidos musculares dos espécimes foi realizada no Laboratório de Polimorfismo do DNA na Universidade Federal do Pará (UFPA) no campus de Belém. Primeiramente, o DNA total foi isolado, usando-se procedimentos padrões com a técnica de fenol-clorofórmio (Sambrook *et al.* 1989).

Fragmentos dos gene mitocondrial *NADH dehidrogenase* subunidade 2 (ND2) de cada espécime foram amplificados via PCR a partir dos iniciadores L5215/H11151 (Hackett 1996, Chesser 1999).

O volume total da reação de 50 µl continha 10 ng de DNA genômico, 5 mM de cada DNTP, 2,5 mM de MgCl<sub>2</sub>, 1 unidade de Taq DNA polimerase e 10 pmol de cada um dos iniciadores. O perfil de amplificação para o fragmento de *NADH dehidrogenase 2* constou dos seguintes passos: 34 ciclos com 1 minuto a 95°C; 1 minuto a 55°C; e 1 minuto a 72°C, sendo estes precedidos por um passo inicial de 4 minutos a 95°C para a homogeneização da temperatura do bloco e seguidos por um passo final de 5 minutos, a 72°C, para polimerização de eventuais moléculas, das quais a polimerase tenha se dissociado antes do final da síntese total do fragmento.

Os produtos das amplificações foram seqüenciados direta e automaticamente no aparelho MegaBACE (GE Healthcare) utilizando o “kit” de seqüenciamento “DYEnamic ET Dye Terminator Cycle Sequencing Kit for MegaBACE DNA Analysis Systems (GE Healthcare)” de acordo com as especificações do fabricante. Ambas as fitas de cada fragmento de um mesmo espécime foram seqüenciados para assegurar a acurácia das seqüências utilizadas. As seqüências nucleotídicas foram editadas e alinhadas utilizando o aplicativo BioEdit 7.0.5 (Hall 1999).

*Análises filogenéticas* - Buscas heurísticas de Máxima Parcimônia e Máxima Verossimilhança (referidas nessa dissertação como MP e MV, respectivamente) foram conduzidas com o aplicativo 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 e 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* nas buscas feitas com MP e MV, respectivamente. Foram também estimadas filogenias

com base em métodos Bayesianos com auxílio do programa MrBayes, versão 3.1.2 (Ronquist e 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, como selecionado pelo MODELTEST 3.7; (2) executando o modelo durante 2.000.000 de gerações, com a amostragem de uma árvore a cada 1.000 gerações. Seguiram-se as recomendações de Huelsenbeck e Hall (2001) para se descartar árvores obtidas antes da corrente de Markov atingir valores de verossimilhança estáveis e convergentes.

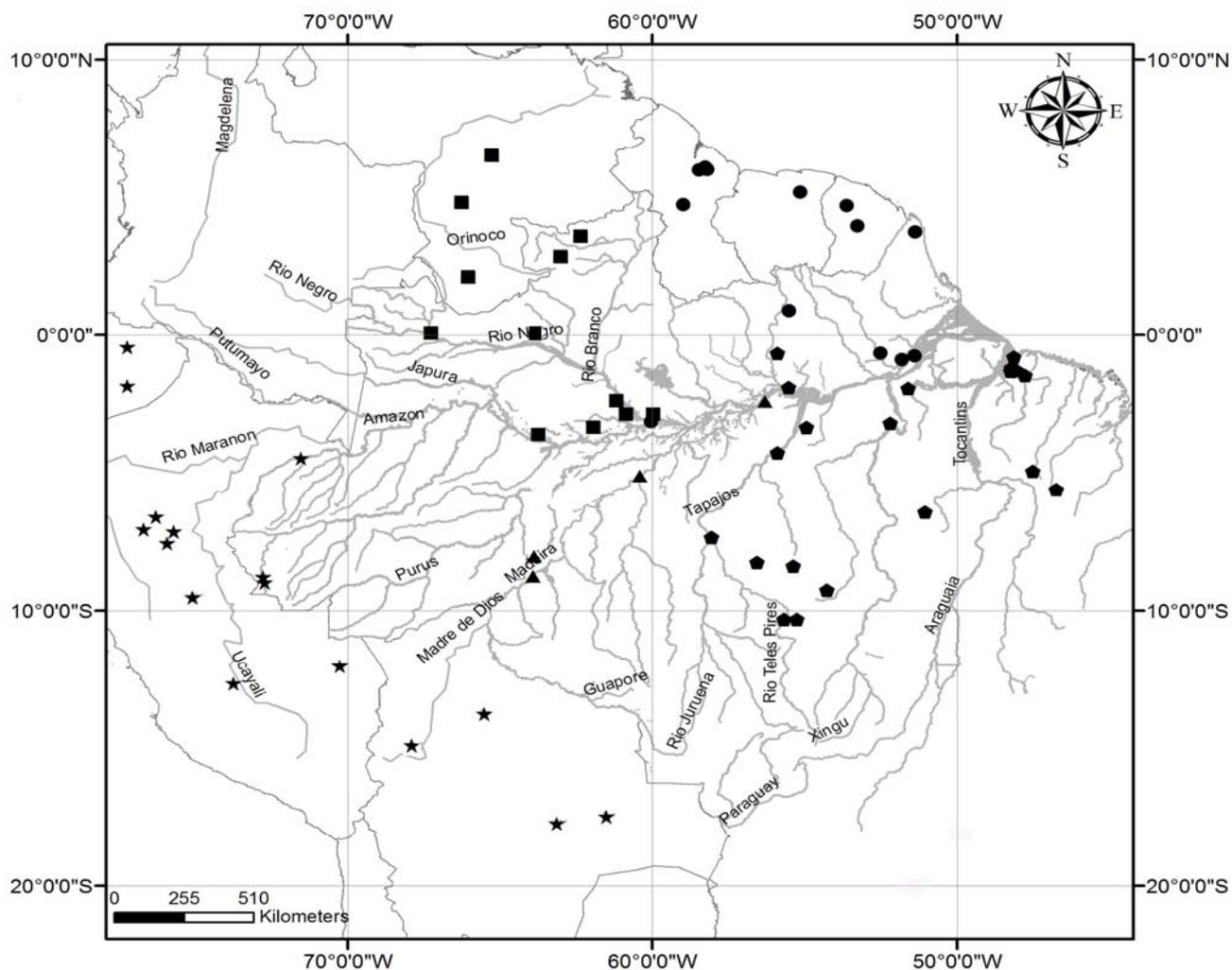
### 3.2 – Análise morfológica

#### Espécimes de museus

Foram examinados 154 espécimes adultos de ambos os sexos de todos os táxons de *Lepidocolaptes albolineatus* (incluindo os espécimes tipo de *duidae*, *fuscicapillus* e *madeirae*) coletados em 48 localidades (Figura 3 e Apêndice 1) e depositados nas coleções ornitológicas dos seguintes museus: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP), American Museum of Natural History, Nova York, EUA (AMNH), Field Museum of Natural History, Chicago, EUA (FMNH), Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, EUA (LSUMZ), National Museum of Natural History, Washington D.C., EUA (USNM), Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, EUA (ANSP), Carnegie Museum, Pittsburgh, EUA (CM) e Naturhistorisches Museum, Viena, Áustria (NHMW).

Os espécimes adultos foram determinados com base nas informações de ossificação do crânio (considerando-se adultos aqueles espécimes com ossificação acima de 85% e/ou com gônadas desenvolvidas) presentes nas etiquetas. Quando não havia nenhuma informação, foram desconsiderados 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).

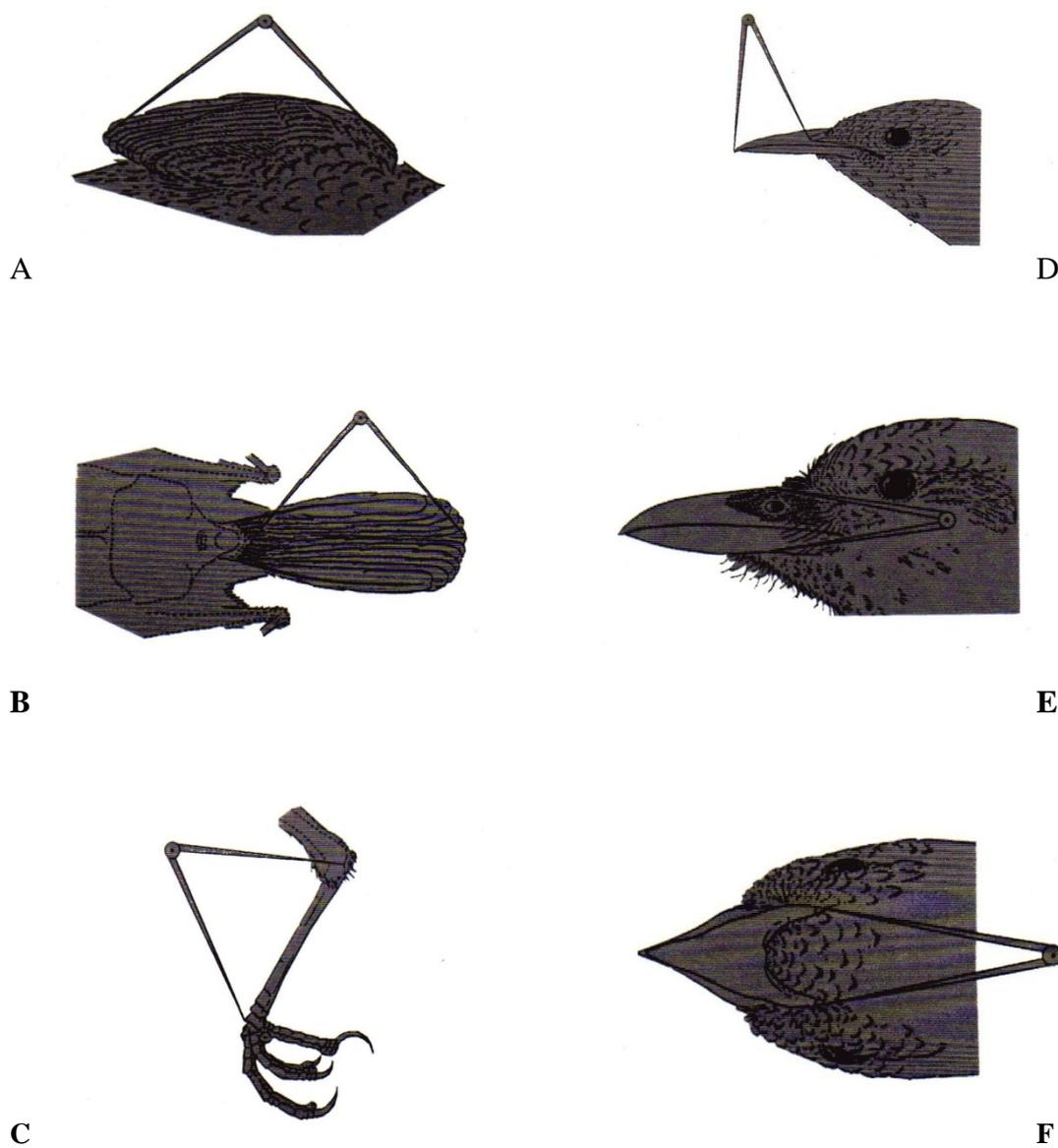
O geo-referenciamento das localidades dos espécimes analisados foi feito com base nas informações das etiquetas; quando coordenadas precisas não estavam presentes, foi utilizada a série de “gazeteers” para vários países da América do Sul (Paynter e Taylor 1977, 1981 e 1992) e Amazônia brasileira Oren (1999). Para a confecção dos mapas, foi utilizado o aplicativo Arcview 8.



**Figura 3** – Distribuição geográfica dos espécimes estudados da espécie biológica politípica *Lepidocolaptes albolineatus*. Os símbolos representam os táxons atualmente considerados subespécies de *L. albolineatus* segundo Marantz *et al.* (2003). Círculos: *L. a. albolineatus*; pentágonos: *L. a. layardi*; triângulos: *L. a. madeirae*; quadrados: *L. a. duidae*; estrelas: *L. a. fuscicapillus*

### **3.2.1 – Caracteres morfométricos**

Cada espécime teve medido com um paquímetro digital ao nível de 0,1mm, os seguintes caracteres morfométricos: 1) comprimento total da asa, 2) comprimento total da cauda (do ponto de inserção das retrizes até a ponta da retriz mais longa), 3) comprimento do tarso direito; 4) comprimento do bico (da margem anterior da narina direita até a ponta); 5) altura do bico, e 6) largura do bico (Figura 4).



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

### **3.2.2 – Caracteres de plumagem**

Para os caracteres relacionados às variações nos padrões de manchas, foram escolhidas aleatoriamente cinco penas com manchas na região peitoral, sendo tomadas as seguintes medidas: (7) comprimento médio das manchas peitorais (que será abreviada nas tabelas a seguir como CMP), (8) largura média das manchas peitorais (que será abreviada nas tabelas a seguir como LMP), (9) número de manchas peitorais dentro de uma área fixada de 10x10mm situada na parte central do peito (que será abreviada nas tabelas a seguir como NMP) (Figura 5). Esses caracteres foram escolhidos por poderem ser mensurados com relativa precisão e serem pouco influenciados pela taxidermia e por processos não adequados de curadoria.

### **3.2.3 – Caracteres de plumagem de variação discreta**

Para cada espécime analisado, foram anotados os seguintes caracteres de plumagem de variação discreta: (10) cor das primárias; (11) cor das manchas peitorais; (12) cor da garganta; (13) presença ou ausência de estria pós-ocular de cor clara e (14) presença ou ausência de estria na cabeça. Para determinação padronizada das cores presentes foi utilizado como referência o catálogo de cores de Smithe (1975).



**Figura 5** – Caracteres de plumagem analisados. A) Procedimento de contagem do caráter NMP, dentro de um quadrado com área definida arbitrariamente 10x10mm. B) Área de mensuração dos caracteres CMP e LMP.

### 3.2.4 - Análise Estatística

A normalidade na distribuição dos dados referentes aos caracteres morfométricos e de plumagem de variação contínua entre os táxons estudados foi testada através do teste de Kolmogorov-Smirnov, que atestou a distribuição normal das medidas, tanto na forma não transformada quanto sob a forma logaritmizada. A presença do dimorfismo sexual entre os táxons estudados foi avaliada por meio do Teste – t de *Student* para cada caráter.

Foi executada uma análise discriminante canônica independente de tamanho (CDFA) com base nos caracteres morfológicos de variação contínua para todos os espécimes mensurados. Os grupos definidos *a priori* para a CDFA foram as populações naturais (clados) revelados pela análise filogenética molecular (ver abaixo; Figura 6).

Numa CDFA, o efeito do tamanho é removido calculando-se a regressão de cada caráter sobre uma estimativa multidimensional de tamanho, esta última referente ao primeiro componente de uma análise de componentes principais. A análise discriminante canônica é então efetuada sobre os resíduos da análise de regressão (Reis *et al.* 1990).

Através da CDFA é possível observar quão bem dois ou mais grupos podem ser separados a partir de várias medidas analisadas simultaneamente (Klecka 1980; Manly 1994) e quais destas medidas estão separando-os mais (Klecka 1980). Durante a análise, é utilizada a distância de *Mahalanobis*, onde a média dos vetores dos grupos pode ser considerada como a média real dos grupos. Esta distância pode ser estimada para cada grupo e cada indivíduo é alocado no grupo ao qual é mais próximo, que pode não necessariamente ser seu grupo de origem. A porcentagem dos casos corretamente agrupados é um indicativo do quão bem os grupos podem ser separados a partir das

variáveis utilizadas (Manly 1994). As funções discriminantes canônicas são combinações lineares das variáveis originais escolhidas de modo que a primeira reflita a maior magnitude possível da diferença entre os grupos, o mesmo acontecendo com as variáveis subseqüentes, que refletem a maior magnitude possível da diferença entre os grupos não expressa nas funções anteriores (Klecka 1980; Manly 1994).

