Cristiane Silva Apolinário dos Santos

Taxonomia e filogeografia do complexo *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae)

Taxonomy and phylogeography of the *Pionus maximiliani* complex (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae)

São Paulo

2017

Cristiane Silva Apolinário dos Santos

Taxonomia e filogeografia do complexo *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae)

Taxonomy and phylogeography of the *Pionus maximiliani* species complex (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Luís Fábio Silveira

São Paulo

2017

Ficha Catalográfica

Santos, Cristiane Silva Apolinário
Taxonomia e filogeografia do complexo *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae)/ Cristiane Silva Apolinário dos Santos; orientador Luís Fábio Silveira. – São Paulo, 2017. ix+ 162f.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. *Pionus.* 2. Taxonomia. 3. Filogeografia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Luís Fábio Silveira

Orientador

Aos meus pais.

Agradecimentos

Aos meus pais por compreenderem e incentivarem a profissão que escolhi. Pelo apoio vindo de diversas maneiras, pelo carinho e por acreditarem tanto em mim.

Ao meu orientador, Luís Fábio Silveira, pela oportunidade de ter integrado a seção de Aves do MZUSP, pela sua orientação, confiança e paciência durante o desenvolvimento deste trabalho. Pela sua disponibilidade em me auxiliar nas questões de coleta e por garantir todas as condições para que este trabalho pudesse ser desenvolvido. Agradeço também por ter permitido que eu pudesse trabalhar com um grupo de aves tão fascinante como os psitacídeos.

Ao meu co-orientador, Gustavo Bravo, pelo constante incentivo durante todas as etapas desta dissertação, pelos conselhos, pelas conversas e por sua orientação. Por me incentivar a realizar o BEPE na Louisiana State University, que foi sem dúvidas a melhor experiência que tive durante o mestrado e por me "apresentar" ao Dr. Robb Brumfield.

Ao Robb Brumfield, meu *advisor* durante o estágio na LSU, primeiramente por ter aceito nos auxiliar com o recebimento e processamento das amostras de tecidos dos museus americanos, evitando a burocracia do envio e importação destas amostras para o Brasil. Agradeço também por gentilmente me receber em seu laboratório, por me integrar à sua equipe tão prontamente e por providenciar todo material necessário para que eu pudesse realizar o trabalho de bancada. Pelas sugestões neste trabalho e pela ajuda durante as dificuldades com o sequenciamento.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida durante os primeiros meses do mestrado e à FAPESP pela concessão da bolsa no país e pela bolsa de estágio no exterior (BEPE).

Ao James Van Remsen e Steven Cardiff do LSUMZ por me auxiliarem com os empréstimos de espécimes de outros museus americanos, ao Steven pela ajuda com o material da coleção do LSUMZ e à Donna Dittmann pelo auxílio com as amostras dos tecidos.

À Tammie Jackson e à Lynn Livingston por providenciar rapidamente toda a documentação necessária para o estágio na LSU.

À Jaqueline Battilana, técnica do laboratório de biologia molecular do MZUSP, pela orientação no laboratório e pela prestreza em discutir os problemas inerentes à parte molecular deste trabalho.

Ao Marcelo Félix, técnico da seção de Aves, pela preparação, sempre cuidadosa, dos espécimes coletados em Goiás.

Ao Marcos Raposo e Daniel Figueira pela recepção durante minha visita ao MNRJ. Ao Marcos também por ceder os equipamentos de seu laboratório para que eu pudesse fotografar os espécimes.

Ao Darío Lijtmaer por me receber novamente na coleção do MACN e por conceder o empréstimo de uma importante amostra de tecido. À Yolanda Davies pelo auxílio na coleção e com os espécimes de *Pionus* do MACN.

Ao Joel Cracraft, Thomas Trombone e Paul Sweet do AMNH, Scott Edwards e Jeremiah Trimble do MCZ, pelo empréstimo e envio de espécimes de *Pionus* à coleção da LSU. Um agradecimento especial ao Scott e ao Jeremiah por atenderem tão rapidamente ao meu pedido, permitindo que os espécimes chegassem à LSU antes que eu deixasse Baton Rouge, mesmo com as dificuldades do mau tempo em Boston.

Aos curadores que cederam amostras de tecido para que a análise molecular deste estudo pudesse ser realizada: Sharon Birks (UWBM), Robert Moyle (KUNHM), Robb Brumfield (LSUMZ), Alexandre Aleixo (MPEG), Anderson Chaves (UFMG), Antenor Silva (MHNCI) e Marcelo Vasconcelos (PUCMG). Agradeço também aos técnicos que viabilizaram e fizeram o envio destes empréstimos.

Sou grata também ao Rodrigo Teixeira, Marcos Tokuda e Luana Roca por viabilizarem e permitirem a coleta de amostra de sangue dos *Pionus* do plantel do Zoológico de Sorocaba, e à Ana Cecília Lopes do Cetas de Maceió, pelo envio de uma amostra de sangue de Alagoas.

Agradeço também aos curadores e/ou técnicos dos museus que cederam fotos dos espécimes de *Pionus*: Christopher Milensky (USNM), Kristof Zyskowski (YPM), Steve Rogers (CM), John Klicka (UWBM), Mark Robbins (KUNHM), Annelise Folie (RBINS), René Corado (WFVZ), Juliana Silva e Rafael Cipriano (MBML), Alexandre Aleixo (MPEG), Marcelo Vasconcelos (PUC Minas), Anderson Vieira (UFMG) e em especial aos curadores que enviaram fotografias dos espécimes-tipo: Jérome Fuchs do MNHN e Pepijn Kamminga do RMNH. Ao Rüdiger Becker do museu Heineanum, pelas informações a respeito do tipo de *lacerus* e pelo envio da bibliografia relacionada.

Ao Fabio Schunck e ao Carlos Barros de Araújo por me cederem gravações das vocalizações de *Pionus maximiliani* que foram utilizadas na análise vocal.

À Vera Basílio por permitir que pudéssemos coletar na área de sua fazenda em Formosa, Goiás, pelo pronto interesse em nos ajudar e por ter nos recebido tão bem.

À Ana Rosa Corazolla por ter nos guiado e nos ajudado a encontrar as maitacas nos arredores da Chapada dos Veadeiros, por compartilhar informações sobre as elas e por ceder uma de suas fotografias, usada nesta dissertação.

Ao Thiago Vernaschi pela leitura e comentários neste trabalho.

À Glaucia del Rio e Marco Antônio Rêgo por terem me recebido em Baton Rouge e por terem sido extremamente solícitos em tudo que precisei, pelos momentos descontraídos e pelos momentos de "turista". Um agradecimento especial à Glaucia também pelo auxílio na parte burocrática dos documentos, pelos conselhos e por ter sido uma das primeiras colegas a me ensinar e me acompanhar em uma saída de campo do laboratório.

À Layse Albuquerque por ter me auxiliado nos procedimentos de laboratório do Brumfield lab, pela companhia durante a minha estadia em Baton Rouge e pelos momentos descontraídos.

À Aline Côrrea por ter me indicado o zoológico de Sorocaba onde pude coletar amostras de sangue para este trabalho e por me ajudar com os trâmites do SisBio.

À Fernanda, Sérgio, Diego e Ariane por terem refeito uma parte do trabalho de bancada e enviarem o material para mim enquanto estava em Baton Rouge.

À Marina e ao Marcelo por terem me recebecido no MZUSP assim que iniciei minhas atividades no laboratório, pelos ensinamentos durante este período mas também pela amizade, incentivo, risadas e por me ouvirem diversas vezes.

Aos amigos do laboratório por compartilharem a rotina de trabalho e pelas ocasiões mais informais ao longo desses dois anos: Aline Côrrea, Ana Leite, Anna Ferraroni, Diego Evangelista, Diego Cueva, Fabio Schunck, Fernanda Bocalini, Patrícia Mancini, Renata Beco e Sergio Bolívar.

À Kamila pela amizade, pela companhia durante os almoços no MZUSP e pela companhia na disciplina da UNESP de São José do Rio Preto.

Aos meus inseparáveis amigos de graduação da USP: Leonardo, Stephanie, Rodrigo, Nathália, Anali e Flávia. Obrigada pelos quase oito anos de amizade, por dividir as primeiras e muitas experiências na Biologia e por estarem presentes em todos os momentos.

E à todos que de alguma forma puderam contribuir na realização deste trabalho.

Índice

1. INTRODUÇÃO.....1

1.1. Os Psittaciformes.....1

1.2. O complexo *Pionus maximiliani*.....2

1.3. Histórico taxonômico.....4

1.4. Uso de vocalizações na taxonomia.....7

1.5. Conceito de espécie.....8

1.6. Filogeografia.....10

2. OBJETIVOS.....12

3. MATERIAL & MÉTODOS.....12

3.1. Morfologia e morfometria.....12

3.2. Análise de registros fotográficos.....14

3.3. Análise filogeográfica.....14

3.3.1. Extração de DNA e obtenção de sequências.....14

3.3.2. Análise filogenética.....15

3.3.3. Árvore de espécies e datação molecular.....17

3.3.4. Análise de estrutura populacional.....17

3.4. Análise vocal.....18

3.5. Distribuição e determinação de unidades taxonômicas.....19

4. RESULTADOS.....20

4.1. Morfologia.....20

4.1.1. Plumagem de adultos.....20

4.1.2. Plumagem formativa.....25

4.1.3. Plumagem juvenil.....28

4.1.4. Indivíduos de morfologia intermediária.....32

4.2. Análise de registros fotográficos.....34

4.3. Morfometria.....35

4.3.1. Testes de normalidade e dimorfismo sexual.....35

4.3.2. Comparação entre grupos – Teste t e de Mann-Whitney.....35

4.3.3. Análise multivariada de grupos.....36

4.3.4. Análises de correlação e regressão.....40
4.4. Análise filogeográfica.....42
4.4.1. Análise filogenética.....42
4.4.2. Análise populacional.....50
4.4.3. Árvore de espécies e estimativa de divergência.....56
4.5. Análise vocal.....58
4.6. Delimitação dos táxons e atribuição de nomes.....61
5. Discussão.....64
5.1. Variação de plumagem.....64
5.2. Caracteres analisados e diagnose das espécies.....66
5.3. Estrutura populacional.....73
5.4. Espécimes intermediários e zonas de hibridização.....74
5.5. Padrão filogeográfico e diversificação.....77
5.5.1. Distribuição e habitat.....77
5.5.2. Divergência e hipótese de diversificação.....80
6. Conclusões.....84
Resumo.....85
Abstract.....86
Referências Bibliográficas.....87
Apêndice A.....106
Apêndice B.....137
Apêndice C.....152
Apêndice D.....156
Anexo.....160

1. Introdução

1.1. Os Psittaciformes

Os psitacídeos são aves que atraíam a atenção da humanidade desde os tempos mais remotos. Sua beleza, capacidade de interação com humanos e habilidade no aprendizado e reprodução de palavras fizeram dos papagaios aves muito procuradas como aves de estimação (Forshaw & Cooper, 1989; Pepperberg, 1999, Anderson, 2003, Forshaw, 2010; Silveira, Brettas, 2015). Devido a estas qualidades essas aves foram consideradas como símbolo de status, poder e nobreza na Antiguidade (Barber, 1993; Anderson, 2003, Silveira, Brettas, 2015).

Os papagaios constituem uma ordem de aves bem distinta e definida, os Psittaciformes, um dos grupos de aves mais facilmente reconhecidos (Forshaw & Cooper, 1989; Sick, 1997; Forshaw, 2010). Estas aves são caracterizadas pelo bico alto e recurvado, tarsometatarso invariavelmente curto, arranjo zigodáctilo dos pés e cabeça proporcionalmente maior e mais larga que o pescoço (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Sick, 1997; Forshaw, 2010). Outras adaptações osteológicas e anatômicas incluem uma articulação que permite um extenso movimento da maxila e da mandíbula, além de um conjunto de língua e estrutura do músculo da mandíbula altamente desenvolvido e diversificado (Collar, 1997).

Os Psittaciformes exibem enorme variação em tamanho e massa corporal. *Micropsitta pusio* (8,4 cm de comprimento e 15 g de massa), *Anodorhynchus hyacinthinus* (1 metro de comprimento) e *Strigops habroptilus* (3 kg de massa), por exemplo, compreendem a menor e as duas maiores espécies em comprimento e massa, respectivamente (Collar, 1997; Forshaw, 2010).

A plumagem do corpo é verde na maioria das espécies, à exceção das cacatuas e de alguns outros grupos, servindo como camuflagem no meio da vegetação. Áreas do corpo como cabeça, asas, uropígio e coberteiras superiores da cauda frequentemente exibem marcas de coloração avermelhada, amarelada ou azulada, produzindo padrões característicos que são úteis na identificação ao nível de espécie (Forshaw & Cooper, 1989; Forshaw, 2010).

Apresentam enorme variação no que diz respeito à preferência de habitat, distribuição geográfica e comportamento (Forshaw & Cooper, 1989). Ocorrem principalmente no hemisfério sul, sendo comumente encontrados em regiões tropicais, onde preferem viver em florestas de baixa altitude (Forshaw, 2010) embora poucas espécies sejam encontradas em regiões temperadas e em áreas de grandes altitudes (Juniper & Parr, 1998).

A homogeneidade morfológica dos Psittaciformes ocasionou considerável dificuldade de classificação sistemática (Collar, 1997), resultando em uma enorme quantidade de propostas de divisão do grupo ao longo do tempo. Uma das primeiras classificações foi apresentada por Salvadori (1891) que propôs a divisão da ordem em sete famílias. Inúmeros arranjos foram sugeridos desde então; autores como Brereton (1963) e Reichenow (1913) admitiam a existência de onze e oito famílias, respectivamente. Além destes, entre os outros arranjos estão aqueles em que a ordem era dividida em cinco (Verheyen, 1956), quatro (Cracraft, 2013), três (Collar, 1997) ou apenas uma família (Smith 1975; Sibley & Ahlquist, 1990). Mais recentemente, Joseph *et al.* (2012) propuseram a divisão dos Psittaciformes em seis famílias: Nestoridae, Strigopidae, Psittacidae, Cacatuidae, Psittrichasidae e Psittaculidae.

Diversos estudos moleculares têm demonstrado que o grupo formado pelos papagaios do Novo Mundo (*New World Parrots*) é monofilético, compreendendo a subfamília Arinae (e.g. Miyaki *et al.*, 1998; de Kloet & de Kloet, 2005; Tokita *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2008; Schweizer *et al.*, 2011; Kirchman *et al.*, 2012; Schirtzinger *et al.*, 2012). Segundo a classificação de Joseph *et al.* (2012), a família Psittacidae é composta por todos os gêneros de papagaios do Novo Mundo (*i.e.*, subfamília Arinae) e pelos gêneros africanos *Psittacus* e *Poicephalus*.

De acordo com Schodde *et al.*, (2013), dentro de Arinae, a tribo Androglossini é composta por dez gêneros de papagaios de pequeno a médio porte (incluindo o gênero *Pionus*) que apresentam entre outras características a cauda arredondada, cere nua, plumagem da cabeça em geral colorida e ausência de dimorfismo sexual de plumagem na grande maioria.

1.2. O complexo *Pionus maximiliani*

Os representantes do gênero *Pionus* Wagler, 1832, são papagaios de médio porte, corpo robusto e cauda curta. A plumagem do corpo é verde na maioria e todas as espécies apresentam as infracaudais vermelhas (Forshaw & Cooper, 1989; Forshaw, 2010). Uma característica osteológica distintiva é a presença de um anel orbital incompleto e a presença de uma barra formada pela fusão dos processos pré-frontais e pós-frontais ampla com uma angulação na borda inferior (Thompson, 1900 *apud* Forshaw & Cooper, 1989). O padrão de batimento de asas rápido e que se estende abaixo do nível do corpo também é muito característico, sendo muito útil para identificação em campo (Forshaw & Cooper, 1989; Forshaw, 2010).

As espécies de *Pionus* estão distribuídas em praticamente todo o Neotrópico, ocorrendo desde o México (*P. senilis*) até o norte da Argentina (*P. maximiliani*), estando ausente apenas nas encostas do Pacífico sul (Collar, 1997). A maioria dos autores reconhece a existência de oito espécies no gênero (Forshaw, 2010; Gill & Donsker, 2017; Remsen *et al.*, 2017), mas Collar *et al.* (2017) considera *P. reichenowi*, tratada como subespécie de *Pionus menstruus* pelos demais, como espécie válida.

Pionus maximiliani, conhecida popularmente como maitaca verde, é uma espécie de ampla distribuição geográfica que ocorre do nordeste do Brasil ao norte da Argentina (Collar, 1997; Forshaw, 2010), ocupando uma variedade de habitats desde florestas de baixada, florestas subtropicais úmidas, áreas florestais em áreas abertas (Forshaw & Cooper, 1989; Arndt, 1996; Collar *et al*., 2017), áreas de vegetação típica de Caatinga (Arndt, 1996; Juniper & Parr, 1998) e até mesmo áreas perturbadas (Forshaw & Cooper, 1989; Arndt, 1996; Juniper & Parr, 1998; Collar *et al*., 2017).

Pionus maximiliani possui o corpo predominantemente verde com as extremidades das penas da cabeça coloridas dando um aspecto escamado característico, fronte e loros enegrecidos, garganta e alto do peito azuis, áreas do dorso, asas, uropígio e abdômen verde bronzeado, infracaudais vermelhas, penas centrais da cauda verdes e penas laterais da cauda com vexilos externos azuis. O bico é amarelo com a base cinza escura, a íris marrom escura e o tarso cinza. (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998). Os jovens diferem dos adultos na plumagem verde em geral mais clara, fronte avermelhada, margens das penas da cabeça menos conspícuas e faixa azul do peito ausente ou pouco desenvolvida (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998).

O complexo *Pionus maximiliani* compreende quatro subespécies atualmente reconhecidas: *Pionus maximiliani maximiliani* (Kuhl, 1820), *P. maximiliani siy* Souancé, 1856; *P. maximiliani lacerus* (Heine, 1884) e *P. maximiliani melanoblepharus* Miranda-Ribeiro, 1920 (Figura 1). A forma nominotípica é predominantemente verde, garganta e alto do peito são azuis e o anel perioftálmico é claro (Forshaw & Cooper, 1989; Sick, 1997; Juniper & Parr, 1998). Esta subespécie ocorre no nordeste do Brasil desde os estados do Ceará, Piauí, sudeste do Maranhão até o norte de Minas Gerais e Espírito Santo, ocorrendo também no nordeste de Goiás (Forshaw & Cooper, 1989; Sick, 1997; Juniper & Parr, 1998; Forshaw, 2010; Collar *et al.*, 2017).

P. m. siy exibe garganta e peito roxo, dorso e partes inferiores verde-oliva (Souancé, 1856; Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998) e anel perioftálmico

branco (Collar, 1997). Está distribuída no estado do Mato Grosso do Sul, no Brasil, leste e centro da Bolívia, oeste do Paraguai e norte da Argentina nas províncias de Formosa e Chaco (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998; Forshaw, 2010).

P. m. lacerus é similar a *siy*, mas é maior em tamanho, área do peito e garganta é mais extensa e apresenta coloração mais azulada (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Forshaw, 2010) ou arroxeada (Juniper & Parr, 1998) e além disso, seu bico é mais robusto (Juniper & Parr, 1998). É restrita ao noroeste da Argentina, sendo encontrada nas províncias de Salta, Tucumán e Catamarca (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998; Forshaw, 2010) e oeste do Chaco (Forshaw, 2010).

A última subespécie, *P. m. melanoblepharus*, ocorre entre o sul de Minas Gerais e norte do Rio Grande do Sul e extremo sul de Goiás no Brasil, leste do Paraguai e nordeste da Argentina, nas províncias de Misiones e Corrientes (Forshaw, 2010; Collar *et al.*, 2017). É maior que a forma nominotípica, a plumagem verde do corpo e azul do peito são mais escuros (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998), a fronte é mais negra (Miranda-Ribeiro, 1920) e o anel perioftálmico é escuro, se distinguindo das demais formas que possuem o anel perioftálmico claro (Miranda-Ribeiro, 1920; Collar, 1997).

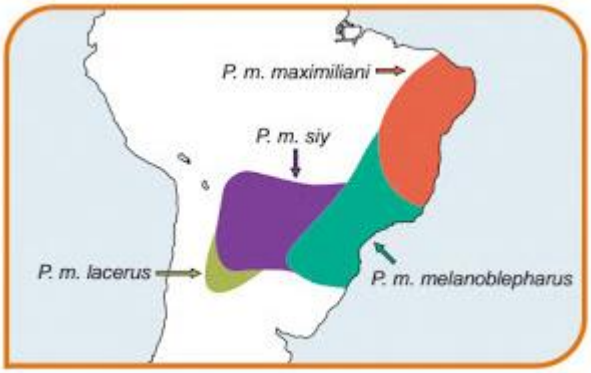

Figura 1 – Distribuição geográfica de *Pionus maximiliani* (Fonte: Forshaw, 2010).

1.3. Histórico taxonômico

Pionus maximiliani maximiliani foi descrita por Kuhl em 1820 com base em um espécime coletado na Bahia pertencente à coleção do príncipe Wied. Segundo Wied (1832), o espécime havia sido coletado na região do Rio Peruíbe, município de Viçosa. Este exemplar teria sido enviado a Kuhl com uma etiqueta de identificação contendo um nome transcrito dado pelo próprio Wied. Entretanto, o nome transcrito na etiqueta, *Psittacus cyanurus*, já estava ocupado por outro táxon, descrito por Shaw em 1812 como o próprio Kuhl (1820) menciona

em sua descrição original, justificando a substituição do nome: "*Psitt. cyanurus Princ. Maximil. Nomen Principis Maximiliani mutavi, quia Shaw alium Psittacum cyanuri nomine descripsit"* (*Psitt. cyanurus* Princ. Maximil. Mudei o nome do Princ. Maximilien porque Shawn havia descrito outro papagaio com o mesmo nome, tradução livre). De acordo com Peters (1937), o nome *P. cyanurus* provavelmente não havia sido publicado formalmente por Wied, tendo sido apenas transcrito na etiqueta de um dos espécimes mais tarde examinado por Kuhl.

Em 1824, Spix descreveu *Psittacus flavirostris* baseado em um espécime coletado no Piauí. Na descrição original, Spix (1824) menciona que *P. flavirostris* se diferenciava de *P. maximiliani* principalmente pela faixa avermelhada na fronte encontrada no último. Mais tarde, autores como Finsch (1868) e Salvadori (1891) perceberam que tanto Spix quanto Kuhl haviam descrito o mesmo táxon e que Kuhl havia utilizado um espécime juvenil em sua descrição, concluindo que *P. flavirostris* (Spix, 1824) era um sinônimo de *P. maximiliani* (Kuhl, 1820).

Em 1832, Wagler propõe um novo gênero, *Pionus*, realocando *Psittacus maximiliani* que passa a ser denominada *Pionus maximiliani*. Desde então este táxon foi submetido a diversas mudanças nomenclaturais relacionadas sobretudo à designação genérica, recebendo os nomes *Chrysotis maximiliani* (Swainson, 1837), *Psittacus maximiliani* (Gray, 1859), *Amazona maximiliani* (Schlegel, 1864) e *Pionias maximiliani* (Finsch, 1868, Reichenow, 1882; Reiser, 1910). É somente em 1918, a partir da lista de Cory, que o trinômio *P. m. maximiliani* é adotado, perdurando até os dias atuais.

Um exemplar procedente de Tucumán, Argentina, foi utilizado por Heine em 1884 para a descrição de *Pionias lacerus.* Assim como fez para *Pionias maximiliani*, Salvadori (1891) transfere o táxon para o gênero *Pionus.* Embora Salvadori tenha considerado *P. lacerus* uma espécie válida em um primeiro momento, em suas publicações subsequentes (Salvadori, 1895, 1906) ele questiona sua validade, sinonimizando *lacerus* à *P. maximiliani*. Hartert & Venturi (1909) foram os primeiros autores a utilizar o trinônimo *P. m. lacerus* que mais tarde foi utilizado no catálogo de Cory (1918), formalizando as subespécies *P. m. maximiliani* e *P. m. lacerus*.

Pionus siy foi descrito por Souancé em 1856 com base em dois espécimes, um do Paraguai e outro da Bolívia (Souancé, 1856). Em 1859, Gray transfere *Pionus siy* ao gênero *Psittacus* e mais tarde o táxon é sinonimizado à *Pionias maximiliani* (Finsch, 1868) e à *Pionias flavirostris* por Reichenow (1882). Autores como Schlegel (1864), Finsch (1868), Sclater & Salvin (1873), Salvadori (1891) e Cory (1918) não reconheceram a validade de *P. siy*, considerando-a sinônimo de *maximiliani* (em suas diversas combinações genéricas). Em 1926,

Wetmore se refere a indivíduos da Argentina e Paraguai como *Pionus maximiliani siy*, tratamento também adotado por Peters (1937) e que posteriormente foi utilizado pelos autores subsequentes.

A última subespécie, *Pionus maximiliani melanoblepharus,* cuja localidade-tipo é Teresópolis, Rio de Janeiro, foi descrita por Miranda-Ribeiro em 1920. Por ter sido descrita recentemente, *melanoblepharus* não passou por muitas mudanças nomenclaturais, mas foi considerada sinônimo de *P. m. maximiliani* (Peters, 1937) e além disso, exemplares que condiziam com sua distribuição geográfica foram designados como *P. m. siy* por Pinto (1938). Duas décadas após estes trabalhos, Smith (1960) conclui que *melanoblepharus* é uma subespécie válida e como consequência, as obras seguintes (e.g. Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997) passaram a incluir *melanoblepharus* como subespécie do complexo *Pionus maximiliani*.

Um quinto táxon, *Pionus bridgesi,* foi descrito por Boucard em 1891. De acordo com o autor, os espécimes-tipo, um da Bolívia e outro da Argentina, eram distinguíveis das demais formas descritas até então pela coloração verde amarelada do corpo, garganta rosa arroxeada e peito de coloração violeta com manchas rosadas. Em seus respectivos catálogos, Salvadori (1891) e Cory (1918) consideraram *P. bridgesi* uma espécie válida enquanto Naumburg (1930) classificou alguns exemplares do Mato Grosso e do Paraguai como *Pionus maximiliani bridgesi.* Entretanto, Wetmore (1926) afirmou que os exemplares usados na descrição de Boucard representavam formas juvenis de *Pionus maximiliani siy*, mas é somente em 1937 com a publicação do *Check-list of the Birds of the World* de Peters que *bridgesi* foi sinonimizado à *P. m. siy.*

Smith (1960) e Darrieu (1983) estudaram a variação morfológica do complexo e ambos concluíram que as quatro subespécies eram válidas, mas não propuseram nenhuma mudança taxonômica, mantendo o status subespecífico dos táxons. Ribas *et al.* (2007), por sua vez, utilizaram marcadores mitocondriais para propor uma filogenia molecular do gênero *Pionus* com o objetivo de propor hipóteses biogeográficas sobre a diversificação do grupo. Secundariamente, os autores também analisaram espécimes de museus e optaram por classificar todas as subespécies reconhecidas dentro do gênero como espécies filogenéticas (Cracraft, 1983). Em virtude do número amostral muito reduzido utilizado na análise genética, esta proposta taxonômica não foi adotada pelos autores subsequentes (*e.g.* Forshaw, 2010; Dickinson & Remsen, 2013; Piacentini *et al.*, 2015; Clements *et al.*, 2016; Collar *et al.*, 2017;

Gill & Donsker, 2017; Remsen *et al.*, 2017) e *Pionus maximiliani* continua sendo tratada como espécie politípica.

Smith (1960) revisando o complexo propôs a existência de um padrão clinal que seria razão das diferenças de tamanho encontradas entre algumas subespécies. Darrieu (1983) também notou a existência de diferenças em tamanho entre indivíduos do norte e sul da distribuição, tanto para as populações do leste (*maximiliani* e *melanoblepharus*) quanto para as do oeste (*siy* e *lacerus*). De acordo com os dois autores, os indivíduos aumentariam de tamanho em direção ao sul da distribuição, ou seja, os menores indivíduos seriam encontrados ao norte da distribuição enquanto os maiores seriam encontrados ao sul.

Apesar dos trabalhos acima mencionados, a taxonomia da espécie não foi satisfatoriamente resolvida uma vez que não foram propostos novos tratamentos taxonômicos ou aqueles sugeridos não têm suporte para que pudessem ter sido adotados. Além disso, algumas questões como os limites de distribuição dos táxons principalmente na área mais ao sul da distribuição ainda precisam ser melhor definidas (Forshaw, 2010).

1.4. Uso de vocalizações na taxonomia

As vocalizações são consideradas como importantes ferramentas na taxonomia de aves (Lanyon, 1963, 1969, 1978; Payne 1986; Sick, 1997;), auxiliando na descoberta de novas espécies (Alstrom & Ranfft, 2003), definição dos limites específicos (*e.g.* Isler *et al.*, 1998, 1999; Tobias *et al.*, 2010) e no estudo das relações entre os táxons (Catchpole & Slater, 2008; Fitzsimmons *et al.*, 2008). Os sinais vocais são prováveis mecanismos de isolamento (Edwards *et al.*, 2005) devido ao seu papel central na escolha dos parceiros e no reconhecimento específico (Catchpole & Slater, 1995). Neste contexto, diferenças geográficas nos sinais vocais poderiam indicar isolamento reprodutivo e especiação caso estas diferenças estivessem associadas a um fluxo gênico reduzido (Mayr, 1942, Nottebohm, 1969).

A variação geográfica das vocalizações tem sido descrita em um grande número de espécies (Baker, 2000). Entre os grupos de aves que apresentam aprendizado, a variação geográfica vocal foi amplamente documentada em Passeriformes Oscines (Mundinger, 1982; Wright & Wilkinson, 2001), mas foi pouco estudada em outros dois grupos: os Psittaciformes e os Apodiformes (Baptista & Schuchmann, 1990; Wright, 1996).

A comunicação acústica das aves pode ser dividida em chamados e cantos (Farabaugh & Dooling 1996; Catchpole & Slater, 2008). O canto é caracterizado como uma vocalização

longa e complexa que é na maioria dos casos produzida por machos na estação reprodutiva. Ao contrário, os chamados tendem a ser vocalizações curtas e simples, produzidas por ambos os sexos durante todo o ano. Outra diferença marcante entre canto e chamado é que o último é usualmente emitido em contextos particulares relacionados a funções específicas como voo, perigo, alarme, etc (Catchpole & Slater, 2008).

Os sons emitidos pelos psitacídeos são tipicamente curtos e não musicais, caracterizados principalmente por serem estridentes, agudos e irritantes aos ouvidos humanos, são certamente designados para serem ouvidos através de grandes distâncias (Collar, 1997). Tipicamente, os papagaios produzem de dez a quinze tipos de chamados distintos (Hardy, 1963; Brereton & Pidgeon, 1966; Noske, 1980; Wyndham, 1980; Saunders, 1983; Martella & Bucher, 1990; Rowley, 1990), um dos quais muito alto, produzido usualmente por ambos os membros de um par ou bando em voo, frequentemente intercalado por outro membro do par ou grupo quando espacialmente separados (Bradbury *et al*., 2001). O chamado emitido pelos psitacídeos durante o voo é funcionalmente equivalente ao canto dos passeriformes contendo o código de reconhecimento espécie-específico (Park & Dooling 1985, 1986; Ali *et al.*, 1993; Vielliard, 1994, Araújo *et al.*, 2011) tornando-o um cárater adequado a ser utilizado na diagnose das espécies (Sick, 1997).

Diversos estudos que analisaram os chamados de contato dos psitacídeos mostraram a existência de uma variação intraespecífica marcada (Bradbury *et al.*, 2001). Espécies como *Calyptorhynchus funereus* (Saunders, 1983), *Amazona amazonica* (Nottebohm, 1970), *Amazona auropalliata* (Wright, 1996), *Barnardius zonarius* (Baker, 2000), *Eupsittula canicularis* (Bradbury *et al.*, 2001), *Amazona guildingii* (Kleeman & Gilardi, 2005), *Myopsitta monachus* (Buhrman-Deever *et al.*, 2007), *Rhynchopsitta pachyrhyncha* (Guerra *et al.*, 2008) e *Platycercus elegans* (Ribot *et al.*, 2009) exibiram dialetos distintos entre diferentes populações. No entanto, estes estudos não tinham o objetivo de utilizar a variação encontrada para a delimitação de espécies.

1.5. Conceito de espécie

A definição do conceito de espécie é um assunto bastante controverso na Biologia que suscitou uma interminável discussão acerca do próprio conceito de espécie e da especiação (Hey *et al.*, 2003; Sites & Marshall, 2004; Sangster, 2013), se concentrando principalmente na oposição entre o conceito biológico de espécie e o conceito filogenético de espécie (Aleixo,

2009). O conceito biológico de espécie (ou *Biological Species Concept - BSC*) (Mayr, 1942) afirma que uma espécie é constituída por um grupo de populações naturais intercruzantes e isoladas reprodutivamente de outras populações. Uma das principais consequências do BSC é a admissão do conceito de subespécie, utilizado para descrever populações que exibem diferenças em características como tamanho, plumagem e vocalização, mas que ainda podem manter coesão reprodutiva (Aleixo, 2007).

O conceito filogenético de espécie (*Phylogenetic Species Concept - PSC*) (Cracraft, 1983), por sua vez, define uma espécie como o menor grupo diagnosticável de indivíduos que apresentem um padrão de ancestralidade e descendência comum, constituindo unidades diagnósticáveis basais (Cracraft, 1983, 1989). Para o PSC, duas populações diagnosticáveis entre si serão tratadas como espécies plenas, não importando se ainda existe fluxo gênico em uma zona híbrida (Cracraft, 1997).

Mais recentemente, de Queiroz (1998) propôs o conceito filético geral de espécie (*General Lineage Species Concept – GLSC)*. De acordo com o GLSC, espécies são um conjunto de metapopulações que apresentam trajetória evolutiva independente de outras metapopulações e onde o fluxo gênico é ausente ou quase nulo (de Queiroz, 1998, 2005). Como consequência, este conceito emprega dois critérios claros e objetivos na determinação de espécie: diagnose e monofilia (Aleixo, 2009). Na prática, tanto o PSC quanto o GLSC diferem do BSC porque não fazem uso do conceito de subespécie (Aleixo, 2007; Silveira & Olmos, 2007).

Grande parte dos estudos de taxonomia alfa de aves assim como as metodologias propostas para a definição de seus limites específicos fundamentou-se no conceito de espécie biológica, admitindo o uso do grau subespecífico, notavelmente seu maior ponto fraco (Raposo, 2001). Não há categoria taxonômica mais malvista e menos compreendida que a categoria de subespécie (Patten, 2015) e o principal argumento contra este conceito é o seu uso arbitrário que provoca a perda de sua credibilidade e utilidade nos dias atuais (Lanyon, 1982; Cícero & Johnson, 2006, Avise & Mitchell, 2007).

Decisões taxonômicas deveriam utilizar um conceito de espécie menos subjetivo e fundamentar-se no máximo de caracteres disponíveis, visando demonstrar da melhor maneira possível a diagnosticabilidade de cada táxon (de Queiroz, 1998; Sites & Marshall, 2004; Silveira & Olmos, 2007; Winker, 2009). A definição dos limites específicos tem grande influência em outras áreas como biogeografia, ecologia de comunidades e macroecologia (Agapow *et al*., 2004; Isaac *et al.*, 2004). A taxonomia bem resolvida é também a base para os esforços de conservação, uma vez que o status de espécie válida pode significar a proteção legal

das populações em programas de proteção de fauna e listas de espécies ameaçadas (Hazevoet, 1996; Mace, 2004; Silveira & Olmos, 2007), sendo essencial na definição de áreas prioritárias para conservação e destinação de recursos limitados à proteção de espécies (Fjeldsa, 2000; Garnett & Christidis, 2007).

1.6. Filogeografia

A filogeografia pode ser definida como o estudo dos princípios e processos que determinam a distribuição geográfica das linhagens genealógicas (Avise *et al.*, 1987) cujo objetivo é investigar a concordância entre árvores filogenéticas e os limites das províncias biogeográficas tradicionalmente reconhecidas (Avise, 1998).

O primeiro marcador molecular a ser extensivamente utilizado nos estudos filogeográficos foi o DNA mitocondrial que reúne uma série de características como não apresentar recombinação significativa, possuir herança maternal, ser um genoma haplóide, apresentar taxa de evolução rápida e ser de fácil obtenção (Avise *et al.*, 1987), o que acabou por torná-lo o marcador mais utilizado nos estudos filogeográficos. Com o decorrer do tempo, notou-se que a utilização de apenas um marcador não representava a estratégia mais adequada, pois aspectos da história evolutiva de um grupo estariam sendo inferidos com base na história de um único marcador quando a análise de um único loco não reflete a real história de um organismo (Edwards & Beerli, 2000).

Em resposta a isto, surge a filogeografia multilocus que tenta contornar o problema com o uso de vários marcadores, possibilitando uma visão mais completa e convincente da história filogeográfica das espécies (Edwards & Bensch, 2009) uma vez que é possível recuperar diversas informações históricas e demográficas através do acesso a um grande número de marcadores (Avise, 1998).

Contudo, os marcadores nucleares também apresentam alguns problemas. Elevadas taxas de recombinação gênica, evolução lenta, genes parálogos e o fenômeno do *incomplete lineage sorting* são alguns dos fatores que podem dificultar as inferências através dos marcadores nucleares (Avise, 2008). Apesar disso, as estimativas utilizando dados multilocus são bastante robustas e por sorte novas metodologias analíticas têm incorporado algoritmos capazes de contornar estes problemas (Brito & Edwards, 2009).

Além disso, o avanço tecnológico permitiu o desenvolvimento de novas ferramentas e metodologias que conseguem unir a informação de múltiplos genes. Entre uma série de

inferências em que a abordagem coalescente pode ser utilizada por exemplo, está a árvore de espécies onde é possível unir um conjunto de árvores de genes individuais (Heled & Drummond, 2009). Este método estima a probabilidade de diferentes genealogias estarem relacionadas em um mesmo ponto no passado, isto é, um ponto em que as genealogias coalescem. Uma árvore de espécies é capaz de estimar as relações ancestrais, o tempo de divergência entre os táxons e a história do tamanho populacional (Heled & Drummond, 2009), fundamentais para inferir os processos que moldaram a atual distribuição dos táxons.

Além de contribuir para o entendimento da história evolutiva e padrões de diversificação, a filogeografia também pode ser útil no campo da conservação e da taxonomia, pois este tipo de análise permite que sejam identificadas populações geneticamente distintas e que podem estar sob forte ameaça ou que possuam tamanhos populacionais reduzidos. Além disso, estudos filogeográficos também têm revelado linhagens desconhecidas ou pouco estudadas (Miyaki, 2009).

Os padrões de diversidade do Neotrópico assim como os processos que deram origem à sua diversidade ainda são pouco conhecidos (Ribas *et al.*, 2005) ou são controversos, razão pela qual inúmeros mecanismos para elucidar sua origem têm sido propostos (Haffer, 1969; Wiens *et al.*, 2011; Salisbury *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2012; Smith *et al*., 2013). Inúmeras hipóteses foram formuladas para explicar a origem dos padrões de diversificação, e entre várias delas estão, por exemplo, a hipótese dos rios como barreiras (Wallace, 1852), hipótese dos museus (Fjeldsa *et al.*, 1999) e hipótese do gradiente ecológico (Smith *et al.*, 1997). Por outro lado, é possível que grande parte desta diversidade tenha se originado através de processos geotectônicos do Terciário e dos ciclos glaciais do Quaternário (Rull, 2008).

Uma das principais hipóteses sugerida para explicar a diversificação no neotrópico durante o Quaternário é a hipótese dos refúgios florestais (Haffer, 1969; Vanzolini & Willians, 1970; Brown & Ab'Saber, 1979). Essa teoria considera que durante os ciclos glaciais em que o clima era mais seco, as florestas se retraíram a fragmentos isolados enquanto durante os períodos interglaciais, mais úmidos, se expandiram (Bigarella & Andrade, 1965; Haffer, 1969, 1974, 1987; Vanzolini & Willians, 1970; Prance, 1974; Tricart, 1974; Mayr & O'Hara, 1986), permitindo a especiação alopátrica de diversos organismos florestais.

A ampla distribuição geográfica de *Pionus maximiliani* se sobrepõe virtualmente a áreas de diversos biomas como a Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Chaco. Entretanto, *P. maximiliani* é uma espécie associada às áreas florestais (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998) e, portanto, pode representar um complexo de espécies que pode ter tido

sua distribuição geográfica moldada pelo dinamismo da paisagem florestal durante o Quaternário. Assim, a análise filogeográfica deste grupo permitirá testar a correspondência entre grupos filogenéticos e morfológicos e além disso, testará se o padrão filogeográfico encontrado pode ser explicado pela teoria dos refúgios pleistocênicos.

2. Objetivos

Os objetivos deste trabalho foram revisar a taxonomia do complexo *Pionus maximiliani* usando caracteres morfológicos, vocais e moleculares para delimitar as espécies válidas além de realizar uma análise filogeográfica para inferir a história evolutiva e biogeográfica dos táxons encontrados.

3. Material e Métodos

3.1. Morfologia e morfometria

Foram analisados trezentos e vinte e seis espécimes taxidermizados de *Pionus maximiliani* pertencentes às seguintes coleções ornitológicas: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de Biologia Mello Leitão (MBML), Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (MCNA), Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN), Louisiana State University Museum of Natural Sciences (LSUMZ), American Museum of Natural History (AMNH), Harvard University Museum of Comparative Zoology (MCZ), Burke Museum of Natural History (UWBM), Carnegie Museum of Natural History (CM), University of Kansas Natural History Museum (KUNHM), Smithsonian National Museum of Natural History (USNM), Yale Peabody Museum of Natural History (YPM), Western Foundation of Vertebrate Zoology (WFVZ), Rijksmuseum van Natuurlijke Historie (RMNH), Royal Belgian Institute of Natural Sciences (RBINS) e Muséum National d`Histoire Naturelle (MNHN) (Tabelas 1, 2, Apêndice A). Das coleções mencionadas algumas não puderam ser visitadas pessoalmente de modo que a análise dos espécimes foi realizada através de fotografias. Este foi o caso das seguintes coleções: MPEG, MBML, UFMG, MCNA, UWBM, CM, KUNHM, USNM, YPM e WFVZ.

Do total de exemplares analisados, cento e sessenta e cinco compreendiam machos, cento e dez eram fêmeas e cinquenta e um eram indivíduos de sexo indeterminado. Estes espécimes foram examinados em relação à coloração da plumagem e à morfometria. No estudo da plumagem, a coloração foi analisada através da codificação de cores utilizando o catálogo de Smithe (1975), tendo sido examinadas as principais regiões do corpo da ave (*e.g.* ventre, dorso, píleo, peito, asa, cauda, etc).

Para os caracteres morfométricos, foram mensuradas as medidas de largura do bico na altura da base e os comprimentos de cúlmen exposto, cauda, tarsometatarso e asa. As medidas de comprimento de cúlmen, tarso, cauda e largura de bico foram realizadas com auxílio de um paquímetro digital (precisão 0,05 mm) enquanto o comprimento de asa foi medido com auxílio de uma régua milimetrada (precisão 0,1 mm). Todas essas medidas foram tomadas seguindo as descrições presentes em Baldwin *et al.* (1931). Espécimes e/ou regiões de espécimes que estivessem danificadas não foram mensurados.

As medidas morfométricas foram submetidas à análise descritiva, onde foram extraídos valores mínimos, máximos, médias, variâncias e desvios padrão. As tabelas 1 e 2 (Apêndice B) apresentam os resultados das análises descritivas considerando os táxons propostos pela revisão taxonômica para o conjunto de medidas de exemplares adultos e juvenis, respectivamente.

Todos os conjuntos de medidas morfométricas foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk para verificação de normalidade, pois segundo Ghasemi & Zahediasl (2012), o teste de Shapiro-Wilk é um teste robusto, podendo ser aplicado independentemente do tamanho amostral. A normalidade foi então verificada em cada grupo morfológico e em cada sexo separadamente.

Foi empregado o teste de Levene para avaliar a homogeneidade das variâncias e além disso, a existência de dimorfismo sexual em cada variável e em cada grupo foi testada através dos testes *t* de Student e de Mann-Whitney nos conjuntos de dados de distribuição normal e de distribuição não paramétrica, respectivamente. Estes mesmos testes também foram empregados para a comparação par a par das médias entre os grupos morfológicos encontrados. O valor crítico adotado em todos os testes foi o de α=0,05.

Para avaliar a diagnosticabilidade dos caracteres morfométricos como um todo, foram empregadas a Análise Discriminante Linear (*Linear Discriminant Analysis* - LDA), a Análise de Componentes Principais (*Principal Component Analysis* – PCA) e a Análise de Variância Multivariada (MANOVA). Tanto a PCA quanto a LDA são análises que utilizam a transformação linear na redução dimensional mas enquanto a PCA visa encontrar os

componentes principais que maximizam a variância dos dados, a LDA computa os valores discriminantes lineares que representam os eixos que maximizam a separação entre as múltiplas classes.

A relação entre o tamanho e a distribuição geográfica, predizendo o padrão clinal sugerido por Smith (1960) e Darrieu (1983), foi avaliada através de testes de correlação e de regressão linear simples utilizando a comparação entre cada variável morfométrica e a latitude.

Todos os testes estatísticos acima mencionados foram executados no SPSS Statistics 24.0 (IBM Corp, Armonk, NY) à exceção da LDA, conduzida no programa PAST 3.0 (Hammer, 2012).

3.2. Análise de registros fotográficos

Os registros fotográficos da plataforma online WikiAves (www.wikiaves.com.br) foram consultados visando o auxílio na confirmação da ocorrência e identidade dos táxons, com atenção especial a localidades pouco ou não amostradas pelos espécimes de museu. Esta análise foi realizada de maneira complementar e os registros mais relevantes são listados na tabela 6 do apêndice A.

3.3. Análise filogeográfica

3.3.1. Extração de DNA e obtenção de sequências

Para este estudo foram utilizadas trinta e cinco amostras para obtenção de material genético, compreendendo tecido muscular e sangue procedentes das seguintes instituições: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Kansas University Natural History Museum (KUNHM), Burke Museum (UWBM), Louisiana State University Museum of Natural Sciences (LSUMZ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI), Museu de Biologia Mello Leitão (MBML), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Parque Municipal “Quinzinho de Barros” (PMQB), CETAS Maceió (MAC), Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUCMG) e Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) (Tabela 3, Apêndice A). Também foram incorporadas seis sequências de *P. maximiliani* disponíveis no GenBank referentes aos marcadores mitocondriais ND2 e cytb (números de acesso: EF517622, EF517623, EF517624, EF517657, EF517658, EF517659).

Duas espécies de *Pionus* foram escolhidas para serem usadas como grupo externo tendo como base os dados da filogenia do gênero *Pionus* publicado por Ribas *et al.*, (2007). Os táxons selecionados e utilizados foram: *Pionus fuscus, P. sordidus e P. menstruus*.

Seguindo o conceito da filogeografia multilocus, quatro genes foram escolhidos: os genes mitocondriais cyt b (citocromo b, 1140 pb) e ND2 (nicotinamida desidrogenase subunidade 2, 1041 pb) e dois íntrons nucleares, dois deles de herança autossômica, TGFB2 (fator transformador de crescimento 2, 570 pb) e BF5 (beta fibrinogênio 5, 584 pb).

As extrações de DNA foram realizadas utilizando o kit comercial de extração Invitrogen PureLink® Genomic DNA, seguindo o protocolo padrão de extração de amostras de tecido e sangue fornecido no próprio kit. A amplificação dos fragmentos de genes através de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) foi realizada utilizando os protocolos (modificados) de Brumfield *et al*., 2007 (ND2 e BF5), Ribas *et al.*, 2007 (cyt b) e Wright *et al.*, 2008 (TGFB2). As reações de PCR foram feitas em volumes de 20 uL para TGFB2 e 25 uL para os demais genes com temperaturas de anelamento de 60°C (TGFB2), 50°C ou 48°C (ND2), 48,3°C (cyt b) e 58°C (BF5). A relação dos primers utilizados para cada marcador é apresentada na tabela 7 assim como os protocolos de PCR são detalhados na tabela 8, ambas no Apêndice A.

O sequenciamento foi realizado através do ABI Prism BigDye Terminator Cycle. A edição das sequências foi realizada com o auxílio do Geneious Pro 9.1 (Kearse *et al.*, 2012) enquanto os alinhamentos foram realizados no MAFFT 7.3 (Katoh & Standley, 2013) empregando o método de alinhamento global, de maior acurácia (G-INS-i). Cada alinhamento resultante foi visualmente inspecionado a fim de corrigir possíveis erros.

As sequências dos genes nucleares tiveram suas fases haplotípicas estimadas através do algoritmo do PHASE (Stephens *et al.*, 2001) e a recombinação foi testada através do teste de PHI. Estas etapas foram conduzidas no DNASP 5.0 (Librado & Rozas, 2009) e no SplitsTree 4.0 (Huson & Bryan, 2006), respectivamente. Os parâmetros usados no faseamento foram: 1000 interações, 2 thinning intervals, burn-in de 100 e retenção dos haplótipos com probabilidade mínima de 90%.

3.3.2. Análise filogenética

Os modelos de substituição de nucleotídeos foram selecionados para cada marcador através do jModeltest 2.1.4 (Darriba *et al*., 2012) utilizando os parâmetros de cinco esquemas de substituição, busca de árvores através do método de SPR e escolha do melhor modelo

baseado no critério de informação de Akaike, AIC (Akaike, 1974). Nos conjuntos de dados concatenados, as buscas pelos modelos foram realizadas de maneira particionada. A partição por códon e por gene foi empregada no conjunto mitocondrial de genes, ao contrário do conjunto nuclear em que foi empregada somente a partição por gene, pois os marcadores escolhidos compreendem regiões do genoma não codificante (introns).

A busca pelos modelos de substituição particionados foi realizada através do programa PartitionFinder 2.1.1 (Lanfear *et al.*, 2016) usando o critério de informação de Akaike corrigido (AICc) devido a não recomendação do uso do AIC (Lanfrear, 2016, com. pes.). Duas corridas foram executadas usando os modos de *linked branches* e o de *unlinked branches.* Os resultados obtidos foram então comparados, tendo sido escolhidos aqueles que apresentaram menor índice de AICc. Tanto os dados mitocondriais quanto os nucleares apontaram para a seleção de modelos por *linked branches*.

Os modelos de evolução selecionados para cada gene individualmente foram: TRN+I (cytb), TRN+I e GTR+I (ND2, PhyML e Mr. Bayes, respectivamente), HKY (BF5), TrN+G e HKY+I (TGFB2, PhyML e Mr. Bayes, respectivamente). No caso das partições foram selecionados os seguintes esquemas: SYM+G (cytb codon 1), HKY+I (cytb codon 2), GTR+I+G (ND2 codon 3 e cytb codon 3), GTR + G (ND2 codon 1) e HKY+I (ND2 codon 2), para o concatenado mitocondrial e HKY e GTR+I (1ª e 2ª partições, respectivamente) para o nuclear.

As árvores filogenéticas foram inferidas através das metodologias de Máxima Verossimilhança (MV) e inferência Bayesiana, executando os programas PhyML (Guidon *et al.*, 2005), RAxML (Stamatakis, 2014) e MrBayes 3.2 (Ronquist *et al*., 2012) para os dados individuais de genes (MV), concatenados (MV) e para todas as árvores por inferência bayesiana, respectivamente. As corridas do RAxML e MrBayes foram realizadas através do Cipres Science Portal (Miller *et al*., 2010).

Foram realizadas três réplicas para cada árvore sempre aplicando os mesmos parâmetros. Nas análises usando o PhyML usou-se 1000 réplicas de bootstrap, BIONJ como método de busca das árvores iniciais e SPR para melhoria de árvore. Já os parâmetros utilizados nas corridas do RaxML foram: busca pela árvore de melhor *score*, 1000 réplicas de bootstrap, critério de bootstrap auto MRE e modelo GTR gamma. Na inferência bayesiana, aplicaram-se corridas com 50.000.000 de gerações, 4 cadeias, 2 corridas simultâneas, burn-in de 25%, sump e sumt de 20% e topologias amostradas a cada 1000 gerações.

A fase estacionária de cada corrida gerada através da inferência bayesiana foi avaliada através dos valores de ESS (*effective sample size*, valor >200) para cada parâmetro utilizado além da análise visual do traço, ambos realizados com auxílio do Tracer 1.6 (Rambaut & Drummond, 2007). A visualização das árvores e edição inicial foi realizada com o auxílio do FigTree (Rambaut, 2007).

