



Pós-Graduação  
**ZOOLOGIA**  
MPEG/UFPA

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

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA, ZONAS DE INTERGRADAÇÃO E  
ESPECIAÇÃO NO COMPLEXO *ICTERUS CAYANENSIS-*  
*CHRYSOCEPHALUS* (AVES: ICTERIDAE)**

**FERNANDO MENDONÇA D'HORTA**

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 a obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. José Maria Cardoso da Silva

Belém-PA

2003

FERNANDO MENDONÇA D'HORTA

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA, ZONAS DE INTERGRADAÇÃO E  
ESPECIAÇÃO NO COMPLEXO *ICTERUS CAYANENSIS-*  
*CHRYSOCEPHALUS* (AVES: ICTERIDAE)**

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 a obtenção do grau de mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. José Maria Cardoso da Silva

Belém-PA

2002

**FERNANDO MENDONÇA D'HORTA**

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA, ZONAS DE INTERGRADAÇÃO E  
ESPECIAÇÃO NO COMPLEXO *ICTERUS CAYANENSIS-*  
*CHRYSOCEPHALUS* (AVES: ICTERIDAE)**

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

Orientador	Prof. Dr. José Maria Cardoso da Silva Conservation International do Brasil
	Prof. Dr. Fernando da Costa Novaes Departamento de Zoologia, MPEG
	Prof. Dr. Alexandre Aleixo Departamento de Zoologia, MPEG
	Prof. Dr. José de Sousa e Silva Jr. Departamento de Zoologia, MPEG
	Profa. Dra. Tereza Cristina Sauer de Ávila-Pires Departamento de Zoologia, MPEG

Belém, 10 de março de 2003.

## **i. DEDICATÓRIA**

Ao meu pai, minha mãe, minha  
mulher, meu filho e meus irmãos que,  
mesmo como homenagem, certamente  
merecem muito mais do que isto.

## ii. AGRADECIMENTOS

Sou muito grato a José Maria Cardoso da Silva pela orientação, incentivo e paciência durante o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro (Processo 131041/2001-0) durante estes dois anos de pesquisas.

Ao Frank Chapman Fund (*American Museum of Natural History - AMNH*) e ao *Scholarship Committee (Field Museum of Natural History - FMNH)*, que deram suporte financeiro para as consultas às coleções americanas.

À Maria Luisa Videira (MPEG), Mario de Vivo (MZUSP), Marcos Raposo (MNRJ), John Bates (FMNH) e Joel Cracraft (AMNH) por possibilitarem o acesso às coleções sob seus cuidados, sem os quais não teria sido possível a realização deste trabalho.

À Fátima Lima (MPEG), Paul Sweet (AMNH), David Willard (FMNH) e Jorge Nacinovic (MNRJ) por facilitaram meu trabalho nas coleções.

À Manuela, que me recebeu em Chicago fazendo me sentir em casa. Ao Marcelo pela mão em Nova Iorque. Ao Pepe e Camila pelo auxílio durante minha estadia em Chicago e Nova Iorque.

À Luis Barbosa pelos inúmeras ajudas com o Arcview.

Ao Celso Morato e George J. Shepherd pelo auxílio com a estatística.

A todo o pessoal da biblioteca do MPEG sempre prontos a auxiliar.

À Dione, grande bibliotecária do MZUSP e a todas as meninas da biblioteca pela grande eficiência e paciência.

À Ana Cristina e Dorotéia, secretárias da pós-graduação, pelo auxílio prestado durante este período.

Aos amigos, Luciano, Maurício, Patrícia, Caio, Emil, Marcos, Ricardo, Renata e todos os demais, pela hospedagem, companhia, conversas.

À Aninha e Wolmar , pelo grande apoio desde minha primeira visita a Belém.

Ao Alexandre Aleixo, Alexandre Bonaldo, José de Sousa e Silva Jr e à Tereza Cristina Sauer de Ávila-Pires, pelas contribuições ao trabalho.

Aos amigos de São Paulo, em especial à Neide, Maria do Carmo e André.

Agradeço muito a Paulo Vanzolini pelo essencial apoio pessoal e profissional.

À minha família pelo apoio, encorajamento e paciência durante minha ausência.

### **iii. SUMÁRIO**

1	INTRODUÇÃO.....	1
1.1	VARIAÇÃO GEOGRÁFICA.....	2
1.1.1	Histórico.e Importância.....	2
1.1.2	Padrões de Variação Geográfica.....	4
1.1.3	Variação Geográfica e Adaptação.....	5
1.2	ZONAS DE INTERGRADAÇÃO.....	7
1.3	VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E OS CONCEITOS DE ESPÉCIE.....	11
1.4	DISTRIBUIÇÃO E TAXONOMIA DE COMPLEXO / <i>CTERUS CAYANENSIS-CHRYSOCEPHALUS</i> .....	15
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	19
2.1	MATERIAL ANALISADO.....	19
2.2	CARACTERES AVALIADOS.....	20
2.2.1	Morfometria.....	21
2.2.2	Plumagem.....	23
2.3	LOCALIDADES.....	25
2.4	ANÁLISE DA PLUMAGEM.....	26
2.4.1	Identificação das Unidades Evolutivas.....	26
2.4.2	Zonas de Intergradação.....	27
2.5	ANÁLISE MORFOMÉTRICA.....	29
2.5.1	Zonas de Estabilidade Fenotípica.....	29
2.5.2	Zonas de Intergradação.....	30
2.6	HIPÓTESE EVOLUTIVA E MODOS DE ESPECIAÇÃO.....	31

<b>3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>32</b>
3.1	ZONAS DE ESTABILIDADE FENOTÍPICA.....	32
3.1.1	Plumagem.....	32
3.1.2	Morfometria.....	41
3.1.2.1	Análise Univariada.....	41
3.1.2.2	Análise Multivariada.....	42
3.2	ZONAS DE INTERGRADAÇÃO.....	45
3.2.1	Plumagem.....	51
3.2.2	Morfometria.....	51
3.3	MODOS DE ESPECIAÇÃO.....	58
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>63</b>
4.1	IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS.....	63
4.2	ZONAS DE INTERGRADAÇÃO.....	65
4.3	HIPÓTESE DE DIVERSIFICAÇÃO DO GRUPO.....	72
<b>5</b>	<b>CONCLUSÕES.....</b>	<b>76</b>
<b>6</b>	<b>BIBLIOGRAFIA.....</b>	<b>78</b>
<b>7</b>	<b>ANEXOS.....</b>	<b>89</b>
7.1	DIAGNOSE E DISTRIBUIÇÃO.....	90
7.2	DESCRICAÇÃO ESTATÍSTICA.....	105
7.3	ESPÉCIES DISGNOSTICADAS.....	106
7.4	DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DIAGNOSTICADAS.....	108
7.5	FICHA DE COLETA DE DADOS.....	110

#### iv. LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Distribuição aproximada dos táxons pertencentes ao complexo <i>Icterus cayanensis-chrysocephalus</i> .....	17
Figura 2	Representatividade geográfica do material analisado.....	20
Figura 3	Caracteres morfométricos avaliados.....	22
Figura 4	Caracteres de plumagem avaliados.....	24
Figura 5	Variação geográfica do caráter píleo.....	33
Figura 6	Variação geográfica do caráter região uropigial.....	33
Figura 7	Variação geográfica do caráter região cloacal.....	34
Figura 8	Variação geográfica do caráter calção.....	34
Figura 9	Variação geográfica do caráter base-carpal.....	35
Figura 10	Variação geográfica do caráter infra-asa.....	35
Figura 11	Variação geográfica do caráter dragona.....	36
Figura 12	Variação geográfica da soma dos escores de plumagem.....	36
Figura 13	Áreas de estabilidade fenotípica.....	37
Figura 14	Dispersão dos valores de CP1 em função de CP2.....	44
Figura 15	Zonas de intergradação.....	46
Figura 16	Padrão geográfico de variação em plumagem.....	52
Figura 17	Distribuição de freqüências dos índices de hibridação .....	54
Figura 18	Dispersão dos valores dos componentes principais, relativos aos caracteres morfométricos dos espécimes machos.....	56
Figura 19	Dispersão dos valores dos componentes principais, relativos aos caracteres morfométricos dos espécimes fêmeas.....	57

Figura 20	Hipóteses formuladas com base na filogenia proposta por Omland <i>et al.</i> (1999), acrescidas de <i>tibialis</i> .....	61
Figura 21	Padrão de variação geográfica mantido.....	70
Figura 22	Padrão clinal produzido.....	70
Figura 23	<i>Icterus chrysocephalus</i> . Adaptado de Jaramillo & Burke (1999).....	106
Figura 24	<i>Icterus cayanensis</i> . Adaptado de Jaramillo & Burke (1999)....	106
Figura 25	<i>Icterus tibialis</i> . Adaptado de Jaramillo & Burke (1999).....	107
Figura 26	<i>Icterus pyrrhopterus</i> . Adaptado de Jaramillo & Burke (1999)..	107
Figura 27	Localidades amostradas para <i>Icterus chrysocephalus</i> .....	108
Figura 28	Localidades amostradas para <i>Icterus cayanensis</i> .....	108
Figura 29	Localidades amostradas para <i>Icterus tibialis</i> .....	109
Figura 30	Localidades amostradas para <i>Icterus pyrrhopterus</i> .....	109

## v. RESUMO

O complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus* apresenta um intrincado padrão de variação em plumagem e tamanho corpóreo. São reconhecidos, tradicionalmente, para o grupo seis táxons: *Icterus chrysocephalus*, *I. cayanensis cayanensis*, *I. cayanensis tibialis*, *I. cayanensis valencio Buenoi*, *I. cayanensis periporphyrus* e *I. cayanensis pyrrhopterus*, que se substituem geograficamente ao longo de grande parte da América do Sul. Neste estudo foi feita a descrição dos padrões de variação geográfica. Foram diagnosticadas quatro espécies, à luz do conceito filogenético de espécie: *Icterus cayanensis* (Amazônia Meridional), *Icterus chrysocephalus* (Amazônia Setentrional), *Icterus tibialis* (Caatinga) e *Icterus pyrrhopterus* (Chaco); os táxons *I. cayanensis valencio Buenoi* e *I. cayanensis periporphyrus* foram sinonimizados. Entre as formas amazônicas (*chrysocephalus* e *cayanensis*) foi detectada a presença de uma zona híbrida mais extensa do que aquela reportada na literatura. No Brasil Central foi diagnosticada a maior zona de intergradação conhecida para aves, com aproximadamente 2.300 km de extensão, produto do intercruzamento entre *Icterus tibialis* e *Icterus pyrrhopterus*, formas distribuídas pela Caatinga e Chaco, respectivamente. Postula-se que as zonas de intergradação diagnosticadas neste estudo são produto do intercruzamento de populações previamente diferenciadas em isolamento geográfico.

## vi. ABSTRACT

The *Icterus cayanensis-chrysocephalus* species complex shows an intricate pattern of geographic variation in body measurements and plumage. Traditionally, six taxa have been recognized in this group: *Icterus chrysocephalus*, *I. cayanensis cayanensis*, *I. cayanensis tibialis*, *I. cayanensis valenciobuenoi*, *I. cayanensis periporphyrus* and *I. cayanensis pyrrhopterus*, which replace each other geographically in South America. In this work, the geographic pattern of plumage and size variation was described for this species complex, and inferences were made about the evolutionary processes behind those patterns. Under the phylogenetic species concept (PSC), four species are diagnosed; *Icterus cayanensis* (Southern Amazon), *I. chrysocephalus* (Northern Amazon), *I. tibialis* (Caatinga) and *I. pyrrhopterus* (Chaco). The taxa *Icterus cayanensis valenciobuenoi* Ihering (1902) and *Icterus cayanensis periporphyrus* (Bonaparte 1950) were synonymized. A hybrid zone more extensive than hitherto reported in the literature was detected between two Amazonian taxa: *I. chrysocephalus* and *I. cayanensis*. In Central Brazil, it was recognized one of the widest zones of intergradations known for birds to date, approximately 2.300 km wide, between *I. tibialis* and *I. pyrrhopterus*. It is postulated here that those hybrid zones were formed by secondary contact, after a period of differentiation in geographic isolation.

*Palavras Chave:* *Icterus*; *Icterus cayanensis*; *Icterus chrysocephalus*; variação geográfica; hibridação; especiação.

## 1. INTRODUÇÃO

Há poucos estudos quantitativos sobre variação geográfica em plumagem e em tamanho corpóreo de espécies de aves sul-americanas. Estes estudos são importantes para compreender os padrões e processos de diferenciação em aves deste continente (Haffer & Fitzpatrick, 1985). Estudos recentes indicam que várias espécies politípicas e amplamente distribuídas pela América do Sul são, de fato, compostas por espécies filogenéticas distintas (ex. Moore *et al.* 1991 *apud* Zink, 1997; Freeman & Zink, 1995; Silva & Straube, 1996). Um dos casos mais notórios de variação geográfica na América do Sul é aquele apresentado pelo complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus* (Aves: Icteridae), que exibe um intrincado padrão de diferenciação em plumagem e tamanho corpóreo através de grande variedade de biomas como Amazônia, Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga e Chaco (Meyer de Schauensee, 1966; Ridgely & Tudor, 1994; Jaramillo & Burke, 1999). Entretanto, nenhum estudo quantitativo da variação geográfica apresentada por este complexo foi realizado até hoje.

Este projeto tem como principal objetivo responder às seguintes perguntas sobre o complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*: a) como varia geograficamente a coloração da plumagem? b) como varia geograficamente o tamanho corpóreo? c) quais são as implicações taxonômicas da variação da plumagem e tamanho corpóreo? d) quais são os processos evolutivos e biogeográficos que podem explicar a variação geográfica observada?

## 1.1 VARIAÇÃO GEOGRÁFICA

### 1.1.1 Histórico e Importância

A biologia evolutiva, como qualquer ciência, busca entender a complexidade da natureza pela formulação de generalizações. Enquanto predominou o essencialismo, filosofia que ignora a variação, a possibilidade de mudança evolutiva dificilmente poderia ter sido concebida, uma vez que a variação é tanto o fundamento como o produto da evolução (Futuyma, 1996).

O fenômeno de variação geográfica foi descoberto originalmente através da comparação de caracteres homólogos de populações amplamente separadas (Baker, 1985). Este fenômeno, apesar de ter sido registrado desde o período de Linnaeus (Mayr 1970 *apud* Baker, 1985), não foi objeto de interesse dos sistematas até o século XIX, quando já havia disponíveis coleções zoológicas com boa representação geográfica. Desde então, as coleções de museus vêm sendo a base para o estudo de variação geográfica. Com Darwin e Wallace, o estudo de variação geográfica adquiriu outra conotação, tornando-se uma das mais importantes abordagens nos estudos de evolução (Futuyma, 1996).

Durante o século XX os sistematas dedicaram grande atenção à documentação da variação geográfica com o intuito de compreender seu significado evolutivo. A descrição de diferenças entre populações de uma espécie, e seu padrão geográfico, passam a estar presentes, rotineiramente, nos estudos de sistemática no nível da espécie. Até cerca de 1950, entretanto, muitos dos estudos de variação geográfica resumiam-se ao delineamento e

reconhecimento formal de subespécies, prática esta, observada até a década de 1970 (Baker, 1985).

Variação geográfica é definida por Mayr (1963) como "a ocorrência de diferenças entre populações de uma espécie, que estão segregadas espacialmente". Este fenômeno é onipresente (Thorpe, 1987) e característico da grande maioria das espécies continentais, estando ausente apenas em um número muito restrito de casos, como por exemplo, espécies de vertebrados cujas distribuições encontram-se restritas a pequenas ilhas oceânicas (Endler, 1977).

De acordo com Gould & Johnston (1972), a presença de variação entre populações de uma mesma espécie não é simplesmente a adaptação de uns poucos caracteres a uma única variável ambiental, mas sim, indubitavelmente, um processo multidimensional que envolve a adaptação de vários caracteres a um conjunto de fatores ambientais interdependentes, cujos gradientes e "distribuições" se sobrepõem formando, muitas vezes, padrões complexos.

O debate de como a evolução opera, produzindo variação geográfica e novas espécies, é uma questão central da Biologia Evolutiva (ex. Gavrilets *et al.* 2000; Moritz *et al.* 2000; Schilthuizen 2000; Orr & Presgraves 2000; Green *et al.* 2002). Muitas das teorias evolutivas fundamentaram-se em estudos de variação geográfica. Os estudos de variação geográfica continuam a ser de enorme importância, pois a diferenciação de populações segregadas espacialmente é considerada o primeiro evento do processo evolutivo (Zink & Remsen, 1986).

### 1.1.2 Padrões de Variação Geográfica

Estudos de variação geográfica devem, necessariamente, passar pela descrição dos padrões de distribuição espacial. Thorpe (1987) classificou os padrões de variação geográfica em nove categorias distintas, das quais são consideradas pertinentes, ao menos potencialmente, para este projeto, as seguintes:

- Variação Clinal: variação gradual e unidirecional de caracteres ao longo do espaço. O termo *cline* foi proposto por Huxley (1938), insatisfeito com a capacidade explanatória das categorias taxonômicas que ofereciam uma falsa impressão de homogeneidade geográfica de grupos designados nominalmente como espécies ou subespécies.
- Variação Categórica: este tipo de variação pode ser diagnosticado quando categorias geográficas distintas podem ser reconhecidas dentro da distribuição do táxon.
- Zonas de Transição: correspondem às regiões de rápida transição entre raças geográficas estáveis.
- Variação em Mosaico: quando áreas geográficas, habitadas por populações com características distintas, ocorrem de modo aleatório ao longo da distribuição geográfica de determinada espécie.
- Combinação de Padrões e outros Fatores: quando há sobreposição de padrões, dificultando sua diagnose, ou ainda, quando sua detecção é dificultada pela existência de dimorfismo sexual, variação ontogenética, variação local, ou ainda, variação sazonal.

Mesmo identificando-se os padrões de variação geográfica apresentados por determinado táxon, muitas vezes não é possível determinar

se o mesmo resulta de um processo adaptativo, questão fundamental para a compreensão do fenômeno.

### **1.1.3 Variação Geográfica e Adaptação**

Adaptação é um processo de mudança genética de uma população, devido à seleção natural, através do qual o estado médio de um caráter é aperfeiçoado com relação a uma função específica, ou pela qual se acredita que uma população se torna mais ajustada para alguma característica do ambiente (Futuyma, 1996).

A suposição de que a variação geográfica é adaptativa, de acordo com Zink & Remsen (1986), parece encontrar-se difundida, apesar de muitas vezes ser a expressão da indução direta do ambiente. A existência de padrões de variação geograficamente estruturados e concordantes, especialmente clinas, é freqüentemente considerada evidência de adaptação. Entretanto, Zink & Remsen (1986) entendem que variação concordante entre espécies pode representar respostas não-genéticas a ambientes similares, e não necessariamente adaptação.

Apesar de vários padrões de variação geográfica em aves serem consistentes com a hipótese de que refletem respostas adaptativas, devemos considerar a falta de capacidade dos sistemas atuais para refutar a maioria das hipóteses não-adaptativas (por exemplo, o efeito do isolamento-por-distância). Baker (1985) apresentou alguns exemplos de estudos dedicados a estimativas de participação da indução direta do ambiente na determinação dos padrões de variação geográfica existentes. Em um dos estudos clássicos, com uma espécie de icterídeo norte-americano (*Agelaius phoeniceus*), envolvendo

transferências de ovos entre ninhos de populações distintas, James (1983) verificou que uma quantidade significativa da variação geográfica apresentada pela espécie era não-genética. Em outro estudo, com o ganso *Branta canadensis*, verificou-se que diferenças substanciais em morfologia, existentes entre subespécies de pequeno e grande porte, parecem ter um componente fortemente genético, pois os jovens criados em ambientes controlados retiveram as características distintivas de seus táxons (Lack, 1974 *apud* Baker, 1985).

A questão central do entendimento do significado adaptativo da variação geográfica e sua relevância para a teoria geral da especiação, conforme Baker (1985), é: Qual porção de variação de caracteres encontra-se sob controle genético e, deste modo, é objeto da ação da seleção natural? Existem poucas dúvidas de que as espécies originam-se pelas transformações adaptativas em isolamento geográfico, entretanto, este não é o mecanismo exclusivo de especiação (Baker 1985). Ornitólogos, de acordo com Zink & Remsen (1986), têm um longo e conhecido anúncio de relações entre variação geográfica e especiação.

## 1.2 ZONAS DE INTERGRADAÇÃO

As zonas de intergradação têm sua gênese por dois processos distintos do ponto de vista evolutivo: *intergradação primária*, que desenvolve-se *in situ*; e *intergradação secundária*, que é produto de contato secundário entre populações previamente diferenciadas em alopatria (Mayr, 1977). Acredita-se que casos de intergradação primária sejam causados por uma mudança

correspondente em condições ambientais, enquanto intergradações secundárias são interpretadas como zonas híbridas entre populações que se diferenciaram durante um período prévio de isolamento. O termo hibridação, entretanto, deve ser empregado de forma cuidadosa uma vez que sofre de grande fragilidade devido a sua aplicação indiscriminada (Mayr, 1977).

Hibridação é definida por Sibley & Short (1964) como o intercruzamento entre populações em contato secundário. Zonas híbridas, por sua vez, são regiões nas quais populações contíguas, relativamente uniformes e fenotipicamente estáveis (Mayr, 1963; Short, 1969) encontram-se, intercruzam-se e produzem híbridos. A largura destas zonas pode variar de poucas centenas de metros até centenas de quilômetros. Este fenômeno é de ampla ocorrência em aves. De um total de 9672 espécies de aves, cerca de 895 são conhecidas por intercruzarem com outras espécies, produzindo descendentes híbridos, ou seja, aproximadamente 10% do total de espécies de aves conhecidas possuem registros de hibridação (Grant & Grant, 1992). Considerando, ainda, que em certos níveis a hibridação não é detectada, possivelmente a porcentagem real de ocorrência deste fenômeno é muito superior àquela conhecida.

Quais são as consequências genéticas e evolutivas da hibridação? Estudos de campo de populações de aves têm tentado responder a esta questão durante os últimos 50 – 100 anos (Grant & Grant, 1992). Eles têm estabelecido que populações previamente diferenciadas podem hibridizar, não necessariamente em todos os pontos de contato, vindo a estar em simpatria sobre uma extensa área, ou formando uma zona de híbridos na qual as formas parentais são escassas ou inexistem. Zonas híbridas podem ser

larga ou estreitas, estáveis por muitas décadas ou apresentar mudanças unidirecionais (Rising, 1983; Barton & Hewitt, 1985; Grant & Grant, 1992).

Hibridação é evolutivamente importante, pois produz novas combinações de genes, criando, por meio disso, condições geneticamente favoráveis para a ocorrência de rápidas e grandes mudanças evolutivas (Grant & Grant, 1992). A forma mais extrema deste processo é a formação de novas espécies por poliploidia, fato comum entre plantas (Futuyma, 1996). Análises da natureza das zonas de contato entre táxons irmãos, conforme Hayes (2001) são importantes para a avaliação da extensão do fluxo gênico e do desenvolvimento de mecanismos de isolamento entre populações diferenciadas (ex. Short, 1969; Woodruff, 1973; Schueler & Rising, 1976; Moore, 1977; Barton & Hewitt, 1985).

Segundo Grant & Grant (1992), a ampla troca de genes através da hibridação e do padrão resultante de evolução reticulada, leva, no nível genético, a dois tipos de problemas para a biologia evolutiva: a elucidação de histórias evolutivas pela comparação de moléculas dos táxons amostrados e o reconhecimento e delimitação das espécies.

Antes dos trabalhos de Cain & Currey (1963), Clarke (1966), Jain & Bradshaw (1966) e Endler (1973; 1977), os zoólogos, entendiam zonas de intergradação como produtos, exclusivamente, de interação entre populações vicariantes, já diferenciadas, que estabeleciam contato secundário após o rompimento de uma barreira geográfica que as separavam. Atualmente acredita-se que estas zonas de intergradação podem crescer *in situ* em resposta às pressões seletivas causadas por um gradiente ambiental, sem a

necessidade de ser precedida do isolamento geográfico das populações envolvidas.

De acordo com Endler (1977), o isolamento por distância é tão importante como uma barreira física na promoção do desenvolvimento de divergência geográfica e especiação. Muitos fenômenos que têm sido associados com intergradação secundária são também encontrados em clinas que se desenvolvem sem barreiras (intergradação primária). Como, então, podemos dizer que uma espécie com um dado padrão geográfico tem se diferenciado em prévia alopatria, ou parapatridamente ao longo de um gradiente ambiental? Como as clinas podem ser interpretadas?

Diferenciação parapatrida pode ocorrer por meio da adaptação diferencial de populações adjacentes em diferentes ambientes (Mayr, 1963; Endler, 1977; Ford, 1987). Fundamentos teóricos têm sido concebidos para mostrar que muitas das zonas de intergradação podem se desenvolver através de diferenciação parapatrida e que muitas aloespécies com distribuições contíguas representam eventos de especiação parapatrida (ex. Endler, 1977; Bush, 1975).

A diferença essencial entre modelos de diferenciação alopátrida e simpátrida é o conjunto de fluxo gênico necessário para prevenir a divergência (Futuyma & Mayer, 1980). Uma clina pode se originar através da seleção quer tenha ou não fluxo gênico. Se a taxa de fluxo gênico é alta, comparada com a distância sobre a qual a diferença de pressão seletiva no ambiente é operante, o fluxo gênico tenderá a neutralizar os efeitos da seleção e, então, a variação clinal será gradual. Entretanto, se a taxa de fluxo gênico é relativamente fraca comparada com o gradiente de seleção, a freqüência gênica e, portanto, os

estados de caracteres associados podem se modificar abruptamente, formando zonas de transição marcadas (Ford, 1987).

Faz-se necessário, portanto, diferenciar as zonas de intergradação secundária daquelas zonas de intergradação primária, uma vez que o significado do fenômeno observado será profundamente influenciado. Esta distinção, entretanto, é muito difícil de ser feita. Endler (1977) entende que, em função da intergradação primária e secundária produzirem o mesmo tipo de fenômeno biogeográfico, e poderem envolver a mesma ordem de magnitude de tempo, torna-se impossível a distinção entre intergradação primária e secundária. Como resultado, será impossível distinguir entre o resultado de especiação parapátrida ou alopátrida pela interpretação de dado padrão geográfico, sem que se conheça a história paleontológica da região.

Por outro lado, muitos autores têm se dedicado a encontrar evidências atuais, capazes de fundamentar o reconhecimento destes dois processos distintos. Muitos deles têm proposto o uso de certos indicadores para a identificação das zonas de intergradação de origem secundária. Podemos destacar os seguintes: a) aumento em variabilidade em combinação com características intermediárias (Schueler & Rising, 1976); b) congruência na variação de caracteres não relacionados (Ford, 1982; e Hafner, 1982); c) congruência com padrões disjuntos de distribuição entre táxons não relacionados (Cracraft & Prum, 1988); d) congruência geográfica entre zonas de intergradação entre grupos de táxons não relacionados (Ford, 1985); e ainda e) distribuição das zonas de intergradação ao longo das barreiras que teoricamente as mantinham isoladas (Ford, 1987).

### 1.3 VARIACÃO GEOGRÁFICA E CONCEITOS DE ESPÉCIE

O arranjo taxonômico de muitas espécies, principalmente daquelas politípicas, depende fundamentalmente do que entendemos por *espécie*. Biólogos, em especial sistematas, vêm debatendo o conceito de espécie desde o século XIX. Este debate se intensificou com a Nova Síntese entre 1930 e 1940 e mais ainda entre 1960 e 1980 com a ascensão da sistemática filogenética (Cracraft, 2000).

Evolução e especiação são processos biológicos contínuos. Os vários conceitos de espécie que têm sido propostos (ver Mayr, 1942, 1998, 2000; Wiley, 1978; Cracraft, 1983, 2000; McKittrick & Zink, 1988; Frost & Hillis, 1990; Zink & McKittrick, 1995; Zink, 1997, de Pinna, 1999; Meier & Willmann, 2000; Mishler & Theriot, 2000; Wheeler & Platnick, 2000; Wiley & Mayden, 2000, entre outros) são baseados, invariavelmente, na descontinuidade observável entre grupos de organismos (Helbig *et al.* 2002).

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). O CBE é definido por Mayr (1942) como grupos de populações naturais, atual ou potencialmente intercruzantes, reprodutivamente isolados de outros grupos, ou ainda, como uma comunidade reprodutiva de populações (reprodutivamente isolada de outras) que ocupa um nicho específico na natureza (Mayr, 1998). O CFE, por sua vez, é definido por Cracraft (1983) como os menores grupos diagnosticáveis de organismos individuais, entre os quais há um padrão parental de ancestralidade e descendência.

Nenhum dos conceitos de espécie até hoje propostos passaram incólumes às críticas da comunidade científica, uma vez que todos apresentam deficiências, já que são divisões artificiais de processos contínuos de evolução e especiação em grupos discretos (Helbig *et al.* 2002). Entretanto, as discussões acerca dos mesmos são de importância fundamental, uma vez que o entendimento das relações entre variação geográfica e especiação pode ser profundamente influenciado pelo conceito de espécie utilizado.