Foi adotado em todas as análises o índice de 95% de confiança. A base de dados referentes aos caracteres morfométricos e de plumagem de variação contínua utilizada nas análises multivariadas foi trabalhada com variáveis log-transformadas e também com base numa matriz de covariância. Foi utilizado o programa Systat 12 para Windows e Statistica 7 (StatSoft Inc 2004).

### 3.3 – Vocalizações

Diferentemente dos oscines, os Passeriformes suboscines geralmente apresentam caracteres vocais herdados, ou seja, não aprendidos (Isler *et al.* 1998, Zimmer 2002 e Remsem 2005). Portanto, caracteres vocais têm sido frequentemente utilizados no estabelecimento de limites inter-específicos, além de fornecer indícios de descontinuidade genética entre populações de suboscines (Remsen 2005).

A proposta de examinar as vocalizações objetivou verificar se a variação e diagnose vocal entre os táxons agrupados na espécie biológica *L. albolineatus* é consistente com aquela revelada por análises de caracteres independentes como morfologia e genética.

Os registros sonoros de cantos territoriais (considerados caracteres homólogos) dos diferentes táxons de *L. albolineatus* foram obtidos a partir de uma busca no site Xenocanto (<http://www.xeno-canto.org/species>) onde arquivos depositados pelos seguintes autores foram analisados: Sjoerd Mayer, A. Bennett Hennessey, Sidnei de Melo Dantas, Chris Parrish, Otte Ottema e Herman van Oosten. Adicionalmente, vocalizações constantes na coletânea de Marantz e Zimmer (2006) e Schulenberg e Marantz (2000) também foram analisadas, assim como gravações cedidas por Andrew Whittaker, que foram digitalizadas com o aplicativo Adobe Audition (Syntrillium Software Corporation). Uma lista completa das gravações analisadas com suas respectivas localidades e aos táxons que se referem se encontra no Apêndice 3.

As gravações foram analisadas com relação a três parâmetros vocais essenciais: 1) ritmo, definido como o número de notas emitidas por segundo; 2) duração total do canto (em segundos); e 3) frequência de cada nota (em kHz). As análises espectrográficas foram realizadas com o aplicativo bioacústico RAVEN 1.2 para

Windows (Cornell Lab of Ornithology, Charif *et al.* 2004) e Cool Edit 96 (Syntrillium Software Corporation).

Depois de devidamente caracterizados, os diferentes tipos vocais identificados na espécie politépica *L. albolineatus* foram mapeados na filogenia molecular obtida, com o objetivo de verificar o grau de consistência no sinal filogenético destes dois tipos distintos de caracteres.

## 4.0 – RESULTADOS

### 4.1 – Análise Molecular

#### 4.1.1 – Filogenia Molecular

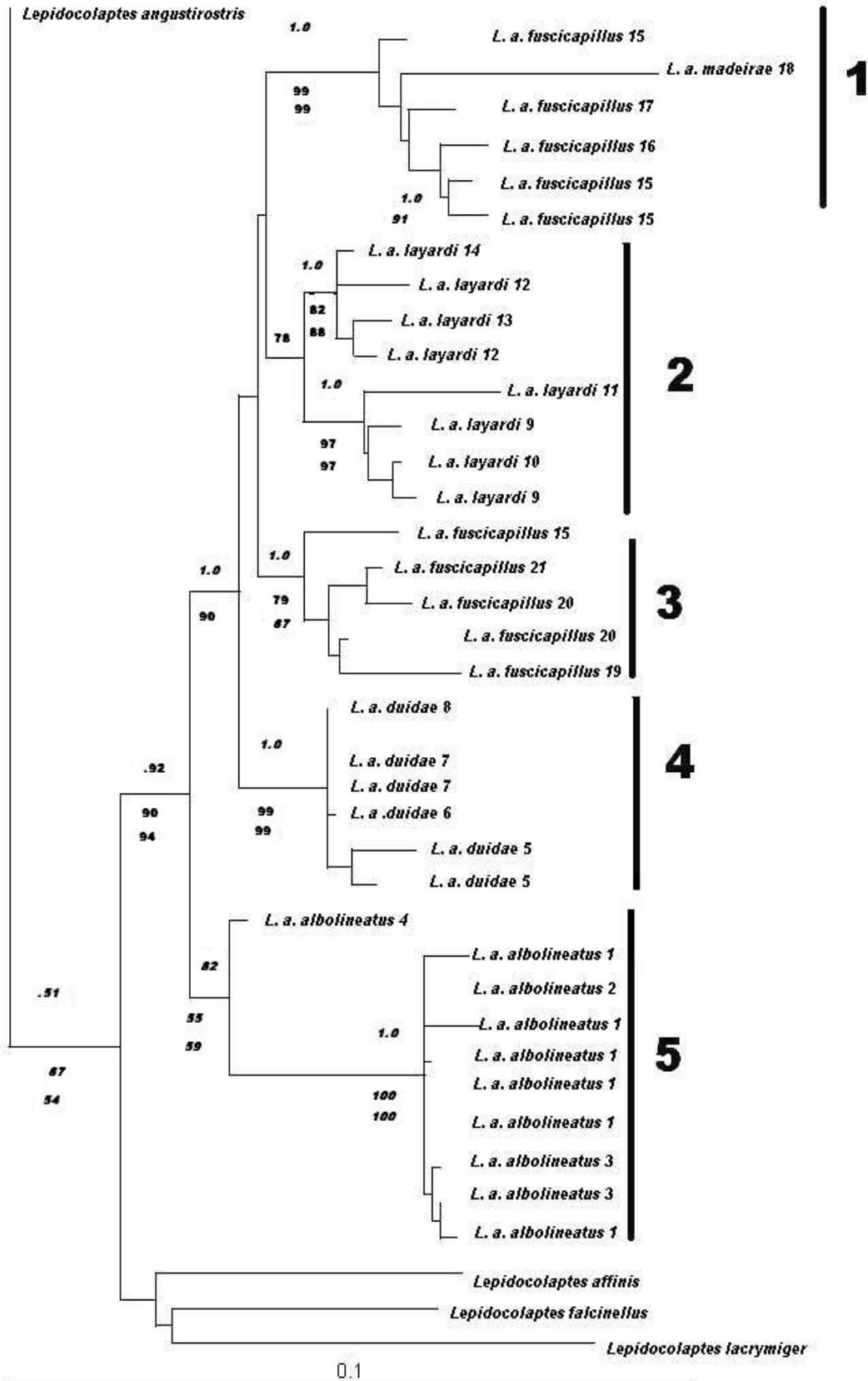
*Varição informativa e níveis de divergência genética* – o tamanho das sequências amplificadas para o gene ND2 dos 35 indivíduos da espécie polítípica *Lepidocolaptes albolineatus* sequenciados girou em torno de 930 pb (890 à 939). A composição média de bases consistiu em A = 0.25300, C = 0.09690, G = 0.33820 e T = 0.31190 e o padrão de variação nas taxas de substituição seguiu uma distribuição gamma (G = 0.9769), conforme o modelo selecionado (TVM+I+G) pelo aplicativo MODELTEST 3.7 (Posada e Crandall 1998). Foram observados 127 sítios filogeneticamente informativos. Os níveis de divergência não corrigidos (distâncias “p”) dentro de táxons agrupados em *L. albolineatus* variou de 0,8% (entre indivíduos de *albolineatus*) a 2,25% (entre os indivíduos de *fuscicapillus*). A divergência máxima entre os táxons de *L. albolineatus* e *L. fuscicapillus* foi de 5,54% e níveis de divergências não corrigidos das sequências entre os táxons de *L. albolineatus* e os grupos externos escolhidos (*L. angustirostris*, *L. falcinellus*, *L. affinis* e *L. lacrymiger*) variaram entre 5,54% e 7,0%.

*Hipóteses filogenéticas* –. Uma busca heurística de MP com todos os caracteres recebendo o mesmo peso (“unweighted”) resultou em dezesseis árvores igualmente parcimoniosas (comprimento 416; CI = 0.675 RI = 0.797 RC = 0.538) a partir das quais um consenso estrito de BP (baseado em 1.000 pseudo-replicações) resultou em uma árvore com topologia praticamente idêntica àquelas produzidas pelas análises de MV e Bayesiana (Figura 6).

Todas hipóteses filogenéticas produzidas recuperaram a monofilia dos táxons atualmente agrupados em *L. albolineatus* com um alto apoio estatístico, exceto a análise Bayesiana, cujo apoio a este nó específico (.92) foi ligeiramente inferior àquele mínimo considerado adequado (.95; ver Figura 6). A única diferença nas topologias das árvores produzidas por diferentes métodos de reconstrução filogenética foi relacionada à posição do indivíduo *L. a. albolineatus* 4, que na filogenia estimada com MP se agrupou num clado à parte e irmão dos demais clados 1 – 4, ao invés de se agrupar com os demais *L. a. albolineatus* (clado 5), como esperado. Tanto a análise de MV quanto a Bayesiana também agruparam este mesmo indivíduo num clado à parte, mas irmão dos demais indivíduos agrupados no clado 5, sendo que o nó unindo esses dois clados recebeu baixos índices de apoio nas duas análises (Figura 6).

Em contraste, todos os nós da árvore Bayesiana com probabilidades iguais ou maiores que 0.95 foram também estatisticamente fortemente apoiados pelas filogenias estimadas por MP e MV com altos valores de *bootstrap*; consequentemente, a árvore Bayesiana 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 *Lepidocolaptes* amostrados nesse estudo.

**Figura 6** - Filogeografia das populações da espécie politípica *Lepidocolaptes albolineatus* com base no gene mitocondrial ND2 estimada por inferência Bayesiana (Ver figura na página seguinte). Números acima dos nós indicam apoio estatístico (probabilidades posteriores) obtidos por inferência Bayesiana. Números abaixo dos nós, respectivamente do alto para baixo, indicam valores de BP obtidos com base em 1.000 pseudo-replicações de MP e 100 pseudo-replicações de ML. Nós não numerados são aqueles que obtiveram probabilidades posteriores de ocorrência inferiores a 0.5 e valores de BP abaixo a 50%. Os clados/populações que incluem táxons atualmente agrupados dentro de *L. albolineatus* estão representados pelos números 1 – 5. Os números à frente de cada ramo terminal/táxon denotam as suas respectivas localidades de coleta (ver apêndice 2). Comprimento dos ramos é proporcional a divergência das frequências.



De acordo com a filogenia molecular, foram recuperados os seguintes clados que incluem as subespécies da espécie politípica *L. albolineatus*: (Ver figuras 6, 7 e 8)

Clado 1: aves encontradas ao sul do rio Amazonas no interflúvio Madeira Tapajós, agrupando espécimes da Área de endemismo Rondônia (Figuras 6 e 7);

Clado 2: aves ocorrendo ao sul do rio Amazonas no interflúvio Tocantins - Tapajós, coincidindo com três áreas de endemismo designadas por Silva *et al.* (2005) como Belém, Xingu e Tapajós (Figuras 6 e 7);

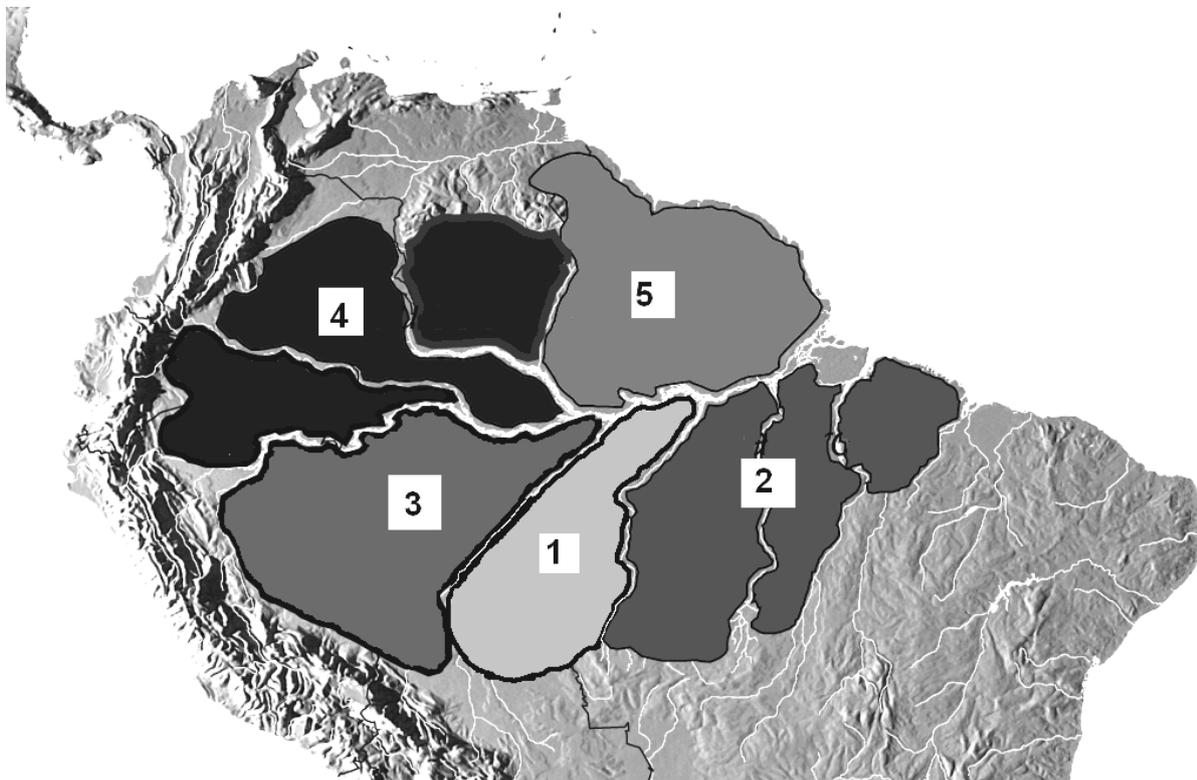
Clado 3: incluindo espécimes área de endemismo Inambari, na região compreendida entre a margem sul do rio Amazonas e o sopé dos Andes e a margem oeste do rio Madeira (Figuras 6 e 7);

Clado 4: incluindo espécimes entre a margem norte do rio Amazonas e a margem oeste do rio Branco, na região correspondente às áreas de endemismo Imeri e Napo (Figuras 6 e 7);

Clado 5: correspondendo a espécimes da área de endemismo Guiana, na região compreendida pelo escudo Guianense à leste do rio Branco e norte do rio Amazonas. Apesar dos apoios nodais para a monofilia recíproca destes clados serem altos tanto nas análises de MV quanto Bayesiana, os apoios para os nós que detalham as relações filogenéticas entre estes clados são baixos nas duas análises (Figura 6);

Todos os clados correspondem a táxons já nomeados (clado 2 = *layardi*; clado 4 = *duidae* e clado 5 = *albolineatus*), mas existem pelo menos duas inconsistências entre a taxonomia atual e a filogenia molecular, a saber: 1) o nome *fuscicapillus* vêm sendo aplicado a dois clados distintos e provavelmente não aparentados (clados 1 e 3); no entanto, de acordo com a localidade tipo de *fuscicapillus*, este nome deveria ser aplicado apenas ao clado 1, deixando o clado 3 sem um nome ainda formalmente descrito e 2) ambos os nomes *fuscicapillus* e *madeirae* podem ser

aplicados ao clado 1, sinalizando, portanto, a necessidade de sinonimizar *madeirae* em *fuscicapillus*, nome este com prioridade (ver detalhes no tópico 6.1.1). Devido a esta inconsistência e para se evitar circularidade no processo de revisão taxonômica da espécie politípica *L. a. albolineatus*, as análises morfológicas e bioacústicas detalhadas a seguir terão como unidades básicas não mais os táxons descritos e agrupados na espécie, mas sim os cinco clados mostrados na figura 6, que se mostraram unidades evolutivas válidas.



