Fernanda Bocalini

**Revisão taxonômica e filogenia do complexo
Cyphorhinus arada (Hermann, 1783) (Aves:
Troglodytidae)**

**A taxonomic review and phylogeny of the
Cyphorhinus arada complex (Hermann, 1783)
(Aves: Troglodytidae)**

São Paulo

2013

Fernanda Bocalini

**Revisão taxonômica e filogenia do complexo
Cyphorhinus arada (Hermann, 1783) (Aves:
Troglodytidae)**

**A taxonomic review and phylogeny of the *Cyphorhinus*
arada complex (Hermann, 1783) (Aves: Troglodytidae)**

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

Orientador: Luís Fábio Silveira

São Paulo

2013

Bocalini, Fernanda

Revisão taxonômica e filogenia do complexo *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783) (Aves: Troglodytidae)
ix + 227p.

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

1. *Cyphorhinus* 2. Taxonomia 3. Filogenia. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Luís Fábio Silveira
Orientador

Epígrafe

Uirapuru

Compositor: Jacobina e Murilo Latin

Uirapuru, Uirapuru
Seresteiro, cantador do meu sertão

Uirapuru, ô Uirapuru
Seresteiro, cantador do meu sertão
Uirapuru, ô Uirapuru
Fez no canto as mágoas do meu coração

A mata inteira fica muda ao seu cantar
Tudo se cala para ouvir sua canção
E vai ao céu numa sentida melodia
Vai a Deus em forma triste de oração

Uirapuru, ô Uirapuru
Seresteiro, cantador do meu sertão
Uirapuru, ô Uirapuru
Fez no canto as mágoas do meu coração

Se Deus ouvisse o que lhe sai do coração
Entenderia que é de dor sua canção
E dos seus olhos tanto pranto rolaria
Que daria pra salvar o meu sertão

Uirapuru, ô Uirapuru
Seresteiro, cantador do meu sertão
Uirapuru, ô Uirapuru
Fez no canto as mágoas do meu coração

Agradecimentos

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), a todos seus funcionários, docentes e alunos, pelas grandes amizades construídas e por ter oferecido as condições necessárias para que este projeto pudesse ser desenvolvido.

Ao meu orientador Luís Fábio Silveira, que há mais de cinco anos me acolheu em seu laboratório, ainda na iniciação científica. Agradeço a confiança depositada em mim ao longo desses anos, ao apoio e incentivo nos projetos que desenvolvi, às oportunidades de ir a viagens de campo e de contribuir com a curadoria da coleção de aves. Todos esses fatores, além dos muitos ensinamentos diários, tiveram grande contribuição em minha formação como zoóloga.

Aos meus pais, Renato e Roseli, pelo apoio, incentivo e compreensão desde que decidi ser bióloga. Pela contribuição financeira em diversas das minhas viagens de visitas a museus e por tentarem entender as várias vezes que estive ausente em viagens de campo. Ao meu namorado, Gustavo, pelo companheirismo, estímulo, confiança e também por compreender minhas ausências, que está ao meu lado desde que decidi entrar nesse mundo ornitológico.

A Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de mestrado concedida, aos recursos da reserva técnica que muito auxiliaram nas visitas aos museus e ida ao congresso. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida nos primeiros quatro meses de mestrado.

Ao American Museum of Natural History (AMNH) por me disponibilizar auxílio financeiro (Collection Study Grant Award) para minha visita a coleção.

Ao Alexandre Aleixo e a Fátima Lima por me receberem e ajudarem durante a visita ao MPEG. Ao Paul Sweet e a Lydia Garetano por me receberem no AMNH, a Lydia por sempre me ajudar a encontrar o que precisava na coleção e no AMNH. Ao John Bates e Shannon Hackett do Field Museum of Natural History (FMNH) por enviarem todos os espécimes que requisitei ao AMNH para que eu pudesse analisá-los sem precisar ir a Chicago.

Ao Steve Rogers do CMNH por prontamente se disponibilizar a enviar fotos dos tipos e de outros espécimes depositados no CMNH. A Margarida Martinez da COP por me enviar as informações dos espécimes lá abrigados. A Anne Previato pelo envio de informações sobre o tipo depositado no MNHN.

Ao Vagner Cavarzere pelas inúmeras fotografias de espécimes depositados em diversos museus que foram visitados por ele durante as viagens de seu doutorado. Muito obrigada Vagner, por perder um pouco de seu tempo para tirar essas fotografias, elas com certeza tiveram grande contribuição no meu trabalho. Também ao Vitor Piacentini por fotografar os espécimes do INPA.

A Macaulay Library pelo envio das gravações de seu arquivo. Ao site Xeno-Canto da América por disponibilizar gravações no site para download. Agradeço em especial a todos os autores das gravações utilizadas por disponibilizá-las em bibliotecas de sons naturais o que possibilitou o fácil acesso a elas.

Ao André Grassi, Luís Gabriel Mazzo e Kleber Evangelista pelo envio de gravações e vídeos de regiões cuja minha amostra era bastante reduzida, o que muito contribuiu para melhorar minhas análises de vocalizações. Ao André de Luca, Thiago Vernaschi e Bruno Rennó pelo auxílio para conseguir gravações, indicando pessoas que talvez tivessem gravações das localidades que precisava.

Ao Fabio Schunk pelo envio de fotos de espécimes vivos capturados em rede durante as expedições que estive.

Ao Marco Rego por me ajudar com os mapas e principalmente por fazer um shape de rios especialmente para mim.

Ao meu irmão Renato Thiago Bocalini por me acompanhar durante a viagem ao AMNH e por sempre me ajudar com dúvidas com relação à informática, edição de imagens e revisão do inglês.

A Laura Montserrat e a Michelle Konig do Núcleo de Ilustração científica da USP por terem feito as ilustrações desta dissertação, mesmo com o prazo um pouco apertado que eu dei. A Glaucia Del Rio por ter me indicado artistas tão talentosas.

Um agradecimento especial a todos os alunos e colaboradores do laboratório de ornitologia do MZUSP (Aline, Anna Ferraroni, Ana Leite, Cristiane, Chico, Deborah, Erica Pacífico, Erica Machado, Fábio Schunck, Fernanda Alves, Glaucia, Gustavo, Jeremy, Léo, Luciano, Marco, Marina Somenzari, Marina Lima, Marcelo Félix, Natalia Lucheti, Natalia Aristizábal, Rafael, Sergio, Thiago Vernaschi, Thyago Santos, Vagner, Vitor), mais do que colegas de profissão eu fiz grandes amigos e aprendi um pouco com

cada um de vocês e podem ter certeza que esta dissertação tem um pouco de cada um de vocês, seja quando vocês dão opinião sobre alguma coisa, quando estão sempre dispostos a tirar minhas diversas dúvidas ou simplesmente me fazem companhia. Queria agradecer em especial a Glaucia Del Rio e ao Rafael Marcondes pela amizade e estarem sempre me ajudando quando precisei, ensinando usar programas, enviando artigos, sempre dando sugestões em que poderia melhorar. Ao Vagner Carvarzere, Marco Rego, Vitor Piacentini, Marina Somenzari, Thiago Vernaschi e Fernanda Alves por terem me ensinado muito do que sei hoje sobre ornitologia, principalmente quanto à identificação e taxonomia de aves. Ao Gustavo Bravo por ter criado o grupo de discussões do laboratório, o que contribuiu de alguma forma na elaboração dessa dissertação e por me ajudar com os registros da Colômbia. Todos que me fizeram companhia todos os dias no museu nessa reta final quando estava escrevendo (principalmente Sergio, Debora, Gustavo, Natalia, Rafael, Glaucia, Aline, Anna, Ana Leite, Vagner, Vitor).

Não poderia esquecer de agradecer a todos os coletores e taxidermistas que se não mediram esforços para coletar e preparar os mais de 600 espécimes analisados neste estudo desde o século XIX até hoje e que sem esforço e dedicação deles em inúmeras viagens de campo este trabalho nunca poderia ser feito.

Índice

Introdução Geral.....	1
Capítulo 1	9
Revisão taxonômica e biogeografia do complexo <i>Cyphorhinus arada</i> (Hermann, 1783) (Aves: Troglodytidae) com base em caracteres morfológicos e vocais.....	9
1.1. Introdução	12
1.1.2. Histórico taxonômico	13
1.1.3. O problema do conceito de espécie	18
1.2. Objetivos	19
1.3. Material e Métodos.....	19
1.3.1. Morfologia.....	19
1.3.1.1. Espécimes examinados.....	19
1.3.1.2. Coloração de plumagem.....	21
1.3.1.3. Caracteres morfométricos.....	21
1.3.2. Dados geográficos	23
1.3.3. Vocalizações.....	24
1.3.4. Análise dos dados e determinação de espécies.....	26
1.4. Resultados	27
1.4.1. Análise morfológica (qualitativa).....	27
1.4.2. Definição das UTOs.....	50
1.4.3. Análise de vocalizações	58
1.4.3.1. Caracteres quantitativos	59
1.4.3.2. Caracteres qualitativos	64
1.4.3.3. Caracterização das UTOs pela vocalização.....	66
1.4.4. Análise morfométrica	71
1.4.4.1. Dimorfismo sexual morfométrico	71
1.4.4.2. Comparações entre as UTOs	74
1.4.4.3. Análise de Componentes Principais (PCA).....	77
1.4.5. Nomenclatura	78
1.4.6. Taxonomia.....	79
1.5. Discussão.....	106
1.5.1. Morfologia.....	107

1.5.2. Vocalizações.....	115
1.5.3. Padrões de distribuição e biogeografia.....	120
Capítulo 2	127
2.1. Introdução	130
2.1.1. Histórico filogenético do gênero <i>Cyphorhinus</i>	130
2.1.2. A utilização de caracteres de coloração de plumagem e de vocalizações em reconstruções filogenéticas de aves.....	133
2.1.3. Objetivos	135
2.2. Material e Métodos.....	135
2.2.1. Material analisado	135
2.2.2. Delimitação dos caracteres	143
2.2.3 Análises filogenéticas e biogeográficas	144
2.3. Resultados	146
2.3.1. Caracteres	146
2.3.2. Análise Filogenética.....	154
2.4. Discussão.....	156
Conclusões Gerais.....	166
Resumo.....	169
<i>Abstract</i>	170
Referências Bibliográficas	171
Anexo 1: Tabelas capítulo 1	184
Anexo 2: Tabelas capítulo 2.....	217

Introdução Geral

A floresta amazônica é a maior, mais rica e mais diversa floresta tropical do mundo. Sua riqueza de aves é extremamente alta, com cerca de 1.300 espécies, das quais aproximadamente 260 são endêmicas, um número claramente subestimado (Mittermeier *et al.*, 2003; Aleixo, 2004, Silva *et al.*, 2005; Silveira e Olmos, 2007; Del-Rio *et al.*, 2013) e que vem constantemente sendo aumentado, como na recente descrição de 15 novas espécies de aves da Amazônia (Whitney e Cohn-Haft, 2013). A distribuição de várias espécies amazônicas pode ser importante para iluminar os padrões e os processos de especiação na região (Haffer, 1974).

Padrões da composição e distribuição da biota amazônica têm sido influenciados por um número inter-relacionado de fatores ambientais que moldaram o desenvolvimento da paisagem da Amazônia durante sua história geológica (Hoorn *et al.*, 2010) e tiveram um papel importante na estruturação geográfica da diversidade genética, especialmente com relação aos níveis hierárquicos menos inclusivos (*e.g.* entre linhagens; Leite e Rogers, 2013). Devido à sua extraordinária diversidade de espécies, diferentes hipóteses biogeográficas e modelos de especiação na região amazônica foram postulados; as três principais hipóteses são: incursões marinhas do Mioceno, a hipótese dos refúgios e a hipótese dos rios como barreiras (Antonelli *et al.*, 2010). A hipótese das incursões marinhas do Mioceno pressupõe que incursões marinhas periódicas causadas por flutuações no nível do mar durante o Mioceno tardio (Haq *et al.* 1987; Miller *et al.* 2005) foram responsáveis pela formação de planícies alagadas na região amazônica, dando origem a três blocos de terras ou “ilhas”: a encosta leste dos Andes, o escudo das Guianas e o escudo brasileiro. Este cenário favoreceu a especiação alopátrica, o que resulta em elevados índices de aves endêmicas nessas áreas atualmente (Räsänen *et al.* 1995; Nores, 1999; Bates, 2001; Aleixo, 2004).

Segundo a hipótese dos refúgios (Haffer, 1969, 1992, 1997), flutuações das condições climáticas durante o Pleistoceno levaram a ciclos de fragmentação e reconexão da floresta amazônica e a formação de refúgios ecológicos, caracterizados por manchas de florestas separadas por savanas. Populações isoladas em diferentes refúgios resultariam em uma diferenciação alopátrica, e assim, os altos níveis de diversidade

espécies amazônicas seriam explicados por essas repetidas flutuações climático-vegetacionais (Haffer, 1969; 1982; 1997).