O isolamento reprodutivo, fundamento do CBE, cumpre um papel evolutivo crucial porque previne a coalescência de diferentes táxons que se tornam secundariamente simpátridos. Entretanto, nenhuma espécie de ave é reconhecida apenas por apresentar isolamento reprodutivo (Zink & Remsen, 1986). Ao mesmo tempo, não é possível estudar diretamente isolamento reprodutivo, e consequentemente especiação, em espécies alopátridas. Soma-se a isto o fato de que a retenção da possibilidade de hibridizar não indica relações genealógicas, uma vez que não apenas táxons irmãos formam populações híbridas (Cracraft, 1983). A habilidade para hibridizar é uma feição primitiva e, portanto, não facilita a reconstrução da história das diferenças dos caracteres utilizados para definir as unidades.

Espécies biológicas são comparáveis apenas por serem isoladas reprodutivamente. Deste modo, elas não são comparáveis quanto aos atributos fenotípicos, genotípicos, ecológicos ou comportamentais, uma vez que a associação entre as origens destes atributos e o isolamento reprodutivo é inconsistente (Zink & Remsen, 1986). À luz do CBE corre-se o risco de estar trabalhando com grupos de indivíduos que são espécies biológicas e não unidades evolutivas, o que compromete qualquer estudo de filogenia,

especiação, biogeografia, biologia comparada ou mesmo de conservação. A possibilidade não rara, da determinação de um táxon “não-histórico”, em consequência da utilização do CBE é, segundo Zink (1997) o “tendão de Aquiles” deste conceito.

Existem vários conceitos de espécie que recebem a designação de *filogenético*. De Pinna (1999) reúne estes conceitos em dois grupos denominados *phylogenetic species concept* (Cracraft 1983, 1987; Nelson & Platnick, 1981, *apud* de Pinna, 1999), e *neophylogenetic species concept* (Davis & Nixon, 1992; Nixon & Wheeler, 1990; podemos adicionar ainda Wheeler & Platnick, 2000). Nota-se, entretanto, que para os nossos objetivos, as diferenças entre estes dois grupos são pouco significativas. Por outro lado, faz-se necessário destacar certos conceitos que também recebem a denominação *filogenético*, em função da marcante diferença daqueles citados. Como exemplo podemos citar o conceito apresentado por Mishler & Theriot (2000), que pode ser incluído no grupo designado por de Pinna (1999) como *monophyletic species concept*. A grande diferença entre esses conceitos denominados *monofiléticos* e os demais reconhecidos sob a denominação de *filogenéticos* (*neophylogenetic* e *phylogenetic*) reside na dependência das análises cladísticas, ou seja, enquanto os primeiros reconhecem espécie através de análises cladísticas, os outros defendem o reconhecimento independente dos métodos cladísticos, apesar de apresentarem grande consistência com a teoria filogenética.

Limites de espécies, baseados em compatibilidade reprodutiva (CBE) ou padrões de variação de caracteres (CFE), são muitas vezes conflitantes, resultando na determinação de diferentes limites de espécies

baseados nas análises dos mesmos caracteres (Frost & Hillis, 1990). Os padrões de variação geográfica são traduzidos de forma distinta pelos diferentes conceitos de espécie, o que, necessariamente, tem consequências diretas sobre a interpretação dos processos evolutivos e geradores de diversidade.

Se, através do CFE, as espécies são consideradas como grupos diagnosticáveis de indivíduos (ex. Cracraft, 1983; Nixon & Wheeler, 1990; Wheeler & Platnick, 2000), então a relação entre variação geográfica e especiação é relativamente direta. Sob o conceito filogenético de espécie, variação geográfica dentro de espécies biológicas politípicas é freqüentemente uma consequência da especiação, ao invés de um pré-requisito. A utilização do CFE resultaria em uma melhor representação da diversidade de espécies de aves (Zink, 1997).

Na opinião de Zink (1997), o CBE vem perdendo espaço na ornitologia em favor do CFE. Exercícios de comparação entre o CBE e o CFE têm sido feitos através da descrição de um mesmo fenômeno à luz dos diferentes conceitos. Os resultados contrastantes da aplicação destes conceitos podem ser vistos de forma explícita na literatura ornitológica (ex. Silva & Straube, 1996; Moore *et al.* 1991, *apud* Zink, 1997; e Freeman & Zink, 1995). Segundo Peterson (1998), outras contribuições têm sido dadas, como as de Isler *et al.* (1998) e Whitney & Alvarez (1998), porém de forma implícita.

#### 1.4 DISTRIBUIÇÃO E TAXONOMIA DO COMPLEXO *ICTERUS CAYANENSIS*

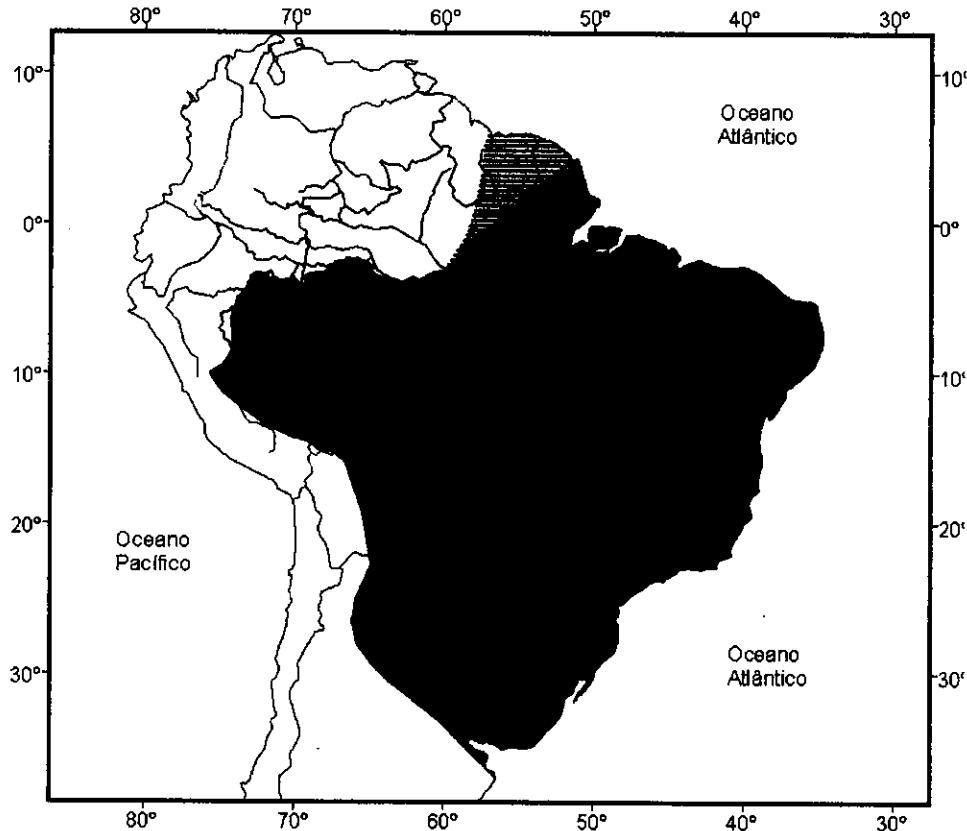
Os icterídeos fazem parte de uma família bastante diversa e exclusiva do Novo Mundo, ocorrendo por quase todo o continente americano. A família Icteridae foi considerada, até recentemente, como subfamília Icterinae, parte da família Emberizidae. Os emberizídeos fazem parte de um grupo de oscines recentemente derivado que possuem nove rémiges primárias ao invés de dez. Entre os oscines de nove primárias, os icterídeos parecem ser mais proximamente parentados aos parulídeos, que aos emberizídeos (Bledsoe, 1988).

O número de espécies consideradas para a família Icteridae variou bastante durante o século XX. Blake (1968), apresenta um total de 91 espécies, mas recentemente Sibley & Monroe (1990) reconheceram um total de 97 espécies, enquanto Jaramillo & Burke (1999) reconhecem 103, sendo que todas as espécies acrescidas, neste último, são fruto de revisões sistemáticas realizadas em trabalhos recentes. Conforme Jaramillo & Burke (1999), os icterídeos têm recebido grande atenção de pesquisadores no que diz respeito aos aspectos ecológicos e comportamentais, entretanto, trabalhos de sistemática são muito escassos.

Dentre os gêneros de Icteridae, *Icterus* é aquele que apresenta maior número de espécies. Alguns estudos (Beecher, 1950; Freeman & Zink, 1995; Lanyon & Omland, 1999; e Omland et al. 1999) têm se dedicado a entender as relações filogenéticas entre as espécies deste gênero. Entretanto, a ausência de estudos de sistemática ao nível de espécies compromete a

compreensão dos padrões de variação geográfica, dos limites dos táxons estudados e, portanto, das relações entre eles.

Alguns táxons, pertencentes a *Icterus*, são objeto de interpretações sistemáticas bastante diversas, caso do complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*. Este grupo tem sido tradicionalmente tratado como duas espécies, *Icterus chrysocephalus* (Linnaeus 1766) e *Icterus cayanensis* (Linnaeus 1766), sendo, esta última, politípica, envolvendo cinco subespécies: *Icterus cayanensis cayanensis* (Linnaeus 1766); *Icterus cayanensis tibialis* Swainson 1837; *Icterus cayanensis valenciobuenoi* Ihering 1902; *Icterus cayanensis periporphyrus* (Bonaparte 1850) e *Icterus cayanensis pyrrhopterus* (Vieillot 1819)(ver Hellmayr, 1937; Pinto, 1944; Jaramillo & Burke, 1999), cujas distribuições aproximadas, de acordo com a literatura, são apresentadas na Figura 1. As formas *cayanensis*, *tibialis* e *pyrrhopterus* têm apresentado grande estabilidade taxonômica ao longo de todo o século XX. Por outro lado, *chrysocephalus*, *valenciobuenoi* e *periporphyrus* têm sido objeto de discussões taxonômicas.



**Figura 1:** Distribuição aproximada dos táxons pertencentes ao complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*. Em amarelo, *I. chrysocephalus*; vermelho, *I. cayanensis cayanensis*; listas amarelo/vermelho, a área de simpatria entre *chrysocephalus* e *cayanensis*; laranja claro, *I. c. tibialis*; laranja escuro, *I. c. valencio Buenoi*; marrom claro *I. c. periporphyrus*; e castanho, *I. c. pyrrhopterus*.

Blake et al. (1968), justificando o tratamento de *chrysocephalus* como subespécie de *cayanensis*, apontam a existência de espécimes depositados no Carnegie Museum do oeste da Guiana Francesa e do noroeste do Brasil que sugerem a ocorrência de intergradação entre as duas formas, sendo estes fenótipos intermediários também registrados ao sul e leste do Suriname (Haverschmidt 1966 *apud* Blake et al. 1968). Ridgely & Tudor (1994) tratam *chrysocephalus* como uma espécie distinta, apesar das evidências de intergradação, uma vez que, segundo os autores, a extensão do intercruzamento é pouco conhecida. As formas *valencio Buenoi* e *periporphyrus*, apesar de serem consideradas válidas para muitos autores (Hellmayr, 1937;

Pinto, 1944; Blake, 1968; Jaramillo & Burke, 1999), são, na opinião de Sick (1984, 1997), táxons inválidos, sendo a subespécie *valencio bueno* resultado do intercruzamento entre *pyrrhopterus* e *tibialis*, dada suas características intermediárias, devendo, portanto, na opinião do autor, ser sinonimizada.

Um dos trabalhos de sistemática mais recentes do gênero *Icterus* (Omland *et al.* 1999), baseado nos táxons tradicionalmente reconhecidos, confirma o monofiletismo do complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*. Por outro lado, este estudo aponta para o parafiletismo das três subespécies de *I. cayanensis* consideradas no referido estudo (*cayanensis*, *periporphyrus* e *pyrrhopterus*), em relação a *I. chrysocephalus*. Portanto, de acordo com esta hipótese filogenética, a espécie *Icterus cayanensis* (como reconhecida atualmente) não se constitui em um táxon monofilético. Isto ocorre tanto no cladograma obtido através da análise da seqüência do gene citocromo *b* como daquela do gene ND2. Em contraste, quando os dados são combinados com 48 caracteres de plumagem, o monofiletismo de *I. cayanensis* em relação a *I. chrysocephalus* é confirmado.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

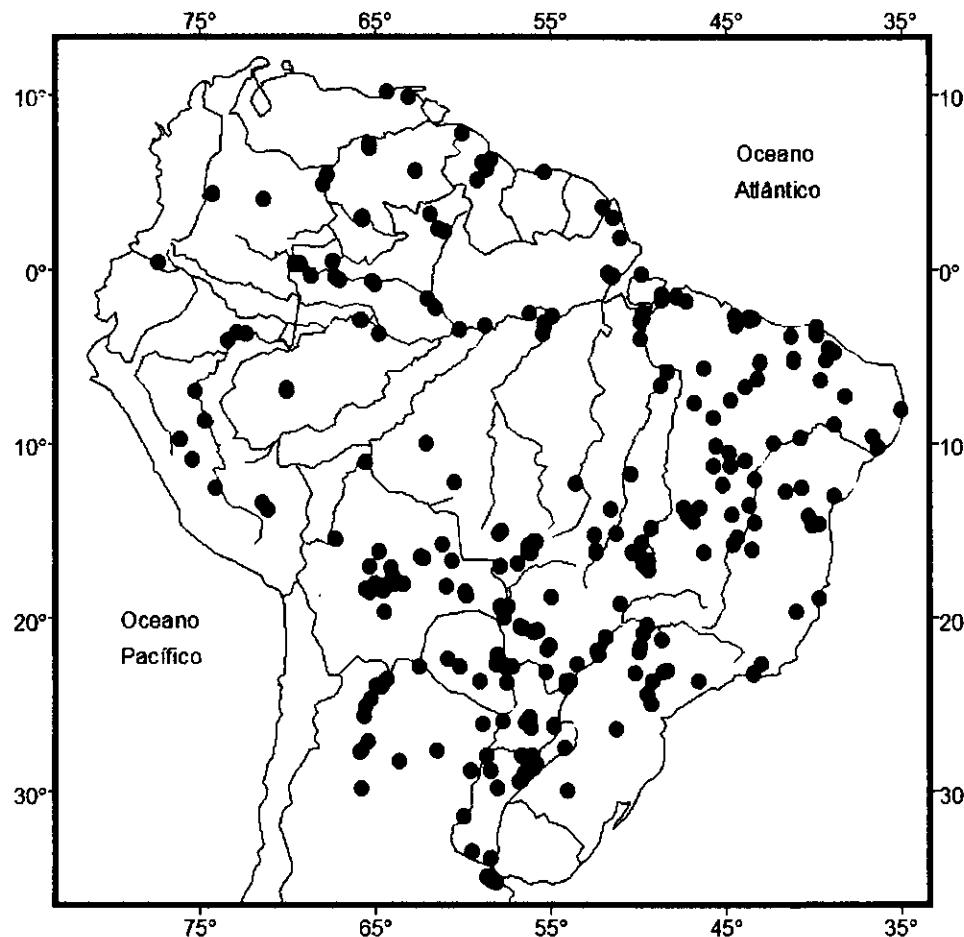
### 2. 1 MATERIAL ANALISADO

Em uma primeira etapa foram analisados todos os espécimes pertencentes ao complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*, depositados nas coleções do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e Museu Nacional (MNRJ).

Considerando que o material depositado nas coleções dos museus brasileiros não representava toda a distribuição geográfica dos táxons em análise, foram consultadas as bases de dados das principais coleções americanas (Field Museum of Natural History - FMNH, American Museum of Natural History - AMNH, Carnegie Museum of Natural History - CMNH, Los Angeles County Museum of Natural History - LACMNH, Louisiana State University Museum of Natural Science - LSUMNS e National Museum of Natural History – NMNH), com o objetivo de verificar a necessidade de visitá-las. Em função da representatividade geográfica do material depositado nos referidos museus e da disponibilidade de tempo para a realização destas visitas, foram analisados, exclusivamente, os espécimes depositados nas coleções do AMNH e do FMNH.

As consultas às coleções mencionadas resultaram no exame de um total de 794 espécimes, dos quais 408 machos, 280 fêmeas e 106 indivíduos com sexo indeterminado (Figura 2). Ressalta-se que aqueles indivíduos que apresentam características de jovem, foram descartados das análises por apresentarem diferenças de plumagem e de tamanho corpóreo em

relação a indivíduos adultos, evitando-se, desta forma, ruídos indesejáveis nas análises.



**Figura 2:** Representatividade geográfica dos espécimes estudados.

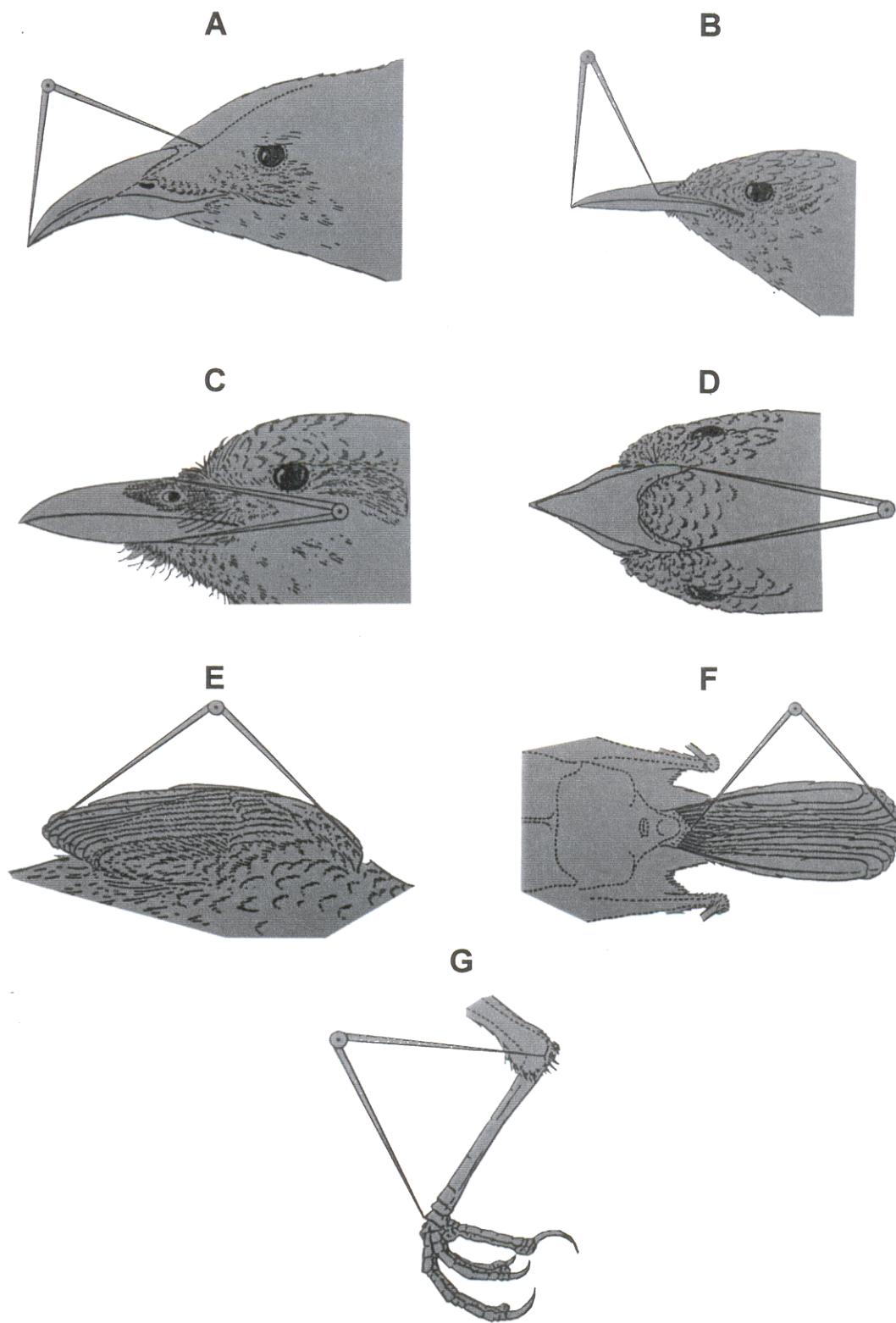
## 2.2 CARACTERES AVALIADOS

Para a descrição da variação geográfica e não geográfica (diferença entre sexos) foi selecionado um total de 14 caracteres, dos quais sete são relativos à plumagem e sete morfométricos, descritos a seguir.

### 2.2.1 Morfometria

Os sete caracteres morfométricos analisados, descritos em Baldwin *et al.* (1931), foram os seguintes (Figura 3):

- cúlmen total, da base do bico à sua extremidade distal;
- distância entre narina e extremidade distal do bico;
- altura do bico à altura da narina;
- largura do bico, obtida na base do mesmo;
- comprimento da asa, pressionada contra a régua;
- comprimento da cauda; e
- comprimento do tarso.



**Figura 3:** Caracteres morfométricos analisados; A – culmén total; B – distância entre narina e extremidade distal do bico; C – altura do bico à altura da narina; D – largura do bico, obtida na base do mesmo; E – comprimento da asa, pressionada contra a régua; F – comprimento da cauda; G – comprimento do tarso (figura adaptada de Baldwin *et al.*, 1931).

Estes caracteres foram selecionados por serem seguros, uma vez que não são influenciados pela taxidermia, nem tampouco por alterações decorrentes, por exemplo, do ressecamento da pele. As medidas foram obtidas com o auxílio de régua e paquímetro eletrônico digital (Starret, série 727).

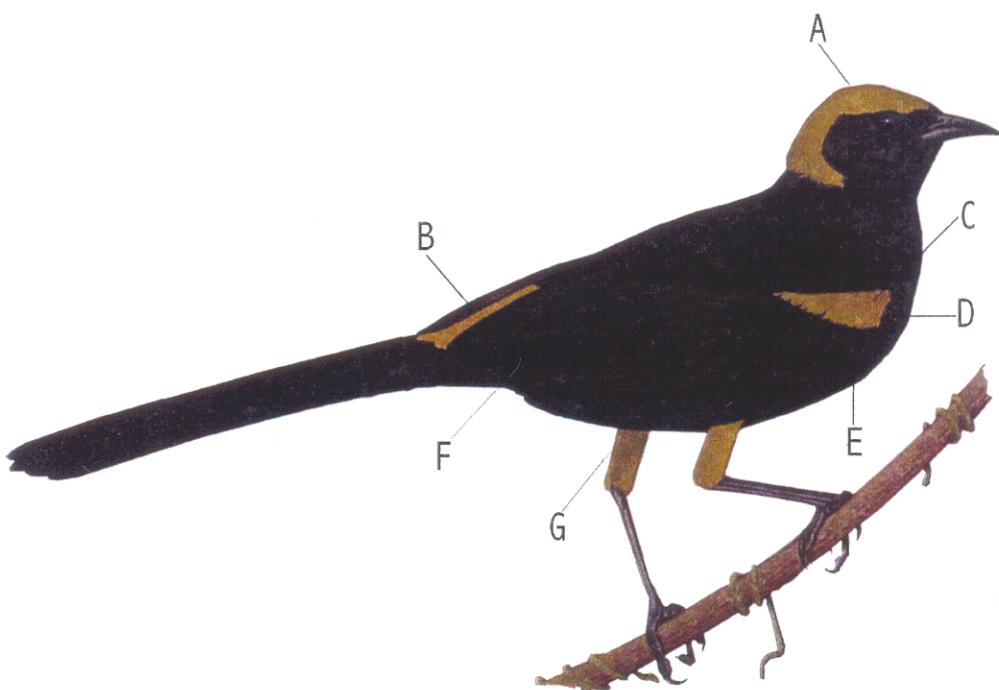
### 2.2.2 Plumagem

Com o intuito de determinar os diferentes padrões de coloração, notados entre parênteses, que definem os diferentes estados dos caracteres analisados, foi utilizado um guia de cores de solo, Munsell Color (2000), salvo uma única exceção: a tonalidade de amarelo mais intenso presente na plumagem de *Icterus chrysocephalus*, *I. c. cayanensis* e *I. cayanensis tibialis*, que recebeu a notação 5y 8/8\*. Para viabilizar as análises destes padrões foi conferido um escore distinto para cada estado. Ressalta-se ainda, que a variação de estados dos caracteres estudados foi traduzida com mesma amplitude de escore (0 a 5).

Para a análise da plumagem foram selecionados os seguintes caracteres (Figura 4):

- Dragão: estado 0 (de *reddish black* a *very dusky red* - 2.5yr 2.5/1 e 10r 2.5/2; Munsell, 2000); estado 1 (*dark reddish brown* – 2.5yr 2.5/3 e 2.5yr 2.5/4); estado 2 (*dark reddish brown* a *dark brown* – 5yr 3/4 e 7.5yr 3/4); estado 3 (*strong brown* e *dark yellowish brown* – 7.5yr 4/6 e 10yr 4/6); estado 4 (*strong brown* e *yellowish brown* – 7.5yr 5/8, 10yr 5/8); e estado 5 (amarelo – 5y 8/8\*)
- Píleo – estado 0 (negro - Gley1 2.5/N), estado 2,5 (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado 5 (amarelo - 5y 8/8\*);

- Infra-Asa – estado **0** (negro - Gley1 2.5/N), estado **2,5** (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado **5** (amarelo - 5y 8/8\*);
- Base-Carpal – estado **0** (negro - Gley1 2.5/N), estado **2,5** (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado **5** (amarelo - 5y 8/8\*);
- Região Uropigial – estado **0** (negro - Gley1 2.5/N), estado **2,5** (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado **5** (amarelo - 5y 8/8\*);
- Região Cloacal – estado **0** (negro - Gley1 2.5/N), estado **2,5** (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado **5** (amarelo - 5y, 8/8\*); e
- Calção – estado **0** (negro - Gley1 2.5/N), estado **2,5** (negro e amarelo - Gley1 2.5/N e 5y 8/8\*) e estado **5** (amarelo - 5y 8/8\*).



**Figura 4:** Caracteres de plumagem avaliados; A – Píleo; B – Região Uropigial; C – Dragona; D – Região Base Carpal; E – Coberteiras Inferiores da Asa; F – Região Cloacal; e G – Calção (*Icterus cayanensis chrysocephalus*, adaptado de Jaramillo & Burke, 1999).

Além do exame dos caracteres citados, todos os espécimes tiveram anotadas as seguintes informações, geralmente disponíveis nas etiquetas de identificação: número de tombo; localidade de coleta; data de coleta; coletor; sexo; desenvolvimento gonadal; e peso (Anexos). Quando disponíveis outras informações úteis como ambiente de coleta, também foram anotadas.

### 2.3 LOCALIDADES

Após a coleta de dados dos espécimes, foram obtidas as coordenadas geográficas de todas as 285 localidades de coleta do referido material, a partir de consulta a *gazetteers* (Paynter & Traylor 1977, 1981, 1991; Paynter 1982, 1985; Paynter *et al.* 1975; Paynter & Caperton 1977; Stephens & Traylor 1985, 1985; Rand & Paynter 1981; e Vanzolini 1992). De posse destas informações, toda a base de dados foi georeferenciada, para que análises espaciais pudessem ser feitas.

Alguns espécimes foram descartados da análise por apresentarem procedência indeterminada, enquanto outros, por constituírem registros duvidosos (MN 31634 - Gávea; MN 8968 - Serra dos Órgãos; e MN 11266 - Chile). O indivíduo cuja procedência é Gávea foi excluído das análises uma vez que, apesar da região ser historicamente objeto de levantamentos, inexistem registros seguros desta forma, e Sick (1984) não considera este registro em sua lista de aves do Estado da Guanabara, provavelmente por tratar-se de rotulagem duvidosa, ou mesmo de espécime introduzido. O espécime procedente da Serra dos Órgãos também foi desconsiderado em

função da inexistência de outros registros da espécie para esta região e das incertezas envolvendo a procedência dos espécimes coletados por H. Reinisch supostamente nesta localidade (Mallet-Rodrigues *com. pes.*). Aquele cuja localidade é designada como Chile foi excluído das análises, por sua vez, em função de razões óbvias, já que o limite conhecido de distribuição do grupo é bastante distante do território chileno.

## 2.4 ANÁLISE DA PLUMAGEM

### 2.4.1 Identificação das Unidades Evolutivas

Para a definição das áreas de maior estabilidade fenotípica dentro do complexo *Icterus cayanensis*, optou-se por proceder à descrição dos padrões de variação geográfica sem o prévio reconhecimento dos táxons tradicionalmente considerados para o grupo. Tal procedimento foi empregado com o objetivo de evitar qualquer vício taxonômico na compreensão dos padrões de variação e, consequentemente, dos processos geradores da mesma.

Ressalta-se que é feita aqui a opção pelo CFE ao invés do CBE por ser potencialmente mais fácil de ser testado, uma vez que é baseado em caracteres observáveis e pela compatibilidade com a teoria filogenética, pois os eventos de especiação são marcados por transformações de caracteres. Mais especificamente, consideramos aquele definido por Wheeler & Platnick (2000) que define *espécie* como o menor agregado de populações diagnosticáveis por uma combinação única de estados de caráter. Para a diagnose das espécies foram, conforme Cracraft (1989), utilizados os caracteres de plumagem.