**Figura 7** – Distribuição geográfica dos cinco clados (1-5) reconhecidos na espécie politípica *L. albolineatus* por uma filogenia molecular baseada no gene mitocondrial ND2 (ver Figura 6).



**Figura 8** – Espécimes adultos representantes dos clados 1-5 reconhecidos pela filogenia molecular da espécie politípica *Lepidocolaptes albolineatus* (ver figs. 6 e 7).

## 4.2 – Análise Morfológica

Os testes de normalidade (Kolmogorov – Smirnov) indicaram uma distribuição normal para todos os caracteres contínuos mensurados, o que permitiu o uso de testes estatísticos paramétricos.

Os resultados obtidos a partir do Teste t para as diferentes variáveis indicaram a existência de diferenças significativas entre sexos em todos os grupos, exceto aqueles do clado 1. Entre os clados com dimorfismo sexual verificado, os principais caracteres com diferenças significativas entre machos e fêmeas foram: 1) comprimento da asa, 2) comprimento de cauda e 3) número de manchas peitorais (ver Apêndices 4 e 5). Não foi detectado dimorfismo sexual para os demais caracteres mensurados. Mesmo encontrando dimorfismo sexual em alguns caracteres, para a realização da CDFA, foi possível combinar indivíduos de ambos os sexos, pelo fato do efeito do tamanho ter sido removido.

### 4.2.1 - Análise Discriminante

#### *Todos os táxons*

A análise de função discriminante canônica foi usada para determinar a porcentagem de espécimes que poderiam ser classificados corretamente de acordo com o agrupamento geográfico dos clados 1 – 5 sugerido pela filogenia molecular (Figuras 6 e 7). A análise é similar a PCA, mas assume *a priori* a identificação de grupos (Brumfield e Remsen 1996).

A análise de função discriminante canônica independente de tamanho (CDFA) (Figura 9 e Tabela 2) separou com 100% de acurácia espécimes dos clados 1, 2, 3 e 5 com base em todos os caracteres morfológicos contínuos analisados (Wilks' lambda = 0,005; F = 45, 387; gl = 36,514; P = 0,000). O caráter largura da mancha peitoral (LMP) teve o coeficiente padronizado mais alto sobre as funções 1 e 2 e,

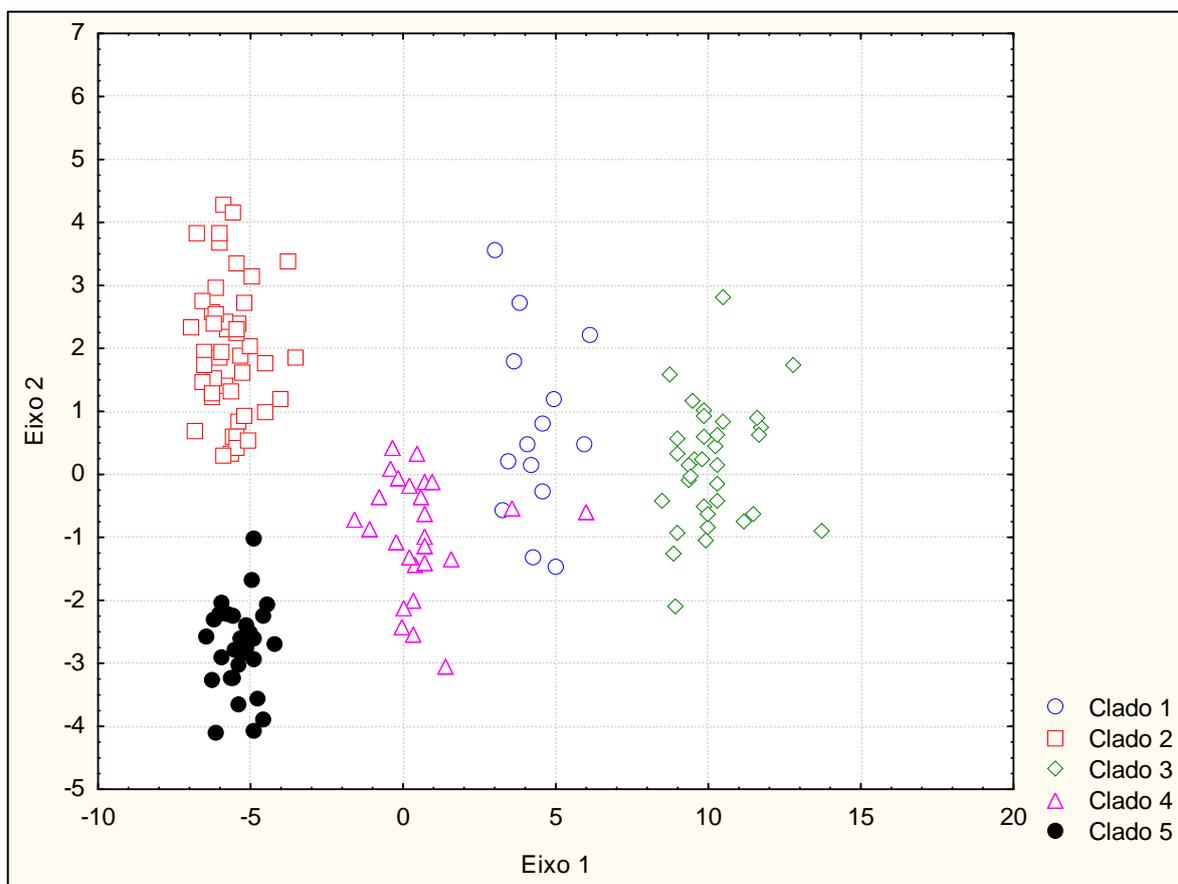
portanto, foi o que mais contribuiu para esta classificação, seguido pelos caracteres número de manchas peitorais (NMP) e altura do bico (AB) (Tabela 1). Apenas dois dos 26 espécimes do clado 4 (LSUMZ 109733 e 109734, coletados ao norte de Iquitos, Peru) foram incorretamente classificados no clado 1, resultando numa acurácia de 92% na classificação dos espécimes do clado 4. Os fatores que podem ter levado à classificação destes dois espécimes atribuídos ao clado 4 no clado 1 serão discutidos em detalhes mais adiante.

Tabela 1– Coeficientes padronizados para as diferentes variáveis canônicas. O valor em negrito destaca os caracteres que mais contribuíram para separação dos clados. Ver Figuras 4 e 5 para códigos dos caracteres

Caracteres	Eixo 1	Eixo 2
Asa	0,60987	0,074806
Cauda	0,50758	-0,010073
Tarso	0,17126	0,335831
Comprimento do bico	0,80150	-0,076183
Altura do bico	<b>0,91320</b>	-0,100616
Largura do bico	-2,79989	<b>0,821754</b>
Comprimento da mancha peitoral	-1,03519	0,303537
Largura da mancha peitoral	<b>2,12133</b>	<b>1,104453</b>
Número de manchas peitorais	<b>1,43095</b>	-0,338264
Constante	-0,24327	0,009427
<i>Eingen value</i>	42,00759	3,035988
Proporção cumulativa de dispersão total	0,92841	0,995508

Tabela 2 – Tabela de classificação dos espécimes estudados de *Lepidocolaptes albolineatus* em cinco grupos distintos definidos pelos clados revelados pela análise molecular (Figura 6) com base numa análise de função discriminante canônica (CDFA).

<b>CLADOS</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>%correta</b>
<b>1</b>	46	0	0	0	0	100
<b>2</b>	0	14	0	0	0	100
<b>3</b>	0	0	34	0	0	100
<b>4</b>	2	0	0	24	0	92
<b>5</b>	0	0	0	0	30	100
<b>Total</b>	16	46	34	24	30	99



**Figura 9** – Gráfico dos valores das duas primeiras funções canônicas da análise discriminante canônica independente de tamanho, dos espécimes da espécie politépica *L. a. albolineatus* agrupados em unidades evolutivas (clados 1 – 5, ver Figura 6) com base em caracteres morfológicos contínuos.

### 4.3 – Caracterização morfológica das unidades evolutivas de *Lepidocolaptes albolineatus* reconhecidas pela filogenia molecular

A análise molecular mostrou a existência de cinco grupos fortemente apoiados estatisticamente dentro de *Lepidocolaptes albolineatus*, denominados como clados 1 – 5 (Figuras 6 e 7) e que também se mostraram significativamente distintos morfológicamente (Tabela 3, Figuras 8 e 9). A seguir, cada um destes clados será caracterizado morfológica e taxonomicamente.

**Clado 1** – Apesar de a filogenia apontar para uma relação próxima entre este clado e o clado 2, a mesma não pode ser considerada fortemente apoiada estatisticamente (Figura 6). Morfológicamente, espécimes do clado 1 diferem daqueles do clado 2 por apresentar um maior contraste entre as cores da garganta e estrias do peito e ainda uma lista superciliar fraca ou interrompida (Marantz *et al.* 2003). Além disso, espécimes do clado 1 apresentam estrias mais fracas no topo da cabeça ou estas podem estar mesmo ausentes em relação a espécimes do clado 2. Um Teste t aplicado a espécimes machos e fêmeas do clado 1 (n = 14) e o clado 2 (n = 39) indicou também diferenças significativa nos caracteres comprimento (t = -2,803; gl = 51; P = 0,007), e largura do bico (t = 3,467; gl = 51; P = 0,001), com valores geralmente maiores nos espécimes do clado 2.

Historicamente, dois nomes vêm sendo aplicados às populações de *L. albolineatus* correspondentes ao clado 1: *fuscicapillus* e *madeirae*, cujas localidades tipo se situam no interflúvio Madeira – Tapajós (Figura 2), a mesma região para a qual o clado 1 é endêmico. Ambas séries tipo destes táxons foram examinadas (a de *fuscicapillus* pelo orientador desta dissertação) e a similaridade entre ambas foi confirmada independentemente pela CDFa, que classificou corretamente todos

espécimes atribuídos ao clado 1 com base em caracteres morfológicos contínuos (Figura 9), Portanto, as análises aqui apresentadas sugerem a sinonimização do táxon *madeirae* com *fuscicapillus*, este último mais antigo e, portanto, com prioridade.

**Clado 2** – Apesar de a filogenia apontar para uma relação próxima entre este clado e o clado 1 a mesma não pode ser considerada fortemente apoiada estatisticamente (Figura 6). Morfologicamente, as aves do clado 2 diferem daquelas dos cladros 1, 3, 4 e 5 pela presença de estria pós-ocular branca bem conspícua e ainda pela penas ventrais com bordas negras.

Historicamente, apenas um único nome vêm sendo consistentemente aplicado às populações de *L. albolineatus* correspondentes ao clado 2: *layardi*, cuja localidade tipo é Belém. Embora o holótipo de *layardi* não tenha sido diretamente examinado neste estudo, vários topotipos foram incluídos na análise morfológica multivariada, que classificou com 100% de sucesso, todos espécimes do grupo *L. albolineatus* ao sul do rio Amazonas e leste do rio Tapajós (áreas de endemismo Tapajós, Xingu e Belém) num mesmo grupo (Figuras 6 e 7). Portanto, a aplicação do nome *layardi* às aves do clado 2 pode ser considerada correta.

**Clado 3** – Os indivíduos agrupados neste clado são endêmicos à AE Inambari (Figuras 6 e 7) e também formam um grupo morfolologicamente coeso e distinto dos demais na espécie politípica *L. albolineatus* (Figura 6). Historicamente, o nome *fuscicapillus* tem sido aplicado a este clado; no entanto, conforme detalhado anteriormente, este nome só pode ser utilizado para o clado 1. Uma vez que uma busca na literatura não revelou a disponibilidade de qualquer nome que pudesse ser aplicado a espécimes deste clado diferenciado, o mesmo será tratado daqui em diante como *taxon novum*.

Morfológicamente, as aves atribuídas a *taxon novum* diferem daquelas atribuídas à *fuscicapillus* (clado 1), táxon ao qual estiveram reunidas até a presente revisão pelos seguintes caracteres: 1) coloração das manchas peitorais e da garganta mais amarronzadas; 2) cabeça com coloração uniforme até o dorso e sem estrias ou, quando estas estão presentes, finas e pouco conspícuas; 3) ausência de estria pós-ocular ou quando esta é presente, interrompida e pouco conspícua e 4) bordas das estrias peitorais conspícuamente marrons (ao invés de negras) e ligeiramente mais afiladas.

Os resultados de um Teste t aplicado aos espécimes machos e fêmeas dos clados 1 (n = 14) e 3 (n = 34), indicou diferenças significativa nos caracteres cauda (t = -2,437; gl = 46; P = 0,019), tarso (t = -2,862; gl = 46; t = 2,985; gl = 46; P = 0,006), comprimento (P = 0,005) e largura da mancha peitoral (P = 0,003) todos com medidas geralmente menores nos espécimes do clado 3.

**Clado 4** – Espécimes deste clado se distribuem nas AEs Napo e Imeri e também formam um grupo coeso e distinto dos demais da espécie politípica *L. albolineatus* (Figuras 6, 7 e 9). Zimmer (1934), quando descreve o táxon *L. a. duidae* (correspondendo ao Clado 4), aponta para uma similaridade com o táxon *madeirae* da região do Madeira – Tapajós, mas dele diferindo pela coloração mais escura, dorso profundamente mais rufescente e estrias ventrais mais pálidas e mais estreitas. Além destes caracteres, a ponta das estrias peitorais apresentam-se mais agudas em *duidae* (Zimmer 1934). A análise dos espécimes do clado 4 estudados corrobora essa similaridade morfológica entre espécimes dos clados 1, uma vez que dois espécimes do clado 4 foram classificados incorretamente no clado 1 pela análise discriminante canônica independente de tamanho (Figura 9, Tabela 2). Portanto, as análises morfológicas corroboram a diagnose atribuída a *duidae* por Zimmer (1934), deixando também claro que existe uma similaridade com espécimes do clado 1, que pode ser mais

logicamente explicada por convergência, já que além de diferirem geneticamente, as aves do clado 1 e 4 diferem também vocalmente.

**Clado 5** – As aves do clado 5 são endêmicas da AE Guiana e se distinguem daquelas dos clados 1 - 4 principalmente pelas menores medidas morfométricas e por vários caracteres de plumagem, como a presença marcante de manchas cefálicas e ausência de estria pós-auricular. A presença marcante de estrias cefálicas foi um caráter diagnóstico para o clado 5, uma vez que nas aves dos demais clados, as manchas cefálicas, quando presentes, eram em números bastante reduzidos e pouco marcadas.

O nome aplicável às aves deste clado é *albolineatus* (Lafresnaye 1846), cuja localidade tipo é Caiena, Guiana Francesa, no escudo Guianense, ou seja, dentro da área de distribuição do clado 5.

Embora o holótipo de *albolineatus* não tenha sido diretamente examinado neste estudo, espécimes da Guiana Francesa incluídos na análise morfológica multivariada foram classificados com 100% de sucesso num grupo formado pelos demais espécimes do escudo Guianense. Portanto, a aplicação do nome *albolineatus* às aves do clado 5 pode ser considerada correta.

## 5.0 - Vocalizações

De acordo com Marantz *et al.* (2003) as vocalizações variam geograficamente dentro da espécie politípica *Lepidocolaptes albolineatus*. Segundo estes autores, os cantos territoriais das diferentes subespécies são marcadamente diferentes uns dos outros. Em *duidae*, por exemplo, o canto foi descrito como geralmente composto por 8 a 12 notas emitidas em média ao longo de 2,5 segundos, enquanto em *layardi* e *madeirae* o mesmo é composto por 5 a 6 notas emitidas em média ao longo de 3 segundos (Marantz *et al.* 2003).

Com base em gravações, os diferentes tipos de cantos territoriais identificados para os membros da espécie politípica *L. albolineatus* foram sucintamente caracterizados e mapeados na filogenia obtida pelos dados moleculares (Figura 6 e 16), com o objetivo de verificar se as unidades evolutivas naturais identificadas molecularmente também possuem uma diagnose vocal recíproca.