De acordo a teoria dos rios como barreiras, grandes populações ancestrais começaram a se fragmentar em subpopulações a partir da formação dos principais rios amazônicos, em uma região anteriormente caracterizada por uma contínua área florestada (Sick, 1967). Esta fragmentação atuou como uma barreira ao fluxo gênico, fazendo com que as populações se diferenciasssem, dando origem a novas espécies e subespécies (Cracraft, 1985; Haffer, 1997; Gascon *et al.*, 1998; Ribas *et al.*, 2012). Apesar de inúmeras outras hipóteses biogeográficas já terem sido levantadas, ainda há uma escassez de estudos relacionados a padrões biogeográficos de táxons Neotropicais capazes de corroborar tais hipóteses (Haffer, 1985; Marks, *et al.*, 2002; Aleixo, 2004; Cheviron, 2005; Aleixo e Rossetti, 2007; Fernandes *et al.*, 2012; Leite e Rogers, 2013; Lutz *et al.*, 2013).

Além disso, sabe-se que a comunidade de animais e plantas da Amazônia não é uniforme, sendo composta por diferentes áreas de endemismos usualmente separadas pelos grandes rios, como previsto na hipótese dos rios como barreiras, cada uma dessas áreas apresentando relações evolutivas específicas entre os organismos e a sobreposição de muitos táxons endêmicos (Haffer, 1974; Cracraft, 1985; Silva *et al.*, 2005). A hipótese de que a região Amazônica não é uma entidade biogeográfica única é tão antiga quanto a sua exploração científica. O primeiro a postular tal hipótese foi Wallace (1852) em que, por meio da análise da distribuição de primatas, dividiu a Amazônia em quatro áreas de endemismo, ou “distritos”: Guianas, Equador, Peru e Brasil; ele identificou como fronteiras desses distritos os rios Amazonas, Solimões, Negro e Madeira. Haffer (1978, 1985, 1987) e Cracraft (1985) puderam identificar sete áreas de endemismo para aves amazônicas de terra-firme, todas elas dentro dos distritos postulados por Wallace (1852), porém o Equador foi dividido em duas áreas, Imeri e Napo; o Peru foi renomeado como Inambari; o distrito do Brasil também foi subdividido em três áreas, Rondônia, Pará e Belém, e o distrito das Guianas permaneceu o mesmo.

Entretanto, estudos mais recentes (*e.g.* Silva *et al.*, 2002) baseados na distribuição e taxonomia de algumas aves amazônicas sugerem que a área de endemismo do Pará é, na realidade, composta por duas áreas distintas: Tapajós e Xingu, cada qual com seu próprio conjunto de espécies endêmicas. Dessa forma, de acordo com Silva *et al.* (2005), oito principais áreas de endemismo são reconhecidas para vertebrados terrestres na Amazônia: Napo, Inambari, Imeri, Rondônia, Tapajós, Xingu e Belém (Figura 1). Áreas de

endemismo reconhecidas para borboletas florestais e para plantas vasculares são geralmente coincidentes ou estão contidas dentro das oito áreas de endemismo de vertebrados terrestres, o que demonstra que há uma boa congruência espacial entre os padrões de endemismo de diferentes grupos de organismos (Hall e Harvey, 2002).

O estudo destas áreas de endemismo é importante porque elas são a menor unidade de área geográfica para a análise biogeográfica, abrigam um único e insubstituível conjunto de espécies (Silva *et. al.*, 2005) e, portanto são a base para a formulação de hipóteses sobre os processos responsáveis pela formação da biota regional (Cracraft 1985, 1994; Morrone, 1994; Morrone e Crisci, 1995).

Figura 1: Áreas de endemismo na Amazônia, adaptado de Silva *et. al.* 2005.

O conhecimento a respeito da diversidade, filogenia e distribuição dos organismos da Amazônia ainda é insuficiente; várias espécies de numerosos grupos taxonômicos coletados nos últimos séculos nunca foram examinadas cuidadosamente por pesquisadores da área (Silva *et. al.*, 2005). Muitos estudos recentes revelaram que a maioria das espécies com ampla distribuição na bacia Amazônica são, na realidade, compostas por complexos de espécies distintas, ou seja, populações alopátricas ou parapátricas com nítidas variações morfológicas, vocais e moleculares, que evolutivamente podem ser consideradas como espécies independentes (Krabbe *et al.*, 1999; Zimmer, 2002; Aleixo 2002, 2004; Isler, *et al.* 2007; Isler e Whitney, 2011; Del-Rio *et al.* 2013; Whitney *et al.*, 2013). Sendo assim, pode-se perceber que a diversidade de aves na Amazônia é subestimada e novos estudos taxonômicos revelarão uma diversidade de avifauna ainda

maior, permitindo não só um conhecimento mais apurado, mas também uma melhor compreensão da biogeografia da região.

A Subordem Oscines

A ordem Passeriformes contempla mais da metade das espécies de aves atuais (Raikon, 1982), pode ser dividida em dois grupos, ou Subordens, organizados, sobretudo pela estrutura da siringe. São reconhecidos os Suboscines, com aproximadamente 1.100 espécies em todo mundo, e os Oscines, com um pouco mais de 4.500 espécies em todo o mundo, apresentam maior diversidade em regiões tropicais do Velho Mundo e na Austrália (Mayr e Amadon, 1951; Sick, 1997). No Brasil é composta por 18 famílias, 350 espécies, das quais 40 são endêmicas (CBRO, 2011).

Os Oscines constituem um grupo morfológicamente homogêneo que variam em plumagem e em caracteres relacionados com adaptações alimentares (Ericson e Johansson, 2003). A principal característica morfológica que os distingue dos Suboscines é a siringe mais complexa, que possui pelo menos seis, geralmente sete, podendo chegar até oito pares de músculos siringeais. A estrutura da siringe dos Oscines é menos variada do que a dos Suboscines, o que sugere monofilia do grupo dos Oscines (Ames, 1971). Apesar de o canto, nos Oscines, estar frequentemente associado aos machos, a estrutura da siringe é igual em ambos os sexos, o que os diferencia é a estrutura do aparelho vocal do macho, que costuma ser mais poderoso. Em algumas famílias, como na família Troglodytidae, a fêmea também canta, muitas vezes realizando até mesmo cantos mais complexos que os machos (Farabaugh, 1983; Sick, 1997; Leger *et al.*, 2000; Kroodsma *et al.*, 2001; Mann *et al.*, 2005; Mann *et al.*, 2006).

Outra diferença entre as duas Subordens está também na herdabilidade das vocalizações, a vocalização dos Suboscines parece estar sob um controle genético mais rígido do que dos Oscines. O canto altamente desenvolvido dos Oscines provavelmente é parcialmente aprendido durante o desenvolvimento (Baptista, 1996), somente a base é inata e por isso, algumas características acústicas podem variar drasticamente entre os indivíduos dentro de uma população (Price e Lanyon, 2002).

Muitos Oscines têm a capacidade de desenvolver variações microgeográficas do canto, chamadas de dialetos (Kroodsma, 1994), diversos estudos experimentais tem demonstrado que há uma estreita correlação entre essas variações e a habilidade de aprender dentro de um grupo (Thorpe, 1958; Marler e Isaac, 1960;

Baptista, 1975). Por isso, os dialetos nos Oscines são vistos como um fenômeno cultural (Raposo e Höfling, 2003) e a predisposição dos Oscines em aprender as vocalizações de sua população parental permite a análise de padrões macrogeográficos entre as espécies de Oscines utilizando a variação dos cantos (Remsen, 2005).

A família Troglodytidae

A família Troglodytidae é composta por aves passeriformes insetívoras do Novo Mundo, é mais diversificada na América Central e noroeste da América do Sul, poucas espécies chegam as regiões mais ao sul da América do Sul e há apenas um representante no Velho Mundo (*Troglodytes troglodytes*). Apresenta 17 gêneros e 85 espécies, apenas 17 espécies ocorrem no Brasil, sendo que duas delas são endêmicas (Kroodsma e Brewer, 2005; CBRO, 2011).

Os trogloditídeos são tipicamente encontrados em regiões do estrato inferior da floresta próximos ao solo ou no sub-bosque, onde são mais difíceis de serem observados; poucas espécies ocorrem em regiões de campos abertos ou em áreas urbanizadas (Ridgely e Tudor, 2009). Em geral, as espécies dessa família são pequenas e muito ativas; possuem o bico com a ponta bastante pronunciada podendo também ser ligeiramente decurvado; a cauda pode variar desde longa e graduada até algumas extremamente curtas; a plumagem é principalmente cinza e marrom, podendo estar associadas a colorações de tonalidade castanha avermelhada; muitas espécies apresentam um barramento escuro nas asas e na cauda. Grande parte de seus membros possuem 12 retrizes e todas as espécies apresentam 10 primárias. Como é de se esperar de espécies que gastam a maior parte de seu tempo forrageando próximo ao solo, suas pernas e pés possuem um tamanho substancialmente grande quando comparado ao tamanho pequeno de seu corpo, muitas vezes são fortes e com longas unhas. Não há qualquer dimorfismo sexual de plumagem; frequentemente há alguma diferenciação de plumagem entre jovens e adultos, pouco conspícua, apenas em poucos membros dos gêneros *Campylorhynchus* e *Thryothorus* a diferença entre a plumagem de jovens e adultos é mais evidente (Kroodsma e Brewer, 2005).

Membros desta família tem sido objeto de uma grande variedade de estudos ecológicos e comportamentais, como estudos de sistemas de acasalamentos, o comportamento de construção de múltiplos ninhos pelos machos e a criação cooperativa de filhotes (Baker, 2004). Como típicos representantes da

subordem Oscines, são conhecidos por suas vocalizações complexas e melodiosas, e por isso, muitos destes estudos envolvem aspectos específicos de suas vocalizações (Armstrong, 1963; Kroodsma e Brewer, 2005; Mennill e Vehrencamp, 2005; Bradley e Mennill, 2009; Mann *et al.*, 2006; Sosa-López e Mennill, 2013). A impressionante variação quanto a algumas características de seu canto como a sua estrutura, o tamanho do repertório, a presença de vocalizações executadas pelas fêmeas, o uso de padrões específicos de vocalizações para cada sexo e a presença de duetos e dialetos gera uma vasta fonte de estudos tanto comportamentais quanto sistemáticos e evolutivos (Farabaugh, 1983; Leger *et al.*, 2000; Kroodsma *et al.*, 2001; Price e Lanyon, 2002; Mann *et al.*, 2005; Mann *et al.*, 2006; Bradley e Mennill, 2009).

O gênero *Cyphorhinus*

Os representantes do gênero *Cyphorhinus* Cabanis, 1844 ocorrem desde Honduras até o norte de Mato Grosso, Brasil, e norte da Bolívia; habitam regiões de floresta tropical úmida e florestas de montanha, são espécies de hábito terrestre que forrageiam próximo ao solo da floresta. Atualmente são reconhecidas três espécies: *Cyphorhinus thoracicus* Tschudi, 1844; *Cyphorhinus phaeocephalus* Sclater, 1860 e *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783). Este gênero é caracterizado por abrigar aves pequenas ou médias; o bico é comprido, tão longo quanto a cabeça, a maxila superior é comprimida lateralmente, cerdas na região do ricto estão presentes; a asa e a cauda são pequenas, a cauda tem aproximadamente a metade do tamanho da asa; o tarso é tão longo quanto o cúlmene; a coloração da região inferior do corpo é marrom, as asas usualmente possuem um barramento escuro, a garganta é marrom acastanhado ou marrom avermelhado, os flancos são marrons; apresentam uma região de pele nua ao redor dos olhos como convergentemente é observado nos Suboscines da América do Sul (Ridgway, 1904; Kroodsma e Brewer, 2005; Ridgely e Tudor, 2009).

A variação geográfica nesse grupo é bastante acentuada, principalmente com relação à coloração de plumagem, cuja variabilidade é facilmente identificada entre os táxons do gênero. As características mais conspícuas que se modificam nos diferentes táxons incluem presença coloração preta na cabeça, divergências nas colorações do ventre e dorso, variando entre marrom, castanho avermelhado e cinza, ausência de barras nas asas e a presença e coloração da estria superciliar (Kroodsma e Brewer, 2005; Ridgely e Tudor, 2009).

Leucolepis é sinônimo de *Cyphorhinus*. *Cyphorhinus* foi descrito em 1844, cujo tipo se referia a *Cyphorhinus thoracicus*; já Reinchebach, em 1850, descreveu o gênero *Leucolepis*, designando como tipo *Cyphorhinus arada* (na época *Formicarius musicus*). Quando se passou a considerar essas espécies como pertencentes ao mesmo gênero, o nome *Cyphorhinus* foi utilizado pelos principais autores do final do século XIX (e.g. Sharpe, 1882; Ridgway, 1888); no entanto, quando Ridgway (1904) utilizou o nome *Leucolepis* como referência ao gênero, foi seguido por vários autores subsequentes (e.g. Todd, 1932; Hellmayr, 1934; Pinto, 1944; Zimmer e Phelps, 1946). Obedecendo ao princípio da prioridade (ICZN, 1999) o nome válido é *Cyphorhinus*; assim autores mais recentes (e.g. de Schauensee, 1966; Ridgely e Tudor, 1989; Sick, 1997; Kroodsma e Brewer, 2005), seguiram Paynter e Vaurie (1960), e reafirmando a validade do nome *Cyphorhinus*.