Primeiramente, foi calculada a mediana dos escores relativos a cada estado de caráter (todos variando de 0 a 5), assim como da soma dos mesmos. Os valores resultantes do cálculo da mediana de cada caráter isolado foram agrupados em cinco classes (0-1; 1-2; 2-3; 3-4; e 4-5), enquanto, aqueles relativos à soma de todos os caracteres, em dez classes uniformes, de forma a aumentar a precisão da análise, já que os valores variaram entre 0 e 35. Estas classes de valores foram então georeferenciadas para obtenção da distribuição dos estados de cada caráter, assim como da soma dos mesmos, ao longo da distribuição do grupo.

Para verificar a presença de variação significativa entre as unidades diagnosticadas foi empregado um análogo não-paramétrico da análise de variância, o Teste de Kruskal – Wallis. Para tanto foram analisados os sete caracteres de plumagem e a soma dos escores.

#### **2.4.2 Zonas de Intergradação**

A partir da espacialização dos estados de caráter, assim como da soma dos mesmos, foram identificadas as áreas de instabilidade fenotípica onde as populações amostradas exibiram fenótipos intermediários em relação às populações adjacentes. Estas zonas, de acordo com a complexidade, foram objeto de tratamentos diferenciados.

Para a análise da zona de intergradação de maior extensão e complexidade foram isoladas as amostras populacionais pertencentes às zonas de estabilidade fenotípica e aquelas de fenótipo intermediário. Os espécimes registrados para esta região foram agrupados de forma a obter um número mínimo de cinco indivíduos por amostra populacional. Esta reunião foi feita

obedecendo não apenas a um critério de proximidade, mas também ambiental, ou seja, evitou-se agrupar espécimes de localidades pertencentes a ambientes muito distintos (ex. de Mata Atlântica e de Cerrado), ainda que próximas. A opção por um número mínimo baixo de indivíduos foi feita com o objetivo de não perder muita informação, uma vez que o aumento deste  $N$  mínimo certamente levaria à definição de amostras com espécimes procedentes de realidades ambientais muito distintas.

Após a definição das unidades de amostragem, estas foram submetidas a tratamento estatístico simples, com a finalidade de se obter as medianas dos valores de cada um dos estados de caráter expressas pelos espécimes contidos, assim como da soma dos mesmos. Os valores das medianas foram georeferenciados (a partir das coordenadas obtidas do centro de cada amostra) e submetidos a uma análise de tendências superficiais (*Trend Surfaces Analysis*), especificamente, à krigagem, onde a ocorrência dos valores expressos por cada ponto é extrapolada em função dos valores vizinhos. Desta análise foi obtido um mapa contendo isolinhas representando a variação dos caracteres ao longo da ocorrência do fenômeno estudado.

Para a verificação da existência de uma zona híbrida foi utilizado o *índice de hibridação*, comumente empregado para identificação destas zonas (ex. Sibley & Short, 1959; West, 1962; Kroodsma, 1975), inclusive em espécies do gênero *Icterus* (ex. Sibley & Short, 1964; Anderson, 1971; Corbin & Sibley, 1977). Através deste método faz-se a soma dos escores de cada caráter, que devem apresentar a mesma amplitude, verificando-se então a distribuição de freqüências destes valores ao longo de toda a área de ocorrência do fenômeno e dos táxons parentais envolvidos. Apesar de ser taxado de grosseiro

(Anderson, 1949, *apud* Corbin & Barrowclough, 1977), este método tem se mostrado bastante eficiente (Corbin & Barrowclough, 1977).

## 2.5 ANÁLISE MORFOMÉTRICA

### 2.5.1 Zonas de Estabilidade Fenotípica

Os táxons identificados a partir das análises da plumagem foram estatisticamente descritos quanto aos seus caracteres morfométricos, sendo então testada a presença de dimorfismo sexual em tamanho corpóreo. Para estes fins foi empregado o Teste *t*.

Para reduzir a redundância das informações contidas nas medidas tomadas dos espécimes procedeu-se uma Análise de Componentes Principais (Sokal & Rohlf, 1981), com prévia padronização dos valores pelo desvio padrão. O cálculo dos componentes principais (CPs) foi efetuado através da covariância de matrizes das sete variáveis mensuradas (asa, cauda, cúlmen total, narina-ponta, largura do bico, altura do bico e tarso), para o total de 434 espécimes pertencentes às unidades diagnosticadas através da análise da plumagem.

Para uma primeira verificação da existência de segregação entre os grupos analisados foi produzido um gráfico de dispersão dos valores de CP1 contra CP2. Em seguida foi realizada uma ANOVA, dos valores de CP 1 e 2, seguida do teste *a posteriori* de Bufferoni para verificar a existência de diferenças morfométricas entre os grupos previamente identificados.

### **2.5.2 Zonas de Intergradação**

Apenas uma das zonas de intergradação foi objeto de análise através dos caracteres morfométricos, sendo a outra, exclusivamente, à luz da plumagem. Este procedimento foi adotado em função da complexidade e expressividade geográfica das mesmas. Para a análise da zona de intergradação de maior complexidade foram isolados do restante do complexo, aqueles registros relativos aos táxons parentais e a área de intergradação. Estes registros foram separados por sexo, em função da existência de dimorfismo sexual para parte dos caracteres avaliados, sendo desprezadas aquelas informações de espécimes de sexo indeterminado.

Após a separação de machos e fêmeas, foi efetuada uma análise de componentes principais a fim de reduzir a redundância das informações contidas nos diferentes caracteres analisados. Os CPs foram, então, incorporados à matriz de dados para o prosseguimento das análises.

Finalizada esta etapa, os espécimes foram agrupados com o objetivo de obter amostras populacionais com um mínimo de cinco indivíduos. Estas amostras foram submetidas a tratamento estatístico simples, com o objetivo de obter a média de cada caráter e dos componentes principais, sendo estes valores georeferenciados (coordenadas geográficas do ponto central de cada unidade amostral) para a obtenção dos padrões de variação geográfica do tamanho do corpo, através de análise de tendência superficial. As médias destes dados morfométricos foram também lançadas em um gráfico para verificar a variação ao longo do gradiente latitudinal e longitudinal, sendo efetuadas análises de regressão a fim de verificar a correlação destes caracteres em função dos gradientes geográficos.

## 2.6 HIPÓTESE EVOLUTIVA E MODOS DE ESPECIAÇÃO

Com a finalidade de inferir os modos de especiação ocorridos durante o processo de diversificação do grupo, foi empregado o método de Lynch (Lynch, 1989). Cabe ressaltar que existem métodos alternativos para inferir os modos de especiação (ex. Green *et al.* 2002), entretanto demandam a existência de informações não disponíveis para o caso em estudo (ex. hipóteses filogenéticas para grupos de organismos que apresentem congruência quanto a distribuição geográfica).

Para que a aplicação do método de Lynch foi necessário o uso de hipóteses filogenéticas para o complexo, assim como dados de distribuição dos táxons envolvidos. Para aplicar este método foram calculadas as áreas de distribuição das espécies, área de simpatria entre as mesmas, assim como a distância entre as áreas de ocorrência de cada táxon.

Para propor uma hipótese de diversificação para o grupo foi utilizada a filogenia apresentada por Omland *et al.* (1999), acrescida do táxon *tibialis*, que não havia sido objeto de análise do referido trabalho. Para tanto, foram utilizados os caracteres de plumagem considerados neste trabalho, sendo os mesmos polarizados em função do *outgroup* utilizado, ou seja, *Icterus auricapillus* (ver Omland *et al.* 1999; Omland & Lanyon, 2000).

A opção por utilizar a filogenia apresentada por Omland *et al.* (1999), em detrimento daquela apresentada por Omland & Lanyon (2000) baseou-se nos seguintes dados: a) as amostras utilizadas por Omland *et al.* (1999) para *chrysocephalus* e *cayanensis* foram obtidas nos extremos opostos das respectivas distribuições (Guanoco, Sucre, Venezuela e Ji Paraná,

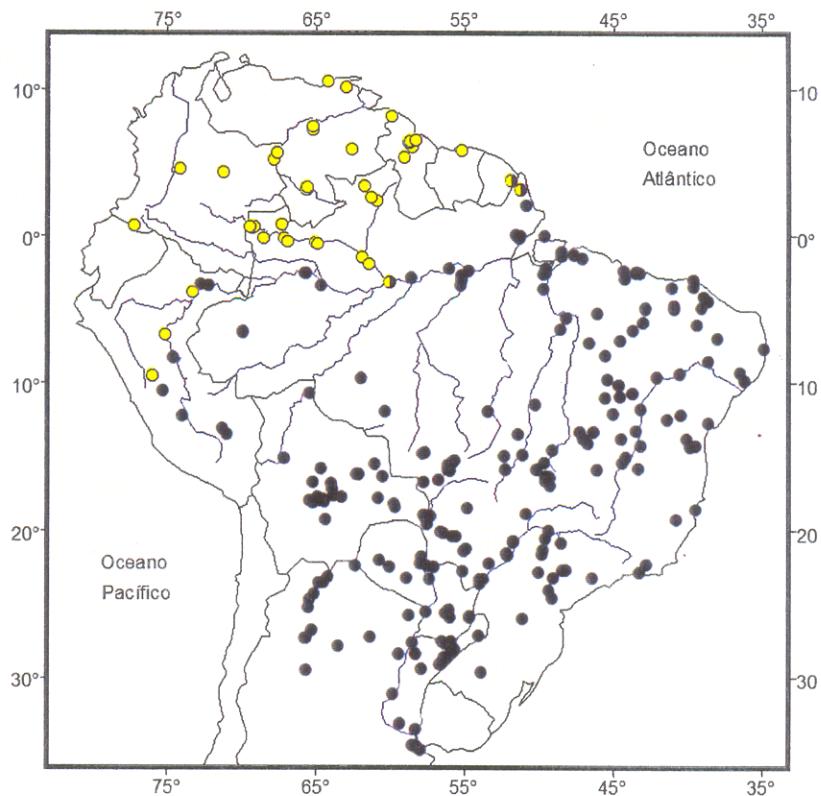
Rondônia, Brasil, respectivamente), muito distante da zona de intergradação entre elas; b) a amostra de *pyrrhopterus* foi obtida em localidade (Chiquitos, Santa Cruz, Bolívia) próxima daquela de *cayanensis*; c) apesar da procedência das amostras de tecido, as árvores derivadas das análises de ambos os genes mitocondriais (ND2 e citocromo *b*) revelaram grande robustez (98 % e 68 % das 100 árvores mais parcimoniosas, obtidas através de *bootstrap*, respectivamente) para a hipótese de existência de um grupo monofilético formado por *chrysocephalus* e *cayanensis*, sendo *pyrrhopterus* grupo irmão; e d) a ocorrência de alto nível de homoplasia em plumagem no gênero *Icterus* (Omland & Lanyon, 2000).

### **3. RESULTADOS**

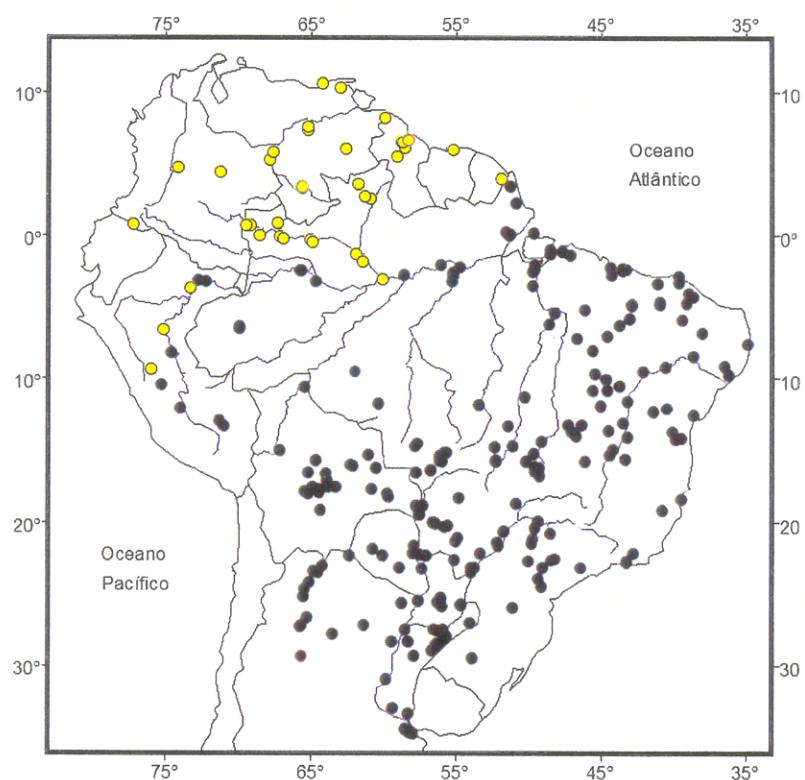
#### **3.1 ZONAS DE ESTABILIDADE FENOTÍPICA**

##### **3.1.1 Plumagem**

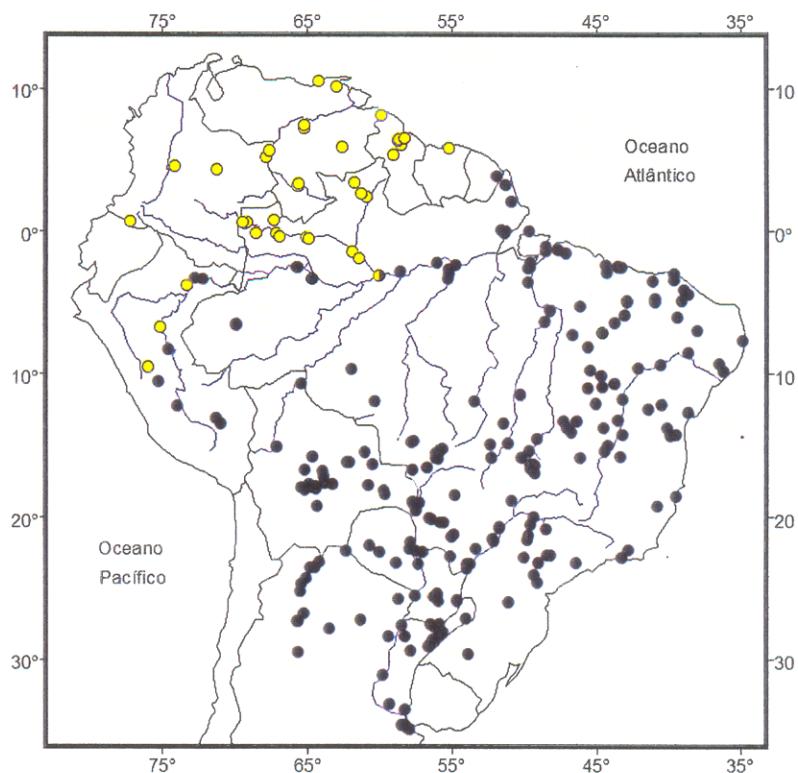
A partir da análise da distribuição geográfica dos diferentes estados de caráter (Figuras 5, 6, 7, 8, 9, 10 e 11), assim como da soma dos escores dos sete caracteres de plumagem (Figura 12) (píleo, região uropigial, região cloacal, calção, dragona, infra-asa e base carpal) foram identificadas quatro áreas de maior estabilidade fenotípica, onde as populações compartilhavam dos mesmos estados de caráter (Figura 13).



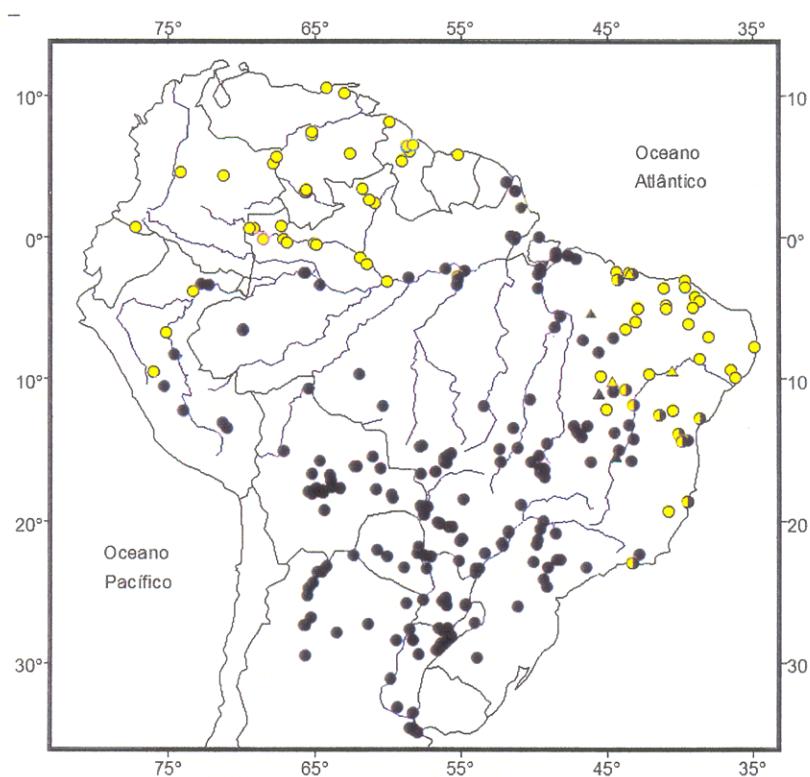
**Figura 5:** Variação geográfica do caráter píleo. Círculo negro representa mediana com valor igual a 0; amarelo, 5 e amarelo/negro, 2,5.



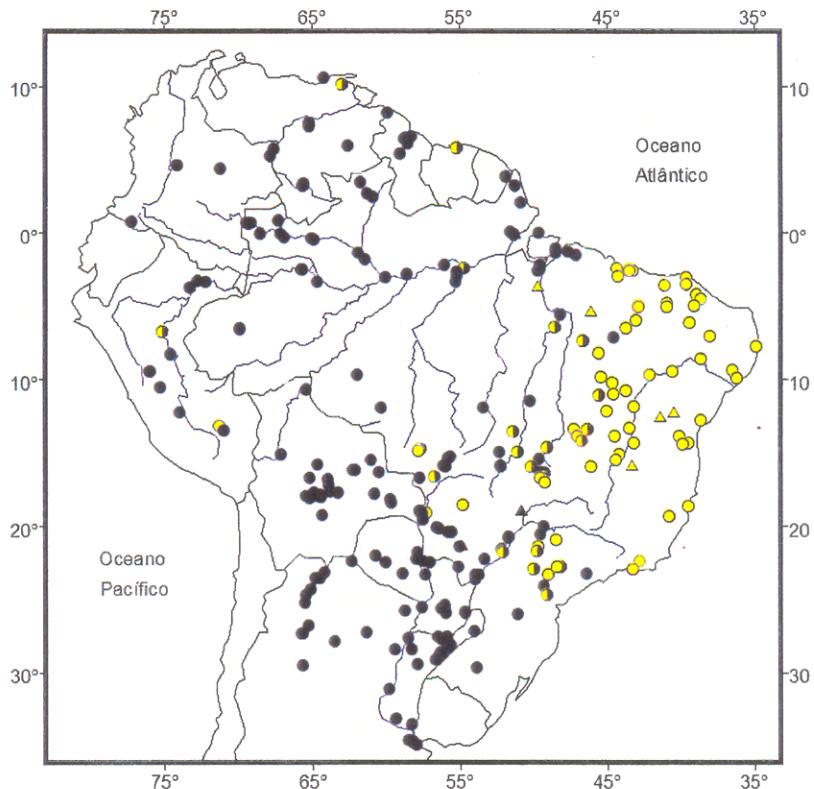
**Figura 6:** Variação geográfica do caráter região uropigial. Círculo negro representa mediana com valor igual a 0; e amarelos, valor igual a 5.



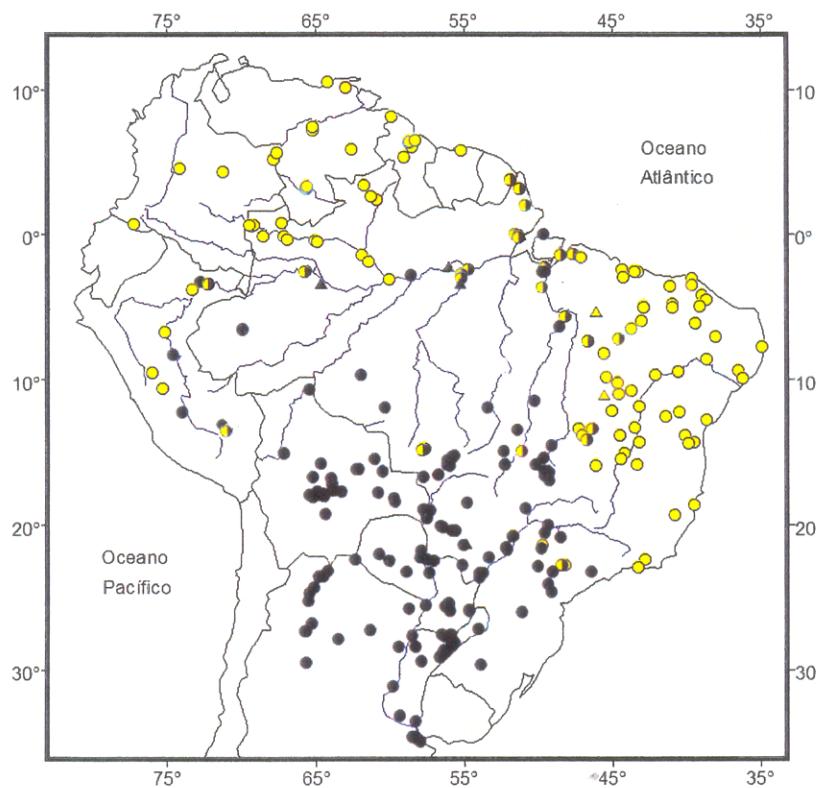
**Figura 7:** Variação geográfica do região cloacal. Círculo negro representa mediana com valor igual a 0; amarelo, 5 e amarelo/negro, 2,5.



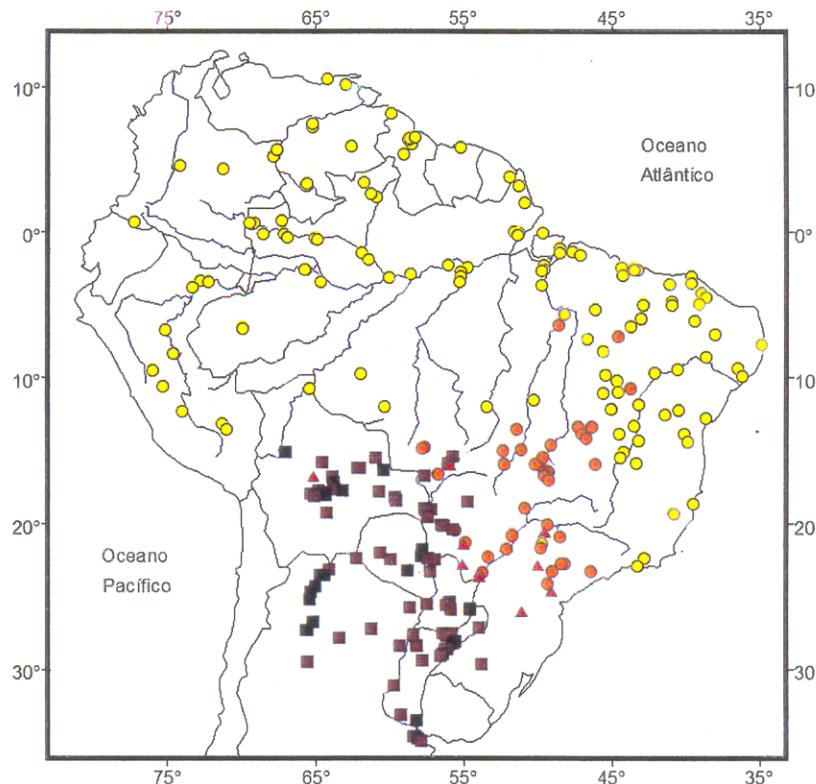
**Figura 8:** Variação geográfica do caráter calção. Círculo negro representa mediana com valor entre 0 e 1; triângulo amarelo, entre 1 e 2; círculo amarelo/negro, entre 2 e 3; triângulo amarelo, entre 3 e 4; e círculo amarelo, entre 4 e 5.



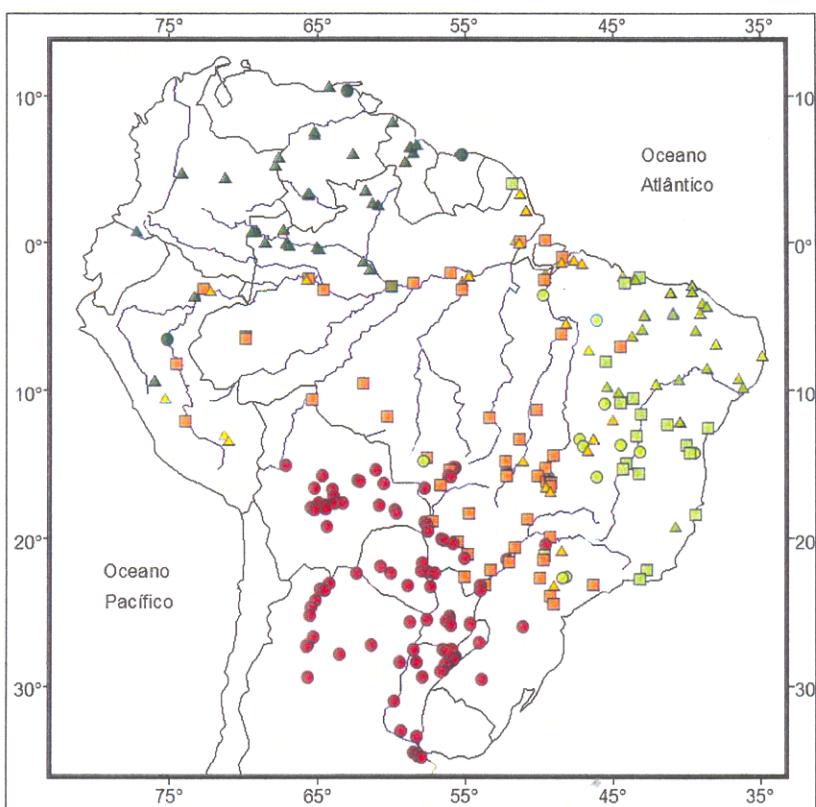
**Figura 9:** Variação geográfica do caráter base-carpal. Círculo negro representa mediana com valor entre 0 e 1; triângulo amarelo, entre 1 e 2; círculo amarelo/negro, entre 2 e 3; triângulo amarelo, entre 3 e 4; e círculo amarelo, entre 4 e 5.



**Figura 10:** Variação geográfica do caráter infra-asa. Círculo negro representa mediana com valor entre 0 e 1; triângulo amarelo, entre 1 e 2; círculo amarelo/negro, entre 2 e 3; triângulo amarelo, entre 3 e 4; e círculo amarelo, entre 4 e 5.

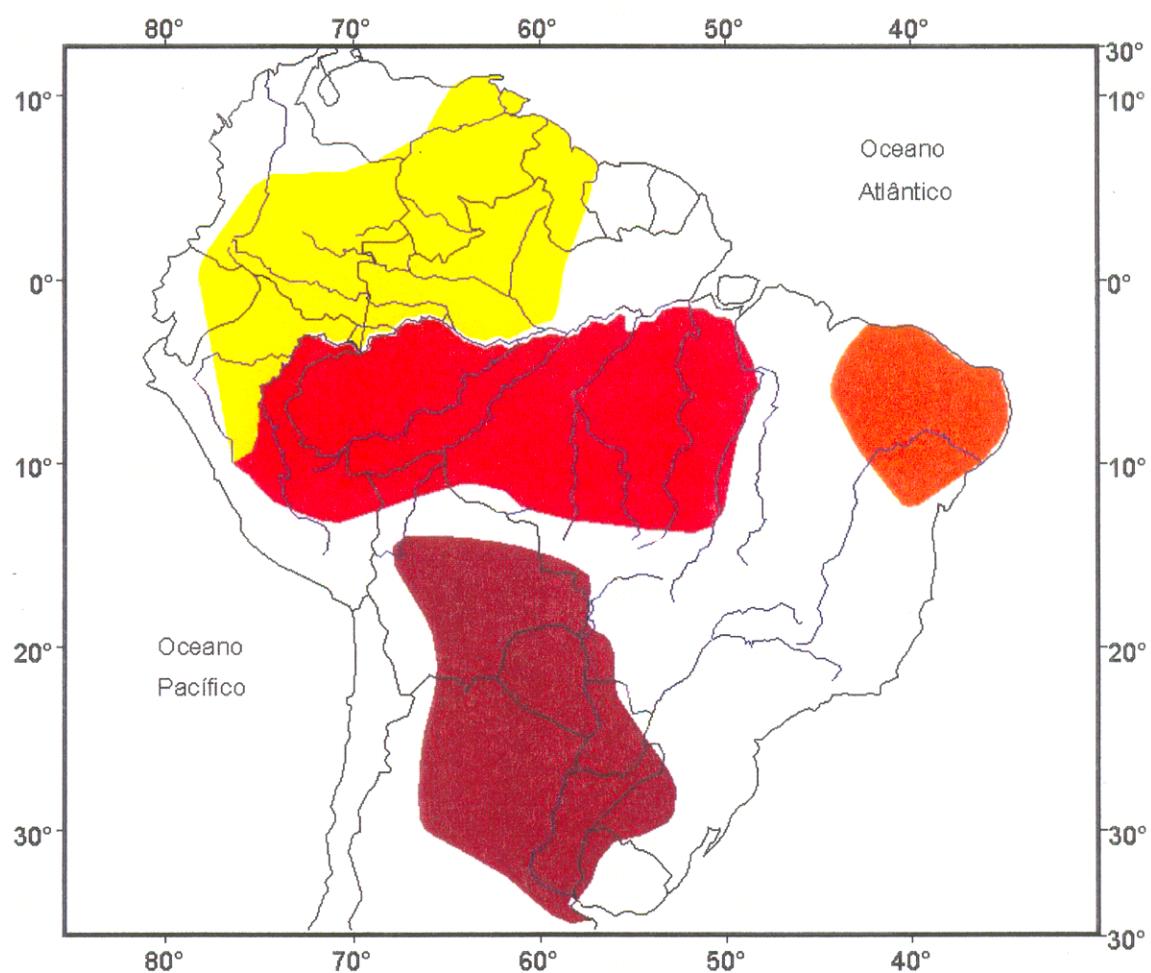


**Figura 11:** Variação geográfica do caráter dragão. Quadrado preto representa valor de mediana, entre 0-1; quadrado marrom, entre 1e 2; triângulo vermelho, entre 2 e 3; círculo laranja, entre 3 e 4; e círculo amarelo entre 4 e 5.