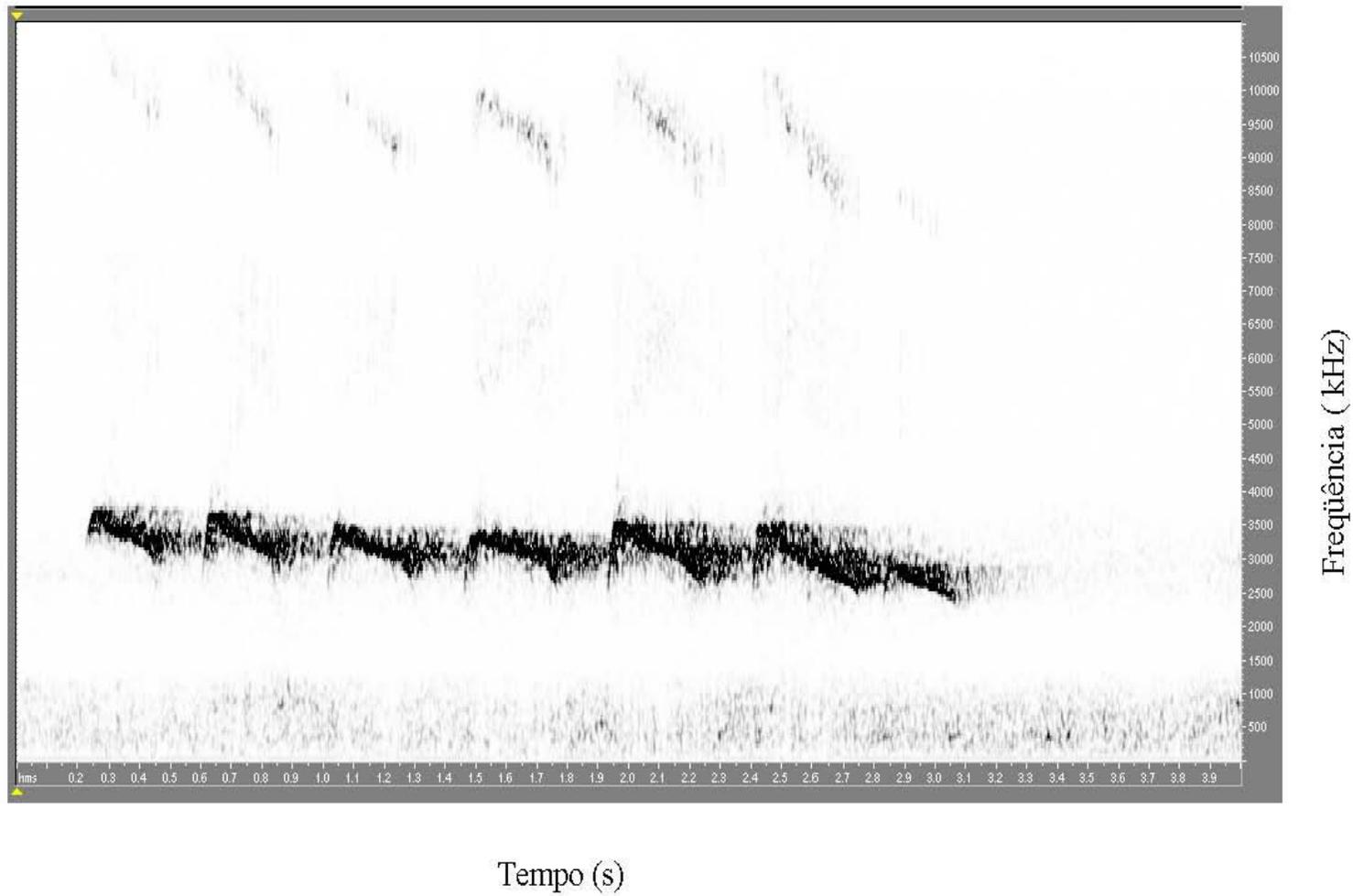
Vale ressaltar que apenas uma de cada vocalização teve seus parâmetros analisados e as demais foram atribuídas com base em similaridade sonora. Não foram realizadas análises estatísticas devido ao pequeno número amostral.

### Clado 1

A partir de um total de sete gravações correspondentes às aves do clado 1 (*fuscicapillus*) e endêmicas da AE Rondônia, (ver apêndice 3) foi possível verificar a existência de um canto territorial único e completamente diagnóstico em relação aos demais membros da espécie politípica *L. albolineatus*.

Este canto apresentou geralmente sete notas com duração total de 3,23 segundos, a uma frequência de 5,535 kHz (Figura 10).

Este tipo vocal é encontrado ao sul do Rio Amazonas entre o rio Madeira e o Tapajós (AE Rondônia). A vocalização analisada espectrograficamente nesse trabalho foi obtida das localidades Guajará Mirim, Rondônia e também em Santa Cruz, Bolívia, (AW001, AW004, AW005), as demais vocalizações foram atribuídas a esse tipo vocal somente por similaridade sonora, sem produção de espectrograma.

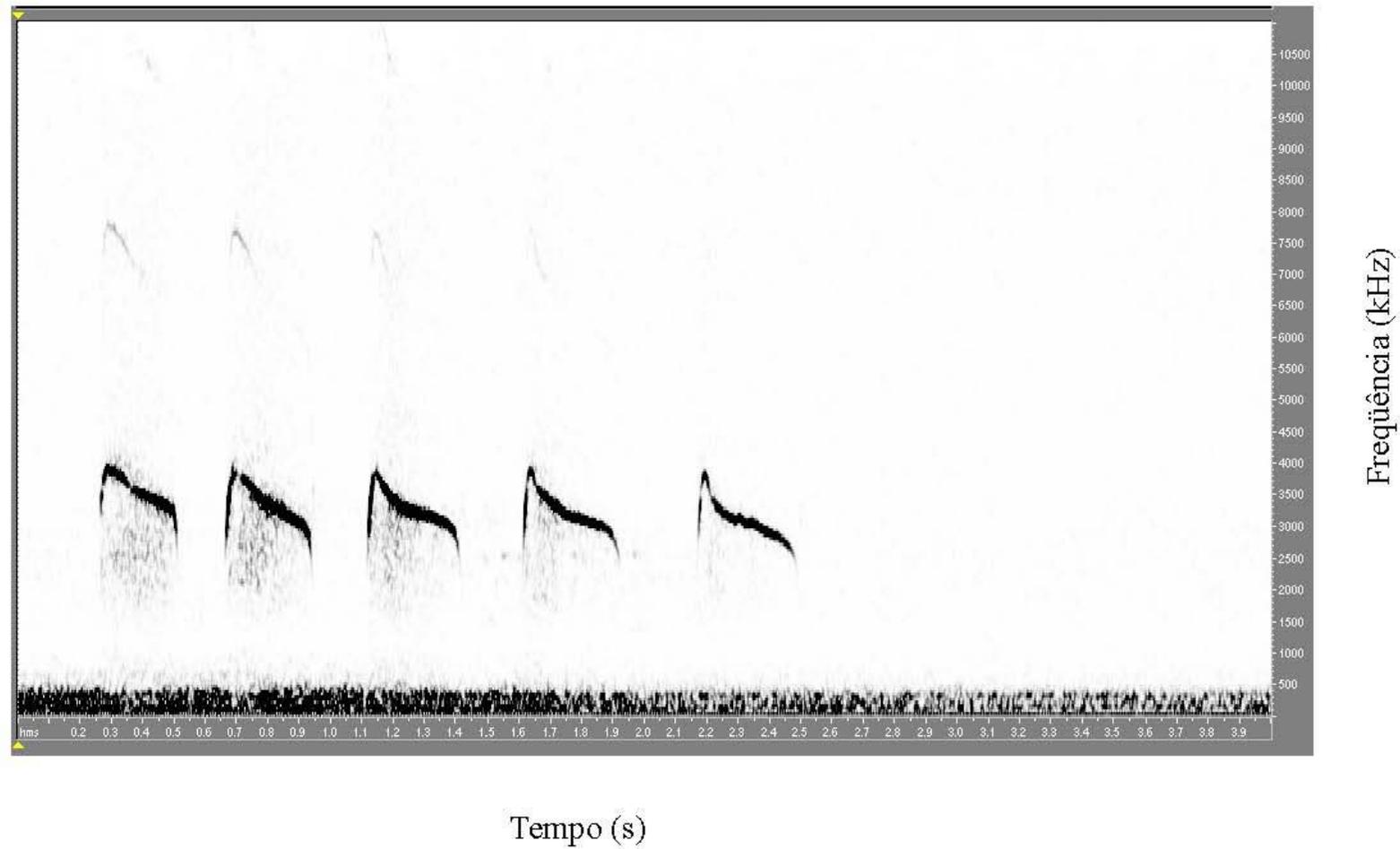


**Figura 10** - Espectrograma do canto territorial típico do clado 1 da espécie politípica *L. albolineatus*. Fonte: gravação AW001 obtida na localidade de Guajará Mirim, Rondônia. Ver apêndice 3.

## **Clado 2**

A partir de um total de quatro gravações correspondentes às aves do clado 2 (*layardi*), endêmicas das AE Belém-Xingu-Tapajós, foi possível verificar neste clado a existência de um canto territorial único e completamente diagnóstico em relação aos demais membros da espécie politípica *L. albolineatus*.

Este canto apresentou geralmente cinco notas com duração total de 3,65 segundos, com intervalo entre notas de 0,835 segundos, a uma frequência de 443 kHz, Este tipo vocal é encontrado do leste do Rio Tapajós até o Maranhão Amazônico, nas AEs Tapajós, Xingu e Belém (Figura 11).

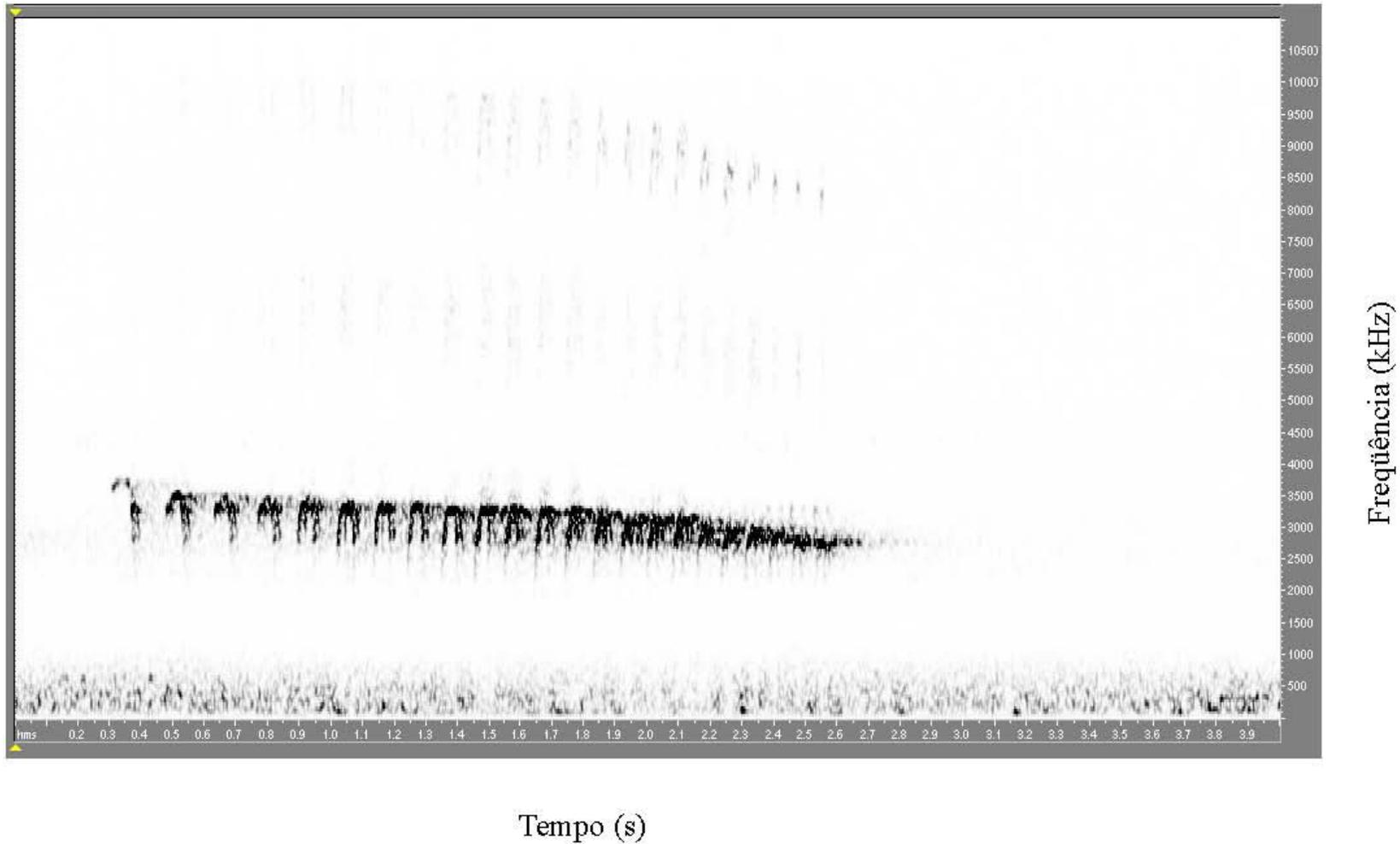


**Figura 11** – Espectrograma do canto territorial típico do clado 2 da espécie politípica *L. albolineatus*. Fonte: gravação AW003 obtida na localidade de Caxiuanã, Pará. Ver apêndice 3.

### **Clado 3**

A partir de um total de cinco gravações correspondentes às aves do clado 3 (*taxon novum*), endêmica da AE Inambari, foi possível verificar também neste clado a existência de um canto territorial único e completamente diagnóstico em relação aos demais membros da espécie politípica *L. albolineatus*.

A vocalização analisada aqui neste trabalho apresentou 27 notas com duração de 2,800 segundos a uma frequência média de 3,144 kHz (Figura 12). Este tipo vocal foi gravado no rio Javari (AW007) e distribuiu-se ao sul do rio Amazonas/Solimões entre o sudeste do Peru e a margem oeste do rio Madeira (Apêndice 3).