3.3.3. Árvore de espécies e datação molecular

A árvore de espécies (*species tree*) foi estimada com o auxílio do BEAST 1.8.0 usando a opção *BEAST (Drummond *et al.*, 2012). As árvores foram inferidas usando o relógio do tipo *Lognormal relaxed clock* e o modo *Yule Process* e além disso, foram utilizadas as taxas de substituição de 0,0105 para cytb (Weir & Schluter, 2008), 0,0125 para ND2 (Smith & Klicka, 2010) e 0,00135 para os genes nucleares BF5 e TGFB2 (Ellegren, 2007). Três corridas independentes foram empregadas usando cem milhões de gerações e amostragem a cada 10.000 gerações.

A eficácia das corridas do *BEAST foi avaliada através dos valores de ESS (valores maiores que 200) através do Tracer 1.6 (Rambaut & Drummond, 2007). Os arquivos contendo as árvores geradas pelas três corridas foram reunidos com o auxílio do LogCombiner 1.8 e posteriormente o arquivo único gerado foi exportado ao TreeAnnotator 1.8 onde usou-se burn-in de 10% para a criação da árvore final. Tanto o LogCombiner quanto o TreeAnnotator são programas que fazem parte do pacote BEAST 1.8.0 (Drummond *et al.*, 2012). O FigTree também foi usado na edição inicial da árvore gerada.

3.3.4. Análise de estrutura populacional

O desvio da neutralidade foi testado através dos testes *D* de Tajima (Tajima, 1989), *Fs* de Fu (Fu, 1997) e R_2 (Ramos-Onsins & Rozas, 2002), implementados no Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010) e no DNASP 5.0 (Librado & Rozas, 2009). O *D* de Tajima consiste em um teste que usa a comparação entre o número de sítios polimórficos e as diferenças par-a-par entre as sequências. O *Fs* de Fu se baseia na distribuição Ewens da amostra, levando em consideração o número de haplótipos diferentes do conjunto amostral enquanto o R_2 é calculado através da diferença entre o número de *singletons* e o número médio das diferenças nucleotídicas (Ramos-Onsins & Rozas, 2002).

Foram calculados os parâmetros de diversidade nucleotídica (π), diversidade haplotípica (Hd), número de haplótipos e número de sítios polimórficos (*s*) para cada gene e para cada clado e todos estes índices foram calculados com o auxílio do DNASP 5.0 (Librado & Rozas, 2009).

A análise de variância molecular (AMOVA) foi conduzida no Arlequin 3.5 (Excoffier & Lischer, 2010), testando três cenários diferentes. Para avaliar a estrutura das linhagens de *Pionus maximiliani* foram construídas redes de haplótipos para cada gene individualmente com auxílio do programa PopArt (Leigh & Bryant, 2015), empregando-se o algoritmo de TCS (Clement *et al.*, 2002) para a construção das redes.

3.4. Análise vocal

Cento e noventa e um arquivos sonoros contendo as vocalizações da espécie foram utilizados na análise vocal (Tabelas 4 e 5, Apêndice A). Estas gravações pertencem às bibliotecas digitais da Macaulay Library da Cornell University (ML), Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard da Universidade Estadual de Campinas (FNJV), Xenocanto (XC) e WikiAves (WA). Além destas gravações, foram utilizados arquivos sonoros particulares de colaboradores.

A análise vocal foi realizada com base no exame dos sonogramas (ou audioespectogramas), criados a partir do software Raven 1.4 (Bioacustics Research Program, 2014). O sonograma é a representação gráfica do som no qual o tempo é representado no eixo horizontal, a frequência no eixo vertical e a intensidade do som é representada pela escala de cinza (Charif *et al.*, 2010).

Os sonogramas foram criados utilizando as seguintes configurações: Window - Type Hann, size 512 samples, Time Grid - Overlap 50 percent, Hop size 256 samples, Frequency grid - DFT size 512 samples. Foi adotada a terminologia de Catchpole & Slater (2008) na definição dos elementos básicos que compõem as vocalizações no qual define-se uma nota como uma linha contínua no sonograma e uma sílaba como a unidade composta por uma ou mais notas.

Foram mensuradas as variáveis quantitativas de frequência pico, intervalo de frequência, largura de banda, duração, e intervalo de tempo entre notas. As variáveis de tempo foram mensuradas através da seleção no oscilograma (*waveform view*) enquanto as variáveis de frequência foram medidas através do espectro de seleção (*selection spectrum view*). A análise qualitativa que leva em consideração a composição e o formato das notas (Vielliard, 1990) também foi empregada.

As gravações obtidas foram examinadas e inicialmente separadas em duas categorias: gravações contendo chamados emitidos durante o voo e gravações que continham outros tipos de vocalizações. Esta classificação foi realizada com base nas informações existentes nos metadados dos arquivos, quando disponíveis, ou através da comparação entre vocalizações previamente classificadas e vocalizações não classificadas (sem metadados).

Os chamados de voo foram analisados através das duas perspecitvas, isto é, qualitativamente e quantitativamente, enquanto as demais vocalizações foram analisadas apenas qualitativamente. A atenção especial dada aos chamados de voo deve-se à predição de sua função diagnóstica entre espécies de acordo com alguns autores (e.g. Sick, 1997).

As variáveis quantitativas foram submetidas à estatística descritiva (valores máximos, mínimos, médios, variâncias e desvios padrão) (Tabela 5, Apêndice B). Foram empregadas a análise de variância multivariada (MANOVA) e a análise de função discriminante (*Discriminant Function Analysis* – DFA) para os caracteres quantitativos com o objetivo de testar as diferenças entre os chamados de voo entre diferentes grupos. A escolha das variáveis e dos testes aplicados foi baseada no estudo de variação vocal de Ribot *et al.* (2009). As duas análises foram conduzidas no SPSS Statistics 24.0 (IBM Corp, Armonk, NY).

3.5. Distribuição e determinação das unidades taxonômicas

Foram definidos agrupamentos com base na diagnose dada pelos caracteres morfológicos, vocais e moleculares. A definição de espécie baseou-se no conceito filogenético de espécie (Cracraft, 1983) que utiliza a diagnose como principal critério para a delimitação de espécies. Assim, populações que exibissem caracteres diagnósticos e que fossem monofiléticas seriam consideradas espécies plenas. Deste modo, seguiu-se à atribuição de nomes aos grupos, definidos de acordo com as regras estabelecidas pelo código internacional de nomenclatura zoológica (ICZN,1999). Uma lista com os sinônimos e cresônimos (seguindo a definição de Dubois, 2000) foi utilizada para descrever os nomes associados às espécies propostas.

Mapas de distribuição foram construídos utilizando os dados de coordenadas geográficas disponíveis nas etiquetas dos espécimes, metadados dos arquivos sonoros e *vouchers* das amostras de tecido ou sangue. Quando não disponíveis nas etiquetas, as coordenadas dos espécimes de museu foram obtidas com o auxílio dos *gazetteers* ornitológicos da Argentina (Paynter, 1995), Brasil (Paynter & Traylor, 1991), Bolívia (Paynter, 1992) e Paraguai (Paynter, 1989). Também foram utilizados dados do website fallingrain

(http://fallingrain.com) e Google Earth para recuperar as coordenadas geográficas de dados sem informação. Todos os mapas foram construídos com o uso do software QGis 2.2.

4. Resultados

4.1. Morfologia

Dezoito carateres morfológicos foram analisados entre eles quinze caracteres de coloração de plumagem e três caracteres relacionados às partes nuas. De acordo com Howell *et al.* (2003), os membros da família Psittacidae apresentam estratégia de muda do tipo Básica Complexa (ou *Complex Basic Strategy* – CBS), caracterizada pela existência de três estágios de plumagem ao longo da vida: plumagem juvenil, plumagem formativa e plumagem de adulto. A análise dos caracteres de plumagem revelou uma grande variação no padrão de plumagem, razão pela qual buscou-se identificar e caracterizar cada um dos três estágios de plumagem. A identificação destes estágios foi baseada nas descrições disponíveis na literatura (e.g. Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998).

A análise permitiu o reconhecimento de dois grupos morfológicos consistentes que serão tratados daqui em diante como grupos 1 e 2 que correspondem às populações do leste e oeste da distribuição de *Pionus maximiliani*, respectivamente (ver figura 1, mapa de distribuição do complexo). Os padrões encontrados para cara caráter em cada um dos três tipos de plumagem são descritos a seguir.

4.1.1. Plumagem de adultos

C1- Margem das penas da fronte e do píleo

Dois estados foram codificados para a coloração da margem das penas da fronte e píleo: (1) azul violeta claro (Flaxflower Blue - 170C) observado nos indivíduos do grupo 1 e (2) roxo real (Royal Purple - 172A) visto nos indivíduos do grupo 2 (Figura 2).

C2- Píleo

Foram observados dois estados na coloração do píleo. O estado (1) corresponde à cor verde (Parrot Green - 260) vista no grupo 1 enquanto o estado (2), o verde-oliva (Parrot Green - 260 + Yellowish Olive Green - 50), é observado no grupo 2 (Figura 2).

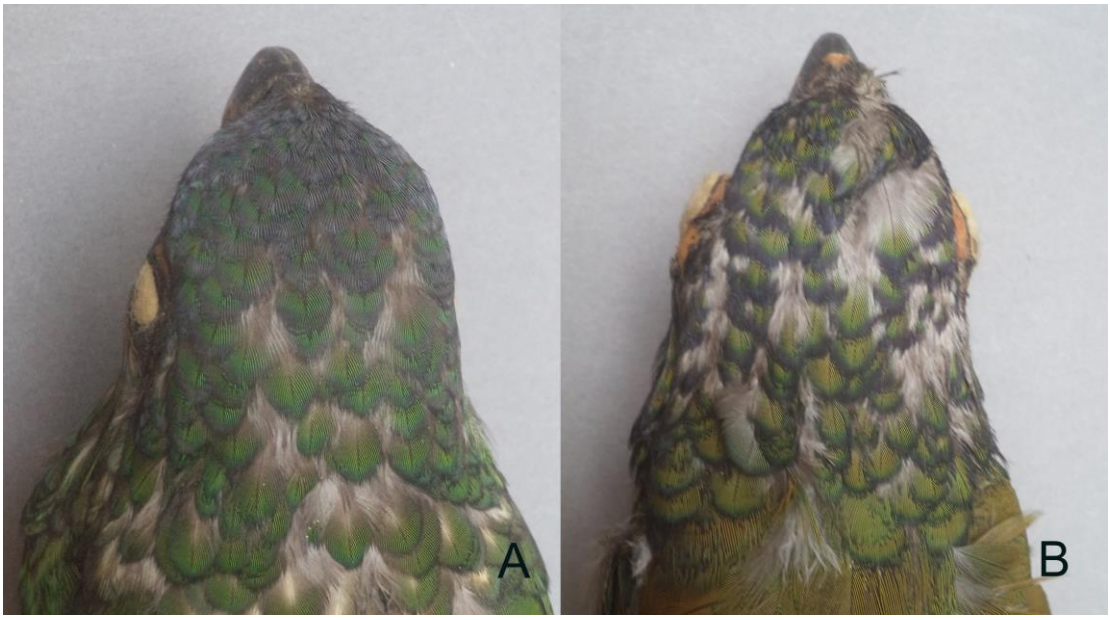

Figura 2 - Detalhe da cabeça mostrando os padrões de coloração do píleo e margens das penas. A- padrão encontrado nos indivíduos do grupo 1, píleo verde com margem das penas azul violeta claro (AMNH 188918), e B- padrão encontrado no grupo 2, píleo verde-oliva com margem das penas roxas (AMNH 140667).

C3- Auriculares

Na região auricular também foram verificados dois padrões de coloração: (1) verde-oliva (Parrot Green - 260 + Yellowish Olive Green - 50) observado nos exemplares do grupo 1 e (2) oliva (Yellowish Olive Green - 50), observado no grupo 2 (Figura 3).

C4- Mento

Os dois estados de caráter encontrados para o mento são: (1) verde (Parrot Green – 260) exibido pelos exemplares do grupo 1 e (2) oliva (Yellowish Olive Green - 50) exibido pelos indivíduos do grupo 2 (Figura 3).

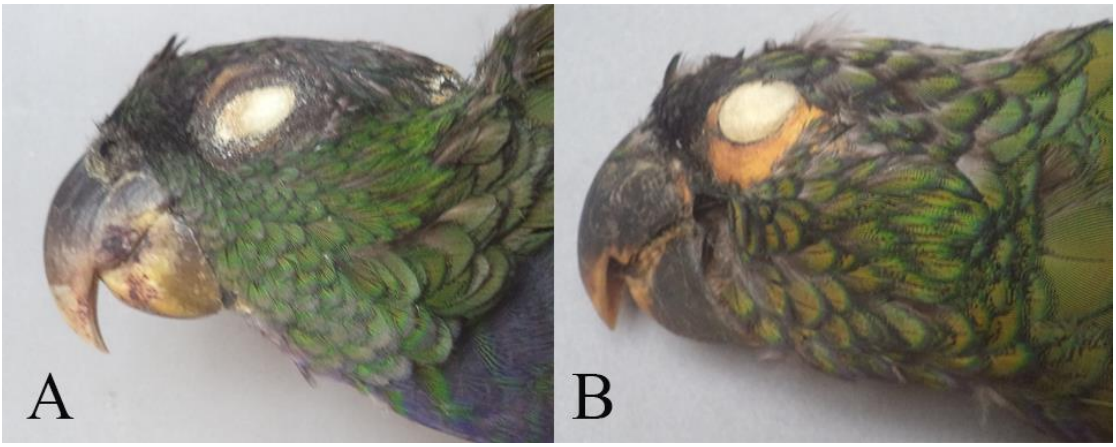

Figura 3 - Vista lateral da cabeça mostrando os padrões do mento, auriculares, bico e anel perioftálmico. A- padrão do grupo 1, auriculares verde-oliva, mento verde, maxila predominantemente escura,

mandíbula predominantemente amarelada, anel perioftálmico escuro (LSUMZ 63284) e B padrão observado no grupo 2, auriculares e mento oliva, maxila e mandíbula predominantemente escuras e anel perioftálmico claro e extenso (AMNH 140664).

C5- Garganta e peito

Duas tonalidades foram observadas na faixa colorida que se estende da garganta ao alto do peito dos indivíduos de *P. maximiliani*. O padrão (1) verificado no grupo 1 é caracterizado pela coloração azul violeta (Campanula - 71), diferente do que é verificado no grupo 2, (2) cuja cor é roxo real (Royal Purple – 172A) (Figura 4).

C6- Ventre e coxas

O exame da coloração do ventre e coxas não revelou variação geográfica, tendo sido verificado somente um padrão de cor, citrino (Citrine - 51) visto em ambos os grupos (Figura 4).

Figura 4 - Vista ventral dos espécimes mostrando a variação no padrão de cor da faixa da garganta e peito, ventre e coxas. A- padrão visto no grupo 1, peito azul violeta, ventre e coxas citrino (LSUMZ 69178), e B- padrão visto no grupo 2, peito roxo, ventre e coxas citrino (AMNH 475478).

C7- Manto

No caráter cor do manto indivíduos do grupo 1 exibem o manto verde (Parrot Green – 260) (1), enquanto o grupo 2 exibe o manto oliva (Yellowish Olive Green - 50) (2) (Figura 5).

C8- Dorso

Novamente dois estados de caráter foram encontrados para cor do dorso. Espécimes do grupo 1 exibem dorso verde-oliva (Parrot Green – 260 + Yellowish Olive Green – 50) (1) já os do grupo 2 exibem coloração do dorso oliva (Yellowish Olive Green – 50) (2) (Figura 5).

C9 - Uropígio e supracaudais

Os dois estados encontrados correspondendo aos grupos 1 e 2 foram: (1) verde-oliva Parrot Green - 260 + Yellowish Olive Green (50) e (2) oliva (Yellowish Olive Green - 50), respectivamente (Figura 5).

Figura 5 - Vista dorsal mostrando a coloração das regiões do manto, dorso e uropígio. A- grupo 1, manto verde, dorso e uropígio verde-oliva (MZUSP 24511) e B- grupo 2, manto, dorso e uropígio oliva (AMNH 475480).

C10- Escapulares, pequenas e médias coberteiras

A análise desta região das asas não revelou variação geográfica e apenas a cor oliva (Yellowish Olive Green – 50) foi observada (Figura 6).

C11- Infracaudais

Assim como o caráter anterior não foi constatada variação geográfica na coloração das infracaudais e, portanto, a cor exibida por todos os exemplares é vermelha (Spectrum Red - 11).

C12- Primárias e Secundárias

Outro caráter que não é útil na diagnose das populações, a coloração das primárias e secundárias não exibe variação. Todos os espécimes adultos exibem o verde escuro (Parrot Green - 160) (Figura 6).

C13- Terciárias e grandes coberteiras da asa

Dois estados puderam ser verificados neste caráter: (1) o verde (Parrot Green - 260) e (2) o verde oliva (Parrot Green - 260 + Yellowish Olive Green - 50), correspondendo aos grupos 1 e 2, respectivamente (Figura 6).

Figura 6 - Vista lateral exibindo os padrões de coloração encontrados nas asas. A- grupo 1, escapulares, pequenas e médias coberteiras oliva, terciárias e grandes coberteiras verdes, secundárias e primárias verde escuro (LSUMZ 63284) e B- grupo 2, escapulares, pequenas e médias coberteiras olivas, terciárias e grandes coberteiras verde-oliva, secundárias e primárias verde escuro (LSUMZ 35787).

C14- Retrizes centrais e vexilos internos das retrizes laterais

O exame do caráter 14 também revelou ausência de variação de maneira que somente o verde (Parrot Green - 260) foi observado nos espécimes.

C15- Vexilos externos das retrizes laterais

Mais um caráter não informativo na definição dos grupos morfológicos. A única cor observada nos vexilos externos das retrizes laterais foi o azul (Smalt Blue - 170).

C16- Anel perioftálmico

Dois padrões bem marcados puderam ser identificados no caráter anel perioftálmico: (1) anel escuro, encontrado no grupo 1 e (2), anel claro e extenso, presente nos indivíduos do grupo 2 (Figura 3).

C17- Maxila

O padrão de cor encontrado na maxila é a base escura e extremidade amarela. Esse é o único padrão encontrado, observado em ambos os grupos (Figura 3).

C18- Mandíbula

O último caráter morfológico examinado, compreende dois estados distintos: (1) maxila inferior predominantemente amarelada observada no grupo 1 e (2) mandíbula predominantemente escura verificada nos indivíduos do grupo 2 (Figura 3).

4.1.2. Plumagem formativa

De acordo com Howell *et al.* (2003), a plumagem formativa é caracterizada como qualquer plumagem não básica, ou seja, não equivalente à plumagem exibida por indivíduos adultos, presente no primeiro ciclo de muda e ausente nos ciclos subsequentes.

O padrão de plumagem formativa parece ser bastante semelhante à plumagem dos adultos, com coloração das áreas do ventre e dorso similares. Aqui são descritos somente os caracteres que exibiram diferenças em relação aos padrões observados em espécimes com plumagem adulta. Portanto, alguns dos caracteres descritos na seção anterior foram omitidos. É importante ressaltar que os caracteres distintos deste tipo de plumagem foram vistos tanto em exemplares machos quanto em exemplares fêmeas, excluindo a possibilidade do dimorfismo sexual de plumagem.

C1 – Margem das penas da fronte e do píleo

Indivíduos do grupo 1 apresentam as margens das penas de coloração mais clara que a encontrada nos adultos, tendo sido observada a cor lavanda (Lavender - 77) (1). Por outro lado, os exemplares do grupo 2 exibem as margens das penas de coloração muito semelhante a dos adultos, violeta (True Violet – 172) (2) (Figura 7).

C2- Píleo

O exame da região do píleo revelou a existência de dois estados de caráter onde novamente as cores encontradas são mais claras que as correspondentes na plumagem de adulto. O padrão (1) corresponde ao verde claro (Parrot Green – 60) e é encontrado no grupo 1 enquanto o padrão (2) corresponde ao verde (Parrot Green - 260), encontrado nos indivíduos do grupo 2 (Figura 7).

Figura 7 – Detalhe da cabeça mostrando os padrões de coloração do píleo e das margens das penas em indivíduos em plumagem formativa. A- grupo 1, píleo verde claro, margem das penas lavanda (AMNH 475470) e B- grupo 2, píleo verde, margem das penas violeta (LSUMZ NKM 1771).

C3- Auriculares

Os dois estados de caráter encontrados para a coloração das auriculares foram: (1) verde claro oliváceo (Parrot Green – 60 + Yellowish Olive Green - 50) visto no grupo 1 e (2) verde (Parrot Green – 260) exibido pelo grupo 2 (Figura 8).

C4- Mento

Os dois estados codificados para cor do mento são: (1) verde claro (Parrot Green – 60) exibido pelo grupo 1 e (2) verde (Parrot Green – 260) exibido pelo grupo 2 (Figura 8).

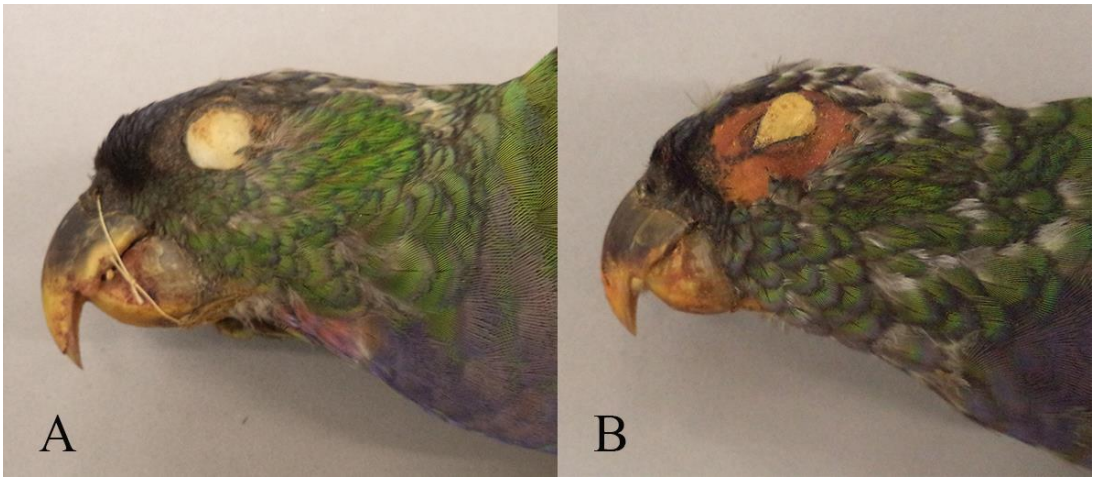

Figura 8 - Vista lateral da cabeça mostrando os padrões de coloração do mento, auriculares e bico em indivíduos em plumagem formativa. Em A- grupo 1, auriculares verde-oliva claro, mento verde claro, bico semelhante ao que é encontrado nos espécimes adultos (MZUSP 51823) e B- grupo 2, auriculares e mento verde-oliva, maxila majoritariamente escura e mandíbula completamente amarela (MZUSP 30159).

C5- Garganta

Três estados de caráter foram identificados. O primeiro estado (1) corresponde ao rosa vináceo (Vinaceous - 3) observado no grupo 1, o segundo estado (2) é caracterizado pela cor rosa rubi (Ruby – 10), verificado nos exemplares do grupo 2 enquanto o terceiro estado (3) foi observado somente em indivíduos do Maranhão, rosa flesh (5 – Flesh Color). Os três padrões são ilustrados na figura 9.

C6 - Peito

Três estados de coloração do peito puderam ser verificados. No grupo 1, os espécimes exibem a cor azul lavanda (Lavender Blue – 170D). Já os indivíduos do grupo 2 exibem coloração idêntica a dos adultos, roxo real (Royal Purple – 172A) (2). O terceiro padrão (3) é exibido somente pelos espécimes do Maranhão cujo peito é azul Veneza (Venetian Blue – 168B) (Figura 9).

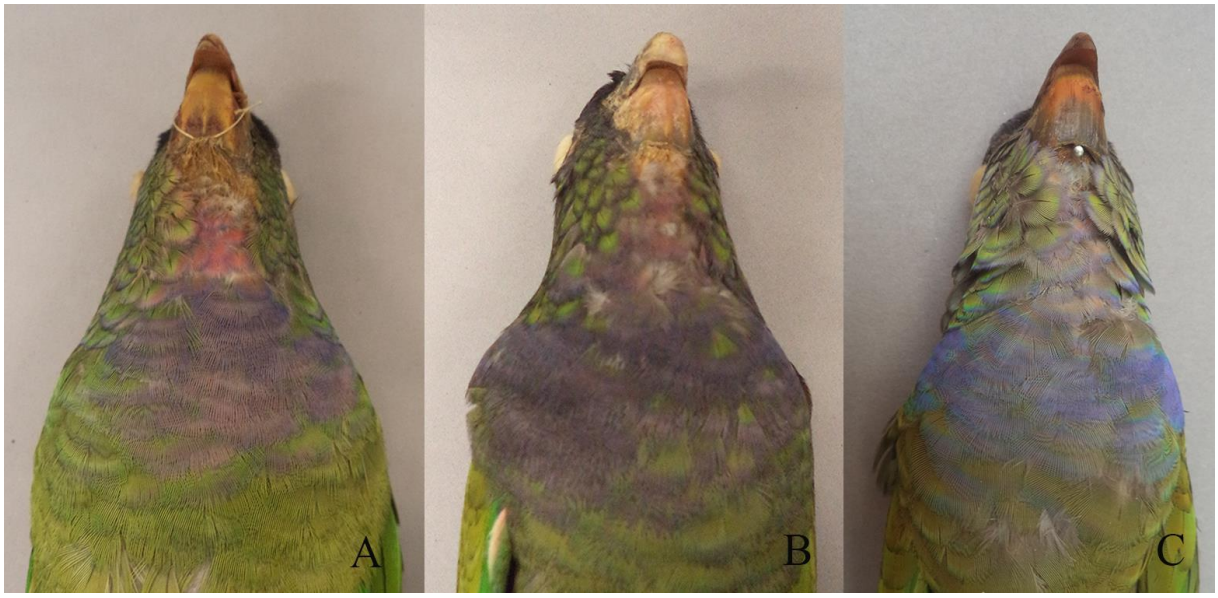

Figura 9 – Detalhe do peito e garganta de indivíduos em plumagem formativa. A- grupo 1, garganta rosa vináceo, peito azul lavanda (MZUSP 51823), B- grupo 2, garganta rosa rubi, peito roxo (MZUSP 30159) e C- garganta rosa flesh, peito azul veneza (AMNH 241853).

C7- Mandíbula

Apenas um estado foi verificado neste caráter. Os indivíduos do grupo 2 exibem mandíbula amarelada contrastando com o padrão enegrecido que é observado nos adultos. Esse padrão é idêntico ao que é exibido nos espécimes adultos do grupo 1 que, portanto, não apresenta variação entre os dois estágios de plumagem (Figura 8).

4.1.3. Plumagem juvenil

A plumagem juvenil é considerada a primeira plumagem básica de uma ave, definida como a primeira cobertura de penas verdadeiras (i.e. penácea), incluindo as penas de voo (Palmer, 1972; Howell *et al.*, 2003). Segundo Jenni & Winkler (1994), o padrão de plumagem juvenil em aves que apresentam a estratégia de muda básica complexa é geralmente mais pobre na cabeça em comparação à plumagem dos adultos.

Neste estágio de plumagem foram encontradas as diferenças mais contrastantes em relação à plumagem dos adultos. Foram omitidas aqui as descrições dos padrões de caracteres que não são distintos dos padrões observados na plumagem formativa.

C1 – Fronte e margens das penas do píleo

Em ambos grupos foram encontrados exemplares que exibiam penas de cor vermelha na fronte, concordando com o padrão descrito em Forshaw & Cooper (1989) e Arndt (1996) embora não tenha sido encontrado nenhum indivíduo com a fronte completamente vermelha. O píleo destes indivíduos não exibe as margens das penas de coloração conspícua como a observada nas demais fases de plumagem. Estes padrões foram observados tanto em indivíduos do grupo 1 quanto em indivíduos do grupo 2 (Figura 10).

C2- Píleo

Apenas um estado foi encontrado neste caráter, a cor verde-clara (Parrot Green – 60) que pode ser vista nos espécimes ilustrados na figura 10.

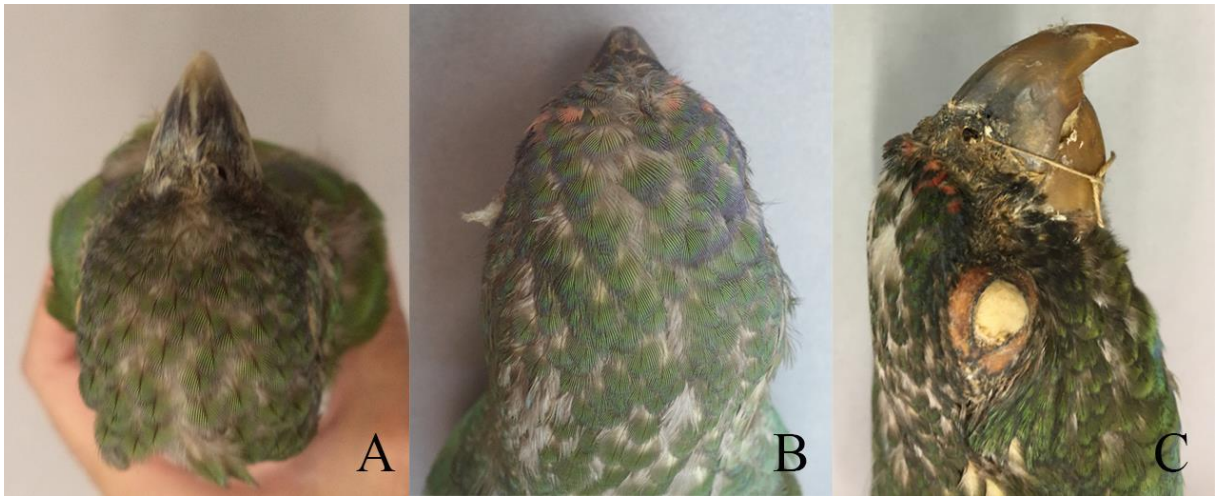

Figura 10 - Fronte e píleo de exemplares juvenis. A- exemplar com píleo completamente verde (MZUSP 14016), B- exemplar com píleo verde em processo de muda apresentando penas do píleo margeadas de azul (MCZ 177338) e C- detalhe lateral mostrando as penas avermelhadas na fronte (MZUSP 36768).

C3 – Auriculares e Mento

Indivíduos do grupo 1 exibem auriculares e mento mais claros, padrão verde claro (Parrot Green - 60) (1). Já os indivíduos do grupo 2 exibem a cor verde (Parrot Green – 260) (Figura 11).

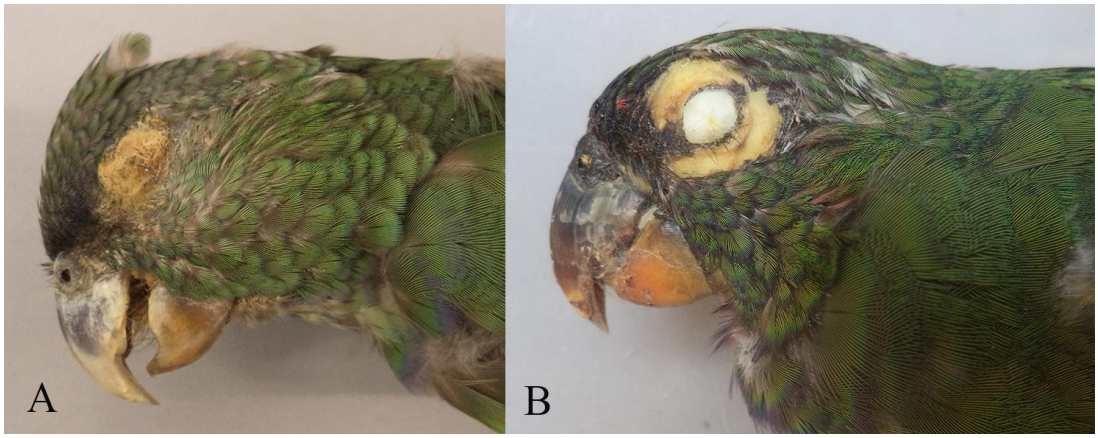

Figura 11 – Vista lateral da cabeça mostrando o padrão de coloração do mento e auriculares em indivíduos juvenis. A- grupo 1, auriculares e mento verde claro (MZUSP 14016) e B- grupo 2, auriculares e mento verdes (LSUMZ 168763).

C4 – Manto, dorso, uropígio, supracaudais, escapulares, terciárias e pequenas, médias e grandes coberteiras das asas

As partes superiores dos juvenis são distinguíveis dos adultos por serem mais claras e não possuírem o tom o oliváceo. Somente um estado foi verificado em todos os indivíduos juvenis cuja cor é verde (Parrot Green – 260) (Figura 12), não havendo variação geográfica entre diferentes grupos.

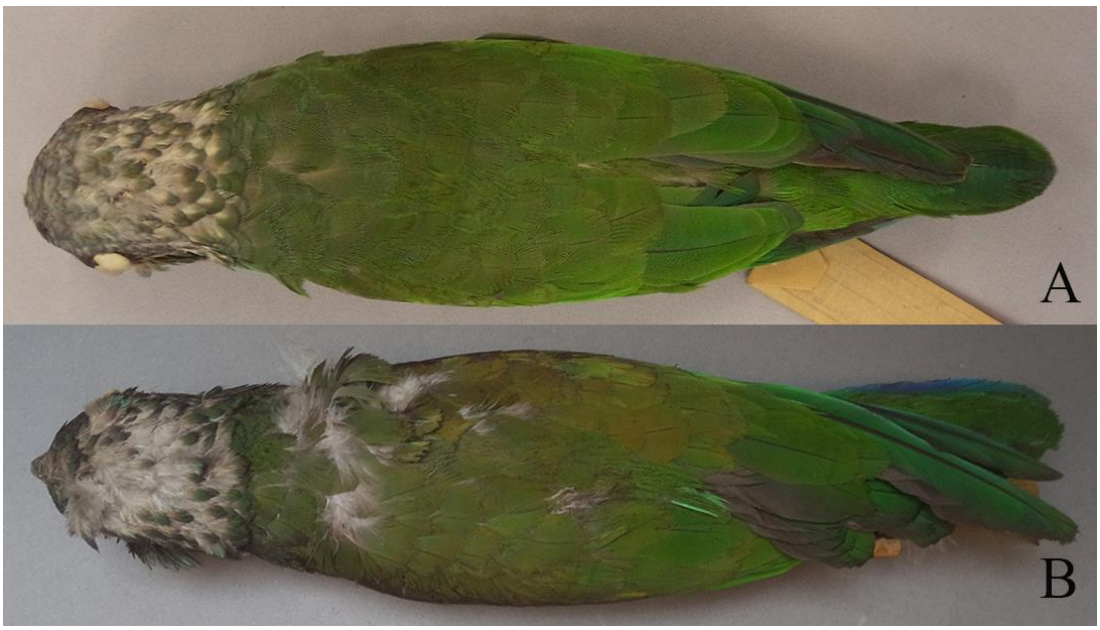

Figura 12 – Vista dorsal dos exemplares juvenis mostrando padrão de coloração do manto, dorso e asas. A- grupo 1, verde (MZUSP 41532) e B- grupo 2, verde (AMNH 140668). O exemplar A já apresenta a fronte e parte do píleo com penas marginadas de lavanda enquanto B apresenta algumas penas de cor

oliva no lado direito (superior), indicando que os espécimes já se encontravam em transição de plumagem juvenil à plumagem formativa.

C5- Peito e ventre

Diferentemente do que é visto nos outros dois estágios de plumagem, os juvenis não exibem a característica faixa colorida do alto do peito. Assim, esta região é completamente verde, idêntico ao ventre, que por sua vez não é oliváceo. Em ambos os grupos a cor encontrada é a verde lima (Lime Green – 159) (Figura 13).

Figura 13 - Vista ventral de espécimes juvenis mostrando padrão do peito, ventre e coxa. A- grupo 1 (MZUSP 14016) e B- grupo 2 (LSUMZ 168763), ambos apresentando coloração das partes inferiores verde lima.

C6- Escapulares, coberteiras médias e terciárias das asas

A região das asas, com exceção das primárias e secundárias é também mais clara e não exibe o verde-oliva característico dos adultos. No entanto, este caráter não exibe variação geográfica e por isso tanto os espécimes do grupo 1 quanto do grupo 2 exibem a cor verde (Parrot Green 260) ilustrada na Figura 14.

Figura 14 – Padrão de coloração das asas encontrado em indivíduos juvenis, escapulares, pequenas, médias e grandes coberteiras, terciárias e secundárias verdes, primárias e secundárias verde escuras (MZUSP 34496).

4.1.4. Indivíduos de morfologia intermediária

A análise morfológica também revelou a existência de indivíduos que apresentam caracteres intermediários entre os dois grupos morfológicos definidos. Estes indivíduos são procendentes das áreas do norte de Goiás (MZUSP 94571 e 94572), sul do Tocantins (MNRJ 3925), norte da Argentina (MACN 44072, 66770 e 57945) e do oeste do Paraná (MZUSP 36768, 36769, 36770, 36771, 36772 e 36773, figuras 5 e 6, apêndice D). Estes espécimes exibem anel perioftálmico claro e extenso típico dos indivíduos do grupo 2, cor do bico e coloração do peito igual ou mais próxima a encontrada no grupo 1. Exemplos destes espécimes intermediários podem ser vistos nas figuras 15 e 16.

Figura 15 – Espécime exibindo morfologia intermediária (MZUSP 94571, Campinaçu, Goiás): anel ocular claro e extenso (como encontrado no grupo 2), maxila escura e mandíbula amarelada, coloração do peito azulada (170- Smalt Blue, próxima à cor azul do grupo 1).

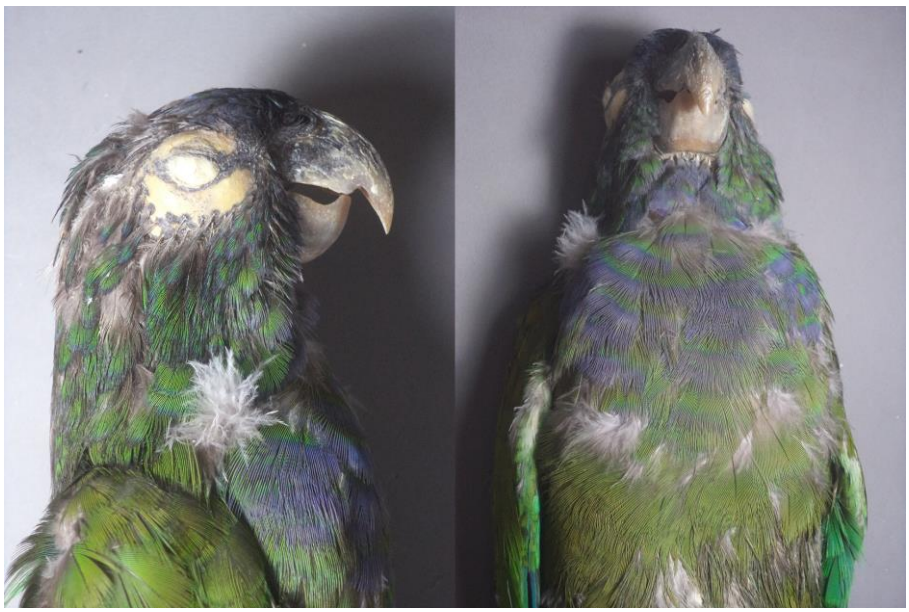

Figura 16 - Espécime exibindo morfologia intermediária (MACN 57945, Corrientes, Argentina), exibindo anel ocular claro e extenso (como no grupo 2), maxila escura, mandíbula amarelada e coloração do peito azul violeta (71 – Campanula, idêntica ao que é visto no grupo 1).

4.2. Análise de registros fotográficos

Como mencionado, a análise dos registros fotográficos priorizou registros feitos em áreas pouco amostradas pelos espécimes de museu. Em um caso particular, no estado do Maranhão, não foi possível comparar as fotografias (municípios de Caxias e Alto Parnaíba) com os padrões observados nos espécimes de museu pois as fotografias não apresentavam boa qualidade ou a posição em que o indivíduo foi fotografado não permitia a visualização da região do peito, cuja coloração dos espécimes do AMNH mostrava ser mais azulada que os demais espécimes do nordeste brasileiro. Essa comparação poderia auxiliar a inferir qual a natureza da variação de cor observada nestes espécimes.

O registro de Sergipe (Itabaiana) confirma a ocorrência da espécie para este estado pois mesmo estando inserido na área de distribuição da espécie, não há peles de museu que pudessem garantir sua ocorrência. O indivíduo fotografado em Itabaiana apresenta morfologia consistente com o grupo morfológico 1 (definido anteriormente). Para o estado do Tocantins foram observados espécimes que se assemelham a indivíduos do grupo 2 porque estes possuem anel perioftálmico branco (Lagoa da Confusão, Dianópolis, Pium). Porém, a visualização da região do peito é prejudicada nestas fotografias, não sendo possível afirmar com certeza qual padrão de coloração do peito é encontrado, o que poderia confirmar a diagnose do grupo 2. Ao contrário destes, a fotografia de Taguatinga (WA 1391884) ilustra um indivíduo com peito próximo à cor roxa, além do anel perioftálmico branco, sendo o indivíduo do Tocantins que mais se assemelha à morfologia do grupo 2. Por outro lado, nos municípios de Novo Alegre e Arraias os indivíduos fotografados claramente correspondem ao grupo morfológico 1 pois exibem anel perioftálmico escuro e apresentam o peito mais azulado.

Já a análise dos registros do estado de Goiás revelou a existência de indivíduos com morfologia similar ao dos espécimes intermediários encontrados. Nas fotografias de Água Fria de Goiás (WA 547125) e Alto Paraíso de Goiás (WA 2140937 e 1547133) os indivíduos apresentam peito azulado e anel ocular claro. Em Cavalcante e Niquelândia, as aves fotografadas também possuem o anel claro mas a cor do peito não pôde ser inferida com precisão. Em Teresina de Goiás há dois registros de bando em que todos os indivíduos exibem o anel claro, mas não é possível visualizar o peito destes indivíduos devido a distância em que a fotografia foi tirada.

Espécimes presumidamente intermediários também foram observados entre os registros de Brasília, onde novamente os indivíduos exibem peito azul e anel ocular claro (WA 2049578,

2017748, 2015962). Em contrapartida indivíduos com morfologia correspondente ao grupo 1, isto é, apresentando peito azul e anel ocular escuro também são registrados (WA 1879659, 1709863, 174614 e 3124). Da mesma forma, cinco registros do oeste do Paraná e São Paulo também representam indivíduos com morfologia intermediária. Os quatro municípios em que estes registros foram feitos, Palotina, Cianorte e Umuarama, no Paraná, e Teodoro Sampaio, em São Paulo, estão próximos entre si localizando-se na região próxima à divisa com o estado do Mato Grosso do Sul, sugerindo que este padrão morfológico pode ser comum em toda a região adjacente.

4.3. Morfometria

4.3.1. Testes de normalidade e dimorfismo sexual

As medidas morfométricas foram primeiramente submetidas a testes para verificação de normalidade, realizados com as medidas separadas por sexo e por grupo morfológico definido anteriormente. Os resultados indicam que somente nas medidas de comprimento de asa de machos (p= 0,006) e de cauda de ambos os sexos (p machos = 0,03, p fêmeas= 0,01) do grupo 1 não foram encontradas evidências para a normalidade dos dados (Tabela 3, Apêndice B).

Os testes realizados para verificar a existência de dimorfismo sexual mostram evidência a favor de dimorfismo nos caracteres de comprimento de cúlmen exposto (t= 2,95, p= 0,005) e largura do bico (t=2,13, p= 0,03). Embora a estatística tenha apontado a favor de dimorfismo somente nestas variáveis, os testes estatísticos subsequentes foram realizados usando as medidas de machos e fêmeas separadamente em todas as variáveis. Os resultados dos testes t e de Mann-Whitney para verificação de dimorfismo sexual encontram-se na tabela 4 do apêndice B.

4.3.2. Comparação entre grupos – Teste t e de Mann-Whitney

Os testes de comparação entre grupos indicaram diferenças significativas entre os dois grupos morfológicos nas variáveis cúlmen exposto e comprimento de asa em ambos os sexos (cúlmen: p machos = 0,03; p fêmeas = 0,004; asa: p machos = 0,0009; p fêmeas =0,005), nas medidas de cauda dos machos (p= 0,0001) e na largura do bico e no tarso das fêmeas (p= 0,01 e p= 0,005, respectivamente) (Tabela 1).

Sexo	Cúlmen		Largura do bico		Tarso		Asa		Cauda	
	t	*p*	*t*	*p*	*t*	*p*	*t*/U	*p*	U	*p*
Machos	2,15	0,03	1,3	0,19	-0,99	0,32	U= 3,3	0,0009	3,84	0,0001
Fêmeas	3,05	0,004	2,51	0,01	-2,89	0,005	*t*= -2,89	0,005	1,78	0,07

Tabela 1 – Comparações par a par entre as medidas morfométricas dos dois grupos morfológicos. *t* representa o índice do teste *t* de Student, U representa o índice do teste de Mann-Whitney. α= 0,05.

4.3.3. Análise multivariada de grupos

Análise de componentes principais (PCA)

.

A Análise de Componentes Principais (PCA) permite a visualização das variáveis que mais contribuem para a variância observada nos dados. Tanto na PCA quanto na LDA foi utilizado o conjunto de medidas de machos, que possuía maior número amostral. Os dois primeiros componentes gerados pela PCA são capazes de explicar cerca de 72% da variação observada nos dados. As variáveis de comprimento de asa e cauda são as que detém maior peso no componente 1, que representa 51,04% da variação encontrada (Tabela 2). Os escores de variável em cada componente indicam que o comprimento de bico e largura estão mais associados ao componente 2 enquanto os comprimentos de tarso, asa e cauda estão associados ao componente 1 (Tabela 3).

Componente	% Variância	% Variância cumulativa
1	51,04	51,04
2	21,61	72,66
3	14,12	86,79
4	8,02	94,81
5	5,18	100

Tabela 2 – Porcentagem de variância encontrada em cada componente da PCA e a variância cumulativa.

	Componente 1	Componente 2
Compr. Cúlmen	-0,184	0,615
Largura do bico	0,053	0,511
Compr. Tarsometatarso	0,236	0,107
Compr. asa	0,453	-0,034
Compr. cauda	0,557	-0,238

Tabela 3 – Matriz de escores de cada componente.

O gráfico da PCA (Figura 17) ilustra a distribuição espacial dos pontos nos dois componentes (ou fatores). Nela é possível se observar que os pontos correspondentes aos dois grupos não se segregam, havendo uma considerável sobreposição.

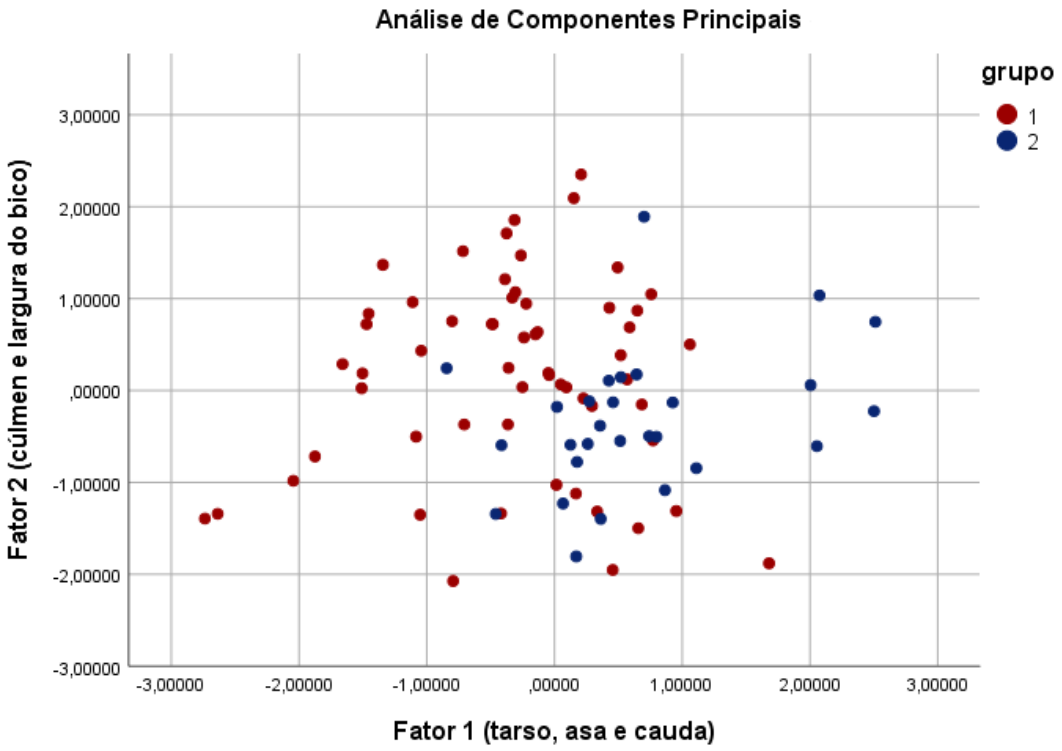

Figura 17 - Gráfico da análise de componentes principais (PCA) mostrando a distribuição espacial dos dois grupos morfológicos através dos dois fatores principais.

Análise Linear Discriminante (LDA)

A LDA foi empregada em dois cenários, o primeiro deles comparou os grupos morfológicos encontrados na análise anterior e o segundo utilizou as subespécies como os grupos a serem testados. A construção do gráfico de dispersão da LDA requeria ao menos três grupos para comparação, o que justificou a divisão dos dados em subespécies, servindo também como teste adicional. O resultado obtido pela primeira análise revelou que 80,68% dos

indivíduos foram corretamente classificados (Tabela 4). A MANOVA usando os dois grupos morfológicos como classes indicou resultados significativos (tabela 5) mas o gráfico de histograma mostra considerável sobreposição entre as frequências das funções discriminantes .Já para o teste usando as subespécies como grupos, os valores da matriz comparativa entre as classificações *a priori* e *a posteriori* revelam uma taxa de acerto de 75% (Tabela 6), menor que o índice encontrado usando os dois grupos morfológicos.

Classificação *priori/posteriori*	**grupo 1**	**grupo 2**	**Total**
grupo 1	47	13	60
grupo 2	4	24	28
Porcentagem total de acerto: 80,68.			

Tabela 4 – Resultado da análise linear discriminante: valores comparativos entre as classificações a *priori* e a *posteriori* para cada grupo morfológico e porcentagem de classificação correta.

Wilks lambda	**df1**	**df2**	**F**	***P***
0,71	5	82	6,7	<0,01

Tabela 5 – Resultado da MANOVA do conjunto de variáveis morfométricas utilizando os grupos morfológicos como classes.

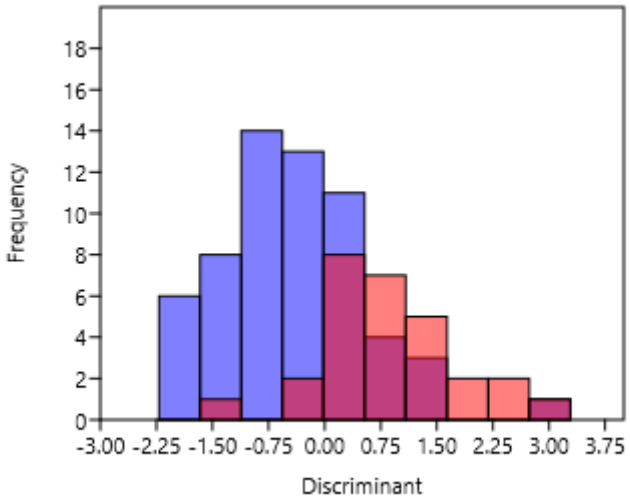

Figura 18 – Histograma das frequências gerado pela LDA. A cor azul representa o grupo 1, a cor rosa claro o grupo 2 e a rosa escuro a sobreposição das frequências de ambos os grupos.

Classificação *priori/posteriori*	*maximiliani*	*siy*	*melanoblepharus*	*lacerus*	Total
maximiliani	11	2	1	0	14
siy	2	17	2	0	21
melanoblepharus	3	8	33	2	46
lacerus	0	1	1	5	7
Porcentagem total de acerto: 65,65.					