Cyphorhinus thoracicus é uma espécie típica de florestas úmidas de montanha, ocorre na região Andina, principalmente em altitudes superiores a 1.300 m. São reconhecidas duas subespécies atualmente: *Cyphorhinus thoracicus thoracicus*, do sul do Peru e oeste de Bolívia, e *Cyphorhinus thoracicus dichrous*, do oeste e centro dos Andes colombianos até o norte do Peru. Já o complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* ocorre desde a América Central (Honduras) até a Colômbia e são típicos de florestas úmidas de baixada, nunca ultrapassando os 700 m de altitude. Esse complexo abriga sete subespécies: *C. p. richardsoni*, ocorrendo do sudoeste de Honduras até o oeste de Nicarágua; *C. p. infuscatus*, com distribuição na Costa Rica e noroeste do Panamá; *C. p. lawrencii*, do Panamá (exceto Noroeste) e extremo noroeste da Colômbia (Golfo de Aruba); *C. p. propinquus*, restrito ao noroeste da Colômbia; *C. p. chocoanus*, também endêmico da Colômbia, do sul até o norte de Chocó; e *C. p. phaeocephalus*, do oeste da Colômbia (sul de Chocó) até o sul do Equador (Kroodsma e Brewer, 2005).

Objetivos gerais e estrutura deste trabalho

Esta dissertação teve dois objetivos principais: o primeiro deles foi a revisão taxonômica do complexo *Cyphorhinus arada*, levando-se em consideração a elevada diversidade morfológica dos táxons nele abrigados e a ausência de uma revisão taxonômica mais abrangente. O segundo objetivo deste trabalho foi propor uma filogenia para o gênero *Cyphorhinus*, com foco especial nas relações entre os representantes do complexo *Cyphorhinus arada* que tiveram sua validade testada nesta revisão taxonômica.

Assim, o Capítulo 1 trata detalhadamente da revisão taxonômica. Os táxons que compõem o complexo *Cyphorhinus arada* foram reavaliados com base em caracteres morfológicos externos de coloração de plumagem, morfometria e por meio de caracteres vocais. O Capítulo 2 apresenta a análise filogenética do gênero *Cyphorhinus*; para isso, foram utilizados os terminais das espécies diagnosticáveis do complexo *C. arada* reconhecidas no Capítulo 1. Além disso, uma revisão taxonômica das demais espécies do gênero foi realizada para a melhor definição de quais terminais das outras duas espécies de *Cyphorhinus* (*C. phaeocephalus* e *C. thoracicus*) seriam utilizadas na análise. Na hipótese filogenética apresentada, caracteres tegumentares (padrões de plumagem) e vocais foram empregados. Apesar de serem raramente utilizados em reconstruções filogenéticas, estes caracteres possuem alto potencial para resolução do relacionamento entre níveis taxonômicos menos inclusivos.

Capítulo 1

Revisão taxonômica e biogeografia do complexo *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783) (Aves: Troglodytidae) com base em caracteres morfológicos e vocais.

Resumo

Cyphorhinus arada é uma espécie politípica e endêmica da Amazônia. É conhecido popularmente como uirapuru-verdadeiro, músico ou músico-da-mata, em uma alusão ao seu canto melodioso e notável. Atualmente, são reconhecidas oito subespécies: *C. a. arada*, *C. a. salvini*, *C. a. modulator*, *C. a. transfluvialis*, *C. a. interpositus*, *C. a. griseolateralis*, *C. a. urbanoi* e *C. a. feroensis*. Uma grande variação geográfica tem sido detectada nesse grupo, tanto na coloração de plumagem quanto nas vocalizações. Desde a descrição desses táxons diferentes tratamentos taxonômicos foram adotados; no entanto, nenhuma revisão taxonômica extensiva foi conduzida. O objetivo desse trabalho foi revisar a taxonomia do complexo *Cyphorhinus arada* com base em caracteres morfológicos e vocais. Foram analisados 406 espécimes depositados em via seca nos principais museus brasileiros e estrangeiros, e fotos em alta resolução de 109 indivíduos, totalizando 515 espécimes. A análise morfológica incluiu padrões de coloração de plumagem e morfometria. Foram analisadas 146 gravações obtidas em arquivos sonoros. Os caracteres de vocalizações foram inferidos por meio de sonogramas produzidos pelo *software* Raven 1.4, e medidos parâmetros quantitativos e qualitativos. A delimitação das espécies foi feita pelo critério de diagnosticabilidade das populações. A análise morfológica dos caracteres selecionados permitiu que pudessem ser identificados seis agrupamentos únicos e diagnosticáveis entre si. A análise das vocalizações revelou uma grande variação individual e que há uma diversidade de estilos de canto e alguns padrões condizentes com a distribuição geográfica destes agrupamentos foram detectados, o que complementa a diagnose morfológica. O complexo *Cyphorhinus arada*, anteriormente formado por oito subespécies, é aqui dividido em seis espécies plenamente diagnosticáveis entre si, sendo que, *C. a. urbanoi* e *C. a. feroensis* foram sinonimizados a *C. arada*; as demais subespécies (*transfluvialis*, *modulator*, *salvini*, *interpositus* e *griseolateralis*) apresentaram caracteres morfológicos e vocais que permitiram elevá-las a espécies plenas. O padrão de distribuição geográfico dessas seis espécies seguiu o padrão das áreas de endemismo da Amazônia, estando ausente somente nas áreas de endemismo Xingu e Belém; *C. arada* é endêmico da área de endemismo das Guianas, *C. transfluvialis* do Imeri, *C. modulator* do Inambari, *C. salvini* da área de endemismo do Napo, *C. interpositus* da área de endemismo de Rondônia e *C. griseolateralis* da área de endemismo do Tapajós.

Abstract

Cyphorhinus arada is a polytypic species, endemic from the Amazon forest. It is popularly known as the musician wren as an allusion to its melodious and remarkable song. Currently, this complex comprises eight subspecies: *C. a. arada*, *C. a. salvini*, *C. a. modulator*, *C. a. transfluvialis*, *C. a. interpositus*, *C. a. griseolateralis*, *C. a. urbanoi* and *C. a. faroensis*. A large geographical variation has been detected in this group, both in plumage patterns and in the vocalizations. Since the description of these taxa, different taxonomic treatments were adopted, however, no extensive taxonomic review was done so far. The objective of this project was to review the taxonomy of the *Cyphorhinus arada* complex based on morphological and vocal characters. It has been analyzed 406 specimens housed in the main ornithological collections in Brazil and abroad, and photographs in high resolution of 109 individuals, totaling 515 specimens. Morphological analysis included color plumage patterns and morphometry. It was also analyzed 146 tape-recordings available in natural sounds archives. Vocalizations characters were inferred through sonograms produced by Raven Software 1.4, and measured quantitative and qualitative parameters. For the species delimitation the criterion adopted was the diagnosability of the populations. The morphological analysis of the selected characters the existence of six unambiguous taxonomic units. The vocalization analysis revealed a significant individual variation and that there is a diversity of singing styles, nevertheless some patterns in agreement with the geographic distribution of these taxonomic units were detected, which complements the morphological diagnosis. The *Cyphorhinus arada* complex previously composed by eight subspecies, here is divided into six unambiguous diagnosable species, thus the subspecies *C. a. urbanoi* and *C. arada faroensis* have been synonymized with *C. arada*; the remaining subspecies (*transfluvialis*, *modulator*, *salvini*, *interpositus* and *griseolateralis*) had morphological and vocal characters that allowed us to consider them as a valid phylogenetic species. The geographic distribution pattern of these six species followed nearly the same pattern of the Amazonian areas of endemism, being absent only in the areas of endemism Xingu and Belem, *C. arada* is endemic to the Guiana area of endemism, *C. transfluvialis* to the Imeri, *C. modulator* to the Inambari area, *C. salvini* to the Napo, *C. interpositus* to the Rondonia area and *C. griseolateralis* is from the Tapajos area of endemism.

1.1. Introdução

1.1.1. O complexo *Cyphorhinus arada*

O complexo *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783) é tratado como uma espécie biológica politípica endêmica da Amazônia. Ocorre nas Guianas, Suriname, Venezuela, Equador, Peru, Colômbia, Bolívia e Brasil, em ambas as margens dos principais rios Amazônicos (Amazonas, Solimões, Madeira, Tapajós, Xingu, Negro, Juruá, Purus). A forma nominal apresenta a fronte e o píleo castanho avermelhado, se tornando castanho amarronzado na região posterior; possui um colar preto amarronzado com conspícuas listras longitudinais brancas pelos ombros e região superior das costas; a região posterior das costas e uropígio é mais escura com menos castanho avermelhado do que na cabeça; a região auricular, garganta e peito são marrom alaranjado brilhante, enquanto a região posterior do peito e ventre é castanho amarelado claro; os flancos são ocre, íris marrom, bico com maxila preta acinzentada e mandíbula cinza com base branca, os sexos são similares e os juvenis também são similares aos adultos, podendo apresentar um barramento indistinto na região inferior do ventre (Kroodsma e Brewer, 2005).

É conhecido popularmente como uirapuru, uirapuru-verdadeiro, músico, músico-da-mata ou corneta; como alusão ao seu canto notável, composto por uma série de estrofes relativamente curtas, bem variadas e de andamento rápido; essas estrofes possuem um fundo ventríloquo do qual nascem tons de clarineta ou flauta, em parte em escala, em parte em saltos altos, como uma sexta ou até mesmo uma oitava e todas as notas estão ligadas. Habitam estrato inferior da mata alta, principalmente em matas de terra firme, mas também podem aparecer em florestas de várzea; vivem aos casais e em pequenos bandos, alimentam-se de invertebrados, como insetos, crustáceos, diplópodes, aranhas, opiliões e eventualmente seguem formigas de correição (Sick, 1997, Kroodsma e Brewer, 2005).

No complexo *Cyphorhinus arada*, atualmente, são reconhecidas oito subespécies: *Cyphorhinus arada arada* (Herman, 1783), *C. a. salvini* (Sharpe, 1882), *C. a. modulator* (d'Orbigny, 1838), *C. a. transfluvialis* (Todd, 1932), *C. a. interpositus* (Todd, 1932), *C. a. griseolateralis* (Ridgway, 1888), *C. a. urbanoi* (Zimmer e Phelps, 1946), *C. a. feroensis* (Zimmer e Phelps, 1946). A forma nominal tem distribuição no leste da Venezuela, Guianas, Suriname, região adjacente do nordeste do Brasil, do baixo rio Negro até a margem esquerda do rio Amazonas. *C. a. salvini* distribui-se no sudeste da Colômbia, leste do Equador e noroeste do Peru; possui a coloração bastante escura, não apresenta colar estriado e possui

marrom uniforme na região auricular. *C. a. modulator* ocorre no leste do Peru e extremo oeste do Brasil, do sul do rio Amazonas até a margem esquerda do rio Madeira, compreendendo a margem direita do rio Solimões, rio Juruá e rio Purus; é similar a *C. a. salvini*, mas apresenta o supercílio mais extenso e a região superior do corpo é mais clara (Sharpe, 1882; Pinto, 1944; Paynter e Vaurie, 1960; Kroodsma e Brewer, 2005).

C. a. transfluvialis ocorre no sudeste da Colômbia e extremo noroeste do Brasil, ao norte do rio Amazonas até o rio Negro e margem esquerda do rio Solimões; é menor e mais claro do que a forma nominal. *C. a. interpositus* tem distribuição conhecida para o norte e centro do Brasil, na margem direita do baixo Amazonas, da margem direita do rio Madeira até a margem esquerda do rio Tapajós; também não possui colar e sua região auricular é castanha acinzentada e não castanha avermelhada. *C. a. griseolateralis* tem ocorrência na margem sul do baixo Amazonas, na margem direita do baixo Amazonas, a leste do Tapajós (margem direita); tem o colar reduzido comparado com a forma nominal e é mais cinza na região inferior do corpo. *C. a. urbanoi* ocorre no sudeste da Venezuela; possui o colar, mas é mais claro acima e abaixo do que no táxon nominal. *C. a. faroensis* de ocorrência na região do Faro e Óbidos, provavelmente oeste até a foz do rio Negro, no baixo Amazonas, Brasil; apresenta estrias brancas muito conspícuas nos ombros (Sharpe, 1882; Pinto, 1944; Paynter e Vaurie, 1960; Kroodsma e Brewer, 2005).

1.1.2. Histórico taxonômico

Cyphorhinus arada foi descrito por Hermann em 1783 como *Mirm[ornis] arada*, com base em um exemplar de Cayenne, na Guiana Francesa. Para a descrição desse táxon Hermann teve como base a espécie “*L’arada*” publicada no *Historie Naturelle, Générale et Particulière, avec, la Description du Cabinet du Roi*, de Buffon (1780). O naturalista francês Georges-Louis Leclerc, Conde de Buffon, descrevia suas espécies utilizando apenas nomes populares franceses; contemporâneo de Carl Von Liné (Linnaeus) era considerado um dos principais opositores às ideias do “pai da nomenclatura binomial” e priorizava, além da simples nomeação de novos táxons como faziam os seguidores de Linnaeus, descrições densas e detalhadas, com inclusões acerca da história natural de cada uma das espécies.