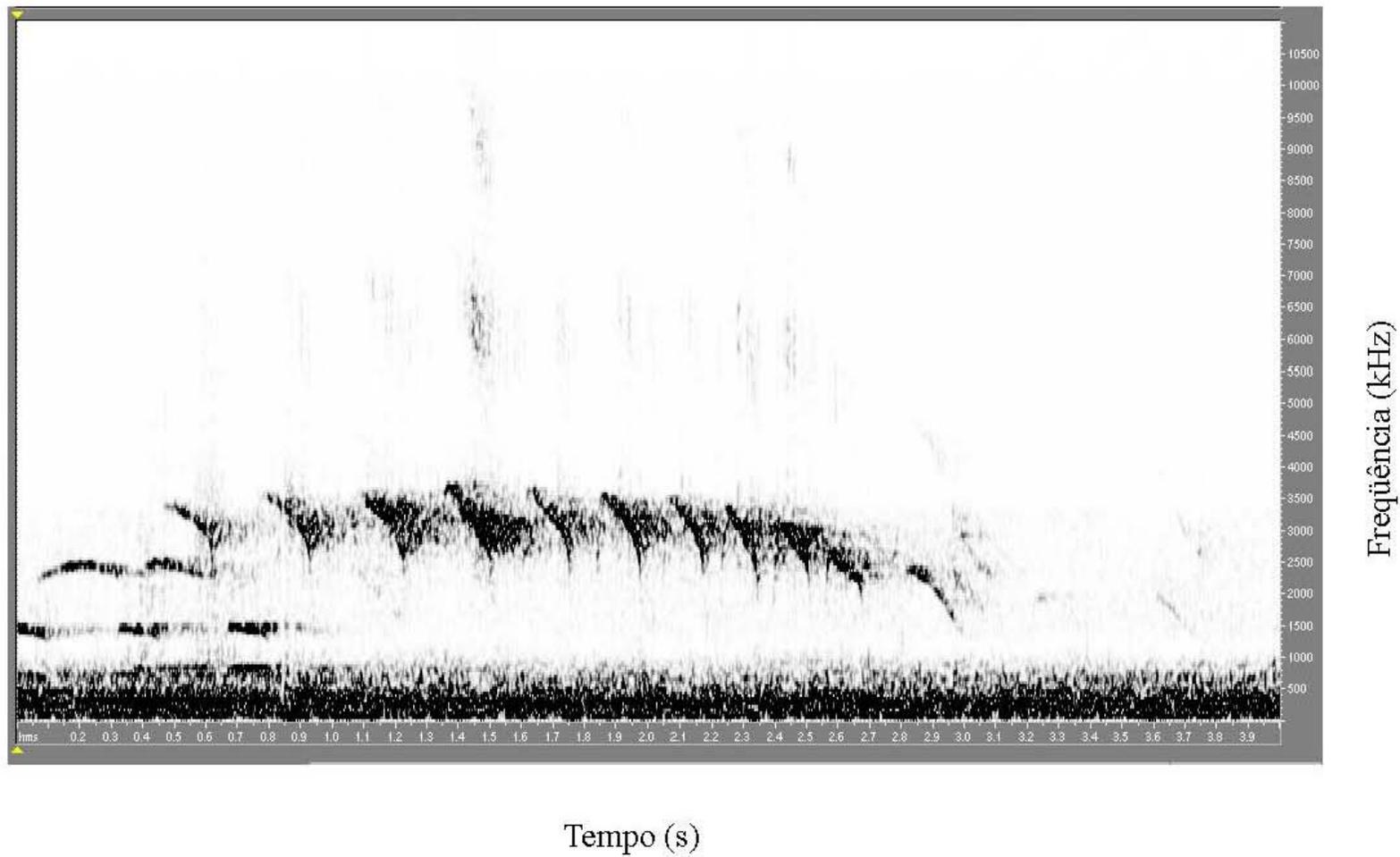


**Figura 12** – Espectrograma do canto territorial típico do clado 3 da espécie politípica *L. albolineatus*. Fonte: gravação AW007 obtida na localidade Rio Javari, Amazonas. Ver apêndice 3.

#### **Clado 4**

Foram analisadas três gravações correspondentes às aves do clado 4 (*duidae*), endêmicas das AEs Napo e Imeri, foi possível verificar neste clado a existência de um canto territorial único e completamente diagnóstico em relação aos demais membros da espécie politípica *L. albolineatus*. Este canto apresentou aproximadamente 10 notas com duração total de 3,39 segundos. O intervalo entre as notas foi de 1,022 segundos a uma frequência média de 1,302 kHz (Figura 13).

A vocalização escolhida para a medição de parâmetros gerais utilizados na confecção do espectrograma foi proveniente de São Gabriel da Cachoeira, Amazonas (AW006). As demais vocalizações do estado de Bolívar na Venezuela (PB001) e do Equador (JM001) foram analisadas qualitativamente sendo atribuídas a esse tipo vocal somente por similaridade sonora, sem produção de espectrograma.



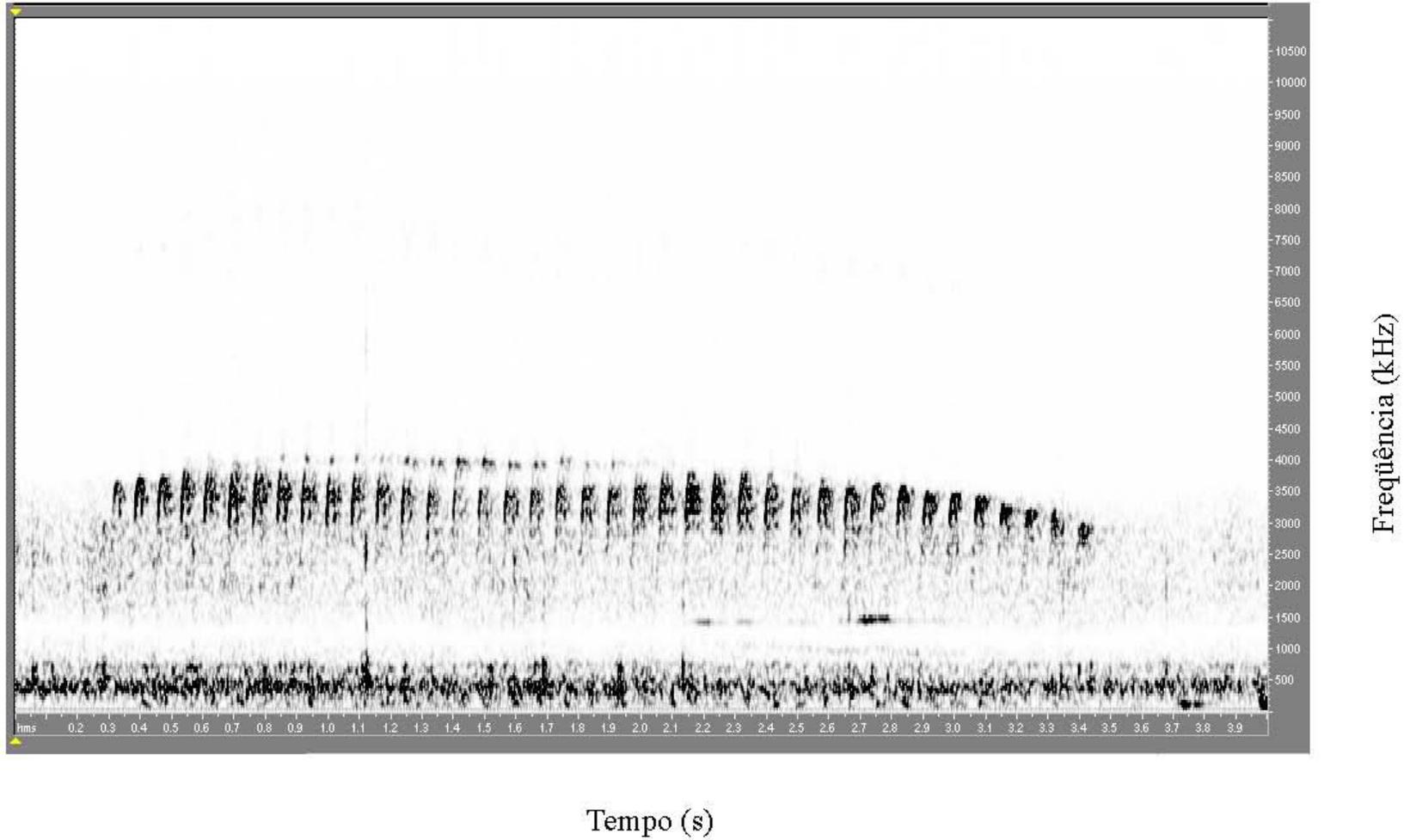
**Figura 13** – Espectrograma do canto territorial típico do clado 4 da espécie politípica *L. albolineatus*. Fonte: gravação AW006 obtida na localidade de São Gabriel da Cachoeira, Amazonas. Ver apêndice 3.

### **Clado 5**

A partir de um total de quatro gravações correspondentes às aves do clado 5 (*albolineatus*), endêmicas da AE Guiana, foi possível verificar neste clado a existência de um canto territorial único e completamente diagnóstico em relação aos demais membros da espécie politípica *L. albolineatus* (Figura 14).

A vocalização escolhida para a medição de parâmetros gerais, proveniente de Manaus (AW002), apresentou 39 notas emitidas ao longo de 3,341 segundos e uma frequência média de 531 kHz. A primeira nota teve duração de 0,62 segundos (Figura 14).

Este tipo de canto ocorre no nordeste da Amazônia ao longo da área de ocorrência da forma nominal.



**Figura 14** - Espectrograma do canto territorial típico do clado 5 da espécie politípica *L. albolineatus*, Fonte: gravação AW002 obtida na localidade de Manaus, Estado do Amazonas. Ver apêndice 3.

## 6.0 – DISCUSSÃO

De acordo com a filogenia obtida, pode-se dizer que *Lepidocolaptes albolineatus* forma um grupo monofilético havendo uma clara separação entre o clado 5 (que agrupa os espécimes da AE Guiana) e os demais clados 1-4. O apoio estatístico para essa monofilia pode ser considerado satisfatório a partir da combinação de índices derivados de análises com base em máxima verossimilhança, máxima parcimônia e inferência bayesiana. Entretanto, uma maior consistência das relações filogenéticas encontradas neste trabalho poderia ser obtida caso fossem incluídas nas amostras as outras espécies de *Lepidocolaptes* (*soleyetii* e *leucogaster*) que não foram incluídas no atual estudo.

As análises filogenéticas envolvendo um único gene (ND2) mostraram a existência de cinco clados fortemente apoiados, embora as relações entre si não tenha ficado bem resolvidas por essa filogenia. Assim, espera-se que com a adição de mais um marcador como por exemplo, um outro gene mitocondrial como o citocromo b, ou ainda um gene nuclear, o grau de resolução das relações entre os clados 1 – 5 poderiam vir a melhorar significativamente.

Vale ressaltar que os clados 1 – 5 corresponderam a entidades reciprocamente diagnósticas tanto do ponto vista morfológico quanto vocal (ver figuras 9, 10, 11, 12, 13 e 14) o que atesta a validade destas unidades evolutivas. Ou seja, houve concordância na estruturação geográfica nos caracteres morfológicos, vocais e genéticos, mostrando que estes clados já são produtos de um significativo período de isolamento reprodutivo e de evolução independente.

Várias revisões taxonômicas recentes baseadas em caracteres morfológicos e moleculares chegaram a conclusões parecidas aos resultados aqui obtidos (Zimmer

2002, Brumfield 2005, Nyiári 2007, Assis *et al.* 2007, Isler *et al.* 2007). No entanto, este trabalho constitui um dos primeiros estudos a combinar as três ferramentas principais (caracteres de vocalização aos caracteres moleculares e morfológicos) no intuito de estabelecer limites inter-específicos, além de reforçar a utilização contínua desses caracteres em estudos de espécies politípicas da Amazônia.

Portanto, os resultados apresentados aqui apontam para alterações significativas na taxonomia alfa de *Lepidocolaptes albolineatus* em relação ao arranjo proposto por Chapman (1919), revisado por Hellmayr (1925) e Zimmer (1934) e seguidos até hoje, que serão discutidas em detalhes abaixo.

### 6.1 – Taxonomia e Sistemática da espécie politípica *Lepidocolaptes albolineatus*

Na última revisão taxonômica de *Lepidocolaptes albolineatus*, Zimmer (1934) argumentou que os táxons *fuscicapillus* (que incluía espécimes pertencentes a *duidae*, *madeirae* e *layardi*) e *albolineatus* deveriam ser agrupados em uma única espécie biológica, tendo em vista que as diferenças de plumagem que as separavam e que foram observadas por este autor eram muito sutis, sugerindo somente uma diferenciação sub-específica.

No entanto, o que foi observado no presente estudo, é que embora estes táxons realmente apresentem diferenças sutis quanto à plumagem e morfologia como um todo, um tratamento estatístico mais rigoroso com base numa ampla amostragem de espécimes cobrindo toda a área de distribuição da espécie politípica pôde revelar a existência de diferenças morfológicas bastante significativas. Além disso, outros caracteres independentes como vocalizações e seqüências do gene mitocondrial ND2 corroboraram a grande magnitude destas diferenças.

Um aspecto prático essencial ligado à delimitação de espécies (independente do critério adotado) é que elas devem ser reciprocamente diagnósticas, ou seja, diferentes entre si. Portanto a definição de critérios para o reconhecimento de espécies deve começar com critérios de diagnose, ou seja, definições sobre um nível mínimo de distinção entre caracteres de plumagem, vocalização, genéticos ou anatômicos que distinguem mutuamente duas populações, e que, portanto, permitem que elas sejam reconhecidas como meta-populações dentro do CFGE (Aleixo 2007).

A seguir é proposto um novo tratamento taxonômico dos táxons anteriormente agrupados na espécie politípica *L. albolineatus* com base nas evidências filogenéticas e na revisão taxonômica resultante deste trabalho. Para tanto foram

utilizados os critérios de delimitação de espécie em prática pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (Aleixo 2007) e que se baseiam no conceito filético geral de espécies (CFGE).

Os dados combinados (morfológicos, bioacústicos e genéticos) revelaram consistentemente a existência de cinco unidades evolutivas independentes em *L. albolineatus*, cuja taxonomia e limites inter-específicos são revisados detalhadamente abaixo.

### 6.1.1 – Clado 1 : *Lepidocolaptes fuscicapillus*

A análise molecular indicou um forte apoio estatístico para este clado de acordo com todos os métodos empregados em inferência filogenética (MP, MV e inferência Bayesiana), corroborando sua monofilia. No entanto, a resolução de suas relações filogenéticas com os demais clados 2, 3, 4 e 5 não foram tão bem apoiadas estatisticamente (Figura 6). Além da diferenciação genética, tanto fenotipicamente quanto bioacusticamente (Figuras 9 e 10) este clado pode ser diagnosticado dos demais clados (2, 3, 4 e 5).

Conforme discutido anteriormente, o nome correto a ser empregado para este clado é *fuscicapillus* (Pelzeln 1868) em detrimento do nome *madeirae* (Chapman 1819) também disponível para nomear este mesmo clado.

Chapman (1919), ao descrever a subespécie *L. a. madeirae* atribuiu semelhanças morfológicas a *layardi*, diagnosticando-o em relação a este último por apresentar a região ventral mais amarronzada ou cor de terra e as estrias um pouco mais estreitas e também com um tom mais amarronzado. De acordo com a diagnose original, a garganta desta subespécie não era marcada, apresentando uma área menos branca e mais amarronzada e o abdômen menos estriado. O holótipo de *madeirae*, um macho proveniente de Porto Velho, Rondônia (AMNH 148455), diferia um pouco das aves da margem esquerda do rio Tapajós (mais ao norte na AE Rondônia) e examinadas neste estudo, sendo estas menos coloridas e com estrias ventrais mais estreitas. No entanto, um segundo macho da localidade tipo exibiu as mesmas características das séries de espécimes da margem esquerda do rio Tapajós, indicando uma grande variabilidade individual nos caracteres que fizeram a diagnose de *madeirae*.

No presente estudo, todos os espécimes que serviram para a descrição de *madeirae* foram analisados (ver apêndice 1) e em nenhum momento foi possível diagnosticá-los por qualquer caráter ou combinação de caracteres dos demais distribuídos na AE Rondônia (ver Figura 9, Tabela 2). Portanto, de acordo com a filogenia molecular obtida para os táxons da espécie biológica *Lepidocolaptes albolineatus*, como também os resultados da avaliação morfométrica e vocal dos mesmos, *L. albolineatus madeirae* (Chapman 1919), pode ser considerado sinônimo júnior de *L. albolineatus fuscicapillus* (Pelzeln 1868).

Nenhum dos supostos sinais de intergradação envolvendo as populações de *fuscicapillus* / *madeirae* com aquelas de *layardi* (das AEs Tapajós, Xingu e Belém; ver Griscon e Greenway 1941, Todd 1948, Marantz *et al.* 2003) foi corroborado pelos dados morfológicos, moleculares e bioacústicos analisados (Figuras 6 e 9; Tabela 2). Portanto, é mais provável que estas inferências de intergradação tenham tido um caráter subjetivo e sido induzidas pela pouca e sutil variabilidade morfológica externa existente entre os clados 1 – 4 da espécie politípica *L. albolineatus*.

#### **6.1.2 – Clado 2: *Lepidocolaptes layardi***

As populações das AE Belém, AE Xingu e AE Tapajós foram classificadas no táxon *layardi* (Sclater 1873). Todd (1948), na sua revisão já sugere que o táxon *layardi* deveria ser especificamente separado tanto de *fuscicapillus* e *albolineatus*, já que ambos exibiam diferenças suficientes em caracteres válidos (estria pós-ocular branca; penas ventrais com bordas negras) a análise molecular e vocal, também apoiou essa sugestão pioneira de Todd (1948).