Tabela 6 – Resultado da análise linear discriminante: valores comparativos entre as classificações a *priori* e a *posteriori* para cada subespécie e porcentagem de classificação correta.

Já a análise utilizando as subespécies como classes também revela grande sobreposição no gráfico de dispersão (Figura 19), mostrando que as subespécies não podem ser diagnosticadas através da utilização das variáveis morfométricas.

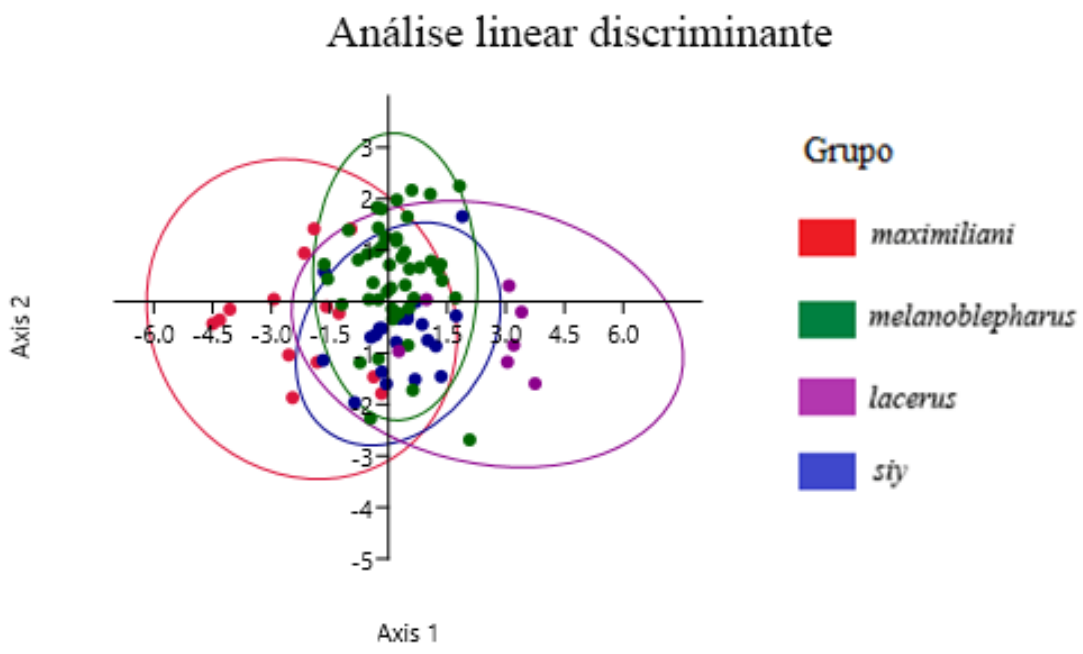

Figura 19 - Gráfico da análise lienar discriminante (LDA) mostrando a distribuição espacial de cada subespécie através de dois eixos. Os círculos representam o intervalo de confiança de 95%.

Os resultados conjuntos das análises de PCA e LDA indicam que as variáveis morfométricas sob a perspectiva multivariada não são capazes de diagnosticar os grupos morfológicos sozinhos, exibindo grande sobreposição mesmo com valores expressivos de taxas de acerto na análise discriminate da LDA e valores significativos da MANOVA. Ainda também tenham sido observadas diferenças significativas entre as comparações par a par das médias das variáveis individualmente, o conjunto das medidas também mostra alta sobreposição entre os

diferentes grupos (Figuras 1 a 5, Apêndice B) indicando que a morfometria não pode ser utilizada como diagnóstico dos grupos devendo ser usada apenas na descrição dos mesmos.

4.3.4. Análises de correlação e regressão

Smith (1960) propôs a existência de um padrão clinal que explicaria as diferenças de tamanho encontradas entre algumas das subespécies. Assim como Smith, Darrieu (1983) também notou a existência de diferenças em tamanho entre indivíduos do norte e sul da distribuição tanto para as populações do leste (*maximiliani* e *melanoblepharus*) quanto para as do oeste (*siy* e *lacerus*).

Com o intuito de testar a existência de um padrão clinal de tamanho entre os pares de subespécies *maximiliani*/*melanoblepharus* e *siy/lacerus* conforme sugerido nestes dois trabalhos foram realizados testes de correlação e regressão linear simples envolvendo cada um dos pares.

Na maioria dos casos as variáveis morfométricas são positivamente relacionadas à latitude com a única exceção no comprimento de tarso de fêmeas do agrupamento *maximiliani+melanoblepharus* (ρ= -0,092). Analisando o valor *p* das correlações, no caso dos machos, observa-se que exceto para comprimento de asa do grupo *siy+lacerus* (*p*= 0,06), todos os outros casos são estatisticamente significantes (*p*<0,05). No caso das fêmeas, no agrupamento *maximiliani+melanoblepharus* as únicas variáveis que apresentam valor de *p* que não é significativo são comprimento de culmen, tarso e cauda enquanto no agrupamento *siy+lacerus* somente a correlação da largura de bico não é significativa. Estes resultados sugerem que não há correlação verdadeira entre as duas variáveis, e que os resultados dos índices de correlação se devem ao acaso (Tabela 7).

Agrupamento	**Variável**	**Machos**		**Fêmeas**	
		Índice de correlação	*P*	Índice de correlação	*P*
maximiliani/melanoblepharus	Cúlmen	r= 0,49	<0,001	r= 0,009	0,95
	Largura do bico	r = 0,63	<0,001	r=0,34	0,03
	Tarso	r = 0,33	0,007	r= -0,092	0,61
	Asa	ρ = 0,53	<0,001	r= 0,65	<0,001

	Cauda	ρ = 0,45	<0,001	ρ = 0,21	0,2
siy/lacerus	Cúlmen	r = 0,46	0,01	r=0,59	0,008
	Largura do bico	r = 0,71	<0,001	r= 0,37	0,1
	Tarso	r = 0,44	0,03	r= 0,62	0,007
	Asa	r= 0,35	0,06	r= 0,77	<0,001
	Cauda	r= 0,55	0,002	r= 0,73	<0,001

Tabela 7 – Resultados da análise de correlação entre as variáveis morfométricas e a latitude. Índices de correlação r e ρ representam os índices de correlação de Pearson e Spearman, respectivamente. α= 0,05.

O teste de regressão linear simples foi empregado para confirmar e verificar o nível de intensidade das correlações. O índice de R^2 mede o grau influência da variável independente (neste caso, a latitude) sobre a variável dependente (variáveis morfométricas) em uma escala que vai de 0 a 1. Os valores obtidos para R^2 indicam que a latitude exerce de fraca a moderada influência nas variáveis testadas. Para os machos, por exemplo, os maiores índices registrados foram de 0,51 e 0,42, observados na largura de bico em *siy+lacerus* (p<0,001) e comprimento de asa em *maximiliani+melanoblepharus* (p<0,001), respectivamente. No caso das fêmeas os maiores índices são vistos no comprimento de asa: 0,41 e 0,59, nos grupos *maximiliani+melanoblepharus* (p<0,001) e *siy+lacerus* (p<0,001), respectivamente. Os valores encontrados de R^2, F e p encontram-se na tabela 8. Os gráficos de regressão linear de cada variável e cada conjunto encontram-se no apêndice B (Figuras de 6 a 15).

Grupo	**Variável**	**Machos**			**Fêmeas**		
		R^2	F	*p*	R^2	F	*p*
maximiliani /melanoblepharus	Cúlmen	0,246	27,21	<0,001	Ns*	0,005	0,95
	Largura	0,4	27,61	<0,001	0,12	4,36	0,03
	Tarso	0,113	17,14	0,007	0,008*	0,87	0,61
	Asa	0,423	2603	<0,001	0,41	708,5	<0,001
	Cauda	0,245	1189	<0,001	0,304*	976,4	<0,001
siy/lacerus	Cúlmen	0,214	5,834	0,01	0,346	13,43	0,008
	Largura	0,516	9,269	<0,001	0,139*	2,68	0,1
	Tarso	0,169	15,67	0,03	0,392	26,48	0,007
	Asa	0,123*	285,6	0,06	0,594	1165	<0,001

Cauda	0,309	431,6	0,002	0,541	933,2	<0,001

Tabela 8 - Resultados da análise de regressão linear simples entre as variáveis morfométricas e a latitude. R^2, F representam os coeficientes de determinação e o F da ANOVA. α= 0,05. Os asteriscos representam os casos em que o o teste de correlação não corrobora a existência de correlação verdadeira.

4.4. Análise filogeográfica

4.4.1. Análise filogenética

As árvores filogenéticas estimadas através de inferência bayesiana e de máxima verossimilhança apresentaram topologias muito semelhantes na comparação entre mesmos marcadores. Como esperado, as árvores dos genes mitocondriais mostraram maior resolução ao nível intraespecífico, ao contrário dos filogramas dos marcadores nucleares que não apresentaram relações intraespecíficas estruturadas.

As árvores de ND2 e de cytb indicam a divisão de *P. maximiliani* em dois clados corroborados pelos valores de suporte dos nós. Para ND2, os valores de suporte obtidos foram de 94 e 1 para os valores de bootstrap e probabilidade posterior, representando os métodos de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana, respectivamente (Figura 20). No caso de cytb, os valores de bootstrap e probabilidade posterior obtidos foram de 99 e 1, respectivamente (Figura 21).

O primeiro clado recuperado pelos marcadores mitocondriais compreende indivíduos pertencentes às atuais subespécies *maximiliani* e *melanoblepharus*. Já o segundo clado compreende indivíduos classificados como *siy* e *lacerus*. Dentro dos clados intraespecíficos verifica-se a existência de politomias que representam o alto grau de similaridade e ou sequências idênticas em cada um dos grupos, resultado de uma baixa diversidade nucleotídica.

Ao contrário do que foi verificado nas árvores dos genes mitocondriais, os filogramas nucleares resultaram em pouca ou nenhuma resolução intraespecífica. Além disso, as topologias observadas nas árvores de BF5 e TGFB2 são distintas entre si.

Nas duas árvores de BF5 verifica-se o que parece ser o início de estrutura. Os valores de probabilidade posterior obtidos nos nós destas politomias são elevados, porém há uma discrepância nos valores de bootstrap obtidos na MV, que têm menor suporte. Ainda que divergentes, as duas topologias mostram um considerável nível de agrupamento entre as subespécies *maximiliani* e *melanoblepharus* de um lado e *siy* e *lacerus* de outro (Figura 22).

Surpreendentemente, a topologia obtida por TGFB2 além de não mostrar estrutura intraespecífica ainda revela um padrão que também agrupa um dos grupos externos junto ao grupo intraespecífico (Figura 23).

Os resultados obtidos nas árvores de dados concatenados não diferem dos obtidos nas análises realizadas com cada marcador individualmente. O filograma dos genes mitocondriais concatenados recupera a mesma divisão de *P. maximiliani* em dois clados (Figura 24) enquanto a análise concatenada dos genes nucleares resultou em duas diferentes topologias, cada qual resultado de um método de inferência distinto. Na filogenia por MV, a topologia encontrada é similiar à topologia gerada por BF5, mas a árvore resultante da inferência bayesiana apresenta topologia distinta, mais próxima ao resultado da árvore individual de TGFB2, com menor grau de estruturação (Figura 25).

Assim como os dados morfológicos, a análise filogenética indica a divisão do complexo em dois grupos. O primeiro deles inclui as subespécies *maximiliani* e *melanoblepharus* e o segundo a *siy* e *lacerus*, correspondendo a grupos do leste e oeste da distribuição do complexo, respectivamente. A divisão em filogrupos do leste e oeste foi então utilizada nas análises subsequentes.

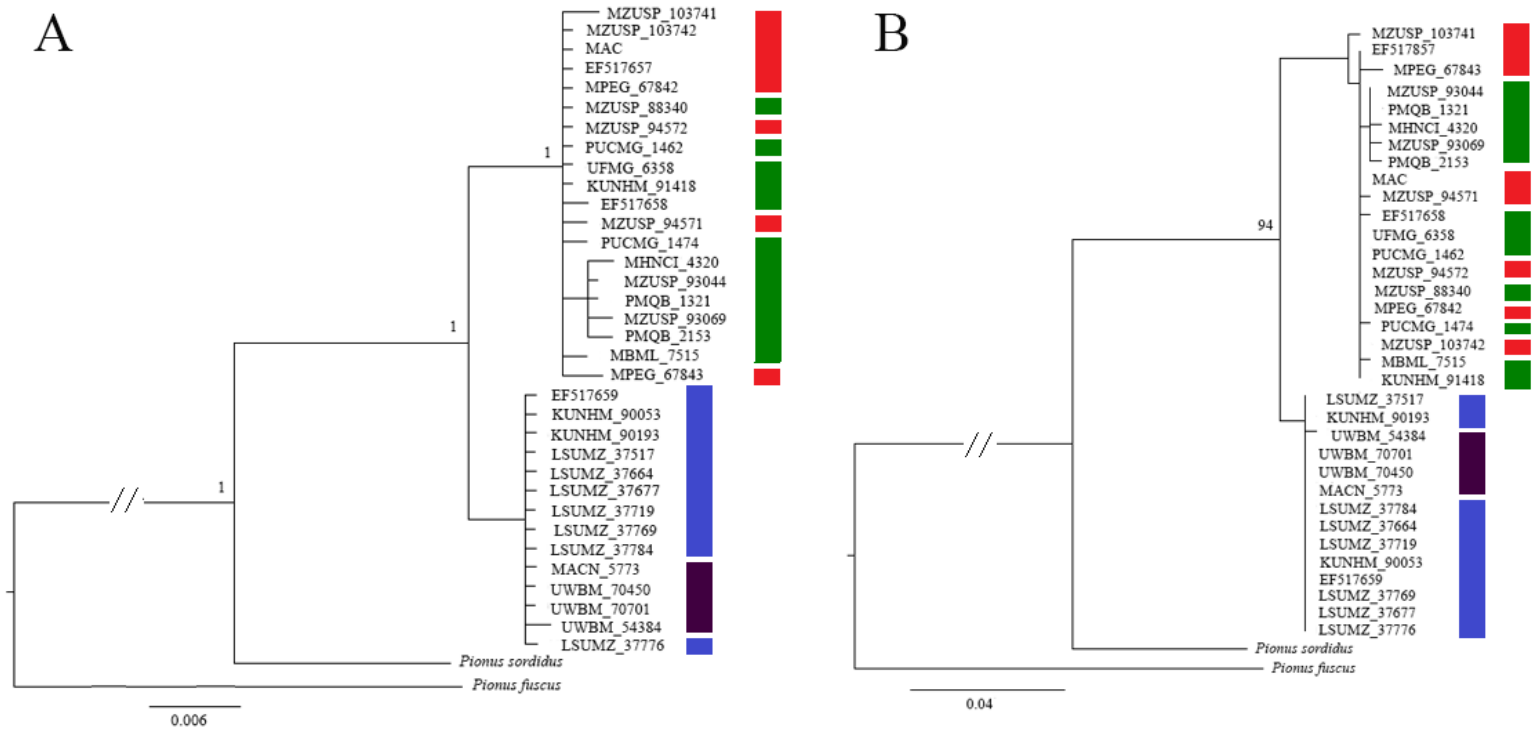

Figura 20 – Árvores filogenéticas de ND2 obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus*.

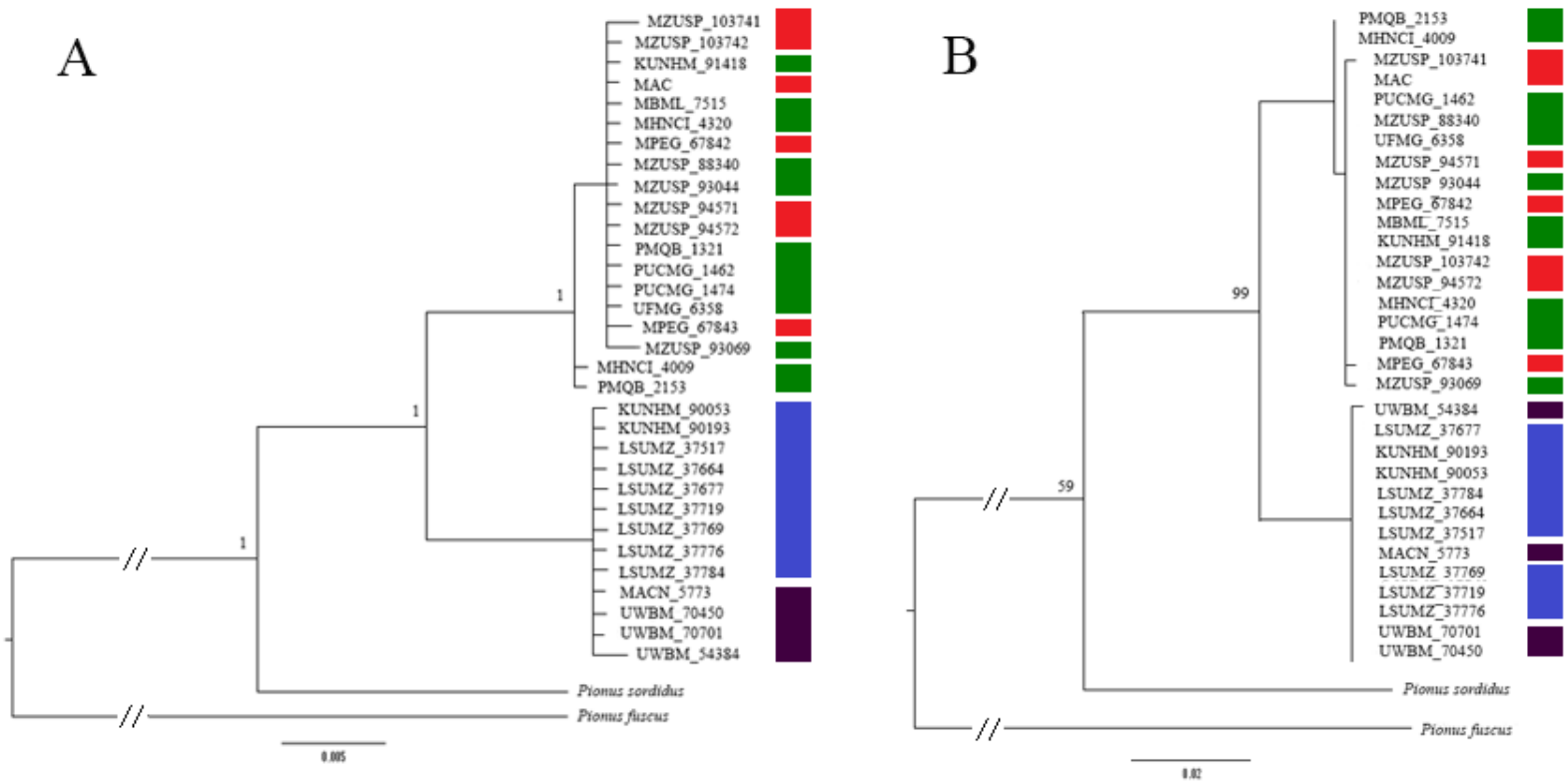

Figura 21 - Árvores filogenéticas de cytb obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus*.

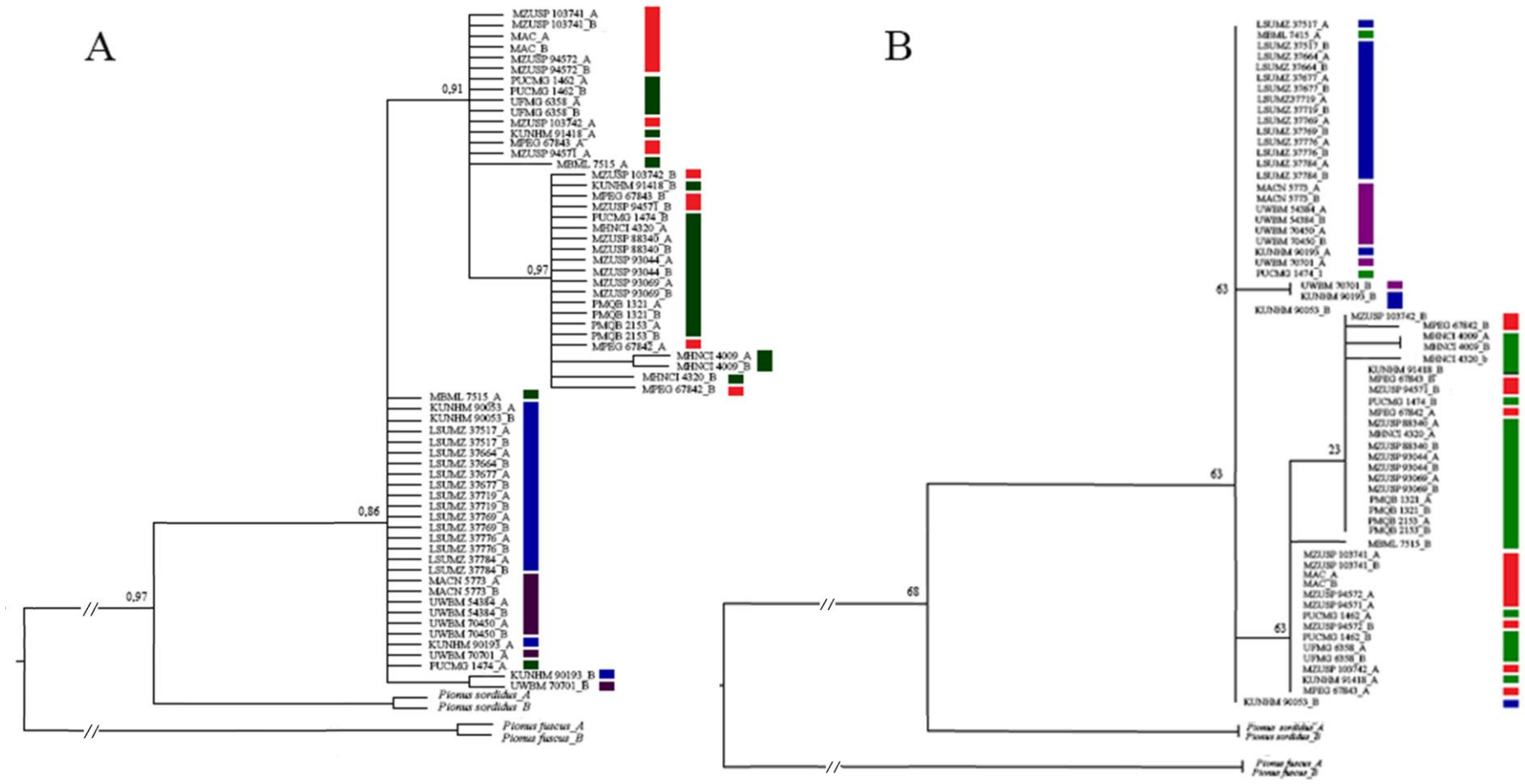

Figura 22 - Árvores filogenéticas de BF5 obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus*.

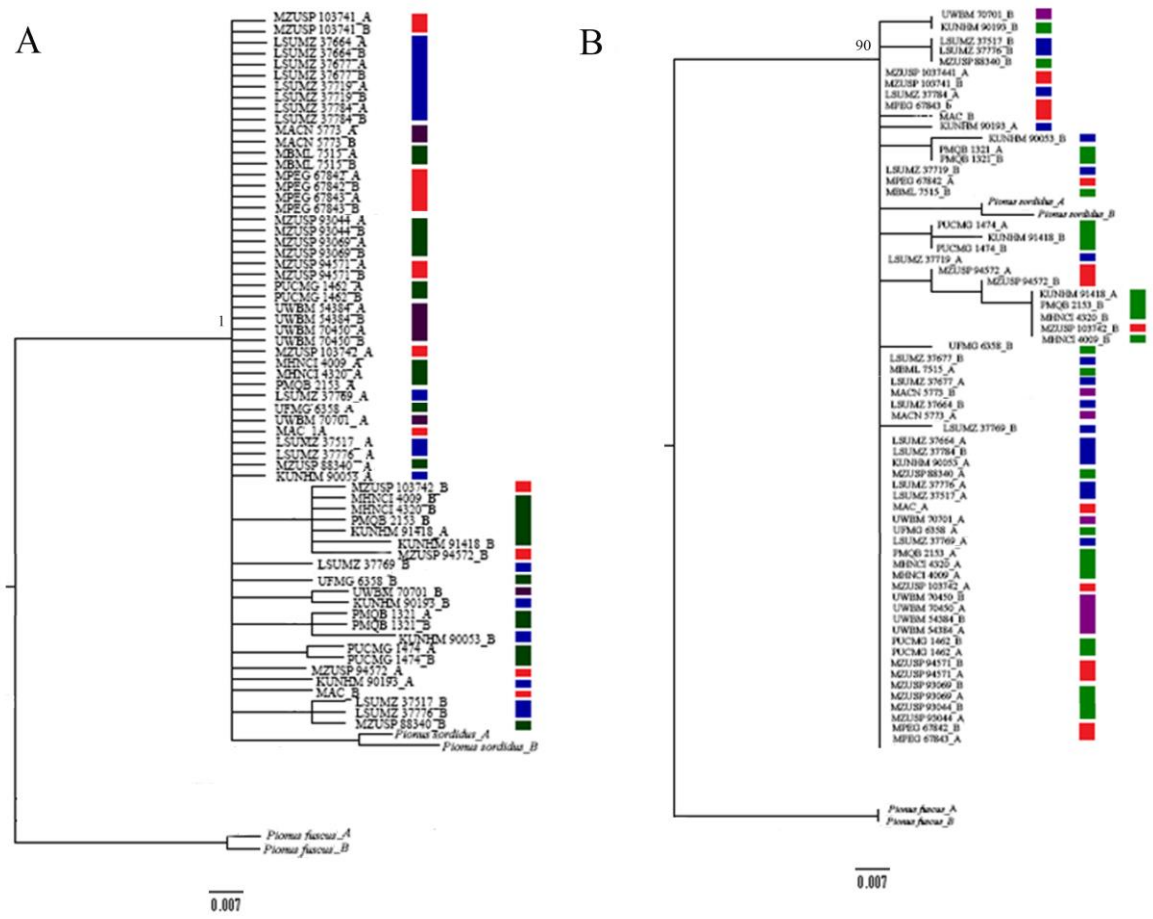

Figura 23 - Árvores filogenéticas de TGFB2 obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus*.

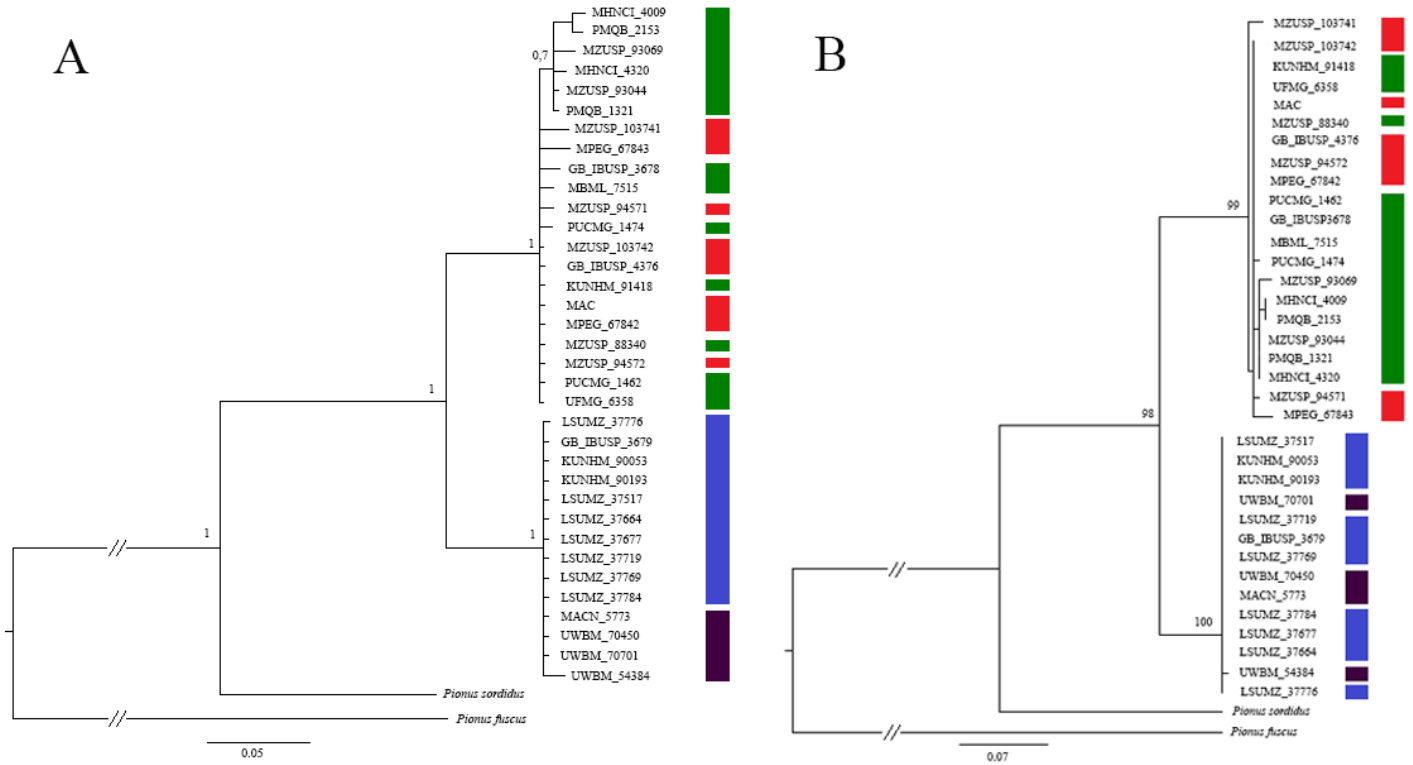

Figura 24 - Árvores filogenéticas do conjunto de dados mitocondriais concatenado obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus*.

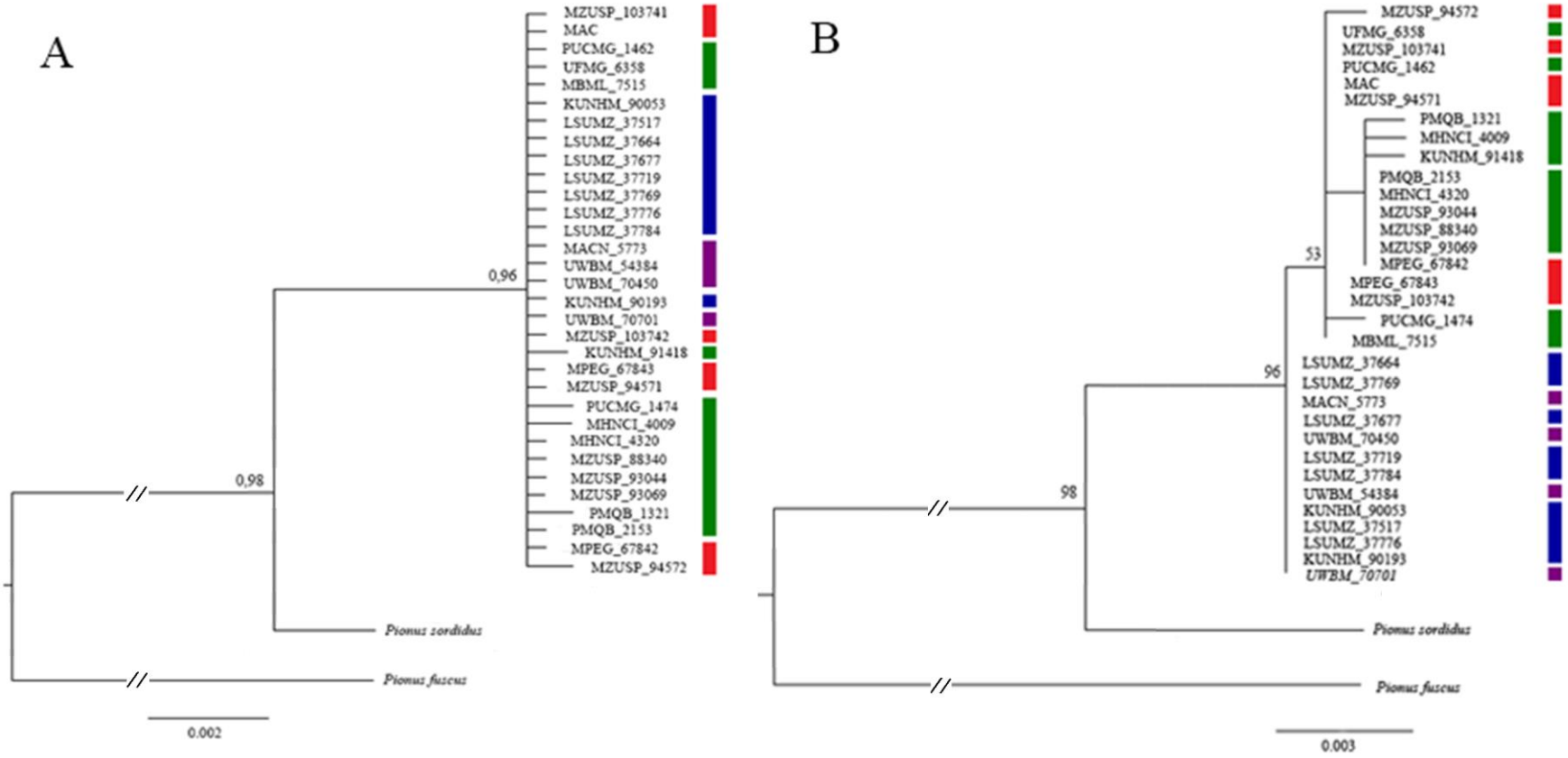

Figura 25 - Árvores filogenéticas dos dados nucleares concatenados obtidas por inferência bayesiana (A) e Máxima Verossimilhança (B). Os valores nos nós correspondem aos valores de probabilidade posterior e bootstrap em A e B, respectivamente. As barras coloridas representam as subespécies do complexo: vermelho – *maximiliani*, verde – *melanoblepharus*, azul – *siy* e roxo – *lacerus.*

4.4.2. Análise populacional

Teste de neutralidade

Os resultados dos testes de neutralidade *D* de Tajima e *Fs* de Fu indicaram índices negativos em todos os casos. Além disso, os valores de R_2 observados não são altos. (Tabela 9). De acordo com Ramos-Onsins & Rozas (2002), os testes de *Fs* de Fu e R_2 têm mais poder estatístico na detecção do crescimento populacional que o *D* de Tajima. Além disso, estes autores também afirmam que R_2 é o teste mais eficaz nos casos em que o *n* amostral é pequeno, em contraposição ao *Fs*, mais adequado a amostras maiores. Dando maior ênfase aos resultados obtidos no teste R_2, a hipótese nula de estabilidade populacional poderia ser rejeitada, admitindo-se expansão populacional recente nos dois filogrupos.

Marcador	Filogrupo	*D* de Tajima	*p*	*Fs* de Fu	*p*	R_2	*p*
Cytb	Leste	-1,79547	0,0141	-4,09736	0,0004	0,1624	<0,001
	Oeste	-1,15524	0,1587	-0,59478	0,1153	0,1594	<0,001
ND2	Leste	-2,00337	0,0061	-7,91887	0,0	0,1595	<0,001
	Oeste	-1,1552	0,1593	-0,59478	0,1148	0,161	<0,001
BF5	Leste	-1,05366	0,1594	-2,86730	0,0274	0,112	0,001
	Oeste	-0,71385	0,22820	-0,31678	0,1625	0,1621	<0,001
TGFB2	Leste	-1,4204	0,0622	-7,39094	0,0	0,1123	0,001
	Oeste	-1,82463	0,0132	-3,48785	0,0019	0,1215	<0,001

Tabela 9 – Resultado dos testes de neutralidade de *D* de Tajima, *Fs* de Fu e R_2. São apresentados os valores dos índices e do valor *p* (α= 0,05) para cada um dos testes.

Índices de diversidade molecular

Foram encontrados oito haplótipos nos marcadores cytb e BF5 enquanto ND2 e TGFB2 apresentam catorze haplótipos cada. Em relação aos índices de diversidade, o número de sítios polimórficos variou entre um e doze entre os diferentes grupos e marcadores. O filogrupo do oeste é o que apresenta menor número de sítios polimórficos em todos os marcadores (*n*= 1 para cytb, ND2 e BF5 e *n*=6 para TGFB2). No mesmo filogrupo são observados os menores valores dos índices de diversidade haplotípica (Hd) que variou entre 0,143 (cytb e ND2) e 0,468 (TGFB2), e diversidade nucleotídica (π), variando entre 0,00014 (cytb) e 0,00106 (TGFB2)

(Tabela 10). Estes resultados são esperados pois este grupo além do menor número amostral, os indivíduos amostrados possuem sequências gênicas idênticas ou muito similares.

No grupo do leste, os valores dos índices observados são de moderados a elevados. A diversidade haplotípica de ND2 apresenta alto índice (0,805) enquanto os outros marcadores apresentam índices moderados (cytb, BF5 e TGFB2). De maneira similar, a diversidade nucleotídica π é moderada, variando entre 0,00053 (cytb) a 0,00151 (BF5) (Tabela 10).

Marcador	**Grupo**	**N**	***S***	**Hd**	**π**
Cytb	Leste	6	5	0,495	0,00053
	Oeste	2	1	0,143	0,00014
ND2	Leste	11	12	0,805	0,00144
	Oeste	2	1	0,143	0,00017
BF5	Leste	6	6	0,674	0,00151
	Oeste	2	1	0,153	0,00027
TGFB2	Leste	10	7	0,623	0,00144
	Oeste	4	6	0,468	0,00106

Tabela 10 – Índices de diversidade molecular calculados para cada marcador e cada população. N= número de haplótipos, s= número de sítios polimórficos, Hd= diversidade haplotípica e π= diversidade nucleotídica.

AMOVA

A análise de variância molecular foi realizada testando três cenários diferentes: I- considerando o complexo como um único grupo, II- considerando os dois grupos indicados nas análises morfológicas e filogenéticas (mtDNA) e III- considerando cada uma das subespécies como um grupo diferente (Tabela 11).

No cenário I as maiores porcentagens de variação são verificadas nas comparações entre grupos em cytb (85,04%) e BF5 (59,51%) e dentro de populações em ND2 (67,5%) e TGFB2 (97,45%). No cenário II, cytb e BF5 mostram maior variação entre grupos (88,15% e 66,28%, respectivamente) enquanto ND2 e TGFB2 apresentam maior variação na comparação dentro de populações (57,39% e 95,93%, respectivamente). Por fim, no cenário III as maiores variâncias verificadas estão nas comparações entre grupos (cytb=84,79%; ND2=85,33%; BF5=54,43%) exceto para TGFB2 cujo índice mais elevado é visto na comparação dentro de populações (85,47%). Estes resultados são condizentes com os índices de diversidade apresentados anteriormente uma vez que os marcadores que possuem maior índice de

diversidade haplotípica apresentam maior variação dentro de grupos como pôde ser observado através da AMOVA.

Em relação aos valores de $F_{ST,}$ F_{CT} e $F_{SC,}$ na hipótese I, os valores de F_{ST} são significativos em todos os marcadores, exceto em TGFB2, confirmando a maior variação comparando-se as populações além da maior estruturação em grupos, neste caso, as subespécies. No cenário II, novamente exceto para TGFB2, observam-se maiores índices de F_{CT}, mas em nenhum deles este índice é significativo, ao contrário dos valores de $F_{ST,}$ que se mostraram significativos em ND2, cytb e BF5. Isto confirma que a maioria da variância genética é encontrada dentro de populações. Por fim, no cenário III, os valores significativos das estatísticas F mostram que para os marcadores mitocondriais, a maior diversidade está associada entre populações dentro de grupos devido aos valores significativos de $F_{SC.}$ Para os marcadores nucleares, especialmente para TGFB2, os valores significativos de F_{ST} confirmam a falta de estrutura nos grupos observadas também nas árvores filogenéticas.

Marcador	**Natureza da variação**	**% de variação**	**Índice de fixação**
Cenário I: um único grupo e subespécies como populações			
Cytb	Entre populações	85,04	F_{ST}= 0,85*
	Dentro de populações	14,96	-
ND2	Entre populações	32,5	F_{ST}= 0,32*
	Dentro de populações	67,5	-
BF5	Entre populações	59,51	F_{ST}= 0,59*
	Dentro de populações	40,49	-
TGFB2	Entre populações	2,55	F_{ST}= 0,02
	Dentro de populações	97,45	-
Cenário II: dois grupos, subespécies como populações			
Cytb	Entre grupos	88,15	F_{CT}= 0,88
	Entre populações dentro dos grupos	1,23	F_{SC}= 0,10
	Dentro de populações	10,62	F_{ST}= 0,89*
ND2	Entre grupos	45,82	F_{CT}= 0,45
	Entre populações dentro dos grupos	-3,2	F_{SC}= -0,05*

	Dentro de populações	57,39	F_{ST}= 0,42*
BF5	Entre grupos	66,28	F_{CT}= 0,66
	Entre populações dentro dos grupos	2,0	F_{SC}= 0,05
	Dentro de populações	31,72	F_{ST}= 0,68*
TGFB2	Entre grupos	4,78	F_{CT}= 0,04
	Entre populações dentro dos grupos	0,71	F_{SC}= -0,007
	Dentro de populações	95,93	F_{ST}= 0,04*
Cenário III: subespécies como grupos, localidades como populações			
Cytb	Entre grupos	84,79	F_{CT}= 0,84
	Entre populações dentro de grupos	1,17	F_{SC}= 0,07*
	Dentro de populações	14,04	F_{ST}= -0,8596*
ND2	Entre grupos	85,33	F_{CT}= 0,85
	Entre populações dentro de grupos	7,69	F_{SC}= 0,52*
	Dentro de populações	6,99	F_{ST}= -0,9301*
BF5	Entre grupos	54,43	F_{CT}= 0,54*
	Entre populações dentro de grupos	21,37	F_{SC}= 0,46*
	Dentro de populações	24,2	F_{ST}= 0,75*
TGFB2	Entre grupos	3,2	F_{CT}= -0,03
	Entre populações dentro de grupos	17,73	F_{SC}= 0,17*
	Dentro de populações	85,47	F_{ST}= 0,14*

Tabela 11 – Resultado da AMOVA realizada para cada um dos três cenários diferentes para todos os marcadores. Os asteriscos representam valores estatisticamente significantes ($p<0,05$).

Redes de Haplótipos

As redes de haplótipos representam a diversidade haplotípica encontrada de maneira gráfica, auxiliando na visualização da estrutura populacional. Na construção das redes optou-se por identificar as amostras por subespécie para comparar a estrutura genética com a classificação taxonômica corrente.

As redes de haplótipos mitocondriais mostram claramente a divisão do complexo em duas linhagens que não compartilham haplótipos entre si. A maior diferença encontrada entre as redes de cyt e ND2 reside no número de passos mutacionais encontrado entre os dois grupos, enquanto cytb possui treze passos (Figura 26), ND2 apresenta oito (Figura 27). Uma destas linhagens, representada pelas subespécies *lacerus* e *siy* apresenta baixíssima diversidade haplotípica, com a existência de somente dois haplótipos tanto em cytb quanto em ND2.

A outra linhagem, composta pelas subespécies *maximiliani* e *melanoblepharus* por sua vez, apresenta maior número de haplótipos mas estes ainda são bastante relacionados ao haplótipo ancestral, de maior frequência, de modo que a diferença entre eles é sustentada na grande maioria das vezes por apenas um passo mutacional tanto na rede de cytb quanto na de ND2.

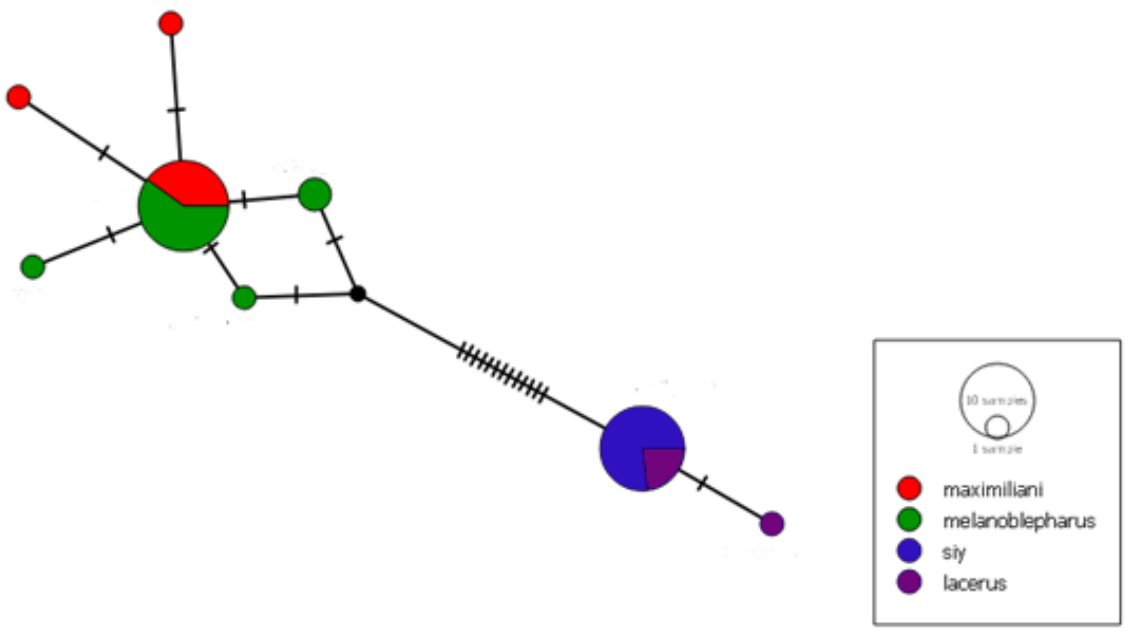

Figura 26 - Rede de haplótipos de cytb. Cada passo mutacional é representado por uma barra horizontal e as cores representam cada uma das subespécies de *P. maximiliani*.

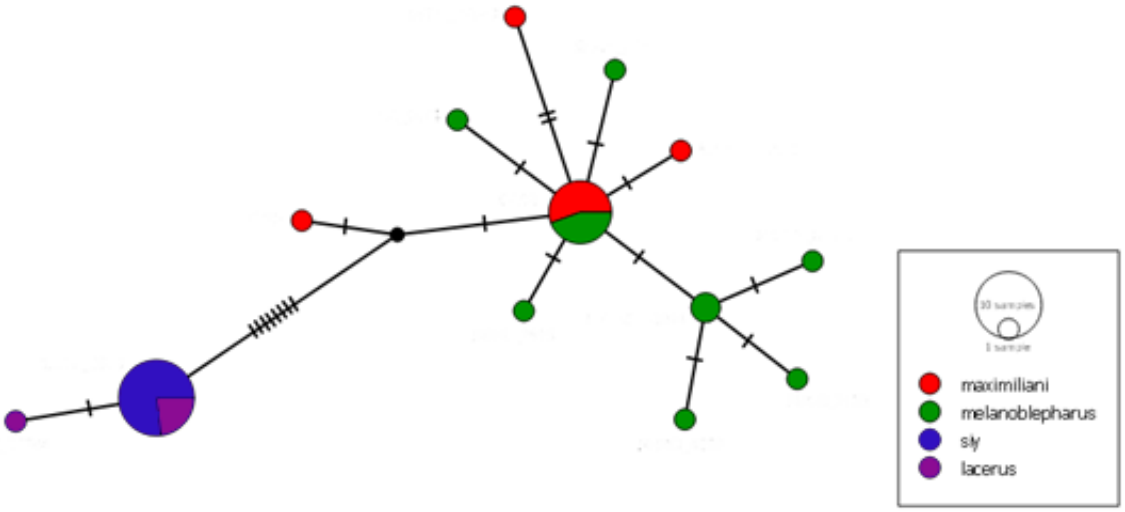

Figura 27 - Rede de haplótipos de ND2. As cores representam cada subespécie de *P. maximiliani* enquanto as barras horizontais representam cada passo mutacional.

A estrutura gerada por BF5 (Figura 28) mostra a existência de três blocos haplotípicos, porém estas divisões são sustentadas apenas por um passo mutacional. Exceto pela existência da sequência de um indivíduo da população do leste junto ao haplótipo do grupo do oeste, que também é visto nas árvores filogenéticas, os dois grupos não compartilhariam haplótipos. A rede produzida por TGFB2, por sua vez, revela uma considerável diversidade de haplótipos (*n*=14) que, no entanto, se diferenciam entre si por apenas um passo mutacional, culminando em um padrão de rede estrelado (Figura 29). A maioria dos haplótipos de menor frequência estão conectados ao haplótipo de maior frequência, que é o haplótipo ancestral. Este padrão normalmente é observado nos casos de expansão populacional recente.

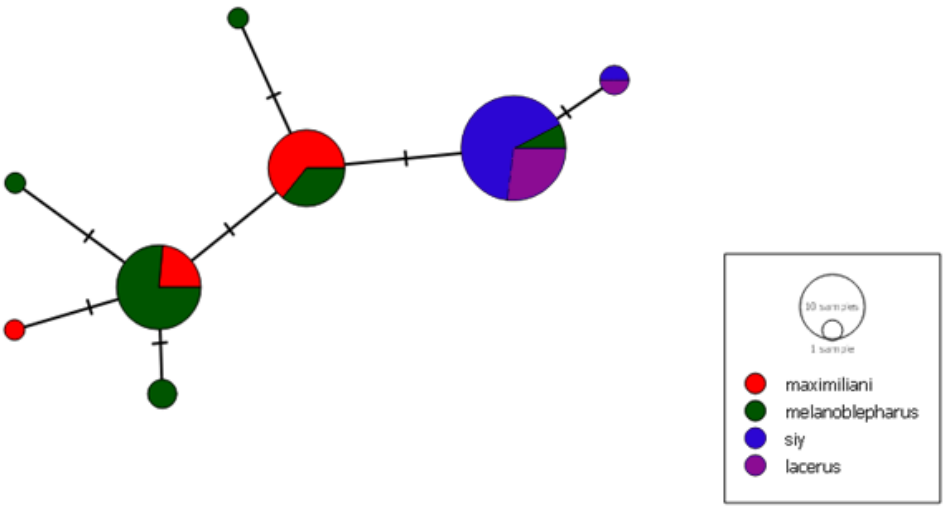

Figura 28 - Rede de haplótipos de BF5. Cada passo mutacional é representado por uma barra horizontal e as cores representam cada uma das subespécies de *P. maximiliani*.

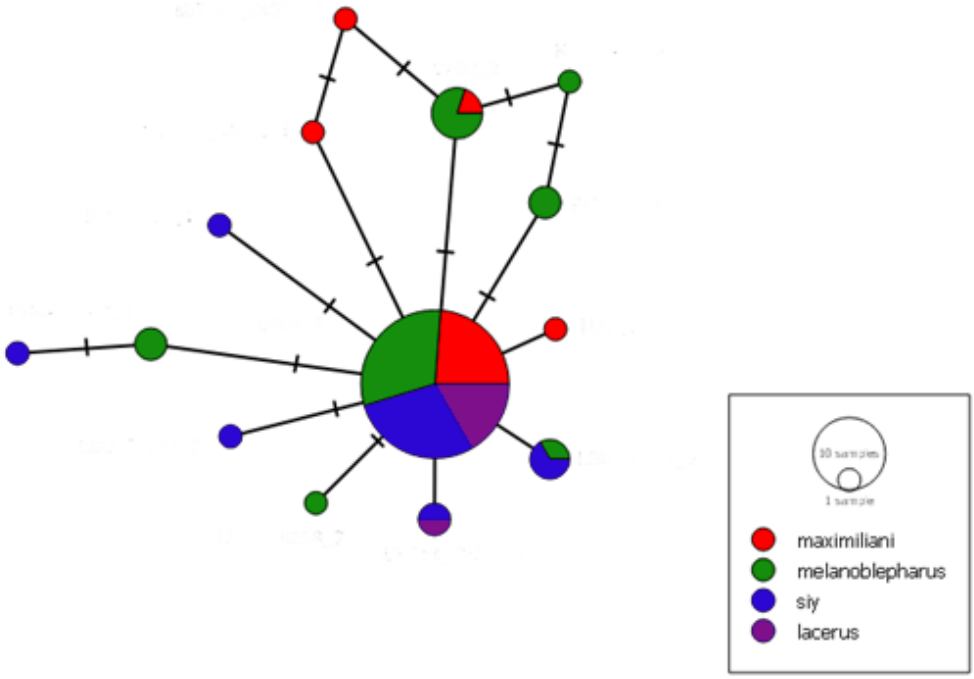

Figura 29 - Rede de haplótipos de TGFB2. Cada passo mutacional é representado por uma barra horizontal e as cores representam cada uma das subespécies de *P. maximiliani*.