**Figura 12:** Variação da soma dos escores dos caracteres de plumagem. Círculo vermelho representa os valores de mediana entre 0 e 3,5; quadrado laranja, entre 3,5 e 7; triângulo amarelo, entre 7 e 10,5; círculo verde claro, entre 10,5 e 14; quadrado verde claro, entre 14 e 17,5; triângulo verde, entre 17,5 e 21; quadrado verde escuro, entre 24,5 e 28; triângulo verde escuro, entre 28 e 31,5; e círculo verde escuro, entre 31,5 e 35 (ver Figs. 17 a 23, em Anexo, para variação de cada caráter).

De forma a facilitar a referência às diferentes áreas de estabilidade fenotípica ao longo do texto, as mesmas serão tratadas da seguinte forma: a área diagnosticada ao norte dos rios Ucayali, Solimões e Amazonas será tratada como população A; aquela determinada, predominantemente, ao longo da Amazônia meridional, como população B; a área diagnosticada no nordeste brasileiro como população C; e, finalmente, aquela determinada ao norte da Argentina, Paraguai, centro-sul da Bolívia e regiões adjacentes do Brasil, como população D.



**Figura 13:** Áreas de estabilidade fenotípica. Em amarelo, a forma da Amazônia setentrional (população A); vermelho, da Amazônia meridional (população B); laranja, do nordeste brasileiro (população C); e marrom, do norte da Argentina, Paraguai, centro e sul da Bolívia e porções adjacentes do território brasileiro (população D).

Podemos sintetizar, através da Tabela 1, as características de plumagem que conferem identidade às zonas de estabilidade fenotípica diagnosticadas.

**Tabela 1:** Estados dos caracteres de plumagem apresentados pelos táxons diagnosticados.

Caracteres	Píleo	Região Urop.	Região Cloac.	Cação	Infra	Base	Drag.
Populações						Carpal	
A	5	5	5	5	5	0	5
B	0	0	0	0	0	0	5
C	0	0	0	5	5	5	5
D	0	0	0	0	0	0	0-2

Os caracteres de plumagem apresentaram congruência quanto à variação geográfica (Figuras 5 a 11), o que possibilitou estabelecer limites de distribuição relativamente seguros para as zonas de estabilidade fenotípica diagnosticadas, assim como das áreas de intergradação entre as mesmas. Nota-se, ainda, que as distribuições do grupo da Amazônia meridional e setentrional não foram sobrepostas, para efeito das análises, apesar da existência de uma conhecida área de simpatria. Este procedimento foi adotado em função da existência nesta área de espécimes intermediários, produto do intercruzamento destas formas, o que certamente implicaria na absorção de informações oriundas de uma espécie nas análises da outra. Estas áreas foram consideradas nas análises como zonas de intergradação entre as formas das populações A e B.

O píleo, a região uropigial e a região cloacal apresentam grande congruência nos padrões de variação, definindo dois grandes grupos, aquele formado pela população A, que apresenta estas partes amarelo intenso (estado 5), e outro reunindo as demais formas pertencentes ao complexo *Icterus*

*cayanensis*, que apresentam as mesmas negras (estado 0) (Figuras 5, 6 e 7). As populações A e C compartilham do mesmo estado do caráter calção, ou seja, amarelo intenso (estado 5), enquanto B e D apresentam o calção negro (estado 0) (Figura 8). A região base carpal define dois grandes grupos, aquele formado pelas populações A, B e D que apresenta esta região negro (estado 0) com pouca variação, e outro determinado pela população C que apresenta grande estabilidade quanto a este caráter (estado 5) (Figura 9). O caráter infra-asa determina três áreas de grande estabilidade, um formado pelas populações B e D apresentando esta área negra (estado 0), outro pela população A, exibindo amarelo intenso (estado 5), da mesma forma que aquele formado pela população C (Figura 10).

Além da histórica importância na descrição dos táxons deste grupo, dentre os caracteres estudados, a dragona é aquele que apresenta o padrão mais fino de variação. Este caráter mostra uma grande área de estabilidade que envolve toda a Amazônia e o nordeste brasileiro, reunindo as populações A, B e C. Outro grupo, envolvendo a população D, com uma maior variação individual, é definido ao sul da Bolívia, Paraguai e norte da Argentina (Figura 11).

Quando analisamos a distribuição da soma dos caracteres temos uma idéia mais clara de como a variação da plumagem apresenta-se ao longo da área de ocorrência do grupo. Nota-se, da mesma forma que nas análises individuais de cada caráter, a existência de algumas zonas de estabilidade fenotípica, que determinam a população A ao norte dos Rios Ucayali, Solimões e Amazonas; a população B ao sul destas drenagens, até os limites meridionais da Amazônia; a população C no nordeste brasileiro, apresentando

uma distribuição aparentemente determinada pela Caatinga; e a população D desde a região central da Bolívia, ao sul, por todo o Chaco e Floresta Semidecidual do Paraguai e Argentina (Figura 12).

Os resultados do teste de Kruskal – Wallis evidenciam a existência de grande variação para todos os caracteres analisados ( $p<0,000$ ). Quando os táxons foram comparados, dois a dois, obtiveram-se os seguintes resultados: o caráter dragona determinou dois grupos, A-B-C e D, entre os quais há diferença significativa ( $p<0,001$ ); os caracteres píleo, região uropigial e região cloacal mostraram padrão idêntico, separando A das outras populações ( $p<0,001$ ); através da infra-asa verificou-se não haver diferença significativa apenas entre A e C; o caráter base carpal mostrou haver diferença significativa ( $p<0,001$ ) apenas entre C e as demais populações; o caráter calção evidenciou diferença significativa ( $p<0,001$ ) entre dois grupos formados pelas populações B-D e A-C; e, por fim, a análise da soma dos escores de plumagem mostrou haver diferenças significativas entre todos os táxons ( $p<0,001$ ; à exceção de A e C -  $p<0,01$ ; e B e C -  $p<0,05$ ).

**Tabela 2: Resultados do teste Kruskal – Wallis.**

Caracteres Áreas	Dragon	Píleo	Região Urop.	Regláp Cloac.	Infra Asa	Base Carp.	Calção	Total
	A x B	0,942	0,000	0,000	0,000	0,000	0,313	0,000
A x C	0,604	0,000	0,000	0,000	0,876	0,000	0,895	0,002
A x D	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,926	0,000	0,000
B x C	0,651	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,042
B x D	0,000	1,000	1,000	1,000	0,000	0,252	0,548	0,000
C x D	0,000	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	0,000

### 3.1.2 Morfometria

#### 3.1.2.1 Análise Univariada

As análises univariadas apontam para a presença de dimorfismo sexual, principalmente nas medidas de asa e cauda. Os resultados do Teste *t* indicam a presença de diferenças morfométricas significativas ( $p < 0,01$ ) de comprimento de asa e cauda para todas as populações, à exceção daquela determinada pela populações C que não apresentou diferença significativa para cauda.

A análise das medidas do bico (cúlmen total, distância narina-ponta, largura e altura) revelou ausência de dimorfismo sexual nas populações A e C, para estes caracteres. Por outro lado, D apresentou diferença significativa ( $p < 0,05$ ) quanto às medidas de comprimento do bico, ou seja, cúlmen total e distância entre a narina e a extremidade distal do bico, e B ( $p < 0,05$ ) quanto à altura do bico. Ainda, foi possível identificar a presença de diferença significativa no comprimento do tarso na população C (Tabela 3).

**Tabela 3:** Análise dos caracteres morfométricos quanto à presença de dimorfismo sexual.

Populações	Diferenças entre Sexos						
	Asa	Cauda	Cúlmen Total	Narina Ponta	Largura do Bico	Altura do Bico	Tarso
A	p < 0,01	p < 0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
B	p < 0,01	p < 0,01	n.s.	n.s.	n.s.	p < 0,05	n.s.
C	p < 0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	p < 0,05
D	p < 0,01	p < 0,01	p < 0,05	p < 0,05	n.s.	n.s.	n.s.

Estas diferenças entre os sexos, evidenciada pela análise dos caracteres morfométricos, não apresentaram homogeneidade entre as populações, ou seja: a populações C diferenciou-se do restante das espécies

por não apresentar diferenças significativas entre machos e fêmeas quanto ao tamanho da cauda, e por apresentar diferenças significativas quanto ao tamanho do tarso; D diferencia-se do restante das espécies pela presença de dimorfismo sexual nas medidas de comprimento do bico (cúlmen total e distância narina – ponta); B por apresentar diferença significativa em altura do bico; e, finalmente, A diferencia-se das demais espécies por apresentar dimorfismo sexual exclusivamente em comprimento da asa e da cauda. Esta heterogeneidade verificada quanto à presença de dimorfismo sexual indica a existência de seleção diferenciada entre os sexos de forma heterogênea entre as quatro espécies.

### 3.1.2.2 Análise Multivariada

A partir da ACP (Análise de Componentes Principais), foram obtidos os auto-valores para asa e medidas de comprimento do bico (cúlmen total e narina ponta) foram os que apresentaram valor mais expressivo (0,910; 0,932; e 0,935) no eixo do CP1. No eixo do CP2 o auto-valor do tarso foi o único que apresentou valor expressivo (0,855), enquanto no vetor do CP3 o da cauda (-0,626) (Tabela 4).

**Tabela 4:** Auto-valores dos caracteres morfométricos.

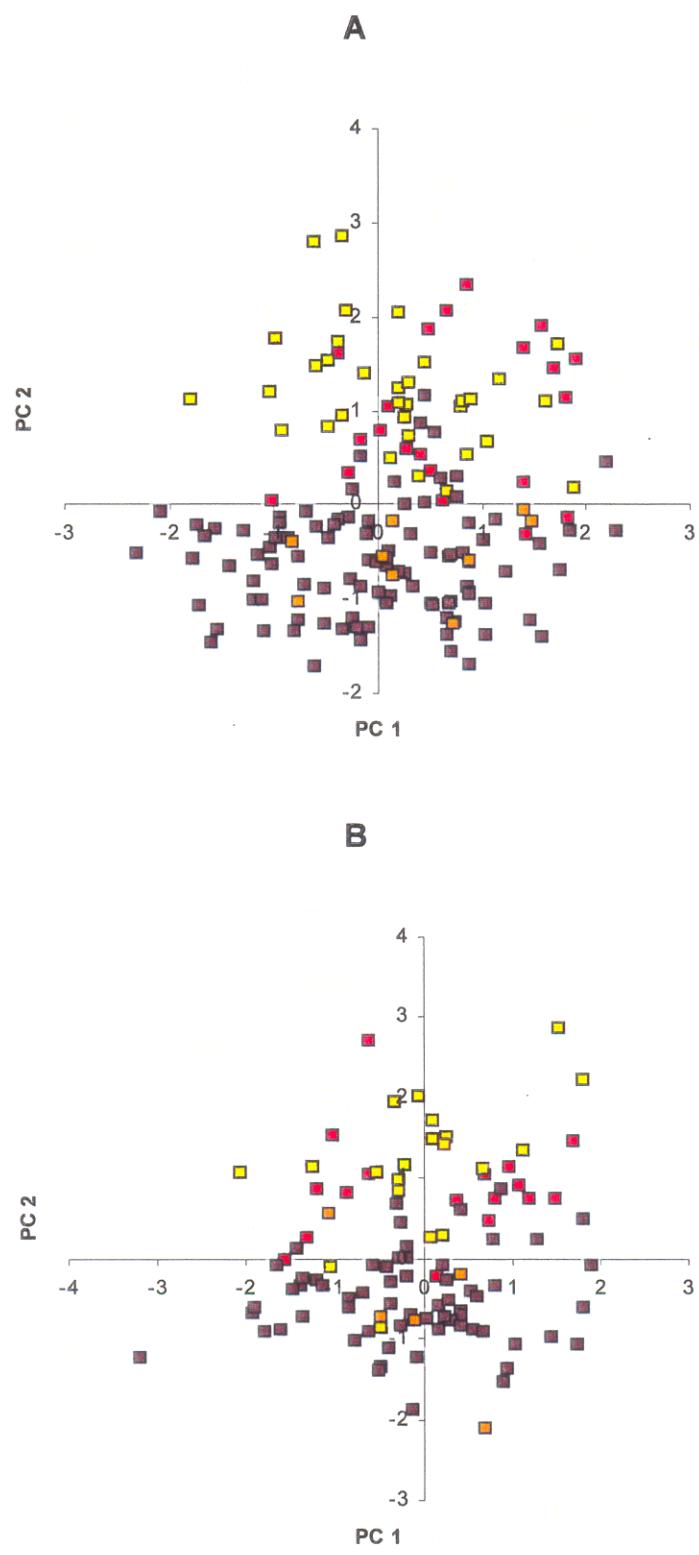
Componentes Principais	1	2	3
<b>Asa</b>	0.910	-0.241	-0.191
<b>Cauda</b>	0.687	-0.321	-0.626
<b>Cúlmen Total</b>	0.932	0.003	0.178
<b>Narina-Ponta</b>	0.935	0.035	0.177
<b>Largura do Bico</b>	0.875	-0.001	0.201
<b>Altura do Bico</b>	0.844	0.065	0.269
<b>Tarso</b>	0.410	0.855	-0.317

Verifica-se, ainda, que os CP 1 e 2 representam respectivamente 66,971% e 12,813%, ou seja, 79,784% do total de variação apresentada pelos caracteres estudados (Tabela 5). Portanto, a utilização dos valores relativos a CP 1 e CP 2, para a avaliação da presença de diferenças morfométricas entre as diferentes espécies é bastante segura.

**Tabela 5:** Total da variância explicada pelos três primeiros componentes principais.

Componentes Principais	1	2	3
% do Total	66.971	12.813	10.077
% Acumulada	66.971	79.784	89.861

A partir da análise do gráfico de dispersão dos valores de CP1 contra CP2 podemos observar a clara separação de dois grupos, um formado pelas populações A e B e outro formado por C e D. Por outro lado, fica clara a sobreposição entre A e B da mesma maneira que entre C e D, tornando-se impraticável o reconhecimento de diferenças entre as mesmas.



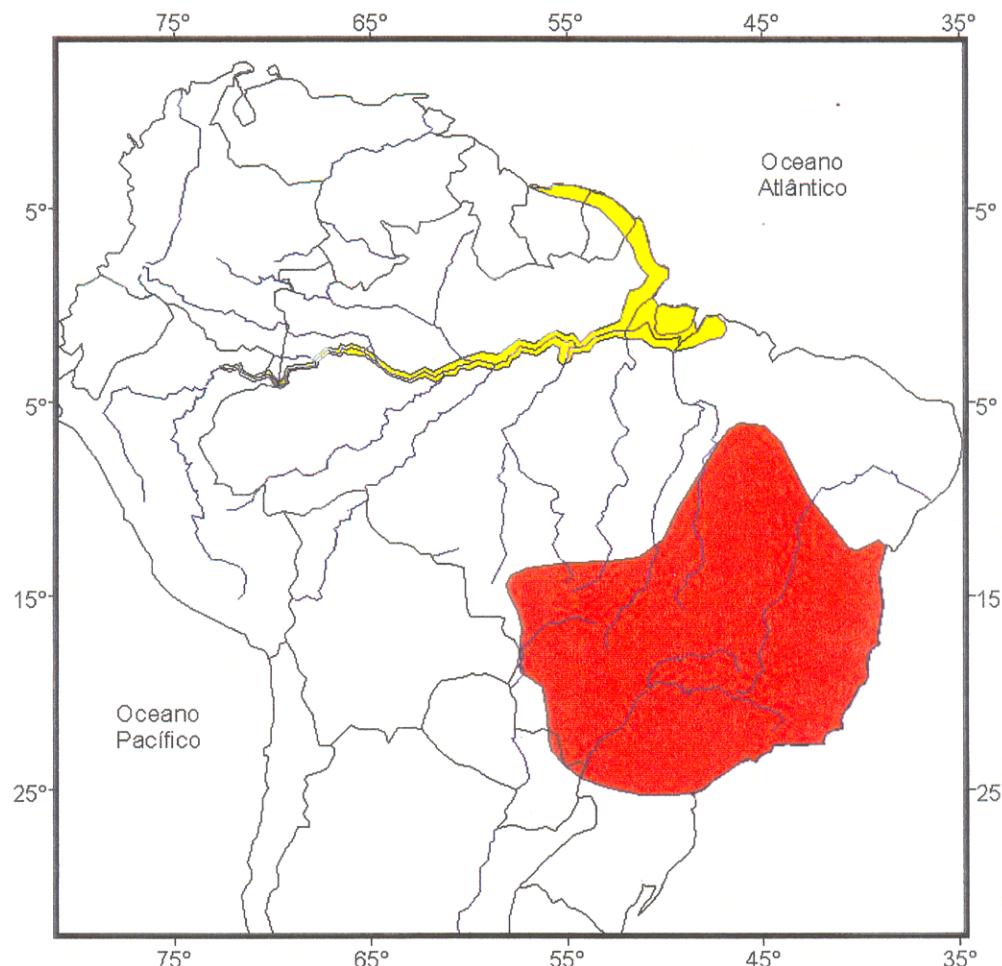
**Figura 14:** Dispersão dos valores do CP1 em função de CP2 para machos (A) e fêmeas (B). Os quadrados representam os valores das populações A (amarelos), B (vermelho), C (laranja) e D (castanho escuro).

Através da ANOVA dos componentes principais 1 e 2, efetuada em separado para machos e fêmeas, utilizando-se do teste *a posteriori* de Bonferroni, foi possível determinar a existência de diferenças entre os táxons diagnosticados. Pela ANOVA de PC1 foi possível detectar diferença significativa apenas entre os machos das populações B e D. Por outro lado, os resultados da ANOVA do PC2 evidenciaram distâncias significativas entre um grupo formado por pelas populações A e B, e outro formado por C e D.

### 3.2 ZONAS DE INTERGRADAÇÃO

As áreas de estabilidade fenotípica, identificadas exclusivamente através da análise dos caracteres de plumagem, são intercaladas por grandes zonas de instabilidade, onde ocorrem vários fenótipos intermediários. Foram identificadas, a partir da análise da distribuição dos estados dos diferentes caracteres de plumagem, duas expressivas zonas de intergradação entre as quatro espécies diagnosticadas (Figura 15). A primeira delas, ao longo da drenagem do rio Amazonas, entre as populações A e B; a segunda, de maior extensão e complexidade, ocupando todo o Cerrado, parte do Pantanal e dos domínios da Mata Atlântica, entre C e D. Devido à complexidade e porte diferenciados, as mesmas não receberam tratamento homogêneo, sendo cada uma tratada de forma adequada às suas características. Ressalta-se, ainda, que as análises apontaram para a existência de uma área envolvendo o noroeste do Maranhão e nordeste do Pará, onde haveria fluxo gênico entre as

populações B e C. Entretanto, esta área não foi objeto de análise em função do número muito reduzido de amostras.



**Figura 15:** Zonas de intergradação: em amarelo, entre as populações A e B; e em laranja, entre C e D.

### Zona 1 – A x B

A zona de intergradação entre as populações A e B é objeto de discussão na literatura ornitológica, motivada, fundamentalmente, por questões relativas ao *status taxonômico* do táxon *chrysocephalus*, ora tratado como espécie monotípica *Icterus chrysocephalus* (Pinto, 1944; Short, 1975; Sick, 1984, 1997; Ridgely & Tudor, 1994; Jaramillo & Burke, 1999), ora como subespécie de *Icterus cayanensis* (ex. Blake, 1968).

A variação observada nos caracteres de plumagem evidencia a presença de uma zona de intergradação entre as formas da Amazônia setentrional e meridional. Os padrões observados para píleo, região uropigial e região cloacal apresentam concordância e definem uma zona de intergradação entre as populações A (estado 5 – amarelo intenso) e B (estado 0 – negro), desde a região de Manaus, a leste em direção ao Baixo Amazonas, Estado do Amapá e Guiana Francesa (figuras 5, 6 e 7). Da mesma maneira infra-asa sugere a existência de uma estreita faixa, ainda mais extensa, onde ocorre troca de genes entre as populações A (estado 5 – amarelo intenso) e B (estado 0 – negro), ao longo da drenagem do Rio Amazonas, desde a localidade de Orosa (Perú), até sua foz, quando esta faixa se estende em direção norte ao longo do litoral do Estado do Amapá, Guiana Francesa e Suriname (figura 10).

Evidências da existência desta zona de intergradação são bastante conspícuas, havendo espécimes de fenótipo obviamente intermediário em várias coleções zoológicas espalhadas pelo mundo. Entretanto, os caracteres utilizados para diagnosticar a presença de fluxo gênico entre estas duas formas estiveram sempre restritos àqueles mais evidentes como

coloração do píleo, região uropigial, região cloacal e calção. Os resultados obtidos, relativos às dimensões geográficas desta zona de intergradação, são relativamente congruentes com as informações disponíveis na bibliografia, quando analisamos estes mesmos caracteres tradicionalmente utilizados. Entretanto, a variação apresentada pela infra-asa, que mostra-se estável ao longo da distribuição das formas parentais, revela com maior precisão a extensão deste fenômeno, sugerindo a existência de fluxo gênico ao longo de toda a área de contato entre as espécies, embora diferenciado ao longo da mesma.

Os resultados obtidos revelam a existência de uma zona de intergradação aparentemente estreita (são pouquíssimas as coletas nos afluentes meridionais do rio Amazonas) ao longo do Baixo Ucayali, Solimões e Amazonas, se expandindo, conforme descrito, ao norte através do litoral do Amapá, Guiana Francesa e Suriname (Figura 15). Nota-se, entretanto, que certos espécimes notoriamente derivados do intercruzamento entre as populações A e B apresentam padrões crípticos, o que dificulta sua diagnose apenas pela observação em campo, caso de algumas aves pertencentes à coleção do MPEG, coletadas no Estado do Amapá.

Apesar desta zona de intergradação ter área relativamente bem conhecida, a variação da infra-asa, associada aos registros de padrões crípticos de parte dos híbridos, nos leva a crer que a intensidade deste fenômeno pode estar subestimada.

### *Zona 2 – C x D (com possível participação de B)*

A zona de intergradação entre as populações C e D é a de maior expressão geográfica dentro do grupo estudado e apresenta grande complexidade. Esta intergradação distribui-se por todo o domínio do Cerrado, parte do Pantanal e do domínio da Mata Atlântica, sendo seu limite setentrional determinado pela formação amazônica, onde encontra-se distribuída a forma da Amazônia meridional (população B). Esta zona de intergradação destaca-se pelo porte incomum, ocupando uma faixa de aproximadamente 2.300 Km de largura e uma área de cerca de 2.700.000 Km<sup>2</sup> (figura 15). Evidências desta zona de intergradação, embora em escalas geográficas distintas, foram fornecidas por vários autores (ex. Hellmayr 1937; Pinto 1944; Blake et al. 1968; Sick 1984 e 1997; e Jaramillo & Burke 1999). Nota-se que todos os caracteres estudados que distinguem as populações C e D, ou seja, dragona, calção, infra-asa e base-carpal apresentam padrões de variação concordantes ao longo da zona de intergradação (figuras 8, 9 10 e 11). O padrão de variação mais fino mostrado pela dragona evidencia a presença de uma extensa área de intergradação entre a população C (estado 5 – amarelo intenso) e D (estados 0 a 2 – castanho escuro) que apresenta certa estabilidade na região do Alto Araguaia e Tocantins (figura 11). De forma semelhante, através da análise da variação geográfica da região base carpal, pode-se notar a existência de uma grande zona de intergradação abrangendo boa parte das regiões Centro-Oeste e Sudeste do Brasil (figura 21).

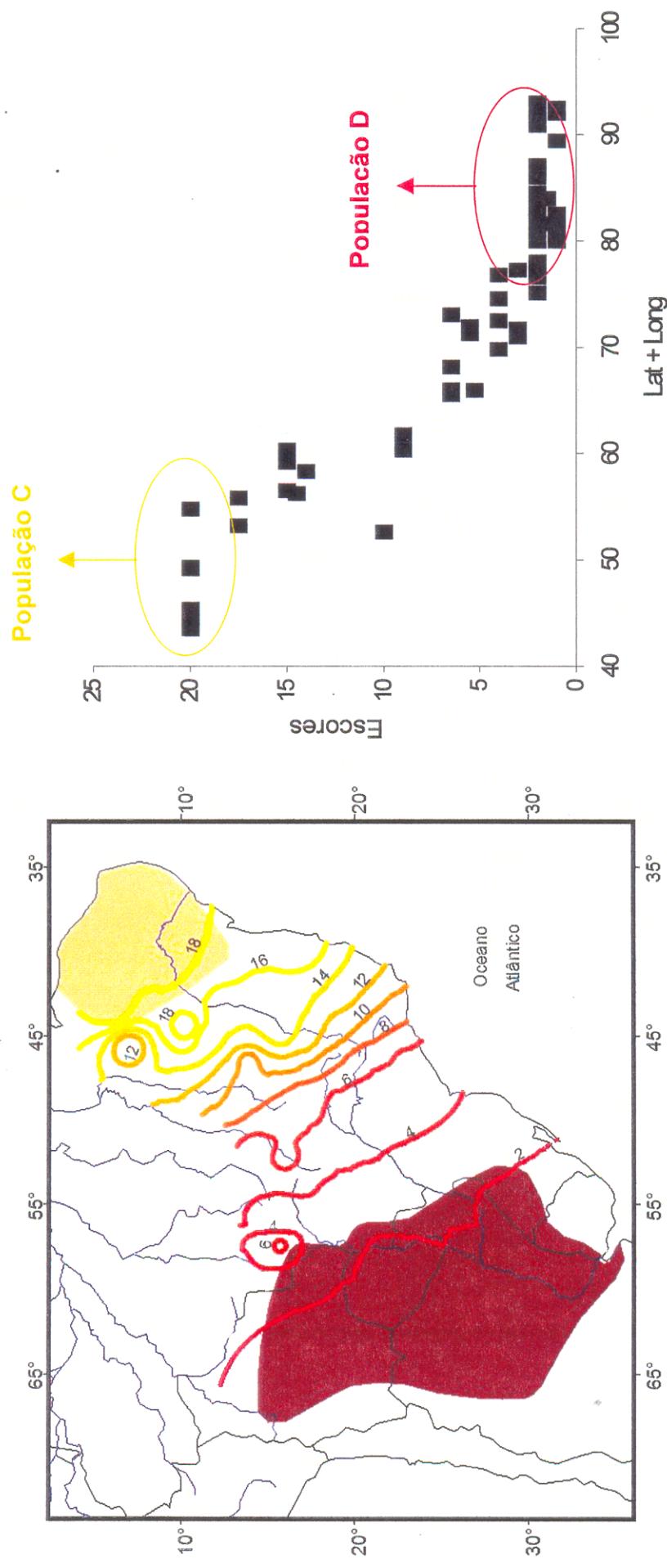
Apesar desta área de instabilidade fenotípica ser nitidamente produto da intergradação entre as populações C e D, devemos considerar a

possibilidade da participação de B neste processo, ainda que de forma débil. Ressalta-se que, caso ocorra, esta contribuição de da população B deve se dar através das populações do Brasil Central, uma vez que na área de contato entre as populações B e D, situada na região central da Bolívia, parece não haver hibridação significativa, sendo abrupta a substituição geográfica destas espécies. Segundo Jaramillo & Burke (1999), apesar de existirem registros de alguns espécimes com características intermediárias entre cayanensis e pyrrhopterus na região central da Bolívia, o pequeno número de intergradantes e a presença das duas formas na mesma área sugere que a intergradação seja rara e que não exista uma população híbrida.