Como descrito nos resultados, apesar de haver uma quebra genética no clado 2 com um forte apoio estatístico (separando as populações da AE Tapajós daquelas das áreas Xingu e Belém), tanto do ponto de vista morfológico quanto vocal,

estas duas sub-populações são similares, não justificando uma separação taxonômica formal. No entanto, futuras análises vocais mais detalhadas poderão levar à separação destas duas sub-populações.

As discrepâncias entre relações filogenéticas e classificações taxonômicas baseadas em dados moleculares e morfológicos não são tão incomuns na literatura, Vários autores (Moritz *et al.* 2000, Marks *et al.* 2002, Bates *et al.* 2004, Zink 2004 e Cheviron *et al.* 2005) analisando relações filogenéticas entre aves amazônicas também evidenciaram inconsistências entre os dados morfológicos, especialmente a plumagem, e genéticos. Estes mesmos autores afirmam que devido à forte pressão de seleção natural e sexual sobre os caracteres morfológicos é normal que apareçam discrepâncias entre ambos os dados e, que devido a pressão de seleção, dados morfológicos podem apresentar uma sub-estimativa da real diversidade.

### 6.1.3 – Clado 3 – *Lepidocolaptes taxon novum*

Assim como demonstrado nos resultados morfológicos, moleculares e vocais, as aves que compõem o clado 3 (endêmico da AE Inambari; Figuras 6, 7 e 16), ainda não possuem um nome válido, apesar de terem sido historicamente sempre tratadas dentro do táxon *fuscicapillus*. Como discutido acima, o nome *fuscicapillus* só pode ser utilizado para o clado 1, deixando o clado 3 sem um nome válido e que, por esse motivo, será tratado daqui em diante de *L. taxon novum*.

Em suas revisões, Hellmayr (1908, 1912), comparou espécimes do sudeste peruano (da AE Inambari) com os três cotipos de *fuscicapillus* e encontrou pequenas diferenças entre eles. As aves peruanas eram um pouco maiores e tinham o topo da cabeça mais opaco que o dorso, com uma notável estria pós-ocular esbranquiçada, enquanto os cotipos de *fuscicapillus* tinham o topo da cabeça mais colorido que o dorso e sem estrias pós-oculares. No entanto, Zimmer (1934) ao revisar esse mesmo material, notou a ausência desse caráter em um macho do rio Colorado, Chanchamayo Valley, depositado no Field Museum (FMNH 65867). Além dos exemplares peruanos, Zimmer (1934) também analisou duas fêmeas do leste do Equador e chegou à conclusão de que estas eram menores que os cotipos, mas, tanto as aves peruanas e as bolivianas variavam em ambas direções. Estes mesmos espécimes foram analisados no presente estudo confirmando a observação feita por Zimmer (1934).

O padrão da coloração da cabeça de todos os espécimes peruanos analisados no presente estudo foi concordante com as observações descritas pelos autores anteriores, (Hellmayr 1908, 1912, Zimmer 1934).

Um importante achado foi a fato de um haplótipo do clado 3 ter sido encontrado num espécime da parte leste do Departamento Santa Cruz, Bolívia (alto

Madeira), área de distribuição de *L. fuscicapillus*. Esse resultado mostra que existe intergradação entre *L. fuscicapillus* e *L. taxon novum* nas cabeceiras do rio Madeira em território Boliviano. Este padrão parece ser confirmado pela análise do espécime testemunho que foi seqüenciado (LSUMZ 137058), que exhibe algumas características passíveis de serem interpretadas como intermediárias entre *fuscicapillus* e *taxon novum*, a saber, uma coloração mais amarronzada nas manchas próximas à garganta e peito. No entanto, este padrão ainda precisa ser melhor documentado através de uma maior amostragem de indivíduos da região do alto Madeira na Bolívia. Portanto, com essa provável zona de intergradação entre *fuscicapillus* e *taxon novum*, a descrição formal deste último será cuidadosamente avaliada para posterior publicação.

#### 6.1.4 –Clado 4: *Lepidocolaptes duidae*

A análise molecular indicou uma politomia dos Clados 1-4, e como observado, os valores de *bootstrap* do nó que une esse clado aos demais (1,2,3 e 5) foi baixo. No entanto a estruturação genética do clado 4 foi fortemente apoiada, ainda que não fosse possível estabelecer claramente as relações com os demais clados, não comprometendo a validade do arranjo sistemático proposto.

Zimmer (1934) na descrição da subespécie *duidae*, a considerou próxima a *madeirae* (sinonimizada com *fuscicapillus* no presente estudo), mas diferindo na coloração mais escura e na largura das estrias peitorais. Essa semelhança com a forma alopátrica *madeirae* (sinonimizada neste estudo), foi mostrada pela CDFA, onde houve uma mistura que agrupou dois indivíduos do táxon *duidae* em *fuscicapillus*, este por sua vez foi classificado com 100% de sucesso num grupo que incluía aves das AE Imeri e Napo. Portanto essa semelhança com a forma alopátrica sugere apenas convergência evolutiva exibida pela morfologia, não indicando nenhum fluxo gênico entre estes dois táxons.

Este táxon, assim como inicialmente mencionado por Zimmer (1934), apresenta uma grande variação fenotípica. Ele discutiu sobre um macho jovem da localidade Playa del Rio Base na Venezuela, por este apresentar coloração mais marrom escura no dorso que nos adultos, e também com relação às estrias ventrais de outro macho da localidade Tatu, Rio Negro, ambos mostraram similaridades à coloração de adultos do táxon nominal *albolineatus*.

Outros exemplares do rio Negro também diferem no padrão de coloração daqueles encontrados na localidade tipo de *duidae* (Monte Duida, Venezuela). Ainda a despeito dessa variação fenotípica, dois espécimes um macho (MPEG 59471) e uma

fêmea (MPEG 59472) oriundos de Novo Airão, margem direita do Rio Negro, exibiram diferenças quanto à forma das estrias peitorais. Na fêmea, estas eram notadamente mais estreitas e se estendia até a região ventral, enquanto que o macho apresentava estrias mais arredondadas ou em forma de gota; este mesmo macho também apresentou estrias cefálicas sugerindo que se tratasse de um padrão juvenil, no entanto mesmo faltando a informação na etiqueta a cerca da ossificação deste indivíduo, o comprimento do bico denuncia o padrão adulto.

A despeito destas observações sobre a variação fenotípica discutida por Zimmer (1934) acerca do táxon *duidae*, torna-se fácil perceber como as revisões baseadas somente em caracteres morfológicos independentes podem levar a confusões taxonômicas. Apesar disso, a diagnose para *duidae* foi consistente em relação às demais linhagens agrupadas historicamente na espécie politípica *L. albolineatus*.

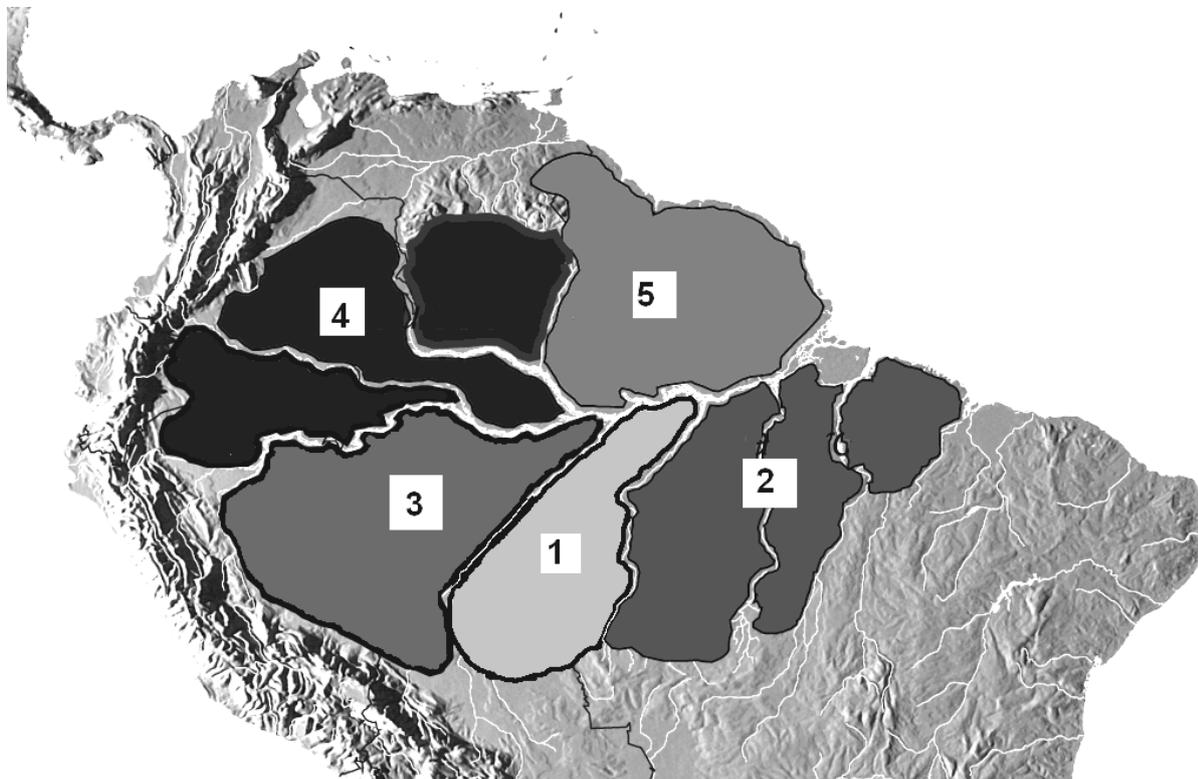
#### **6.1.5 – Clado 5 *Lepidocolaptes albolineatus***

A análise molecular mostrou claramente e com um forte apoio, que este táxon da AE Guiana seria o mais basal e que a divergência nas seqüências foram as maiores quando comparadas aos demais clados (5%). Este padrão também foi observado no complexo *Dendrocincla merula* e a idade deste evento de separação foi datada em aproximadamente 2,242 milhões de anos atrás (Burlamaqui dados não publicados).

*L. albolineatus* (Lafresnaye 1846) da AE Guiana, constitui uma linhagem evolutiva independente, diagnosticável através de caracteres morfológicos, genéticos e vocais separando-as de todas as demais espécies supracitadas e agrupadas historicamente como subespécies deste táxon.

## 7.0 – BIOGEOGRAFIA E EVOLUÇÃO

A delimitação de áreas ou centros de endemismos é uma das mais importantes etapas de uma análise biogeográfica já que permite reconhecer as unidades básicas da estrutura histórica na qual as biotas evoluíram (Cracraft 1988). Nas terras baixas da Amazônia foram identificadas oito áreas de endemismo apoiadas pela distribuição restrita de um variado número de espécies de aves que apresentam seus limites definidos pelos grandes rios da bacia Amazônica (Haffer 1974, 1978, Cracraft 1985, Silva *et al.* 2002, 2005). Esse padrão também foi encontrado na distribuição biogeográfica das espécies reconhecidas nesse trabalho (Figura 15), com base principalmente no CFGE (de Queiroz 1998, Aleixo 2007).



**Figura 15-** Distribuição geográfica dos táxons reconhecidos neste trabalho, apoiando a nomenclatura já existente (os números correspondem aos clados da Fig, 6); (1) *L. fuscicapillus*; (2) *L. layardi*, (3) *L. taxon novum*; (4) *L. duidae*; (5) *L. albolineatus*. Note a correspondência dos táxons com algumas áreas de endemismo proposta para Amazônia (Silva *et al.* 2005).

São reconhecidas neste trabalho cinco espécies evolutivas e provavelmente também biológicas (Figura 15). Assim, baseado nesse novo arranjo para os táxons antes agrupados na espécie politípica *Lepidocolaptes albolineatus* (*sensu* Zimmer 1934), é possível verificar a existência de cujas distribuições propostas são coincidentes com os limites de algumas áreas de endemismos propostas para Amazônia, conforme definidas por Silva *et al.* (2005), sendo que a distribuição de algumas espécies aqui reconhecidas extrapolam os limites de uma única área de endemismo. O táxon *L. albolineatus*, ocorre da margem leste do rio negro até a margem oeste do rio branco (AE Guiana). O táxon *L. duidae* ocorre da margem oeste do rio branco nas AEs Imeri e Napo, já que na margem leste encontra-se a forma nominal *albolineatus*, ou seja, para este táxon o rio branco realmente foi o limite da distribuição do táxon nominal ao do táxon *duidae*. Esse padrão geral de distribuição foi discutido por Naka *et al.* (2007) para as aves amazônicas. O número e os limites das áreas de endemismo na Amazônia devem ser vistos como hipóteses de trabalho, exigindo constante reavaliação quando novos dados taxonômicos e biogeográficos de diferentes grupos de organismos tornam formalmente disponíveis.

Ao sul do Rio Solimões – Amazonas, *L. taxon novum* é endêmico da AE Inambari, *L. fuscicapillus* restrita a AE Rondônia; *L. layardi* é representado nas AE Belém, AE Xingu e AE-Tapajós. Provavelmente a quebra genética que existe entre as populações da AE Belém, AE Xingu e AE Tapajós e mostradas na filogenia (Figura 6), seja decorrente do efeito de barreiras do rio Xingu. Apesar da existência de diferenciação genética entre estes clados, as diferenças morfológicas e bioacústicas não foram suficientes para podermos tratá-los como unidades distintas.

O reconhecimento neste estudo de unidades evolutivas distintas permite uma correlação com um cenário biogeográfico particular, como aquele que sustenta a hipótese de que as principais unidades geológicas da Amazônia correspondem a centros formadores de espécies numa escala temporal mais antiga (Bates 2001; Aleixo 2004, Aleixo e Rossetti 2007). Neste cenário o táxon *L. albolineatus* teria se diferenciado na AE Guiana estabelecendo-se nas planícies sedimentares do oeste amazônico (AE Imeri, Napo e Inambari), proporcionando assim a diferenciação em *L. duidae* e *L. taxon novum*. No entanto são necessários mais dados para uma melhor resolução das afinidades filogenéticas dos demais táxons reconhecidos neste estudo.

## 8.0 – CONCLUSÕES

- De todos os táxons agrupados dentro de *Lepidocolaptes albolineatus*, foi encontrado dimorfismo sexual em relação aos caracteres morfométricos e de plumagem.
- Os espécimes do Clado 5, correspondendo ao táxon nominal "albolineatus" da AE Guiana, tiveram as menores medidas morfométricas, seguindo o mesmo padrão para mesma área de distribuição de seu táxon irmão do gênero *Campylorhamphus* (Portes dados não publicados).
- Dos táxons anteriormente agrupados na espécie biológica *Lepidocolaptes albolineatus*, foi possível diagnosticar com base nos caracteres morfológicos, vocais e genéticos cinco táxons distintos, que poderão ser tratados como espécies evolutivas de acordo com o CFGE; *L. albolineatus*, *L. layardi*, *L. fuscicapillus*, *L. duidae* e *L. taxon novum*.
- Com base nos caracteres moleculares, morfométricos e de plumagem, verificou-se que *L. a. madeirae* (Chapman 1919) é na verdade um sinônimo júnior de *L. fuscicapillus* (Pelzeln 1868).
- A filogenia produzida revelou a formação de cinco clados bem apoiados, dentre estes, um clado que corresponde a um táxon ainda não descrito.
- A filogenia produzida revelou que a distribuição das espécies aqui reconhecidas coincidiu com as áreas de endemismo reconhecidas na Amazônia (segundo Silva *et al.* 2005), entretanto algumas destas espécies extrapolam os limites de uma única área de endemismo ( Belém-Xingu-Tapajós e Imeri -Napo ).