4.4.3. Árvore de espécies e estimativas de divergência

Com base na análise morfológica e na análise filogenética foi constatada a existência de dois grupos diagnosticáveis. Esta divisão foi usada para construir uma árvore de espécies utilizando os dados dos quatro marcadores moleculares utilizados. *P. sordidus*, o grupo irmão do complexo *P. maximiliani* e *P. menstruus*, um táxon mais distante do grupo, foram usados como grupos externos. A *species tree* suporta a divisão do complexo em dois clados com alto suporte dos nós (Figura 30) e estes clados correspondem às populações do oeste e leste da distribuição do complexo *P. maximiliani*.

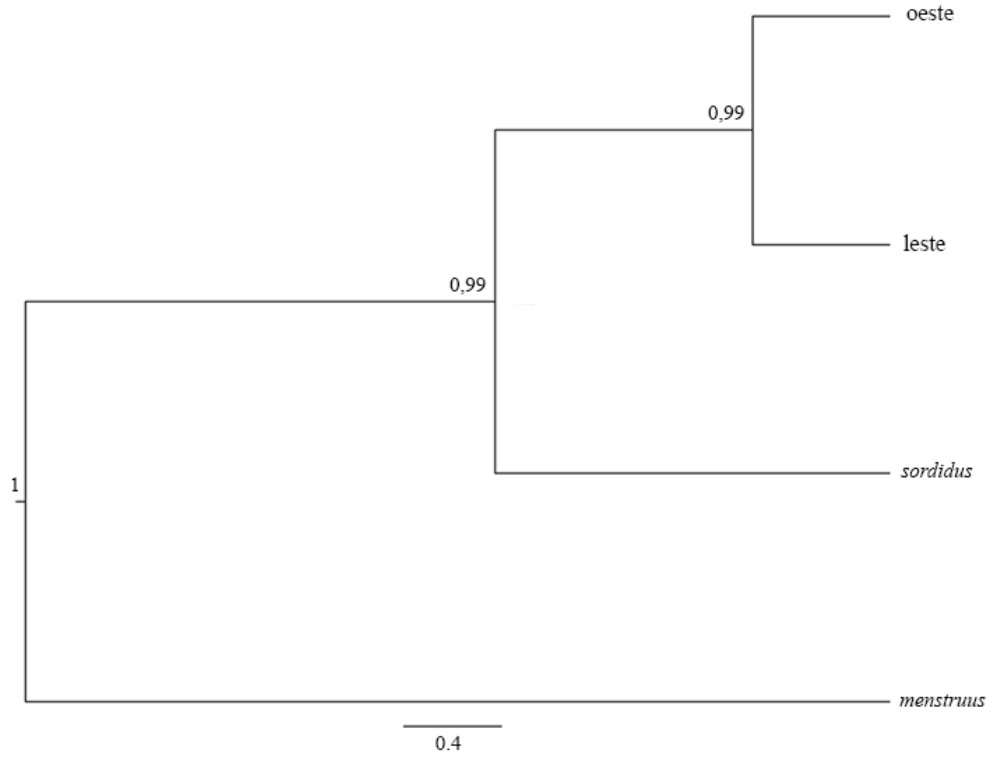

Figura 30 – Árvore de espécies obtida no *BEAST a partir da análise multilocus usando *P. sordidus* e *P. menstruus* como grupos externos. Os valores dos nós representam os valores de probabilidade posterior.

A estimativa média de divergência entre estes clados sugere que o grupo do leste e o do oeste divergiram aproximadamente há meio milhão de anos e que a divergência entre os dois grupos e *Pionus sordidus* tenha ocorrido há 1,58 milhões de anos (Figura 31). Já o intervalo de confiança para estas estimativas é entre 0,30 e 0,82 Ma para a separação dos grupos do leste e oeste, e entre 1,12 e 2,16 para a divergência entre as duas espécies e *P. sordidus*. Essas estimativas sugerem que a separação entre os grupos tenha ocorrido durante o Pleistoceno, que compreende um período entre 0,12 até cerca de 2,6 milhões de anos atrás.

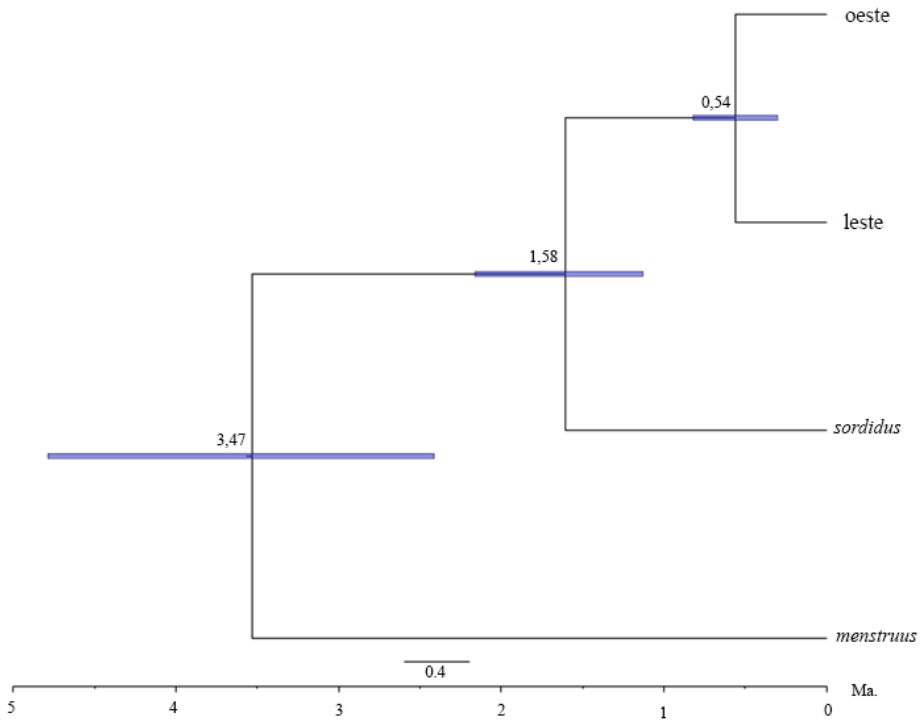

Figura 31 - Cronograma de diversificação estimado a partir de dados multilocus no *BEAST. *P. sordidus* e *P. menstruus* foram usados como grupos externos. Ma= milhões de anos. Os valores nos nós representam o tempo médio estimado. O intervalo estimado é entre 0,3 e 0,82 Ma para a divergência entre o clado do leste e o clado do oeste e entre 1,12 e 2,16 Ma para a divergência entre este clado e *P. sordidus*.

4.5. Análise vocal

Foram detectados dez tipos diferentes de vocalizações nos arquivos sonoros analisados, mas como a ênfase foi dada ao chamado de voo, sugerido como possível caráter taxonômico, os demais tipos de vocalizações encontrados não foram submetidos à análise multivariada, sendo considerados somente para fins comparativos. Os espectogramas de baixa qualidade e que constituíam gravações de vários indivíduos simultaneamente não foram utilizados na análise quantitativa pois não permitiam a mensuração das variáveis de maneira adequada. Os sonogramas representando cada uma das vocalizações encontradas podem ser encontrados no Apêndice C.

O chamado de voo típico é bissilábico (Figura 32) mas em determinados contextos são emitidas apenas uma nota (Collar *et al*., 2017). No exame qualitativo dos chamados de voo, isto é, o que se refere ao formato das notas, não foram detectadas diferenças entre chamados de diferentes localidades. Diante dos resultados obtidos pelas análises morfológicas e moleculares, que divide o complexo em grupos do leste e oeste, optou-se pela realização dos testes de

MANOVA e DFA dos chamados de voo usando estes grupos, a fim de verificar diferenças vocais quantitativas. A distribuição das localidades de todas as gravações analisadas, divididas nos mesmos dois grupos recuperados nas análises morfológicas e moleculares, pode ser observada na figura 33.

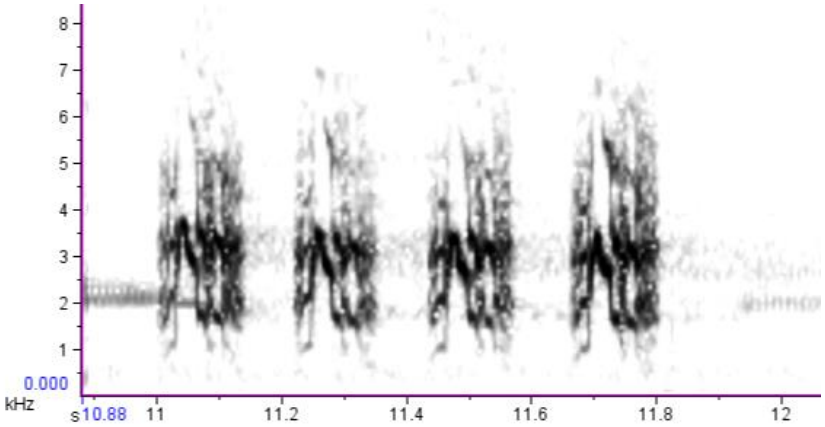

Figura 32 - Exemplo de chamado chamado de voo (XC 235484).

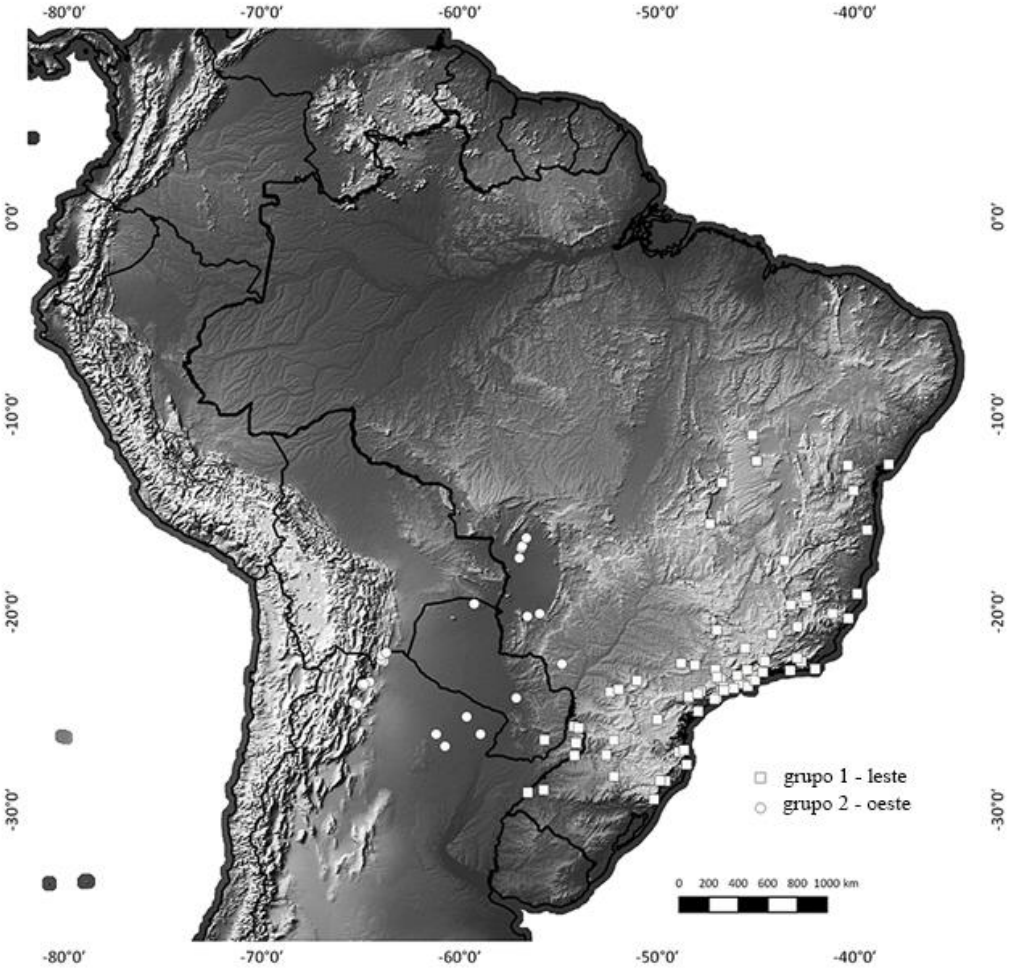

Figura 33 – Mapa dos arquivos sonoros analisados. Grupos 1 e 2 indicam os grupos geográficos encontrados nas análises morfológicas e moleculares.

A DFA, por sua vez, mostrou que no geral, 83,3% das amostras foram corretamente classificadas nos grupos definidos a *priori* (Tabela 12). Porém, o resultado da MANOVA não indicou diferença significativa entre os chamados de voo do grupo do leste e do grupo do oeste (Tabela 13). Assim como foi observado para os caracteres de morfometria, mesmo com elevado poder discriminante, as variáveis quantitativas não podem ser utilizadas na diagnose dos dois grupos pois a MANOVA não indicou valores significativos.

Classificação *priori/posteriori*	**Leste**	**Oeste**	**Total**
Leste	9	2	11
Oeste	1	6	7
Porcentagem de acerto	81,8	85,5	83,3

Tabela 12 – Resultados da análise de função discriminante. Comparação entre a classificação dos grupos a *priori* e a *posteriori* e porcentagem de classificação correta.

Wilks lambda	**df1**	**df2**	**F**	***p***
0,5131	12	8	2,277	0,1128

Tabela 13 – Resultados da análise de MANOVA, indicando o número de graus de liberdade, valor de lambda, F e *p*. α= 0,05.

A natureza complexa do repertório dos psitacídeos aliada ao seu comportamento social igualmente complexo trouxeram dificuldades na inferência da homologia das vocalizações, isto é, na identificação de vocalizações emitidas em um mesmo contexto. Tal dificuldade também decorre do uso de dados de bibliotecas digitais, pois muitas gravações não estão associadas a metadados ou carecem de informações (não descrevem as ações dos indivíduos ao vocalizarem).

Devido a ausência de diferenças entre os chamados de voo, os caracteres vocais não forneceram subsídios que pudessem auxiliar na delimitação de unidades taxonômicas.

4.6. Delimitação dos táxons e atribuição de nomes

De acordo com os resultados obtidos, usando dados morfológicos e moleculares, dois agrupamentos geográficos consistentes e com nomes disponíveis foram encontrados. Estes grupos correspondem às populações do leste e do oeste da distribuição do complexo. Usando o conceito filogenético de espécie (Cracraft, 1983) e seguindo o princípio da prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), os nomes a serem atribuídos a estes dois agrupamentos que constituem espécies plenas são:

Pionus maximiliani (Kuhl, 1820) que compreende as formas anteriormente nomeadas como *Pionus maximiliani maximiliani* (Kuhl, 1820) e *P. m. melanoblepharus* Miranda-Ribeiro, 1920.

Pionus siy Souancé, 1856 compreendendo as populações sob os nomes de *Pionus maximiliani siy* Souancé, 1856 e *Pionus maximiliani lacerus* (Heine, 1884).

Taxonomia

***Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820)**

Psittacus maximiliani, KUHL, Consp. Psitt., X, 1820, p. 72. Localidade-tipo: Viçosa, Bahia.
Psittacus flavirostris, SPIX, Av. Bras., tomo I, 1824, p. 42, pl. XXXI fig. 2. Localidade-tipo: Piauí.
Pionus maximiliani melanoblepharus, MIRANDA-RIBEIRO, Rev. Mus. Paulista, v. 12, pt. 2, 1920, p. 61. Localidade-tipo: Teresópolis, Rio de Janeiro.

Psittacus maximiliani, STEPHENS, 1826; GRAY, 1859.
Pionus maximiliani, WAGLER, 1832; BONAPARTE, 1856; SCLATER, 1862; GRAY, 1870; SCLATER & SALVIN, 1873; SALVADORI, 1891; IHERING & IHERING, 1907; CHUBB; 1912.
Chrysotis maximiliani, SWAINSON, 1837.
Pionus flavirostris, BURMEISTER, 1856.
Amazona maximiliani, SCHLEGEL, 1864.
Pionias maximiliani, FINSCH, 1868; REICHENOW, 1882; REISER, 1910.
Pionias flavirostris, REICHENOW, 1882.
Pionus maximiliani maximiliani, CORY, 1918; HELLMAYR, 1929; PETERS, 1937; PINTO, 1938; SMITH, 1960; PINTO, 1978; DARRIEU, 1983; FORSHAW & COOPER, 1989; ARNDT, 1996; COLLAR, 1997; JUNIPER & PARR, 1998; DICKINSON, 2003; FORSHAW, 2010; GRANTSAU, 2010
Pionus maximiliani siy, PINTO, 1938.
Pionus maximiliani melanoblepharus, SMITH, 1960; PINTO, 1978; DARRIEU, 1983; FORSHAW & COOPER, 1989; ARNDT, 1996; COLLAR, 1997; JUNIPER & PARR, 1998; DICKINSON, 2003; FORSHAW, 2010; GRANTSAU, 2010.

Espécime-tipo: RMNH 88059 (síntipo), *Psittacus maximiliani*, "Guyane".
Localidade-tipo: Viçosa, rio Peruíbe, Bahia.
Distribuição: ocorre no leste do Brasil desde os estados do Tocantins e Maranhão até a região norte do Rio Grande do Sul, região centro-oeste nos estados de Goiás e Distrito Federal, extremo leste do Paraguai e nordeste da Argentina (Figura 34).
Habitat: é encontrada em toda a extensão da Mata Atlântica e áreas de florestas úmidas no Cerrado e na Caatinga.
Diagnose: margem das penas da fronte e do píleo azul violeta claro; faixa da garganta e alto do peito azul violeta; cabeça e manto verdes; dorso, uropígio e supracaudais verde-oliva, menos dourado que *P. siy*. Anel perioftálmico escuro; bico bicolor, maxila enegrecida desde a base com a extremidade amarelada, mandíbula amarelada.
Descrição: Adultos – Penas da fronte e píleo são margeadas de azul violeta claro, cabeça inteiramente verde com as penas auriculares mais oliváceas e brilhantes. Garganta e alto do peito azul violeta. Dorso, uropígio e supracaudais verde-oliva, diferindo do manto que é verde. Terciárias e grandes coberteiras das asas verdes; escapulares, pequenas e médias coberteiras oliva, rêmiges primárias e secundárias verde escuras. Ventre e coxas citrino. Retrizes centrais e vexilos internos das retrizes laterais verdes, vexilos externos das retrizes laterais azuis. Infracaudais vermelhas, contrastando com o corpo majoritariamente verde. Anel perioftálmico escuro, a maxila é negra na base e a extremidade amarela enquanto a mandíbula é predominantemente amarela.
Plumagem formativa – Distingue-se da plumagem de adulto pelas penas da fronte e do píleo mais claras, marginadas de cor lavanda, cabeça de cor verde mais claro que o encontrado nos adultos com auriculares mais oliváceas. As penas da garganta são rosa vináceo enquanto o peito é azul lavanda, mais claro que a coloração observada nos adultos.
Juvenis – O verde geral do corpo é mais claro que o encontrado nos adultos e não é oliváceo, a faixa azul do peito é ausente. Exibem fronte avermelhada e as penas da cabeça não possuem margens coloridas. Bico predominantemente amarelo, área negra da maxila reduzida.
Morfometria (adultos, em mm): Cúlmen exposto: machos 25,88 ± 1,21; fêmeas 25,56 ± 1,24. Largura do bico: machos 17,98 ± 0,96; fêmeas 17,88 ± 1,04. Tarsometatarso: machos 18,82 ± 1,58; fêmeas 19,07 ± 1,77. Asa: machos 181,92 ± 9,33; fêmeas 180,48 ± 7,9. Cauda: machos 94,35 ± 8,12; fêmeas 95,85 ± 9,42.

***Pionus siy* Souancé, 1856**

Siy, AZARA, Apunt. Hist. Nat. Parag. tomo II, 1803, p. 461, n. 267.
Pionus siy, SOUANCÉ, Rev. et Mag. de Zool., v. 8, n.2, 1856, p. 155. Localidades-tipo: Bolívia e Paraguai
Pionias lacerus, HEINE, Journ. fur Orn., v. 32, 1884, p. 265. Localidade-tipo: Tucumán, Argentina.
Pionus bridgesi, BOUCARD, Humm. Bird, v.1, 1891, p. 27. Localidades-tipo: Bolívia e Corrientes, Argentina.

Pionus siy, BONAPARTE, 1856; GRAY, 1870.
Psittacus siy, GRAY, 1859.

Amazona maximiliani, SCHLEGEL, 1864.

Pionias maximiliani, FINSCH, 1868.

Pionias flavirostris, REICHENOW, 1882.

Pionus maximiliani, SCLATER & SALVIN, 1873; SALVADORI, 1891; SALVADORI, 1895; SALVADORI, 1906; IHERING & IHERING, 1907.

Pionus maximiliani maximiliani, CORY, 1918.

Pionus maximiliani siy, WETMORE, 1926; PETERS, 1937; ORFILA, 1938; PINTO, 1938; SMITH, 1960; PINTO, 1978; DARRIEU, 1983; FORSHAW & COOPER, 1989; ARNDT, 1996; COLLAR, 1997; JUNIPER & PARR, 1998; DICKINSON, 2003; FORSHAW, 2010; GRANTSAU, 2010

Pionus bridgesi, SALVADORI, 1891; CHUBB; 1912; CORY, 1918.

Pionus maximiliani bridgesi, NAUMBURG, 1930.

Pionus lacerus, SALVADORI, 1891; CHUBB; 1912.

Pionus maximiliani lacerus, HARTERT & VENTURI, 1909; CORY, 1918; ORFILA, 1938, PETERS, 1937; SMITH, 1960; DARRIEU, 1983; FORSHAW & COOPER, 1989; ARNDT, 1996; COLLAR, 1997; JUNIPER & PARR, 1998; DICKINSON, 2003; FORSHAW, 2010.

Espécimes-tipo: *P. siy*, Souancé, 1856 não encontrados, sintipos MNHN 2003-3375 e MNHN 2003-3376, *Pionus bridgesi* Boucard.
Localidades-tipo: Paraguai e Bolívia.
Distribuição: ocorre no centro oeste do Brasil nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, Bolívia, oeste e centro do Paraguai e norte da Argentina exceto no extremo nordeste (Figura 34).
Habitat: ocorre na área do Pantanal, centro-oeste do Brasil, em formações florestais úmidas no domínio chaquenho na Bolívia, Paraguai e norte da Argentina e nas matas úmidas pré-montanas do noroeste da Argentina.
Diagnose: margens das penas do píleo e fronte roxas, faixa da garganta e alto do peito também roxas. Cabeça verde-oliva; manto, dorso, uropígio e supracaudais olivas; grandes coberteiras e terciárias das asas verde-oliva. Anel perioftálmico branco e extenso, maxila e mandíbula negras com extremidade amarelada.
Descrição: Adultos - margens das penas da fronte e do píleo roxas assim como a faixa da garganta e alto do peito. Cabeça verde-oliva; manto, dorso, uropígio e supracaudais oliva. Escapulares, pequenas e médias coberteiras das asas oliva; terciárias e grandes coberteiras das asas verde-oliva; primárias e secundárias verde escuras. Na cauda exibem os vexilos externos das retrizes laterais azuis, diferindo das retrizes centrais e dos vexilos internos das retrizes laterais que são verdes. Ventre e coxas citrino. Infracaudais vermelhas. O anel perioftálmico é claro e extenso, muito distinto de *maximiliani*. O bico é negro com apenas a extremidade amarelada.
Plumagem formativa – Coloração das margens das penas da fronte e píleo violeta e cabeça verde. Penas da garganta rosa rubi enquanto a faixa do peito é roxa apresentando em alguns casos manchas rosadas nas extremidades das penas. Maxila amarelada, de base negra e mandíbula amarelada, diferente do bico completamente negro dos adultos.
Juvenis – Corpo no geral verde claro, distinto do tom dourado exibido pelos adultos. Fronte avermelhada e as penas do píleo não são marginadas de roxo. Faixa roxa do alto do peito e garganta ausentes. Cor do bico predominantemente amarela.
Morfometria (adultos, em mm): Cúlmen exposto: machos 25,41 ± 0,87; fêmeas 24,4 ± 1,4. Largura do bico: machos 17,92 ± 0,77; fêmeas 17,17 ± 1. Tarsometatarso: machos 19,2 ± 1,8; fêmeas 19,13 ± 2,07. Asa: machos 189,77 ± 10,25; fêmeas 187,29 ± 9,90. Cauda: machos 102,28 ± 7,18; fêmeas 100,46 ± 9,29.

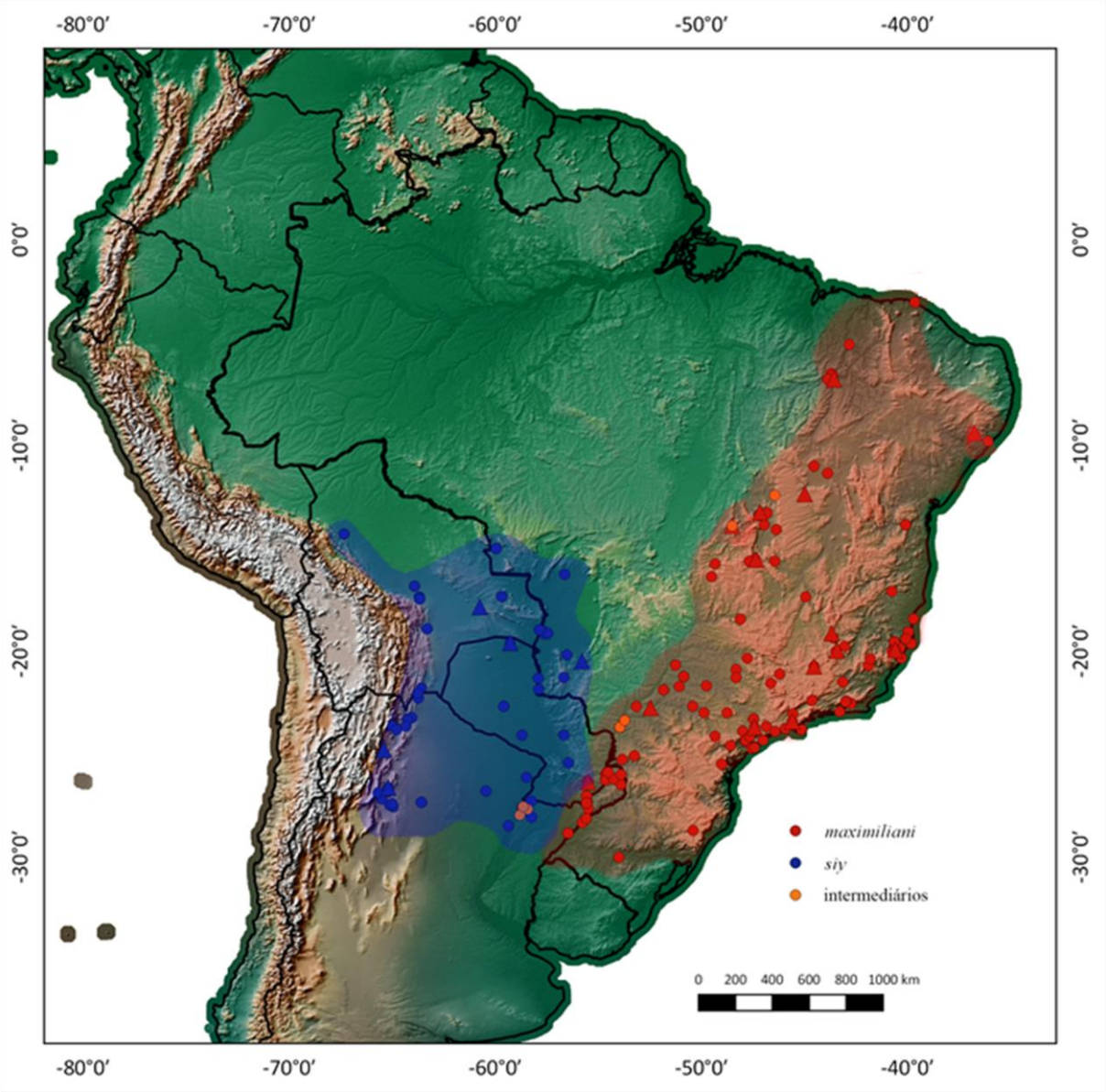

Figura 34 – Mapa de distribuição dos táxons baseado nos espécimes de museus e nos vouchers dos tecidos. Os círculos representam os espécimes de museu analisados e os triângulos as amostras de tecido ou sangue utilizadas na análise genética.

5. Discussão

5.1. Variação de plumagem

O exame dos caracteres morfológicos revelou a existência de uma grande variação de plumagem em *Pionus maximiliani*, consequência da complexa estratégia de muda que se sugere

haver nos psitacídeos. A divisão em estágios de plumagens, descritos na seção anterior, é uma tentativa de se estabelecer os limites das três fases de plumagem que caracterizam a estratégia de muda do tipo básica complexa. Fotografias de espécimes em diferentes estágios de sucessão de plumagem foram reunidas na tentativa de ilustrar como possivelmente acontece a transição de plumagem em *P. maximiliani* e *P. siy*. Estas figuras (1 a 4) podem ser encontradas no Apêndice D.

A informação sobre as estratégias de muda na maioria das espécies neotropicais é deficiente ou foi estudada de maneira preliminar (Snow & Snow, 1964; Wolf, 1969; Diamond, 1974; Foster, 1975; Prys-Jones, 1982). Neste contexto, não há informação precisa disponível na literatura sobre a sucessão de plumagem em *P. maximiliani* e somente são encontradas descrições da plumagem de "juvenis" que, no entanto, não mencionam haver duas diferentes fases de plumagem, como aqui apresentado. Entre os caracteres utilizados nestas descrições, estão o verde do corpo mais claro, penas da cabeça mais verdes, margens das penas da fronte e píleo menos conspícuas, fronte avermelhada e faixa azul do peito e garganta ausente ou menos desenvolvida (Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998; Forshaw, 2010).

Forshaw & Cooper (1989) afirmam que algumas espécies de psitacídeos adquirem plumagem de adulto logo com a primeira muda, enquanto outras espécies exibem um processo de transição demorado e quase imperceptível. Segundo Collar (1997), a primeira muda dos psitacídeos no geral ocorre entre sete e dez meses de idade. Com base em indivíduos de cativeiro, Tell (1983) afirma que após cinquenta e quatro dias os jovens que deixam o ninho exibem a fronte vermelha mas que após cerca de seis meses essas penas vermelhas são substituídas por verdes.

Wyndham (1981) estudando o padrão de muda em *Melopsittacus undulatus* observou que a plumagem juvenil destes periquitos é mantida por até dezoito semanas e que a muda entre a plumagem juvenil e a plumagem formativa envolve apenas a substituição das penas da cabeça. Após uma média de nove semanas, os indivíduos de *M. undulatus* substituem as penas da cabeça, corpo, cauda e asas, atingindo o estágio de plumagem adulta. Este padrão parece diferir do que se propõe ocorrer em *P. maximiliani* e *P. siy* uma vez que os espécimes analisados indicam que a muda pré-formativa, isto é, aquela que dará origem a este tipo de plumagem, envolveria a muda das penas do corpo além das penas da cabeça. Ryder & Wolfe (2009) descrevem que dentro de uma mesma família podem ser encontradas diferentes formas de mudas (incompletas ou completas) até mesmo diferentes tipos de estratégia de muda (básica complexa ou alternada complexa), indicando a grande plasticidade do padrão de muda mesmo

entre táxons relacionados. A partir dos resultados aqui expostos, faz-se necessário que o padrão de muda seja melhor estudado a fim de confirmar e melhor caracterizar os estágios de plumagem aqui propostos.

5.2. Caracteres analisados e diagnose das espécies

A variação na coloração de plumagem do complexo *P. maximiliani* acarretou por exemplo a descrição de *Psittacus flavirostris,* pois Spix (1824) faz referência aos caracteres utilizados por Kuhl (1820) para descrever *Psittacus maximiliani.* Entre estes caracteres, Spix destaca a fronte vermelha, exibida exclusivamente por indivíduos juvenis, mencionando que isto distinguiria *flavirostris* de *maximiliani*. A descrição de Spix é mais próxima à descrição de um adulto de *P. maximiliani*, onde há menção da fronte com penas margeadas de azul assim como o azul do alto do peito. Estes caracteres estão ilustrados na iconografia que acompanha a descrição, ainda que esta não equivalha à representação mais fiel da espécie (Figura 1, Anexo). A partir das descrições de Kuhl (1820) e Souancé (1856), *P. maximiliani* e *P. siy* foram ilustradas em *Iconographie des perroquets* (Souancé, 1857), onde pode-se notar a diferença do verde do corpo e a fronte vermelha do juvenil de *maximiliani* (Figura 2, Anexo).

Ao descrever *Pionus bridgesi*, Boucard (1891) parecia não ter conhecimento do táxon descrito por Souancé em 1856, comparando a aparente nova espécie apenas com *P. maximiliani* (Kuhl, 1820). Além disso, a descrição feita por Boucard incluía menções à garganta rosada e às penas do peito arroxeadas, características exibidas pelos dois espécimes-tipo e que são observadas na plumagem formativa definida para *Pionus siy.* Este pode ter sido o motivo pelo qual Wetmore (1926) sugeriu que *bridgesi* havia sido descrita com base em espécimes juvenis. Além dos caracteres de plumagem concordarem com *P. siy*, as localidades dos espécimes-tipo, Bolívia e Corrientes (Argentina), correspondem à área de distribuição de *P. siy*, não restando dúvida de que este táxon é sinônimo júnior deste táxon.

Não foram encontrados caracteres de plumagem que deêm suporte à diagnose entre *maximiliani* e *melanoblepharus.* Um dos principais atributos utilizados para diferenciar *melanoblepharus,* a cor azul mais escura do peito (Smith, 1960; Darrieu, 1983; Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997, Juniper & Parr, 1998; Forshaw, 2010; Collar *et al.*, 2017), não foi confirmada pela análise da plumagem, de maneira que tanto os espécimes da área de ocorrência de *maximiliani* quanto de *melanoblepharus* apresentam o mesmo padrão de coloração do peito, azul violeta, demonstrando não haver nenhuma evidência a favor desta diagnose. Outro caráter

atribuído a *P. m. melanoblepharus*, o verde mais escuro do corpo também não foi verificado. Hellmayr (1929) por exemplo, afirmou que os espécimes do Piauí eram semelhantes aos espécimes da Bahia e Rio de Janeiro assim como aos espécimes de São Paulo e Rio Grande do Sul, diferindo dos dois últimos apenas pelo tamanho. A fronte mais negra também não foi confirmada e ao contrário do que se encontra nas descrições mais recentes (e.g. Collar, 1997), a fronte de *P. maximiliani* não é negra, mas aparenta ser escura devido à maior sobreposição das margens azuis das penas, causando um contraste com a área do píleo, visualmente mais clara pelo verde das penas visível.

Além disso, a descrição original de Miranda-Ribeiro (1920) sugere que o autor tenha comparado os espécimes-tipo de Teresópolis a exemplares de *Pionus maximiliani siy*, o que fica claro a partir da leitura da descrição de *Pionus maximiliani* que antecede a descrição da nova subespécie, no qual menciona: "plumagem verde olivácea (...), as penas da fronte e dos loros fortemente marginadas de purpúreo denegrido (...), e no papo forma uma ampla zona violácea", remetendo aos caracteres exibidos por *P. siy*. Miranda-Ribeiro ainda atribui a *melanoblepharus* caracteres como o verde geral menos oliváceo e a região nua perioftálmica negra em vez de cárnea, indo de acordo mais uma vez a uma comparação com *siy*, cujo corpo é mais oliváceo e o anel ocular é branco e extenso.

Neste mesmo contexto, a diagnose baseada no anel perioftálmico também pôde ser refutada. Se de fato Miranda-Ribeiro utilizou espécimes de *P. siy* para comparar e descrever *melanoblepharus*, o anel perioftálmico mais escuro não se referiria à forma nominotípica como é atribuído atualmente e esta informação errônea acabou se perpetuando de maneira que a forma nominotípica foi descrita e ilustrada com anel perioftálmico claro e obras como Forshaw & Cooper (1989), Collar (1997), van Perlo (2009) e Forshaw (2010) exemplificam esta situação. Ademais, nenhum espécime da forma nominotípica analisado possui o anel perioftálmico claro à exceção dos exemplares identificados como intermediários.

Darrieu (1983) sugere a existência de uma área de transição entre *maximiliani* e *melanoblepharus* que ocorreria entre Minas Gerais e Espírito Santo, mencionando também a existência de alguns exemplares de difícil classificação, que apresentavam a coloração do corpo característica de *melanoblepharus* mas as medidas de *maximiliani*, reforçando a ideia de que não há distinção de plumagem entre essas duas subespécies. Tanto Smith (1960) quanto Darrieu (1983) diagnosticam *maximiliani* pela cor verde do corpo mais clara, mas esta diagnose pode ter sido fundamentada na comparação com espécimes juvenis. Entre o material analisado para esta dissertação, cerca de metade dos espécimes procedentes do nordeste compreendiam

indivíduos juvenis (22 jovens *versus* 24 adultos), o que nos leva a crer que o padrão de coloração mais claro destes espécimes pode ter influenciado de certa forma estes autores, levando-os a acreditar que a coloração mais clara pudesse representar um caráter distintivo entre *maximiliani* e *melanoblepharus*.

A diferença de tamanho entre *maximiliani* e *melanoblepharus* é apontada pela maioria dos autores (e.g. Smith, 1960; Darrieu, 1983; Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Juniper & Parr, 1998) e tanto Smith (1960) quanto Darrieu (1983) sugerem a existência de uma variação clinal, com o aumento de tamanho no sentido sul da distribuição. Entre os testes de correlação e regressão realizados, o comprimento de asa foi a variável morfométrica em que foram observados os maiores valores de correlação e regressão. Darrieu (1983), por exemplo, usou as médias de comprimento de asa para comparar *maximiliani* e *melanoblepharus* e propor a existência do padrão clinal com base nestas medidas. O autor ainda menciona que mesmo dentro de *melanoblepharus* haveriam indivíduos da área norte da distribuição, de tamanho menor, e indivíduos do sul, com maiores dimensões, corroborando com a existência de uma variação de tamanho gradual. Apesar dos resultados das análises de correlação e regressão indicarem índices moderados, é notável que há uma variação gradual no tamanho dos espécimes, que exibem menores dimensões na área norte, aumentando gradualmente em direção ao sul da distribuição. Os gráficos de regressão linear de cada veriável morfométrica e cada táxon (Figuras 6 a 15) mostram a tendência ao aumento de tamanho na maioria dos casos.

Assim como na população do leste, Smith (1960) e Darrieu (1983) também sugeriram a existência de variação clinal entre *siy* e *lacerus* porém, os testes de regressão e correlação não indicam forte relação entre as medidas morfométricas e a latitude. Ao contrário de *P. maximiliani*, *P siy* parece não apresentar uma discrepância tão grande de tamanho entre os indivíduos. Smith (1960) sugere que neste grupo a variação clinal seria menos evidente devido a diferenças na altitude que exerceriam influência na clina, suavizando-a. Dos exemplares analisados, poucos possuem informação sobre a altitude onde o espécime foi coletado. Entre estes, a menor altitude registrada é de 150 m (YPM 31598) enquanto a maior é de 518 m (AMNH 140667), mas segundo Politi & Rivera (2005), *P. siy* foi registrada em áreas florestais de até 1300m no noroeste da Argentina. Mesmo assim, é improvável que a diferença na altitude seja causa de uma menor variação de tamanho. Uma explicação mais simples neste caso é a menor área de ocorrência do táxon, mais restrito que *P. maximiliani*, onde a menor amplitude da latitude se refletiria em uma variação mais tênue no tamanho dos espécimes.

No geral, os índices de correlação entre as variáveis morfométricas e a latitude indicam relações fracas a moderadas, mostrando que a variável independente não é responsável pela maior parte da variação encontrada. Valores moderados de R^2 foram observados em poucos casos e ainda sim, a porcentagem de variação explicada pela variável independente ficou entre 51 e 59% (largura do bico em machos do agrupamento *siy+lacerus* e comprimento de asa em fêmeas do mesmo grupo, respectivamente).

Embora muitas espécies apresentem correlação entre a latitude e a morfologia, a latitude é o principal fator explanatório para a variação do tamanho corporal apenas em um pequeno número de espécies (Meiri *et al.*, 2007). Outros fatores como o tamanho da área de distribuição e a faixa latitudinal que a espécie ocupa podem ser responsáveis pela maior parte da variância encontrada, pois uma maior área implica em uma maior variedade de condições ambientais que podem estar envolvidas na seleção do tamanho corporal (Ashton, 2004; Meiri *et al.*, 2004). Neste sentido, fatores como disponibilidade de alimento, umidade e precipitação também podem influenciar o tamanho dos indivíduos (Meiri *et al.*, 2007) de maneira que a latitude por si só pode não ser a única variável relacionada ao tamanho observado nos organismos.

Também não foram encontradas evidências que dêem suporte ao reconhecimento de *siy* e *lacerus* como táxons independentes. A faixa do peito mais azulada e de maior extensão comparada a *P. m. siy* era tida como um dos principais caracteres diagnósticos de *lacerus* (e.g. Smith, 1960; Forshaw & Cooper, 1989; Collar, 1997; Forshaw, 2010). No entanto, todos os indivíduos do oeste da distribuição do complexo exibem a área do peito de mesma coloração roxa, sem distinção.

Mesmo afirmando que a coloração do peito de *lacerus* era similar a exibida por *siy*, Darrieu (1983) continuou a defender a validade do primeiro, insistindo em encontrar caracteres que pudessem sustentar a diagnose deste táxon. O autor utiliza então as medidas de comprimento de asa, alegando que as maiores medidas eram observadas nos indivíduos do noroeste argentino, passando a utilizar isto como principal diferença entre *lacerus* de *siy*. Antes de Darrieu, Smith (1960) apontou que *P. m. siy* e *P. m. lacerus* eram similares em plumagem, mas mesmo assim não reconheceu que os dois táxons representam uma única espécie, chegando a sugerir a existência de uma zona de intergradação entre elas nas províncias de Formosa e Chaco no norte da Argentina.

De maneira similar ao que ocorreu com outras descrições do complexo, *P. m. lacerus* provavelmente foi descrita sem que seu autor tivesse ciência da descrição de *P. m. siy*, pois Heine (1884) descreve *Pionias lacerus* com base em comparações com *Pionias flavirostris*

(=*Pionus maximiliani*). De acordo com os dados do inventário de espécimes do museu Heineanum (Heine & Reichenow, 1882-1890), onde o espécime-tipo de *lacerus* foi depositado (Heine, 1884), a coleção ornitólogica dispunha somente de exemplares de *P. flavirostris*, cujas localidades eram "Brasil" e São Leopoldo, Rio Grande do Sul. Heine menciona que uma das diferenças observadas entre *P. lacerus* e *P. flavirostris* era a coloração da garganta que na segunda era lilás avermelhado, uma possível referência à garganta rosada dos espécimes em plumagem formativa. Outra observação feita por Heine deixa dúvida se o espécime-tipo, perdido nos dias atuais (Quaisser & Nicolai, 2006), não correspondia a um espécime em muda pois o autor menciona a existência de uma estreita faixa azul nas penas do peito, distinto de *flavirostris* que a exibia em maior extensão.

Ainda sobre os padrões encontrados na plumagem, um grupo de quatro indivíduos procedentes do Maranhão se destacou entre os demais por uma particularidade na plumagem. Na comparação com exemplares de *P. maximiliani*, a faixa do peito apresenta tonalidade um pouco mais azulada e menos violeta que os exemplares típicos do nordeste além do tom de rosa ligeiramente mais claro da garganta. Exceto por esta característica, as demais áreas do corpo concordam com os padrões observados para os espécimes de *maximiliani*. No entanto, não é possível assegurar se este padrão representa uma variação associada apenas à fase de plumagem formativa, pois nenhum dos quatro indivíduos representa um espécime adulto, ou esta diferença corresponde a uma diferença de plumagem também dos espécimes adultos. Para responder estas questões, seria necessário o exame de espécimes adultos da mesma localidade que poderiam esclarecer a natureza da variação encontrada.

O resultado obtido pela análise filogenética é congruente com o resultado da análise morfológica que corrobora com a divisão do complexo em dois clados e consequentemente com a proposta de reconhecê-los como espécies válidas. Esta proposta difere daquela de Ribas *et al.* (2007) que ao proporem a filogenia do gênero *Pionus*, sugeriram que as quatro subespécies do complexo pudessem constituir quatro linhagens independentes e que por consequência fossem tratadas como espécies filogenéticas. É importante ressaltar que esta proposta não foi criteriosa, pois foi utilizado um número extremamente limitado de amostras por táxon (n=1 para *maximiliani*, *melanoblepharus* e *siy*). Por outro lado, Ribas *et al.* (2007) mencionam ter realizado uma análise morfológica dos espécimes de *Pionus*, mas as diagnoses sugeridas por estes autores (encontradas apenas no material suplementar), que em resumo são que *maximiliani* tem o corpo no geral mais claro que *melanoblepharus* e que *lacerus* difere de *siy*

por ser maior em tamanho e apresentar coloração do corpo no geral mais escura, também não são válidas.

De acordo com os dados mitocondriais, não há distinção entre *maximiliani* e *melanoblepharus* assim como entre *siy* e *lacerus*. Por outro lado, os dados nucleares não mostram a mesma divisão e as árvores apresentam pouca resolução ao nível intraespecífico, o que já era esperado pois marcadores nucleares têm evolução mais lenta que os marcadores mitocondriais (Zhang & Hewitt, 2003; Zink & Barrowclough, 2008) e por esta razão, o mtDNA é um importante marcador para detectar divergências recentes (Zink & Barrowclough, 2008). Outra peculiaridade dos marcadores nucleares é que sua evolução não segue um processo de divergência bifurcado, ao invés disso, o padrão mais comum de evolução é o multifurcado (Posada & Crandall, 2001). Essas observações são condizentes com o cenário de diversificação hipotético entre *P. maximiliani* e *P. siy*, cuja separação foi estimada em cerca de meio milhão de anos, uma diversificação recente para ser detectada através do nuDNA.

Além disso, as topologias obtidas pelos dois genes nucleares não são congruentes entre si. O filograma de BF5 aparenta o que pode ser o início de uma estruturação ao contrário da árvore de TGFB2 que não mostra nenhum grupo bem estruturado aonde inclusive um dos grupos externos, *P. sordidus* está posicionado junto ao grupo intraespecífico. Essa diferença entre topologias é consequência direta da grande variação encontrada no genoma nuclear, onde diferentes regiões genômicas evoluem em ritmos distintos em decorrência de diferentes taxas de evolução e diferentes pressões evolutivas (Zhang & Hewitt, 2003).

Embora o uso de dados multilocus seja defendido atualmente (Edwards & Bensch, 2009), o DNA mitocondrial ainda pode ser utilizado para inferir padrões filogeográficos (Zink & Barrowclough, 2008) e é comum que ainda hoje estudos que também utilizam dados do genoma nuclear façam inferências sobre os padrões de diversificação e delimitação de espécies com base em dados mitocondriais (e.g. Rodrigues *et al.*, 2013; Arbeláez-Cortés *et al.*, 2014). Mesmo com menor estruturação, quando os dados nucleares e mitocondriais são analisados em conjunto na *species tree* a divisão em dois clados é muito bem suportada. A congruência entre os dados genéticos e os dados morfológicos observados neste trabalho oferece um bom suporte à proposta taxonômica aqui apresentada, concordando com a recomendação do uso de diferentes tipos de caracteres na delimitação das espécies (de Queiroz, 1998; Sites & Marshall, 2004; Silveira & Olmos, 2007; Winker, 2009).

Em relação à análise vocal, não foram encontradas evidências de distinção entre os chamados de voo das duas espécies. Ao contrário destes resultados, alguns estudos de variação

vocal de psitacídeos conduzidos encontraram variações geográficas nos chamados de voo em *Amazona auropalliata* (Wright, 1996), *Barnardius zonarius* (Baker, 2000; Baker, 2011), *Eupsittula canicularis* (Bradbury *et al*., 2001) e *Platycercus elegans* (Ribot *et al.*, 2009). Uma diferença estes estudos e o que foi conduzido nesta dissertação refere-se às gravações utilizadas onde os primeiros utilizaram gravações próprias, e, portanto, um pouco mais padronizadas enquanto aqui utilizou-se arquivos de bibliotecas digitais. O uso destes arquivos sonoros algumas trouxe dificuldades e muitos arquivos não apresentavam boa qualidade para serem utilizados. De certa forma, o fato de não encontrar variação vocal entre as populações pode ter sido consequência de um conjunto amostral não adequado.

Mesmo assim, nenhum dos trabalhos acima mencionados tinha o propósito de discutir as implicações taxonômicas das variações vocais encontradas. Um destes estudos (Baker, 2000) indicou convergência entre a variação vocal e a variação morfológica, mas o autor não discute implicações taxonômicas deste resultado. Além disso, este não é o único padrão encontrado nos estudos de variação vocal de psitacídeos.

Wright & Wilkinson (2001), por exemplo, avaliaram a relação entre os dialetos de *A. auropalliata* encontrados em um estudo anterior (Wright, 1996) e a diferenciação genética inferida através da análise de DNA mitocondrial. Entretanto, este trabalho não encontrou evidências a favor da correlação entre os diferentes tipos de chamados encontrados e estrutura genética. Para explicar este padrão, Wright & Wilkinson (2001) sugeriram que a dispersão de indivíduos entre as diferentes populações seria responsável por um elevado fluxo gênico e que isto poderia impedir a divergência genética entre os indivíduos associados a diferentes dialetos. Posteriormente, um experimento realizado por Salinas-Melgoza & Wright (2012) envolvendo a translocação de indivíduos foi realizado com o propósito de avaliar a influência da dispersão na manutenção dos dialetos de *A. auropalliata*. Os resultados deste estudo indicam que pouco tempo depois de serem translocados, os papagaios já eram capazes de reproduzir o chamado de contato local, distinto do chamado típico de suas áreas de origem.

Neste mesmo sentido, Ribot *et al.* (2009) observaram que *Platycercus elegans* apresenta relação entre variação vocal, plumagem e variação no DNA mitocondrial em regiões onde o fluxo gênico é reduzido, concordando com as predições feitas por Wright & Wilkinson (2001). Entretando, os autores indagam se as diferenças vocais são utilizadas pelos papagaios para identificar indivíduos de outras populações. Baker (2000) propõe que os chamados de voo dos psitacídeos teriam uma função de estrutura social uma vez que são aves com grande longevidade e um sistema social complexo (Saunders, 1983; Rowley, 1990).

Os resultados destes trabalhos sugerem que mesmo em casos em que há concordância entre variação vocal e outros tipos de caracteres, a utilização da voz como ferramenta na delimitação de espécies pode não ser adequada, pois o complexo comportamento social aliado a habilidade dos papagaios em aprender e reproduzir sons gera obstáculos na compreensão da variação vocal intraespecífica e qual a sua real importância na delimitação de espécies.

5.3. Estrutura populacional

Comparando-se os resultados da AMOVA e das redes de haplótipos confirma-se a falta de estruturação nos marcadores nucleares. As maiores diferenças genéticas não são encontradas entre os grupos previamente testados nos três diferentes cenários mas sim entre populações dentro destes grupos. Isto é mais evidente em TGFB2 cujo padrão estrelado da rede de haplótipos mostra claramente um grande número de haplótipos relacionados a um único haplótipo ancestral. Mesmo nos marcadores mitocondriais, a AMOVA não mostrou maior suporte à maior diferenciação entre os grupos pré-definidos e isto possivelmente está relacionado aos altos índices de diversidade haplotípica encontrados em cytb e ND2. Porém, os haplótipos são pouco diversos, sendo distintos entre si por poucas mutações, como pode ser observado nas redes de haplótipos. Ainda que não sejam tão distintos entre si, os diferentes haplótipos são indicados na AMOVA como o grupo com maior diversidade genética, na forma da maior variação entre populações dentro de grupos.

Apesar do número amostral limitado utilizado neste estudo, o padrão visto na rede de haplótipos aponta para uma diversificação de haplótipos recente pois mesmo incluindo amostras de indivíduos geograficamente distantes (e.g. amostras do leste do Paraguai e do Piauí, por exemplo) o número de alelos diferentes entre estes haplótipos distintos é mínimo, evidenciado pelos baixos índices de diversidade nucleotídica.