O caso desta zona de intergradação, em particular, pode ser usado como ótimo exemplo dos problemas taxonômicos decorrentes da falta de conhecimento dos padrões de variação geográfica em aves. A região ocupada pelas formas parentais e pela zona de intergradação compreende as áreas de distribuição de *Icterus cayanensis periporphyrus* e *Icterus cayanensis valencioobuenoi*, táxons tradicionalmente reconhecidos na literatura. A forma *periporphyrus*, descrita por Bonaparte em 1850, foi baseada em espécimes coletados em Chiquitos, leste da Bolívia, enquanto *valencioobuenoi*, descrito por Ihering em 1902, baseou-se em espécime coletado em Piracicaba, São Paulo, Brasil. Os resultados obtidos neste trabalho indicam o fenótipo *periporphyrus* como representante da variação individual presente em na população D, enquanto o fenótipo *valencioobuenoi*, como já havia apontado Sick (1984; 1997), uma forma resultante da intergradação entre as populações C e D.

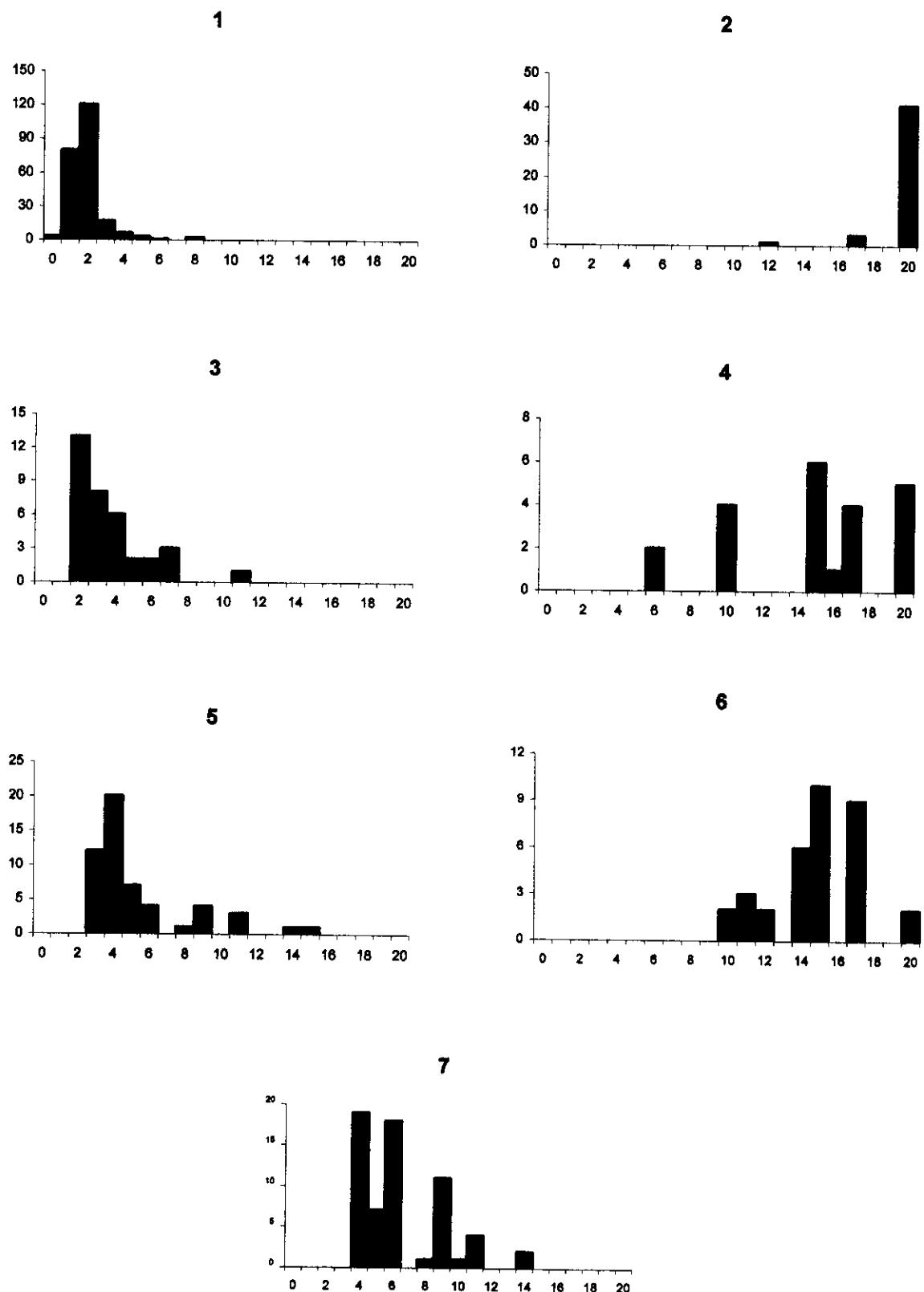
### 3.2.1 Plumagem

A análise da distribuição dos escores de plumagem ao longo de um gradiente geográfico é bastante reveladora (Figura 16). Verifica-se claramente a existência de duas regiões estáveis nos extremos deste gradiente geográfico, a primeira próxima do escore 20 e a segunda entre os escores 1 e 2, representando as populações C e D, respectivamente. Entre estas zonas verifica-se a presença de uma extensa área ocupada por fenótipos intermediários cujo padrão de variação geográfica é nitidamente gradual.



**Figura 16:** Padrão geográfico de variação da soma dos escores de plumagem (esquerda) Dispersão dos valores dos escores de plumagem em função de gradiente lati-longitudinal (direita).

A distribuição de freqüências dos escores de plumagem mostra a variação em plumagem da população D confinada entre os escores 0 a 8 com 86,2% dos indivíduos restritos aos escores 1 e 2 (Figura 17 - 1). No outro extremo aparece a população C variando entre os escores 12 e 20 com 91,1% dos espécimes restritos ao escore 20 (Figura 17 - 2).



**Figura 17:** Distribuição de freqüências dos índices de hibridação expressos pelas populações D (1); C (2); Pantanal (3); sul do MA, sul do PI e noroeste da BA (4); SP e sul de MS (5); centro-sul da BA e nordeste de MG (6); e Goiás (7). No eixo Y é representado o número de indivíduos e no X os valores da soma dos escores dos sete caracteres de plumagem.

Outra questão fundamental a ser observada é a variação intrapopulacional. Uma potente evidência de que a zona de intergradação tem origem através de contato secundário de populações previamente isoladas é a existência de maior variação nas populações híbridas quando comparado àquelas parentais.

As populações geograficamente intermediárias (Figura 17 - 3 a 7) em relação a às populações C e D mostram, sem exceção, uma amplitude de variação maior do que as formas parentais. A amostra que reúne espécimes do sul do Maranhão, sul do Piauí e noroeste da Bahia apresenta a maior amplitude, variando do escore 7 ao 21. Analisando a distribuição de freqüência dos escores daquelas populações presentes na zona de intergradação é possível verificar o deslocamento do pico de maior freqüência dos escores 2 e 3 (população D) em direção ao escore 21 (população C) através das populações intermediárias, seguindo uma ordem geográfica, ou seja, do gráfico 1 passando por 3, 5, 7, 6, 4 até o 2. Esta tendência geográfica é ainda mais clara se verificarmos a variação das médias dos escores de cada população considerada (Tabela 5).

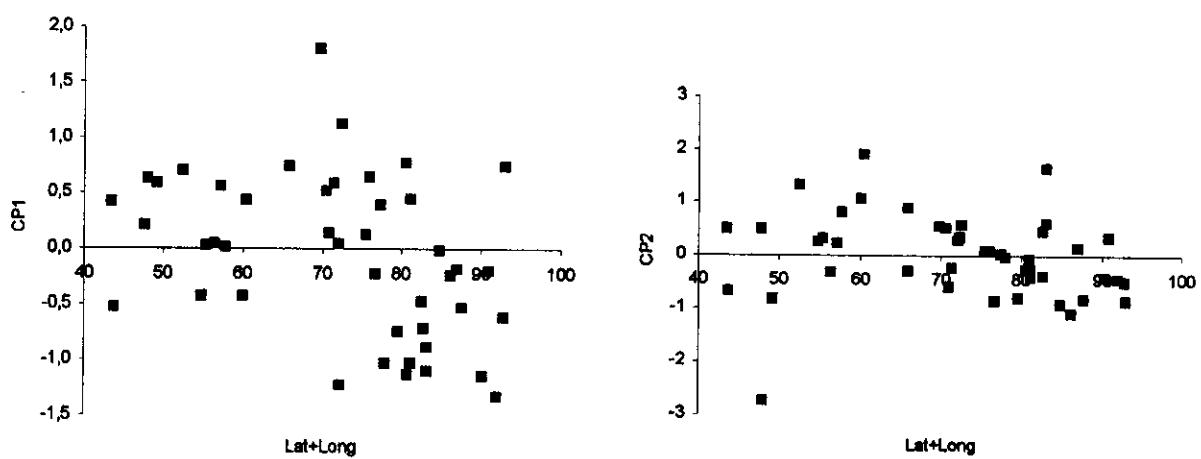
**Tabela 5:** Descrição estatística das populações envolvidas pela zona de hibridação entre as populações C e D quanto aos escores de plumagem.

População	Parâmetros	N	Mínimo	Máximo	Média	Desv. Padrão
1 (D)		198,00	0,00	8,00	1,89	1,14
2 (C)		45,00	12,50	20,00	19,67	1,26
3		69,00	1,00	11,50	2,80	1,84
4		19,00	6,50	20,00	15,55	4,00
5		53,00	3,00	15,00	5,43	2,94
6		34,00	10,00	20,00	15,03	2,53
7		62,00	4,00	14,00	6,61	2,72

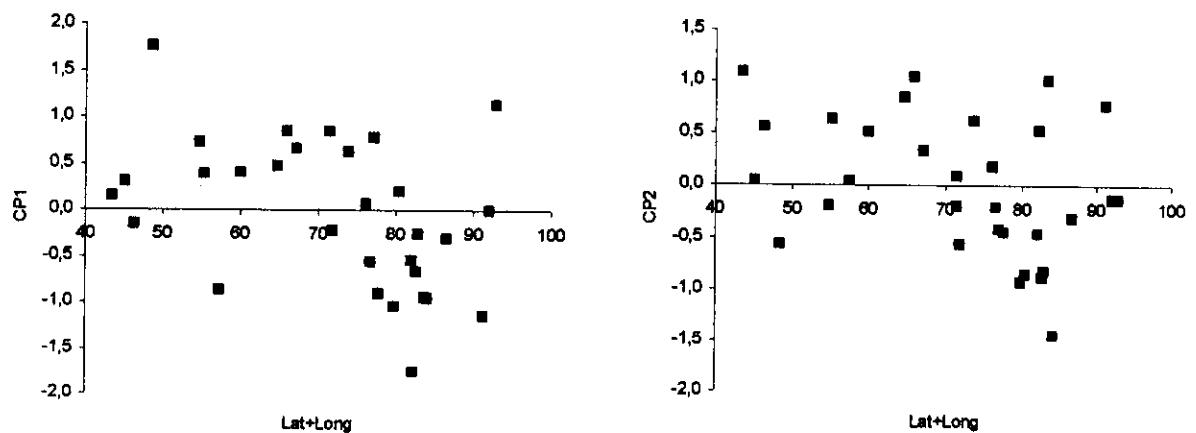
A população D apresentou um desvio padrão bastante reduzido, de 1,14, enquanto C de 1,26. À exceção da população do Pantanal que apresentou uma variação relativamente baixa ( $s = 1,84$ ), as outras populações, pertencentes ao Cerrado e Mata Atlântica, mostraram grande variabilidade interna, com a população do sul do Maranhão, sul do Piauí e noroeste da Bahia atingindo o pico de variabilidade ( $s = 4,00$ ). Os resultados obtidos revelam, portanto, a presença de maior variação dentro das amostras populacionais da zona de intergradação do que em C e D.

### 3.2.2 Morfometria

Apesar das populações C e D não terem apresentado diferenças significativas quando da comparação entre as zonas de estabilidade fenotípicas, foi possível determinar a presença de variação morfométrica ao longo do gradiente lati-longitudinal da distribuição de ambas as espécies e da zona híbrida resultante do intercruzamento das mesmas.



**Figura 18:** Dispersão dos valores dos componentes principais, relativos aos caracteres morfométricos dos espécimes machos, em relação ao gradiente lati-longitudinal.



**Figura 19:** Dispersão dos valores dos componentes principais, relativos aos caracteres morfométricos dos espécimes fêmeas, em relação ao gradiente lati-longitudinal.

Para verificar a existência de relações funcionais entre os dados morfométricos e o gradiente lati-longitudinal foram efetuadas análises de regressão, cujos resultados encontram-se apresentados na Tabela 6.

**Tabela 6:** Resultados da análise de regressão entre os CPs (1 e 2) e o gradiente geográfico (latitude e longitude).

Variáveis	Latitude				Longitude			
	Fêmea		Macho		Fêmea		Macho	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
CP 1	0,054	0,576	0,092	0,259	0,389	0,000	0,344	0,000
CP 2	0,274	0,007	0,229	0,004	0,255	0,004	0,234	0,004

Observa-se que não foi verificada relação funcional entre os valores de CP 1 e o gradiente latitudinal tanto para machos como para fêmeas. Por outro lado a ANOVA da regressão entre CP 1 e longitude ( $p < 0,001$ ), assim como de CP 2 com latitude ( $p < 0,01$ ) e longitude ( $p < 0,01$ ), mostraram haver uma relação funcional, ou seja, a probabilidade de dados aleatórios explicarem a relação entre estas variáveis é insignificante.

### 3.3 MODOS DE ESPECIAÇÃO

Para inferir os modos de especiação que deram origem às quatro populações diagnosticadas foi adicionada a população C (*tibialis*) à filogenia proposta por Omland *et al.* (1999). Este exercício resultou em cinco possíveis hipóteses filogenéticas para o complexo, três onde *tibialis* forma um grupo monofilético com *chrysocephalus* (população A) e *cayanensis* (população B) (Figura 20 A e C), uma onde forma um grupo monofilético com *pyrrhopterus* (população D) (Figura 20 D), e outra onde *tibialis* é grupo irmão do clado formado por *chrysocephalus*, *cayanensis* e *pyrrhopterus* (Figura 20 E). Foi necessário considerar as cinco hipóteses, em função das mesmas derivarem de uma filogenia baseada em dados moleculares, e por não ter sido possível determinar com segurança a posição de *tibialis* em relação às espécies com as quais forma um grupo monofilético, uma vez que não foi possível, sequer, diagnosticar sinapomorfias para o grupo *cayanensis-chrysocephalus-tibialis*, com base nos caracteres de plumagem.

O cladograma resultante apresenta três eventos de cladogênese representando em seqüência temporal a separação de *pyrrhopterus* de *chrysocephalus-tibialis-cayanensis*, seguida da separação das espécies *chrysocephalus*, *tibialis* e *cayanensis* (Figura 20 A, B e C); ou a separação da *chrysocephalus-cayanensis* de *tibialis-pyrrhopterus*, seguida de um evento de cladogênese em cada grupo (Figura D); ou, ainda, um primeiro evento dando origem a *tibialis*, seguido de outro evento de cladogênese dando origem a *pyrrhopterus* e um terceiro separando *cayanensis* de *chrysocephalus* (Figura 20 E). Ressalta-se, entretanto, que é possível fazer algumas distinções entre as hipóteses formuladas.

Considerando que a espécie utilizada como *outgroup* foi *Icterus auricapillus*, e que a mesma possui, para todos os caracteres avaliados, coloração amarelo, temos que este deve ser considerado estado ancestral, enquanto o negro derivado. Com base na distribuição dos estados de caráter de plumagem entre as espécies, podemos inferir que o único táxon a apresentar autapomorfia é *pyrrhopterus*, uma vez que é o único a exibir o estado derivado do caráter dragona.

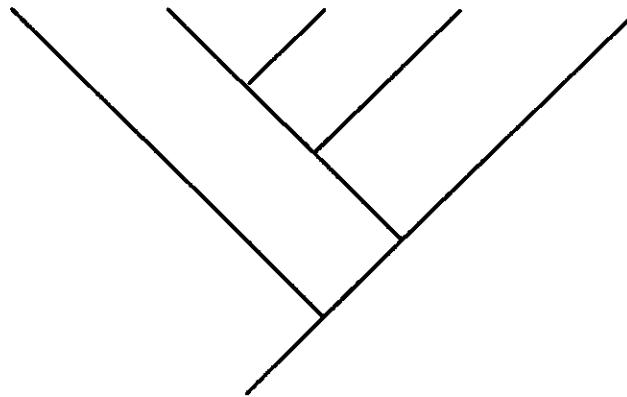
Por outro lado, o clado formado por *cayanensis*, *chrysocephalus* e *tibialis* não é sustentado por nenhuma sinapomorfia, uma vez que todos os estados de caráter que o diferenciam de *Icterus auricapillus* são também compartilhados por *pyrrhopterus*, ou seja, são as sinapomorfias que amarram o nó que determina o grupo monofilético aqui estudado (complexo *Icterus cayanensis*).

Apesar de não haver sinapomorfias para os diferentes clados, e ainda, *pyrrhopterus* ser o único táxon terminal a apresentar autapomorfia, podemos fazer algumas distinções entre as diferentes hipóteses. Considerando a distribuição geográfica das populações analisadas, temos que as hipóteses mais improváveis são aquelas que apresentam *tibialis* como grupo irmão de *chrysocephalus*, e a que apresenta *tibialis* como grupo irmão do clado formado por *chrysocephalus-cayanensis-pyrrhopterus* (Figura 20 A e E, respectivamente).

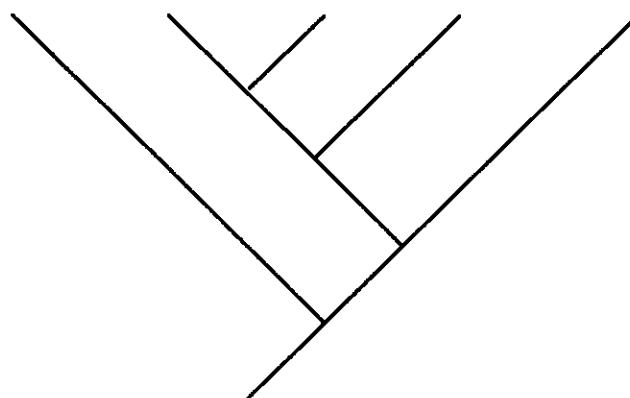
As hipóteses mais parcimoniosas, considerando-se os caracteres de plumagem e a distribuição das populações são aquelas apresentadas pelas hipóteses B, C e D (Figura 20).

**Hipótese A**

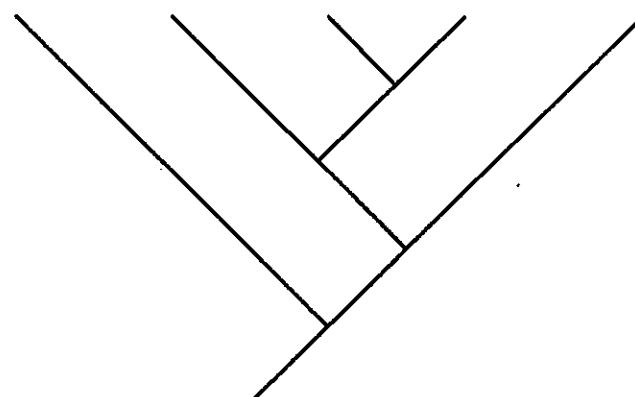
*auricapillus*   *chrysocephalus*   *tibialis*   *cayanensis*   *pyrrhopterus*

**Hipótese B**

*auricapillus*   *chrysocephalus*   *cayanensis*   *tibialis*   *pyrrhopterus*

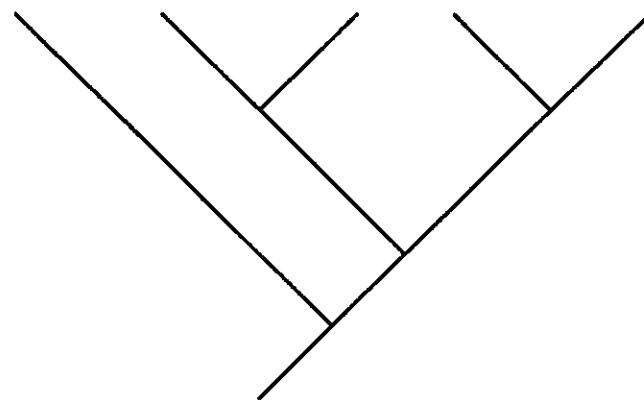
**Hipótese C**

*auricapillus*   *chrysocephalus*   *tibialis*   *cayanensis*   *pyrrhopterus*



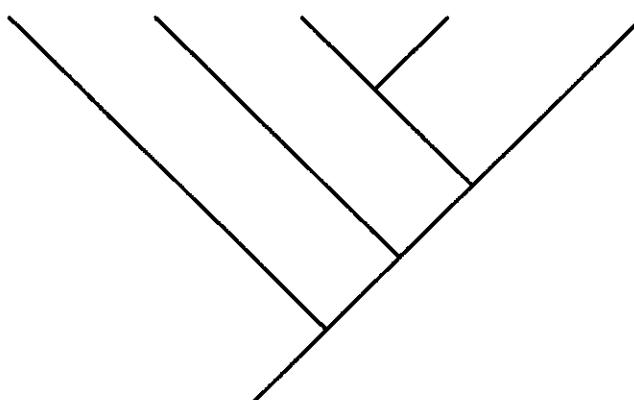
## Hipótese D

*auricapillus chrysocephalus cayanensis tibialis pyrrhopterus*



## Hipótese E

*auricapillus*    *tibialis*    *chrysocephalus*    *cayanensis*    *pyrrhopterus*



**Figura 20:** Hipóteses formuladas com base na filogenia proposta por Omland et al. (1999), acrescidas de *tibialis*, com base na análise de caracteres de plumagem.

Considerando as filogenias apresentadas e as características das distribuições dos táxons diagnosticados, foi elaborada a Tabela 7, de acordo com o método de Lynch. Nota-se que, seguindo os critérios estabelecidos por Lynch (1989) os três eventos de especiação teriam sido por vicariância. Entretanto, em função do grande potencial de dispersão, que seguramente teve grande influência nos padrões de distribuição das espécies evolvidas, devemos considerar a possibilidade de especiação peripátrida determinando os eventos de cladogênese que deram origem a *tibialis* e *pyrrhopterus* (ver Chesser & Zink, 1994).

**Tabela 7:** Características das distribuições e modo de especiação de *chrysocephalus* (1); *cayanensis* (2); *tibialis* (3); *pyrrhopterus* (4).

Hipótese	Grupos	Áreas (x 10 <sup>3</sup> km <sup>2</sup> )	Símpatrica (%)	Nível de Especiação	Modo
		Irmãos			
A	(1) (3)	3054 : 793	0	1	V*
	(2) (1-3)	3507 : 3847	10,4	2	V
	(4) (1-2-3)	2430 : 7354	0	3	V*
B	(1) (2)	3054 : 3507	1(12) 2 (10,4)	1	V
	(3) (1-2)	793 : 6561	0	2	V*
	(4) (1-2-3)	2430 : 7354	0	3	V*
C	(2) (3)	3507 : 793	0	1	V*
	(1) (2-3)	3054 : 4300	12	2	V
	(4) (1-2-3)	2430 : 7354	0	3	V*
D	(1) (2)	3054 : 3507	1(12) 2 (10,4)	1	V
	(3) (4)	793 : 2430	0	1	V*
	(1-2) (3-4)	6561 : 3223	0	2	V*
E	(1) (2)	3054 : 3507	1(12) 2 (10,4)	1	V
	(4) (1-2)	2430 : 6561	0	2	V*
	(3) (1-2-4)	793 : 8991	0	3	V*

\* Possibilidade de eventos de especiação peripátrida, ao invés de vicariância (V).

#### 4. DISCUSSÃO

##### 4.1 IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

O complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus* apresenta um intrincado padrão de variação geográfica. Ao mesmo tempo em que, a partir da análise da plumagem, torna-se evidente a existência de quatro áreas de estabilidade fenotípica, também torna-se clara a presença de uma expressiva área ocupada por populações que expressam estados intermediários destes mesmos caracteres, sugerindo extensas zonas de intergradação.

Cabe lembrar que, para efeito da descrição da variação observada, utilizamos o conceito filogenético de espécie (*sensu* Wheeler & Platnik, 2000), ou seja, o menor agregado de populações diagnosticáveis por uma combinação única de estados de caráter. Esta opção foi feita dada sua aplicabilidade em estudos ao nível de espécie, baseados em caracteres morfológicos e por ser, ao mesmo tempo, uma unidade básica da nomenclatura científica formal (Classificação de Linnaeus) e representar uma unidade evolutiva. Em função desta opção foram diagnosticadas quatro espécies: *Icterus cayanensis*, *I. chrysocephalus*, *I. tibialis* e *I. pyrrhopterus* (ver Anexos: diagnose; Figuras 13 a 16 – ilustrações; e Figuras 24 a 27 – distribuição geográfica); que mereceram este *status*, uma vez que são plenamente reconhecíveis através de combinações únicas de coloração do píleo, região uropigial, região cloacal, base carpal, infra-asa, calção e dragona.

Apesar da grande diferença em plumagem observada entre *cayanensis* e *chrysocephalus*, da mesma forma que entre *tibialis* e *pyrrhopterus*, não foi possível diferenciá-las quanto aos caracteres morfométricos. Entretanto, as diferenças entre o grupo amazônico (*cayanensis-chrysocephalus*) e o grupo Caatinga-Chaco (*tibialis-pyrrhopterus*) são significantes, o que pode ser explicado pelas características intrínsecas a estes ecossistemas e, consequentemente, pressões seletivas a que estão sujeitas estas espécies.

Se por um lado, os resultados obtidos revelam uma marcante identidade fenotípica de alguns grupos, por outro, revelam a existência de táxons nominais, tradicionalmente considerados na literatura, que nada mais são do que amostras de populações híbridas que expressam estados intermediários de caráter ou, ainda, variação individual pertencente a determinado táxon. Em função de alguns táxons terem sido descritos com base em séries muito pequenas, impossibilitando avaliações de variação intrapopulacional, caso de *periporphyrus*, ou ainda das amostras geográficas não serem suficientemente finas para a verificação de zonas de intergradação entre táxons, caso de *valencio bueno*, muitos são inválidos. Apesar destes serem táxons tradicionalmente aceitos, não são casos isolados dentro do grupo. Podemos citar ainda as formas já sinonimizadas, *compsus* e *argoptilus*, de Mato Grosso e Buenos Aires, respectivamente, descritas por Oberholser (1902), baseado preponderantemente na coloração da dragona.

Em síntese, propõe-se neste trabalho: o reconhecimento formal das espécies *Icterus cayanensis*, *Icterus chrysocephalus*, *Icterus tibialis* e

*Icterus pyrrhopterus*; e que os táxons *Icterus cayanensis periporphyrus* e *Icterus cayanensis valenciobuenoi* sejam adicionados à sinonímia de *Icterus pyrrhopterus* (ver Anexos).

#### 4.2 ZONAS DE INTERGRADACÃO

Devido à existência de grande heterogeneidade na aplicação do termo híbrido, hibridação e zona híbrida, aplica-se aqui a definição de Sibley & Short (1964), ou seja, híbridos são aqueles indivíduos resultantes do intercruzamento de populações em contato secundário. Portanto, optou-se por empregar a denominação zona híbrida exclusivamente àquelas zonas de intergradação produzidas por contato secundário, sendo aquelas originadas *in situ* tratadas, invariavelmente, como *zona de intergradação primária*.

Para a identificação das zonas de intergradação e para inferir sua origem foram analisados alguns aspectos intrínsecos ou não às mesmas. A presença de uma grande área entre *tibialis* e *pyrrhopterus*, onde as populações amostradas exibem estados intermediários de caráter, foi considerada evidência da existência de uma expressiva zona de intergradação entre estas duas formas. Utilizando-se do mesmo critério foi identificada outra zona de intergradação entre *cayanensis* e *chrysocephalus*.

A distinção quanto à origem das zonas de intergradação, primária ou secundária, é um complicado exercício, quando factível (Endler, 1977). Todavia, conforme alguns autores, é possível verificar a existência de evidências a favor de uma ou outra forma de intergradação.