Na descrição de *L’arada*, Buffon (1778) dá grande atenção à beleza de suas vocalizações e aos seus hábitos alimentares; ele afirma que *L’arada* tem o canto mais brilhante, sons modulados em muitos tons

diferentes, mais grave do que do rouxinol, com melodia que lembra uma flauta suave. Quanto aos seus hábitos alimentares ele chama atenção ao seu hábito eventual de seguir formigas de correição, dizendo que apesar de morfologicamente ser similar, não se tratava de um papa-formigas, pois difere em seus hábitos naturais, já que empoleira-se em árvores do estrato inferior e só desce ao chão para alimentar-se de formigas e outros insetos, além de viver sozinho. Quanto aos padrões de plumagem, o autor não dedica muito espaço, dizendo que as cores da plumagem de *L'arada* não correspondem à beleza de seu canto.

O espécime de Buffon é ilustrado por F. N. Martinet nas “*Planches enluminées de l'Histoire Naturel des Oiseaux*”, no. 706, Figura 2 sob a denominação de “*Musicien de Cayenne*” (Daubenton, 1767-1782); nessa ilustração observa-se claramente o colar estriado preto e branco, a garganta e o peito de coloração marrom alaranjada brilhante, o ventre castanho amarelado claro, os flancos ocre, mas não estão evidentes as colorações distintas da cabeça, dorso e supra-caudais, observa-se apenas uma coloração uniforme nessas áreas (Figura 2).

Figura 2: Ilustração de F. N. Martinet presente nas “*Planches enluminées de l'Histoire Naturel des Oiseaux*” de Daubenton, 1767-1782

Em 1838, D’Orbigny descreve o táxon *Cyphorhinus arada modulator*, da região de Yuracares, Bolívia, como *Thryothorus modulator*, citando que é fácil perceber que esta espécie difere essencialmente de *L'arada* (*Cyphorhinus arada*) pela coloração uniforme, falta de estrias negras e brancas no pescoço e na região superior das costas e pelo seu tamanho maior. Outras características citadas por ele para descrever a

espécie são a coloração marrom escura da região superior do corpo; a fronte, o supercílio, a garganta e o peito castanho avermelhado, e a região inferior do corpo e as rêmiges serem castanho escuro. *Sarochalinus rufogularis* é descrito para a região leste do Peru, por Des Murs (1856); essa espécie foi descrita para uma região dentro da distribuição de *C. a. modulator*; a descrição das características diagnósticas da espécie se aproxima muito dos caracteres apontados por D'Orbigny (1838) em sua descrição. Des Murs também cita que a ave mais próxima de sua espécie é *Arada* (*Cyphorhinus arada*), delimitando as mesmas características que os diferenciam já apontadas por D'Orbigny, afirmando ainda que haveria essas apenas duas espécies com tais características similares.

Sharpe (1882), em seu Catálogo de Aves do Museu Britânico descreve *Cyphorhinus salvini* (= *Cyphorhinus arada salvini*) para a região do rio Napo no Equador, dizendo que este táxon novo substituiria *modulator* no Equador. Ele faz uma descrição detalhada do espécime em que as principais distinções do táxon anterior estão na coloração da região auricular marrom escura, com poucos indícios de castanho avermelhado e na listra castanho amarelado que se estende dos dois lados do pescoço logo acima da região auricular.

Ridgway (1888) descreve, para o baixo Amazonas, *Cyphorhinus griseolateralis* (= *C. a. griseolateralis*), caracterizado por ser próxima a forma *salvini*, porém é muito mais cinza, a porção posterior da estria superciliar branca, os lados do pescoço são cinza, peito e ventre são esbranquiçados e opacos, a asa e o tarso são menores e a cauda é mais comprida.

Em 1932, Todd descreve três subespécies de *Leucolepis modulator*: *L. m. rutilans*, *L. m. transfluvialis* e *L. m. interpositus*. *L. m. rutilans* foi descrito com a distribuição conhecida apenas para a localidade tipo, São Paulo de Olivença, sendo considerado próximo a *rufogularis*, mas é menor em média e tem a coloração geral do corpo mais escura, mais castanho avermelhado. Já *L. m. transfluvialis* foi descrito para a margem norte do Amazonas, a oeste do rio Negro e também é similar à *rufogularis*, mas é menor com a coloração geral mais clara e menos avermelhada. Na margem sul do Amazonas, *Leucolepis modulator interpositus*, ocorre a leste do rio Tapajós até oeste do rio Madeira, e apresenta coloração de plumagem e tamanho similar à *transfluvialis*, mas tem o abdome mais acinzentado, o crisso é castanho avermelhado e os flancos amarronzados em contraste com o ventre.

Os dois últimos táxons foram descritos para o complexo em 1946 por Zimmer e Phelps como *Leucolepis arada urbanoi* e *Leucolepis arada fardoensis*, ambos com características próximas a forma nominal, com a presença do colar estriado preto e branco. *Leucolepis arada urbanoi* é o mais próximo da forma nominal, sendo que é menos castanho avermelhado, é mais oliváceo nas costas e flancos e mais esbranquiçado no abdome, com a distribuição conhecida apenas para as montanhas de Ptari-tepui, em Kabanayen, rio Curuá e montanhas de Ymaitaca, na Venezuela. Já *L. a. fardoensis*, apresenta o dorso distintamente mais claro, píleo usualmente mais claro e abdome mais esbranquiçado; com a distribuição ainda mais restrita, apenas na região de Faro e Óbidos na margem norte do rio Amazonas.

Desde a descrição de *L'arada* de Buffon, diversos táxons foram descritos, diferentes tratamentos taxonômicos foram adotados e dependendo do autor, diversas hipóteses de relacionamento entre os táxons foram levantadas. *Cyphorhinus phaeocephalus* foi considerado coespecífico de *C. arada* nos catálogos de Paynter e Vaurie (1960) e de Schauensee (1966, 1970), no entanto a maioria dos autores seguiu Hellmayr (1934; e.g. AOU, 1983 e Ridgely e Tudor, 1989), que preferiu manter esses dois táxons como espécies distintas, embora não existam dados publicados que suportem nenhum desses tratamentos. São considerados superespécies pela AOU (1983), sendo que Paynter e Vaurie (1960) e Sibley e Monroe (1990) também incluíram a espécie *C. thoracicus* nessa superespécie.

Sharpe (1882) em seu Catálogo de Aves do Museu Britânico tratou os táxons *modulator* e *salvini* como espécies plenas, ou seja, não subordinadas a *C. arada*. O táxon *griseolateralis* também foi descrito (Ridgway, 1888) independente de *C. arada*.

A descrição do táxon *rufogularis* por Des Murs gerou grande controvérsia entre os autores, Hellmayr (1910) considera os táxons *modulator* e *rufogularis*, como subespécies distintas subordinadas à *Leucolepis modulator*, espécie plena independente de *Leucolepis arada*. No entanto, em 1934, Hellmayr modifica tal classificação, ele subordina todos os táxons descritos até então à *Leucolepis arada*, com o táxon *rufogularis* dado como sinônimo de *Leucolepis arada modulatrix* (= *modulator*); segundo Hellmayr a distinção entre *modulator* e *rufogularis* é difícil de ser mantida, pois os caracteres são instáveis, as aves do Peru (supostamente *rufogularis*) aparentam ser mais escuras na região posterior, com a região castanha avermelhada da gula se estendendo mais abaixo, enquanto que a região superior observa-se um marrom mais escuro, o que o aproxima de *salvini*. Ele chega à conclusão de que *rufogularis* é um intermediário de uma

forma geograficamente reconhecível, que pode ser determinado por uma série muito maior do que está disponível para sua análise, ou seja, estudos posteriores, utilizando séries maiores, seriam necessários para avaliar a real validade do táxon *rufogularis*.

Quando Todd (1932) descreve as três novas subespécies de *Leucolepis modulator*, ele distingue seis subespécies dessa espécie. Ele propõe *L. m. modulator*, *L. m. salvini*, *L. m. rufogularis*. Para Todd (1932), os espécimes de São Paulo de Olivença (*rutilans*) são claramente diferentes da série do Purus, que foram identificados como *rufogularis*. No Catálogo de Aves do Brasil, Pinto (1944), afirma seguir Todd (1932) e também listou duas espécies do gênero *Cyphorhinus* para o Brasil: *Leucolepis arada* e *Leucolepis modulator*, considerando os táxons *transfluvialis*, *interpositus*, *rufogularis* e *griseolateralis* como coespecíficos de *L. modulator*, e que *L. m. modulator* não ocorre no Brasil. No entanto, ele discorda de Todd quanto à validade do táxon *rutilans*; para ele um táxon descrito com base em apenas dois exemplares de São Paulo de Olivença, na margem direita do baixo Solimões, teria uma validade bastante problemática, já que em sua análise dos espécimes de Tefé, que situa-se um pouco mais a leste, revelou que estas possuem caracteres coincidentes com as aves do Peru (*rufogularis*).

Entretanto, no artigo de Zimmer e Phelps (1946), a classificação proposta por Hellmayr (1934) volta a ser seguida, e todas as formas descritas são coespecíficas de *Leucolepis arada*, sem aceitar *Leucolepis modulator* como espécie plena e considerando válido *rufogularis* como subespécie de *L. arada*. Já no catálogo de Paynter e Vaurie (1960), publicado após a descrição de todas as subespécies de *Cyphorhinus arada*, eles subordinam à *Cyphorhinus arada* todas as subespécies já descritas, além das subespécies descritas de *Cyphorhinus phaeocephalus*; nesse tratamento taxonômico há a sinonimização de *rutilans* à *modulator* e não há qualquer menção quanto à validade de *rufogularis*.

Essa tendência de agrupamento de todos os táxons como uma única espécie politípica, deflagrada por Hellmayr (1934) e estabilizada por Paynter e Vaurie (1960), foi seguida pela maioria dos autores subsequentes, e mantém-se até hoje (e.g. de Schauensee, 1966, 1970; Kroodsmá e Brewer, 2005; Ridgely e Tudor, 2009), assim como a sinonimização de *rufogularis* e *rutilans* à *modulator*. Contudo, tais tratamentos taxonômicos foram propostos sem que uma análise taxonômica mais aprofundada fosse conduzida. O próprio Hellmayr (1934) chama a atenção para a necessidade de análise de séries maiores de espécimes para suportar decisões taxonômicas a respeito da validade de algumas formas descritas.

Atualmente, sugere-se que as formas do nordeste da Amazônia provavelmente representem uma espécie distinta das formas do oeste e sul (Kroodsma e Brewer, 2005). Whittaker (2009) também notou que as diferenças vocais entre as subespécies sugerem que mais de uma espécie possa estar envolvida nesse complexo. Apesar de tais especulações nenhum trabalho formal foi realizado e a utilização de vocalizações nunca foi considerada.

1.1.3. O problema do conceito de espécie

Os táxons alocados no complexo *Cyphorhinus arada* são atualmente reconhecidos sob o Conceito Biológico de Espécie (*Biological Species Concept* - BSC), definido como um grupo de populações naturais intercruzantes, isoladas reprodutivamente de outros grupos (Mayr, 1942). Uma consequência disso é que populações que são capazes de se hibridizar podem ser consideradas como subespécies (Silveira e Olmos, 2007). O BSC não é capaz de propor critérios objetivos para verificar se duas populações alopátricas são coespecíficas (Cracraft, 1983; McKittrick e Zink, 1988). Durante muito tempo os esforços dos taxonomistas estiveram direcionados para a caracterização de “novas” subespécies (Wilson e Brown 1953) e com isso criação de novas subespécies tornou-se algo indiscriminado (Monroe, 1982). Segundo Barrowclogh (1982) a ausência de estudos intensivos sobre variação geográfica torna a denominação trinomial injustificável.

Em oposição ao BSC, o Conceito Filogenético de Espécie (*Phylogenetic Species Concept* – PSC), afirma que uma espécie é definida como o menor grupo de indivíduos diagnosticável, que possuam um padrão de ancestralidade e descendência (Cracraft, 1983). Assim, se duas populações forem diagnosticáveis, elas poderão ser reconhecidas como duas espécies filogenéticas distintas (Cracraft, 1989). Sob este paradigma, fica implícita a invalidação da categoria subespecífica (McKittrick e Zink 1988).

Segundo de Queiroz (1998), todos os conceitos de espécie propostos até o momento são variações de um único conceito, uma vez que todos eles explicita ou implicitamente consideram espécies segmentos de linhagens evolutivas de níveis populacionais. As diferenças conceituais que entre o BSC e o PSC, dizem respeito apenas à ênfase que cada um deles coloca em diferentes fenômenos que acompanham o processo de cladogênese, não consistindo, contudo, em um conflito com relação ao tipo de entidade ao qual eles se referem como “espécie” (Aleixo 2007); ou seja, quando é possível fazer a diagnose entre populações distintas elas já passam a ser reconhecidas como entidades distintas tanto pelo BSC quanto pelo PSC; a

diferença é que o BSC as denomina subespécie, enquanto o PSC as denomina espécie. Entretanto, independente do conceito adotado, faz-se necessária uma avaliação objetiva dos táxons para se determinar aqueles que realmente se constituem linhagens distintas daqueles que são meras variações sem qualquer valor taxonômico.

Portanto, ao invés de “conceitos” de espécie, de Queiroz (1998) advoga que o BSC e o PSC, constituem critérios distintos e alternativos para a definição de espécie dentro de um mesmo conceito unificado de espécie, batizado por ele de Conceito Filético Geral de Espécie (CFGE). Para entender a nova terminologia proposta por de Queiroz (1998) deve-se considerar o extenso componente temporal do processo de cladogênese que, no nível micro evolutivo, culmina com a produção de espécies cujos genomas não mais se misturam (Aleixo, 2007).