Estas observações concordam com os resultados dos testes de neutralidade que indicaram expansão populacional recente nas duas espécies, o que é apoiado pelos baixos níveis de diversidade genética observados, principalmente em *P. siy.* Assim, o cenário de estabilidade nestas populações não encontra suporte.

5.4. Espécimes intermediários e zonas de hibridização

Darrieu (1983) ao analisar a variação morfológica do complexo sugeriu a existência de uma zona de intergradação que envolveria as subespécies *siy* e *melanoblepharus* no norte da Argentina enquanto Smith (1960) menciona que indivíduos intermediários poderiam ser encontrados em qualquer área de transição entre as áreas de ocorrência contínuas das subespécies. Por isso, a descoberta de indivíduos intermediários em três diferentes regiões concorda com a afirmação de ambos os autores.

No primeiro caso, foram encontrados espécimes intermediários na província de Corrientes, Argentina, área localizada entre o limite sul de *maximiliani* e o limite sudeste de *siy*. Embora não tenham sido encontrados espécimes de *P. maximiliani* na mesma área, o que confirmaria a simpatria das espécies, a proximidade geográfica entre as áreas de distribuição das duas espécies torna plausível a hipótese de que mesmo sem registros estas espécies possam co-ocorrer e hibridizar. Tanto Smith (1960) quanto Darrieu (1983) mencionam que exemplares desta localidade representavam uma transição na coloração de plumagem envolvendo os táxons do oeste e do leste, já indicando a morfologia intermediária encontrada em espécimes da região.

De modo semelhante, tanto os espécimes intermediários quanto as fotografias do oeste do Paraná também sugerem a existência de uma zona de contato nesta área e neste caso, a proximidade geográfica com a divisa do estado do Mato Grosso do Sul onde ocorre *P. siy* dá suporte a este cenário. Nos dois casos mencionados, a morfologia dos espécimes se assemelha mais a *Pionus maximiliani*, com os espécimes apresentando o verde do corpo e coloração do peito desta espécie e o anel perioftálmico característico de *P. siy*. Este cenário sugere que estas áreas correspondem a zonas de contato entre as duas espécies e que a hibridação pode ser um fenômeno comum.

Ao contrário dos casos anteriores, a terceira região em que foi constatada a existência de exemplares intermediários, a região do norte de Goiás e sul do Tocantins, compreende um cenário mais complexo, pois os dados de museus e de literatura limitam a distribuição de *P. siy* ao Mato Grosso do Sul. Em um primeiro momento o limite de distribuição de desta espécie poderia impedir que a hibridação pudesse ser advogada neste caso, pois não há confirmação de co-ocorrência entre as duas espécies, prerrogativa fundamental para a confirmação da existência de híbridos (McCarthy, 2006).

Contornando a ausência de espécimes físicos, os registros fotográficos do WikiAves, revelaram a existência de indivíduos morfologicamente semelhantes a *Pionus siy* em Goiás,

Distrito Federal e Tocantins. A análise de fotografias pode não representar uma metodologia adequada, pois efeitos decorrentes da luminosidade e posição do indivíduo ao ser fotografado podem induzir erros de identificação. Apesar disso, um dos principais caracteres diagnósticos de *siy*, a presença do anel perioftálmico branco e extenso é observado em todos estes indivíduos mesmo nos casos em que os caracteres de plumagem não podem ser inferidos com segurança.

O registro que mais se aproxima de um indivíduo de *Pionus siy* é o de Taguatinga, Tocantins (WA 1391884), mesma localidade de um espécime classificado como intermediário (MNRJ 3925, localidade transcrita na etiqueta de identificação: Santa Maria de Taguatinga, Goiás, que hoje pertence ao estado do Tocantins). O indivíduo fotografado exibe além do anel ocular branco, o peito de cor que se aproxima do roxo.

Entre as fotografias desta região, um registro em Monte Alegre de Goiás retrata dois indivíduos, onde um exibe o anel ocular branco e o outro escuro, lado a lado (Figura 3, Anexo), motivando a realização de uma coleta no local, mas o único espécime coletado nesta localidade (MZUSP 103741) exibe morfologia condizente com *P. maximiliani* além de ter se posicionado entre *maximiliani* na análise filogenética.

Entre os espécimes identificados como intermediários, os exemplares de Campinaçu (MZUSP 94571 e 94572) eram os únicos que dispunham de tecido, permitindo a sua inclusão na análise molecular. Curiosamente, estes exemplares foram posicionados dentro de *P. maximiliani*, sem terem sido alocados de maneira intermediária entre os dois clados na árvore filogenética, como poderia seria esperado no caso de híbridos. Situação contrária foi observada por Urantowka *et al.* (2014) que encontraram um espécime cuja morfologia era idêntica a *Pyrrhura molinae*, mas que em uma análise filogenética usando genes mitocondriais se posicionava entre indivíduos de *P. rupicola*, levando os autores a identificá-lo como híbrido. Para explicar este resultado, os autores concluíram ao menos para este grupo de psitacídeos, indivíduos híbridos poderiam não ser detectados através da morfologia.

Situações semelhantes às encontradas em *Pionus* e *Pyrrhura* podem ser observadas em casos de hibridação introgressiva. A hibridação é um fenômeno natural bem documentado em diversas espécies de aves especialmente em zonas de contato (Randler, 2004), pois aparentemente as barreiras pré-zigóticas evoluem mais lentamente em aves que em outros grupos de vertebrados (Prager & Wilson, 1975; Price & Bouvier, 2002; Fitzpatrick, 2004). A introgressão por sua vez, pode ser definida como o processo de transferência de genes de uma espécie a outra, que ocorre através de retrocruzamentos sucessivos entre indivíduos híbridos e indivíduos puros. Contudo, a detecção da introgressão não é uma tarefa fácil, especialmente

quando envolve táxons muito próximos e quando as taxas de hibridação são baixas (Aboim *et al*., 2010).

O efeito da introgressão sob condições naturais é de difícil percepção, e neste contexto, uma ampla gama de híbridos pode ser encontrada, incluindo indivíduos geneticamente híbridos que se assemelham fenotipicamente a indivíduos puros e isto relaciona-se à elevada variação na composição genética decorrente dos retrocruzamentos (Anderson, 1953, Arnold & Hodges, 1995; Burke & Arnold, 2001). Nos casos em que há introgressão, não é incomum que sejam encontrados indivíduos com morfologia de um parental mas genótipo de outro (Aboim *et al*., 2010).

A aparente ausência de *Pionus siy* na área que compreende o norte de Goiás, Distrito Federal e sul do Tocantins aliada a distância da população conhecida mais próxima cujo limite norte situa-se no estado do Mato Grosso do Sul, cria obstáculos em se admitir que esta região possa ser considerada uma zona híbrida. Entretando, a morfologia dos indivíduos dessa região evidencia que o contato entre as duas espécies deve ter ocorrido ou ainda pode estar ocorrendo. É preciso lembrar que a distribuição das espécies é moldada por fatores dinâmicos e que a partir disto não é improvável que *Pionus siy* tenha alcançado e estabelecido uma população nesta área, permitindo o contato com indivíduos de *P. maximiliani*, espécie normalmente encontrada na região e nas áreas próximas. Dentro deste contexto, *P. siy* pode ter exibido uma distribuição mais ampla e contínua entre o Mato Grosso do Sul e o norte de Goiás mas em algum momento este contínuo geográfico foi desfeito, resultando no cenário que é observado atualmente.

Sabe-se que as áreas florestais da América do Sul sofreram inúmeras modificações ao longo do tempo e que o padrão de distribuição dos organismos associados a estas áreas está relacionado a esta dinâmica. A região onde estes indivíduos intermediários são encontrados situa-se no domínio do Cerrado, porém tanto os registros quanto alguns espécimes de museu indicam a associação destes indivíduos a áreas de vegetação mais úmida.

De acordo com alguns autores (Redford & Fonseca, 1986; Silva, 1996; Costa, 2003), ciclos históricos de expansão e retração de florestas assim como a existência de uma rede de florestas de galeria podem ter permitido que organismos que habitavam florestas úmidas alcançassem o núcleo de biomas de vegetação mais seca. Também é advogado que mesmo após a dispersão no Cerrado, as espécies provavelmente mantiveram populações viáveis na região, pois as áreas florestais não teriam desaparecido por completo após os eventos paleoclimáticos que se seguiram após a sua expansão geográfica (Silva & Bates, 2002).

Além desta dinâmica histórica, outros aspectos da vegetação da região são igualmente pertinentes. Short (1975) menciona que a região nordeste do chaco no Mato Grosso do Sul possui uma vasta região de campos e florestas associadas (cerrado e cerradão) que se estendem ao Maranhão, Goiás, oeste da Bahia e oeste do Paraná. Oliveira-Filho & Ratter (1995) por sua vez, afirmam que a ocorrência de florestas mesofíticas dentro do Cerrado é subestimada e que esse tipo de vegetação conectaria áreas do Cerrado à Caatinga e ao Chaco. Prado & Gibbs (1993) chegam inclusive a sugerir que estas formações fossem tratadas como relictos de floresta decídua, mais extensas no último glacial máximo, que teria conectado áreas como o sul do Paraguai e florestas pré-montanas do centro-oeste da Argentina. Ledru (1993) também sugere com base em dados palinológicos que o nível de aridez durante a última glaciação não foi tão elevado como se acreditava e que portanto as florestas de galeria poderiam ter permanecido nas região central do Brasil.

Cenários e conexões como estes poderiam ter possibilitado a *Pionus siy* alcançar o norte do Cerrado e eventos subsequentes como mudanças no padrão de vegetação poderiam ter causado o isolamento e disjunção de duas populações. Se esta suposta população remanescente de *P. siy* se tornasse mais rara devido à redução de seu tamanho populacional, a hibridação com *P. maximiliani*, espécie mais comum na região, seria plausível. Se no decorrer do tempo os eventos de hibridação entre estas espécies tornaram-se recorrentes, um alto grau de introgressão poderia então ser esperado.

Diante da existência dos espécimes intermediários e das hipóteses propostas, faz-se necessário uma investigação voltada à população da área do norte de Goiás com o propósito de se confirmar a ocorrência de indivíduos de *Pionus siy* e avaliar o grau de hibridação nesta área. Além disso, é necessário a análise e caracterização das possíveis zonas de hibridização entre *P. maximiliani* e *P. siy*.

5.5. Padrão filogeográfico e diversificação

5.5.1. Distribuição e habitat

A distribuição geográfica de *P. maximiliani* se sobrepõe a toda a área de Mata Atlântica na América do Sul além de algumas áreas disjuntas no nordeste e centro-oeste do Brasil, em áreas correspondentes ao domínio do Cerrado. Do outro lado, *P. siy* apresenta área de distribuição sobreposta às províncias biogeográficas do Chaco, Yungas, Cerrado e áreas no Pantanal (Figura 35).

Para o melhor entendimento do padrão de distribuição geográfico de *P. maximiliani* e *P. siy* foram compiladas algumas informações sobre a preferência de habitat de *Pionus maximiliani*. De acordo com Collar (1997) e Juniper & Parr (1998), *P. maximiliani* e *P. siy* vivem em ambientes tipicamente florestais, mas ao longo de suas respectivas distribuições, estas espécies não são comuns em áreas de formação vegetal mais seca. Apesar de estar virtualmente distribuída em todo o nordeste do Brasil, *P. maximiliani* por exemplo, é uma espécie incomum na maior parte desta região devido à menor área florestada, seja pelo predomínio natural de formações xéricas da Caatinga seja pela menor cobertura vegetal remanescente de Mata Atlântica. Isto pode ser observado no mapa seguinte em que a ocorrência dos espécimes de museu, à exceção das peles do Ceará, não se sobrepõem ao domínio da Caatinga.

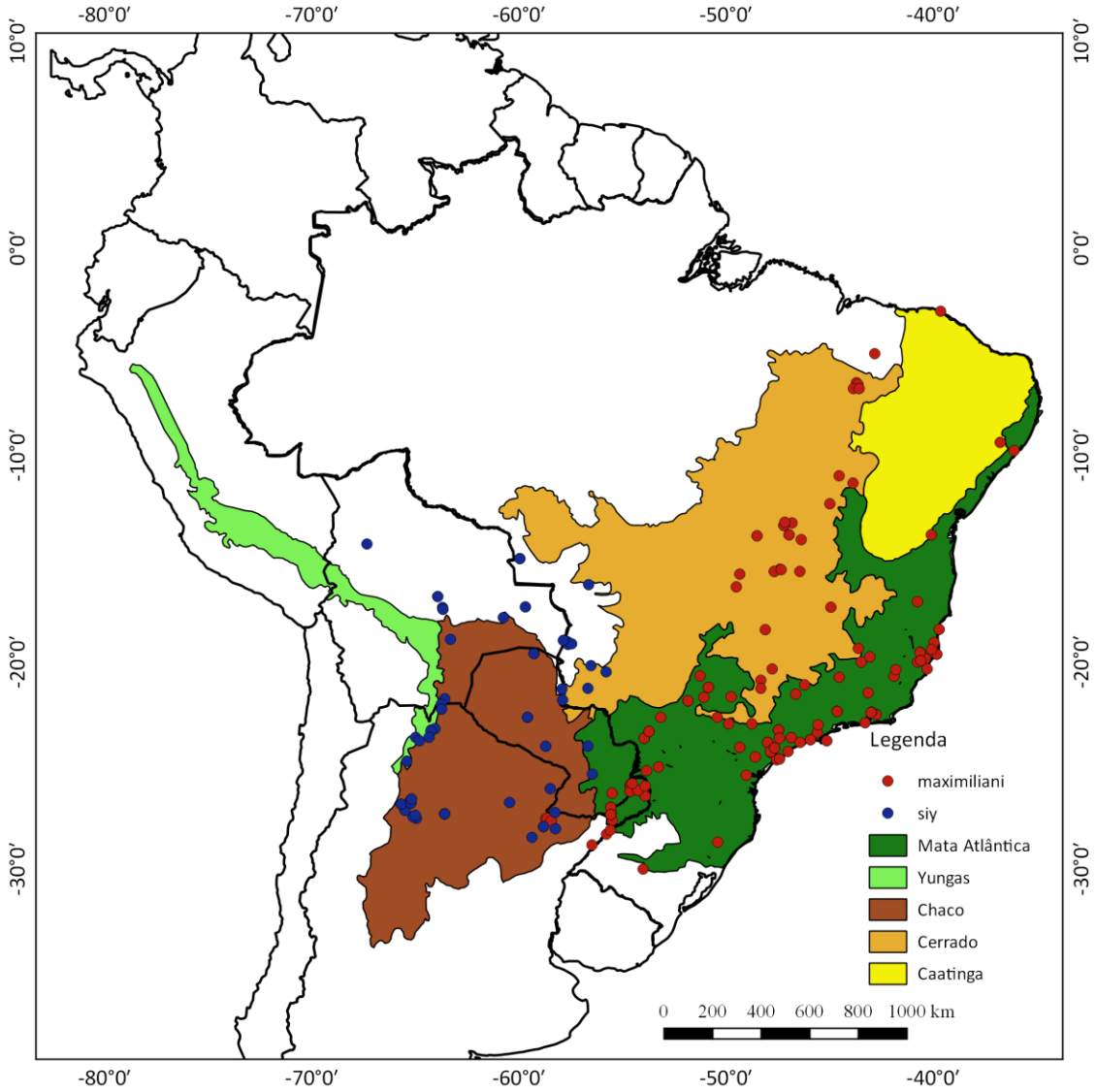

Figura 35 – Mapa de distribuição de *P. maximiliani* e *P. siy* relacionando suas respectivas ocorrências aos principais biomas sobrepostos.

Registros de ocorrência no nordeste brasileiro são bastante pontuais e estão relacionados a formações florestais. Gonzaga *et al.* (1995), por exemplo, registraram *P. maximiliani* em áreas de florestas de altitude próximas ao município de Boa Nova, sul da Bahia. Também na Bahia, Parrini *et al.* (1999) observaram a espécie em matas semi-úmidas na Chapada Diamantina enquanto Santos *et al.* (2009) por sua vez, a encontraram em fragmentos de florestas ripárias e estacionais no município de Igaporã. Já no estado de Pernambuco, Lyra-Neves *et al*. (2004) constataram a presença de *P. maximiliani* em um fragmento de Mata Atlântica na Reserva Estadual de Gurjaú.

Silva *et al.* (2003) e Major *et al.* (2004) incluem *P. maximiliani* em suas respectivas listas de aves da Caatinga mas ressaltam que a espécie habita mosaicos de florestas e formações vegetais abertas (Silva *et al.*, 2003), ocorrendo em matas altas, caatinga arbórea e matas ciliares (Major *et al.*, 2004).

Em um levantamento de aves no Cerrado de Chiquitano, Bolívia, Brooks *et al.* (2005) observaram que indivíduos de *P. siy* compunham um grupo de aves estritamente associado a áreas florestais ao redor do rio Conchas. De maneira similar, na região do maciço de Urucum, no Mato Grosso do Sul, Godoi & Souza (2016) detectaram a espécie em formações de florestas ripárias, florestas submontanas e cerrado florestal. No parque nacional de Calilegua, no noroeste da Argentina, Politi & Rivera (2005) detectaram a ocorrência de *siy* em três tipos de formações florestais úmidas que correspondiam a florestas pré-montanhosas, de transição e montanhosa.

Por outro lado, pouquíssimos exemplares de museu continham informações sobre o tipo de habitat em que o espécime fora coletado. Entre os poucos casos, as etiquetas dos espécimes UWBM 70701 e 70750 assinalam que estes exemplares foram coletados em florestas úmidas ao longo do Rio del Loro em San Miguel de Tucumán, noroeste da Argentina. As etiquetas dos espécimes coletados na Bolívia, LSUMZ 123531 e 171172, mencionam como área de coleta “floresta típica” e “floresta alta do chaco”, respectivamente. Por último, exemplares coletados no Piauí (MPEG 67842 e 67843) apresentavam a informação de que haviam sido coletados em áreas de Cerrado.

A junção do padrão de distribuição dos espécimes de museu a estas informações confirma que apesar de virtualmente distribuídos em áreas do corredor de vegetação seca na América do Sul, estes táxons não se estabelecem em áreas de vegetação aberta nestes domínios. Sendo assim, a dinâmica das áreas florestais possivelmente moldou a distribuição geográfica destas duas espécies.

5.5.2. Divergência e hipótese de diversificação

O tempo médio estimado de divergência entre *P. maximiliani* e *P. siy* obtido pela análise no *BEAST é de 0,54 milhão de anos (intervalo de confiança entre 0,3 e 0,82 milhões de anos), muito próximo do que foi proposto por Ribas *et al.* (2007), que estimaram a divergência média entre os mesmos grupos em 0,64 (através de abordagem probabilística – *penalized likelihood*, intervalo de 0,38-0,98) e 1,18 milhões de anos (abordagem bayesiana, intervalo de 0,53-2,06).

Tanto as estimativas aqui obtidas quanto as de Ribas *et al.*, (2007) indicam que a separação entre os dois clados ocorreu durante o Pleistoceno, cuja dinâmica paleoclimática e eventos geológicos têm sido propostos como a principal causa da rápida e recente diversificação da biota neotropical (Whitmore & Prance, 1987; Hackett & Lehn, 1997; Haffer, 1997).

Nores (1989) ao analisar o padrão de distribuição disjunto de espécies e subespécies relacionadas entre a região noroeste da Argentina e Bolívia (correspondendo à região das Yungas) e a região do nordeste da Argentina e sul do Brasil (compreendendo a chamada floresta Paranaense) sugeriu que estas regiões atualmente separadas por um corredor de 700 km de vegetação seca do Chaco (Silva, 1994) pudessem ter sido conectadas no passado. Para explicar esta hipótese, Nores & Cerana (1990) e Nores (1992) propuseram que a vegetação do Chaco teria sofrido mudanças relacionadas aos ciclos climáticos do Quaternário, em que houveram os eventos de contração e expansão de florestas.

Entre as diferentes fitofisionomias encontradas no Chaco estão as matas de galerias e as matas arbustivas. As matas de galeria se estendem através do curso rios Paraná-Paraguai, dos rios Pilcomayo, Bermejo e de seus afluentes (Short, 1975). Estas florestas se estendem de tal maneira que formam habitats florestais contínuos em algumas áreas, podendo constituir a formação florestal predominante em certas áreas (Nores, 1989, 1992, 1994).

Neste contexto, Nores (1992) propõe que as matas de galeria em torno dos rios Pilcomayo e Bermejo teriam formado um corredor de floresta contínua conectando essas duas áreas durante os períodos interglaciais. Como consequência, as florestas teriam avançado de ambos os lados permitindo que muitas espécies florestais expandissem sua área de distribuição, formando uma distribuição contínua (Nores, 1992; 1994). Com o retorno de um período mais seco, estas conexões teriam sido extintas causando o isolamento destas espécies e posterior diferenciação das populações, cenário que pode ser observado no presente (Nores, 1989). Na paisagem dos dias atuais são poucos os cursos dos rios no Chaco, mas a presença de pequenas ilhas florestais ao longo de antigos cursos d'água, no sistema dos rios Bermejo e Pilcomayo,

sugerem que estes fragmentos possam representar relictos de um corredor florestal que conectava as florestas pré-Andinas com as florestas Atlânticas no passado (Short, 1975).

Usando técnicas de modelagem de distribuição potencial histórica de espécies, Silva (2015) verificou que alguns modelos indicavam alta adequação climática para a ocorrência de corredores de dispersão de espécies vegetais entre a floresta de Yungas e a Mata Atlântica. Em um destes modelos, o corredor teria se formado no leste do Paraguai, coincidindo com áreas sob a influência dos rios Paraguai e Pilcomayo. Em virtude disto, Silva (2015) sugere a formação de uma grande região com bosques inundáveis que propiciaria áreas adequadas para a ocorrência de espécies vegetais florestais, dando suporte à existência de conexões pretéritas entre estas duas áreas florestais. No entanto, o estudo de Silva (2015) foi planejado para testar modelos de conexão durante o período de tempo conhecido como Quaternário tardio, que corresponde a cerca de 140.000 anos atrás (entre o fim do Pleistoceno e começo do Holoceno), diferindo da datação estimada para a separação entre *P. maximiliani* e *P. siy*, que coincide com o médio Pleistoceno. Mesmo assim, os resultados obtidos por Silva servem como suporte à conexão entre estas duas áreas pois o processo de formação de corredores úmidos ocorreu diversas vezes ao longo do Pleistoceno e Holoceno (Vuilleumier, 1971; Van der Hammen, 1974, 1983; Fitzpatrick, 1980).

Segundo Nores (1192), se a conexão entre as florestas do oeste e do leste ocorreu de maneira cíclica, os organismos que habitavam estas regiões teriam tido inúmeras oportunidades de expandirem sua distribuição e por esta razão, diferentes níveis de divergência entre diferentes grupos seriam observados. Deste modo, táxons que atravessaram o Chaco usando os corredores florestais durante o período da última conexão poderiam não ter tido o intervalo de tempo suficiente para se diferenciar, ao contrário de táxons que houvessem atravessado estes corredores há mais tempo, podendo ter acumulado diferenças cujos níveis de divergência estariam relacionados ao tempo decorrido após a separação entre as populações (Nores, 1992).

Rocha *et al.* (2014) em um estudo sobre a biogeografia de *Amazona tucumana* e *Amazona pretrei* sugeriram que a separação entre estas duas espécies cujas distribuições se sobrepõem à região das Yungas e ao nordeste da Argentina e sul do Brasil, respectivamente, tenha ocorrido por volta de 1,3 milhões de anos. Para explicar como ocorreu a diferenciação entre estes dois táxons irmãos, os autores também sugeriram que a expansão dos corredores florestais que se formaram no Chaco durante o Pleistoceno teria sido responsável pela dispersão de *A. pretrei* em direção ao noroeste argentino, dando origem a *A. tucumana* após o isolamento das duas populações ocasionado pela retração do corredor florestal.

Arremon flavirostris, cuja distribuição geográfica é em parte similar à distribuição do grupo *maximiliani-siy*, foi objeto de estudo de Trujillo-Arias *et al.* (2017) que propuseram que dentro do complexo *Arremon flavirostris*, antes composto por cinco subespécies, apenas dois grupos seriam válidos e que, portanto, deveriam ser tratados como espécies válidas: *A. flavirostris* e *A. dorbignii*. *A. flavirostris* estaria distribuído em áreas da Mata Atlântica, Cerrado e do leste do Chaco enquanto *dorbignii* ocorreria nas florestas Andinas do oeste da Argentina e Bolívia, apresentando portanto uma distribuição disjunta.

Assim como Silva (2015), Trujillo-Arias *et al.* (2017) também utilizaram modelos de distribuição, testando dois diferentes cenários de conexão entre as florestas Andinas e a área de Cerrado e Mata Atlântica, que correspondem às áreas de distribuição das espécies propostas. Os cenários de conexão testados compreendiam a conexão através do Chaco e a conexão através do Cerrado. Os resultados obtidos neste trabalho demonstraram que os dois cenários eram igualmente possíveis para *A. flavirostris* mesmo havendo maior evidência a favor das conexões via Cerrado. Além disso, os dois cenários não seriam mutuamente excludentes e a dispersão de indivíduos através destas duas regiões é admissível.

Os exemplos acima ilustram táxons cujas distribuições atuais são explicadas através da teoria dos refúgios pleistocênicos, que permitiu a diferenciação entre as populações do oeste da Argentina e Bolívia e populações das áreas florestais ao leste, incluindo áreas de Mata Atlântica e Cerrado. Estes exemplos também demonstram que diferentes grupos divergiram de maneira similar através das mudanças cíclicas da paisagem florestal, mas que cada um divergiu em diferentes momentos, indo de acordo com a afirmação de Nores (1992). Ao contrário de *Amazona* e *Arremon*, a distribuição atual de *Pionus* não é disjunta e os limites dos táxons são adjacentes, o que sugere que após a separação as duas populações expandiram suas áreas de distribuição de maneira que hoje a distribuição das duas é quase contínua, o que também permitiria o contato secundário e hibridação como tratado anteriormente.

Diante disto, sugere-se que a divergência entre *Pionus maximiliani* e *Pionus siy* também tenha sido provocada pela dispersão através dos corredores florestais do Chaco. Além disso, o registro nos dias de hoje da ocorrência destas espécies em matas de galeria reforça a ideia de que a população ancestral também possa ter utilizado esse tipo de vegetação, expandindo sua área de distribuição. É possível que a dispersão da população ancestral tenha ocorrido do sentido oeste em direção ao leste, pois o grupo irmão do clado *maximiliani*/*siy*, *P. sordidus*, habita as florestas submontanas ao leste do Andes (Ribas *et al.* 2007; Forshaw, 2010) com a

população mais próxima hoje, *P. s. corallinus* sendo encontrada no leste da Bolívia, sugerindo que a divergência entre *P. sordidus* e *P.maximiliani/P. siy* tenha ocorrido na região oeste.

6. Conclusões

1. Os caracteres morfológicos e moleculares indicam a existência de duas espécies válidas dentro do complexo *Pionus maximiliani* que são: *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) e *Pionus siy* Souancé, 1856.
2. A descoberta de uma considerável variação de plumagem nas duas espécies, na qual puderam ser identificados três diferentes padrões de plumagem, sugere que este grupo apresenta estratégia de muda do tipo básica complexa.
3. Foram encontrados indivíduos intermediários em três diferentes áreas, sendo duas situadas entre os limites de distribuição das duas espécies, sugerindo zonas de contato e hibridação.
4. A terceira área onde foram encontrados os espécimes intermediários, a região do norte de Goiás e sul de Tocantins, sugere um cenário complexo que poderia envolver introgressão e sugere a existência de uma população de *P. siy* disjunta da área de distribuição conhecida. Sugere-se que estudos adicionais sejam conduzidos para confirmar a ocorrência de *P. siy* nesta área além de confirmar a origem dos indivíduos intermediários.
5. A divergência entre as duas espécies deve ter ocorrido há cerca de meio milhão de anos.
6. Mudanças na paisagem causadas pelas flutuações climáticas durante o Pleistoceno na região norte da Argentina podem ter sido responsáveis pela diversificação deste grupo.
7. Diante das hipóteses propostas, recomenda-se que outros tipos de análises como as que utilizam modelos de distribuição sejam empregadas a fim de testar e confirmar as hipóteses e cenários propostos.

RESUMO

SANTOS, C. S. A. **Taxonomia e filogeografia do complexo *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae).** 2017. 171 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2017.

Pionus maximiliani é uma espécie de psitacídeo amplamente distribuída que ocorre do nordeste do Brasil até o norte da Argentina, e compreende quatro subespécies: *Pionus maximiliani maximiliani* (Kuhl, 1820), *P. m. siy* Souancé, 1856, *P. m. melanoblepharus* Miranda-Ribeiro, 1920 e *P. m. lacerus* (Heine, 1884). Embora alguns estudos tratando a história filogenética deste grupo tivessem sido conduzidos, não foram propostas novas classificações taxonômicas e além disso, a filogeografia deste grupo nunca foi analisada. Os objetivos deste trabalho foram: 1) definir o limite de espécies no complexo *Pionus maximiliani,* integrando caracteres morfológicos, vocais e moleculares; e 2) inferir a história evolutiva e biogeográfica deste complexo através de uma análise filogeográfica. Os resultados das análises morfológicas e moleculares são congruentes, suportando a existência de dois grupos consistentes que correspondem às populações do leste e oeste da distribuição. Portanto, as populações que devem ser consideradas espécies plenas de acordo com o conceito filogenético de espécie são: *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) e *Pionus siy* Souancé, 1856. O tempo de divergência estimado entre estes grupos sugere que a sua separação tenha ocorrido durante o Pleistoceno. Além disso, o ciclo de expansão e retração das florestas na região do norte da Argentina durante este período provavelmente permitiu a dispersão e posterior divergência entre as duas populações.

Palavras-chave: *Pionus,* taxonomia, filogeografia.

ABSTRACT

SANTOS, C. S. A. **Taxonomy and phylogeography of the *Pionus maximiliani* complex (Kuhl, 1820) (Aves: Psittacidae).** 2017. 171 f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2017.

Pionus maximiliani is a widely distributed species of parrot that is distributed from northeastern Brazil to northern Argentina, and comprises four subspecies: *Pionus maximiliani maximiliani* (Kuhl, 1820), *P. m. siy* Souancé, 1856, *P. m. melanoblepharus* Miranda-Ribeiro, 1920 and *P. m. lacerus* (Heine, 1884). Although some works have been conducted recently on the phylogenetic history of this group, no formal taxonomic classification has been proposed. Furthermore, the phylogeography of this group has never been analyzed. The objectives of this study were 1) to define species limits within the *Pionus maximiliani* complex by integrating morphological, vocal, and molecular characters; and 2) to infer the evolutionary and biogeographic history of the complex following a phylogeographic approach. Morphological and molecular results are congruent, supporting the existence of two consistent groups which corresponds to eastern and western populations. Thus, these populations could be considered as full species under the phylogenetic species concept: *Pionus maximiliani* (Kuhl, 1820) and *Pionus siy* Souancé, 1856. Estimated divergence times between these groups suggest that the split occurred during the Pleistocene. Further, cycles of forest expansion and retraction in northern Argentina during this period probably allowed the dispersion and posterior divergence between these two populations.

Keywords: *Pionus*, taxonomy, phylogeography.

Referências Bibliográficas

ABOIM, M. A.; MAVARÉZ, J.; BERNATCHEZ, L. & COELHO, M. M. 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 23, n. 4, p.817-828.

AGAPOW, P. M., BININDA-EMONDS, O. R., CRANDALL, K. A., GITTLEMAN, J. L., MACE, G. M., MARSHALL, J. C. & PURVIS, A. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*, v.*79, n.* 2, p.161-179.

AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, v.19, p.716–723.

ALEIXO, A. 2007. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.15, p.297-310.

ALEIXO, A. P. 2009. Conceitos de espécies e suas implicações na conservação. *Megadiversidade*, v. 5, n. 1, p. 87-95.

ALI, N. J., FARABAUGH, S. M. & DOOLING, R. J. 1993. Recognition of contact calls by the budgerigar *(Melopsittacus undulatus). Bulletin of the Psychonomic Society*, v.31, p.468-470.

ALSTROM, P. & RANFFT, R. 2003. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives. *Bulletin of British Ornithologists Club*, v. 123, p. 114-135.

ANDERSON, E. 1953. Introgressive hybridization. *Biological Reviews*, v. 28, n. 3, p. 280-307.

ANDERSON, P. K. 2003. A bird in the house: An anthropological perspective on companion parrots. *Society & Animals*, v. 11, n. 4, p. 393-418.

ARAÚJO, C. B., MARCONDES-MACHADO, L. O., VIELLIARD, J. 2011. Vocal repertoire of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology*, v. 123, n. 3, p. 603-608.

ARBELÁEZ-CORTÉS, E.; ROLDÁN-PIÑA, D.; NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. 2014. Multilocus phylogeography and morphology give insights into the recent evolution of a Mexican endemic songbird: *Vireo hypochryseus*. *Journal of avian biology*, v. 45, n. 3, p. 253-263, 2014.

ARNDT, T. 1996. Lexicon of Parrots. Bretten, Verlag Arndt and Muller.

ARNOLD, M. L. & HODGES, S. A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology & Evolution*, v. 10, p.67-71.

ASHTON, K. G. 2004. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integrative and Comparative Biology*, v.44, p.403–412.

AVISE, J. C., ARNOLD, J., BALL, R. M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J. E., REEB, C. A. & SAUNDERS, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 18, p. 489-522.

AVISE, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, v. 7, n. 4, p.371-379.

AVISE J. C. 2000. *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Cambridge, Harvard University Press.

AVISE, J. C. & MITCHELL, D. 2007. Time to standardize taxonomies. *Systematic Biology*, v.56, n.1, p.130-133.

AVISE, J. C. 2008. Phylogeography: retrospect and prospect. Journal of Biogeography, v.36, p.3–15.

BAKER, M. C. 2000. Cultural diversification in the flight call of the Ringneck Parrot in Western Australia. *Condor*, v. 102, p.905–910.

BALDWIN, S. P., OBERHOLSER, H. C. & WORLEY, L. G. 1931. *Measurements of Birds*. Cleaveland, Cleaveland Museum of Natural History, IV+165p.

BAPTISTA, L. F. & SCHUMANN, K. 1990. Song learning in the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology*, v.84, p.15-26.

BARBER, T. X. 1993. *The human nature of birds: A scientific discovery with startling implications*. St Martin's Press.

BIGARELLA, J. J., & ANDRADE, G. O. 1965. Contribution to the study of the Brazilian Quaternary. *Geological Society of America Special Papers*, v.84, p.433-452.

BIOACUSTICS RESEARCH PROGRAM. 2014. Raven Pro: interactive sound analysis software. Version 1.4.

BONAPARTE, C. L. 1856. *Tabellarische Uebericht der Papagaien*, Naummania, p. 352-382.

BOUCARD, A. 1891. Description of a supposed new species of parrot in Boucard's museum. *The Humming Bird*, v. 1, n. 4, p. 27.

BRADBURY, J. W., CORTOPASSI, K. A. & CLEMMONS, J. R. 2001. Geographical variation in the contact calls of orange-fronted parakeets. *The Auk*, v. 118, n. 4, 958-972.

BRERETON, J. Le G. 1963. *Evolution within the Psittaciformes*. Pp. 499-517. In: Sibley, G. C. (Ed.) Proceedings of XIII International Ornithological Congress, Ithaca, New York. American Ornithologists' Union, Baton Rouge, Louisiana.

BRERETON, J. Le. G., & PIDGEON, R. W. 1966. The language of the Eastern Rosella. *Australian Natural History*, v.15, p.225-229.

BRITO, P. H. & EDWARDS, S. V. 2009. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica*, v.135, n.3, p.439-455.

BROOKS, D. M., PORZECANSKI, A. L., WEICKER, J. J., HONIG, R. A., SAAVEDRA, A. M., & HERRERA, M. 2005. A preliminary assessment of avifauna of the Bolivian Chiquitano and Cerrado. *Ornitologia neotropical*, v.16, n.1, p. 85-99.

BROWN, K. S. & AB'SABER, A. N. 1979. Ice – ages forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological, and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas*, v. 5, p. 1-30.

BRUMFIELD, R. T., TELLO, J. G., CHEVIRON, Z. A., CARLING, M. D., CROCHET, N. & ROSENBERG, K. V. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: army-ant-following in the typical antbirds (Thamnophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 45, n. 1, p. 1-13.

BUHRMAN-DEEVER, S. C., RAPPAPORT, A. R. & BRADBURY, J. W. 2007. Geographic variation in contact calls of feral North American populations of the Monk Parakeet. *Condor*, v. 109, n. 2, 389-398.

BURKE, J. M. & ARNOLD, M. L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review of Genetics*, v.35, p.31-52.

BURMEISTER, H. 1856. Systematiche Uebersicht der Thiere Brasiliens. Vögel. Berlin, Georg Reimer.

CATCHPOLE, C. K. & SLATER, P. J. B. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations* 1st edition. New York, Cambridge: Cambridge University Press, 289p.

CATCHPOLE, C. K. & SLATER, P. J. B. 2008. *Bird Song – biological themes and variations.* 2nd edition. New York, Cambridge University Press, XIII+335p.

CHARIF, R. A.; WAACK, A. M. & STRICKMAN, L. M. 2010. *Raven Pro 1.4 User's Manual*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.

CHUBB, C. 1912. *The Birds of South America*. Vol. 1. London, Porter, 504p.

CLEMENT, M.; SNELL, Q.; WALKE, P.; POSADA, D. & CRANDALL, K. 2002. TCS: estimating gene genealogies. *Proceeding 16th International Parallel Distributed Processing Symposium*, p. 184.

CLEMENTS, J. F.; Schulenberg, T. S.; Iliff, M. J.; Roberson, D.; Fredericks, T. A.; Sullivan, B. L & Wood, C. L. 2016. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2016. Disponível em: http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/ [Acesso em 18/10/2016].

COLLAR, N. J. 1997. Family Psittacidae. *In*: del Hoyo, J., A. Elliot, & J, Sargatal, J. (Eds), *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona, Lynx Edicions, v. 4, p. 280–479.

COLLAR, N., BONAN, A. & BOESMAN, P. 2017. Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*). *In:* del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Disponível em: http://www.hbw.com/node/54726 [Acesso em 06/07/2017].

CORY, C. B. 1918. *Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands*. Field Museum of Natural History, v. 13, pt. 2, n. 1, 315p.

COSTA L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, v.30, n.1, p.71-86.

CRACRAFT, J. 1983. Species concept and speciation analysis. *In:* Johnston, R. F. (Ed.). *Current Ornithology*, v. 1, p. 159-187.

CRACRAFT, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation, p. 28-59. *In:* Otte, D. & Endler, J. A. (Eds) *Speciation and its Consequences.* Massachusetts, Sinauer Associates.

CRACRAFT, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology – an ornithological viewpoint, p. 325-339. *In:* Claridge, M. F.; Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (Eds), *Species the Units of Biodiversity.* Systematics Association Special Volume. London, Chapman & Hall.

CRACRAFT, J. 2013. *Avian higher-level relationships and classification: non-passeriforms*. p.21-47. *In:* The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, 4th Edition, Vol. 1. Non-passerines (Dickinson, E. C. & Remsen Jr., J. V. (Eds.). Eastbourne, U.K, Aves Press. 461p.

DARRIEU, C. A. 1983. Revisión sistemática de las razas de *Pionus maximiliani* (Kuhl) (Aves, Psittacidae). *Hornero*, v. 12, n. 1-extra, p. 38-58.

DIAMOND, A. W. 1974. Annual cycles in Jamaican forest birds. *Journal of Zoology*, v.173, p.277–301.

DICKINSON, E. C. & REMSEN Jr., J. V (Eds). 2013. *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*, 4th Edition, Vol. 1. Non-passerines. Eastbourne, UK, Aves Press. 461p.

DRUMMOND, A. J., SUCHARD, M. A.; XIE, D. & RAMBAUT, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST. *Molecular Biology and Evolution*, v. 29, p. 1969-1973.

DUBOIS, A. 2000. Synonymies and related lists in zoology: general proposals, with examples in herpetology. Dumerilia, v. 4, n. 2, p. 33- 98.

EDWARDS, S. V. & BEERLI, P. 2000. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance incoalescence time in phylogeographic studies. *Evolution*, v. 54, n. 6, p. 1839-1854.

EDWARDS, S. V., KINGAN, S. B., CALKINS, J. D., BALAKRISHNAN, C. N., JENNINGS, W. B., SWANSON, W. J. & SORENSON, M. D. 2005. Speciation in birds: genes, geography and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.102, p.6550–6557.

EDWARDS, S. & BENSCH, S. 2009. Looking forwards or looking backwards in avian phylogeography? A comment on. *Molecular Ecology*, v. 18, n. 14, p. 2930-2933.

ELLEGREN, H. 2007. Molecular evolutionary genomics of birds. *Cytogenetic and Genome Research*, v.117, p.120–130.

EXCOFFIER, L. & LISCHER, H. E. L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, v. 10, p. 564-567.

FARABAUGH, S. M. & DOOLING, R. J. 1996. Acoustic communication in parrots: laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, p. 97-117.

FINSCH, O. 1868. *Die Papageien*, monographisch bearbeitet, 2. Leiden, E. J. Brill.

FITZPATRICK, J.W. 1980. *Some aspects of speciation in South American flycatchers*. Pp. 1273-1279 *In:* Symposium on speciation in South American birds (L.L.Short, Convenor). Actis 17, Congressus Internationalis Ornithologici. Deutsche Ornithologen-gesellschaft, Berlin.

FITZPATRICK, B. M. 2004. Rates of evolution of hybrid inviability in birds and mammals. *Evolution*, v.*58*, p.1865–1870.

FITZSIMMONS, L. P. BARKER, N. K. & MENNIL, D. J. 2008. Individual Variation and Lek-Based Vocal Distinctiveness in Songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a Suboscine Songbird. *Auk*, v. 125 p.908-914.

FJELDSA, J., LAMBIN, E. & MERTENS, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography*, p.63-78.

FJELDSA, J. 2000. The relevance of systematics in choosing priority areas for global conservation. *Environmental Conservation*, v. 27, n. 1, p. 67-75.

FORSHAW, J. M. & COOPER, W. T. 1989. *Parrots of the World* - Third edition. London, Blandford Press, 616p.

FORSHAW, J. M. 2010. *Parrots of the World*. Princeton, Princeton University Press. 336p.

FOSTER, M. S. 1975. The overlap of molt and breeding in some tropical birds. *Condor*, v.77, p.304–314.

FU, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, v.147, n. 2, p.915-925.

FUCHS, J., BOWIE, R. C., FJELDSA, J., & PASQUET, E. 2004. Phylogenetic relationships of the African bush-shrikes and helmet-shrikes (Passeriformes: Malaconotidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 33, n. 2, p. 428-439.

GARNETT, S. T. & CHRISTIDIS, L. 2007. Implications of changing species definitions for conservation purposes. *Bird Conservation International*, v. 17, n. 3, p. 187–195.

GHASEMI, A. & ZAHEDIASL, S. 2012. Normality tests for statistical analysis: a guide for non-statisticians. *International journal of endocrinology and metabolism*, v.10, n.2, p.486-489.

GILL, F. & DONSKER, D. (Eds). 2017. IOC World Bird List (version 5.1). Disponível em http://worldbirdnames.org [Acesso em 25/05/2017].

GODOI, M. N. & SOUZA, E. O. 2016. The effects of forest-savanna-grassland gradients on bird communities of Chiquitano Dry Forests domain, in western Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 88, n. 3, p. 1755-1767.

GONZAGA, L. P.; PACHECO, J. F.; BAUER, C. & CASTIGLIONI, G. D. A. 1995. An avifaunal survey of the vanishing montane Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Bird Conservation International*, v. 5, n. 2-3, p. 279-290.

GRANTSAU, R. 2010. *Guia completo para identificação das Aves do Brasil*. São Carlos, Vento Verde.

GRAY, G. R. 1859. *List of the Specimens of Birds in the Collection of the British Museum*, part 3, sect1-2. London, order of the Trustees, 110p.

GRAY, G. R. 1870. *Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum*. Part 2. Conirostres, Scansores, Columbae, & Gallinae. London, Trustees of the British Museum, 129p.

GUERRA, J. E., CRUZ-NIETO, J., ORTIZ-MACIEL, S. G. & WRIGHT, T. F. 2008. Limited geographic variation in the vocalizations of the endangered thick-billed parrot: Implications for conservation strategies. *Condor*, v.110, n. 4, p.639-647.

GUINDON, S.; LETHIEC, F.; DUROUX, P. & GASCUEL, O. 2005. PHYML Online, a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucleic acids research*, v. 33(suppl_2), p. 557-559.

HACKETT, S. J. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 5, n. 2, p. 368-382.

HACKETT, S. J. & LEHN, C. A. 1997. Lack of genetic divergence in a genus (*Pteroglossus*) of Neotropical birds: the connection between life-history characteristics and levels of genetic divergence. *Ornithological Monographies*, v. 48, p. 267-279.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, v.165, n.3889, p.131-137.

HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Nuttall Ornithol. Club Publ*. v.14, p.1–390.

HAFFER, J. 1987. *Quaternary history of tropical America*, pp. 1-18, *In*: Biogeography and Quaternary History in Tropical America, Whitmore, T. C. & Prance, G. T. (Eds). Oxford, Clarendon and Oxford University Press.

HAFFER, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity Conservation*, v. 6, p. 451-476.

HAMMER, Ø. 1999–2012. PAST: paleontological statistics, version3.0 Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, Oslo, Norway. 204p.

HARDY, J. W. 1963. Epigamic and reproductive behavior of the Orange-fronted Parakeet. *Condor*, v. 65, p.169-199**.**

HARTERT, E. & VENTURI, S. 1909. Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae*, v. 16, p. 11–271.

HAZEVOET, C. J. 1996. Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands. *Bird Conservation International*, v.6, n.2, p.181-196.

HEINE, F. 1884. Zwei anscheinend noch unbeschriebene Papageien des Museum Heineanum. *Journal für Ornithologie*, v. 32, n.4, p.265.

HEINE, F. & REICHENOW, A. 1890. *Nomemclator Musei Heineani ornithologici: Verzeichniss der Vogel-Sammlung des königlichen oberamtmanns Ferdinand Heine auf Klostergut St. Burchard vor Halberstadt*. Berlin, R. Friedländer & Sohn. 373p.

HELED, J. & DRUMMOND, A. J. 2009. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular biology and evolution*, v. 27, n. 3, p. 570-580.

HELLMAYR, C. E. 1929. A contribution to the ornithology of Northeastern Brazil. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, v.12, p.235-500.

HEY, J.; WAPLES, R. S.; ARNOLD, M. L.; BUTLIN, R. K. & HARRISON, R. G. 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, v.18, p.597-603.

HOWELL, S. N. G; CORBEN, C.; PYLE, P. & ROGERS, D. I. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *The Condor*, v. 105, n.4, p.635-653.

HUSON, D. H. 1998. SplitsTree: analyzing and visualizing evolutionary data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, v.14, n.1, p.68-73.

ICZN. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, 4ed., London, The Natural History Museum, xxix+306p.

IHERING, H. & IHERING, R. 1907. *As aves do Brazil.* Catalógos da Fauna Brazileira. São Paulo, Typografia do Diario Official. 485p.

ISAAC, N. J. B., MALLET, J., MACE, G. M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, n. 9, p. 464-469.

ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *The Auk*, v. 115, p.577-590.

ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 1999. Species limits in antbirds (Passeriformes: thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk*, v. 116, n. 1, p 83-96.

JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. New York, Academic Press, 240p.

JOSEPH, L., TOON, A., SCHIRTZINGER, E. E., WRIGHT, E. E. T. F & SCHODDE, R. 2012. A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes). *Zootaxa*, v. 3205, n. 2, p. 26-40.

JUNIPER, T. & PARR, M. 1998. *Parrots: a guide to parrots of the world.* Bloomsbury Publishing. 584p.

KATOH, K. & STANDLEY, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution*, v.30, n.4, p.772-780.

KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S.; BUXTON, S., COOPER, A., MARKOWITZ, S. & DURAN, C. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, v. 28, p. 1647–1649.

KIRCHMAN, J. J., SCHIRTZINGER, E. E. & WRIGHT, T. F. 2012. Phylogenetic relationships of the extinct Carolina Parakeet (*Conuropsis carolinensis*) inferred from DNA sequence data. *Auk*, v. 129, p. 197–204.

KLEEMAN, P. M. & GILARDI, J. D. 2005. Geographical variation of St. Lucia parrot flight vocalizations. *Condor*, v.107, n. 1, p.62-68.

de KLOET, R. S. & de KLOET, S. R. 2005. The evolution of the spindlin gene in birds and sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. *Molecular Phylogeny Evolution*, v.56, p. 706-721.

KUHL, H. 1820. *Conspectus Psittacorum. Cum specierum definitionibus, novarum discrptionibus, synonymis et circa patriam singularum naturalem adversariis, adjecto indice museorum, ubiearum artificiosae exuviae servantur*. Tomo III. Nova Acta Leop. Carol. 10, p. 3-104.

LANFEAR, R.; FRANDSEN, P. B.; WRIGHT, A. M.; SENFELD, T. & CALCOTT, B. 2016. PartitionFinder2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, v. 34, n. 3, p. 772-773.

LANYON, W. E. 1963. Experiments on species discrimination in *Myiarchus* Flycatchers. *American Museum Novitates*, v.2126, p.1-16.

LANYON, W. E. 1969. *Vocal characters and avian systematics*, pp. 291-310. *In:* Hinde, R. A (Ed.) Bird Vocalizations. Cambridge, University Press.

LANYON, W. E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.161, p.429-627.

LANYON, W. E. 1982. The subspecies concept: then, now, and always. *Auk*, v. 99, p.603-604.

LEDRU, M. P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary research*, v.39, n. 1, p. 90-98.

LEIGH, J. W. & BRYANT, D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*. v. 6, n.9, p. 1110–1116.

LIBRADO, P., & ROZAS, J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, v. 25, n.11, p. 1451-1452.

LYRA-NEVES, R. D., DIAS, M. M., AZEVEDO-JUNIOR, S. M., TELINO-JUNIOR, W. R., & LARRAZABAL, M. E. L. 2004. Comunidade de aves da Reserva Estadual de Gurjaú, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. *21*, n.3, p.581-592.

MACE, G. M. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v.*359, n.*1444, p.711-719.

MAJOR, I.; SALES Jr., L. G. & CASTRO, R. 2004. *Aves da Caatinga.* Fortaleza, Edições Demócrito Rocha/Associação Caatinga.

MARTELLA, M. & BUCHER, E. H. 1990. Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird Behaviour*, v.8, p. 101-110.

MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press.

MAYR, E. & O'HARA, R. J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, v. 40, p. 55-67.

MCCARTHY, E. M. 2006. *Handbook of avian hybrids of the world*. New York, Oxford University.

MEIRI, S.; DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, v.81, p.579–588.

MEIRI, S.; YOM-TOV, Y. & GEFFEN, E. 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, n. 6, p. 788-794.

MILLER, M. A.; PFEIFFER, W.; & SCHWARTZ T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees.

MIRANDA-RIBEIRO, A. 1920. Revisão dos Psittacideos Brasileiros. *Revista do Museu Paulista*, v. 12, p. 3-82.

MIYAKI, C. Y., MATIOLI, S. R., BURKE, T. & WAJNTAL, A. 1998. Parrot evolution and palaeographical events: mitochondrial DNA evidence. *Molecular Biology and Evolution*, v.15, p.544–551.

MIYAKI, C. Y. 2009. Filogeografia e a descrição da diversidade genética da fauna brasileira. *Megadiversidade*, v. 5, p.96-100.

MUNDINGER, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds, p.147–208. *In:* Kroosdma, D. E.; Miller, E. H. & Oeullet, H. (Eds.), *Acoustic communication in birds*. Vol. 2. New York, Academic Press.

NAUMBURG, E. M. B. 1930. The birds of Matto Grosso, Brazil: a report on the birds secured by the Roosevelt-Rondon Expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.60, p.1-432.

NORES, M. 1989. Patrones de distribución y causas de especiación en aves argentinas. Thesis, Univ. Córdoba, Córdoba, Argentina.

NORES, M. & CERANA, M. M. 1990. Biogeography of forest relics in the mountains of northwestern Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, v. 63, p. 37-46.

NORES, M. 1992. Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. *The Auk*, v.109, n.2, p.346-357.

NORES, M. 1994. Quaternary vegetational changes and bird differentiation in subtropical South America. *The Auk*, v. 111, n. 2, p. 499-503.