- 1) Maior variabilidade das populações intermediárias (Schueler & Rising, 1976) – a) conforme demonstrado, as populações pertencentes à zona de intergradação entre *tibialis* e *pyrrhopterus* apresentam um nível de variabilidade muito superior àquele apresentado pelas espécies parentais, no que diz respeito à plumagem; e b) quanto à zona de intergradação entre *cayanensis* e *chrysocephalus* este fato é evidente em função da presença das formas híbridas junto das parentais em uma grande área de simpatia.
- 2) Variação congruente de caracteres independentes (Ford, 1982; Hafner, 1982) – a) a variação observada em todos os caracteres de plumagem que distinguem *tibialis* de *pyrrhopterus*, ou seja, dragona, infra-asa, base-carpal e calção, expressam concordância geográfica, formando um gradiente suave de variação entre as duas formas; e b) do mesmo modo, a variação dos caracteres que distinguem *cayanensis* de *chrysocephalus* mostrou-se congruente.
- 3) Existência de outros padrões de distribuição disjunta, congruentes à distribuição dos táxons parentais estudados, uma vez que a concordância, entre táxons não relacionados, de padrões disjuntos de distribuição implica em um processo histórico de vicariância comum (Cracraft & Prum, 1988) – a) a forma *tibialis* tem sua distribuição restrita ao domínio da Caatinga, enquanto *pyrrhopterus* ao do Chaco, portanto uma evidência a favor da origem secundária da zona de intergradação entre estas espécies seria a existência de outros táxons com padrões de distribuição disjunta Chaco-Caatinga, o que é extensamente

documentado tanto para grupos animais como vegetais. Essa grande congruência entre padrões de distribuição de táxons não relacionados evidencia a existência no passado de uma barreira à dispersão. São vários os exemplos deste tipo de padrão de distribuição disjunta, onde táxons proximamente parentados ocorrem no Chaco e Caatinga estando ausentes de toda a área do Cerrado, como por exemplo, populações diferenciadas *Aratinga acuticaudata*, *Pseudoseisura cristata*, *Myrmorchilus strigilatus*, *Xolmis irupero*, *Stigmatura budytoides* e *Molothrus badius* (Short, 1975; Haffer, 1985); e b) são inúmeros os exemplos de padrões de distribuição entre táxons próximos que se substituem entre Amazônia Meridional e Amazônia Setentrional, evidenciando o mesmo padrão observado entre *cayanensis* e *chrysocephalus*. Podemos citar como exemplos populações diferenciadas de *Cymbilaimus lineatus* ou mesmo as espécies *Cercomacra tyrannina-nigrescens*, *Lanio fulvus-versicolor*, *Thamnomanes saturninus-ardesiacus*.

- 4) Presença de outras zonas de intergradação congruentes àquela observada (Ford, 1985) – a) apesar de não existirem estudos que demonstrem zonas de intergradação congruentes àquela verificada para *tibialis* e *pyrrhopterus*, existem alguns trabalhos evidenciando a presença de zonas intergradação, principalmente no contato Cerrado-Chaco (Short, 1975; Haffer, 1985; Hayes, 2001). Pode-se citar como exemplos de contato entre populações diferenciadas *Colaptes campestris campestris* – *campestroides* e *Cyanocompsa cyanea*

*argentina* – *sterea*, e entre espécies, *Celeus lugubris* – *flavescens*, *Dendrocopos mixtus mixtus* – *cancellatus*, *Suiriri suiriri* – *afinis* (táxons apresentados em primeiro lugar correspondem àqueles distribuídos pelo Chaco); b) São conhecidas algumas regiões ao longo do rio Amazonas onde as faunas das margens esquerda e direita entram em contato, muitas vezes produzindo híbridos, seja em função do estreitamento do rio, presença de ilhas, ou mesmo mudanças periódicas de seu curso. Uma das regiões onde este processo se dá com grande intensidade é justamente o Baixo Amazonas, onde, aparentemente, ocorre maior fluxo gênico entre *cayanensis* e *chrysocephalus*.

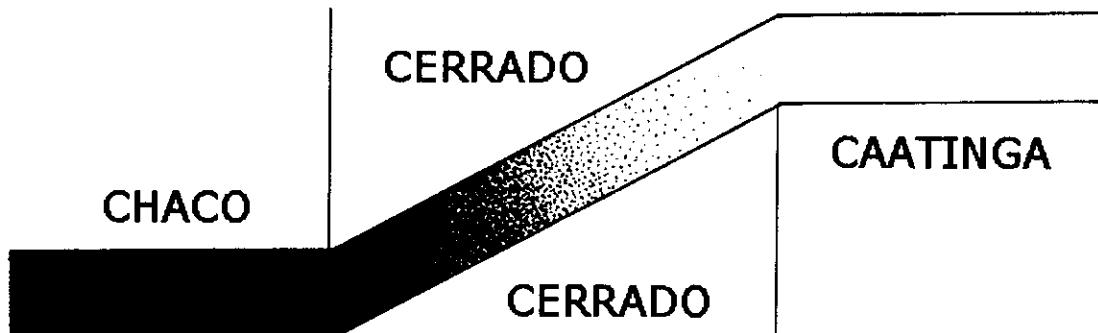
Em síntese, devido à expressiva quantidade de evidências a favor de uma origem secundária destas zonas de intergradação entre *tibialis* e *pyrrhopterus*, e entre *cayanensis* e *chrysocephalus*, associado ao fato de que, provavelmente, estes táxons não sejam irmãos (apenas em uma das hipóteses *cayanensis* e *chrysocephalus* são espécies irmãs), consideramos como hipótese mais robusta aquela que postula um processo precedente de diferenciação em alopatria, ou seja, estas zonas de intergradação devem ser produto de contato secundário.

Em função da extensão da zona de intergradação entre *tibialis* e *pyrrhopterus*, que apresenta uma espessura de cerca de 2.300 km, seu reconhecimento como produto do contato secundário é, necessariamente, condicionado por alguns fatores como o potencial de dispersão das espécies envolvidas, intensidade do fluxo gênico entre as mesmas e, ainda, pela

pressão seletiva sobre os híbridos. Apenas espécies com grande potencial de dispersão por biomas eminentemente abertos, como *Icterus pyrrhopterus* e *tibialis* poderiam dar origem a uma zona de intergradação com o padrão verificado. Deve, ainda, haver um poderoso fluxo gênico entre as duas espécies, não apenas por não haver registro das formas parentais ao longo da zona de intergradação, mas por ser necessário à manutenção de um padrão clinal destas proporções. Ainda, o padrão verificado aponta para uma seleção neutra, ou mesmo positiva, atuando sobre as formas híbridas, dado o "sucesso" destas formas ao longo de toda a zona de intergradação.

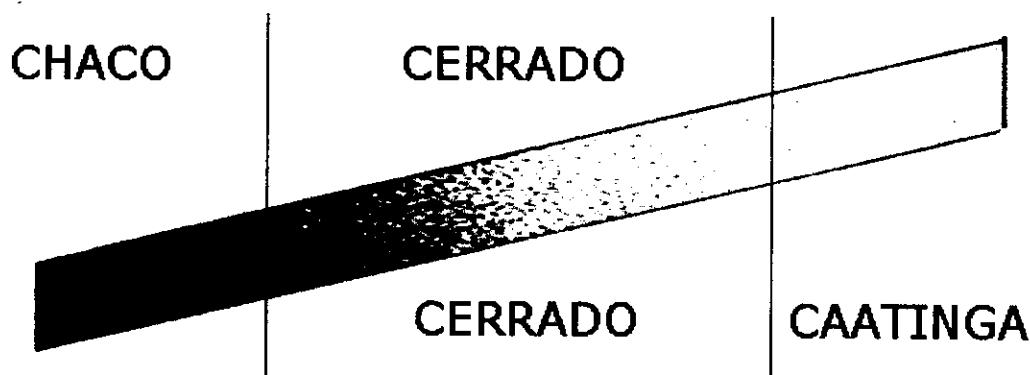
De acordo com os resultados das análises, as únicas hipóteses plausíveis para explicar o fenômeno observado entre *tibialis* e *pyrrhopterus* e, ainda, predizer possíveis consequências deste processo de intergradação são: a) os híbridos são seletivamente iguais ou superiores apenas na zona híbrida, estando expostos à seleção negativa naquelas áreas de distribuição dos táxons parentais; ou b) os híbridos são seletivamente iguais, ou mesmo superiores, inclusive na região de distribuição das espécies parentais. Apesar de ambas serem possíveis, a mais parcimoniosa é aquela que pressupõe uma neutralidade, ou mesmo vantagem, das formas híbridas em relação às espécies parentais apenas ao longo da zona de intergradação, já que o limite entre esta zona híbrida e a área de ocorrência de *tibialis* e *pyrrhopterus* é marcado justamente pelo contato Cerrado – Caatinga e Cerrado – Chaco, respectivamente. Esta congruência entre os limites da zona híbrida e o contato entre biomas sugere a existência de pressões seletivas negativas sobre os híbridos nos ambientes de Caatinga e Chaco. Caso seja este o

fenômeno presente, podemos prever uma certa estabilidade dos padrões verificados (Figura 21).



**Figura 21:** Padrão, provavelmente mantido, caso os híbridos estejam sob pressão de seleção negativa apenas nas áreas dos táxons parentais.

Por outro lado, se o padrão de congruência encontrado (contato entre biomas e limites da zona híbrida) tratar-se apenas de uma coincidência, ou seja, os híbridos são seletivamente iguais ou superiores inclusive nas regiões da Caatinga e Chaco, os fenótipos parentais, como primeiro passo, tenderão a se diluir dando origem a um grande padrão clinal ocupando toda a diagonal de formações abertas (Figura 22).



**Figura 22:** Padrão clinal produzido, caso os híbridos sejam superiores, inclusive nas áreas dos táxons parentais.

A zona de hibridação entre *cayanensis* e *chrysocephalus* apresenta algumas características marcadamente distintas, além das proporções, daquela verificada entre *tibialis* e *pyrrhopterus*. Ao longo de toda a zona de intergradação entre as formas amazônicas são registrados os fenótipos parentais, sugerindo a existência de fluxo gênico mais tímido, processo possivelmente conjugado à presença de seleção negativa atuando sobre os híbridos.

Considerando as filogenias obtidas para o grupo, temos que a grande zona de intergradação ao longo de todo o Cerrado, parte dos domínios da Mata Atlântica e Pantanal, é produto, fundamentalmente, do intercruzamento entre táxons provavelmente não irmãos, ou seja, *pyrrhopterus* e *tibialis*. O mesmo acontece, ao longo do rio Amazonas, entre *chrysocephalus* e *cayanensis* que, do mesmo modo, não formam um grupo monofilético, em ao menos uma das hipóteses formuladas. Tal fato nos remete às discussões acerca dos conceitos de espécie que têm como fundamento central o isolamento reprodutivo, ou seja, o conhecimento da existência ou não de isolamento reprodutivo entre espécies nada contribui para a interpretação das relações evolutivas entre as mesmas e, portanto, da história evolutiva do grupo. Da mesma forma que verifica-se a hibridação "bem sucedida" entre táxons não-irmãos observa-se também o contato abrupto entre outros táxons, como *cayanensis* e *pyrrhopterus*, havendo insignificante fluxo gênico. Apesar destas observações não terem significado direto algum, uma vez que a capacidade de hibridizar é uma característica retida dos ancestrais (estado plesiomórfico), podemos depreender das

mesmas a importância dos efeitos da seleção natural e do fluxo gênico na determinação dos padrões de ocorrência das zonas de intergradação. A ocorrência, aparentemente, insignificante de intercruzamento entre *cayanensis* e *pyrrhopterus* pode ser justificada, senão por mecanismos de isolamento pré-zigóticos, pela presença de seleção negativa sobre os híbridos em função do menor *fitness* quando comparado aos táxons parentais, tanto para a sobrevivência em habitats florestais (*cayanensis*) como em habitats abertos (*pyrrhopterus*).

#### 4.3 HIPÓTESE DE DIVERSIFICAÇÃO DO GRUPO

De acordo com Cracraft & Prum (1988), estudos dedicados à compreensão dos padrões e processos de diferenciação na região neotropical têm tratado, quase exclusivamente, dos grupos de aves florestais. Ecossistemas eminentemente abertos, como Caatinga, Cerrado e Chaco têm recebido pouca atenção. Trabalhos dedicados à compreensão dos processos evolutivos e biogeográficos que determinam padrões, como o observado no complexo *Icterus caynanensis*, envolvendo grupos irmãos distribuídos entre ecossistemas florestais e abertos (tão distintos quanto Amazônia e Chaco – Caatinga) praticamente inexistem.

Podemos concluir, através da análise das filogenias propostas por Omland *et al.* (1999) e Omland & Lanyon (2000), que o padrão atual de distribuição do complexo *Icterus cayanensis* é fruto de um processo de dispersão no sentido norte – sul, uma vez que todos os táxons pertencentes

ao clado de *Icterus cayanensis* são basais em relação ao mesmo e apresentam-se, sem exceção, distribuídos ao norte deste.

Por outro lado, os resultados das análises realizadas no presente estudo, associadas ao fato das espécies encontrarem-se distribuídas em áreas que apresentam grande congruência com as regiões biogeográficas (Cracraft, 1985; Stotz et al. 1996) da Amazônia Meridional (*cayanensis*), Amazônia Setentrional (*chrysocephalus*), Caatinga (*tibialis*) e Chaco (*pyrrhopterus*), convergem para a hipótese de ocorrência de eventos vicariantes sucessivos, responsáveis pela origem das quatro espécies diagnosticadas. Estes, provavelmente, foram seguidos de eventos de dispersão que deram origem a estas grandes zonas de hibridação ao longo do rio Amazonas (*cayanensis* e *chrysocephalus*) e no Brasil Central (*tibialis* e *pyrrhopterus*).

Lynch (1986) propôs uma metodologia para inferir os diferentes modos de especiação, condicionada à existência de hipóteses filogenéticas ao nível de espécies e o conhecimento dos padrões de distribuição das espécies envolvidas nas análises. Apesar de Lynch (1986) desprezar o efeito da dispersão em sua proposta metodológica, Chesser & Zink (1994) verificaram que este efeito tem fundamental importância para a inferência dos modos de especiação a partir da análise dos padrões atuais de distribuição. Isto pode ser depreendido dos resultados que estes autores apresentaram, mostrando ocorrer uma superestimativa (40%) de eventos de especiação simpátrida em aves. Muitos autores têm mostrado que este tipo de especiação em aves é de ocorrência excepcional, se é que ocorre (Cracraft,

1982). Considerando que as aves apresentam, em média, grande potencial de dispersão e, portanto, os padrões atuais de distribuição podem ter sido consideravelmente influenciados por eventos de dispersão pós-especiação. Desta forma, devemos ser cautelosos na aplicação do método de Lynch para as aves (Chesson & Zink, 1994).

Aplicando os critérios sugeridos por Lynch (1986) para a identificação do modo de especiação, temos que todos os três eventos de cladogênese ocorridos durante o processo de diversificação do grupo estudado, se deram por vicariância. Estes eventos teriam ocorrido sucessivamente, a partir de uma espécie amplamente distribuída. Um primeiro evento vicariante teria dado origem a *pyrrhopterus*, e dois outros a *chryscephalus*, *cayanensis* e *tibialis*. Em sucessão a estes eventos vicariantes teria, então, ocorrido a dispersão de *cayanensis*, alcançando a margem esquerda do Baixo Amazonas, entrando em contato com *chryscephalus* e intercruzando na atual área de simpatia de aproximadamente 390.000 km<sup>2</sup>. Da mesma forma *pyrrhopterus* e *tibialis* teriam se dispersado através do Brasil Central, onde se encontraram e formaram uma das maiores zonas de intergradação secundária conhecida para aves em todo o mundo.

De qualquer forma, os resultados obtidos neste trabalho, mesmo baseando-se nos parâmetros de Lynch (1986) que aparentemente superestimam a ocorrência de especiação simpátrida, apontam para uma série de eventos vicariantes. Devemos considerar, entretanto, a possível ocorrência de eventos de especiação peripátrida (Mayr, 1942; 1963) em

*tibialis* e mesmo em *pyrrhopterus* dado o grande potencial de dispersão destas formas. Estes eventos teriam sido, da mesma forma, após um período de diferenciação em alopatria, seguido de dispersão. A hipótese de ocorrência de eventos de especiação peripátrida ao invés de alopátrida, determinando *tibialis* e *pyrrhopterus*, é reforçada ainda pelos habitats das quatro espécies (Amazônia/*chrysocephalus-cayanensis*; Chaco/*pyrrhopterus*; Caatinga/*tibialis*) e pela posição geográfica em relação aos respectivos estoques de origem.

## 5. CONCLUSÕES

- O complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus* é formado, à luz do conceito filogenético de espécie (*sensu* Wheeler & Platnick, 2000), por quatro espécies: *Icterus cayanensis*, *Icterus chrysocephalus*, *Icterus tibialis* e *Icterus pyrrhopterus*.
- As espécies diferem significativamente quanto aos caracteres de plumagem.
- As espécies de distribuição amazônica (*Icterus cayanensis* e *Icterus chrysocephalus*) diferem significativamente, quanto a morfometria, daquelas que se distribuem pela Caatinga e Chaco (*Icterus tibialis* e *Icterus pyrrhopterus*, respectivamente).
- Não há diferença significativa quanto a morfometria entre *Icterus cayanensis* e *Icterus chrysocephalus*, da mesma forma que entre *Icterus tibialis* e *Icterus pyrrhopterus*.
- Existem diferenças significativas entre os sexos das espécies diagnosticadas, quanto às medidas corpóreas.
- Todos os eventos de cladogênese ocorridos durante o processo de diversificação do grupo provavelmente se deram por vicariância ou, para *I. tibialis* e *I. pyrrhopterus*, possivelmente, por dispersão de populações marginais.
- Ocorrem duas expressivas zonas de intergradação secundária, entre *Icterus cayanensis* e *I. chrysocephalus*, e entre *I. tibialis* e *I. pyrrhopterus*,

formadas pela dispersão das espécies envolvidas, após período de diferenciação em isolamento.

- A zona híbrida entre *I. cayanensis* e *I. chrysocephalus* parece ser mais extensa do que o reportado pela literatura.
- A zona híbrida entre *I. tibialis* e *I. pyrrhopterus* é uma das maiores zonas de intergradação conhecida para aves.
- O fenótipo no qual foi baseada a descrição do táxon *Icterus cayanensis valencio bueno* corresponde a populações híbridas formadas pelo intercruzamento de *Icterus tibialis* e *Icterus pyrrhopterus*.
- O fenótipo no qual foi baseada a descrição de *Icterus cayanensis periporphyrus* corresponde à variação intrapopulacional de *Icterus pyrrhopterus*.
- Os táxons *Icterus cayanensis periporphyrus* e *Icterus cayanensis valencio bueno* devem entrar para a sinonímia de *Icterus pyrrhopterus*.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul.  
*Geomorfologia* 52: 1-21, 1977.
- ANDERSON, B. W. Man's influence on hybridization in two avian species in  
South Dakota. *Condor* 73: 342-347, 1971.
- BAKER, A., J. Museum Collections and the Study of Geographic Variation. In:  
Museum Collections: Their Roles and the Future in Biological Research  
(E. H. Miller, ed.) British Columbia Provincial Museum, *Occasional  
Paper* 25, 222 pp, 1985.
- BALDWIN, S. P.; OBERHOLSER, H. C. & WORLEY, L. G. Measurements of  
birds. *Scient. Publ. Cleveland Mus. Nat.* 2: 1 – 165, 1931.
- BARTON, N. H. & HEWITT, G. M. Analysis of hybrid zones. *Ann. Rev. Ecol.  
Syst.* 16: 113-148, 1985.
- BEECHER, W. J. Convergent evolution in the American orioles. *Wilson Bull.*  
62: 51-86, 1950.
- BLAKE, E. R. IN: PAYNTER, R. A. JR. (ed). *Check-list of Birds of the World. A  
Continuation of the Work of James L. Peters.* Museum of Comparative  
Zoology, Cambridge, Mass, 1968.
- BLEDSOE, A. H. Nuclear DNA evolution and phylogeny of the New World  
none-primaried oscines. *The Auk* 105: 504-515, 1988.
- BUSH, G. L. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 339-364,  
1975.

- CAIN, A. J. & CURREY, J. D. Area effects in *Cepaea*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.* **246**: 1-81, 1963.
- CHESSER, R. T. & ZINK, R. M. Modes of speciation in birds: a test of Lynch's method. *Evolution* **48** (2): 490-497, 1994.
- CLARKE, B. Evolution of morpho-ratio clines. *Am. Nat.* **100**: 398-402, 1966.
- CORBIN, K. W. & BARROUCLOUGH, G. F. Reproducibility of hybrid index scores. *Condor* **79**: 497-498, 1977.
- CORBIN, K. W. & SIBLEY, C. G. Rapid evolution in orioles of the genus *Icterus*. *The Condor* **79**: 335-342, 1977.
- CRACRAFT, J. Geographic differentiation, cladistics, and vicariance biogeography: reconstructing the tempo and mode of evolution. *American Zoologist* **22**: 411-424, 1982.
- CRACRAFT, J. Species concepts and speciation analysis. In: *Current Ornithology*, vol 1 (R. F. Johnston ed.), Plenum Press, New York, pp. 159 – 187, 1983.
- CRACRAFT, J. Historical biogeography and patterns os diferenciation within the south american avifauna: areas of endemism. in *Neotropical Ornithology* (Pa. A. Buckley, M. A. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, F. G. Buckley, eds.). *Ornith. Monogr.* **36**: 49-84, 1985.
- CRACRAFT, J. Species concepts and the ontology of evolution. *Biol. Phil.* **2**: 329-346, 1987.
- CRACRAFT, J. & PRUM, R. O. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* **42** (3): 603-620, 1988.

- CRACRAFT, J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of speciation. *in Speciation and its consequences* (D. Otte and J. A. Endler eds). Sianuer, Sunderland, Mass., 1989.
- CRACRAFT, J. Species concepts in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 3-14.
- DAVIS, J. I. & NIXON, K. C. Populations, genetic variation, and delimitation of phylogenetic species. *Syst. Biol.* **41**:421-435, 1992.
- DE PINNA, M. C. C. Species concepts and phylogenetics. *Review in Fishes Biology and Fisheries* **9**: 353-373, 1999.
- ENDLER, J. A. Gene flow and population divergence. *Science* **179**: 243-250, 1973.
- ENDLER, J. A. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, Princeton, 1977.
- FORD, J. Hybrid phenotypes in male figbirds, *Sphecotheres viridis*, in Queensland. *Emu* **82**: 126-130, 1982.
- FORD, J. Secundary contact between subspecies of the white-browed scrub-wren en eastern Australia. *Emu* **85**: 93-96, 1985.
- FORD, J. Hybrid zones in autralian birds. *Emu* **87**: 158-178, 1987.
- FREEMAN, S. & ZINK, R. M. A phylogenetic study of the blackbirds based on variation in mitochondrial DNA restriction sites. *Syst. Biol.* **44**: 1008 – 1017, 1995.

- FROST, D. R. & HILLIS, D. M. Species concept and practice: herpetological applications. *Herpetologica* 46: 87-104, 1990.
- FUTUYMA, D. J. *Biologia Evolutiva*. Sociedade Brasileira de Genética ed., Ribeirão Preto, 1996.
- FUTUYMA, D. J. & MAYER, G. C. Non-allopatric speciation in animals. *Syst. Zool.* 29:254-271, 1980.
- GOULD, S. J. & JOHNSTON, R. F. Geographic variation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 457-498, 1972.
- GRANT, P. R. & GRANT, R. B. Hybridization of bird species. *Science* 256: 193-197, 1992.
- GAVRIELTS, S.; LI, H. & VOSE, M. D. Patterns of parapatric speciation. *Evolution* 54 (4): 1126-1134. 2000.
- GREEN, M. D.; VAN VELLER, M. G. P. & BROOKS. Assessing modes of speciation: range asymmetry and biogeographical congruence. *Cladistic* 18: 112-124. 2000.
- HAFFER, J. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *in Neotropical Ornithology* (Pa. A. Buckley, M. A. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, F. G. Buckley, eds.). *Ornith. Monogr.* 36: 113-145, 1985.
- HAFFER, J. & FITZPATRICK, J. W. Geographic variation in some amazonian forest birds. *in Neotropical Ornithology* (Pa. A. Buckley, M. A. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely, F. G. Buckley, eds.). *Ornith. Monogr.* 36: 147-168, 1985.
- HAFNER, J. C. Genetic interactions at a contact zone of *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Evolution* 35: 852-862, 1982.

- HAYES, F. E. Geographic variation, hybridization, and the leapfrog pattern of evolution in the suiriri flycatcher (*Suiriri suiriri*) complex. *Auk* 118 (2): 457-471, 2001.
- HELBIG, A. J.; KNOX, A. G.; PARKIN, D. T.; SANGSTER, G. & COLLISTON, M. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144: 518-525. 2002.
- HELLMAYR, C. E. Catalogue of birds of the Americas and adjacent island. Part X, Icteridae. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.* 13:1-228, 1937.
- HUXLEY, J. Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142: 219, 1938.
- IHERING, H. von. Contribuições para o conhecimento da ornithologia de São Paulo. *Rev. Mus. Paulista* 5: 261-329, 1902.
- ISLER, M. L.; ISLER, P. R. & WHITNEY. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115: 577-590.
- JAMES, F. C. Environmental component of morphological differences in birds. *Science* 221: 184 – 186, 1983.
- JAIN, S. K. & BRADSHAW, A. D. Evolutionary divergence among adjacent plant population. *Heredity* 21: 407-441, 1966.
- JARAMILLO, A. & BURKE, P. *New World blackbirds: the icterids*. Princeton University Press, New Jersey, 1999.
- KROODSOMA, D. E. Hybridization in buntings (*Passerina*) in North America and Eastern Montana. *Auk* 92: 66-80, 1975.
- LANYON, S. M. & OMLAND, K. E. A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-*b* sequence data. *Auk* 116: 629-639, 1999.

- LYNCH, J. D. The course of speciation: on frequencies of modes of speciation. *in Speciation and its consequences* (D. Otte and J. A. Endler eds). Sianuer, Sunderland, Mass., 1989. p 527-553.
- MAYR, E. *Systematics and the origin of species*. Columbia Univ. Press, 1942.
- MAYR, E. *Animal species and evolution*. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1963.
- MAYR, E. *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal and evolution*. Harvard Univ. Press, 1977.
- MAYR, E. *O desenvolvimento de pensamento biológico*. Brasília, UnB Ed., 1998.
- MAYR, E. The biological species concept. *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 17-29, 2000.
- McKITTRICK, M. C. & ZINK, R. M. Species concept in ornithology. *Condor* 90: 1-14, 1988.
- MEIER, R. & WILLMANN, R. The henningian species concept. *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 30-43.
- MEYER DE SCHAUENSEE. *The species of birds of South America with their distribution*. Acad. Nat. Sci. Press, 1966. p. 577.
- MISHLER, B. D. & THERIOT, E. C. The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler & Theriot). *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 44-54.

- MOORE, W.S. An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quaterly Review of Biology* **52**: 263-277, 1977.
- MORITZ, C.; PATTON, J. L.; SCHNEIDER, C. J. & SMITH, T. B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 533-563. 2000.
- MUNSELL COLOR. *Munsell Soil Color Charts*. Munsell Color, Baltimore, 2000.
- NIXON, K. C. & WHEELER, Q. D. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistic* **6**: 211-223, 1990.
- OBERHOLSER, H. C. Some new south american birds. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **XXV**: 68, 1902.
- OMLAND, K. E.; LANYON, S. M. & SABINE, J. F. A molecular phylogeny of the New World Orioles (*Icterus*): the importance of dense taxon sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **12**: 224-239, 1999
- OMLAND, K. E. & LANYON, S. M. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* **54**: 2119 – 2133, 2000.
- ORR, H. A. & PRESGRAVES, D. C. Speciation by postzygotic isolation: forces, genes and molecules. *BioEssays* **22**: 1085-1094. 2000.
- PAYNTER JR., R. A. *Ornithological gazetteer of Venezuela*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1982. 245 p.
- PAYNTER JR., R. A. *Ornithological gazetteer of Argentina*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1985. 509 p.

- PAYNTER JR., R. A. & CARPETON, A. M. G. *Ornithological gazetteers of Paraguai*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1971.
- PAYNTER JR., R. A. & TRAYLOR JR., M. A. *Ornithological gazetteer of Ecuador*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1977. 152 p.
- PAYNTER JR., R. A. & TRAYLOR JR., M. A. *Ornithological gazetteer of Colombia*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1981. 311 p.
- PAYNTER JR., R. A. & TRAYLOR JR., M. A. *Ornithological gazetteer of Brazil* (2 vol.). Cambridge, Harvard Univ. Press, 1991.
- PAYNTER JR., R. A.; TRAYLOR JR., M. A. & Winter, B. *Ornithological gazetteers of Bolivia*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1975. 81 p.
- PETERSON, A. T. New species and new species limits in birds. *Auk* 115 (3): 555-558, 1998
- PINTO, O. M. O. *Catalogo das aves do Brasil e lista dos exemplares existentes na coleção do Departamento de Zoologia. 2ª parte*. São Paulo: Dpto de Zool., Sec. Agric. Ind. Com. São Paulo, 1944. 700p.
- PLATNICK, N. & I WHEELER, Q. D. A defense of the phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler & Platnick). *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 185-197.
- RAND, D. M. & PAYNTER JR, M. A. *Ornithological gazetteers of Uruguay*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1985. 75 p.
- RIDGELY, R. S & TUDOR, G. *The birds of South America: the oscines passerines*. Univ. Texas Press, 1994. p. 516.
- RISING, J. D. The Great Plains hybrid zones. *in* (R. F. Johnston ed.) *Current Ornithology* 1: 131-157, 1983.