A eliminação da categoria subespecífica permite um conhecimento mais refinado sobre a biodiversidade, proporcionando uma base mais sólida não somente para os estudos de sistemática, mas também em outras áreas como biogeografia e conservação (Raposo, 2001). A aplicação de conceitos mais objetivos tem levado a um aumento da diversidade de aves do Brasil, onde vários táxons alopátricos e diagnosticáveis já estão descritos e estão ocultos sob nomes subespecíficos (Silveira e Olmos, 2007; Oppenheimer e Silveira, 2009).

1.2. Objetivos

Como esse complexo nunca foi rigorosamente revisado, o objetivo desse trabalho é revisar a taxonomia do complexo *Cyphorhinus arada* com base em caracteres morfológicos e vocais para delimitar quais são as unidades válidas.

1.3. Material e Métodos

1.3.1. Morfologia

1.3.1.1. Espécimes examinados

Na análise morfológica foram utilizados 515 espécimes depositados em via seca (peles) nos principais museus brasileiros e estrangeiros, compreendendo todos os táxons reconhecidos do complexo

Cyphorhinus arada. No Brasil, foram estudados espécimes depositados nas seguintes coleções: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo, SP), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG, Belém, PA). No exterior, foram analisadas peles as seguintes instituições: American Museum of Natural History (AMNH, Nova York, USA) e do Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago, USA).

Foram analisadas somente por fotografias em alta resolução 109 espécimes, do total de 515, estas fotos foram enviadas por meio de colaboradores e os espécimes estavam alocados nas seguintes instituições: Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA, Manaus, AM), Colección Ornitológica de H. Phelps (COP, Caracas, Venezuela), Smithsonian Institution National Museum of Natural History (USNH, Washington D. C., USA), Carnegie Museum of Natural History (CMNH, Pittsburgh, USA), Instituto Alexander Von Humboldt Colección de Ornitología (IAVH, Bogotá, Colômbia), Museo de Historia Natural da Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM, Lima, Peru), Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris, França) e Natural History Museum (BMNH, Tring, Reino Unido). Essa amostragem é capaz de contemplar toda a distribuição do complexo *Cyphorhinus arada*, sendo que cada táxon reconhecido apresentou uma amostragem bastante representativa, tanto relacionada com o número de indivíduos quanto à diversidade de localidades (tabela 1). Pode-se considerar que esta amostragem é suficientemente abrangente em termos de espécimes, de localidades e de táxons para que a presente análise seja desenvolvida.

Além dos espécimes do complexo *Cyphorhinus arada*, as outras espécies do gênero foram examinadas com o objetivo de se compreender melhor as variações morfológicas presentes no gênero para se testar se caracteres morfológicos externos são capazes e verificar a identidade do complexo *Cyphorhinus arada* frente ao complexo *Cyphorhinus phaeocephalus*, já que muitas controvérsias quanto a separação dessas duas espécies foram geradas ao longo da história taxonômica do grupo (*e.g.* Paynter e Vaurie, 1960). Todas as subespécies que compõem o gênero foram analisadas, totalizando 91 espécimes do complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* e 66 espécimes do complexo *Cyphorhinus thoracicus*, presentes nas coleções do American Museum of Natural History (AMNH, Nova York, USA), do Field Museum of Natural History (FMNH, Chicago, USA) e do Carnegie Museum of Natural History (CMNH, Pittsburgh, USA).

1.3.1.2. Coloração de plumagem

Cada espécime foi analisado de maneira qualitativa quanto aos padrões de coloração de plumagem com a finalidade de se investigar a variação dentro da distribuição geográfica dos componentes do complexo *C. arada*. A discriminação de cores foi realizada de maneira padronizada e comparativa, cada padrão de coloração identificado era enquadrado nos catálogos de cores de Munsell (1994) e Smithe (1975). Foram consideradas para estudo as principais regiões do corpo, totalizando 21 caracteres quantitativos selecionados: presença de colar estriado, cor da fronte, cor do píleo, cor da nuca, cor da região auricular, cor da estria superciliar, cor dos lados do pescoço, cor do mento, cor da garganta, cor do peito, cor do ventre, cor dos flancos, cor do dorso, cor do uropígio, cor da asa, cor das barras das asas, cor das coberteiras superiores da asa, cor das supra-caudais, cor da cauda, cor das barras da cauda e cor do crisso, que historicamente são consideradas como variáveis e importantes sob o ponto de vista taxonômico.

1.3.1.3. Caracteres morfométricos

Para o estudo dos dados morfométricos (análise quantitativa) todos os espécimes que puderam ser analisados pessoalmente foram medidos de acordo com Baldwin *et al.* (1931), com o auxílio de um paquímetro digital (precisão 0,01 mm) e de uma escala milimetrada (precisão de 1 mm). Se eventualmente o espécime apresentasse algum problema que comprometesse a precisão da medição de algum caráter (*e.g.* bico quebrado ou aberto, cauda com as retrizes desgastadas, tarso quebrado, etc.), a mensuração desse caráter foi imediatamente descartada. Os caracteres utilizados estão explicados em detalhes abaixo e esquematizados na Figura 3.

Comprimento do Cúlmen exposto: medida obtida em linha reta a partir da base do Cúlmen até sua extremidade. Obtida com paquímetro.

Largura do bico: medida obtida na base do cúlmen, na região das narinas, a medição é realizada de maneira a adquirir a maior largura do bico de cada espécime. Obtida com paquímetro.

Altura do Bico: também obtida na base do cúlmen, nas proximidades das narinas, e corresponde a soma das alturas das maxilas superior e inferior. Obtida com paquímetro.

Comprimento da asa: mensuração do comprimento da asa esquerda dos espécimes por meio da utilização de uma escala milimetrada. Medida realizada a partir da inserção as rêmiges primárias, no encontro, até a extremidade da rêmige primária mais extensa, evitando-se o nivelamento ou o achatamento da região mantendo-se sua forma original.

Comprimento da cauda: feita com o auxílio de uma escala milimetrada, a partir da base até a extremidade das retrizes centrais.

Comprimento do tarsometatarso: sua mensuração, feita com um paquímetro, foi realizada a partir do ponto médio da junção entre a tíbia e a parte posterior do metatarso até a última escama presente na porção anterior do metatarso.

Figura 3: Esquema das medições dos caracteres morfométricos. A- comprimento do cúlmen exposto; B- Altura do bico; C- Largura do bico; D- Comprimento da asa; E- Comprimento da cauda; F- Comprimento do tarsometatarso. Adaptado de Baldwin *et al.* (1931).

Posteriormente à coleta de dados, foi feito uma análise estatística dos valores obtidos com o objetivo de complementar a descrição dos táxons e verificar se há entre eles diferenças morfométricas significativas. Toda a análise estatística foi realizada com o auxílio dos programas GraphPad Prism 5 (GraphPad Software, Inc.), SPSS 13.0 (Lead Technologies, Inc.) e BioEstat 5.0. O nível de significância (α) adotado para todos os testes foi de 5% ($p= 0,05$) e os indivíduos jovens foram excluídos da análise.

Primeiramente uma análise descritiva foi realizada através do cálculo da média, desvio padrão, variância e amplitude. Após esta etapa, os resultados provenientes dos dados morfométricos foram testados quanto à distribuição normal (teste de D'Agostino-Pearson) e homogeneidade de variâncias (teste-F). Para testar a existência de dimorfismo sexual dos caracteres morfométricos foi aplicado o Teste-t de *Student* e o teste de análise de variância de um critério (*One-way ANOVA*) foi realizado para avaliar se há diferenças entre os táxons; quando os resultados apontaram que há táxons que diferem entre si foi aplicado o teste de Tukey HSD com finalidade de verificar quais os pares de táxons que possuem diferenças significativas entre si. Quando as amostras não atendiam as premissas de distribuição normal e homogeneidade de variâncias testes não-paramétricos foram realizados, os testes de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis, e Teste de Dunns em substituição ao teste-t, à ANOVA e ao teste de Tukey HSD, respectivamente.

Além disso, foi realizada uma análise multivariada, a Análise de Componentes Principais (PCA). Análises desse tipo são capazes de reduzir as variáveis utilizadas, que neste estudo foram seis, a dois componentes principais, esses dois componentes são então plotados em gráfico bidimensional para permitirem uma fácil visualização da existência ou não de uma distinção entre os táxons no espaço morfométrico.

1.3.2. Dados geográficos

Os mapas de distribuição dos espécimes analisados foram construídos considerando-se as coordenadas das localidades presentes nas etiquetas, quando não estavam presentes, principalmente nos espécimes mais antigos, estas foram adquiridas por meio da consulta aos Gazetteers ornitológicos do Brasil (Paynter e Traylor, 1991) e seu complemento (Vanzolini, 1992), da Venezuela (Paynter, 1982), da Colômbia (Paynter, 1997), das Guianas (Stephens e Traylor, 1985), da Bolívia (Paynter, 1992), do Peru (Stephens e Traylor, 1983) e do Equador (Paynter, 1993). Quando as coordenadas não eram encontradas nessas obras eram consultados *sites* de dados geográficos (e.g. <http://www.fallingrain.com> e <http://www.bngb.ibge.gov.br/bngb.php>) e o aplicativo Google Earth.

Todos os mapas aqui apresentados foram elaborados no programa Quantum Gis 1.7.4, disponível gratuitamente no *site* <http://www.qgis.org/>. Os pontos plotados nos gráficos de distribuição são somente

daqueles espécimes que possibilitaram a identificação inequívoca de qual táxon pertenceriam e do ponto exato de sua localidade, espécimes cujas etiquetas não constavam sua localidade precisa (*e.g.* Brasil, Amazonas) foram descartados. Para complementar os dados de distribuição foi realizada uma exaustiva busca bibliográfica e a consulta de *websites* de compartilhamento de fotos e gravações de aves feito por ornitólogos e observadores de aves, como o www.wikiaves.com.br e ibc.lynxeds.com.

1.3.3. Vocalizações

Foram utilizadas 146 vocalizações pertencentes a todas as subespécies atualmente reconhecidas de *C. arada* (tabela 2). As vocalizações foram obtidas na biblioteca de sons naturais Macaulay, da Universidade Cornell, Ithaca, NY (MLS); no *site* Xeno-canto América (<http://www.xeno-canto.org/>); no arquivo sonoro da seção de aves do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e por meio da colaboração de colegas.

O exame das vocalizações teve como objetivo verificar se a variação e diagnose vocal entre os táxons agrupados na espécie biológica *C. arada* é consistente com aquela revelada pelas análises de caracteres independentes como a morfologia, ou seja, o principal foco da análise foi constatar se cada uma das unidades evolutivas identificadas por meio da morfologia também apresentavam diagnoses vocais. Além disso, procurou-se descrever o repertório vocal do complexo *Cyphorhinus arada*, dando atenção especial as diferenças reconhecíveis capazes de evidenciar padrões e tendências de cada uma das unidades evolutivas morfologicamente diagnosticáveis.

As gravações foram analisadas de maneira quantitativa e qualitativa através de sonogramas, também chamados de espectrogramas. Um sonograma representa um gráfico em que são plotados a frequência do som no eixo y e o tempo no eixo x e a amplitude (quantidade de energia ou intensidade do som) de cada frequência em cada instante pode ser identificada por meio de cores mais ou menos intensas (Charif *et al.*, 2010). Oscilogramas, gráficos que plotam a intensidade de energia no eixo y e o tempo no eixo x, também foram utilizados, mas de maneira complementar para a melhor visualização de aspectos temporais do som. Sonogramas e oscilogramas foram produzidos com o uso do *software* Raven 1.4

(www.birds.cornell.edu/raven; Charif *et al.* 2010). Todos os sonogramas foram gerados com as seguintes configurações: Window = Hamm, 3dB Filter Bandwidth = 124 HZ , DFT size = 512.

Os caracteres utilizados foram inferidos com base no formato e espaçamento das frases, sílabas e notas dos sonogramas (Vielliard, 1990). Todas as gravações tiveram seus sonogramas analisados qualitativamente; entretanto, apenas aquelas que apresentaram uma boa qualidade e boa visualização dos elementos da vocalização foram submetidas à análise quantitativa, quando era identificado que a gravação representava indivíduos cantando em duetos ela também era descartada da análise quantitativa, pois a sobreposição das notas emitidas por dois indivíduos torna impossível a individualização de cada uma no sonograma.

Pela grande variabilidade individual observada e dificuldade comparativa entre os sonogramas um grande número de caracteres foi necessário para análise, a base de comparação foi cada frase emitida e reconhecível nos sonogramas construídos. Uma nota foi definida como um traço contínuo no sonograma sem interrupção maior que 10 milissegundos (Nelson, 1989), e cada frase foi reconhecida como um conjunto de notas que se repete o longo do canto. Devido ao complexo arranjo de notas durante o canto e para minimizar os efeitos da distorção ambiental, como a reverberação, foram analisadas quantitativamente de duas a cinco frases consecutivas de cada gravação individual (adaptado de Cadena e Cuervo, 2010).