## 9.0 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aleixo, A. (2002) Molecular systematic and the role of the “várzea - terra-firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk* 119: 621-640.
- Aleixo, A. (2004) 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.
- Aleixo, A. (2007) Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e 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.
- Aleixo, A. e Rossetti, D. F. (2007) Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *J. Ornithol.* 148: 443–453.
- Assis, C. P., Raposo, M. A., Stopiglia, R. e Parrini, R. (2007) Validation of *Thamnophilus capistratus*, LESSON 1840 (PASSERIFORMES: Thamnophilidae). *Auk* 124 (2): 665-676.
- Avila-Pires, T. C. S. (1995) *Lizards of Brazilian Amazonia*. Zoologische Verhandelingen 299: 1–706.
- Bates J. M., Hackett, S. J e Goerck, J. M. (1999) High levels of mitochondrial DNA differentiation in two lineages of antbirds (*Drymophila* and *Hypocnemis*). *Auk* 116: 1093-1106.

- Bates, J. M., Haffer, J. e Grismer, E. (2004) Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *J. Ornithol.* 145: 199-205.
- Brumfield, R. T. e Remsen-Jr., J. V. (1996) Geographic variation and species limits in *Cinnycerthia* Wrens of the Andes. *Wilson Bull.* 108 (02): 205–227.
- Bierregaard, R. O. Jr., Cohn-Haft, M., Stotz, D. F. e Teixeira, D. M. (1997) Cryptic biodiversity: an overlooked species and new subspecies of antbird (Formicariidae) with revision of *Cecomacra tyrannina* in northwestern South America. *Ornithol. Monogr.* 48: 111–128.
- Barrowclough, G. F. (1982) Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *The Auk* 99: 601–603.
- Bowler, P. (1984) *Evolution: The history of an Idea*. University California Press, Berkeley.
- Chapman, F. (1919) New Birds Peru, Bolivia, Brazil, Colômbia. *Proc. Biol. Soc. Washington* 32: 261-262.
- Charif, R. A., Clark, C. W., Frisrup, K. M. (2004). Raven 1.2. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.
- Chevron, Z. A.; Hackett, S. J. e Capparella, A. P. (2005) Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. *Mol. Phyl. and Evol.* 36: 338–357.
- Cohn-Haft, M. (2000) A case study in Amazonian biogeography: vocal and DNA sequence variation in *Hemitriccus* flycatchers. Ph.D. dissertation, Louisiana State University, Baton Rouge. 137pp.

- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (2007) *Listas das aves do Brasil*. Versão 16/8/2007. Disponível em <<http://www.cbro.org.br>>. Acesso em: [20/08/2008].
- Cory, C. B. e Hellmayr, C. E. (1925) Catalogue of birds of the Americas, part 4. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 13: 1-390.
- Cracraft, J. (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithol.* 1: 159–187.
- Cracraft, J. (1985) Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithol. Monogr.*, 36: 49-84.
- Excoffier, L., Smouse, P. e Quattro, J. (1992) Analyses of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479–491.
- Frost, D. R. e Hill, D. M. (1990) Species in concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica* 46: 87–104.
- Garcia-Moreno, J. e Silva, J. M. C. (1997) An interplay between forest and non-forest South American avifaunas suggested by a phylogeny of *Lepidocolaptes* woodcreepers (Dendrocolaptinae). *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 32: 164-173.
- Gould, S. J. e Johnston, R. F. (1972). Geographic variation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 457- 498.
- Haffer, J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. (1974) Avian speciation in tropical South America. Cambridge: *Nuttall Ornithological Club*. 390 pp.
- Hall, T. A. (1999) BioEdit: A User-friendly Biological Sequence Alignment Editor And Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98.

- Huelsenberck, J. P. e Hall, B. (2001) Mrs. Bayes: Bayesian inference of phylogeny A program for the Bayesian Analysis. Material available at <http://brahms.biology.rochesters.edu/software.html>.
- Irestedt, M., Fjeldsa, J. e Ericson, P. G. P. (2004) Phylogenetic relationships of woodcreepers (Aves – Dendrocolaptinae) – incongruence between molecular and morphological data. *J. Avian Biol.* 35: 280-288.
- Isler, M. L., Isler, P. R. e Whitney, B. M. (1998) Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115: 577-590.
- Isler, M. L., Isler, P. R. e Whitney, B. M. (1999) Species limits in Antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae): The *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk* 116 (1): 83-96.
- Isler, M. L., Isler, P. L. e Brumfield, R. T. (2005) Clinal variation in vocalizations of an antbird (Thamnophilidae) and implications for defining species limits. *Auk* 122: (2): 433-444.
- Isler, M. L., Isler, P. L. and Whitney, B. M. (2007) Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the warbling antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *Auk* 124: 11-28.
- Krabbe, N. K., Isler, M. L., Isler, P. L., Whitney, B. M., Alvarez, J. A. e Greenfield, P. J. (1999) A new species in t he *Myrmotherula haematonota* superspecies (Aves; Thamnophilidae) from the western Amazonian lowlands of Ecuador and Peru. *Wilson Bull.*, 111 (2):157-165.
- Klecka, R. W. (1980) *Disciminant Analysis*. Sage University Paper Series Quantitative Applications in the Social Sciences 07-019. Beverly Hills and London: Sage pubns. 71 pp.

- Lewinsohn, T. M. e Prado, P. I. (2005). How many species are there in the Brazil?  
*Conservation Biology* 19: 619 -624.
- Manly, B. F. J. (1994). *Multivariate Statistical Methods*. 2<sup>nd</sup> ed. Chapman and Hall, London, 215 pp.
- Marantz, C., Aleixo, A., Bevier, L. R. e Patten, M. A. (2003) *Family Dendrocolaptidae (Woodcreepers)* Pp. 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.
- Marantz, C., Zimmer, K. (2006) *Bird voices of Alta Floresta and Southeastern Amazonian Brazil* Macauley Library of Natural Sounds 2006. 6-CD set. ISBN: 0938027670.
- Mayr, E. (1942) *Systematic and the origin of specie*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. (1969) *Animal Species and Evolution*. Cambridge Harvard University Press, 797 pp.
- Mayr, E. (1986) *Typological versus populational thinking*. In Sober, E. *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*. Cambridge MIT press, 1986: 14-17.
- Mayr, E. (2001) The Philosophical Foudations of Darwinism. *Proceedings of the American Philosophical Society* 145(4): 488-495.
- Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Brooks, T. M., Pilgrim, J. D., Konstant, W. R., Fonseca, G. A. B. e Kormos, C. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 10309–10313.
- Müller, P. (1973) *Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Real. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape*. Dr. W. Junk, Haag.

- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. e Smith T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 533–563.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Naka, N. L., Haft-Cohn, M., Mallet-Rodrigues, F., Santos, M. P. D. e Torres, M. F. (2006) The avifauna of the Brazilian state of Roraima: bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14 (3): 197-238.
- Nyári, A. (2007) Phylogeographic patterns, molecular and vocal differentiation, and species limits in *Schiffornis turdina*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 154-164.
- Oren, D. C. (1999). Biogeografia e conservação de aves na região amazônica. Macapá – PRONABIO Programa Nacional da Diversidade Biológica. Consulta 99. 22 pp.
- Paynter, R. A. e Traylor, M. A. (1977) *Ornithological Gazetteer of Ecuador*. Harvard University Cambridge, Massachusetts, 151 pp.
- Paynter, R. A (1981) *Ornithological Gazetteer of Colombia* Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 311 p.
- Paynter, R.A. (1992) *Ornithological Gazetteer of Bolivia* Harvard University. Cambridge, Massachusetts. 185 p.
- Pelzeln, A. (1868) *Zur Ornithologie Brasiliens: Resultate Von Johann Natteres Reisen in den Jahren 1817 bis 1835*. A. Pichle's Witwe e Sohn, Viena.
- Posada, D. e Crandall, K. A. (1998). MODELTEST: Testing the modelo f DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818.

- Queiroz de, K. (1998) *The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification e terminological recommendation*. Pp. 57-75. Em: Howard, D. J. e Berlocher, S. H. (eds.) *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press.
- Raikow, R. J. (1994). A phylogeny of the woodcreepers (Dendrocolptidae). *Auk* 111 (1): 104–114.
- Reis, S. F.; Pessôa, L.M. e Strauss, R.E., (1990). Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 13(3): 509-520.
- Remsen, J. V. Jr. (2005) Pattern, process, and rigor meet classification. *Auk* 122 (2): 403-413.
- Ridgely, R. S. e Tudor, G. (1994) *The birds of South America The suboscine passerines*. Oxford University Press.
- Sambrook, J., Fritsch, E. F. e Maniatis, T. (1989) *Molecular Cloning: a laboratory manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York.
- Schulenberg, T., Marantz, C. e English, P. H. (2000) *Voices of Amazonian birds of the rain forest of Southern Peru and Northern Bolivia, vol 2 Toucans (Ramphastidae) through Antbirds (Thamnophilidae)*
- Sclater, P. L. (1873) Additions to the List of Birds of Nicaragua *Ibis* 15 (4): 372–373.
- Slade, R. W., Moritz, C., Heideman, A. e Hale, P. T. (1993) Rapid assessment of single-copy nuclear DNA variation in diverse species. *Molecular Ecology*, 2: 359-373.
- Smithe, F. B. (1975) *Naturalist's color guide*. American Museum of Natural History, New York.

- Sick, H. (1997). *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Editora Nova Fronteira. 862p. 1997.
- Silva, J. M. C. e Oren, D. C. (1996). Application of parsimony analysis of endemism (PAE) in Amazon biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 427–437.
- Silva, J. M. C., Novaes, F. C. e Oren, D. C. (2002) Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographic implications. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 122: 185-194.
- Silva, J. M. C., Rylands, A. B. e Fonseca, G. A. B. (2005). The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology* 19 (3): 689-694.
- Silva, J. M. C. (2005) Áreas de endemismo da Amazônia. *Ciência & Ambiente*, v. 31, p. 25-38.
- Silveira, L. F., e Olmos, F. (2007) Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécie, conservação e que falta descobrir. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15(2) 289-296.
- Sites, J. W. e Marshall, J. C. (2004) Operational criteria for delimiting species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 199–227.
- South American Classification Committee (2008). *Species lists of birds for South American countries and territories: [Brasil]*. [Version 14/08/2008]. [http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACC\\_Country\\_List.html](http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACC_Country_List.html)
- Statsoft, Inc. (2004). STATISTICA for Windows v.7. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com)
- Swofford, D. L. (2001) PAUP\*. *Phylogenetic analysis using with parsimony (\* and other methods)*. Version 4.0 Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

- Todd, W. E. C. (1948) Critical Remarks on the wood-hewers. *Amer. Canegie Mus.* 31: 73: 5–18.
- Wallace, A. R. (1852) On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.
- Watson, D. M. (2005) Diagnosable versus Distinct: evaluating species limits in birds. Forum: American Institute of Biology Science. *BioScience* 55 (1): 60–68.
- Wiley, E. O. (1978) The evolutionary concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27 (1): 17-26.
- Zimmer, J. T. (1934) Studies on Peruvian birds No. 14. Notes on the genera *Dendrocolaptes*, *Hylexetastes*, *Xiphocolaptes*, *Dendroplex*, and *Lepidocolaptes*. *American Museum Novitates* 753.
- Zimmer, K. J. (2002) Species limits in Olive-blacked foliage-gleaners (*Automolus*: Furnariidae). *Wilson Bull.* 114 (1): 20-37.
- Zink R. M. (2004) The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 561–564.
- Zink R. M. e Mckitrick, M. C. (1995) The debate about species concepts and its implications for ornithology. *Auk* 112: 701–719.

## 10 – APÊNDICES

### 1.- Espécimes analisados

#### *Lepidocolaptes albolineatus albolineatus* (Lafresnaye 1846)

Peles examinadas: Suriname (AMNH 388062 ♀), Guiana Francesa, Piedad Saut Tamonoir (CM 64922 ♂), Guiana Francesa, Piedad Saut Fleuve Oyapock (CM 64821 ♂, CM 64708 ♀), Guiana Francesa, Piedad Saut Fleuve Mana (CM 61872 ♀), Guiana Francesa, Piedad Saut Fleuve (CM 61111 ♀), Brasil, Amapá alto Rio Arucaua (CM 68682 ♀), Venezuela, Bolivar Rio Yruan (CM 33743 ♀), Venezuela, Bolivar Rio Yruan (CM 33823 ♂), Guiana Francesa Saut Tamonoir Fleve Mana (CM 61838 ♀), Brasil, Amapá Rio Uaca Ilha Cajary (CM 68392 ♀), Brasil, Pará, Óbidos, Margem esquerda do Rio Amazonas (CM 83688 ♂, CM 83718 ♂, CM 83925 ♀, CM 83808 ♀), Guiana Inglesa, rio Essequibo, Rockstone (FMNH 10831 ♀), Suriname, Kaisenberg Aistrip, Rio Zuid (FMNH 260351 ♂, FMNH 260352 ♂), Suriname, Paloemen Aistrip, Rio Tapanahol (FMNH 262286 ♂), Guiana, Reserva Iwokrama (ANSP 188311 ♂, ANSP 188310 ♀), Guiana Leste Dermerara (USNM 627132 ♂), Guiana, estrada Linden (USNM 625441 ♀, USNM 625440 ♂), Guiana, Margem Oeste do Alto rio Essequibo (USNM 625442 ♀, USNM 625443 ♂, USNM 625444 ♀), Brasil, Amazonas, Manaus (MPEG 53032 ♂, MPEG 53031 ♀), Brasil, Amapá, Laranjal do Jari (MPEG 56940 ♂)

#### *Lepidocolaptes taxon novum*

Peles analisadas: Peru, Rio Apurimac, Luisiana (AMNH 819643 ♀, AMNH 781811 ♂, AMNH 819724 ♀, AMNH 819779 ♀, LSUMZ 170826 ♂), Peru, Huarandosa Vale Rio Chinchipe (AMNH 182077 ♀), Peru, Chunchamayo (AMNH

525103♂ FMNH 65867 ♂) Peru, Dept. Huánuco (AMNH 821065♀) Peru, Dept. Cuzco (AMNH 781810♂), Peru, Tulumayo Provincia Junin (AMNH 169779 ♀), Peru, Astilero (AMNH 146206 ♀), Bolívia, Todos os Santos, Rio Chaparé (AMNH 148452 ♂) Bolívia, Santa Cruz Buena Vista (CM 78952 ♀, CM 51156 ♂), Bolívia, Dep. Santa Cruz, Provincia Velasco (LSU 148134 ♂, LSUMZ 137058 ♀), Peru, Loreto (LSUMZ 109734 ♀, LSUMZ 109733 ♂), Peru, Dept. San Martin (LSUMZ 116775 ♂), Peru, Madre de Dios (FMNH 321450 ♂, FMNH 321451 ♂), Peru, Loreto, Contamana (FMNH 66166 ♂), Peru, Huanuco, Chinchavito (FMNH 296669 ♂) Bolívia, Chiniri Rio Kaka (ANSP 120614 ♀), Peru, Shapaja, Rio Huallaga (ANSP 117760 ♂, ANSP 117759 ♂); Bolívia, Santa Ana Rio Coroico (ANSP 120616 ♂, ANSP 120515 ♀), Peru, Rio Cosiremi (ANSP 273198 ♂), Peru, Departamento Ucayali (LSUMZ 156410 ♂); Peru, Loreto Rio Curanja Balta (LSUMZ 37151 ♂), Brasil, Acre, Seringal do Oriente (MZUSP 42699 ♀); Brasil, Acre, Marechal Taumaturgo MPEG 52094 ♀); Brasil, Amazonas, Rio Javari MPEG 18564 ♂), Bolívia, Dept. Pando, Provincia Nicolás Suarez (LSUMZ 132477 ♂, LSUMZ 132478 ♀).Brasil, Amazonas, Arimã, Rio Purus (CM 92646 ♀).