- SCHILTHUIZEN, M. Dualism and conflicts in understanding speciation.  
*BioEssays* **22**: 1134-1141. 2000.
- SCHUELER, F. W. & RISING, J. D. Phenetic evidence of natural hybridization.  
*Syst. Zool.* **25**: 283-289, 1976.
- SHORT, L. L. Taxonomic aspects of avian hybridization. *Auk* **86**: 84-105,  
1969.
- SHORT, L. L. A zoogeographic analysis of the american Chaco avifauna. *Bull.  
Am. Mus. Nat. Hist.* **154**: 165-352, 1975.
- SIBLEY, C. G. & MONROE B. L. Jr. *Distribution and Taxonomy of Birds of the  
World*. Yale University Press, New Haven, 1990.
- SIBLEY, C. G. & SHORT, L. L. Hybridization in the buntings (*Passerina*) of the  
Great Plains. *Auk* **76**: 443-463, 1959.
- SIBLEY, C. G. & SHORT, L. L. Hybridization in the orioles of the Great Plains.  
*The Condor* **66** 130-150, 1964.
- SICK, H. *Omitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira Ed., 1997. 862  
p.
- SICK, H. *Omitologia brasileira, uma introdução*. Brasília, UnB Ed., 1984. 827 p.
- SILVA, J. M. C. & STRAUBE, F. C. Systematic and biogeography of scaled  
woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Stud. Neotrop. Fauna &  
Environm* **31**: 3-10, 1996.
- SMITH, F. A.; BETANCOURT, J. L. & BROWN, J. H. Evolution of body size in  
the woodrat over the past 25.000 years of climate change. *Science* **270**:  
2012-2014, 1995.

- SNOW, D. W. Should the biological be superseded by the phylogenetic species concept? *Bull. Brit. Orn. Cl.* **117**: 110 – 121, 1997.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. *Biometry*, 2<sup>nd</sup> ed.. W. H. Freeman and Co., 1981.
- STEPHENS, L. & TRAYLOR JR, M. A. *Ornithological gazetteers of Peru*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1983. 272 p.
- STEPHENS, L. & TRAYLOR JR, M. A. *Ornithological gazetteers of the Guianas*. Cambridge, Harvard Univ. Press, 1985. 122 p.
- STOTZ, D. F.; FITZPATRICK, J. W.; PARKER III, T. A. ; MOSKOVITS, D. K. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Chicago, University of Chicago Press. 478p.
- THORPE, R. S. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis. *Boll. Zool.* **54**: 3 – 11, 1987.
- THORPE, R. S.; BROWN, R. P.; MALHOTRA, A & WUSTER, W. Geographic variation and population systematics: distinguishing between ecogenetics and phylogenetics. *Bull. Zool.* **58**: 329 – 335, 1991.
- VANZOLINI, P. E. *A supplement to the ornithological gazetteer of Brazil*. São Paulo, Univ. São Paulo, 1992.
- WHEELER, Q. D. & PLATNICK, N. I. a. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler & Platnick). in: *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia Univ. Press, 2000. p. 55-69.
- WHEELER, Q. D. & PLATNICK, N. I. b. Acritique from the Wheeler and Platnick phylogenetic species concept perspective: problems with

- alternative concepts. *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate.* Columbia Univ. Press, 2000. p. 133-145.
- WHITNEY, B. M. & ALVAREZ ALONSO, J. A new *Herpsilochmus* antwren (Aves: Thamnophilidae) from northern Amazonian Peru and adjacent Ecuador: the role of edaphic heterogeneity of *terra firme* forest. *Auk* **115**: 559-576, 1998.
- WILEY, E. O. The evolutionary species concept reconsidered. *Syst. Zool.* **27**: 17-26, 1978.
- WILEY, E. O. & MAYDEN, R. L. The evolutionary species concept. *in: Species concepts and phylogenetic theory: a debate.* Columbia Univ. Press, 2000. p. 70-89.
- WEST, D. A. Hybridization in the grossbeaks (*Pheucticus*) of the Great Plains. *Auk* **79**: 399-424, 1962.
- WOODRUFF, D. S. Natural hybridization and hybrid zones. *Syst. Zool.* **22**: 213-218, 1973.
- ZAR, J. H. *Biostatistical Analysis.* Prentice Hall Press, New Jersey, 1999. p. 663.
- ZINK, R. M. & REMSEN, J. V. Jr. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. *Current Ornithology* **4**: 1-69, 1986.
- ZINK, R. M. Species concepts. *Bull. Brit. Orn. Cl.* **117** (2): 97-109, 1997.
- ZINK, R. M. & McKITTRICK, M. C. The debate about species concepts and its implications for ornithology. *Auk* **112**: 701-719, 1995.

**7. ANEXOS**

## 7.1 DIAGNOSE E DISTRIBUIÇÃO

*Icterus cayanensis* (Linnaeus, 1766)

*Oriolus cayanensis* Linnaeus, Syst. Nat., 12<sup>th</sup> ed., 1, p. 163, 1766

Diagnose: *Plumagem* – Esta forma, cujos sexos não apresentam diferenças significativas de plumagem, apresenta quase todo o corpo negro (Gley 2.5/N), a exceção da dragoa amarelo intenso (5y 8/8\*). Difere de *Icterus chrysocephalus* por apresentar píleo, região uropigial, região cloacal e infra-asa negros; de *Icterus tibialis* por apresentar calção, infra-asa e base-carpal negros; e de *Icterus pyrrhopterus* pela dragoa, que apresenta coloração amarelo intenso. *Morfometria* - Os sexos apresentam diferenças significativas quanto ao comprimento da asa ( $p < 0,01$ ), comprimento da cauda ( $p < 0,01$ ) e altura do bico ( $p < 0,01$ ); entretanto para todos os outros caracteres morfométricos avaliados (cúlmen total, narina-ponta, largura do bico e tarso) a espécie não apresentou dimorfismo sexual ( $p > 0,05$ ). Asa (macho - min. 89,0 mm; máx. 113,0 mm; e méd. 102,6 mm / fêmea - min. 92,0 mm; máx. 105,0 mm; e méd. 98,09 mm), cauda (macho - min. 84,35 mm; máx. 111,46 mm; e méd. 100,73 mm / fêmea - min. 88,62 mm; máx. 104,32 mm; e méd. 96,81 mm), cúlmen total (min. 20,34 mm; máx. 26,62 mm; e méd. 23,92 mm), narina-ponta (min. 12,04 mm; máx. 17,5 mm; e méd. 14,89 mm), altura do bico (macho - min. 5,1 mm; máx. 6,96 mm; e méd. 6,06 mm / fêmea - min. 5,35 mm; máx. 6,37 mm; e méd. 5,89 mm), largura do bico (min. 7,27 mm;

máx. 8,9 mm; e méd. 8,12 mm) e tarso (min. 20,91 mm; máx. 23,96 mm; e méd. 22,47 mm).

Tipo: a descrição foi baseada em "The Yellow-wingwed Pye" de Edwards (Glean. Nat. Hist., 3, p. 239, pl. 322; Guiana) e "Le Carouge de Cayenne" Brisson, Orn., 2, p. 123, pl. 9, fig. 2.

#### Localidade Tipo - Cayenne

Distribuição - Ocorre predominantemente nos domínios da Floresta Ombrófila, desde a Amazônia peruana, da base dos Andes a leste até a foz do rio Amazonas. Sua distribuição encontra seu limite norte definido pelos rios Ucayali, Solimões e Amazonas, até a altura de Manaus, quando alcança a margem esquerda do rio Amazonas em direção à costa do Suriname. Ao sul sua ocorrência é restrinida pelas formações savânicas da Bolívia (savanas do médio Beni) e do Brasil Central (cerrado). Certos registros desta forma já nos domínios do Cerrado, especificamente no Médio Araguaia devem-se, provavelmente, à sua dispersão através das matas de galeria deste rio.

Material Examinado: **BRASIL**: Amapá - Campus Experimental EMBRAPA (MPEG 46655 e 46656; 1 m e 1f), Rio Villa Nova (MPEG 23266; m), Rio Iratapuru (MPEG 29420; m); Pará - Baião (AMNH 431634; f), Ilha do Taiuma (AMNH 431631, 431633; m e f), Providência (AMNH 128985; m), Ilha Mexiana (MPEG 50456; f), Murutucu (MZUSP 36059 e 6115; 2 m), Chapéu Virado (MN 11252; 1 f); Tapaiuna (FMNH 258299; m), Utinga (AMNH 148983; m), Posto Tírios (MPEG 23260; m) e Faz Reunida Rio Doce (MPEG 32314; f); Amazonas - Santo Isidoro (AMNH 309782; m), Cametá (AMNH 128986; m), Mocayuba (AMNH 431638 e 431635; 1 m e 1 f), Caipau Uara (MPEG 50176;

f), Igarapé Anibá (MZUSP 22921; m), Igarapé Grande (MZUSP 22912; m) e Sta Cruz (MZUSP 22922; f); *Rondônia* - Rio da Dúvida (MN 11260; m), Guajara-Mirim (MPEG 22068; m) e Cachoeira Nazaré (MPEG 40357; m); *Mato Grosso* - Jacaré (MN 30912 e 30914; 1 m e 1 f); e *Tocantins* - Furo de Pedra, Ilha de Bananal (MN 11254; f) Araguatins (MZUSP 53036, 53035, 53037, 66046, 69179, 66047 e 69178; 6 m e 1 f) e (MPEG 21863; m) São Geraldo (MZUSP 71002; m). **PERÚ:** *Pasco* – Cacazu (FMNH 293435; f); *Cuzco* – Consuelo km 165 (FMNH 311740; f), Had Cadena (FMNH 208381, 190147, 208382; 1 m e 2 f); *Loreto* - Rio Napo (FMNH 281407; m) e Leste de Iquitos (FMNH 278672; m); *Ucayali* - Pucallpa (MZUSP 68240; m); Rio Apurimac (AMNH 824177; m)

*Icterus chrysocephalus* (Linnaeus, 1766)

*Oriolus chrysocephalus* Linnaeus, Syst. Nat., 12<sup>th</sup> ed., 1, p. 164, 1766

**Diagnose:** *Plumagem* – Esta forma, cujos sexos não apresentam diferenças significativas de plumagem, possui o corpo predominantemente negro (Gley 1 2.5/N), apresentando o píleo, região uropigial, região cloacal, infra-asa, calção e dragona, amarelo intenso (5y 8/8\*). Difere de todos os outros táxons por apresentar píleo, região uropigial e cloacal amarelo intenso. Além dos caracteres diagnóstico citados, distingue-se de *Icterus cayanensis* por apresentar calção e infra-asa amarelo intenso; de *Icterus tibialis* por apresentar base-carpal negro; de *Icterus pyrrhogaster* por apresentar calção, infra-asa e dragona amarelo intenso. *Morfometria* - Os sexos apresentam diferenças significativas quanto ao comprimento da asa ( $p < 0,01$ ) e

comprimento da cauda ( $p < 0,01$ ); entretanto, para todos os outros caracteres morfométricos avaliados (cúlmen total, narina-ponta, altura do bico, largura do bico e tarso) a espécie não apresentou dimorfismo sexual ( $p > 0,05$ ). Asa (macho - min. 94,5 mm; máx. 111,5 mm; e méd. 103,22 mm / fêmea - min. 91,0 mm; máx. 102,5 mm; e méd. 98,64 mm), cauda (macho - min. 92,01 mm; máx. 105,13 mm; e méd. 97,93 mm / fêmea - min. 87,33 mm; máx. 102,6 mm; e méd. 94,93 mm), cúlmen total (min. 21,93 mm; máx. 26,68 mm; e méd. 24,36 mm), narina-ponta (min. 12,76 mm; máx. 16,99 mm; e méd. 15,35 mm), altura do bico (min. 5,13 mm; máx. 6,69 mm; e méd. 5,92 mm), largura do bico (min. 7,19 mm; máx. 8,77 mm; e méd. 8,09 mm) e tarso (min. 20,5 mm; máx. 24,88 mm; e méd. 22,3 mm).

Tipo: descrição baseada no "Le Carouge à teste jaune d'Amérique" Brisson, Orn., 6, suppl., p. 38, pl. 2, fig 2.

Localidade Tipo: Cayenne

Distribuição: Ocorre predominantemente em áreas dominadas pela Floresta Ombrófila desde a região central do Perú e oeste do Equador, da base dos Andes a leste até o litoral Atlântico, ocorrendo por toda a Amazônia colombiana e venezuelana. O limite de sua distribuição é definido ao norte pelo contato entre os domínios da Floresta Amazônica e dos Llanos, e ao sul pelas calhas dos rios Ucayali, Solimões e Amazonas, até a região de Manaus e daí a nordeste em direção ao Oiapoque.

Material Examinado: **BRASIL**: Amazonas - Mt Curycuryari (AMNH 311549 e 311555; 1 m e 1 indet.), Santa Isabel (AMNH 276531 e 276532; 1 m e 1 f), Javanari (AMNH 311551, 311552 e 311550; 2 m e 1 f), Tahuapunto (AMNH

435516, 435517, 435515, 435518; 3 m e 1 f), Povoação Sta Cruz dos Índios (MPEG 29641; m), Tabocal (AMNH 311553; m), Ucara (AMNH 276533; f), Taracuá (MZUSP 16862; m), São Gabriel (MZUSP 16861; m), Tapuruquara (MN 15700 e 29460; 1 m e 1f / MZUSP 59667; f) e Jauarete (AMNH 435513; m / MPEG 17394 e 18785; 2 m); *Roraima* – Boa Vista (FMNH 49575; f), Rio Mucajaí (MPEG 21676; m), Faz. Mucajaí (MZUSP 56221; m), Colonia do Apiaú (MPEG 46233, 46231, 46232 e 46230; 2 m e 2 f), Boca do Apiaú (MZUSP 56222; f) e Ilha de Maraca (MPEG 39224 e 39225; 1 m e 1 f).

**COLÔMBIA:** *Vaupés* – Tahuapunto (AMNH 435514; m); *Cundinamarca* – Bogotá (MZUSP 5211; f); e *Casanare* - Carimagua (FMNH 298211; f).

**EQUADOR:** Rio Suno (AMNH 179850; f). **GUIANA:** Bartica Grove (AMNH 251578; m), Atkinson Field Area (FMNH 375125; indet.), Kartabo (AMNH 806302, 806301 e 806303; 2 f 2 1 indet.), Tumatumari (AMNH 126376; m), Wismar (AMNH 417437; f), Rockstone (FMNH 108568 e 108569; 1 m e 1 f), Mazaruni River (FMNH 32361 e 32362; 1 m e 1f) e Maridawa Cr. (FMNH 190642; m). **PERÚ:** *Huánuco* – Chinchavito (FMNH 299423; m), Cayumba Chonatau (FMNH 299422; indet.); *Loreto* - Santa Luisa (FMNH 247307 e 247306; 2 f) e Sarayacu, Rio Ucayali (AMNH 238701; f). **SURINAME:**

Paramaribo (AMNH 521577; indet.). **VENEZUELA:** *Monagas* – Guanoco (AMNH 521583; m); *Sucre* – Cumana (FMNH 39221; m); *Amazonas* – Esmeralda (AMNH 535820, 275871, 275872 e 275873; 1 m e 3 f), Savana Grande (AMNH 275876, 275877, 275874 e 275875; 1 m e 3 f), Caño Seol (AMNH 275870, 275868 e 275869; 2 m e 1 f), Maipures (AMNH 521586 e 521585; 1 m e 1 f) e Perico (AMNH 521584; m); *Bolívar* - Mt Auyan (AMNH

324064 e 324065; 2 m), Suapure (AMNH 521582, 521581 e 521580; 1 m e 2 f) e El Igual (AMNH 75623; m)

*Icterus tibialis* Swainson, 1837

*Icterus tibialis* Swainson, Anim. Menag., p. 302, Dec. 31, 1837

**Diagnose:** *Plumagem* – Os sexos desta forma não apresentam diferenças significativas de plumagem, possui o corpo predominantemente negro (Gley 1 2.5/N), apresentando infra-asa, base-carpal, calção e dragona, amarelo intenso (5y 8/8\*). Difere de *Icterus cayanensis* por apresentar calção, infra-asa e base-carpal amarelo intenso; de *Icterus chrysocephalus* por apresentar píleo, região uropigial e cloacal negro, e base-carpal amarelo vivo; de *Icterus pyrrhopterus* por apresentar calção, região uropigial, região cloacal e dragona amarelo intenso. **Morfometria** - Os sexos apresentam diferenças significativas quanto ao comprimento da asa ( $p < 0,01$ ) e comprimento do tarso ( $p < 0,05$ ).; entretanto para todos os outros caracteres morfométricos avaliados (cauda, culmen total, narina-ponta, altura do bico e largura do bico) a espécie não apresentou dimorfismo sexual ( $p > 0,05$ ). Asa (macho - min. 82,0 mm; máx. 96,0 mm; e méd. 91,92 mm / fêmea - min. 83,0 mm; máx. 94,5 mm; e méd. 88,75 mm), cauda (min. 84,33 mm; máx. 100,52 mm; e méd. 93,87 mm), culmen total (min. 18,3 mm; máx. 22,73 mm; e méd. 20,65 mm), narina-ponta (min. 11,51 mm; máx. 14,16 mm; e méd. 12,71 mm), altura do bico (min. 4,78 mm; máx. 6,39 mm; e méd. 5,44 mm) e largura do bico (min. 6,73 mm; máx. 8,03 mm; e méd. 7,36 mm) e tarso (macho - min. 21,5 mm; máx. 23,33 mm; e méd. 22,51 mm / fêmea - min. 21,3 mm; máx. 22,71 mm; e méd. 21,94 mm).

Tipo: encontra-se depositado no University Museum of Zoology Cambridge, Inglaterra.

Localidade Tipo: Brasil

Distribuição: Esta forma tem sua distribuição restrita ao nordeste brasileiro, especificamente, a área compreendida pela Caatinga.

Material Examinado: **BRASIL:** *Bahia* – Orobó (AMNH 245823 e 245824; 1 m e 1 f), Joazeiro (MZUSP 7516 e 7344; 1 m e 1 f), Remanso (AMNH 245828; m); *Ceará* - Icaraí (MZUSP 42065; m), Faz. Poço Verde (MZUSP 42064 e 42063; 1 m e 1f), Viçosa (AMNH 245831, 245830 e 245829; 2 m e 1 f), Serra de Baturité (MZUSP 42059, 42056, 42057, 42060, 42058, 42062 e 42061; 4 m e 3 f) e (FMNH 53260, 53258 e 53259; 2 m e 1 f), Quixadá (FMNH 53254 e 53255; 1 m e 1 f) e Juá (FMNH 53252, 53249, 53253, 53251 e 53250; 3 m e 2 f); *Piauí* – Arara (FMNH 63371; m), Ibiapaba (FMNH 63370; m), Teresina (AMNH 245837, 245839 e 245838; 2 m e 1 f) e Parnaíba (AMNH 245840; f); *Maranhão* - São João dos Patos (AMNH 245841; m); *Pernambuco* – Itamaracá (MZUSP 18641 e 18640; 1 m e 1 indet.) e Faz. Campos Bons (MZUSP 63564; m); *Alagoas* - Engenho Riachão (MZUSP 37698; indet.) e Mangabeiras (MZUSP 37700, 37699 e 39276; 1m e 2 f); e *Paraíba* - Coremas (MZUSP 40506, 40505, 40504, 40503 e 40507; 4 f e 1 m).

*Icterus pyrrhopterus* (Vieillot, 1819)

*Agelaius pyrrhopterus* Vieillot, Nouv. Dict. Hist. Nat., nouv. Éd., 34, p. 543,  
1819

**Diagnose:** *Plumagem* – Esta forma que, como as demais, não apresenta diferenças significativas de plumagem entre sexos, apresenta todo o corpo negro, a exceção da dragona, castanho escuro (estados 0 a 2). Difere de todos os outros táxons por apresentar dragona castanho escuro. Particularmente, de *Icterus chrysocephalus* por apresentar píleo, região uropigial, região cloacal, calção e infra-asa negros; de *Icterus tibialis* por apresentar calção, infra-asa e base-carpal negro. **Morfometria** - Os sexos apresentam diferenças significativas quanto ao comprimento da asa ( $p < 0,01$ ), comprimento da cauda ( $p < 0,01$ ), culmen total ( $p < 0,05$ ) e narina-ponta ( $p < 0,05$ ); entretanto para todos os outros caracteres morfométricos avaliados (altura do bico, largura do bico e tarso) a espécie não apresentou dimorfismo sexual ( $p > 0,05$ ). Asa (macho - min. 82,0 mm; máx. 97,5 mm; e méd. 90,68 mm / fêmea - min. 78,0 mm; máx. 94,0 mm; e méd. 86,28 mm), cauda (macho - min. 85,07 mm; máx. 106,75 mm; e méd. 94,0 mm / fêmea - min. 84,1 mm; máx. 101,73 mm; e méd. 91,02 mm), culmen total (macho - min. 18,11 mm; máx. 22,9 mm; e méd. 20,23 mm / fêmea - min. 17,39 mm; máx. 22,73 mm; e méd. 19,92 mm), narina-ponta (macho - min. 10,8 mm; máx. 15,98 mm; e méd. 12,52 mm / fêmea - min. 10,48 mm; máx. 14,81 mm; e méd. 12,25 mm), altura do bico (min. 4,59 mm; máx. 6,39 mm; e méd. 5,26 mm), largura do (min. 6,18 mm; máx. 8,04 mm; e méd. 7,09 mm) e tarso (min. 19,6 mm; máx. 23,98 mm; e méd. 22,03 mm).

Tipo: a descrição foi baseada no "Tordo negro cobijas de canela" Azara, No. 74, Paraguai; Hartlaub, Syst. Index Azara, p. 5, 1847.

Localidade Tipo: Paraguai

Distribuição: Esta forma ocupa a porção sudoeste da distribuição dos táxons compreendidos pelo complexo *Icterus cayanensis-chrysocephalus*, ocorrendo, predominantemente, em formações abertas como o Chaco e Pantanal, mas penetra em regiões de Floresta Estacional. Ocorre desde a região central da Bolívia, ao sul até a latitude da foz do rio da Prata, ocorrendo por todo o território paraguaio, oeste do Estado do Rio Grande do Sul e do Uruguai. Sua distribuição tem seu limite oeste determinado pelos Andes e leste pelo Cerrado e Mata Atlântica.

Material Examinado: ARGENTINA: Salta - Salta (FMNH 256138, 256138, 256137; 3 m), Embarcacion (AMNH 142743, 142747, 142746, 142745, 142744, 142750, 142742 e 142749; 5 m e 3 f) e Valle de "L(T)erma" (AMNH 521565 e 521564; 1 m e 1 f); Jujuy - San Lorenzo (AMNH 521566; m), Yuto (AMNH 707637; m) e Perico (AMNH 142735; m); Missiones - Arroyo Urugua-i (AMNH 775612, 775619, 775634, 775636, 775625, 775630, 775626, 775628, 775614, 775629, 775611, 775615, 775616, 775618, 775621, 775609, 775613, 775624, 775633, 775627, 775637, 775631, 775638, 775632, 775610, 775620 e 775623; 14 m, 12 f e 1 indet.), P. Segundo (AMNH 154284 e 154283; 1 m e 1 f), Ea Chantecler, Parada (AMNH 797728 e 797729; 1 m e 1 f) e Barra Concepcion (AMNH 797740, 797726 e 797727; 1 m, 1 f e 1 indet.); Tucuman - Tucuman (AMNH 521562 e 521563; 1 m e 1 f), Ocampo (AMNH 521561; m), Concepcion (FMNH 58454, 58453, 58452, 58455 e 58456; 2 m e 3 f) e

Sarmiento (AMNH 42740, 142748 e 142741; 2 m e 1 f); *Corrientes* - Ea Rincon del Ombú (AMNH 797736, 797735 e 797737; 2 m e 1 f), Ea Puerto Valle (AMNH 797724 e 797725; 1 m e 1 f), Ea Guarabatá (AMNH 797731, 797730; 2 m), Ea San Joaquim (AMNH 797732, 797733 e 797734; 2 m e 1 f), Ea Rincon de las Mercedes (AMNH 797719; f), Ea Rincon de la Luna (AMNH 797724, 797744, 797748, 797743, 797745, 797746 e 797747; 3 m, 3 f e 1 indet.), Garruchos (AMNH 780569; f), Barra del Cuay Grande (AMNH 797723; f), Ea Santa Ana (AMNH 797722, 797738 e 797739; 1 m e 2f) e Monte de San Isidro (AMNH 797721; m); *Entre Ríos* - Ea Vizcacheras, Santa Elena, Entre Ríos (AMNH 78561, 780562, 780565, 780559, 780571, 780564, 780560, 780572 e 780574; 6 m, 2 f e 1 indet.), Ea Vizcacheras (AMNH 780563; f) e Ea La Calera (AMNH 780566, 780568, 780570 e 780567; 2 m, 1 f e 1 indet.); *Chaco* - General Pinedo (AMNH 142751; f); *Santiago del Estero* - Suncho Corral (AMNH 142738, 142739 e 142737; 2 m e 1 f); *Córdoba* - Las Talas (MZUSP 3875; indet.); *Buenos Aires* - Buenos Aires (AMNH 154282; m), Barracas al Sud (AMNH 521574, 521576 e 521575; 2 m e 1 f), Conchitas (AMNH 41964; m) e La Plata, Buenos Aires (FMNH 308899, 308903, 308900, 308901, 308905 e 30890; 3 m e 3 f / AMNH 188829, 146811 e 188830; 2 m e 1 f). **BOLÍVIA:** Santa Cruz - Sara (AMNH 521567 e 521568; 2 m), Santa Rosa (AMNH 823904; f), Rio Grande (AMNH 139860 e 139859; 1 m e 1f), Estancia de las Madres (FMNH 335522; f), Concepcion (FMNH 335524; m), km 69 San Jose - San Inácio (FMNH 334608; m), Gutierrez (FMNH 294729 e 294728; 2 m), Rio Surutu, Santa Cruz (FMNH 182699; m), San Carlos (FMNH 182703, 182701 e 182704; 2 m e 1 f), Santiago de Chiquitos (FMNH 296394 e 295454;

2 m), Cercado (FMNH 182707, 182705 e 182706; 2 m e 1 f), Camarapa (FMNH 182698 e 182697; 2 f), Chilón (AMNH 139858 e 139857; 1 m e 1 f), San Miserato (FMNH 296391 e 296398; 1 m e 1 f), Sansaba (FMNH 296395, 296396 e 296392; 2 f e 1 indet.) e Pulquina (FMNH 182700; m); *Cochabamba* - Mission San Antonio (AMNH 138637; m), Pojo (FMNH 182696; f), Tintin (FMNH 182695; f), Aiquile (FMNH 182694 e 182692; 1 m e 1 f); *Beni* - Rio Yacuma (AMNH 792199; f); *Chuquisaca* - Chuquisaca (FMNH 294731 e 294730; 1 m e 1 f). **BRASIL:** *Mato Grosso* – Descalvados (FMNH 64420; indet.); *Mato Grosso do Sul* - Corumbá (AMNH 32749, 521560, 32754, 32747, 32748 e 32750; 3 m, 1 f e 2 indet.), (MN15693 e 15688; 1 f e 1 indet.), (MZUSP 30884, 9989, 30883, 30887, 30888, 30885 e 30886; 4 m, 2 f e 1 indet.) e (FMNH 29804; indet.), Urucum (FMNH 64325, 64328, 64324, 64326 e 64327; 3m e 2 f), (AMNH 128366, 128368, 128365, 128371, 128367, 128369, 128373, 128370 e 128374; 2 m e 7 f / MN 15697 e 15694; 1 m e 1 f), Pto Esperança (MZUSP 12421; m), Salobra (MN 22822, 20104, 20105 e 22823; 1 m, 1 f e 2 indet. / MZUSP 18398, 18397 e 26695; 2 f e 1 indet.), Miranda (MZUSP 12253 e 12269; 1 m e 1 f), Porto Quebracho (MN 22171, 22456, 22178 e 23615; 3 m e 1 f); e *Rio Grande do Sul* - Tenente Portela (AMNH 810532; m), Itaguy (MZUSP 9009, 9010 e 9011; 1 m e 2 indet.) e Sta Maria (MZUSP 38684; f). **PARAGUAI:** Chaco Paraguai (AMNH 388301 e 388300; 1 m e 1 f), Puerto Casado (FMNH 153067; m), Lichtenau (AMNH 809641, 810694, 803311, 810693 e 811494; 4 m e 1 f), Guanchalla (FMNH 153068; m), Orloff (FMNH 152688, 152686, 152687, 190513 e 185220; 2 m e 4 f), "Makthlanvaiya" (AMNH 321042, 321040 e 321041; 2 m e 1 indet.), San

Luis de la Sierra (AMNH 321214, 321213 e 321212; 3 m), Zanja Mouoti (AMNH 319959 e 319960; 1 m e 1 f), Rio Negro (AMNH 127090; f), Picada del Monte "Caraguacú" (AMNH 320741 e 320738; 2 f), Colonia Nueva Italia (FMNH 102935; m / AMNH 388299 e 388298; 1 m e 1 f), Colonia Independencia (AMNH 320277; m) e Abaí (AMNH 320740 e 320739; 1 m e 1 f). URUGUAI: Soriano (FMNH 64419; f)