Dessa forma, os seguintes parâmetros quantitativos foram mensurados nos sonogramas referentes a cada frase, sempre com referência ao harmônico fundamental: frequência máxima, frequência mínima, frequência de pico (frequência de maior amplitude na frase), duração total, número de notas, ritmo (número de notas por segundo), duração mínima de nota, duração máxima de nota, número de frases diferentes em um minuto, intervalo entre cada frase e número de notas por segundo no trinado (quando presente). Caracteres qualitativos também foram relevantes na análise, a sequência de frases em 1 minuto foi utilizada para inferir a versatilidade de cada indivíduo, foram considerados imediatamente versáteis quando os tipos frase são rapidamente trocados (ABCDDAAC), eventualmente versáteis, quando o tipo de frase repete muitas vezes antes de trocar por outro (AAAABBBB), e como não versáteis quando um único tipo de frase é repetido (AAAAAAA) (adaptado de Ready e Weary, 1992), além disso, foi importante para as análises a constatação da presença de trinados nos sonogramas.

Após a coleta de dados quantitativos também foi realizada uma análise estatística dos dados obtidos similar àquela realizada com os caracteres morfométricos. As variáveis foram submetidas a testes estatísticos, ao teste de normalidade e homogeneidade de amostras, ao teste ANOVA e a posteriori Teste de Tukey HSD, a fim de detectar diferenças significativas consistentes com a variação geográfica.

1.3.4. Análise dos dados e determinação de espécies

Para a análise dos caracteres, foram desconsideradas as identificações das etiquetas dos espécimes de museus, assim como nos dados das gravações. Os exemplares estão foram agrupados de acordo com caracteres morfológicos e de vocalização consistentemente diagnosticáveis em Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs), e cada UTO ao final da análise corresponde a uma espécie válida. As diagnoses das UTOs foram comparadas com as diagnoses já propostas por outros autores e, assim, verificou-se a validade dos táxons descritos.

O principal critério utilizado para a definição das UTOs e, conseqüentemente, delimitação das espécies foi a diagnosticabilidade das populações, considerando-se que caracteres que apresentam estados distintos em duas supostas espécies (caracteres diagnósticos) representam indícios de que ocorreu um acúmulo de diferenças genéticas no decorrer de um período em que fluxo gênico foi reduzido ou ausente, e assim poder-se-ia concluir que houve uma separação entre linhagens evolutivas (Helbig *et al.*, 2002). Este princípio é mesmo utilizado no Conceito Filogenético de Espécie (Cracraft, 1983) e no Conceito Filético Geral de Espécie (CFGE; de Queiroz, 1998) que foram explorados na seção 1.7.

1.4. Resultados

1.4.1. Análise morfológica (qualitativa)

Dos 21 caracteres morfológicos qualitativos selecionados, apenas 15 demonstraram-se informativos. Os caracteres aqui expostos foram utilizados apenas para sugerir agrupamentos consistentes dentro do complexo e para fornecer diagnoses para a delimitação das UTOs. Na construção da filogenia, esses caracteres foram utilizados e novos caracteres foram adicionados, assim como sua a codificação.

C1: Presença do colar estriado: três estados bem definidos puderam ser identificados para descrever a variação desse caráter: **(1) Sim**, **(2) Não**, **(3) Parcialmente** (Figura 4). Este caráter foi considerado bastante informativo e apresentou grande coerência geográfica, como pode ser observado na Figura 5. Indivíduos com colar estriado completo estão distribuídos apenas na margem norte do rio Amazonas, à margem esquerda do rio Negro chegando até a Venezuela, sem qualquer vestígio de colar estriado estão indivíduos da margem norte do Amazonas à esquerda do Negro e da margem sul até a margem esquerda do rio Tapajós. Espécimes com colar estriado parcial de coloração cinza e branco estão distribuídos apenas na margem direita do rio Tapajós até o extremo leste da Amazônia.

Figura 4: Estados encontrados em C1, presença de colar estriado. A- Sim (AMNH 284567), B- não (AMNH 407238), C- parcialmente (AMNH 287680).

Figura 5: Distribuição dos estados relacionados à presença do colar estriado

C2: Cor da frente: foi possível diagnosticar cinco estados distintos desse caráter: **(1) Vermelho escuro** (2.5YR 3/6), **(2) Vermelho** (2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6), **(3) Marrom amarelado** (10YR 5/8), **(4) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(5) marrom acanelado** (7YR 4/4) (figura 6). É possível observar que o padrão de coloração da região da frente também obedece a certa coerência geográfica (figura 7) e por isso também foi considerado como um caractere informativo. O estado 1 (vermelho escuro) detém um padrão de distribuição bem definido, somente nos espécimes da margem norte do rio Amazonas, à margem esquerda do rio negro chegando até a Venezuela. O estado 2 (vermelho), tonalidade um pouco mais claro que anterior, apresentou uma distribuição bastante ampla na margem norte e sul do rio Amazonas, chegando até o rio Xingu e ao extremo leste da Amazônia. Nota-se que os padrões de colorações dos estados 1 e 2 são predominantes entre os espécimes do complexo *Cyphorhinus arada*. O estado 3 (marrom amarelado) e 4 (vermelho amarelado) foram identificados em poucos indivíduos da margem sul do rio Amazonas; como são colorações próximas e mais pálidas do que os padrões anteriores, essas divergências podem ser atribuídas a fatores como variações individuais dentro da população, perda de coloração devido à idade da pele ou a idade do espécime. Outros

dois indivíduos apresentaram o estado 5 (marrom acanelado), mesmo padrão de coloração da nuca e do dorso, o que deixa a região dorsal com uma coloração uniforme; como esse padrão não é observado em outros espécimes é certo que ele represente variações individuais.

Figura 6: Comparação entre os dois estados predominantes quanto à cor da frente (C2). A- (1) vermelho escuro (2.5YR 3/6, FMNH 99621), B- (2) Vermelho (2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6, AMNH 239511).

Figura 7: Distribuição dos estados relacionados à cor da frente.

C3: Cor do píleo: foram obtidos seis estados distintos para o padrão de coloração do píleo: **(1) Vermelho escuro** (2.5YR 3/6), **(2) Vermelho** (2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6), **(3) Vermelho** (2.5YR 4/8) e **Marrom acanelado** (10YR 5/8), **(4) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(5) marrom acanelado** (7YR 4/4) (figura 8). Observando o mapa (Figura 9) percebe-se que a distribuição dos padrões de coloração se aproxima daquele encontrado na cor da frente. Novamente, em grande parte dos espécimes da margem norte do rio Amazonas, à esquerda do rio Negro, reconhece-se um padrão de coloração distinta dos demais, o padrão 1, com apenas uma exceção. Na região a leste do Negro e sul do rio Amazonas, até o rio Xingu e extremo leste da Amazônia parecem predominar dois padrões de coloração próximos, o 2 e o 3, em que a única diferença é a mistura do marrom acanelado ao vermelho. Enquanto o estado 2 predomina em grande parte da distribuição desse complexo, no interflúvio Madeira-Tapajós o padrão de coloração observado em grande parte dos espécimes é o 3 em que a coloração avermelhada mistura-se com marrom acanelado da nuca e do dorso, indicando que a extensão do vermelho da cabeça é limitada nesses indivíduos. Os outros padrões de coloração (4, 5 e 6) ocorrem de maneira esparsa ao longo da distribuição, sem coerência visível, o que podem ser resultado de variação individual.

Figura 8: Comparação entre os três estados predominantes quanto à coloração do píleo (C3). A- (1) Vermelho escuro (2.5YR 3/6, FMNH 99621), B- (2) Vermelho (2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6, AMNH 239511), C- (3) Vermelho e Marrom acanelado (2.5YR 4/8 e 10YR 5/8, AMNH 309599).

Figura 9: Distribuição dos estados relacionados à cor do píleo.

C4: Cor da nuca: foram encontrados três padrões de coloração distintos para esse caráter: **(1) Castanho** (1.0YR 3/5), **(2) Marrom acanelado** (7YR 4/4), **(3) Vermelho tijolo** (1.1YR 3.3/5) (Figura 10). Esse caráter diferencia-se um pouco dos anteriores, já que é possível detectar a predominância de apenas dois padrões (Figura 11), castanho e marrom acanelado, com uma pequena sobreposição. O estado 1, ocorre apenas ao norte do Amazonas e esquerda do rio Negro; pode-se concluir que o estado 1 é exclusivo dessa região. O estado 2 aparece em quase toda a área de distribuição do complexo, porém na área citada anteriormente a concentração de espécimes que apresentam o padrão marrom acanelado é mais baixa, com o predomínio do estado 1. O estado 3 (vermelho tijolo) aparece em apenas um indivíduo do interflúvio Madeira-Tapajós e, por isso, pode ser considerado como outra variação individual.

Figura 10: Comparação entre os dois estados predominantes relacionados à cor da nuca (C4). A- (1) Castanho (1.0YR 3/5, AMNH 501851), B- (2) Marrom acanelado (7YR 4/4, AMNH 407236).

Figura 11: Distribuição dos estados relacionados à cor da nuca.

C5: Cor da região auricular: a coloração da região auricular foi um dos caracteres mais variáveis e importantes para permitir a diagnose das UTOs, em que oito estados foram categorizados: **(1) Vermelho** (2.5YR 5/8 e 4/8) **(2) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(3) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(4) Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8), **(5) Marrom acanelado** (7YR 4/4) **com cinza** (10YR 6/2, 10YR 8/1), **(6) Marrom acanelado** (7YR 4/4) **com amarelo avermelhado** (5YR 5/8), **(7) Marrom acinzentado escuro** (10YR 4/2), e **(8) Vermelho amarelado** (5YR 5/8 e 7.5YR 5/8) **e marrom acinzentado** (10YR 4/2) (Figura 12). A distribuição encontrada (Figura 13) para a região auricular segue alguns padrões encontrados em caracteres anteriores e difere em alguns pontos. No mapa percebe-se que novamente a região a leste do rio Negro apresenta coloração distinta dos demais, o estado 3 (castanho escuro); a região do Equador pela primeira vez apresenta um padrão de coloração discordante dos demais indivíduos e exclusivo, diferente dos indivíduos a oeste do rio Madeira, a cor marrom acinzentado escuro (estado 7). Nos espécimes da margem direita do rio Tapajós a oeste predominou o estado 2 (vermelho amarelado). Como visto em outros caracteres, os espécimes que ocorrem a leste do rio Tapajós possuem um padrão de coloração diferenciado, a cor marrom acanelado com cinza, o que confirma a tendência desses indivíduos de apresentarem a coloração cinza claro em diversas regiões do corpo. Os demais padrões constatados foram encontrados em poucos espécimes sem qualquer coerência geográfica, grande parte deles são pequenas variações na tonalidade dos padrões predominantes resultantes de pequenas variações individuais.

Figura 12: Vista comparativa dos quatro estados que foram predominantes na distribuição com relação à cor da região auricular (C5). A- (2) Vermelho amarelado (5YR 5/8, AMNH 407238), B- (3) Vermelho amarelado (5YR 5/8, FMNH 99621), C- (5) Marrom acanelado (7YR 4/4) com cinza (10YR 6/2, 10YR 8/1, AMNH 287680), D- (7) Marrom acinzentado escuro (10YR 4/2, AMNH 179654).

Figura 13: Distribuição dos estados relacionados à cor da região auricular

C6: Cor da estria superciliar: a presença de estria superciliar é um caractere exclusivo do complexo *Cyphorhinus arada*, um dos que diferencia os membros deste complexo das demais espécies do gênero. Ele se comporta como um caráter multiestado, em que detectou-se quatro padrões de variação de coloração: **(1) Branca** (5Y 8/1), **(2) Amarelo claro** (5Y 7/3), **(3) Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8 e 7/8) e **(4) Castanho escuro** (7.5YR 5/8) (Figura 14). O padrão de distribuição dos caracteres (Figura 15) diferencia-se um pouco dos caracteres já apresentados, observando o mapa nota-se clara distinção entre o padrão observado a leste e a oeste da Amazônia. O estado 1, estria superciliar branca, é aquele presente nos espécimes do leste da Amazônia, contemplando os indivíduos do norte do rio Amazonas e leste do rio Negro e ao sul do rio Amazonas, a leste do rio Tapajós. Já o padrão predominante no oeste amazônico é o amarelo avermelhado (estado 3) que está presente nas demais regiões do oeste Amazônico. O estado 4 (castanho escuro) ocorre quase que exclusivamente no interflúvio Madeira-Tapajós, no entanto, ele não é o único encontrado nessa região, já que ele aparece juntamente com o estado 3, como essas colorações são relativamente aproximadas,

o estado 4 é um pouco mais escuro e menos avermelhado que 5, pode-se afirmar que trata-se de uma possível variação populacional nessa região específica.

Figura 14: Os 3 estados predominantemente encontrados com relação a cor da estria superciliar (C6).
A- (1) Branca (5Y 8/1, AMNH 128042), B- (2) Amarelo claro (5Y 7/3, AMNH 137859), C- (3) Amarelo avermelhado (7.5YR 6/8 e 7/8, AMNH 282733)

Figura 15: Distribuição dos estados relacionados à cor da estria superciliar.