NOSKE, S. 1980. Aspects of the behaviour and ecology of the White Cockatoo (*Cacatua galerita*) and the Galah (*C. roseicapilla*) in croplands in northeast New South Wales. M.S. thesis, University of New England, Armidale, Australia.

NOTTEBOHM, F. 1970. The ontogeny of bird song. *Science*, v.167, p.950–956.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, v. 52, n. 2, p. 141-194.

ORFILA, R. N. 1938. Los psittaciformes argentinos. *El Hornero*, v.6, n.2, p.197-225.

PALMER, R. S. 1972. Patterns of molting, p. 65–102. *In:* D. S. Farner and J. R. King (Eds.), *Avian biology*. Vol. 2. New York, Academic Press.

PARK, T. J. & DOOLING, R. J. 1985. Perception of species-specific contact calls by budgerigars *(Melopsittacus undulatus). Journal of Comparative Psychology*, v.99, p.391-402.

PARK, T. J. & DOOLING, R. J. 1986. Perception of degraded vocalizations by budgerigars *(Melopsittacus undulatus). Animal Learning and Behavior*, v.14, p.359-364.

PATTEN, M. A. 2015. Subspecies and the philosophy of science. *The Auk*, v. 132, n. 2, p. 481-485.

PAYNE, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. *Current Ornithology*, v.3, p.87-126.

PAYNTER Jr, R. 1989. *Ornithological gazetteer of Paraguay*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 61p.

PAYNTER Jr, R. A. & TRAYLOR, M. A. 1991. *Ornithological gazetteer of Brazil*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 708p.

PAYNTER Jr, R. 1992. *Ornithological gazetteer of Bolivia*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 186p.

PAYNTER Jr, R. 1993. *Ornithological gazetteer of Argentina*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 1045p.

PEPPERBERG, I. 1999. *The Alex studies: Cognitive and communicative abilities of grey parrots*. Cambridge: Harvard University Press.

PETERS, J. 1937. *Checklist of birds of the world III*. Cambridge. Harvard University Press, XIII+ 311p.

PIACENTINI, V. Q.; ALEIXO, A.; AGNE, C. E.; MAURÍCIO, G. N.; PACHECO, J. F.; BRAVO, G. A., BRITO, G. R. R.; NAKA, L. N.; OLMOS, F.; POSSO, S.; SILVEIRA, L. F.; BETINI, G. S.; CARRANO, E.; FRANZ, I.; LEES, A. C.; LIMA, L. M.; PILO, D; SCHUNCK, F.; AMARAL, F. A.; BENCKE, G. A.; COHN-HAFT, M.; FIGUEIREDO, L. F. A.; STRAUBE, F. C. & CESARI, E. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee/Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.23, n.2, p.91- 298.

PINTO, O. M. 1938. *Catálogo das aves do Brasil e lista dos exemplares que as representam no Museu Paulista*. São Paulo, Museu Paulista, XVIII+ 566p.

PINTO, O. M. O. 1978. *Novo catálogo das aves do Brasil*. Primeira Parte. São Paulo, Empresa Gráfica Revistados Tribunais, 446p.

POLITI, N.; & RIVERA, L. O. 2005. Abundance and distribution of parrots along the elevational gradient of Calilegua National Park, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, v. 16, p. 43-52.

POSADA, D. & CRANDALL, K. A. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in ecology & evolution*, v. 16, n. 1, p. 37-45.

PRADO, D. E. & GIBBS, P. E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. Annals of the Missouri Botanical Garden, p. 902-927.

PRAGER, E. M. & WILSON, A. C. 1975. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.72, p.200–204.

PRANCE, G. T. 1974. Phytogeographic supportforthe theory of Pleistocene forest refugesin the Amazon Basin, based on evidence from distribution patternsin Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica*, v. 3, p. 5-28.

PRICE T. D. & BOUVIER, M. M. 2002. The evolution of F-1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution*, v.56, p.2083–2089.

PRIMMER, C. R., BORGE, T., LINDELL, J., & SAERTRE, G. P. 2002. Single-nucleotide polymorphism characterization in species with limited available sequence information: high nucleotide diversity revealed in the avian genome. *Molecular Ecology*, v. 11, n.3, p. 603-612.

PRYS-JONES, R. P. 1982. Molt and weight of some landbirds on Dominica, West Indies. *Journal of Field Ornithology*, v.53, p.352–362.

de QUEIROZ, K. 1998. *The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations*, p. 57–75. *In:* Howard, D. J. & Berlocher, S.H. (Eds.). Endless forms: species and speciation. New York, Oxford University Press, XXXIII+471p.

de QUEIROZ, K. 2005 A unified species concept and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of California Academic Sciences v.*56, p.196-215.

RAMBAUT, A. 2007. FigTree v1.4.0, a graphical viewer of phylogenetic trees.

RAMBAUT A. & DRUMMOND A. J. 2007. Tracer v1.6. Available from: URL http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer.

RAMOS-ONSINS, S. E. & ROZAS, J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular biology and evolution*, v. 19, n. 12, p. 2092-2100.

RANDLER, C. 2004 Frequency of bird hybrids: does delectability make all the difference? *Journal of Ornithology*, v. 145, p.123–128.

RAPOSO, M. A. 2001. Taxonomia alfa de aves neotropicais. p.249-260 In: Albuquerque, J. L. B.; Cândido J. F.; Jr., Straube, F. C. & Roos A. L. *Ornitologia e conservação: da ciência às estratégias.* Tubarão: Editora Unisul. 341p.

REDFORD, K. H. & FONSECA, G. A. 1986. The Role of Gallery Forests in the Zoogeography of the Cerrado's Non-volant Mammalian Fauna. *Biotropica*, v. 18, p. 126-135.

REICHENOW, A. 1882. Conspectus Psittacorum: Systematische Urbersicht aller bekannten Papageienarten. *Journal für Ornithologie*, v. 29, n.4, p.337-398.

REICHENOW, A. 1913. *Die vögel: handbuch der systematischen ornithologie*. F. Enke.

REISER, O. 1910. Liste der Vogerlarten welche auf der von der Kaiser. Akademie der Wissenschaften 1903 nach Nordostbrasilien entsendeten Expedition unter Leitung des Herrn Hofrates Dr. F. Steindachner gesammelt wurden. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften*, Wien, 76, p. 55-110.

REMSEN, J. V., CADENA, C. D., JARAMILLO, A., NORES, M., PACHECO, J. F., PÉREZ-EMÁN, J., ROBBINS, M. B., STILES, F. G., STOLTZ, D. F. & ZIMMER, K. J. 2017. *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. Version [10/07/2017]. Disponível em: <http://museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> [Acesso em 10/07/2017].

RIBAS, C. C.; GABAN-LIMA, R.; MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography*, v. 32, n. 8, p. 1409-1427.

RIBAS, C. C., MOYLE, R. G., MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2007. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in Pionus parrots. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 274, n. 1624, p. 2399-2408.

RIBAS, C. C., ALEIXO, A., NOGUEIRA, A. C., MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v.279, p.681–689.

RIBAS, C. C.; ALEIXO, A.; NOGUEIRA, C. R.; MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, p. 681–689.

RIBOT, R. F., BERG, M. L., BUCHANAN, K. L., KOMDEUR, J., JOSEPH, L. & BENNETT, A. T. 2009. Does the ring species concept predict vocal variation in the crimson rosella, *Platycercus elegans*, complex? *Animal Behaviour*, v.77, n.3, p.581-593.

ROCHA, A. V.; RIVERA, L. O.; MARTINEZ, J.; PRESTES, N. P. & CAPARROZ, R. 2014. Biogeography of speciation of two sister species of neotropical *Amazona* (Aves, Psittaciformes) based on mitochondrial sequence data. *PloS one*, v.9, n.9, p.1-10.

RODRIGUES, P.; LOPES, R. J.; DROVETSKI, S. V.; REIS, S.; RAMOS, J. A. & da CUNHA, R. T. 2013. Phylogeography and genetic diversity of the Robin (*Erithacus rubecula*) in the Azores Islands: Evidence of a recent colonisation. *Journal of ornithology*, v.154, n.4, p.889-900.

RONQUIST, F., TESLENKO, M., VAN DER MARK, P., AYRES, D. L., DARLING, A., HOHNA, S. *et al*. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, v. 61, n. 3, p. 539–542.

ROWLEY, I. 1990. Behavioural ecology of the Galah, *Eolophus roseicapillus*, in the wheatbelt of Western Australia. Surrey Beatty & Sons Pty Limited.

RULL, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the tertiary-quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, v. 15, p. 4257–4259.

SALINAS-MELGOZA, A.; WRIGHT, T. F. 2012. Evidence for vocal learning and limited dispersal as dual mechanisms for dialect maintenance in a parrot. *PloS one*, v. 7, n. 11, p. 1-7.

SALISBURY, C. L.; SEDDON, N.; COONEY, C. R. & TOBIAS, J. A. 2012. The latitudinal gradient in diversification in dispersal constraints: ecological specialization drives diversification tropical birds. *Ecology Letters*, v. 15, p. 847–855.

SALVADORI, T. 1891. *Catalogue of the Psittaci, or Parrots, in the collection of the British Museum*, vol. 20. London, XVII + 658p.

SALVADORI, T. 1895. Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino, v. 10, p.1-24.

SALVADORI, T. 1906. Notes on the Parrots (Part VI.). *Ibis*, v. 48, n. 4, p. 642-659.

SANGSTER, G. 2013. The application of species criteria in avian taxonomy and its implications for the debate over species concepts. *Biological Reviews*, v.88.

SANTOS, S. S.; da FONSECA-NETO, F. P.; PACHECO, J. F.; PARRINI, R. & SERPA, G. A. 2009. Primeiros registros de *Phylloscartes roquettei* Snethlage, 1928, na Bahia, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v. 17, n. 3-4, p. 3-4.

SAUNDERS, D. A. 1983. Vocal repertoire and individual vocal recognition in the Short-billed White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris*. *Australian Wildlife Research*, v. 10, p.527–536.

SCHIRTZINGER, E. E., TAVARES, E. S., GONZALES, L. A., EBERHARD, J. R., MIYAKI, C. Y., SANCHEZ, J. J., HERNANDEZ, A., MUELLER, H., GRAVES, G. R., FLEISCHER, R. C. & WRIGHT, T. F. 2012. Multiple independent origins of

mitochondrial control region duplications in the order Psittaciformes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.64, p.342–356.

SCHLEGEL, H. 1864. Muséum d'histoire Naturelle des Pays-bas: 26 (Psittaci). *Rev Méth critique des collec deposes dans cet établis*, p.1-84.

SCHODDE, R., REMSEN Jr, J. V., SCHIRTZINGER, E. E., JOSEPH, L. & WRIGHT, T. F. 2013. Higher classification of New World parrots (Psittaciformes; Arinae), with diagnoses of tribes. *Zootaxa*, v. 3691, n.5, p. 591-596.

SCHWEIZER, M., SEEHAUSEN, O. & HERTWIG, S. T. 2011. Macroevolutionary patterns in the diversification of parrots: effects of climate change, geological events and key innovations. *Journal of Biogeography*, v.38, p.2176–2194.

SCLATER, P. L. 1862. *Catalogue of a collection of American birds*. London, N. Trubner and Company.

SCLATER, P. L. & SALVIN, O. 1873. *Nomenclator avium neotropicalium: sive avium quae in regione neotropica hucusque repertae sunt nomina systematice disposita adjecta sua cuique speciei patria accedunt generum et specierum novarum diagnoses*. London, Sumptibus Auctorum, 213p.

SHORT, L. L. 1975. A zoogeographical analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum Natural History*, v.154, p.163-352.

SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds, a study in molecular evolution*. New Haven & London: Yale University Press, 976p.

SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira, 912p.

SILVA, J. M. C. 1994. Can avian distribution patterns in northern Argentina be related to gallery-forest expansion-retraction caused by Quaternary climatic changes? *The Auk*, v. 111, n. 2, p. 495-499.

SILVA, J. D. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the Cerrado region, South America. *Ornitologia Neotropical*, v.7, n.1, p.1-18.

SILVA, J. M. C. & BATES, J. M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. *BioScience*, v. *52, n.* 3, p. 225-234.

SILVA, J. M. C.; SOUZA, M. A., BIEBER, A. G. D. & CARLOS, C. J. 2003. Aves da Caatinga: status, uso do habitat e sensitividade. *Ecologia e conservação da Caatinga*, 237p.

SILVA, L. F. 2015. Análise biogeográfica das florestas pré-Andinas e atlânticas a partir da modelagem de distribuição potencial de espécies arbóreas com distribuição disjunta. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais.

SILVEIRA, L. F. & OLMOS, F. 2007. Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécies, conservação e o que falta descobrir. *Revista Brasileira de Ornitologia,* v.15, n.2, p.289-296.

SILVEIRA, L. F.; BRETTAS, E. P. 2015. *Terra Papagalli*. São Paulo, Marte. 376p.

SITES, Jr J. W. & MARSHALL, J. C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics,* v.35, p.199-227.

SMITH, E. T. 1960. Review of *Pionus maximiliani* (Kuhl). *Fieldiana, Zoology,* v. 39, n. 34, p. 379-385.

SMITH, G. A. 1975. Systematics of parrots. *Ibis*, v.117, p.18–68.

SMITH, T. B., WAYNE, R. K., GIRMAN, D. J. & BRUFORD, M. W. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science,* v.276, n.5320, p.1855-1857.

SMITH, B. T. & KLICKA, J. 2010. The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography*, v. 33, n. 2, p. 333-342.

SMITH, B. T.; BRYSON, R. W.; HOUSTON, D. & KLICKA, J. 2012. An asymmetry in niche conservatism contributes to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. *Ecology Letters*, v. 15, p. 1318–1325.

SMITH, B. T., RIBAS, C. C., WHITNEY, B. M., HERNÁNADEZ-BAÑOS, B. E. & KLICKA, J. 2013. Identifying biases at different spatial and temporal scales of diversification: a case study in the neotropical parrotlet genus *Forpus*. *Molecular Ecology*, v. 22, n. 2, p. 483-494.

SMITHE, F. B. 1975. *Naturalist's color guide*. New York, American Museum of Natural History. 229p.

SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad landbirds. *Zoologica*, v.49, p.1–39.

SORENSON, M. D., AST, J. C., DIMCHEFF, D. E., YURI, T., & MINDELL, D. P. 1999. Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular phylogenetics and evolution,* v. 12, n. 2, p. 105-114.

SOUANCÉ, C. 1856. Travaux inédits: catalogue des perroquets de la collection du Prince Masséna, duc de Rivoli et observations sur quelques espèces nouvelles ou peu connues de Psittacidés. *Revue et Magasin de Zoologie*, v. 8, n. 2, p. 152-158.

SOUANCÉ, C. DE. 1857. *Iconographie des Perroquets non figurés dans les publications de Levaillant et de M. Bourjot Saint-Hilaire*. Paris, P. Bertrand.

SPIX, J. B. 1824. *Avium species novae, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis*

suscepto collegit et descripsit… Tomus I Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii [= Munique]. p.42.

SPSS statistics for windows, version 24.0. IBM Corporation. New York, Armonk.

STAMATAKIS, A. 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, v. 30, p. 1312–1313.

STEPHENS, J. F. 1826. *General zoology, or systematic natural history*, v.14. London, G. Kearsley.

STEPHENS, M.; SMITH, N. J. & DONNELLY, P. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics*, v.68, p.978–989.

SWAINSON, W. 1837. *On the natural history and classification of birds*, v.2. London, Longman. p. 301.

TAJIMA, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, v.123, n.3, p.585-595.

TELL, M. 1983. Breeding the siy parrot. *Avicultural Magazine*, v.89, n.1, p.27-29.

TOBIAS, J. A., SEDDON, N., SPOTTISWOODE, C. N., PILGRIM, J. D., FISHPOOL, L. D., & COLLAR, N. J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, v. 152, n. 4, p. 724-746.

TOKITA, M., KIYOSHI, T. & ARMSTRONG, K. N. 2007 Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evolution and Development*, v.9, p.590–601.

TRICART, J. 1974. Existence de periodes seche sau Quaternaire en Amazonie et dans les regions voisines. *Rev. Geomorph. Dynam*., v. 4, p. 145-158.

TRUJILLO-ARIAS, N.; DANTAS, G. P.; ARBELÁEZ-CORTÉS, E.; NAOKI, K.; GÓMEZ, M. I.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y.; ALEIXO, A.; TUBARO, P. L. & CABANNE, G. S. 2017. The niche and phylogeography of a passerine reveal the history of biological diversification between the Andean and the Atlantic forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.112, p.107-121.

VAN DER HAMMER, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, v. 1, p. 3-26.

VAN DER HAMMER, T. 1983. *The palaeoecology and palaeogeography of savannas*. pp. 19-35. *In*: Tropical savannas, F. Bourliere (Ed.). Amsterdam, Elsevier.

VAN PERLO, B. 2009. *A field guide to the birds of Brazil*. Oxford University Press, 496p.

VANZOLINI, P. E. & WILLIAMS, E. E. 1970. South America anoles, the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysophelis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, v. 19, p.291-298.

VERHEYEN, R. 1956. Analyse du potential morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. *Bulletin du Institute Royale des Sciences Naturelles Belgique*, v.32, n.55, p. 1–54.

VIELLIARD, J. M. E. 1990. Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. *Ararajuba*, v.1, p.5-18.

VIELLIARD, J. M. E. 1994. Bioacoustics and phylogeny among *Amazona* Parrots. *In: Proceedings of the International Ornithological Congress*, v. 21, p. 634.

VUILLEUMIER, B. B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, v. 173, p. 771-780.

WAGLER, J. G. 1932. Monographia Psittacorum. *Abh. K. Bayer. Akad. Wiss. München*, p. 459-750.

WALLACE, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 20, p.107-110.

WEIR, J. T. & SCHLUTER, D. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, v. 17, n. 10, p. 2321-2328.

WETMORE, A. 1926. Observations on the Birds of Argentina, Paraguay, Uruguay and Chile. *U.S. National Museum Bulletin*, v.133, p.1-448.

WHITMORE, T. C. & PRANCE, G. T. 1987. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. New York, Oxford University Press.

WIED, M. A. P. 1832. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien, Landes-Industrie-Comptoirs v.4, p. 240-247.

WIENS, J. J.; PYRON, R. A.; MOEN, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, v. 14, p. 643–652.

WINKER, K. 2009. Reuniting genotype and phenotype in biodiversity research. *Bioscience*, v.59, p.657–665.

WOLF, L. L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor*, v.71, p.212–219.

WRIGHT, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, v.263, p.867–872.

WRIGHT, T. F. & WILKINSON, G. S. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 268, n. 1467, p. 609-616.

WRIGHT, T. F., SCHIRTZINGER, E. E., MATSUMOTO, T., EBERHARD, J. R., GRAVES, G. R., SANCHEZ, J. J. *et al.* 2008. A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution*, v. 25, n. 10, p. 2141-2156.

WYNDHAM, E. 1980. Diurnal cycle, behaviour, and social organization of the Budgerigar *(Melopsittacus undulatus). Emu*, v. 80, p. 25-33.

WYNDHAM, E. 1981. Moult of budgerigars Melopsittacus undulatus. *Ibis*, v. 123, n. 2, p. 145-157.

ZHANG, D. & HEWITT, G. M. 2003. Nuclear DNA analyses in genetic studies of populations: practice, problems, and prospects. *Molecular ecology*, v. 12, n. 3, p. 563-584.

ZINK, R. M. & BARROWCLOUGH, G. F. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular ecology*, v. 17, n. 9, p. 2107-2121.

APÊNDICE A

Tabela 1 – Lista dos espécimes de *Pionus maximiliani* analisados. Acrônimos: MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, MNRJ – Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", AMNH – American Museum of Natural History, MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, LSUMZ – Louisiana State University Museum of Natural Sciences, MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, MBML– Museu de Biologia Mello Leitão, UFMG – Universidade Federal de Minas Gerais, MCNA – Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, KUMNH – University of Kansas Natural History Museum, YPM – Yale Peabody Museum of Natural History, RMNH – Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, RBINS – Royal Belgian Institute of Natural Sciences.

Museu	**N° Tombo**	**País**	**Estado/ Departamento**	**Localidade**	**Sexo**	**Data**	**Coletor**
MZUSP	41531	Brasil	Ceará	Icarai, Mosquito	M	28.viii.1958	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	41532	Brasil	Ceará	Icarai, Mosquito	F	28.viii.1958	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	14015	Brasil	Bahia	Serra do Palhão, Jequié	M	01.xii.1932	Camargo
MZUSP	14016	Brasil	Bahia	Serra do Palhão, Jequié	M	06.xii.1932	Camargo
MZUSP	40864	Brasil	Bahia	Santa Rita de Cássia, Ouro Preto	F	09.iv.1958	E. Dente
MZUSP	40865	Brasil	Bahia	Santa Rita de Cássia, Ouro Preto	F	09.iv.1958	E. Dente
MZUSP	40866	Brasil	Bahia	Santa Rita de Cássia, Ouro Preto	F	09.iv.1958	E. Dente
MZUSP	14881	Brasil	Goiás	Rio das Almas, Jaraguá	M	28.viii.1934	W. Garbe
MZUSP	15747	Brasil	Goiás	Barra do Rio São Domingos	F	26.iii.1933	J. Blaser
MZUSP	15748	Brasil	Goiás	Cana Brava, Nova Roma	M	30.i.1933	J. Blaser
MZUSP	15749	Brasil	Goiás	Barra do Rio São Domingos	M	06.iv.1933	J. Blaser
MZUSP	94571	Brasil	Goiás	Campinaçu	ND	23.ix.2012	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP	94572	Brasil	Goiás	Campinaçu	F	18.ix.2012	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP	51823	Brasil	Distrito Federal	Planaltina	M	29.vi.1963	J. Hidasi
MZUSP	8492	Brasil	Minas Gerais	Rio São Francisco, Pirapora	ND	1913	Garbe

MZUSP	10360	Brasil	Minas Gerais	Rio Matipó	F	15.vi.1919	J. P. Fonseca
MZUSP	24510	Brasil	Minas Gerais	Rio Doce, baixo Piracicaba (margem direita)	M	23.viii.1940	A. M. Olalla
MZUSP	24511	Brasil	Minas Gerais	São José da Lagoa, Fazenda Boa Esperança	M	02.x.1940	A. M. Olalla
MZUSP	24512	Brasil	Minas Gerais	Rio Doce, baixo Suaçuí	M	14.ix.1940	A. M. Olalla
MZUSP	24513	Brasil	Minas Gerais	Rio Doce (margem direita)	M	02.ix.1940	A. M. Olalla
MZUSP	37833	Brasil	Minas Gerais	Machacalis	F	15.xii.1954	E. Dente
MZUSP	74731	Brasil	Minas Gerais	Ribeirão Confins, Buritis	M	31.x.1964	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	88340	Brasil	Minas Gerais	Fazenda Ribeira das Cachoeiras	ND	26.xii.2008	L. F. Silveira
MZUSP	6400	Brasil	Espírito Santo	ND	F	i.1906	Garbe
MZUSP	33064	Brasil	Espírito Santo	Colatina, Linhares	M	21.xi.1940	E. G. Holt
MZUSP	34496	Brasil	Espírito Santo	Rio Itaúnas	F	25.ix.1950	E. Dente
MZUSP	33065	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis, Fazenda Boa Fé	F	03.ix.1943	P. M. Britto
MZUSP	36317	Brasil	Rio de Janeiro	Parque Nacional de Itatiaia, km 11	M	27.i.1954	José L. Lima
MZUSP	461	Brasil	São Paulo	Rio Mogi-Guaçu	F	23.ix.1899	Hempel
MZUSP	795	Brasil	São Paulo	Caconde	M	13.v.1900	Lima
MZUSP	1256	Brasil	São Paulo	Jaboticabal	M	08.x.1900	Lima
MZUSP	4113	Brasil	São Paulo	Itararé	F	vii.1903	Garbe
MZUSP	8148	Brasil	São Paulo	Ituverava	M	vii.1911	Garbe
MZUSP	11628	Brasil	São Paulo	São Miguel Arcanjo, Taquaral	M	02.ix.1929	José L. Lima
MZUSP	11629	Brasil	São Paulo	São Miguel Arcanjo, Taquaral	F	02.ix.1929	João L. Lima
MZUSP	11630	Brasil	São Paulo	São Miguel Arcanjo, Taquaral	M	03.ix.1929	ND
MZUSP	11631	Brasil	São Paulo	São Miguel Arcanjo, Taquaral	M	29.viii.1929	João L. Lima
MZUSP	12495	Brasil	São Paulo	Valparaíso	ND	vi.1931	O. M. de O. Pinto
MZUSP	12496	Brasil	São Paulo	Valparaíso	M	23.vi.1931	Lima
MZUSP	24389	Brasil	São Paulo	Rio Juquiá, Fazenda Poço Grande	M	19.v.1940	A. M. Olalla
MZUSP	24390	Brasil	São Paulo	Rio Juquiá, Fazenda Poço Grande	F	19.v.1940	A. M. Olalla
MZUSP	26702	Brasil	São Paulo	Rio Juquiá, Fazenda Poço Grande	M	09.iv.1940	A. M. Olalla
MZUSP	26703	Brasil	São Paulo	Lins, Fazenda Varjão	F	07.ii.1941	A. M. Olalla

MZUSP	29285	Brasil	São Paulo	Rio Paranapanema, Fazenda Palmira	M	23.ix.1943	Lima
MZUSP	31003	Brasil	São Paulo	Lagoa do Iporanga	M	15.xii.1944	O. M. de O. Pinto
MZUSP	31253	Brasil	São Paulo	Rio Paranapanema, frente a Barra do Tibagi	M	10.v.1945	C. Vieira
MZUSP	31636	Brasil	São Paulo	Presidente Venceslau, Fazenda Água Sumida	M	20.vi.1946	Lima
MZUSP	31637	Brasil	São Paulo	Presidente Venceslau, Fazenda Água Sumida	M	20.vi.1946	Lima
MZUSP	31638	Brasil	São Paulo	Presidente Venceslau, Fazenda Água Sumida	F	20.vi.1946	Lima
MZUSP	31751	Brasil	São Paulo	Lucélia, Fazenda Santa Maria	F	10.ix.1946	E. Dente
MZUSP	43175	Brasil	São Paulo	Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	M	07.xi.1957	E. Dente
MZUSP	43766	Brasil	São Paulo	Varjão do Guaratuba (margem direita)	F	23.v.1962	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	43767	Brasil	São Paulo	Varjão do Guaratuba	M	23.v.1962	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	43768	Brasil	São Paulo	Varjão do Guaratuba	F	23.v.1962	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	43769	Brasil	São Paulo	Varjão do Guaratuba	F	23.v.1962	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	47576	Brasil	São Paulo	Rio Ipiranga, Tamanduá	M	07.x.1962	A. M. Olalla
MZUSP	49429	Brasil	São Paulo	Ribeirão Fundo	ND	26.vii.1961	A. M. Olalla
MZUSP	49430	Brasil	São Paulo	Ribeirão Fundo	F	26.vii.1961	A. M. Olalla
MZUSP	49431	Brasil	São Paulo	Ribeirão Fundo	F	26.vii.1961	A. M. Olalla
MZUSP	49432	Brasil	São Paulo	Rocha	F	12.ix.1961	A. M. Olalla
MZUSP	49433	Brasil	São Paulo	Morretinho	M	25.ix.1961	A. M. Olalla
MZUSP	49434	Brasil	São Paulo	Ribeirão Fundo	M	03.ii.1962	A. M. Olalla
MZUSP	51322	Brasil	São Paulo	Rio Guaraú, Barro Branco	F	07.vi.1963	A. M. Olalla
MZUSP	53210	Brasil	São Paulo	Avaré, Fazenda Pedras	M	22.xi.1963	A. M. Olalla
MZUSP	54413	Brasil	São Paulo	Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	M	15.ii.1964	E. Dente

MZUSP	54414	Brasil	São Paulo	Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	M	16.ii.1964	E. Dente
MZUSP	54415	Brasil	São Paulo	Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	M	16.ii.1964	E. Dente
MZUSP	54416	Brasil	São Paulo	Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	M	16.ii.1964	E. Dente
MZUSP	56429	Brasil	São Paulo	Barra do Ribeirão da Onça Parda	M	15.xi.1964	A. M. Olalla
MZUSP	56430	Brasil	São Paulo	Barra do Rio das Corujas	F	02.xii.1964	A. M. Olalla
MZUSP	56431	Brasil	São Paulo	Barra do Rio das Corujas	F	07.xii.1964	A. M. Olalla
MZUSP	63649	Brasil	São Paulo	Ilha dos Buzios	M	24.x.1963	Expedição MZUSP
MZUSP	63650	Brasil	São Paulo	Ilha dos Buzios	M	26.x.1963	Expedição MZUSP
MZUSP	63949	Brasil	São Paulo	Ilha dos Buzios	F	23.x.1963	Expedição MZUSP
MZUSP	66503	Brasil	São Paulo	Icapara	M	14.vii.1970	A. M. Olalla
MZUSP	67231	Brasil	São Paulo	Costão dos Engenhos	M	28.viii.1969	A. M. Olalla
MZUSP	67661	Brasil	São Paulo	Rio Ribeira, Embu	F	27.v.1969	A. M. Olalla
MZUSP	67662	Brasil	São Paulo	Rio Ribeira, Embu	M	28.v.1969	A. M. Olalla
MZUSP	68055	Brasil	São Paulo	Barra do Icapará	F	28.viii.1966	A. M. Olalla
MZUSP	75798	Brasil	São Paulo	Icapara	F	15.vii.1970	A. M. Olalla
MZUSP	93044	Brasil	São Paulo	Santos	M	25.vi.2011	CETAS de São Vicente
MZUSP	93069	Brasil	São Paulo	Cantareira, São Paulo	M	2011	DEPAVE
MZUSP	97773	Brasil	São Paulo	Cubatão	M	10.vii.1971	G. Baudet
MZUSP	1814	Brasil	Paraná	Jacarézinho	M	18.iii.1901	W. Ehrhardt
MZUSP	36768	Brasil	Paraná	Rio Paracaí	F	12.i.1954	E. Dente & D. Seraglia
MZUSP	36769	Brasil	Paraná	Rio Paracaí	M	13.i.1954	E. Dente & D. Seraglia
MZUSP	36770	Brasil	Paraná	Rio Paracaí	M	20.i.1954	E. Dente & D. Seraglia
MZUSP	36771	Brasil	Paraná	Rio Paraná, Porto Camargo	M	02.ii.1954	E. Dente & D. Seraglia
MZUSP	36772	Brasil	Paraná	Rio Paraná, Porto Camargo	M	02.ii.1954	E. Dente & D. Seraglia

MZUSP	36773	Brasil	Paraná	Rio Paraná, Porto Camargo	M	02.ii.1954	E. Dente & D. Seraglia
MZUSP	9097	Brasil	Rio Grande do Sul	ND	M	iii.1915	Garbe
MZUSP	41225	Brasil	Rio Grande do Sul	Bom Jesus	M	20.i.1958	O. R. Camargo
MZUSP	102125	Brasil	São Paulo	Alto da Serra	F	15.viii.1962	R. Grantsau
MZUSP	102126	Brasil	São Paulo	Quilombo	F	28.iii.1965	R. Grantsau
MZUSP	102127	Brasil	Minas Gerais	Serra do Caraça	F	16.viii.1964	R. Grantsau
MZUSP	103741	Brasil	Goiás	Monte Alegre de Goiás	M	11.ix.2016	Silveira, Corazolla & Apolinário
MZUSP	103742	Brasil	Goiás	Fazenda São Manuel, Formosa	M	12.ix.2016	Silveira & Apolinário
MNRJ	3925	Brasil	Tocantins	Santa Maria de Taguatinga	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3926	Brasil	Goiás	Posse	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3927	Brasil	Goiás	ND	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3928	Brasil	Espírito Santo	Bananal	ND	ND	PPP. Velho
MNRJ	3931	Brasil	Goiás	Posse	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3932	Brasil	Goiás	Posse	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3934	Brasil	Goiás	ND	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3935	Brasil	Goiás	ND	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3936[1]	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis, Serra dos Órgãos	M	07.viii.1914	Reinisch
MNRJ	3937	Brasil	Goiás	ND	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3939	Brasil	Goiás	ND	ND	ND	R. Pfrimer
MNRJ	3942	Brasil	Minas Gerais	Rio Novo	ND	vi.1898	M. Ribeiro
MNRJ	3944	Brasil	Minas Gerais	Serra do Caparaó	ND	ND	Holt
MNRJ	3945	Brasil	Minas Gerais	Serra do Caparaó	ND	ND	Holt
MNRJ	3949[1]	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis, Serra dos Órgãos	F	25.vii.1914	Reinish
MNRJ	3950	Brasil	Ceará	ND	ND	ND	Com. Cient. Freire Alemão

MNRJ	3951	Brasil	Ceará	ND	ND	ND	Com. Cient. Freire Alemão
MNRJ	9350	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis, Serra dos Órgãos	F	30.v.1926	M. Ribeiro
MNRJ	19139	Brasil	Espírito Santo	Pau Gigante, Lauro Müller	F	15.xi.1940	H. Berla
MNRJ	19452	Brasil	Espírito Santo	Colatina, Rancho Fundo	M	04.ix.1940	Ruschi
MNRJ	19453	Brasil	Espírito Santo	Colatina, Rancho Fundo	M	04.ix.1940	Ruschi
MNRJ	19454	Brasil	Espírito Santo	Colatina, Rancho Fundo	M	04.ix.1940	Ruschi
MNRJ	20219	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	F	20.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	20220	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	M	20.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	20221	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	M	20.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	20222	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	M	19.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	20223	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	M	20.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	20224	Brasil	São Paulo	Ilha Seca	M	20.ii.1940	Moojen e Berla
MNRJ	21239	Brasil	Paraná	Parque Nacional do Iguaçu	ND	15.i.1942	J. Moogen
MNRJ	22283	Brasil	Espírito Santo	ND	M	ND	H. Sick
MNRJ	22284	Brasil	Espírito Santo	ND	M	ND	H. Sick
MNRJ	22285	Brasil	Espírito Santo	ND	M	ND	H. Sick
MNRJ	28792	Brasil	Minas Gerais	Conceição Aparecida	M	17.i.1960	Milbe
MNRJ	33808	Brasil	Alagoas	São Miguel dos Campos	F	17.iv.1984	Teixeira
MNRJ	33809	Brasil	Alagoas	São Miguel dos Campos	M	17.iv.1984	Teixeira
MNRJ	38435	Brasil	Paraná	Cascavel, Rio do Salto	M	21.v.1991	Bornschein e Straube
MNRJ	39561	Brasil	Espírito Santo	Linhares, bacia do rio Barra Seca, Córrego Cupido	M	21.vii.1939	A. Aguirre
MNRJ	46443	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Planalto, Pinheiral	F	01.iv.1957	E. Gouvea
MNRJ	46442	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Planalto, Pinheiral	F	29.iii.1957	E. Gouvea
MNRJ	46441	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Planalto, Pinheiral	F	29.iii.1957	E. Gouvea
MNRJ	48355	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis	M	03.xi.2011	ND
MNRJ	46429	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Pinheiral	F	13.iii.1957	E. Gouvea
MNRJ	46435	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Planalto, Pinheiral	M	27.iii.1957	E. Gouvea

MNRJ	46700	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Sede do Parque Nacional de Itatiaia	M	05.viii.1968	J. G. da Silva
MNRJ	46440	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Planalto, Pinheiral	M	29.iii.1957	E. Gouvea
MNRJ	46691	Brasil	Rio de Janeiro	Itatiaia, Monte Serrat, Picadão	M	28.viii.1964	José Geraldo
MNRJ	28527	Brasil	Rio de Janeiro	Teresópolis, Fazenda C. Guinle	ND	23.viii.1942	Pedro de M. Britto
MNRJ	45715	Brasil	Rio de Janeiro	Parque Nacional da Tijuca	F	16.vi.1970	O. Oliveira
MNRJ	28207	Brasil	Distrito Federal	-	M	08.ii.1949	Zoológico
MACN	55991	Argentina	Corrientes	Mburucuya, Loma Alta	M	15.xi.1984	Andres O. Conreras
MACN	57166	Argentina	Corrientes	Depto Capital, San Cayetano, Caprim	F	04.viii.1986	Miguel Blanco
MACN	57945	Argentina	Corrientes	Empedrado, Colonia Brougnes, Ea. Yacyreta	F	23.xii.1986	Julio Contreras
MACN	57946	Argentina	Corrientes	Empedrado, Colonia Brougnes, Ea. Yacyreta	M	23.xii.1986	NI
MACN	66770	Argentina	Corrientes	Capital, Estero Valenzuela	M	31.xi.1996	Miguel Blanco
MACN	47212	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	F	17.i.1939	Neuntenfel
MACN	47780	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	M	17.i.1939	Cropel
MACN	47211	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	M	17.i.1939	Neuntenfel
MACN	47210	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	F	04.ii.1939	Neuntenfel
MACN	47213	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	M	30.viii.1938	Neuntenfel
MACN	2055ª	Paraguai	Alto Paraguay	Puerto Guaraní	M	31.vii.1928	Juan B. Daguerre
MACN	47778	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	ND	03.ii.1939	ND
MACN	47779	Paraguai	Itapúa	Capitain Meza, Alto Paraná	ND	17.i.1939	Gnepel
MACN	9962	Argentina	Misiones	Santa Ana	F	10.vi.1919	F. M. Rodríguez
MACN	41729	Argentina	Misiones	Puerto Segundo	M	22.ii.1917	ND
MACN	6005ª	Argentina	Misiones	San Ignacio	M	25.i.1942	Fonseca y Seravaglieri-Arman
MACN	9638	Argentina	Misiones	Santa Ana	M	05.ii.1919	F. M. Rodríguez
MACN	31816	Argentina	Misiones	Arroyo Uruguai, km 20	F	29.x.1949	A.G. Giai y W. H. Partridge

MACN	31814	Argentina	Misiones	Arroyo Uruguai, km 30	F	18.x.1949	A.G. Giai y W. H. Partridge
MACN	41728	Argentina	Misiones	Puerto Segundo	ND	25.ii.1917	ND
MACN	8720	Argentina	Misiones	Santa Ana	ND	i.1915	F. M. Rodríguez
MACN	41727	Argentina	Misiones	Puerto Segundo	ND	09.iii.1917	ND
MACN	6004ª	Argentina	Misiones	San Ignacio, Bugre Grande	M	25.i.1942	Fonseca Seravaglieri-Arman
MACN	Sem núm	Argentina	Misiones	Santa Ana	F	4.iii.1919	F. M. Rodríguez
MACN	44072	Argentina	Corrientes	San Luis del Palmar, Estancia Garabatá	M	05.xii.1961	Partridge
MACN	47214	Paraguai	Itapúa	Capitán Meza, Alto Paraná	F	30.viii.1938	Neuntenfel
MACN	9962	Argentina	Misiones	Santa Ana	M	10.vi.1919	F. M. Rodríguez
MACN	2406ª	Argentina	Corrientes	Itatí	M	20.vii.1930	A.Zotta y S. da Fonseca
MACN	41725	Argentina	Misiones	Puerto Segundo	M	22.ii.1917	ND
MACN	46305	Argentina	Corrientes	Cnta Garabí, Ea Rincón de las Mercedes	M	10.iv.1962	W. H. Partridge
MACN	35742	Argentina	Misiones	Cerro Azul	F	30.iv.1944	Pereyra
MACN	8395	Argentina	Misiones	Santa Ana	ND	ix.1912	F. M. Rodríguez
MACN	46306	Argentina	Corrientes	Cnta Garabí, Ea. Rincón de las Mercedes	M	11.iv.1962	W. H. Partridge
MACN	1308ª	Argentina	Misiones	Barra Concepción	M	09.ii.1927	A.Zotta, A. Steullet y E. Deautier
MACN	34137	Argentina	Misiones	Dep. Frontera, Tobuna	F	19.x.1953	W. H. Partridge
MACN	9631(1)	Argentina	Misiones	Santa Ana	F	17.ix.1917	H. E. Ambrosetti y F. M. Rodríguez
MACN	9638	Argentina	Misiones	Santa Ana	F	09.ii.1918	Francisco M. Rodríguez
MACN	9631(2)	Argentina	Misiones	Santa Ana	M	04.ii.1918	H. E. Ambrosetti y F. M. Rodríguez

MACN	34136	Argentina	Misiones	Dep. Frontera, Tobuna	M	13.x.1953	W. H. Partridge
MACN	31815	Argentina	Misiones	Arroyo Uruguai, km 30	M	18.x.1949	A.G. Giai y W. H. Partridge
MACN	46304	Argentina	Corrientes	General Alvear, Torrent, Monte del Cuay Chico	M	08.v.1962	Partridge
LSUMZ	31748	Brasil	Distrito Federal	Planaltina	M	01.vii.1963	José Hidasi
LSUMZ	65116	Brasil	São Paulo	Santos, rio Guaratuba	F	30.vi.1968	E. Dente
LSUMZ	63284	Brasil	São Paulo	Santos, rio Guaratuba	M	14.v.1968	E. Dente
LSUMZ	69178	Argentina	Misiones	Colonia M. Magdalena	M	08.viii.1969	Kovacs
LSUMZ	69177	Argentina	Misiones	Eldorado	F	12.vii.1979	Kovacs
LSUMZ	69176	Argentina	Misiones	Colonia Delicia	F	20.viii.1969	Kovacs
AMNH	188918	Brasil	Rio de Janeiro	Macieiras, Serra do Itatiaia	F	04.iv.1922	Ernest C. Holt
AMNH	241850	Brasil	Maranhão	São João dos Patos, Tabocas	M	01.viii.1926	E. Kaempfer
AMNH	241853	Brasil	Maranhão	Flores	M	24.v.1926	E. Kaempfer
AMNH	475470	Brasil	Minas Gerais	Araguari, Rio Jordão	ND	13.vi.1901	Robert
AMNH	241851	Brasil	Maranhão	São João dos Patos	F	20.vii.1926	E. Kaempfer
AMNH	241852	Brasil	Maranhão	São João dos Patos, Tabocas	F	02.viii.1926	E. Kaempfer
AMNH	475472	Brasil	Paraná	Roca Nova, Serra do Mar	F	14.x.1901	Robert
MCZ	177345	Brazil	Goiás	Cana Brava, Nova Roma	M	14.xi.1932	José Blaser
MCZ	177337	Brazil	Goiás	Barra do Rio São Domingos	M	06.iv.1933	José Blaser
MCZ	169350	Brazil	Bahia	Serra do Palhão, Jequié	M	01.xii.1932	Garbe
MCZ	177334	Brazil	Goiás	Barra do Rio São Domingos	M	23.iii.1933	José Blaser
MCZ	7314	Brazil	Bahia	Santa Rita	ND	NI	George Sceva
MCZ	177338	Brazil	Goiás	Cana Brava, Nova Roma	M	21.x.1932	José Blaser
MCZ	177350	Brazil	Goiás	Cana Brava, Nova Roma	M	30.i.1933	José Blaser
MCZ	177347	Brazil	Goiás	Cana Brava	M	19.i.1933	José Blaser
MCZ	178215	Brazil	Goiás	Inhumas	M	14.xi.1934	Garbe
MBML	2731	Brasil	Espírito Santo	Linhares, Goitacazes	F	13.vii.1973	ND
MBML	2734	Brasil	Espírito Santo	Colatina, Rancho Fundo	F	02.vii.1942	A. Ruschi
MBML	7489	Brasil	Espírito Santo	Santa Teresa, Várzea Alegre	M	09.i.2011	Marcelo Novelli

MBML	7515	Brasil	Espírito Santo	Santa Teresa, Santo Antônio do Canaã	ND	30.vi.2011	A. Cornelli
MPEG	46955	Brasil	São Paulo	Taubaté, Bairro do Taboão	M	15.xi.1990	H. Alvarenga
MPEG	67842	Brasil	Piauí	Guadalupe, Fazenda Maharishi	M	09.xi.2006	Santos, M. P. D. & Carvalho, S.
MPEG	67843	Brasil	Piauí	Guadalupe, Fazenda Maharishi	ND	09.xi.2006	Santos, M. P. D. & Carvalho, S.
UFMG	DZ6358	Brasil	Minas Gerais	Santana do Riacho, Cardeal Mota, Serra do Cipó	F	03.xi.2009	Leonardo Zotta
MCNA	1462	Brasil	Minas Gerais	Santa Bárbara, Fazenda Bocaina, Distrito de Brumal	M	25.vi.2011	M. F. Vasconcelos
MCNA	1474	Brasil	Minas Gerais	Santa Bárbara, Fazenda Bocaina, Distrito de Brumal	F	25.vi.2011	M. F. Vasconcelos
MCNA	5391	Brasil	Minas Gerais	Santa Bárbara, Fazenda Bocaina, Distrito de Brumal	M	21.vii.2017	M. F. Vasconcelos
RBINS	34777	Paraguai	San Pedro	river Jejui	F	28.i.1939	ND
RBINS	34822	Paraguai	San Pedro	river Jejui	F	28.i.1939	ND
RBINS	2468B	Paraguai	ND	ND	M	25.vi.1936	ND
RMNH	88059[2]	“Guyana”	ND	ND	ND	ND	Ex. Cabinet Temninck
KUNHM	91418	Paraguai	Itapua	San Rafael Reserve, PARABEL	M	16.x.2000	R. L. Boyd & Marina Anciães
YPM	66434	Argentina	Misiones	Arroyo Uruguai, km 10	M	27.vi.1961	P. S. Humprey
YPM	66433	Argentina	Misiones	Colonia Belgrano, Reg. Piñalito	F	02.vi.1961	P. S. Humprey

[1] Síntipos de *P. m. melanoblepharus.*

[2] Síntipo de *P. m. maximiliani.*

Tabela 2 – Lista dos espécimes de *Pionus siy* analisados. Acrônimos: MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, MNRJ – Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", AMNH – American Museum of Natural History, MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, LSUMZ – Louisiana State University Museum of Natural Sciences, MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, UWBM – Burke Museum of Natural History, CM – Carnegie Museum of Natural History, KUMNH – University of Kansas Natural History Museum, USNM – Smithsonian National Museum of Natural History, YPM – Yale Peabody Museum of Natural History, WFVZ – Western Foundation of Vertebrate Zoology, RBINS – Royal Belgian Institute of Natural Sciences e MNHN – Muséum National d`Histoire Naturelle.

Museu	**N° Tombo**	**País**	**Estado/Departamento**	**Localidade**	**Sexo**	**Data**	**Coletor**
MZUSP	97772	Brasil	Mato Grosso	Poconé	M	20.vii.1973	G. Baudet
MZUSP	9939	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	M	ix.1917	Garbe
MZUSP	12228	Brasil	Mato Grosso do Sul	Rio Paraguai, Porto Esperança	M	11.ix.1930	José L. Lima
MZUSP	18275	Brasil	Mato Grosso do Sul	Salobra	M	21.vii.1939	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	18276	Brasil	Mato Grosso do Sul	Salobra	F	21.vii.1939	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	18277	Brasil	Mato Grosso do Sul	Salobra	M	21.vii.1939	Expedição Depto. Zoologia
MZUSP	30158	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	F	13.iv.1944	A. M. Olalla
MZUSP	30159	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	M	01.iv.1944	A. M. Olalla
MZUSP	30160	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	F	03.iv.1944	A. M. Olalla
MNRJ	3930	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	ND	ND	F. C. Hoehne
MNRJ	3933	Brasil	Mato Grosso	ND	ND	ND	F. Hoehne e Kuhlmann
MNRJ	3938	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá	ND	ND	F. Hoehne e Kuhlmann
MNRJ	3940	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá, Urucum	M	ND	ND
MNRJ	20846	Brasil	Mato Grosso	ND	ND	ND	M. Ribeiro

MNRJ	20852	Brasil	Mato Grosso	E. F. Noroeste do Brasil	F	16.xi.1941	ND
MNRJ	22497	Brasil	Mato Grosso do Sul	Porto Quebracho	ND	ND	Schneider
MNRJ	22503	Brasil	Mato Grosso do Sul	Porto Quebracho	F	ND	Schneider
MNRJ	22553	Brasil	Mato Grosso do Sul	Porto Quebracho	M	ND	Schneider
MNRJ	23478	Brasil	Mato Grosso	ND	ND	ND	Schneider
MNRJ	23600	Brasil	Mato Grosso do Sul	Porto Quebracho	ND	ND	Schneider
MNRJ	23605	Brasil	Mato Grosso do Sul	Porto Quebracho	ND	ND	Schneider
MNRJ	39674	Brasil	Mato Grosso do Sul	Corumbá, Fazenda Rabicho	F	12.ix.1940	A. Aguirre
MACN	8979 (JB 5649)	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Río Dolores	M	15.v.1916	J. Steinbach
MACN	8979 (JB5723)	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Río Dolores	F	vi.1916	J. Steinbach
MACN	8979 (JB5589)	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Río Dolores	M	30.v.1916	J. Steinbach
MACN	8979 (JB5360)	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista	F	09.vii.1916	J. Steinbach
MACN	Col 209	Argentina	Jujuy	Valle Grande	ND	ND	ND
MACN	72528	Argentina	Salta	ND	ND	ND	Flavio Moschione
MACN	41224	Bolívia	Santa Cruz	Río Seco	M	27.i.1964	Once Apóstol
MACN	8884	Argentina	Tucumán	Tafí Viejo	M	20.xii.1914	Pablo Girard
MACN	2480a (1)	Argentina	Salta	Aguaray	ND	vi.1930	E. Budin
MACN	41735	Argentina	Tucumán	Concepción	F	27.iii.1925	J. Mogensen
MACN	1139ª	Argentina	Tucumán	Monteros	ND	viii.1926	Escuela Mixta de Monteros
MACN	41730	Argentina	Tucumán	Concepción	F	12.i.1927	J. Mogensen
MACN	8561	Argentina	Tucumán	Tafí Viejo	F	01.viii.1916	P. Girard
MACN	41739	Argentina	Tucumán	Concepción	M	17.vii.1927	J. Mogensen
MACN	41736	Argentina	Tucumán	Concepción	F	31.iii.1928	J. Mogensen
MACN	2300ª	Argentina	Tucumán	Concepción	F	17.i.1927	J. Mogensen
MACN	8148	Argentina	Tucumán	Río Salí	M	21.x.1911	P. Girard

MACN	41731	Argentina	Tucumán	Concepción	F	15.i.1927	J. Mogensen
MACN	41738	Argentina	Tucumán	Concepción	F	17.i.1927	J. Mogensen
MACN	41733	Argentina	Tucumán	Concepción	F	20.iii.1925	J. Mogensen
MACN	41732	Argentina	Tucumán	Concepción	F	15.i.1927	J. Mogensen
MACN	30565	Argentina	Salta	Depto Orán, alto río Santa Maria	M	18.vii.1947	Andrés G. Giai
MACN	41734	Argentina	Tucumán	Concepción	ND	05.iv.1929	J. Mogensen
MACN	2480a (2)	Argentina	Salta	Aguaray	F	vi.1930	E. Budin
MACN	7436(1)	Argentina	Santa Fé	Ocampo	F	14.i.1905	Santiago Venturi
MACN	35083	Argentina	Chaco	Presidencia Roque Saenz Peña	M	vii.1946	A.G. Giai
MACN	28991	Argentina	Formosa	Boedo	ND	v.1935	A.G. Giai
MACN	7436(2)	Argentina	Santa Fé	Ocampo	M	14.i.1905	Santiago Venturi
MACN	41737	Argentina	Tucumán	Concepción, Chicligasta	F	28.ii.1962	J. Mogensen
LSUMZ	35787	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Ichilo	M	25.v.1968	F. Steinbach
LSUMZ	37279	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Ichilo	M	30.vi.1948	F. Steinbach
LSUMZ	123531	Bolívia	Santa Cruz	Prov Valle Grande, 14.5 km by road NW Masicuri	M	08.i.1984	C. Gregory Schmitt & Donna C Schmitt
LSUMZ	168751	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	M	14.vii.1999	Mauricio Herrera
LSUMZ	168762	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	F	16.vii.1999	Mauricio Herrera
LSUMZ	168763	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	F	16.vii.1999	Mauricio Herrera
LSUMZ	168764	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	M	16.vii.1999	Mauricio Herrera

LSUMZ	171172	Bolívia	Santa Cruz	Província Cordillera 10.6 km E Abapó	M	17.vii.2000	C. Jonathan Schmitt
LSUMZ	123532	Bolívia	Santa Cruz	Prov. Nuflo de Chavez, Rio Quizer on San Ramon- Concepcion road	F	11.vi.1984	C. Gregory Schmitt & Donna C Schmitt
LSUMZ	NKM 1772	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	F	16.vii.1999	Mauricio Herrera
LSUMZ	NKM 1771	Bolívia	Santa Cruz	Mina don Mario, 126 km ENE San Jose de Chiquitos	F	12.vii.1999	Mauricio Herrera
AMNH	475480	Argentina	Tucumán	-	F	14.viii.1898	S. Venturi
AMNH	475481	Bolívia	Santa Cruz	Sara, woods	M	21.iv.1906	J. Steinbach
AMNH	140664	Argentina	Tucumán	Tafí Trail	M	12.iv.1916	Leo E. Miller & H. S. Boyle
AMNH	140667	Argentina	Tucumán	Sarmiento	F	29.v.1916	Leo E. Miller & H. S. Boyle
AMNH	149412	Paraguai	Chaco	Fort Wheeler	M	19.ix.1916	Roosevelt, Exped. Geo K. Cherrie
AMNH	475475	Paraguai	-	Boschi dos Ajos	ND	vii.1893	Borelli
AMNH	475477	Argentina	Tucumán	NI	M	06.ix.1900	S. Dinelli
AMNH	140666	Argentina	Tucumán	Tafí Trail	F	11.iv.1916	Leo E. Miller & H. S. Boyle
AMNH	140668	Argentina	Salta	Embarcación	F	22.i.1916	Leo E. Miller & H. S. Boyle
AMNH	149413	Paraguai	Chaco	Fort Wheeler	F	04.x.1916	Roosevelt, Exped. Geo K. Cherrie
AMNH	475478	Argentina	Tucumán	-	M	25.viii.1898	S. Venturi
AMNH	475479	Argentina	Tucumán	-	F	09.viii.1898	S. Venturi
AMNH	475482	Bolívia	Sara	Woods and plantages	M	21.iv.1906	José Steinbach
AMNH	475483	Bolívia	Sara	Camp woods	M	10.viii.1906	José Steinbach

MCZ	99225	Argentina	Tucumán	Concepción	F	18.x.1918	J. Mogensen
MCZ	142134	Argentina	Formosa	Colonia Alfonso	ND	xii.1927	K. Fritsche
MCZ	263195	Argentina	Jujuy	Libertador General San Martin	ND	vi.1963	G. Hoy
MPEG	51790	Brasil	Mato Grosso do Sul	Bonito, Fazenda Formoso	M	01.v.1994	Cardoso, Neto & Guedes
MNHN	CG 2003-3375[3]	Bolívia	ND	ND	M	ND	Bridges
MNHN	CG-2003-3376[3]	Argentina	Corrientes	ND	ND	ND	Flamant
UWBM	54384	Argentina	Tucumán	San Miguel de Tucumán, 20 km N, Embalse El Cadillal	M	29.ix.1995	D. A. Banín
UWBM	70701	Argentina	Tucumán	San Miguel de Tucumán, 20 km N, Embalse El Cadillal	F	29.ix.1995	J. A. Gerwin
UWBM	70450	Argentina	Tucumán	San Miguel de Tucumán, 20 km N, Embalse El Cadillal	M	28.ix.1995	G. A. Voelker
CM	P51744	Bolívia	Tarija	Yacuiba	F	30.x.1915	J. Steinbach
CM	53153	Argentina	Salta	Embarcación, Miraflores	M	05.i.1916	J. Steinbach
CM	p31383	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	M	15.i.1909	J. Steinbach
CM	p31453	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	M	29.i.1909	J. Steinbach
CM	p31454	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	M	29.i.1909	J. Steinbach
CM	p31455	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	M	29.i.1909	J. Steinbach
CM	p31457	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	F	30.i.1909	J. Steinbach
KUNHM	90053	Paraguai	Alto Paraguay	Picada Chovoreca	ND	21.ix.1999	A. T. Peterson
KUNHM	90193	Paraguai	Alto Paraguay	Picada Chovoreca	M	20.ix.1999	Kimberly S. Bostwick
USNM	283743	Argentina	Chaco	Las Palmas	M	14.ix.1920	A. Wetmore
WFVZ	23083	Argentina	Jujuy	Yuto	F	22.v.1971	Angel Contino
WFVZ	23084	Argentina	Jujuy	Yuto	M	22.v.1971	Angel Contino

WFVZ	23085	Argentina	Jujuy	Yuto	F	22.v.1971	Angel Contino
YPM	38372	Bolívia	Beni	Reyes	M	20.xii.1956	Luis E. Peña
YPM	31598	Bolívia	Santa Cruz	Puerto Suarez	M	24.i.1909	J. Steinbach

[3]Espécimes-tipo de *Pionus bridgesi*, sinônimo de *P. siy*.