### INTERGRADANTES

#### *Icterus tibialis X Icterus pyrrhopterus*

Material Examinado: BRASIL: Bahia – Barra (AMNH 245826; f / MZUSP 8515; f), Barreiras (MN 23347; m), Buritirama (MZUSP 41170; m), Cajazeiras (AMNH 245826; m), Faz Boa Vista (MPEG 47185, 47186 e 47187; 1 m, 1 f e 1 indet.), Formoso (MPEG 45414, 45415, 45416, 45417, 45418 e 45419; 3 m e 3 f), Jequié (AMNH 245825; f), Lapa do Bom Jesus (MN 15865 e 15864; 1 m e 1 f), Macaco Sêco (FMNH 53248 e 53247; 2 m), Madre de Deus (MZUSP 27731; f), Rio Gongagy (MZUSP 14277; f), Santa Rita (AMNH 245821 e 245822; 1 m e 1 f), São Marcelo (FMNH 53256 e 53257; 2 m) e Sta Rita de Cássia (MZUSP 41168, 41166, 41169, 41165 e 41167; 4 m e 1 f); Espírito Santo – Rio São João (MZUSP 28635; m), Faz. Ponte Nova (MZUSP 23928; m) e Resplendor (MN 16001; indet.); Goiás – Aragarças (MPEG 15276, 23269, 23270, 23276 e 23277; 2 m e 3 f), Barra do Rio São Domingos (MZUSP 15841; m), Faz. Dois Irmaos (MPEG 44682, 44683, 44684, 44686, 44687, 44685 e 44688; 2 m e 4 f), Faz São Bernardo (MPEG 45025, 45026, 45027 e 45028; 2 m e 2 f), Goiânia (MPEG 51255, 19668 e 22497 / MZUSP

66053, 66049, 66050, 66051, 66048, 53038, 71004, 66052, 71006 e 71005 / FMNH 344912 e 344911; 8 m e 6 f), Goiás (AMNH 521594, 521591, 521595, 521590 e 521592; 2 m e 3 f / MN 11267; indet.), Hidrolândia (MZUSP 65430; m), Inhumas (MZUSP 15128 e 15129; 1 m e 1 f / MPEG 22076; f), Faz. M. Peixoto (MZUSP 15130; f), Faz. Transvaal (MZUSP 27917 e 26671; 2 m), Fazenda Esperança (AMNH 521593; indet.), Leopoldina (MN 11255; f), Nova Roma (MN 11262; m), Nova Veneza (MN 11256; m), Rio das Almas (MZUSP 15127 e 15126; 1 f e 1 indet.), Trindade (MZUSP 71003; f) e Vale do Araguaia (MZUSP 17986; indet.); *Maranhão – Faz Arroz* (MPEG 42398; f) e Balsas (MPEG 50842; m); *Mato Grosso – Abrilongo* (AMNH 32153, 32744 e 32745; 2 m e 1 f), Barra do Garças (MPEG 23280, 23268, 23271, 23272, 23273, 23274, 23278, 23281, 23282 e 23283; 7 m e 3 f), Chapada (AMNH 58370, 32744, 32756 e 58341/ FMNH 29803 / MN 11263, 15687 e 11264; 5 m, 2 f e 1 indet.), Cuiabá (MZUSP 30875, 30881 e 30882; 1 m e 2 indet.), Faz. Aricá Mirim (MZUSP 30876, 30879 e 30878; 2 m e 1 f), Faz. Barra Mansa (MZUSP 36622; m), Fazenda Palmeiras (MN 15685; indet. / MZUSP 30880 e 30877; 1 m e 1 f), Jupiá (MZUSP 12693; f), Pindaíba (MPEG 23279 / MZUSP 35317; 1 m e 1 f), Piraputanga (FMNH 64323; f), Rio Anambay (AMNH 319640; m), Rio Claro (FMNH 296947; f), Campanário (AMNH 319643, 319642 e 319641; 1 m e 2 f), Salto de Sepotuba (MN 11259; m), São Domingos (MZUSP 35316; m), Tapirapuã (MN 15862 e 11258; 1 m e 1 f), Usina Sto Antônio (MZUSP 17136; f) e Xavantina (MPEG 23275; f); *Mato Grosso do Sul – Aquidauana* (MZUSP 12619; indet.), Três Lagoas (MZUSP 64128, 74510, 74508, 74509, 74676, 74673, 74675, 74511e 74512; 6 m e 3 f), Faz. Primavera (MZUSP 73522,

73521 e 73523; 1 m e 2 f), Faz. Recreio (MZUSP 17135; m), Faz. Barma (MZUSP 73524; m), Faz. Capão Bonito (FMNH 110708, 110709 e 110710; 2 m e 1 f), Sant'Ana do Parnahyba (MZUSP 12725; m); *Minas Gerais* – Januária (MN 15866 e 15868; 1 m e 1 f), Faz Olho d'Água (MPEG 41362, 41363, 41364, 41365 e 41366; 5 m), Faz Tirateima (MPEG 41549; m) e Janaúba (FMNH 208055, 208057, 208056 e 208058; 2 m e 2 f); *Paraná* – Pto. Camargo (MZUSP 37142; m), Rio Paracai (MZUSP 37140, 37139, 37138, 37141 e 37137; 4 m e 1 f) e Tijuco Alto (MZUSP 70333 e 70334; 2 f); *Piauí* – Correntes (AMNH 245836; indet.), Parnagua (AMNH 245832 e 245833; 1 m e 1 indet.) e Gillves (AMNH 245834 e 245835; 2 m); e *São Paulo* – Barra do Rio Dourado (FMNH 123609 e 123605; 1 m e 1 f / MZUSP 26587 e 26586; 1 m e 1 f), Bebedouro (MZUSP 4580; m), Faz. Varjão (FMNH 123610, 123608, 123607 e 123606 / MZUSP 26585, 26584 e 26583; 5 m e 2 f), Faz. Cayoá (AMNH 521558; indet.), Itararé (MZUSP 4056; f), Faz. Barreiro Rico (MZUSP 43317; m), Faz. Sta Madalena (MZUSP 53966; m), Lins (MZUSP 28714 e 28715; 1 m e 1 f), Paulo de Faria (MZUSP 54339 e 54340; 1 m e 1 f), Presidente Epitácio (MZUSP 11281; f), Victoria (AMNH 521589; f), Vila Olimpio (MZUSP 9884; m) e Rio Dourado (AMNH 131065; indet.).

*Icterus chrysocephalus X Icterus cayanensis*

Material Examinado: **Brasil**: Amapá – Oiapoque (MPEG 15265; m), Vila Velha Caciporé (MPEG 23262, 23263 e 23264; 2m e 1 f), Igarapé Ariramba (MPEG 29001, 29000 e 28999; 2m e 1 f), Rio Maruanum (MPEG 23265; m), Rio Vila Nova (MPEG 23267; m) e Campus Experimental Embrapa (MPEG 46654; m);

Amazonas – Floras (AMNH 238755 e 238756; 1 m e 1f), Rio Juruá (MZUSP 2656; m) e Santo Isidoro (AMNH 309781; m); Pará – Tapaiúna (FMNH 258298; f), Posto Tiriós (MPEG 23261; m), Piquiatuba (MZUSP 20893; m), Aramany (AMNH 288121; m), Santarém (AMNH 50211; indet.), Alojamento Temporário Tucuruí (MPEG 36324 e 36325; 1 f e 1 indet.), Mocayuba (AMNH 431636, 431637 e 431639; 2 m e 1 indet.), Ilha do Taiuma (AMNH 431630 e 431632; 1 m e 1 f), Providência (MPEG 7332; m), Chapéu Virado (MN 11253; m) e Santo Antônio Prata (MPEG 51; m). PERÚ: Loreto – Orosa (AMNH 233049; f).

*Icterus cayanensis* X *Icterus tibialis*

Material Examinado: Brasil: Maranhão – Rosário (FMNH 63373 e 63374; 2 f), São Luiz (AMNH 245842; m), Primeira Cruz (MZUSP 6610; f), Boa Vista (MZUSP 6811; m), Miritiba (MPEG 8262 e 8263; 2 m/ MZUSP 7170; f / AMNH 521599; indet.).

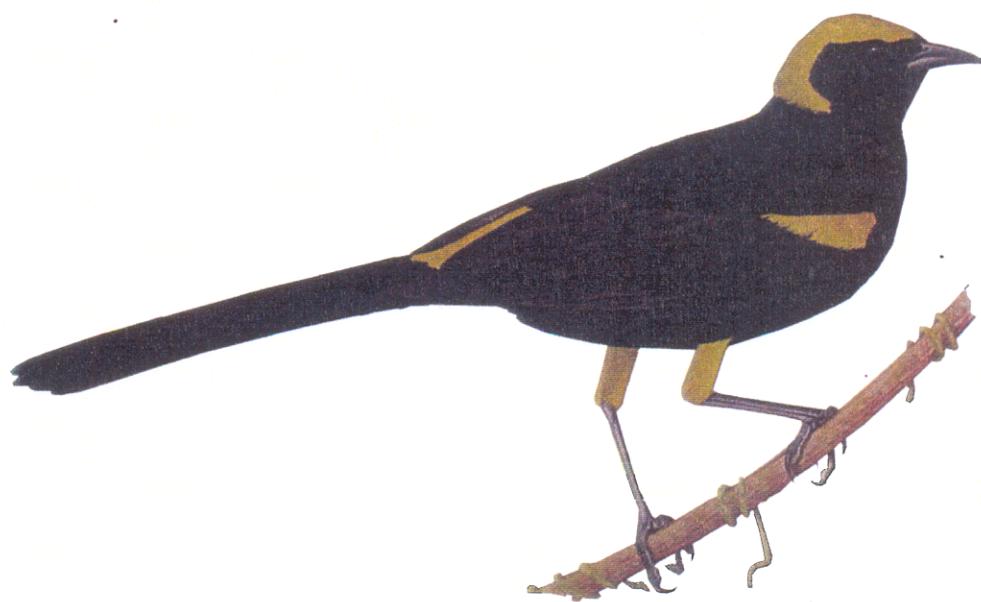
7.2 TABELA – DESCRIÇÃO ESTATÍSTICA

**Tabela 8:** Descrição estatística dos caracteres morfométricos dos táxons diagnosticados.

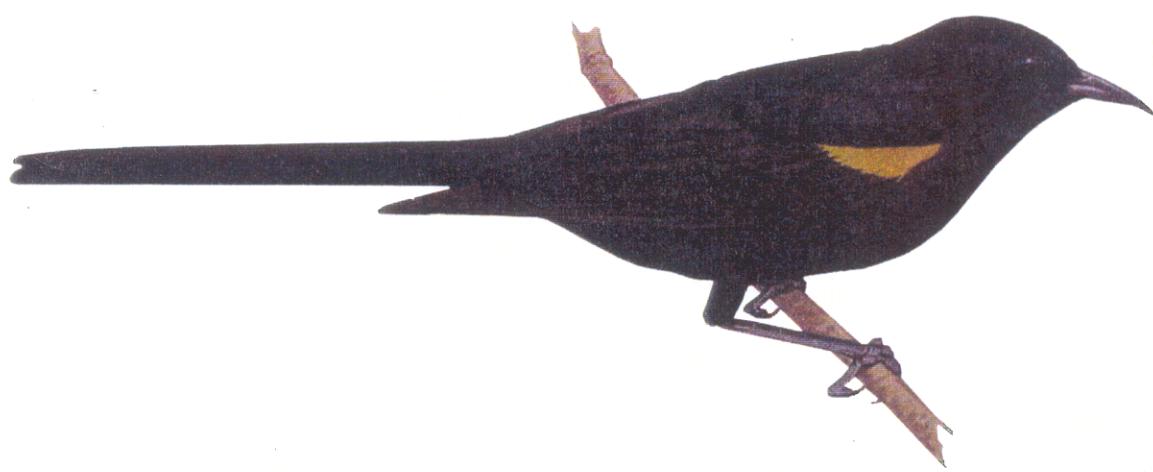
Táxon	Sexo	Asa			Cauda			Cúlmen Total			Narina-Ponta		
		N	A	Média	S	N	A	Média	S	N	A	Média	S
<i>I. cayanensis</i>	M	48	24,00	102,60	4,34	40	27,11	100,73	4,70	48	6,05	24,05	1,24
	F	23	13,00	98,09	3,88	19	15,70	96,81	4,40	22	4,86	23,73	1,30
	Total	73	24,00	100,94	4,78	61	27,11	99,24	5,02	71	6,28	23,92	1,27
<i>I. chrysocephalus</i>	M	39	17,00	103,22	3,14	36	13,12	97,93	3,22	39	3,69	24,49	0,81
	F	32	11,50	98,64	2,43	26	15,27	94,93	3,30	30	4,75	24,18	1,14
	Total	76	20,50	101,26	3,60	64	17,80	96,63	3,51	74	4,75	24,36	0,95
<i>I. tibialis</i>	M	24	14,00	91,92	3,86	21	16,19	94,48	4,43	24	4,43	20,73	1,00
	F	18	11,50	88,75	3,09	12	12,32	93,42	3,29	19	4,04	20,53	0,99
	Total	43	14,00	90,36	4,02	34	16,19	93,87	4,19	44	4,43	20,65	0,98
<i>I. pyrrhopterus</i>	M	122	15,50	90,68	3,48	113	21,68	94,00	3,71	121	4,79	20,23	0,95
	F	94	16,00	86,28	2,75	76	17,63	91,02	3,97	89	5,34	19,92	1,01
	Total	235	19,50	88,61	3,91	204	22,65	92,70	4,02	228	5,51	20,09	0,98

Táxon	Sexo	Largura do Bico			Altura do Bico			Társio					
		N	A	Média	S	N	A	Média	S	N	A	Média	S
<i>I. cayanensis</i>	M	46	1,63	8,17	0,42	43	1,86	6,06	0,37	33	2,87	22,6	0,76
	F	23	1,50	8,05	0,40	20	1,02	5,89	0,68	21	2,60	22,23	0,87
	Total	71	1,63	8,12	0,41	65	1,86	6,00	0,35	56	3,05	22,47	0,79
<i>I. chrysocephalus</i>	M	38	1,39	8,06	0,38	30	1,32	5,94	0,31	36	2,93	22,34	0,68
	F	28	1,54	8,11	0,38	24	1,56	5,92	0,38	27	3,10	22,11	0,68
	Total	71	1,58	8,09	0,37	59	1,56	5,92	0,33	68	4,38	22,30	0,75
<i>I. tibialis</i>	M	23	1,25	7,39	0,32	22	1,36	5,41	0,37	15	1,83	22,51	0,59
	F	18	1,30	7,30	0,38	14	1,40	5,38	0,35	8	1,41	21,94	0,51
	Total	43	1,30	7,36	0,34	38	1,61	5,44	0,39	23	2,03	22,31	0,62
<i>I. pyrrhopterus</i>	M	122	1,83	7,09	0,37	90	1,56	5,28	0,37	116	3,67	22,12	0,78
	F	90	1,80	7,06	0,39	69	1,15	5,21	0,30	86	4,07	21,91	0,78
	Total	231	1,86	7,09	0,38	172	1,80	5,26	0,35	217	4,38	22,03	0,81

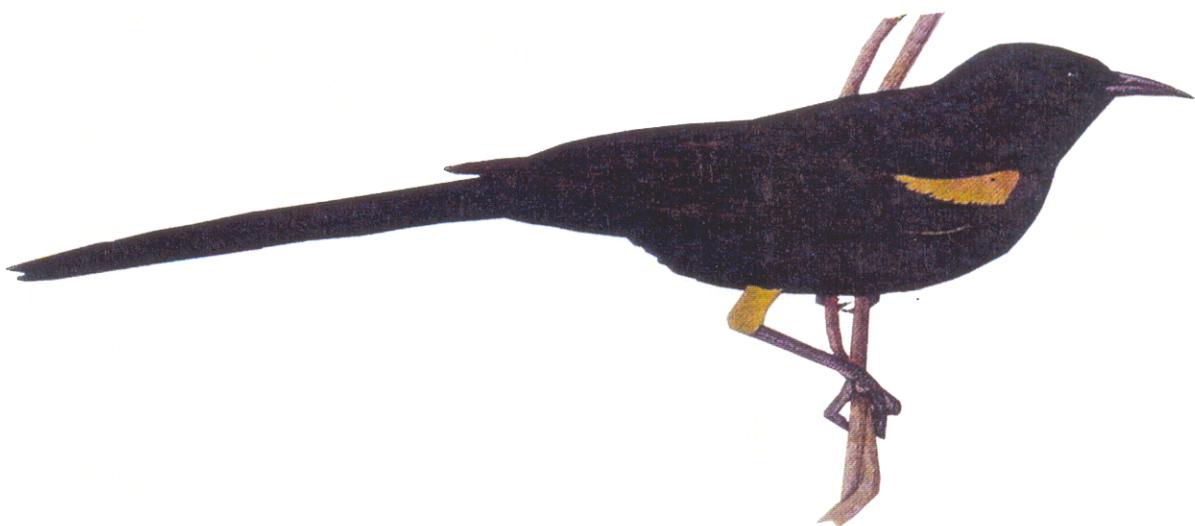
### 7.3 FIGURAS: ESPÉCIES DIAGNOSTICADAS



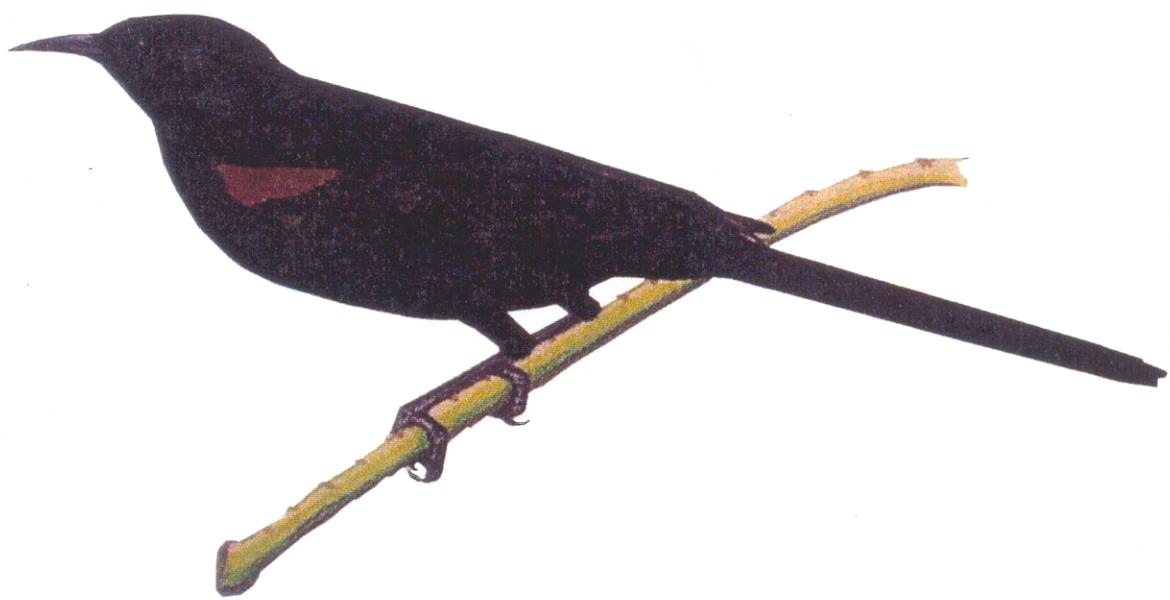
**Figura 23:** *Icterus chrysocephalus*. Adaptado de Jaramillo & Burke (1999).



**Figura 24:** *Icterus cayanensis*. Adaptado de Jaramillo e Burke (1999).

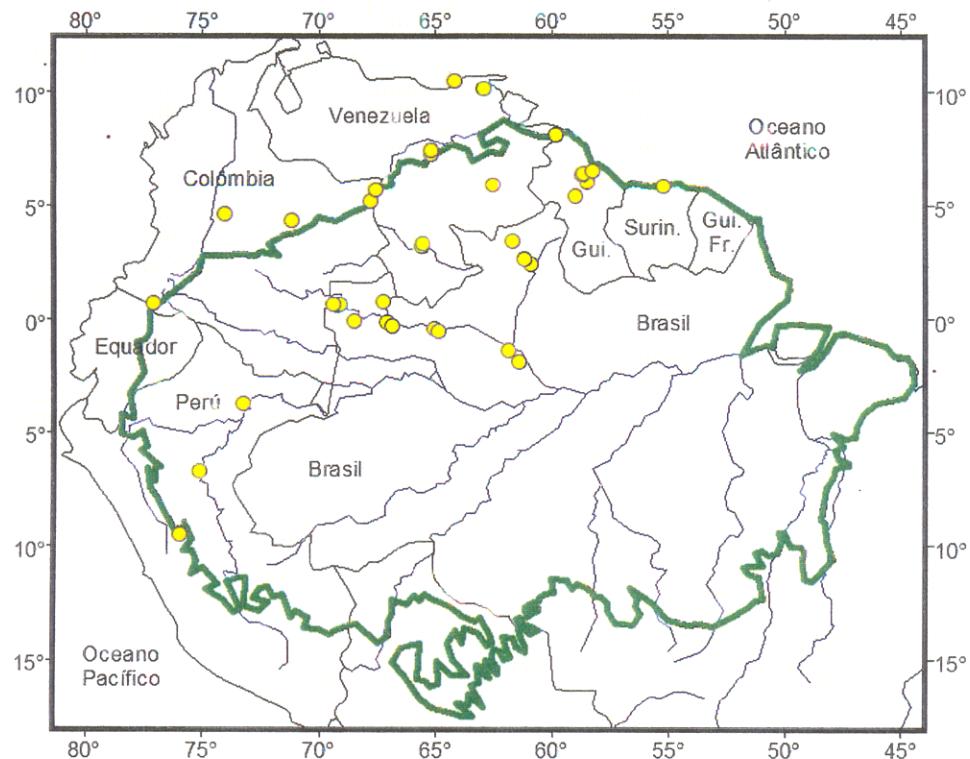


**Figura 25:** *Icterus tibialis*. Adaptado de Jaramillo & Burke (1999).

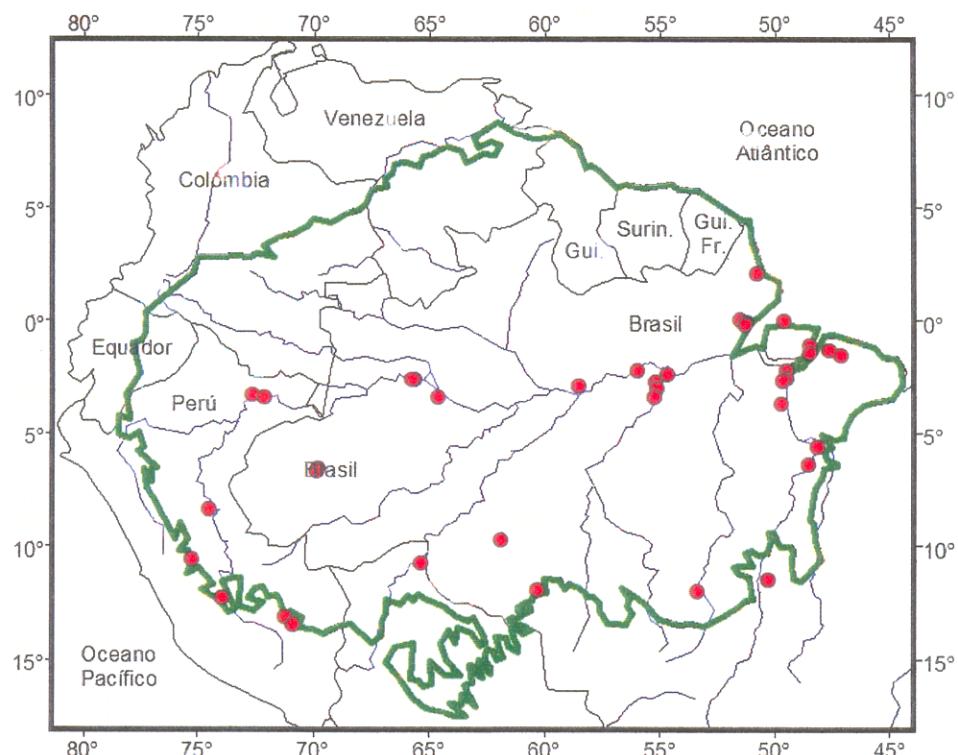


**Figura 26:** *Icterus pyrrhopterus*. Adaptado de Jaramillo & Burke (1999).

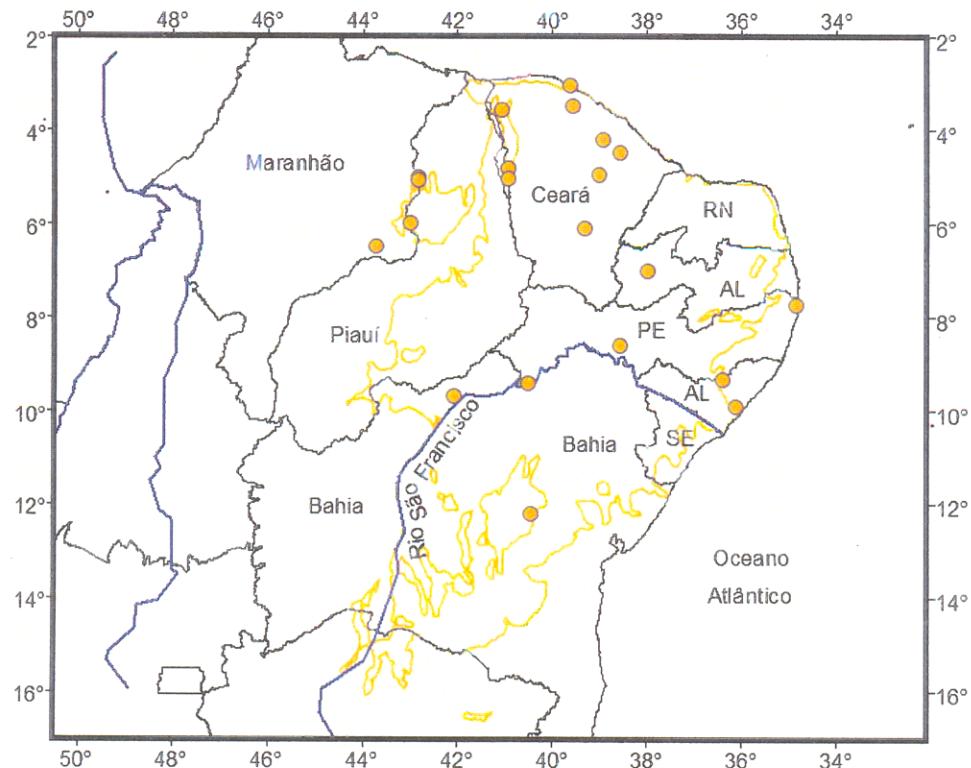
## 7.5 FIGURAS: DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DIAGNOSTICADAS



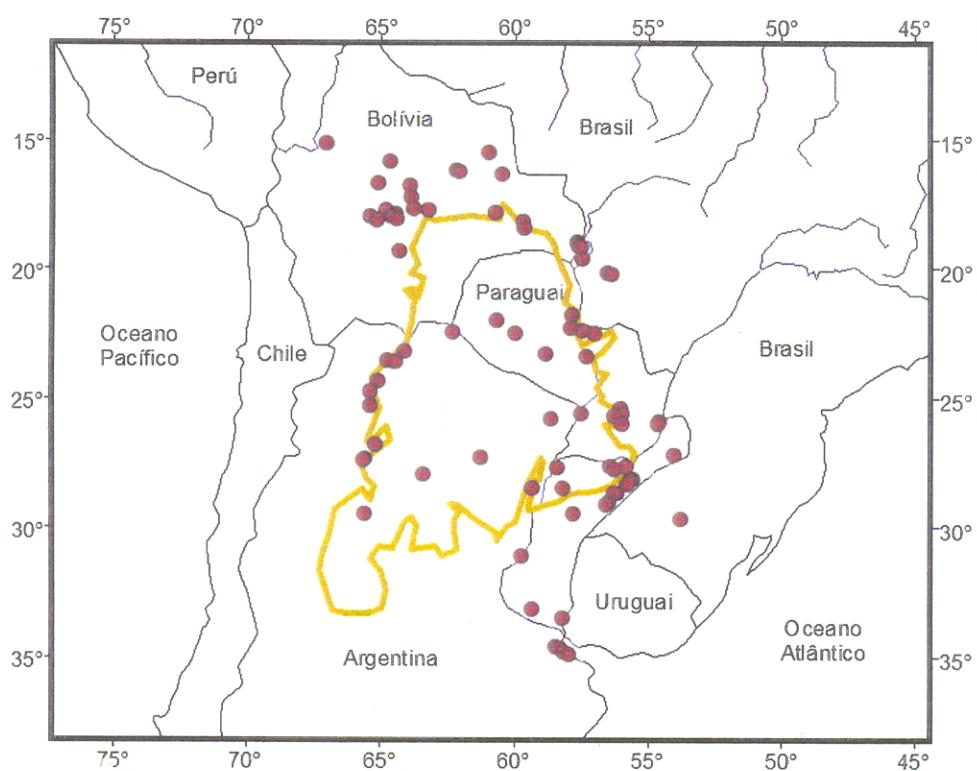
**Figura 27:** Localidades amostradas para *Icterus chrysocephalus*. Em verde, os limites da Amazônia.



**Figura 28:** Localidades amostradas para *Icterus cayanensis*. Em verde, os limites da Amazônia.



**Figura 29:** Localidades amostradas para *Icterus tibialis*. Em amarelo, os limites da Caatinga.



**Figura 30:** Localidades amostradas para *Icterus pyrrhopterus*. Em marrom escuro, os limites do Chaco.

## 7. 6 FICHA DE COLETA DE DADOS

Especie

*Fernando Mendonça d'Horta*

Fernando Mendonça d'Horta