C7: Cor dos lados do pescoço: região com padrão de coloração também muito variável, e importante para a construção das diagnoses das UTOs, em que oito estados foram codificados: **(1) Marrom acanelado** (7YR 4/4), **(2) Vermelho amarelado** (5YR 5/8) e **marrom acanelado** (7YR 4/4), **(3) Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8) e **marrom acanelado** (7YR 4/4), **(4) Estriado: branco** (5Y 8/1) e **preto** (5Y 2.5/1), **(5) Parcialmente estriado: Cinza** (10YR 5/1) e **branco** (5Y 8/1), **(6) Amarelo claro** (5Y 7/3) e **marrom acanelado** (7YR 4/4), **(7) Marrom acanelado** (7YR 4/4) e **castanho escuro** (7.5YR 5/8), **(8) Marrom acanelado** (7YR 4/4) e **marrom acinzentado** (10YR 5/2) (Figura 16). O mapa de distribuição abaixo (Figura 17) evidencia que a coloração do pescoço sofre grande variação, com um padrão de distribuição geográfica bem definida ao longo dos diferentes interflúvios da região amazônica. Nota-se também que a coloração marrom acanelada aparece conjuntamente com outros padrões de coloração, provavelmente por esta outra coloração estar presente em regiões próximas como a nuca e o dorso. Distribuições já encontradas em diversos outros caracteres explorados anteriormente puderam ser retomadas e padrões inéditos também foram registrados. Aqueles usualmente observados são estados distintos e consistentes para os espécimes da margem norte do rio Amazonas à esquerda do rio Negro e dos indivíduos que ocorrem a leste do rio Tapajós. Como um padrão inédito pode-se citar os espécimes que ocorrem à margem direita do rio Negro que detectou-se o predomínio de um estado distinto dos demais (estado 7), é possível afirmar que essa cor de pescoço aparece somente nessa região, apesar de similar aos estados 2 e 7, este diferencia-se por ser menos avermelhado e mais amarronzado. Outro padrão pouco recorrente foi a coloração diferenciada dos indivíduos do interflúvio Madeira-Tapajós, a presença de apenas marrom acanelado (estado 1) em grande parte dos espécimes analisados, o estado 8 está presente em alguns dos indivíduos dessa região, indicando que a coloração acinzentada também pode estar presente nesse interflúvio, o estado 1 também foi identificado nos indivíduos do Equador e sudoeste da Colômbia. Nos indivíduos que ocorrem a oeste do rio Madeira, registrou-se outro padrão de coloração distinto das demais regiões, o estado 2 (vermelho amarelado e marrom acanelado), apesar de similar ao estado 7, este diferencia-se por mais claro e avermelhado.

Figura 16: cinco principais estados identificados quanto à cor dos lados do pescoço (C7). A- (1) Marrom acanelado (7YR 4/4, AMNH 282733), B- (2) Vermelho amarelado (5YR 5/8,) e marrom acanelado (7YR 4/4, AMNH 407238), C- (4) Estriado: branco (5Y 8/1) e preto (5Y 2.5/1, FMNH 99621), D- (5) Parcialmente estriado: Cinza (10YR 5/1) e branco (5Y 8/1, AMNH 287680), E- (7) Marrom acanelado (7YR 4/4) e castanho escuro (7.5YR 5/8, CMNH 98216).

Figura 17: Distribuição dos estados relacionados à cor dos lados do pescoço.

C8: Cor do mento e garganta: a cor da região do mento e da garganta foi observada de maneira uniforme, sem qualquer variação e, por isso, foram analisados em um único caráter, que apresentou cinco estados de variação: (1) Castanho escuro (7.5 YR 5/8), (2) Vermelho escuro (2.5YR 4/8), (3) Vermelho amarelado

(5YR 5/8), **(4) Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8) e **(5) Vermelho amarelado** (5YR 5/8) e **branco** (5Y 8/1) (Figura 18). O mapa de distribuição dos estados (Figura 19) demonstra que, apesar de terem sido codificados cinco estados diferentes para esse caráter, apenas dois deles predominaram (1 e 3) nos indivíduos analisados, os outros estavam presentes em uma quantidade pequena de espécimes sem qualquer padrão de distribuição evidente. A distribuição dos estados verificada no mapa, demonstra que este caráter segue o mesmo padrão de distribuição do estado 6 (cor da estria superciliar), em que observa-se clara distinção entre a cor identificada nos espécimes que ocorrem a leste e a oeste da Amazônia. Ao norte do rio Amazonas, a partir da margem esquerda do rio Negro e ao sul do rio Amazonas, da margem direita do rio Tapajós até o extremo leste da Amazônia o estado predominante foi a coloração castanho escuro (estado 1), já no restante da distribuição, a maioria dos espécimes, detém a cor vermelho amarelado (estado 3). Apesar de esses estados divergirem de maneira sutil, os estado 1 caracteriza-se por ser menos avermelhado e mais pálido do que o estado 3. Em alguns indivíduos, uma variação diferente fora identificada, a presença e penas brancas na garganta, provavelmente essa variação ocorre devido a mutações individuais, como o leucismo.

Figura 18: Comparação entre os dois estados mais presentes na distribuição com relação à cor do mento e garganta (C8). A- (1) Castanho escuro (7.5 YR 5/8, FMNH 99621), B- (3) Vermelho amarelado (5YR 5/8, FMNH 457533).

Figura 19: Distribuição dos estados relacionados à cor do mento e da garganta.

C9: Cor do peito: caráter que apresentou grande variabilidade de padrões de colorações identificados, em que 8 estados foram codificados: (1) **Castanho escuro** (7.5 YR 5/8), (2) **Vermelho escuro** (2.5YR 4/8), (3) **Vermelho amarelado** (5YR 5/8), (4) **Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8 e 5YR 6/8), (5) **Marrom acinzentado** (10YR 5/2), (6) **Marrom amarelado** (10YR 5/6), (7) **Cinza amarronzado claro** (10YR 6/2 e 5/2) e **Castanho escuro** (7.5 YR 5/8), (8) **Marrom muito claro** (10YR 7/3) com **castanho escuro** (7.5 YR 5/8) (Figura 20). No mapa (Figura 21), apesar da grande quantidade de estados que pôde ser identificada, a distribuição dos estados é bastante próxima da coloração do mento e garganta, com uma variabilidade maior em regiões específicas. Novamente, a distinção entre o leste e o oeste da Amazônia é constatada. Na região leste da Amazônia temos o predomínio do estado 1 (castanho escuro), mesmo estado encontrado no caráter anterior, apesar de que nos indivíduos do sul do rio Amazonas, a leste do rio Tapajós, os padrões de coloração identificados foram bastante variáveis, isso ocorre porque nos indivíduos dessa região o peito não possui uma coloração uniforme, muitas vezes suas extremidades mistura-se com a cor do ventre, como nos

estados 7 e 8. No oeste amazônico, também predominou o a mesma coloração do presente no mento e na garganta, o estado 3, e algumas poucas variações de coloração um pouco mais clara (estado 4).

Figura 20: Vista comparativa entre os estados que predominaram com relação à cor do peito (C9). A- (1) Castanho escuro (7.5 YR 5/8, FMNH 99621), B- (3) Vermelho amarelado (5YR 5/8, 457533), C- (4) Amarelo avermelhado (7.5YR 6/8 e 5YR 6/8, AMNH 287680).

Figura 21: Distribuição dos estados relacionados à cor do peito.

C10: Cor do ventre: caráter extremamente variável e importante para a delimitação das UTOs, 9 estados de variação foram codificados: **(1) Marrom acinzentado** (10YR 5/2 e 5/3), **(2) Marrom muito claro** (10YR 7/4 e 7/3), **(3) Marrom muito claro (10YR 7/4) misturado com castanho escuro** (7.5 YR 5/8), **(4) Marrom amarelado escuro** (10YR 4/6), **(5) Marrom amarelado** (10YR 5/6 e 5/8), **(6) Cinza** (10YR 6/1), **(7) Marrom amarelado claro (10YR 6/4 e 6/6 e 6/8)**, **(8) Amarelo avermelhado (5YR 5/8 e 7.5 YR 5/8)**, **(9) Vermelho amarelado** (5YR 6/6 e 7.5 YR 6/8) (Figura 22). A grande variabilidade de estados encontrados produziu um mapa (Figura 23) que, a primeira vista parece confuso ou aleatório; no entanto, um olhar mais cuidadoso nos permite identificar padrões que outros caracteres não permitiriam. Os espécimes que ocorrem a leste do rio Madeira apresentam coloração bem distinta daqueles que estão a oeste, essa coloração marrom acinzentado (estado 1) predominante, também ocorre nos indivíduos da margem direita do rio Tapajós, já que nessa região predominam indivíduos com a coloração do ventre mais acinzentado (estado 1 e 6). No interflúvio Tapajós-Xingu, além do estado 1 que também ocorre a oeste, outras cores também foram identificadas (estados 6 e 7), contudo, a maioria deles têm em comum a presença de tonalidades acinzentadas, bastante evidente nos indivíduos, algumas vezes mais claros, outras vezes mais escuros. Outro padrão interessante foi codificado nos espécimes que ocorrem a partir da margem esquerda do rio Madeira, nele alguns indivíduos possuem o ventre marrom amarelado escuro (estado 4), outros são mais claros (estado 5) e outros mais avermelhados (estado 8 e 9); essa diferença, apesar de sutil, é visivelmente percebida, mas eles aparecem misturados com outros estados ao longo da distribuição, o que descarta a existência de uma coerência geográfica, a única que aparenta uma mínima coerência geográfica é no interflúvio Purus-Madeira, em que na maioria dos espécimes o padrão preponderante é divergente, é marrom amarelado escuro ao invés de marrom amarelado que predomina no restante da distribuição. Já na margem norte, nos espécimes que se distribuem na margem direita do rio Negro predomina a coloração marrom amarelado claro (estado 7), apesar de algumas variações; na margem esquerda a leste predomina a coloração do ventre bem mais clara, o marrom muito claro (estado 2), que aproxima-se do bege, quase branco.

Figura 22: Comparação entre os cinco principais estados identificados para a cor do ventre (C10). A- (1) Marrom acinzentado (10YR 5/2 e 5/3, AMNH 287680), B- (2) Marrom muito claro (10YR 7/4 e 7/3, FMNH 99621), C- (4) Marrom amarelado escuro (10YR 4/6, MPEG 64400), D- (5) Marrom amarelado (10YR 5/6 e 5/8, FMNH 287428), E- (7) Marrom amarelado claro (10YR 6/4 e 6/6 e 6/8, CMNH 98216).

Figura 23: Distribuição dos estados relacionados à cor do ventre.

C11: Cor dos flancos: cinco estados foram registrados nesse caráter: **(1) Marrom amarelado escuro** (10YR 4/6), **(2) Marrom amarelado** (10YR 5/6), **(3) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(4) Castanho escuro** (7.5YR 5/8 e 4/6 e 5/6), **(5) Amarelo amarronzado** (10YR 6/6) (Figura 24). Observando o mapa de distribuição dos estados (Figura 25) nota-se que o caráter cor dos flancos mantém-se bastante estável ao longo da distribuição do complexo *Cyphorhinus arada*. Apesar de seis estados terem sido padronizados, somente dois predominaram, o estado 1 (marrom amarelado escuro) e o estado 4 (castanho escuro); o primeiro estado é mais claro e amarronzado, enquanto que o segundo é mais avermelhado. O estado 1 está presente apenas nos indivíduos de distribuição a partir da margem esquerda do rio Madeira a oeste, inclusive os espécimes do Equador, sudeste da Colômbia e norte do Peru. Nas demais regiões, margem direita do Madeira a leste e margem esquerda do rio Negro a leste predomina o estado 4, com poucas exceções de coloração um pouco mais clara e amarelada; tendência que se aproxima-se àquela constata em outros caracteres já citados que separa o leste e o oeste da Amazônia, com a diferença de que nesse caso o interflúvio Madeira-Tapajós está seguindo o padrão do grupo leste ao invés do oeste, como visto nos outros casos.

Figura 24: Vista comparativa dos dois estados predominantes quanto à cor dos flancos (C11). A- (4) Castanho escuro (7.5YR 5/8 e 4/6 e 5/6, FMNH 56894), B- (1) Marrom amarelado escuro (10YR 4/6, CMNH 183899).

Figura 25: Distribuição dos estados relacionados à cor dos flancos.

C12: Cor das supra-caudais: este caráter apresentou pequena variação, com apenas três estados identificados: **(1) Vermelho escuro** (2.5YR 4/8), **(2) Vermelho amarelado** (5YR 5/8), **(3) Castanho escuro** (7.5YR 5/8 e 4/6) (Figura 26). Apesar dos três estados encontrados, a análise do mapa (Figura 27) demonstra que o estado 1 (vermelho escuro) é predominante em toda a distribuição do complexo, indicando que este estado de caráter está presente em todos os indivíduos que compõem o complexo *Cyphorhinus arada*. Os outros dois estados encontrados correspondem a raras variações na tonalidade do estado 1, que poderia apresentar-se um pouco mais escuro ou menos avermelhado.

Figura 26: Vista do padrão de coloração das supra-caudais (C12) predominante em toda a distribuição do complexo (1) Vermelho escuro (2.5YR 4/8, AMNH 300506)

Figura 27: Distribuição dos estados relacionados à cor das supra-caudais.