Tabela 3 - Relação das amostras utilizadas para obtenção de DNA (incluindo amostras de táxons usados como grupo-externo). Acrônimos: MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, MACN – Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", LSUMZ – Louisiana State University Museum of Natural Sciences, MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, MBML– Museu de Biologia Mello Leitão, UFMG – Universidade Federal de Minas Gerais, PUCMG – Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, PMQB – Parque Municipal Quinzinho de Barros, KUMNH – University of Kansas Natural History Museum, MAC – CETAS Maceió, MHNCI – Museu de História Natural Capão de Imbuia, UWBM – Burke Museum.

Instituição	**Número de identificação**	**País**	**Localidade**	**Táxon**	**Tipo de amostra**
MZUSP	94571	Brasil	Goiás, Campinaçu	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	94572	Brasil	Goiás, Campinaçu	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	93044	Brasil	São Paulo, Santos	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	88340	Brasil	Minas Gerais	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	93069	Brasil	São Paulo, São Paulo	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	103741	Brasil	Goiás, Monte Alegre de Goias	*Pionus maximiliani*	Tecido
MZUSP	103742	Brasil	Goiás, Formosa	*Pionus maximiliani*	Tecido
MPEG	67842	Brasil	Piauí, Guadalupe	*Pionus maximiliani*	Tecido
MPEG	67843	Brasil	Piauí, Guadalupe	*Pionus maximiliani*	Tecido
MHNCI	4320	Brasil	Paraná, Ribeirão Estreito	*Pionus maximiliani*	Tecido
MHNCI	4009	Brasil	Paraná, Cascavel	*Pionus maximiliani*	Tecido
UFMG	6358	Brasil	Minas Gerais, Santana do Riacho	*Pionus maximiliani*	Tecido
PUCMG	1462	Brasil	Minas Gerais, Santa Bárbara	*Pionus maximiliani*	Tecido
PUCMG	1474	Brasil	Minas Gerais, Santa Bárbara	*Pionus maximiliani*	Tecido
MBML	7515	Brasil	Espírito Santo, Santa Teresa	*Pionus maximiliani*	Tecido

PMQB	1321	Brasil	São Paulo, Sorocaba	*Pionus maximiliani*	Sangue
PMQB	2153	Brasil	São Paulo, Sorocaba	*Pionus maximiliani*	Sangue
MAC	-	Brasil	Alagoas	*Pionus maximiliani*	Sangue
KUNHM	90053	Paraguai	Alto Paraguai, Picada Chovoreca	*Pionus maximiliani*	Tecido
KUNHM	90193	Paraguai	Alto Paraguai, Picada Chovoreca	*Pionus maximiliani*	Tecido
KUNHM	91418	Paraguai	Caazapa, Parque Nacional San Rafael	*Pionus maximiliani*	Tecido
UWBM	54384	Argentina	Tucumán, San Miguel de Tucumán	*Pionus maximiliani*	Tecido
UWBM	70450	Argentina	Tucumán, San Miguel de Tucumán	*Pionus maximiliani*	Tecido
UWBM	70701	Argentina	Tucumán, San Miguel de Tucumán	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37664	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37677	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37517	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37719	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37769	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37776	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	37784	Bolívia	Santa Cruz	*Pionus maximiliani*	Tecido
MACN	5773	Argentina	Salta	*Pionus maximiliani*	Tecido
LSUMZ	33566	Peru	Cajamarca	*Pionus sordidus*	Tecido
MZUSP	93615	Brasil	Roraima, Caracaraí	*Pionus menstruus*	Tecido
MZUSP	95908	Brasil	Amazonas, Rio Sucunduri	*Pionus fuscus*	Tecido
GenBank	IBUSP 4376	Brasil	Bahia	*Pionus maximiliani*	-
GenBank	IBUSP 3678	Brasil	São Paulo	*Pionus maximiliani*	-
GenBank	IBUSP 3679	Brasil	Mato Grosso do Sul	*Pionus maximiliani*	-

Tabela 4 – Lista dos arquivos sonoros contendo as vocalizações de *Pionus maximiliani* analisados. Acrônimos: FNJV – Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard, ML – Macaulay Library, WA – WikiAves, XC – Xeno-Canto, FS – Fabio Schunck, CBA – Carlos Barros de Araújo.

Origem	**Número de identificação**	**País**	**Localidade**	**Data**	**Hora**	**Autor da gravação**
FNJV	949	Brasil	Rio de Janeiro, Cabo Frio	08-IX-1973	-	Jacques Vielliard
FNJV	950	Brasil	Rio de Janeiro, Itatiaia	01-X-1973	-	Jacques Vielliard
FNJV	951	Brasil	Espírito Santo, Vitória	08-xii-1974	16:00	Jacques Vielliard
FNJV	952	Brasil	Bahia, Formosa do Rio Preto, Fazenda São José	25-xii-1974	07:30	Jacques Vielliard
FNJV	953	Brasil	Minas Gerais, Olhos d'água	22-iii-1975	17:30	Jacques Vielliard
FNJV	954	Brasil	São Paulo, Bertioga	12.viii.1979	08:00	Jacques Vielliard
FNJV	955	Brasil	São Paulo, Cananéia, Parque Nacional da Ilha do Cardoso	15.viii.1979	10:00	Jacques Vielliard
FNJV	957	Brasil	São Paulo, Campinas, Fazenda Bom Jardim	26-iii-1982	08:00	Jacques Vielliard
FNJV	958	Argentina	Misiones	-	-	Roberto Straneck
FNJV	959	Brasil	São Paulo, Lençóis Paulista	18-vi-1985	09:30	Jacques Vielliard
FNJV	960	Brasil	São Paulo, Lençóis Paulista	18-vi-1985	-	Jacques Vielliard
FNJV	961	Brasil	Paraná, Palmeira	06-v-1986	09:00	Luiz dos Anjos
FNJV	962	Brasil	São Paulo, Campinas, Mata de Santa Genebra	21.viii.1989	08:18	
FNJV	963	Brasil	Paraná, Fênix, Parque Estadual de Vila Rica	31-v-1987	-	Luiz dos Anjos
FNJV	964	Brasil	Paraná, Fênix, Parque Estadual de Vila Rica	31-v-1987	08:30	Luiz dos Anjos
FNJV	965	Brasil	São Paulo, Jundiaí, Serra do Japi	15-iii-1985	08:30	Wesley Rodrigues Silva
FNJV	966	Brasil	São Paulo, Sete Barras, Parque Estadual Intervales	06-i-1995	17:30	Alexandre L. P. Aleixo
FNJV	8328	Brasil	São Paulo, São Sebastião, Boissucanga	26-ix-1084	07:15	Jacques Vielliard

FNJV	8330	Brasil	São Paulo, São Sebastião, Boissucanga	16-ix-1989	08:00	Jacques Vielliard
FNJV	9388	Brasil	São Paulo, Bertioga	01-xii-1988	07:30	Jacques Vielliard
FNJV	9748	Brasil	São Paulo, Lençóis Paulista, Fazenda Duraflora - Reserva do Matão	25-iii-1988	09:00	
FNJV	11500	Brasil	São Paulo, Anhembi, Fazenda Barreiro Rico	08-vii-1984	-	José Carlos R. de Magalhães
FNJV	12408	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manoel	23-xi-2009	16:50	Carlos Barros de Araújo
FNJV	12412	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manoel	23-xi-2009	17:02	Carlos Barros de Araújo
FNJV	12438	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manoel	24-xi-2009	17:39	Carlos Barros de Araújo
FNJV	12439	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manoel	24-xi-2009	17:41	Carlos Barros de Araújo
FNJV	12440	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manoel	24-xi-2009	17:42	Carlos Barros de Araújo
FNJV	13381	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Corcovado, pé da Serra	28-i-1995	-	Jeremy Minns
FNJV	13383	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Corcovado, pé da Serra	28-i-1995	-	Jeremy Minns
FNJV	13427	Brasil	São Paulo, São José do Barreiro, Serra da Bocaina	09-vi-1995	-	Jeremy Minns
FNJV	13541	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Corcovado, pé da Serra	17-x-1996	-	Jeremy Minns
FNJV	29863	Brasil	São Paulo, Pindamonhangaba, fazenda São Sebastião do Ribeirão Grande	23-vi-2012	08:37	Vagner de Araujo Gabriel
FNJV	30488	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Anhanguera	18-x-2010	-	Fernando Igor de Godoy
FNJV	30489	Brasil	São Paulo, São Miguel Arcanjo, entorno do Parque Estadual Carlos Botelho	12-x-2010	-	Fernando Igor de Godoy

FNJV	30490	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar	21-vi-2011	-	Fernando Igor de Godoy
ML	115444	Brasil	Espírito Santo, Reserva Florestal de Linhares	16-xii-1999	08:29	Curtis A. Marantz
ML	102364	Paraguai	Parque Nacional San Rafael	06-iv-1997	06:20	Alberto Madroño
ML	18898	Brasil	Rio Grande do Sul, Itaqui, Fazenda Silencio	22-xi-1974	-	William Belton
ML	199190	Brasil	Rio Grande do Sul, São Francisco de Paula	19-ix-2013	-	Márcio Reppening
ML	35719	Brasil	Bahia, sul de Jequié	17-xi-1985	17:45	Theodore Parker III
ML	139223	Argentina	Misiones, North of Cruce Caballero Provincial Park	02-ii-2004	08:20	Linda R. Macaulay
ML	144343	Paraguai	Caazapá, Parque Nacional San Rafael	14-xi-1996	07:45	Mark Robbins
ML	142578	Brasil	Minas Gerais, 30 km de Timóteo, Parque Estadual do rio Doce	x-2000	-	Heinz G. Remold
ML	142180	Brasil	São Paulo, 2 km sudoeste de Capão Bonito	24-x-2000	-	Heinz G. Remold
ML	184897	Paraguai	Canindeyú, Reserva Natural del Bosque	30-iv-1995	06:39	Paul K. Donahue
ML	115341	Brasil	Espírito Santo, Reserva Florestal de Linhares	05-xii-1999	07:45	Curtis A. Marantz
ML	68421	Brasil	Rio Grande do Sul, 15 km a leste de Planalto	25.viii.1993	10:10	Davis W. Finch
ML	135613	Argentina	Misiones, Reserva Forestal San Jorge	21-ix-2004	-	Juan I. Areta
XC	211730	Brasil	São Paulo, São Miguel Arcanjo	21-vi-2011	16:00	Fernando Igor de Godoy
XC	211724	Brasil	São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Curucutu	12-x-2010	11:00	Fernando Igor de Godoy
XC	211723	Brasil	São Paulo, Parque Anhanguera	18-x-2010	12:00	Fernando Igor de Godoy
XC	275487	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Folha Seca	11-iii-2006	07:15	Jeremy Minns
XC	235484	Brasil	São Paulo, Parque do Zizo	08-xi-2006	13:32	Jeremy Minns
XC	228110	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Estrada Folha Seca	23-vii-2004	07:00	Peter Boesman

XC	228109	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Fazenda Capricórnio	23-vii-2004	16:15	Peter Boesman
XC	206765	Brasil	Rio de Janeiro, Reserva Ecológica de Guapi-Açu	12.viii.2014	11:13	Eric DeFonso
XC	187604	Brasil	São Paulo, APA Capivari Monos	20-ix-2010	07:30	Marcos A. Melo
XC	151472	Brasil	Paraná, Campo Mourão	12-x-2013	16:00	Luiz C. Silva
XC	145574	Brasil	São Paulo, Peruíbe, Bairro do Guaraú	19-x-2012	11:00	Antonio Silveira
XC	134841	Brasil	Minas Gerais, Viçosa	18-v-2013	06:30	Noé Eiterer
XC	74091	Brasil	Paraná, Londrina, Fazenda Colorado	11-iii-2010	15:19	Renan Campos de Oliveira
XC	61520	Brasil	Santa Catarina, Brusque, Bairro Santa Rita	20.viii.2010	11:00	Sandro Salomon
XC	56112	Brasil	Santa Catarina, Chapecó, Foz Rio Monte Alegre	17-iv-2010	-	Evair Legal
XC	45602	Brasil	Santa Catarina, Florianópolis, Parque Municipal da Lagoa do Peri	11-iii-2010	-	Evair Legal
XC	267038	Brasil	Minas Gerais, Ipaba	09.viii.2015	11:00	Roney Souza
XC	228119	Brasil	São Paulo, Parque Estadual de Intervales	06.viii.2004	16:00	Peter Boesman
XC	228118	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Estrada Folha Seca	23-vii-2004	09:30	Peter Boesman
XC	228117	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Fazenda Capricórnio	23-vii-2004	16:30	Peter Boesman
XC	228116	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Fazenda Capricórnio	23-vii-2004	16:15	Peter Boesman
XC	228115	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Fazenda Capricórnio	23-vii-2004	16:15	Peter Boesman
XC	228114	Brasil	São Paulo, Ubatuba	23-vii-2004	16:00	Peter Boesman
XC	228113	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	29-vii-2004	16:30	Peter Boesman
XC	186493	Brasil	Rio Grande do Sul, Mato Castelhano, Floresta Nacional de Passo Fundo	08-xi-2013	10:30	João Gava
XC	166269	Brasil	Santa Catarina, Abelardo Luz, Estação Ecológica Mata Preta	02-ii-2014	09:00	Antônio de Almeida Correia Junior
XC	165271	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	11-i-2014	07:00	Antônio Silveira

XC	154370	Argentina	Misiones, El Soberbio, Guarani, area PP Mocona	28-xii-2012	13:00	Bernabe Lopez-Lanus
XC	144789	Brasil	São Paulo, Peruíbe, Estação Ecológica Juréia-Itatins	15-xi-2008	09:00	Antônio Silveira
XC	129945	Brasil	Bahia, São Desidério	12-v-2012	17:03	Marcus Braun
XC	114656	Brasil	Minas Gerais, Viçosa	07-v-2011	09:30	Noé Eiterer
XC	85339	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Estrada Folha Seca	01-iv-2007	07:26	Jeremy Minns
XC	85337	Brasil	São Paulo, Ubatuba, Corcovado	28-i-1995	07:00	Jeremy Minns
XC	82913	Brasil	Bahia, Mata de São João	15-v-2010	14:34	Sidnei S. dos Santos
XC	64434	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional da Tijuca	22-v-2010	09:20	Ricardo Gagliardi
XC	56113	Brasil	Santa Catarina, Chapecó, Foz Rio Monte Alegre	13-iv-2010	14:30	Evair Legal
XC	55680	Paraguai	Central, Parque Nacional Ybyturuzu	21-viii-2000	-	Myriam Velazquez
XC	42081	Paraguai	Santa Catarina, Pomerode, Vale do Selke Pequeno	06-ix-2009	-	Adrian Eisen Rupp
XC	17220	Brasil	Rio de Janeiro, Reserva Ecológica de Guapiaçu	10-iv-2005	09:00	Nick Athanas
XC	8191	Argentina	Misiones, Paraje Maria Soledad, Parque Urugua-í	24-x-2006	-	Gustavo S. Cabanne
XC	4914	Brasil	São Paulo, Reserva Biológica de Boracéia	01-vi-2000	14:24	Jeremy Minns
XC	4811	Brasil	São Paulo, Parque do Zizo	03-xii-2005	17:35	Bob Planqué
XC	291189	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia, trilha do Rio Maromba	28-vi-1998	08:50	Jeremy Minns
XC	277174	Brasil	Santa Catarina, Siderópolis, Trilha dos tropeiros	30-viii-2015	16:00	João Gava Just
XC	192867	Brasil	Santa Catarina, Balneário Camboriú	21-viii-2014	16:00	Roberto Buss Stringari

XC	189188	Brasil	Rio Grande do Sul, São José dos Ausentes, Faxinal Preto	30-vii-2014	11:00	João Gava Just
XC	144835	Brasil	São Paulo, Atibaia	12-viii-2013	09:30	William Zaca
XC	144657	Brasil	São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Cunha	03-v-2013	12:00	Antônio Silveira
XC	119344	Brasil	São Paulo, São José dos Campos	09-iv-2009	07:00	Gabriel Leite
XC	86475	Brasil	Santa Catarina, Brusque, RPPN Chácara Edith	21-viii-2011	15:15	Sandro Salomon
XC	76257	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Anhanguera	18-08-2010	07:00	Marcos Melo
XC	58302	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	19-ii-2004	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	42052	Brasil	São Paulo, APA Bororé-Colônia, Fazenda Castanheiras	05-x-2009	08:45	Marcos Melo
XC	14369	Brasil	Parque Nacional San Rafael, PROCOSARA	22-iii-2007	11:00	Paul Smith
XC	172972	Brasil	Minas Gerais, Belo Oriente	07-iv-2014	09:00	Roney Assis Souza
XC	129946	Brasil	Bahia, São Desidério	10-v-2012	15:40	Marcus Braun
XC	58300	Brasil	Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia	19-ii-2004	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	14623	Brasil	Rio de Janeiro, Petrópolis, Vale-do-Cuiabá	30-v-2007	07:35	Eduardo Gelli
WA	1066219	Brasil	São Paulo, São Roque	31-v-2013	-	Leila Esteves
WA	1076462	Brasil	Minas Gerais, Campanha	16-vii-2011	-	José Ricardo Cattanio
WA	1087816	Brasil	Paraná, Guaraqueçaba	14-ix-2013	-	Anderson Filus
WA	1089730	Brasil	Bahia, São Desidério	21-viii-2013	-	Leonardo R. Deconto
WA	1177306	Brasil	Espírito Santo, Afonso Cláudio	07-xii-2013	-	José Silvério
WA	1177807	Brasil	São Paulo, Aparecida	28-xi-2013	-	Constantino Melo
WA	125244	Brasil	Rio de Janeiro, Niterói	01-iv-2010	-	Wilfred Rogers

WA	1425735	Brasil	Paraná, Umuarama	15-viii-2014	-	Maria Cristina
WA	1432460	Brasil	Goiás, São Domingos	16-viii-2014	-	Marcelo Holderbaum
WA	1470383	Brasil	Paraná, Apucarana	02-x-2014	-	Aluisio Ribeiro
WA	1658166	Brasil	Minas Gerais, Prados	07-iv-2015	-	Sérgio Murilo
WA	1699489	Brasil	São Paulo, Cunha	20-v-2015	-	Roberto Negraes
WA	1713718	Brasil	Rio de Janeiro, Itatiaia	30-v-2015	-	Henrique Langenegger
WA	1715782	Brasil	São Paulo, Gália	05-vi-2015	-	Rafael Martos Martins
WA	1754359	Brasil	Minas Gerais, São Sebastião do Paraíso	11-vii-2015	-	Constantino Melo
WA	1801036	Brasil	Minas Gerais, Itabira	16-viii-2015	-	José Campos
WA	1817040	Brasil	Santa Catarina, Siderópolis	30-viii-2015	-	João Gava Just
WA	186761	Brasil	Santa Catarina, Chapecó	13-iv-2010	-	Evair Legal
WA	186764	Brasil	Santa Catarina, Chapecó	17-iv-2010	-	Evair Legal
WA	1918112	Brasil	São Paulo, Ribeirão Grande	20-ix-2015	-	Lindemberg Caranha
WA	225602	Brasil	Paraná, Apucarana	23-x-2010	-	Demetrio Lorin
WA	242822	Brasil	Santa Catarina, Canoinhas	10-xi-2010	-	Leonardo R. Deconto
WA	384996	Brasil	São Paulo, São José dos Campos	18-vi-2011	-	Thiago Moura
WA	387807	Brasil	Bahia, Mata de São João	15-v-2010	-	Sidnei S. dos Santos
WA	406972	Brasil	Bahia, Boa Nova	30-vii-2011	-	Edson Luiz
WA	420527	Brasil	Minas Gerais, Brumadinho	18-xii-2010	-	Wagner Nogueira
WA	485581	Brasil	Bahia, Santa Maria da Vitória	31-x-2011	-	Madson de Almeida Marques

WA	673782	Brasil	Rio de Janeiro, Itatiaia	04-v-2007	-	Maycon Rezende
WA	989382	Brasil	São Paulo, Piracicaba	14-vi-2013	-	Bruno Eberhardt
FS	P. max-baixada	Brasil	São Paulo, Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Cota 30	19-vii-2007	-	Fabio Schunck
FS	FTA25 LA	Brasil	São Paulo, Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Mirante 2	30-viii-2009	-	Fabio Schunck
FS	FTA26 LA 01	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Rua sem nome	13-ix-2009	-	Fabio Schunck
FS	FTA26 LA02	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Campos	16-ix-2009	17:00	Fabio Schunck
FS	FS13	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Rio Capivari Rio Branco	19-ii-2011	-	Fabio Schunck
FS	FS19	Brasil	São Paulo, Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Cota 200	22-ix-2010	15:00	Fabio Schunck
FS	FS20	Brasil	São Paulo, Itanhaém, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Cota 200	23-ix-2010	-	Fabio Schunck
FS	FS60	Brasil	São Paulo, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Campos	19-xi-2010	-	Fabio Schunck
CBA	CBA091125-1	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manuel	25-xi-2009	-	Carlos Barros de Araújo
CBA	CBA091125-4	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manuel	25-xi-2009	-	Carlos Barros de Araújo
CBA	CBA091125-5	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manuel	25-xi-2009	-	Carlos Barros de Araújo
CBA	CBA091125-6	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manuel	25-xi-2009	-	Carlos Barros de Araújo
CBA	CBA100125-16	Brasil	Goiás, Formosa, Fazenda São Manuel	25-i-2010	-	Carlos Barros de Araújo

Tabela 5 – Lista dos arquivos sonoros contendo as vocalizações de *Pionus siy* analisados. Acrônimos: FNJV – Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard, ML – Macaulay Library, WA – WikiAves, XC – Xeno-Canto.

Origem	**Número de identificação**	**País**	**Localidade**	**Data**	**Hora**	**Autor da gravação**
FNJV	956	Brasil	Mato Grosso do Sul, Carapó, Fazenda Voisine N. Canadá	05-x-1979	16:30	Jacques Vielliard
FNJV	5064	Argentina	Calilegua	-	-	Sonidos de Aves de Calilegua
ML	34817	Brasil	Mato Grosso, 100 km de Poconé	12-vii-1985	16:20	Richard O. Bierregaard
ML	183259	Argentina	Salta, Camino del Gallinato	27.viii.2012	09:30	Juan I. Areta
ML	192340	Paraguai	Canindeyú	17-iv-2001	07:20	Alejandro Bodrati
ML	184846	Paraguai	Central, Areguaí	07-iii-1995	07:18	Paul K. Donahue
ML	174763	Argentina	Salta, Camino del Gallinato	27.viii.2012	09:30	Juan I. Areta
ML	195367	Paraguai	Alto Paraguay, Picada Chovoreca	21-ix-1999	10:00	Krysztof Zyskowski
ML	195360	Paraguai	Alto Paraguay, Picada Chovoreca	20-ix-1999	16:50	Krysztof Zyskowski
ML	116040	Argentina	Salta	07-x-2001	14:30	Linda R. Macaulay
ML	52040	Bolívia	Santa Cruz, oeste de Santa Rosa de la Roca	03-ix-1989	-	Theodore Parker III
XC	273139	Argentina	Salta, Santa Laura pass.	16-x-2013	08:00	Peter Boesman
XC	273138	Argentina	Salta, Santa Laura pass	16-x-2013	08:00	Peter Boesman
XC	235486	Brasil	Mato Grosso do Sul, Miranda, Refúgio da Ilha	10-x-2013	16:55	Jeremy Minns
XC	235485	Brasil	Mato Grosso do Sul, Miranda, Refúgio da Ilha	10-x-2013	17:20	Jeremy Minns
XC	228108	Brasil	Mato Grosso, Pantanal, Pixaim	01.viii.2005	07:45	Peter Boesman
XC	144626	Brasil	Mato Grosso, Pixaim	02-ix-2011	17:12	Eric Defonso
XC	144624	Brasil	Mato Grosso, Pixaim	02-ix-2011	17:12	Eric Defonso
XC	48712	Argentina	Salta, Tartagal, Serrania de Acambuco	23-iii-2005	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	48711	Argentina	Salta, Tartagal, Serrania de Acambuco, Lagunas del Cielo	-	-	Bernabe Lopez-Lanus

XC	48710	Argentina	Formosa, Reserva el Bagual	-	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	29122	Argentina	Jujuy, Bananal, 1km Norte PN Calilegua	20-ii-2000	18:15	Niels Krabbe
XC	4374	Bolívia	Tarija, Entre Ríos, Paraíso del Tordo	23-ii-2005	18:00	Aidan Maccormick
XC	3384	Bolívia	Santa Cruz, Masicuri	13-vi-1996	10:10	Sebastian K. Herzog
XC	1696	Bolívia	Tarija, Tariquia, Pampa Grande	06-x-1992	07:45	Sjoerd Mayer
XC	1523	Bolívia	Chuquisaca, Cañon Verde	14-iii-1992	16:00	Sjoerd Mayer
XC	1517	Bolívia	Tarija, El Tunal próximo ao Río Pilaya	13-iii-1992	-	Sjoerd Mayer
XC	273137	Argentina	Jujuy, Parque Nacional Calilegua	20-x-2013	07:00	Peter Boesman
XC	273136	Argentina	Salta, Santa Laura pass.	15-x-2013	17:00	Peter Boesman
XC	228112	Brasil	Mato Grosso, Pantanal, Pixaim	01.viii.2005	07:45	Peter Boesman
XC	228111	Brasil	Mato Grosso, Pantanal, Pixaim	01-viii-2005	07:45	Peter Boesman
XC	85338	Brasil	Mato Grosso do Sul, Aquidauana, Fazenda Aguapé	16-vii-2004	07:49	Jeremy Minns
XC	55681	Paraguai	Canindeyú, Estancia Golondrina	09-x-2000	-	Myriam Velazquez
XC	54085	Argentina	Formosa, Reserva El Bagual	24-ix-2005	-	Fabricio Gorleri
XC	51684	Argentina	Salta, Tartagal, Acambuco	23-iii-2005	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	51683	Argentina	Salta, Tartagal, Acambuco	23-iii-2005	-	Bernabe Lopez-Lanus
XC	49588	Argentina	Chaco, Parque Nacional do Chaco	-	-	Rosendo Fraga
XC	29121	Argentina	Jujuy, Bananal, 1 km norte do Parque Nacional Calilegua	20-ii-2000	17:00	Niels Krabbe
XC	29120	Argentina	Jujuy, Bananal, 1 km norte do Parque Nacional Calilegua	19-ii-2000	19:00	Niels Krabbe
XC	29119	Argentina	Jujuy, Estrada Parque Nacional Calilegua	26-i-2000	10:00	Niels Krabbe
XC	143406	Argentina	Salta, Salvador Mazza, Alredores Lago Limon	22-i-2013	12:00	Bernabe Lopez-Lanus
WA	1252851	Brasil	Mato Grosso do Sul, Poconé	01-xii-2013	-	Ulisses Nemetz
WA	524869	Brasil	Mato Grosso do Sul, Poconé	11-vi-2011	-	Cláudio Timm

Tabela 6 - Registros da plataforma WikiAves mencionados e outros de igual relevância.

N° de identificação	Estado	Município	Autor
2094032	Maranhão	Alto Parnaíba	Pablo Cerqueira
436002	Maranhão	Caxias	Lícia Monroe
429071	Maranhão	Caxias	Thiago Rodrigues
1784796	Piauí	Baixa Grande do Ribeiro	Chico Rasta
1687335	Piauí	Jeremunha	Caio Brito
2233189	Piauí	Regeneração	Lucas Gaspar
2174733	Piauí	Regeneração	Felipe Dourado
2273962	Piauí	Ribeiro Gonçalves	Felipe Dourado
479943	Sergipe	Itabaiana	Marcelo C. Sousa
194923	Piauí	São João da Fronteira	Firmino Filho
55264	Tocantins	Lagoa da confusão	Guilherma Silva
449641	Tocantins	Dianópolis	Gustavo Pedersoli
121463	Tocantins	Novo Alegre	Rodrigo Dallesandro
2551489	Tocantins	Arraias	Wanieulli Pascoal
1617214	Tocantins	Pium	Marcos Robfer
1391884	Tocantins	Taguatinga	Tulio Dornas
547125	Goiás	Água Fria de Goiás	Thiago Tôledo
2140937	Goiás	Alto Paraíso de Goiás	Bruno Morais
1547133	Goiás	Alto Paraíso de Goiás	Ana Rosa Corazolla
970325	Goiás	Alto Paraíso de Goiás	Ana Rosa Corazolla
269404	Goiás	Cavalcante	Fernando Previdente
269392	Goiás	Cavalcante	Fernando Previdente
1671323	Goiás	Niquelândia	Ricardo Silva
1261716	Goiás	Niquelândia	Leandro Caetano
1396444	Goiás	São Domingos	Tulio Dornas
1517539	Goiás	São Domingos	Paulo Siqueira
784735	Goiás	Teresina de Goiás	Ana Rosa Corazolla

724020	Goiás	Teresina de Goiás	Ana Rosa Corazolla
2049578	Distrito Federal	Brasília	Leninha Caldas
2015962	Distrito Federal	Brasília	Rodrigo Conte
1709863	Distrito Federal	Brasília	Paulo Lahr
174614	Distrito Federal	Brasília	Roberto Aguiar
13124	Distrito Federal	Brasília	Marcelo Monteiro
1442089	Paraná	Umuarama	Roseli Silva
1356606	Paraná	Umuarama	Maria Cristina
2702597	Paraná	Cianorte	Giovam Alex
410664	Paraná	Palotina	Thiago Junqueira
987299	São Paulo	Teodoro Sampaio	Adilson Constantini

Tabela 7 - Relação de primers usados nas reações de PCR.

Marcador	Primer	Sequência 5`-3`	Referência
ND2	L5215	TATCGGGCCCATACCCCGAAAAT	Hackett 1996
	L5758	GGNGGNTGRRBHGGNYTDAAYCARAC	Sorenson *et al.* 1999
	H6313	CTCTTATTTAAGGCTTTGAAGGC	Sorenson *et al.* 1999
	H5766	DGADGARAADGCYARRAYYTTDCG	Sorenson *et al.* 1999
Cyt b	L14990	CCATCCAACATCTCAGCATGATGAAA	Hackett 1996
	HB20	TTGGTTCACAAGACCAATGTT	J. Feinstein (com. pessoal), Ribas *et al.* 2007
TGFB2	TGFB2.5F	GAAGCGTGCTCTAGATGCTG	Primmer *et al.* 2002
	TGFB2.6R	AGGCAGCAATTATCCTGCAC	Primmer *et al.* 2002
BF5	FIB5L	CGCCATACAGAGTATACTGTGACAT	Fuchs *et al.* 2004
	FIB5H	GCCATCCTGGCGATCTGAA	Fuchs *et al.* 2004

Tabela 8 - Protocolos de PCR utilizados na amplificação dos genes.

Gene	Ciclos de reação	Reagentes
cytb	94°C por 2 min	0,5 mM primer, 1x buffer, 1,5 mM $MgCl_2$, 0,2 mM dNTPs, 0,2x BSA, 0,1U Taq
	94°C por 30 seg, 48,3°C por 30 seg, 72°C por 1 min X 35	
	72°C por 7 min	
ND2	94°C por 2 min	0,4 uM primer, 1x buffer, 1,5 mM $MgCl_2$, 0,2 mM dNTPs, 0,2x BSA, 0,1U Taq
	94°C por 30 s, 50 (ou 48)°C por 30s, 72°C por 1 min X 30	
	72°C por 7 min	
BF5	94°C por 2 min,	1 uM primer, 1x buffer, 1,5 mM $MgCl_2$, 0,2 uM dNTPs, 0,2 U Taq
	94°C por 1 min, 58°C por 1 min, 72°C por 1 min	
	72°C por 5 min	
TGFB2	95°C por 5 min	1 uM primer, 1x buffer, 2 mM $MgCl_2$, 0,8 dNTPs, 0,2 U Taq
	95°C por 25 seg, 60°C por 90 seg, 72°C por 90 seg X 30	
	95°C por 25 seg, 45°C por 30 seg, 72°C por 90 seg X 5 * touchdown	
	72°C por 10 min	

APÊNDICE B

Tabela 1 – Estatística descritiva das medidas morfométricas dos espécimes adultos.

Variável	Táxon	Sexo	Média	Mínimo	Máximo	Desvio padrão	Variância
Cúlmen exposto	*maximiliani*	♂	25,88	23,8	28,98	1,215	1,477
		♀	25,56	23,21	27,97	1,248	1,559
	siy	♂	25,41	23,69	27,32	0,877	0,77
		♀	24,4	21,77	27,01	1,461	2,136
Largura do bico	*maximiliani*	♂	17,98	15,71	20,58	0,965	0,933
		♀	17,88	16,16	20,79	1,043	1,088
	siy	♂	17,72	16,4	19,55	0,776	0,603
		♀	17,17	15,41	19,88	1	1,013
Tarsometatarso	*maximiliani*	♂	18,82	15,07	21,96	1,586	2,518
		♀	19,07	13,4	19,07	1,774	3,149
	siy	♂	19,2	16,76	22,78	1,877	3,525
		♀	19,13	16,12	19,13	2,078	4,32
Asa	*maximiliani*	♂	181,92	153,38	204	9,338	87,203
		♀	180,48	157,69	196	7,905	62,498
	siy	♂	189,77	171	213	10,255	105,18
		♀	187,29	169,62	204	9,909	98,195
Cauda	*maximiliani*	♂	94,35	71,64	108,23	8,124	66,001
		♀	95,85	64,67	107,09	9,428	88,889
	siy	♂	102,28	89,37	117,59	7,187	51,653
		♀	100,46	79,66	115,1	9,29	86,315

Tabela 2 - Estatística descritiva das medidas morfométricas dos espécimes juvenis.

Variável	Táxon	Sexo	Média	Mínimo	Máximo	Desvio padrão	Variância
Cúlmen exposto	*maximiliani*	♂	25,53	18,87	29,14	1,942	3,772
		♀	16,95	14,88	19,02	1,239	1,553
	siy	♂	24,27	23,21	25,71	0,988	0,976
		♀	23,7	21,64	25,12	1,04	1,09
Largura do bico	*maximiliani*	♂	17,33	15,57	18,77	0,78	0,6
		♀	18,48	14,62	20,66	1,649	2,722
	siy	♂	16,61	16	17,37	0,543	0,296
		♀	23,7	21,64	25,12	1,046	1,095
Tarsometatarso	*maximiliani*	♂	18,94	17,47	22,29	1,20	1,442
		♀	17,47	16,64	18,65	0,702	0,493
	siy	♂	17,88	12,83	22,37	3,096	9,585
		♀	19,04	15,46	21,29	2,333	5,444
Asa	*maximiliani*	♂	176,67	163	196	8,6	74,08
		♀	173,37	154	185	9,273	86,005
	siy	♂	182,1	178,52	188,66	4,119	16,973
		♀	185,47	162	205	11,914	141,94

Cauda	*maximiliani*	♂	90,44	75,28	107,53	7,63	58,229
		♀	88,94	75,28	101,98	8,073	65,185
	siy	♂	97,27	85,24	111,4	9,897	97,96
		♀	93,88	82,5	102,89	6,773	45,875

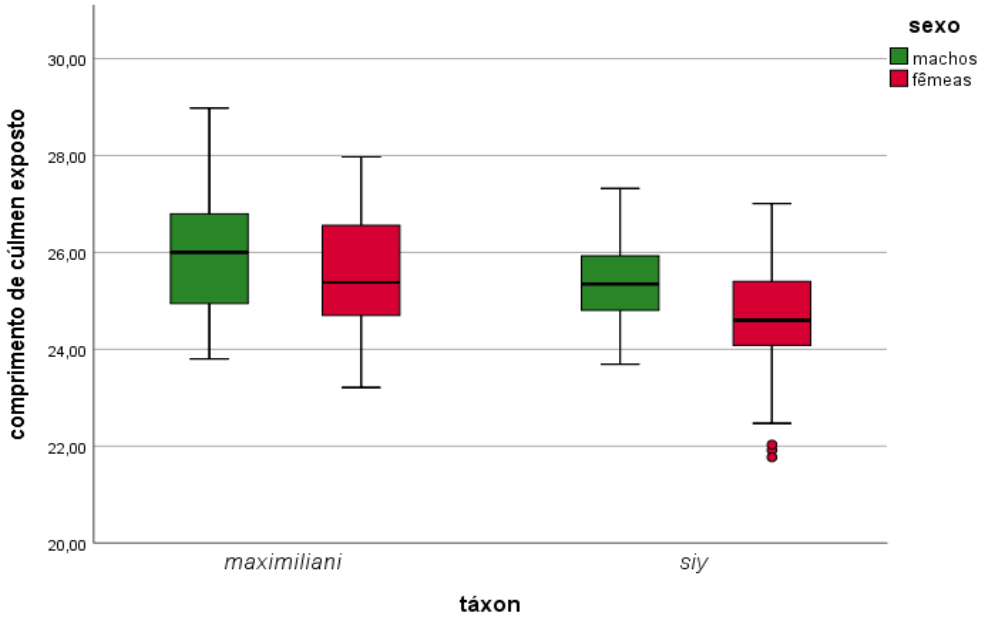

Figura 1 – Boxplot das medidas de comprimento de cúlmen exposto de espécimes adultos.

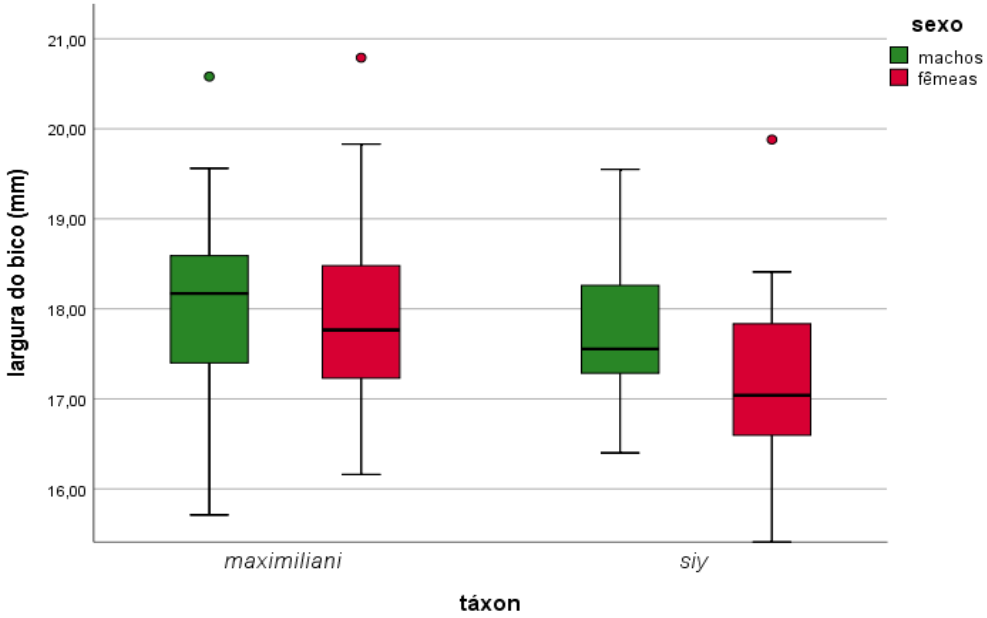

Figura 2 – Boxplot das medidas de largura do bico de espécimes adultos.

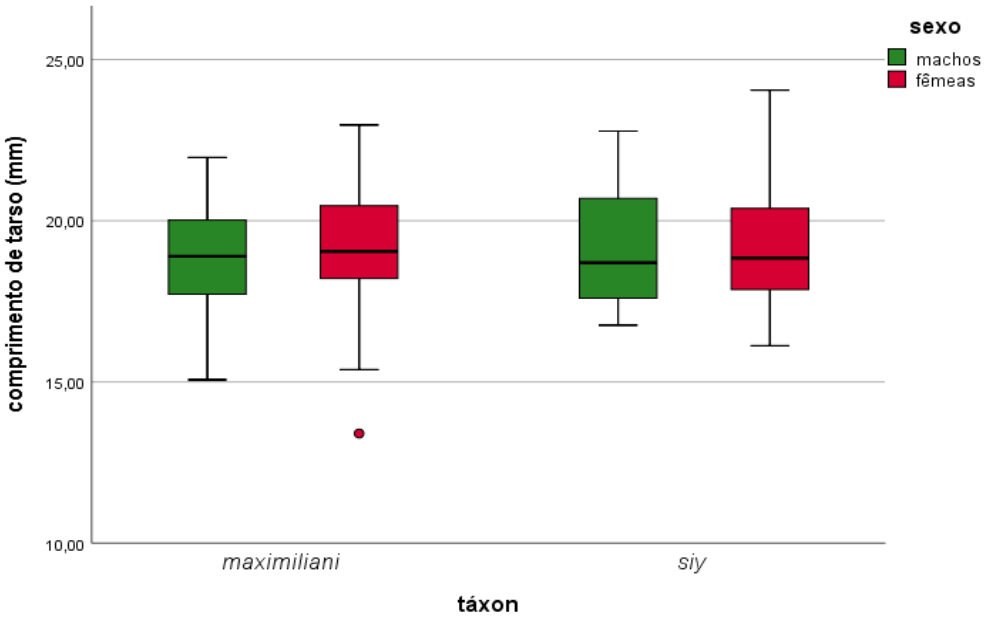

Figura 3 – Boxplot das medidas de comprimento de tarsometatarso de espécimes adultos.

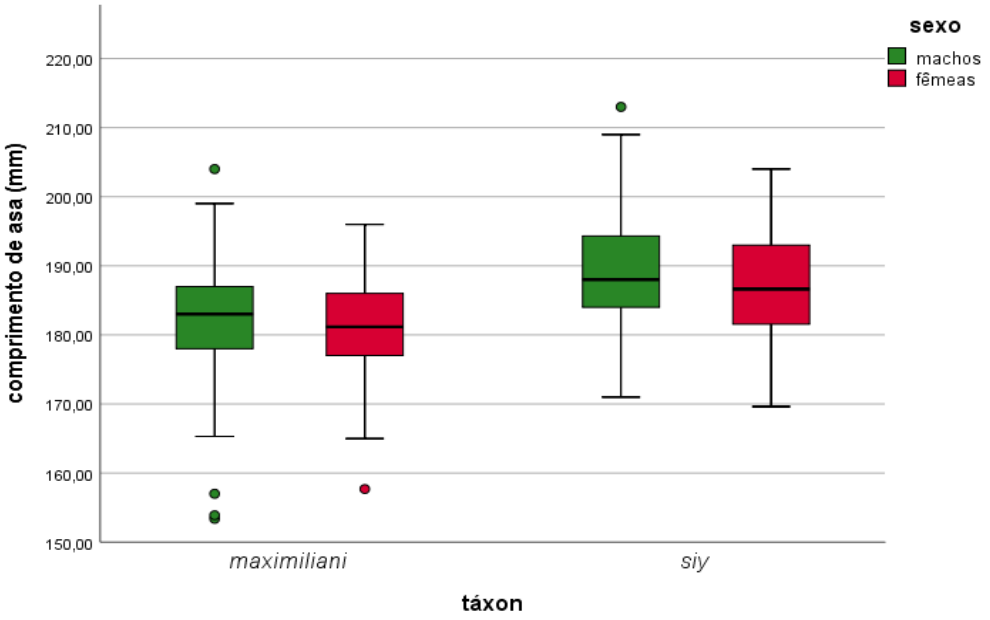

Figura 4 – Boxplot das medidas de comprimento de asa de espécimes adultos.

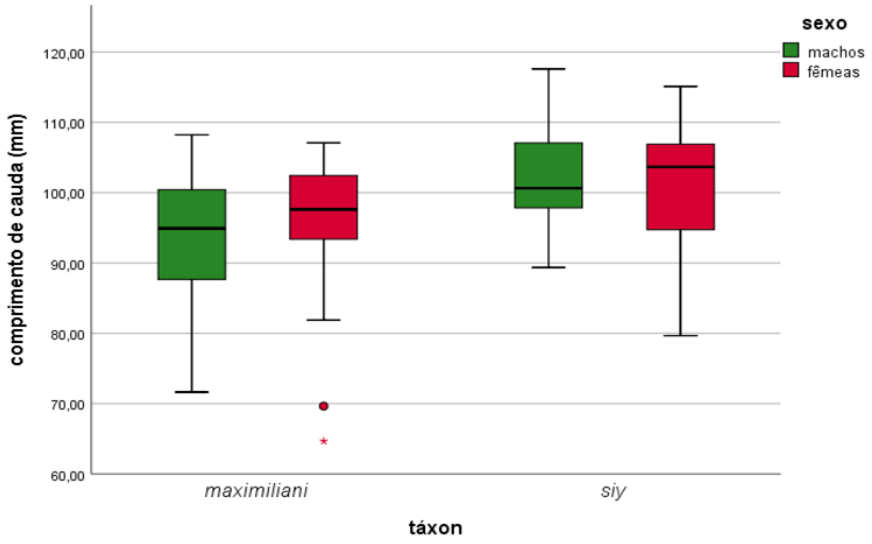

Figura 5 – Boxplot das medidas de comprimento de cauda de espécimes adultos.

Tabela 3 – Resultados do teste de normalidade de Shapiro-Wilk para cada variável nas medidas morfométricas de espécimes adultos.

Táxon	**Variável**	**Machos**		**Fêmeas**	
		W	*p*	W	*p*
maximiliani	Cúlmen	0,9	0,13	0,966	0,35
	Largura do bico	0,971	0,09	0,975	0,55
	Tarso	0,986	0,66	0,948	0,08
	Asa	0,951	0,006	0,973	0,48
	Cauda	0,964	0,03	0,84	<0,01
siy	Cúlmen	0,987	0,97	0,927	0,150
	Largura do bico	0,945	0,14	0,956	0,47
	Tarso	0,928	0,06	0,958	0,624
	Asa	0,969	0,53	0,965	0,61
	Cauda	0,947	0,17	0,952	0,37

Tabela 4 – Resultados do teste de dimorfismo sexual e homogeneidade de variâncias. T= teste t de Student (grupos de distribuição normal), U= Mann-Whitney (grupos de distribuição não paramétrica).

Táxon	**Caráter**	**F (Levene)**	***p***	**t/U**	**p**
maximiliani	Cúlmen	0,08	0,77	T= 1,248	0,21
	Largura do bico	0,2	0,65	T= 0,5	0,61
	Tarso	0,04	0,82	T= 0,735	0,46
	Asa	-	-	U= 1, 08	0,27

	Cauda	-	-	U= 1,35	0,17
siy	Cúlmen	3,21	0,08	T= 2,957	0,005
	Largura do bico	1	0,32	T= 2,13	0,03
	Tarso	0,01	0,89	T= 0,1	0,91
	Asa	0,00	0,98	T= 0,85	0,39
	Cauda	2,25	0,14	T= 0,77	0,44

Tabela 5 – Estatística descritiva das variáveis mensuradas na análise vocal. Valores das variáveis frequência pico, intervalo de frequência e largura de banda medidas em Hz, duração e intervalo de tempo em segundos.