*Lepidocolaptes layardi* (Sclater 1873)

Peles analisadas: Brasil, Pará, Belém (MZUSP 42723 sexo indeterminado, MZUSP 42706 ♂, MZUSP 42705 ♀, USNM 516292 ♂, USNM 516293 ♀, MZUSP 42724 ♂, MPEG 14957 ♂, MPEG 17830 ♀, MPEG 18297 ♂, MPEG 18295 ♂), Pará, Belém, Utinga (MZUSP 44501♂, MZUSP 44500 ♂, MPEG 18296 ♂.); Brasil, Pará, Fazenda Diamantina (USNM 120932 sexo indeterminado); Brasil, Pará, Município Capim (MZUSP 44494 ♀, MZUSP 44502 ♂, MZUSP 44493 ♂, MZUSP 44490 ♂,

MZUSP 44492, MZUSP 44491 ♂, MZUSP 42698 ♀, MZUSP 44496 ♀, MZUSP 44499, MZUSP 44495 ♂, MZUSP 44498 ♂, MZUSP 44497 ♀, ) Pará, Alto rio Cururu (MZUSP 42832 ♀, MZUSP 38275 ♀, MZUSP 42833 ♂), Maranhão, Açailândia (MZUSP 75911♂, MPEG 38451 ♂); Pará, Juruti MPEG 56637 ♂); Pará, Altamira, Fazenda Jamanxin MPEG 59217 ♂, MPEG 59216 sexo indeterminado); Pará, Rodovia Belém-Brasília MPEG 17217 ♂, MPEG 14722 ♂, MPEG 14723 ♂, MPEG 17216 ♂); Pará, Belterra, Flona Tapajós (MPEG 56055 ♂); Brasil, Pará, Tomé Açu (MPEG 58627 sexo indeterminado); Brasil, Pará, Santa Rosa MPEG 30558 ♂); Brasil, Maranhão, Município Amarante MPEG 37856 ♀), Brasil, Pará, Serra do Cachimbo (MPEG 59472 ♂, MZUSP 38492 ♂, MZUSP 38491 ♀, MPEG 57942 sexo indeterminado), Brasil, Pará Ourilândia do Norte (MPEG 57913 sexo indeterminado, MPEG 57912 sexo indeterminado), Brasil, Pará, Altamira, rio Xingu margem esquerda (MPEG 55384 ♀), Mato Grosso, Rio Teles Pires (MPEG 51426 ♂); Brasil, Pará, Santarém, rio Amazonas (CM 73093♀),

*Lepidocolaptes fuscicapillus* (Pelzeln, 1868)

Material fotográfico: série tipo – Brasil, Mato Grosso, Engenho do Capitão Gama (NHMW 15950, 15951 ♂, 15952 ♀, 15953).

Peles analisadas: Mato Grosso, Barão de Melgaço (AMNH 127789 ♀), Pará, Vila Braga, margem leste do Tapajós (CM 75319 ♂); Brasil, Pará. Miritituba, margem direita do Tapajós (CM 77567 ♂); Bolívia, Dept. Santa Cruz, Província Velasco (LSUMZ 153310 ♂); Bolívia, Dept. Santa Cruz (LSUMZ 148136 ♀); Brasil, Rondônia, Cachoeira Nazaré (FMNH 330395 ♀, FMNH 343879 ♀, MPEG 39679 ♀, MPEG 39678

♀); Brasil, Mato Grosso, Rio Aripuanã (MPEG 31048 ♀); Brasil, Rondônia, Porto Velho (FMNH 50859 ♂, AMNH 148456 ♂, AMNH 148455).

*Lepidocolaptes duidae* (Zimmer 1934)

Peles analisadas: Brasil, Rio Negro, Mt. Cusycuriari (AMNH 310828 ♂), Brasil, Rio Negro, Yuacali (AMNH 310827 ♀), Brasil, Rio Negro Tatu (AMNH 387937 ♂, AMNH 387939 ♂, AMNH 387938 ♂), Venezuela, Playa Del Rio Base Mt. Duida (AMNH 274043 ♂, AMNH 274049 ♀, AMNH 274050♀, AMNH 274042 ♂ ), Venezuela, Pie del Cerro (AMNH 274046 ♀, AMNH 224047 ♀, AMNH 274041 ♂, ), Equador, Rio Suno (AMNH 184160 ♂), Venezuela, Campamento Medio, Mt.. Duida (AMNH 274045 ♀); Brasil, Amazonas, Rio Tonantins (CM 97717 ♂); Brasil, Roraima, Colônia do Apiaú (FMNH 343878 ♂, MPEG 45826 ♂), Venezuela, Cerro de La Neblina FMNH 319012 ♂); Brasil, Roraima, Ilha de Maracá, Rio Uraricoera MPEG 39080 ♂); Brasil, Roraima, Rio Inajá, Garimpo Dicão (MPEG 49300 ♂), Brasil, Amazonas Novo Airão, margem direita do Rio Negro (MPEG 59471 ♂, MPEG 59472 ♀), Equador, Sucumbios (ANSP 187066 ♀).

## 2 – Lista de espécimes sequenciados

Taxon	NTOMBO	Localidade	População
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG57942	Brasil, Pará, Novo Progresso, Base Aeronáutica Serra do Cachimbo, Torre II (09o16'S, 54o56'W)	10
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG56940	Brasil, Amapá, Rio Jari, margem esquerda, Laranjal do Jari, Cachoeira Santo Antonio (00o 39'S, 52o 30'W)	4
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG58627	Brasil, Pará, Viveiro Acta, 25 Km SW. Quatro Bocas, Tomé-Açú, 02°35'54" S; 48°20'14.6" W	13
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG56637	Brasil, Pará, Juruti, Igarapé Mutum	17
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG59216	Brasil, Pará, Altamira, 30 km SW Castelo dos Sonhos, Fazenda Jamanxin (8o23'55,5"S,55o23'08"W)	9
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG59217	Brasil, Pará, Altamira, 30 km SW Castelo dos Sonhos, Fazenda Jamanxin (8o23'55,5"S,55o23'08"W)	9
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG59471	Brasil, Amazonas, Novo Airão, Igarapé-Açu (02o51'13"S,60o51'05"W)	5
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	MPEG59472	Brasil, Amazonas, Novo Airão, Igarapé-Açu (02o51'13"S,60o51'05"W)	5
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	PPBIO188	Brasil, Pará, Portel Flona Caxiuanã	12
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	PPBIO130	Brasil, Pará, Portel Flona Caxiuanã	12
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	ANSP 218114	Guiana, Potaro Siparuni Iwokrama Reserve; Kabocalli Landing, W bank Essequibo River, ca. 45 river miles SE Kurupukari	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	USNMKUB12619	Guiana Parabara Savannah 2 12°N59 22'W	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	USNM B11532	Guiana west bank Upper Essequibo River Gunn's Landing 225m 0139 N 05837 W	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	USNM B14227	Guiana East Demerara 11km ENE Linden 6 01 N 58 12 W	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	USNM B11336	Guyana Linden near 055628N, 0581431W	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	USNM B12013	Guyana Linden Highway 0606 N 05837 W	1
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	FMNH38981	Brasil, Rondonia, Cachoeira Nazaré W margim Rio Ji Paraná	18
<i>Lepidocolaptes affinis</i>	LSUMZ B19862	Costa Rica: Cartago Province 3km ENE Vila Mills, km 98 Pan American Hwy	22
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B9627	Bolivia, Dept. Pando, Nicolás Suarez; 12 km by road S of Cobija, 8 km W on road to Mucden	19
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B9720	Bolivia, Dept. Pando, Nicolás Suarez; 12 km by road S of Cobija, 8 km W on road to Mucden	21
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B12498	Bolivia, Santa Cruz Velasco; 50 km ESE Florida, Arroyo del Encanto	15
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B13804	Bolivia, Santa Cruz Serrania de Huanchaca; 45 km E Florida	16
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B14827	Bolivia , Santa Cruz Department Velasco; 13 km SW Piso Firme	15
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B18504	Bolivia: Santa Cruz Dep. Velasco; Parque Nacional Noel Keonpff Mercado 60 km ESE of Florida	15
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B27990	Peru, Loreto Department 79 km WNW Contamana, ca 7 degrees 08'S, 75 degrees 41'W	20
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B35368	Brasil, Pará, E. bank on Rio Teles Pires, 4 km upriver from the mouth of Rio Sao Benedito, 9 degrees 08' 02"S, 57 degrees 02' 55"	11
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B35549	Brasil, Pará, Fazenda Morelandia, 8 km N De Santa Barbora do Para, 01 degrees 12' 40" S, 48 degrees 14' 46" W	14
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMZ B40638	Peru, Loreto Department 86 km SE Juanjui on E bank upper Rio Pauya; 7 degrees 33'40"S, 75 degees 54'58"W	20
<i>Lepidocolaptes lacrymiger</i>	LSUMZ B31952	Peru, Cajamarca Department Quebrada Lanchal, ca 8km ESSE Salique, 5 degrees 41.2'S, 79 degrees 15.0'W	39
<i>Lepidocolaptes falcinellus</i>	MPEG 42	Brasil, Rio Grande do Sul	42
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	A133 MARAUIA	Brasil, Amazonas, Alto rio Marauia	8
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	A1197 SGE	Brasil, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira	7
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	A1198 SGE	Brasil, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira	7
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	B29316	Brasil, Amazonas, Manaus	3
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	B20329	Brasil, Amazonas, Manaus	3
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	INPA-A1744	Brasil, Roraima, PN Virua, margem direita do Rio Branco 1 27 49 N 60 59 11 W	2
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	PNJAÚ	Brasil, Amazonas, Parque Nacional do Jaú	6
<i>Lepidocolaptes albolineatus</i>	LSUMNS 153311	Bolivia Bolivia Santa Cruz	15
<i>Lepidocolaptes angustirostris</i>	AYO89838-1	Ver Gen Bank	

3 – Localidades das vocalizações de *Lepidocolaptes albolineatus* analisadas neste estudo.

<b>N, Registro</b>	<b>Localidade</b>	<b>Registrador</b>
1865	Bolívia, Río Paucerna camp, Noel Kempff Mercado NP, Santa Cruz	Sjoerd Mayer
2888	Bolívia, Serranía Pilón, Pilón Lajas Biosphere Reserve, Beni	A. Bennett Hennessey
3152	Bolívia, Buena Vista, Santa Cruz	A. Bennett Hennessey
5694	Brazil, Tucuruí dam, right margin of the lake, state of Pará	Sidnei de Melo Dantas
6230	Venezuela, San Carlos del Rio Negro, Amazonas	Chris Parrish
7571	Suriname, Bakhuis mountains	Otte Ottema
8549	Peru, Allpahuayo-Mishana Reserve, Loreto	Herman van Oosten
PB001	Venezuela -Bolivar	P. Boseman
LNS24159	Peru, Madre de Dios; Rio Tambopata	T. A, Parker
LNSC 137b	Bolívia: Beni; Serrania Pilón	T. A, Parker
SW001	Bolívia, Santa Cruz	S. Walkman
AW001	Brasil, Rondônia, Guajará-Mirim	A. Whittaker
AW002	Brasil, Manaus	A. Whittaker
AW003	Brasil, Pará Caxiuanã	A. Whittaker
AW004	Brasil, Mato Grosso, Alta Floresta	A. Whittaker
AW005	Brasil, Rondônia Ariquemes	A. Whittaker
AW006	Brasil, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira	A. Whittaker
AW007	Brasil, Amazonas, Rio Javari	A. Whittaker
JM001	Equador Leste	J. Moore

4 – 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 ( $P < 0,05$ ).

Táxon	ASA			CAUDA			TARSO			CBICO			ABICO			LBICO		
	T	P	T	P	T	GL	P	T	GL	P	T	GL	P	T	GL	P		
Clado 1	-1,785	12	0,100	-0,735	12	0,476	-0,211	12	0,836	-0,933	12	0,369	0,745	12	0,471	1,176	12	0,263
Clado 2	-3,428	37	<b>0,002</b>	-3,365	37	0,717	1,291	37	0,062	0,591	37	0,558	1,009	37	0,320	-1,600	37	0,118
Clado 3	-2,879	30	<b>0,007</b>	-1,088	30	0,285	0,344	30	0,734	-1,604	30	0,119	1,042	30	0,306	0,804	30	0,427
Clado 4	-4,264	25	<b>0,000</b>	-3,474	25	<b>0,002</b>	1,397	25	1,175	0,793	25	0,435	1,161	25	0,257	0,077	25	0,939
Clado 5	-2,641	28	0,013	0,210	28	0,835	0,443	28	0,661	-0,150	28	0,835	0,325	28	0,747	-0,583	28	0,565

5– 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 ( $P < 0,05$ ).

Táxon	CMP			LMP			NMP		
	T	GL	P	T	GL	P	T	GL	P
Clado 1	0,968	12	0,352	1,394	12	0,188	0,099	12	0,923
Clado 2	-3,048	37	<b>0,004</b>	-1,293	37	0,204	-2,892	37	<b>0,006</b>
Clado 3	-0,574	30	0,570	0,292	30	0,772	-1,487	30	0,147
Clado 4	-0,350	25	0,729	0,726	25	0,475	0,675	25	0,506
Clado 5	-0,156	28	0,877	-0,577	28	0,126	-0,014	28	0,989

## 6 – Estatística descritiva dos caracteres morfométricos e de plumagem, medidos para os táxons analisados.

Caráter	SEXO	Média±Desvio Padrão									
		M= 6	F= 8	M= 25	F= 14	M= 22	F= 12	M= 16	F= 10	M= 14	F= 16
		<i>clado 1</i>	<i>DP</i>	<i>clado 2</i>	<i>DP</i>	<i>clado 3</i>	<i>DP</i>	<i>clado 4</i>	<i>DP</i>	<i>clado 5</i>	<i>DP</i>
ASA	M	94,401	4,439	91,893	3,481	96,257	4,552	89,898	2,789	<b>83,454</b>	2,891
	F	90,613	4,358	89,064	2,321	91,165	3,972	85,173	2,527	<b>80,605</b>	2,967
CAUDA	M	85,932	7,263	83,242	6,073	87,815	6,189	83,638	4,012	<b>74,105</b>	6,084
	F	82,969	6,435	80,706	4,464	85,414	4,61	78,313	2,75	<b>74,591</b>	6,231
TARSO	M	18,896	0,774	18,481	0,969	19,576	1,254	17,871	0,761	<b>17,202</b>	0,919
	F	18,852	0,539	18,291	0,748	19,725	1,021	18,45	1,074	<b>17,334</b>	0,783
CB	M	23,93	1,714	21,648	1,657	24,943	1,403	22,176	1,946	<b>20,831</b>	1,448
	F	23,372	1,472	22,02	1,208	22,047	5,601	22,899	1,305	<b>20,741</b>	0,958
AB	M	6,379	0,413	5,965	0,405	6,466	0,427	5,908	0,387	<b>5,626</b>	0,436
	F	6,201	0,334	6,014	0,497	7,992	4,869	6,096	0,272	<b>5,658</b>	0,257
LB	M	5,792	0,709	6,858	0,86	5,409	0,679	5,497	0,864	<b>4,965</b>	1,038
	F	5,842	1,231	6,621	0,943	5,998	0,687	5,391	0,362	<b>4,756</b>	0,598
CMP	M	12,846	1,073	13,301	1,037	11,814	1,059	12,41	0,879	<b>11,059</b>	0,992
	F	12,865	1,115	12,934	1,036	11,724	1,145	11,983	0,742	<b>11,003</b>	0,954
LMP	M	4,353	0,462	4,434	0,371	4,153	0,322	3,812	0,386	<b>3,744</b>	0,345
	F	4,705	0,48	4,364	0,417	4,155	0,538	3,883	0,766	<b>3,558</b>	0,281
NMP	M	8,111	1,537	7,36	1,469	9,188	1,559	8,571	1,785	<b>8,929</b>	1,774
	F	8,727	1,954	6,714	0,994	7,8	1,229	9,143	1,864	<b>8,875</b>	1,586