Variável	**Táxon**	**Média**	**Mínimo**	**Máximo**	**Desvio padrão**	**Variância**
Frequência pico	*maximiliani*	2.822	1.550	3.375	475,04	225.66
	siy	2.590	1.981	2.971	314,9	99.16
Intervalo de frequência	*maximiliani*	2.274	1.714	2.630	274,03	75.095
	siy	1.843	1.388	2.948	514,7	264.92
Largura de banda	*maximiliani*	1.429	1.205	1.981	243,43	59.260
		1.144	904	1.636	243,43	59.260
Duração da nota	*maximiliani*	0,23	0,075	1,2	0,32	0,10
	siy	0,14	0,105	0,19	0,03	0,001
Intervalo de tempo entre notas	*maximiliani*	0,14	0,04	0,45	0,137	0,019
	siy	0,25	0,09	0,55	0,17	0,029

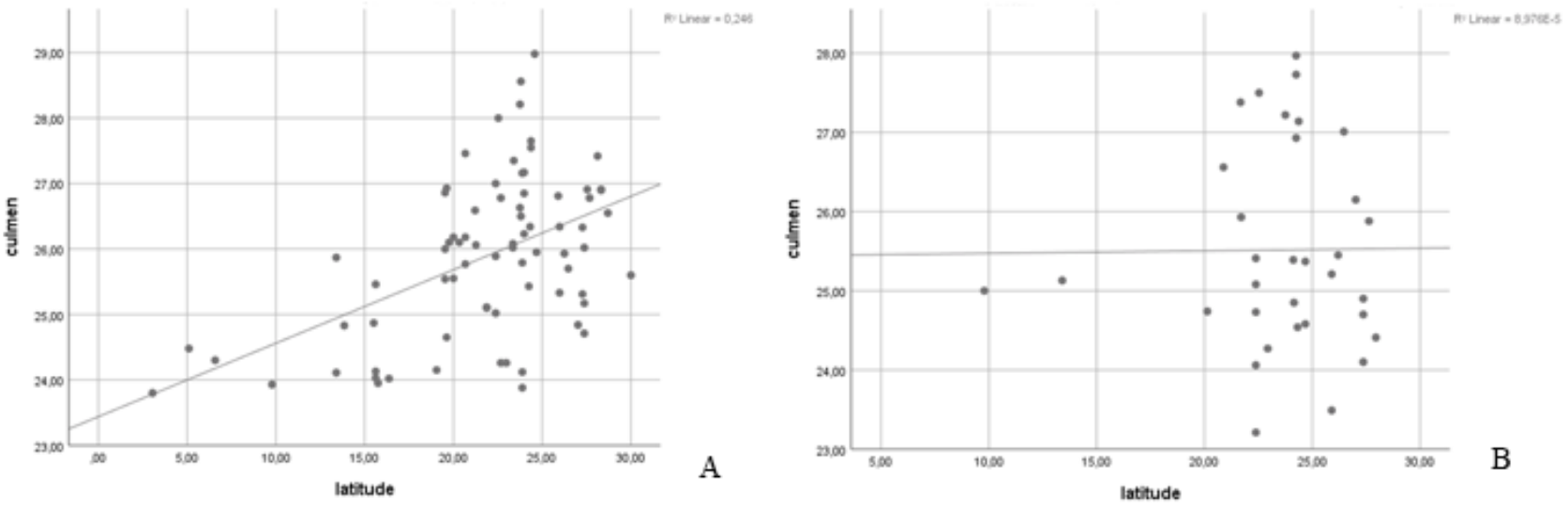

Figura 6 – Gráfico de regressão linear simples cúlmen exposto X latitude de *Pionus maximiliani*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

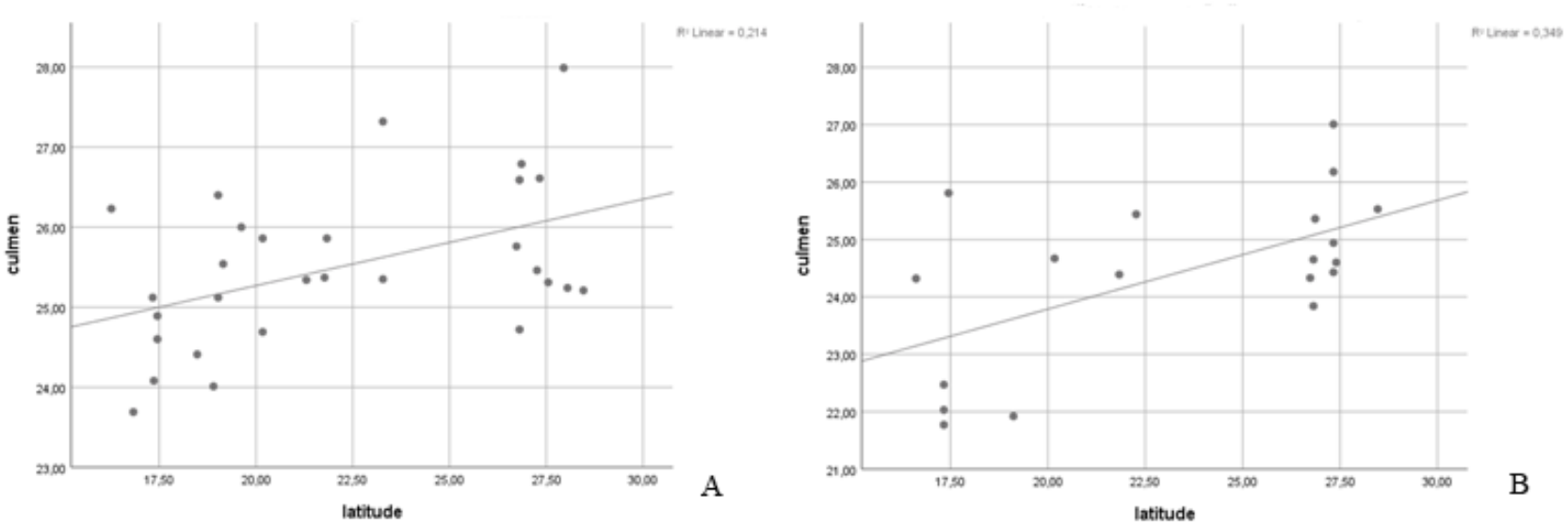

Figura 7 – Gráfico de regressão linear simples cúlmen exposto X latitude de *Pionus siy*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

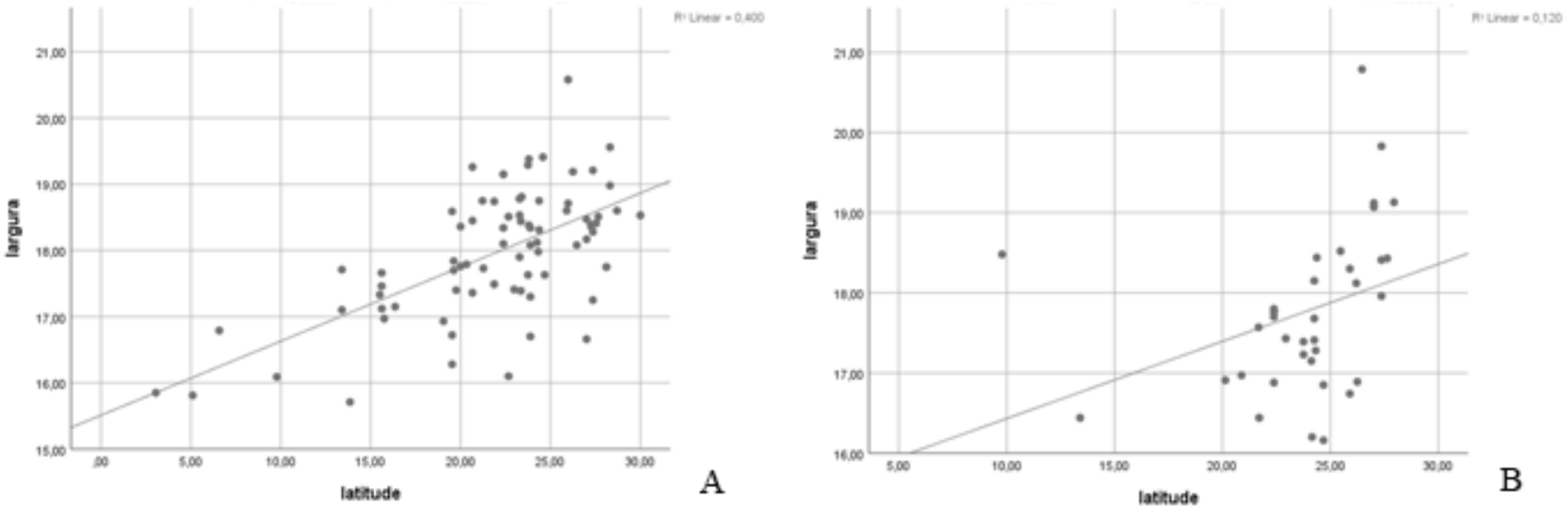

Figura 8 – Gráfico de regressão linear simples largura do bico X latitude de *Pionus maximiliani*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

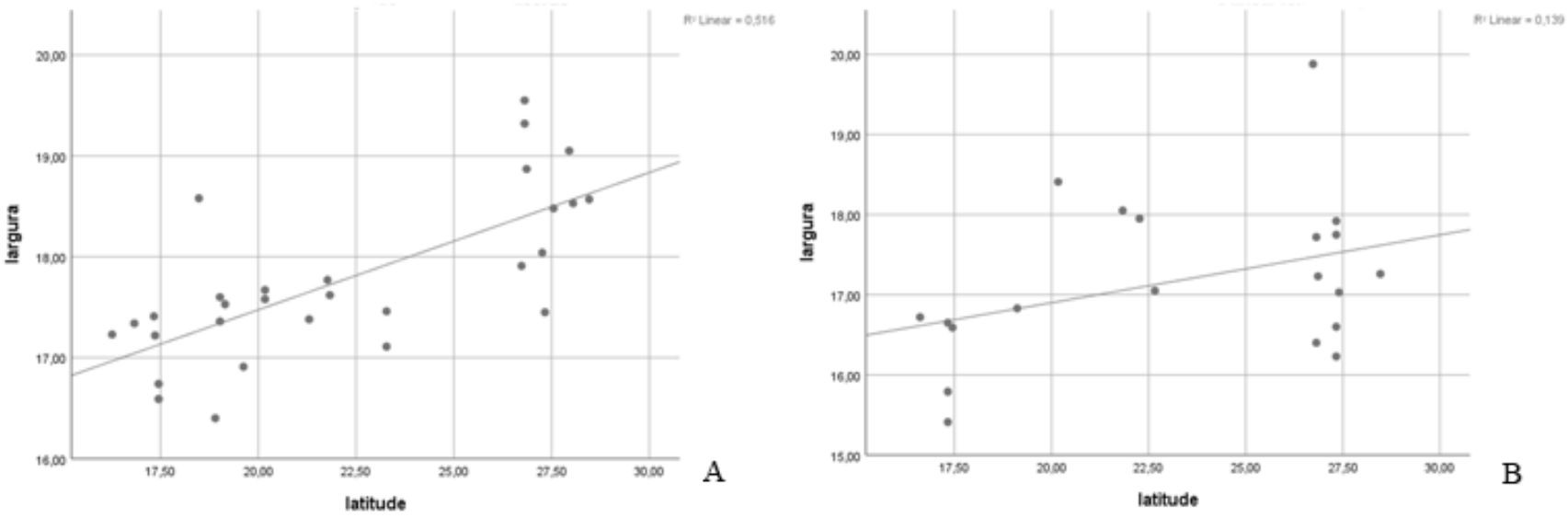

Figura 9 – Gráfico de regressão linear simples largura do bico X latitude de *Pionus siy*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

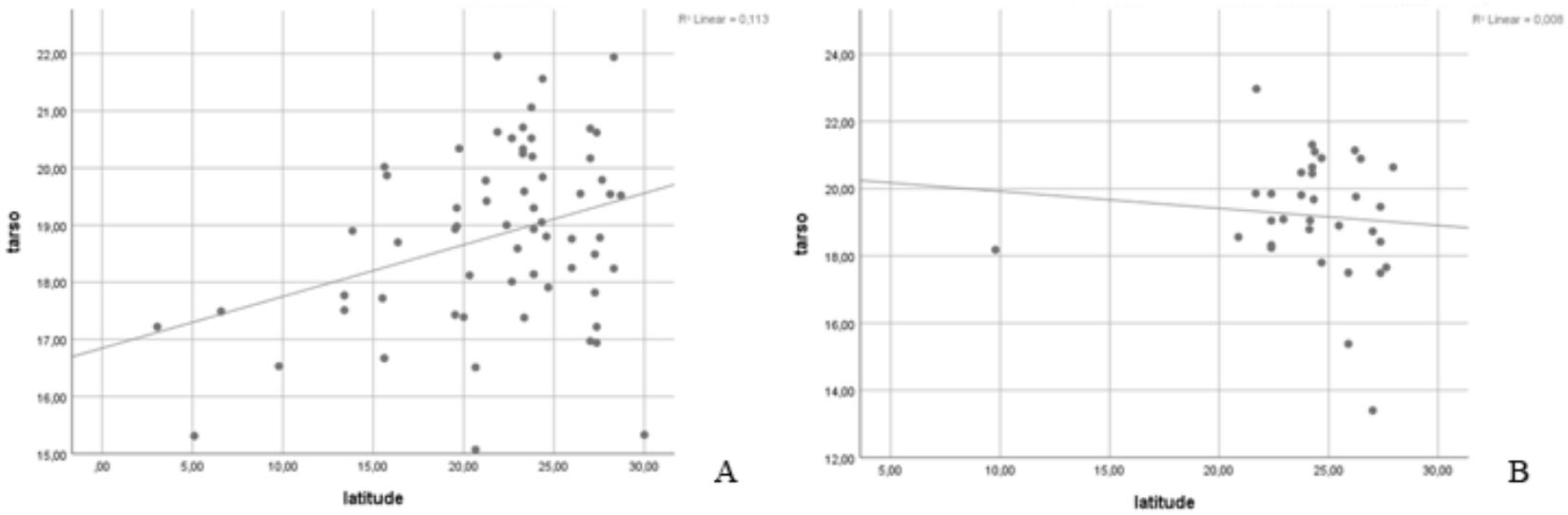

Figura 10 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de tarsometatarso X latitude de *Pionus maximiliani*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

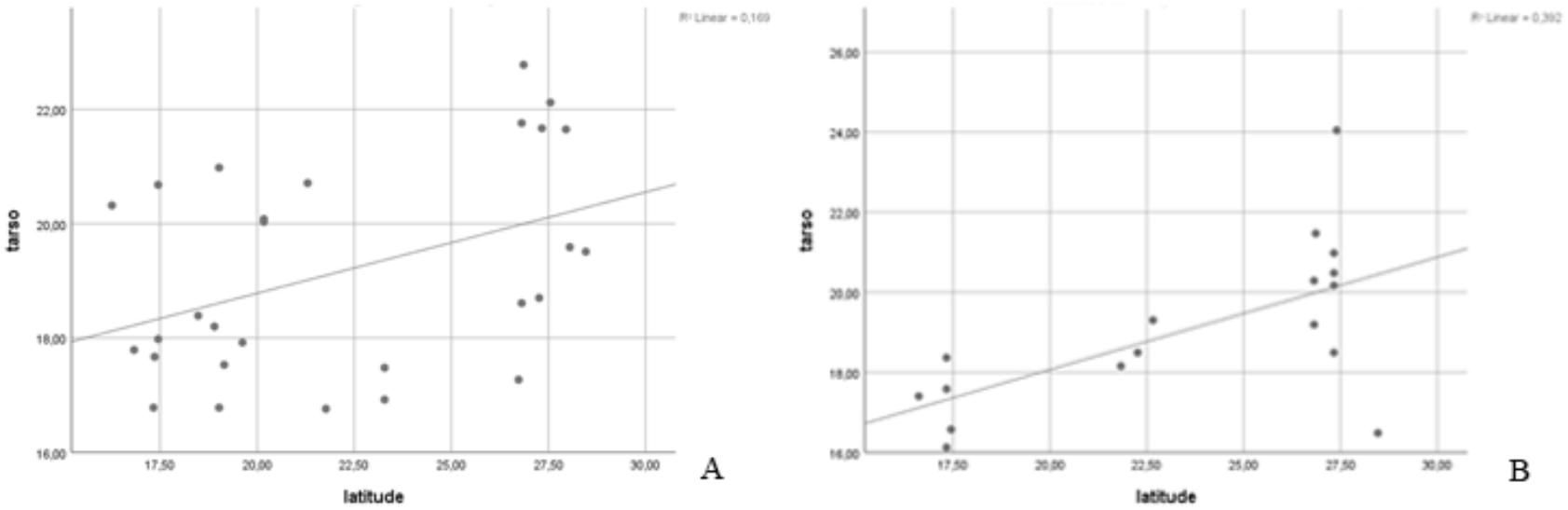

Figura 11 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de tarsometatarso X latitude de *Pionus siy*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

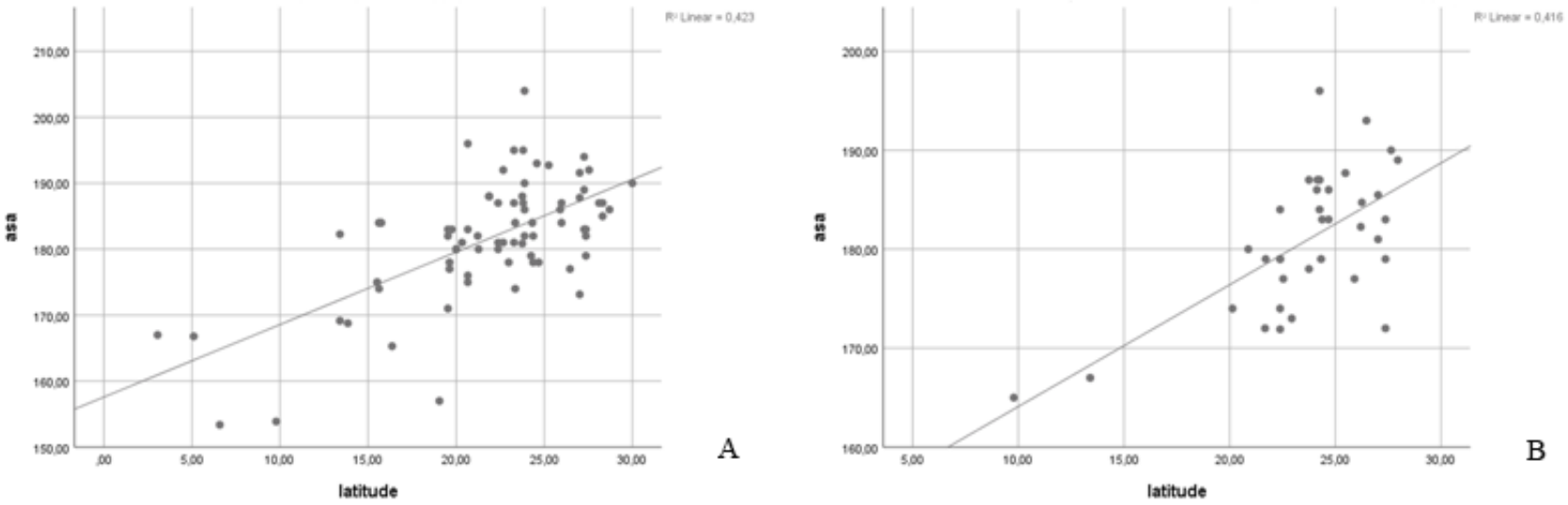

Figura 12 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de asa X latitude de *Pionus maximiliani*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

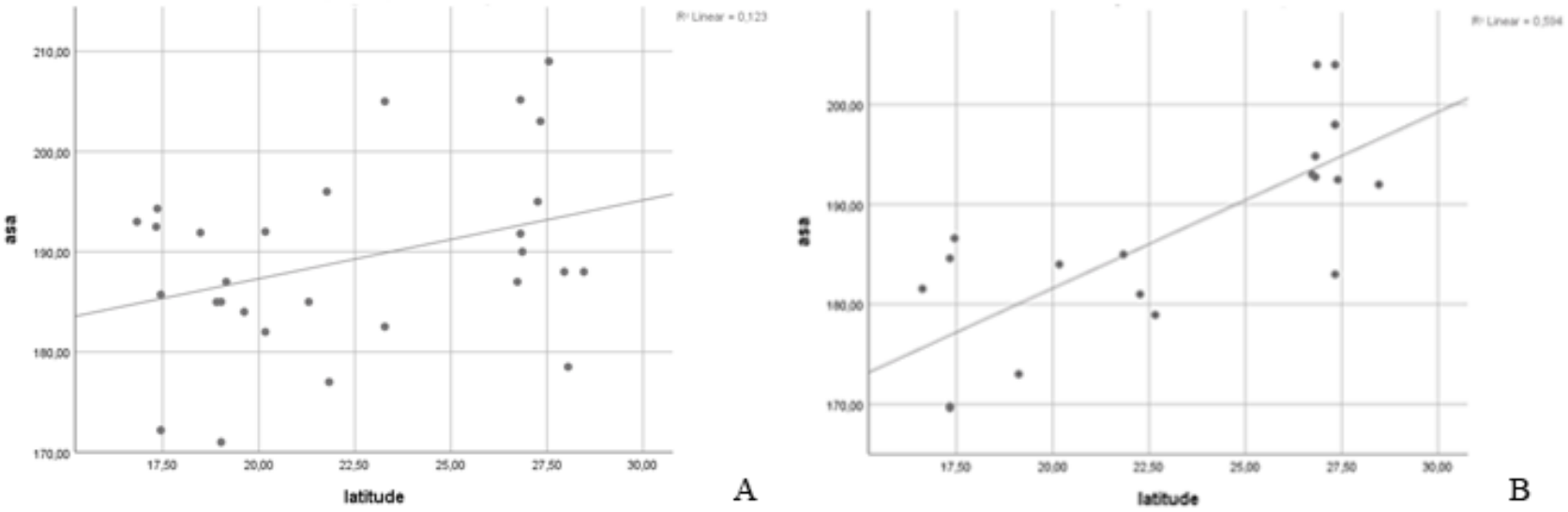

Figura 13 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de asa X latitude de *Pionus siy*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

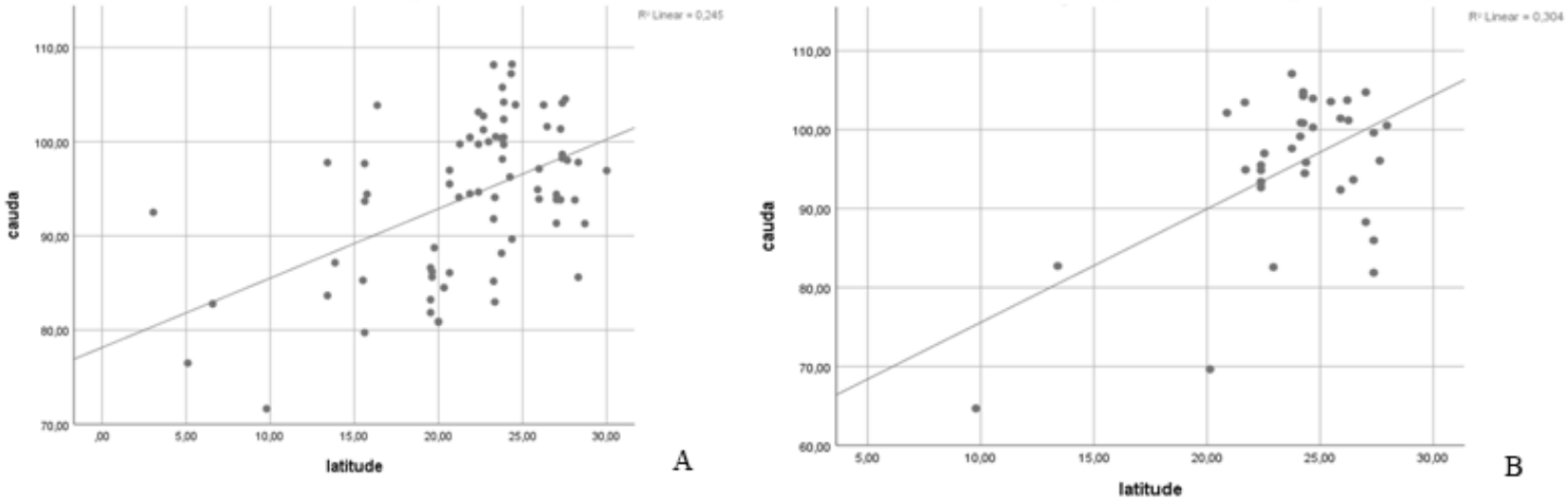

Figura 14 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de cauda X latitude de *Pionus maximiliani*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

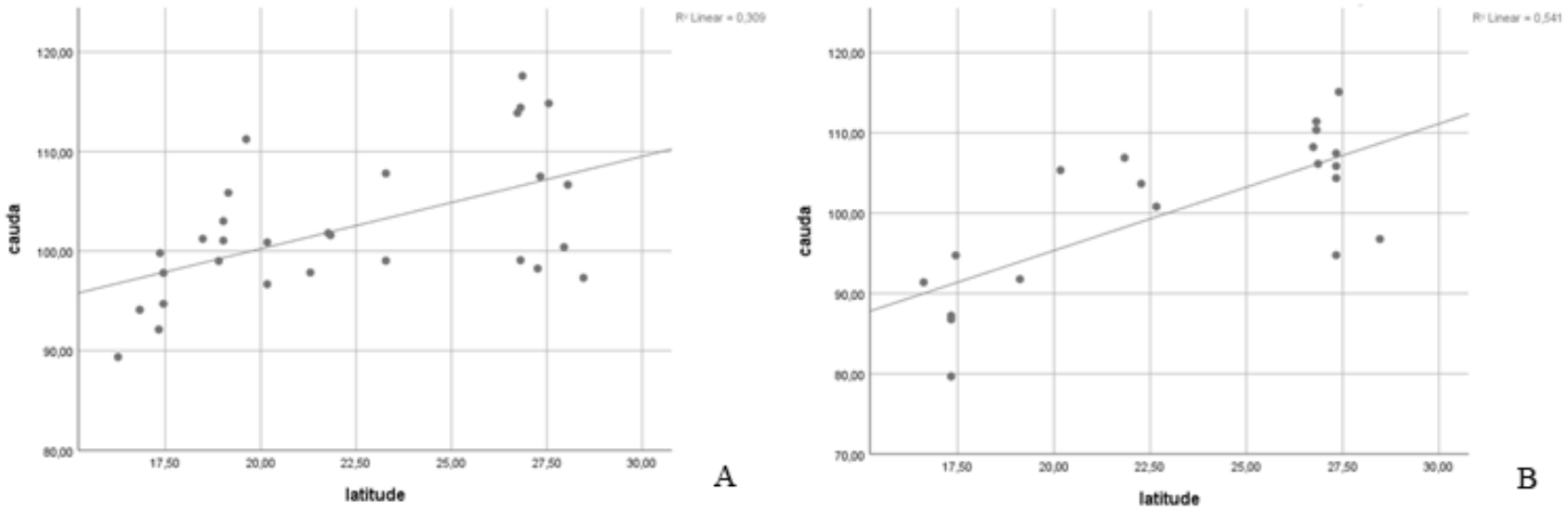

Figura 15 – Gráfico de regressão linear simples comprimento de cauda X latitude de *Pionus siy*. A- medidas de machos e B- medidas de fêmeas.

APÊNDICE C

Lista de figuras ilustrando os sonogramas das vocalizações encontradas.

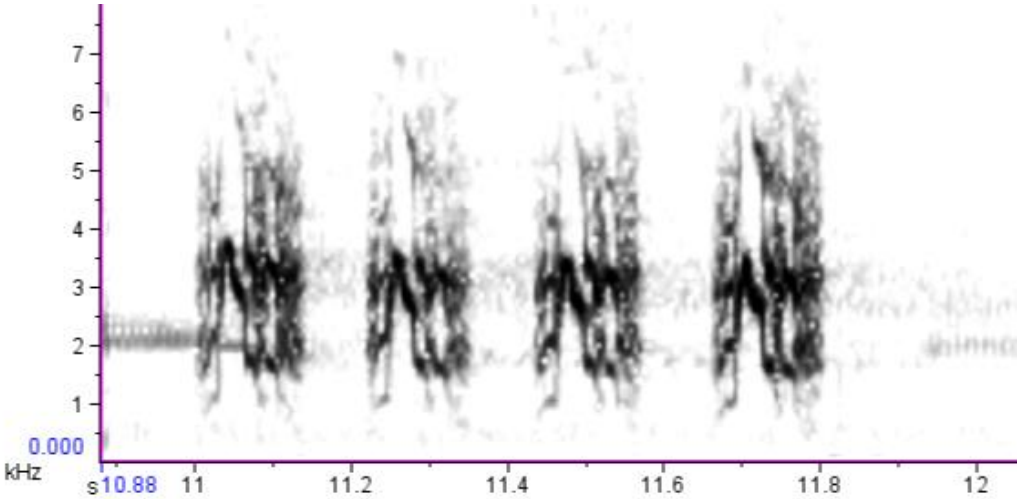

Figura 1 – Chamado de voo (XC 235484).

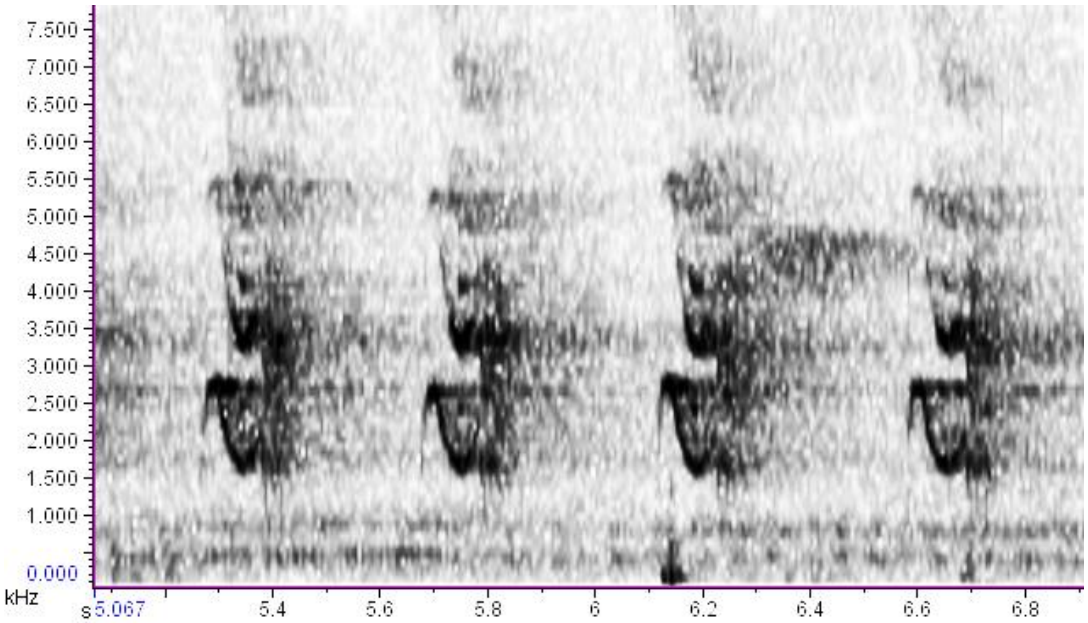

Figura 2 – Chamado, indivíduo solitário (XC 1076462, Campanha).

Figura 3 – Chamado indivíduo solitário (XC 211723, Anhanguera, São Paulo)

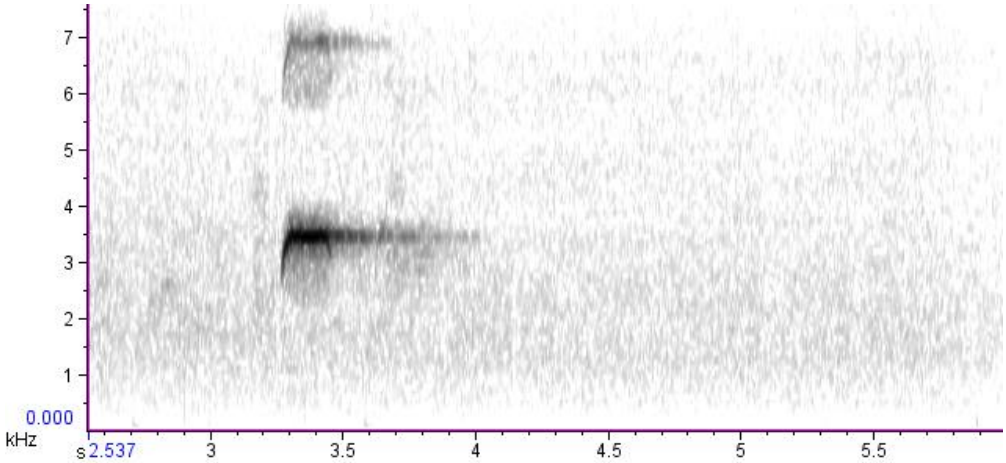

Figura 4 - Assobio (XC 55682, Paraguai)

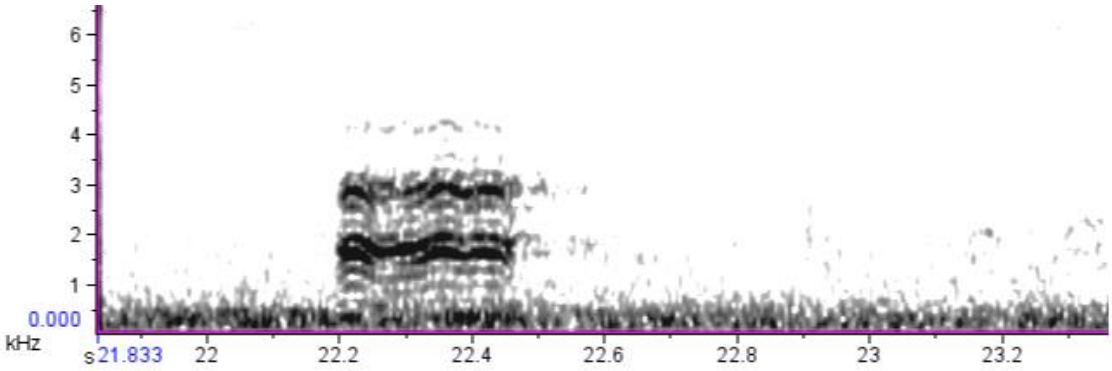

Figura 5 - Vocalização nasal (FNJV 5064, Salta, Argentina).

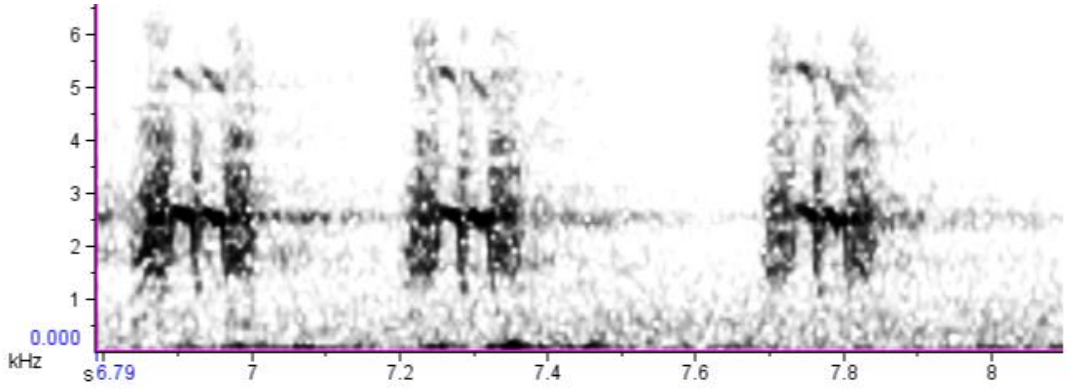

Figura 6 - Chamado (ML 195367, Alto Paraguay, Paraguai).

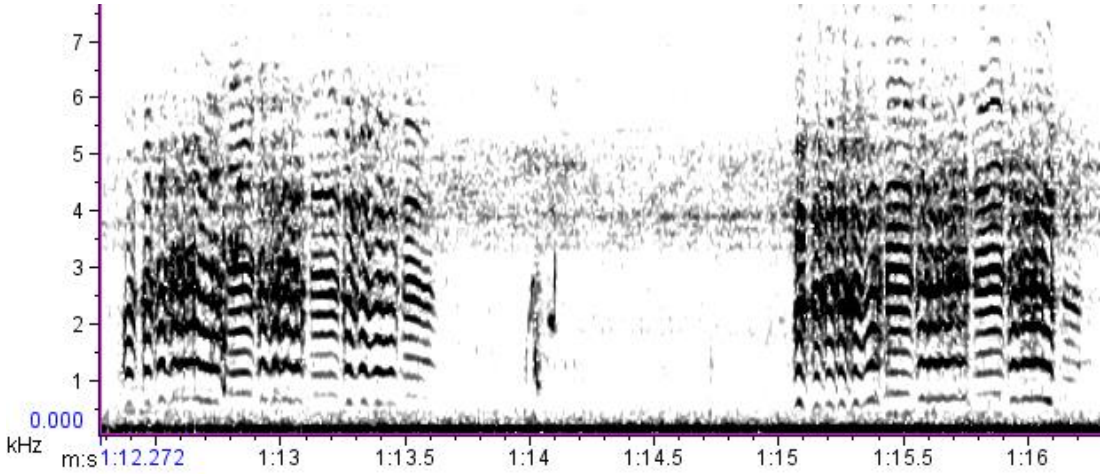

Figura 7 – Chamados de juvenis (ML 115341, Linhares, Espírito Santo).

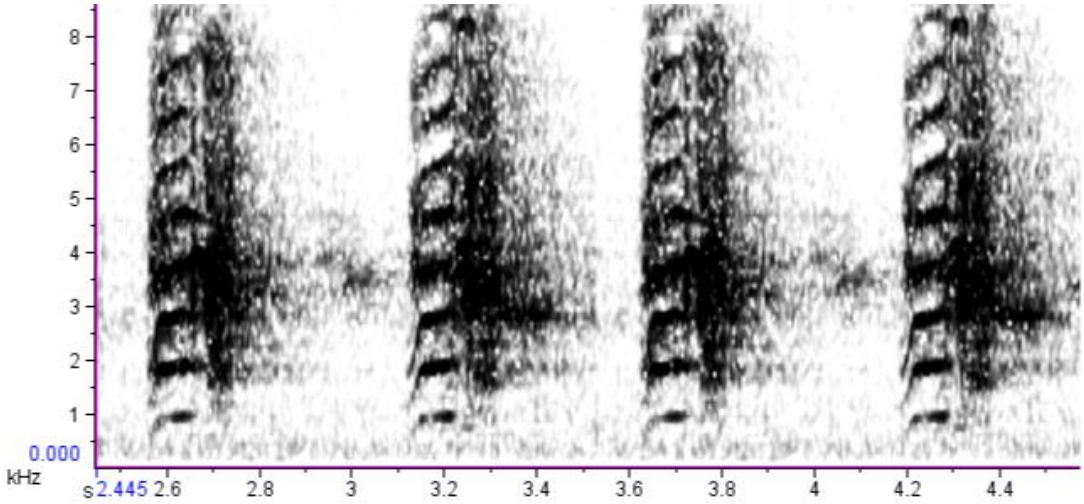

Figura 8 – Chamado (WA 1563317, Lagoa Santa, Minas Gerais).

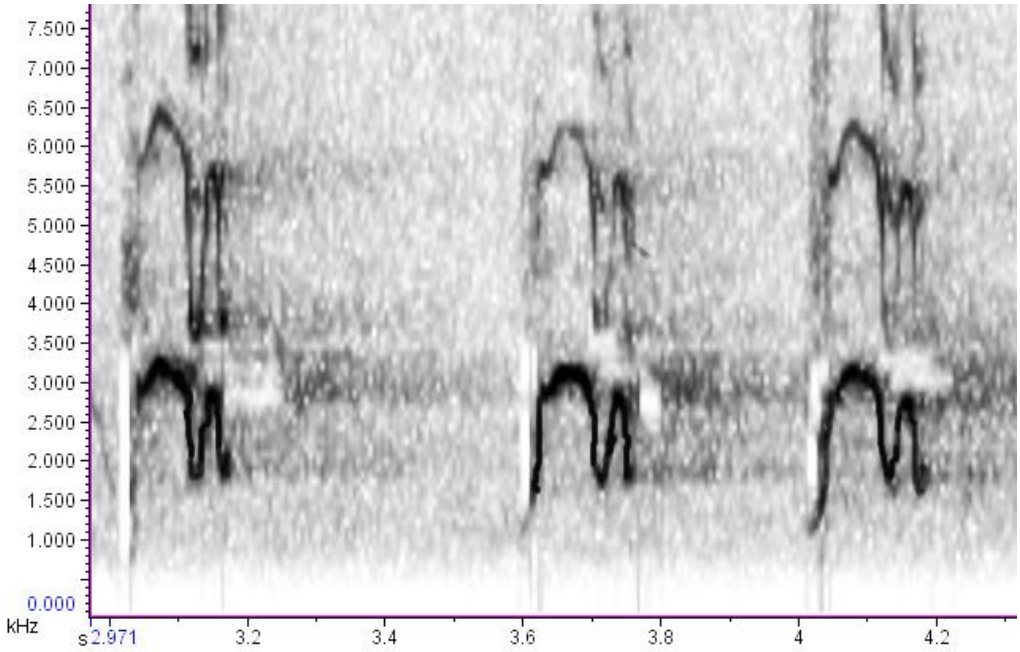

Figura 9 – Chamado (XC 51683 Salta, Argentina).

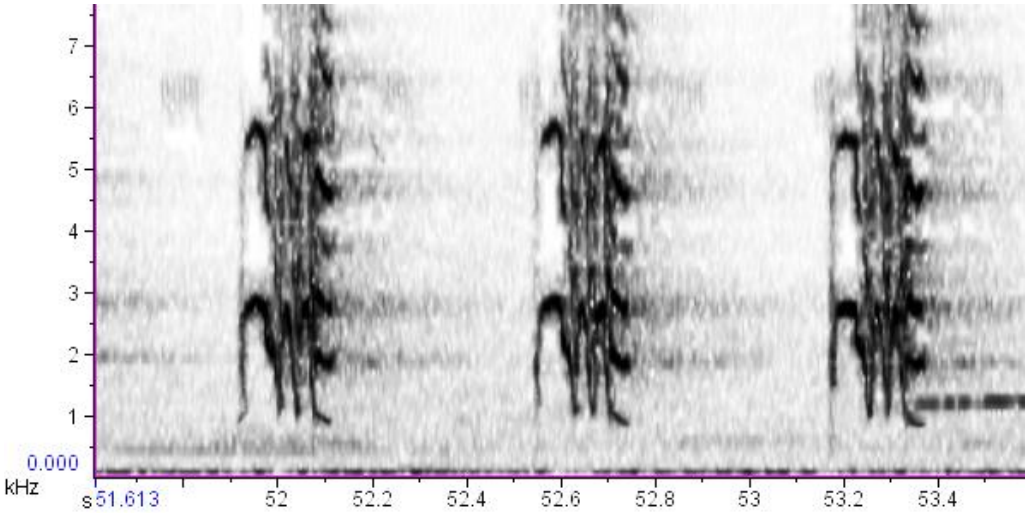

Figura 10 – Chamado (XC 144626)

APÊNDICE D

Figura 1 – Vista ventral de espécimes de *P. maximiliani* em diferentes estágios de plumagem. Da esquerda para direita: MCZ 177338, 177345, 177337, 177334 e 177347.

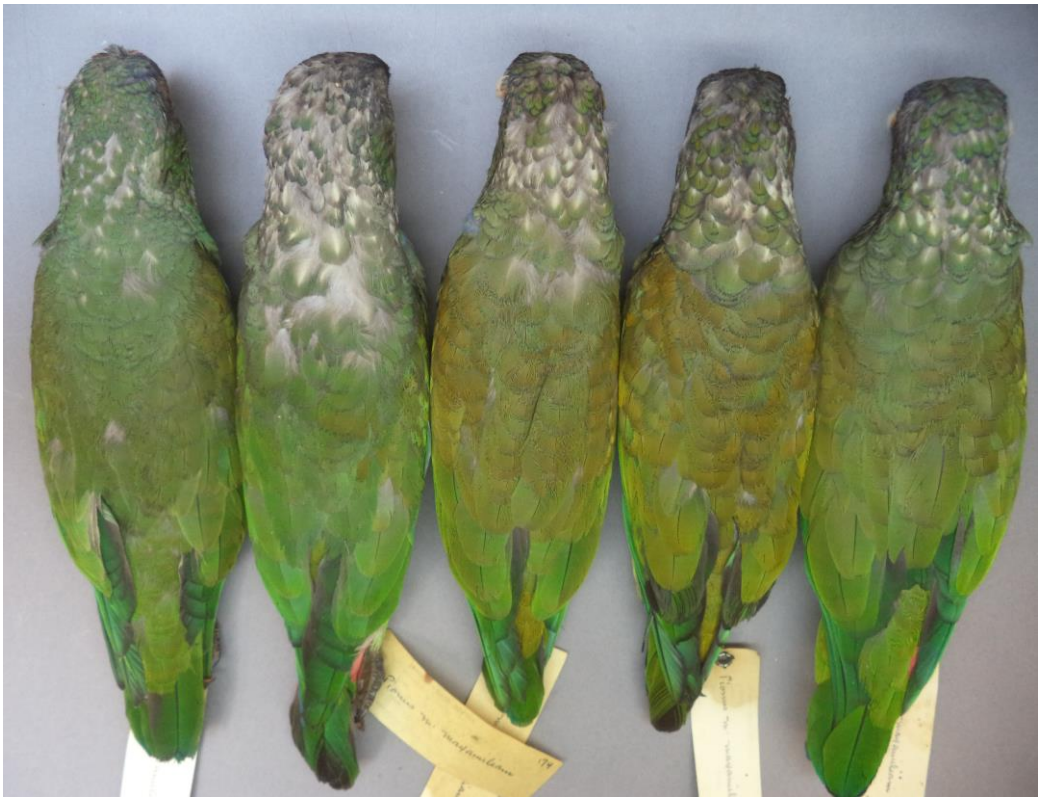

Figura 2 – Vista dorsal de espécimes de *P. maximiliani* exibindo diferentes estágios de plumagem. Da esquerda para direita MCZ 177338, 177345, 177337, 177334 e 177347.

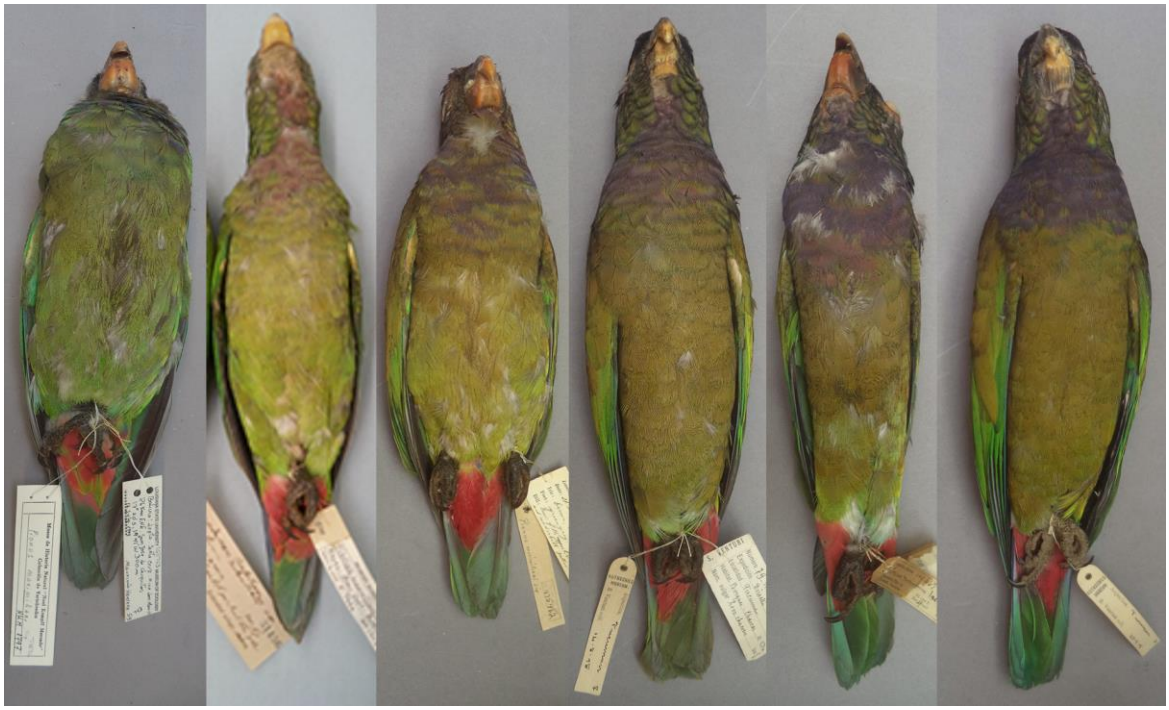

Figura 3 – Vista ventral de espécimes de *P. siy* exibindo diferentes estágios de plumagem. Da esquerda para direita: LSUMZ 168763, YPM 38372, AMNH 475482, AMNH 475480, AMNH 140667, AMNH 475478.

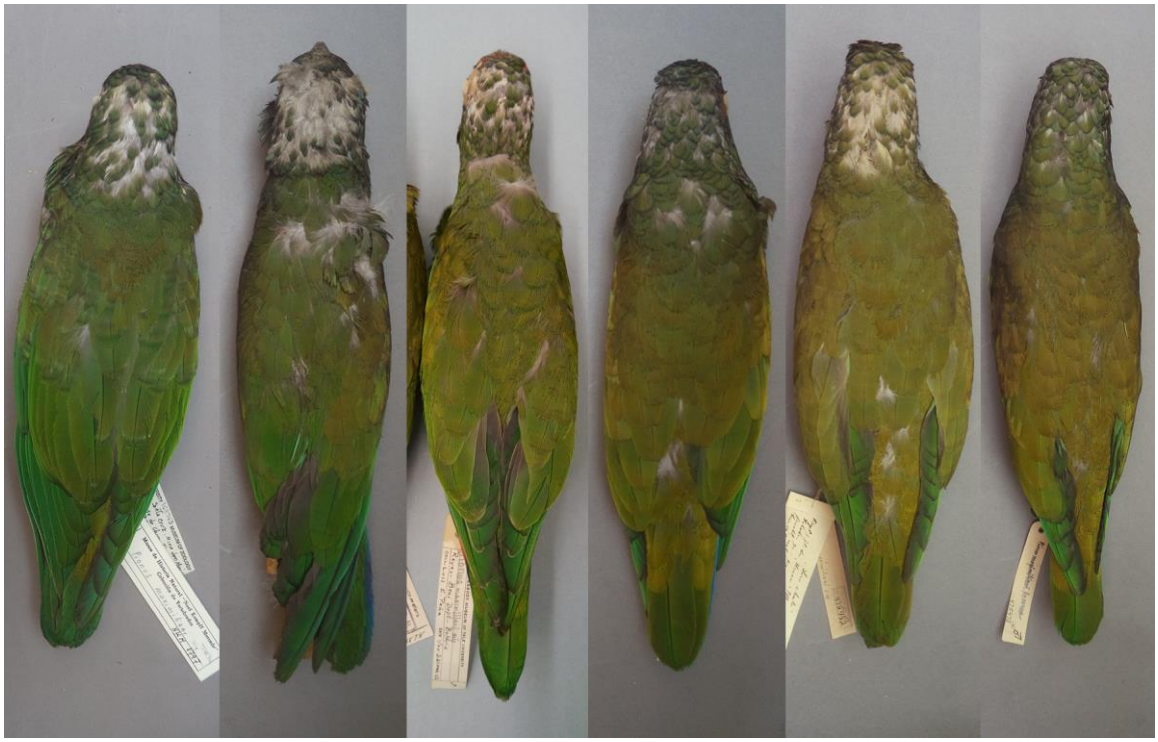

Figura 4 – Vista dorsal de espécimes de *P. siy* exibindo diferentes estágios de plumagem. Da esquerda para direita: LSUMZ 168763, AMNH 140668, YPM 38372, AMNH 149413, AMNH 475482, AMNH 475478.

Figura 5 – Série de indivíduos do oeste Paraná que exibem morfologia intermediária. Visão lateral mostrando o padrão do anel perioftálmico claro. Da esquerda para direita: MZUSP 36769, 36770, 36771, 36772, 36773.

Figura 6 – Série de indivíduos do oeste do Paraná que exibem morfologia intermediária. Vista ventral dos espécimes mostrando o padrão de cor do peito. Da esquerda para direita: MZUSP 36769, 36770, 36771, 36772, 36773.

ANEXO

Figura 1 – Ilustração de *Psittacus flavirostris* Spix, 1824, detalhando o píleo e o pescoço com penas azuladas.

Figura 2 - Ilustração de *Pionus siy e Pionus maximiliani.* Detalhe para a fronte vermelha e ausência da faixa azul do peito no espécime de *maximiliani*.

Figura 3 - Fotografia de dois indivíduos em Monte Alegre de Goiás, nordeste de Goiás. Embora não seja possível a visualização do peito, um dos principais caracteres para identificação dos táxons, é possível notar a diferença entre o padrão dos anéis oculares dos dois indivíduos, um apresentando o anel escuro característico de *P. maximiliani* enquanto o outro exibe o anel claro e extenso típico de *P. siy*. Fotografia de Ana Rosa Corazolla.