C13: Cor do Crisso: para este caráter foram identificados cinco padrões de variação: (1) **Marrom amarelado escuro** (10YR 4/6), (2) **Marrom amarelado** (10YR 5/6 e 5/8), (3) **Vermelho escuro** (2.5YR 4/8), (4) **Castanho escuro** (7.5YR 5/8 5/6 e 5YR 5/8) e (5) **Amarelo avermelhado** (7.5YR 6/8) (Figura 28). A análise do mapa (Figura 29) revela que, o estado 4 (castanho escuro), apresenta uma ampla distribuição, está presente tanto na margem norte quanto na margem sul do rio Amazonas, predomina em toda a margem norte, com exceção do extremo norte da América do Sul, na região das Guianas, Suriname e Venezuela, em que outro estado predomina, o estado 2 (marrom amarelado). Nos indivíduos da margem sul rio Amazonas o estado 4 é observado apenas na região a leste do rio Madeira, à oeste do rio Madeira vários estados são encontrados (estado 1, 2, 3, 4 e 5), pode-se afirmar que estados têm colorações bastante aproximadas, com a presença de tonalidades amarelas, que podem ser mais claras, mais escuras ou avermelhadas, mas aquele que predominou na região foi o estado 2 (marrom amarelado), diferentemente do encontrado nas demais áreas.

Figura 28: Comparação entre os três estados que foram predominantes quanto à coloração do crisso (C13). A- (1) Marrom amarelado escuro (10YR 4/6, MPEG 64400), B- (2) Marrom amarelado (10YR 5/6 e 5/8, AMNH 239511), C- (4) Castanho escuro (7.5YR 5/8 5/6 e 5YR 5/8, AMNH 287680).

Figura 29: Distribuição dos estados relacionados à cor do crisso.

C14: Cor do Dorso: este caráter apresentou um padrão de coloração uniforme ao longo de toda a distribuição do complexo, em que apenas dois estados foram codificados: **(1) Marrom acanelado** (7YR 4/4) e **(2) Vermelho tijolo** (1.1YR 3.3/5) (Figura 30). A análise do mapa (Figura 31) demonstra que, apesar dos dois estados identificados, somente um deles predomina ao longo de toda a distribuição, o estado 1 (marrom acanelado). Isso indica que a coloração do dorso é um caráter capaz unir todos os indivíduos do complexo *Cyphorhinus arada*.

Figura 30: Vista do único padrão de coloração encontrado no dorso (C14), o estado (1) Marrom acanelado (7YR 4/4, AMNH 116916).

Figura 31: Distribuição dos estados relacionados à cor do dorso.

C15: Cor da asa: este caráter refere-se à cor da asa que aparece entre as barras e não à cor dos barramentos, assim como a cor do dorso, a cor da asa também apresenta coloração bastante uniforme em todos os indivíduos analisados, por isso, apenas um estado foi identificado: **(1) Marrom antigo** (7.5YR 2.5/2) (Figura 32). Por meio da observação do mapa (Figura 33) percebe-se claramente que todos os indivíduos têm esse padrão de coloração, sem qualquer variação.

Figura 32: Vista do único padrão de coloração encontrado na cor da asa (C15), o estado (1) Marrom antigo (7.5YR 2.5/2, AMNH 235030, AMNH 235028, AMNH 235027).

Figura 33: Distribuição dos estados relacionados à cor da asa.

1.4.2. Definição das UTOs

Análise morfológica de todos os caracteres citados permitiu que pudessem ser identificados seis agrupamentos diagnosticáveis entre si, cuja distribuição pode ser observada na Figura 34. Esses agrupamentos são aqui chamados de Unidades Taxonômicas Operacionais (UTOs). A determinação das UTOs foi feita a partir da observação do compartilhamento único destes caracteres informativos. Caracteres presentes em todas as UTOs que corroboraram o relacionamento entre todas as populações do complexo *Cyphorhinus arada* foram a cor do dorso, a cor das supra-caudais, a cor da asa, e a presença de estria superciliar, como já mencionado anteriormente na descrição dos caracteres.

Figura 34: Mapa de ocorrência das 6 UTOs identificadas por meio da análise morfológica.

UTO 1

A UTO 1 possui uma distribuição geográfica bastante ampla (Figura 34), localizada na margem norte do rio Amazonas, a partir da margem esquerda do rio Negro; sua distribuição contempla o sudeste e leste da Venezuela, Guianas, Suriname, região adjacente do nordeste do Brasil, do baixo rio Negro até a margem esquerda do rio Amazonas, inclusive na região de Faro e Óbidos até a cabeceira do rio Negro. A esta população tem sido atribuído os nomes *Cyphorhinus arada arada* (Herman, 1783), *Cyphorhinus arada faroensis* (Zimmer e Phelps, 1946) e *Cyphorhinus arada urbanoi* (Zimmer e Phelps, 1946).

A UTO 1 apresenta diversos caracteres exclusivos; ela é a única que apresenta colar estriado completo preto e branco (5Y 8/1 e 5Y 2.5/1). A fronte e o píleo apresentam o padrão de coloração vermelho

escuro (estado 1, 2,5YR 3/6), que também só é compartilhada pelos indivíduos dessa UTO. A região da nuca é predominantemente castanha (estado 1, 1,0YR 3/5), apesar de que foram encontrados alguns indivíduos escassos com o padrão de coloração marrom acanelado (estado 2, 7YR 4/4), entretanto, o estado 1 do caráter cor da nuca também é exclusivo dessa UTO. A estria superciliar é branca (estado 1, 5YR 8/1), estado este que é somente compartilhado com os indivíduos da UTO 6.

A região auricular é castanha escura (estado 3, 7,5YR 5/8), este estado é exclusivo, apesar da variação na tonalidade ser sutil quando comparada com o estado 2, vermelho amarelado, presente em grande parte das demais localidades. A cor dos lados do pescoço é caracterizada pela presença do colar estriado e, por isso, sua coloração é estriada verticalmente com branco (5Y 8/1) e preto (5Y 2,5/1) (estado 4). A coloração das regiões do mento, garganta e peito (c8 e c9) é uniforme, sem variações nas tonalidades, sendo ela, majoritariamente, castanho escuro (estado 1 em C8 e C9, 7,5YR 5/8), esse estado também é compartilhado com indivíduos da UTO 6. A cor do ventre também atuou com um caractere de extrema importância na diagnose da UTO 1; o padrão de coloração identificado em grande parte do espécimes foi marrom muito claro (estado 2, 10YR 7/4, 7/3), essa cor não foi identificada na demais UTOs, com exceção de poucos indivíduos da UTO 6, contudo nessa UTO predomina tonalidades acinzentadas na coloração do ventre, por isso, a importância da coloração do ventre na diagnose da UTO 1 se mantém.

A cor dos flancos é castanho escuro (estado 4, 7,5YR 4/6, 5/6 e 5/8); esse caráter não é exclusivo dessa UTO, é igualmente encontrado nas UTOs 5 e 6, e, portanto, tem menor impacto em sua diagnose. A cor do cristo presente na maioria dos espécimes analisados é novamente o castanho escuro (estado 4, 7,5YR 5/8 e 4/6), é compartilhada com diversas outras UTOs, só não está presente na UTO 3, entretanto, outro padrão de coloração está presente nos espécimes localizados mais ao norte, a cor marrom amarelado (estado 2, 10YR 5/6 e 5/8), esta difere pouco da anterior, ela é sutilmente mais pálida e menos avermelhada e, por isso, pode ser considerada como uma variação geográfica dos indivíduos da população localizada no extremo norte da América do Sul.

UTO 2

A UTO 2 ocorre no sudeste da Colômbia e extremo noroeste do Brasil, está ao norte do rio Amazonas até a margem direita do rio Negro e margem esquerda do rio Solimões (Figura 34). A UTO 2 atualmente é reconhecida e nomeada como *Cyphorhinus arada transfluvialis* (Todd, 1932).

Essa população não apresenta colar estriado, ou qualquer vestígio de um, e é totalmente distinta da UTO 1. A cor da fronte é vermelha (estado 2, 2,5YR 5/8, 4/8 e 4/6) e é compartilhada com todas as demais UTOs, exceto a UTO 1. Possui o píleo com coloração vermelha (estado 2, 2,5YR 5/8, 4/8), mas alguns indivíduos podem apresentar o vermelho misturado com marrom acanelado (estado 2, 2,5YR 4/8 e 7YR 4/4), esse padrão de coloração também está presente nas UTOs 3, 4 e 6. A coloração da nuca é mais escura e menos avermelhada, sendo categorizada como marrom acanelado (estado 2, 7YR 4/4), novamente as UTOs 3, 4, 5 e 6 compartilham desse estado. A cor identificada nesses espécimes para a estria superciliar foi amarelo avermelhado (estado 3, 7,5YR 6/8 e 7/8), coloração recorrente também nas UTOs 3 e 4.

A UTO 2 tem a região auricular vermelho amarelado (estado 2, 5YR 5/8), mesmo padrão detectado nas UTO 3 e 5. Os lados do pescoço apresentaram padrão de coloração exclusivo importante para a sua diagnose, a cor marrom acanelado misturado com castanho escuro (estado 7, 7YR 4/4 e 7,5YR 5/8), o reflete que a região lateral do pescoço da UTO 2 é mais escura e avermelhada que a da UTO 3. O padrão de coloração do mento, garganta e peito (C8 e C9) manteve-se parcialmente uniforme, na cor vermelho amarelado (estado 3, 5YR 5/8 e 6/8), apesar de que, em poucos indivíduos, a coloração do peito foi diferente da cor do mento e da garganta, em um caso ela é levemente mais pálida, amarelo avermelhado (estado 4, 5YR 6/8, 7,5YR 6/8), em outro é mais acinzentada, estado 5 (10YR 5/2)

Os indivíduos da UTO 2 possuem um padrão de coloração do ventre bem característico e importante em sua diagnose, a cor marrom amarelado claro (estado 7, 10YR 6/4, 6/6 e 6/8). Essa cor se aproxima muito da cor observada no mento e na garganta, sendo que a tonalidade é sutilmente mais clara e menos avermelhada, o que diminui o contraste entre o mento e as regiões inferiores do corpo, que frequentemente é observado nas demais UTOs. A cor dos flancos é levemente mais escura que o ventre, é marrom amarelado escuro (estado 1, 10YR 3/6, 4/4 e 4/6), e, por fim, a cor do crisso foi codificada como sendo ligeiramente mais escura e avermelhado que os flancos, é castanho escuro (estado 4, 7,5YR 5/8, 5/6 e 5YR 5/8), coloração de que só não aparece na UTO 1. Essa proximidade entre as colorações do mento, garganta, peito, ventre e

flancos, leva a uma impressão de uniformidade na região ventral do corpo, que dificilmente é visto nas demais UTOs.

UTO 3

A UTO 3 ocorre no leste do Peru e extremo oeste do Brasil, ao sul do rio Amazonas até a margem esquerda do rio Madeira, compreendendo a margem sul do rio Solimões, em ambas as margens do rio Juruá e do rio Purus (Figura 34). O nome identificado atualmente para os espécimes que ocorrem na região que a UTO 3 abrange é *Cyphorhinus arada modulator* (D'Orbigny, 1838).

A UTO 3 também não apresenta colar estriado, ou qualquer indício dele, assim como a UTO 2. A fronte e do píleo é vermelha (estado 2, 2,5YR 5/8, 4/8 e 4/6), em algumas raras exceções o vermelho pode associar-se com marrom acanelado (estado 6, 7YR 4/4). Essa mistura com marrom na região do píleo de alguns indivíduos é a mesma tonalidade de marrom (marrom acanelado, estado 2, 7YR 4/4) que aparece na nuca de todos os indivíduos da população da UTO 3, este padrão de coloração da cabeça é detectado nas demais UTOs com exceção da UTO 1 que possui a nuca mais avermelhada.

A região auricular foi um caráter importante na diagnose entre a UTO 3 e 4, o padrão de coloração vermelho amarelado (estado 2, 5YR 5/8) predomina entre os espécimes, apesar de alguns indivíduos apresentarem a região auricular mais amarelada (amarelo avermelhado, estado 4, 7,5 YR 6/8), e em indivíduos esparsos no sudeste do Peru, a coloração avermelhada mistura-se com marrom acinzentado (estado 8, 5YR 5/8 ou 7.5YR 5/8 e 10YR 4/2), o que assemelha-se com um intermediário entre as UTO 3 e 4. Ainda assim, a coloração predominante é encontrada também na UTO 5. A cor da estria superciliar é mais clara que a região auricular, há um predomínio do padrão amarelo avermelhado (estado 3, 7,5YR 6/8 e 7/8), que é coincidente nas UTOs 4 e 5. A cor da porção lateral do pescoço é exclusiva dessa população, e, portanto, auxiliou em sua diagnose, o estado vermelho amarelado misturado com marrom acanelado (estado 2, 5YR 5/8 e 7YR 4/4) predomina entre os espécimes, no entanto, deve-se ressaltar que esta condição aproxima-se da UTO 2, como já citado acima, um olhar mais cuidadoso detecta uma tonalidade mais avermelhada e brilhante nos indivíduos da UTO 3.

O padrão de coloração do mento, garganta e peito manteve-se uniforme, com pequenas variações, a maioria dos espécimes possui o mento, garganta e peito vermelho amarelado (estado 3, 5YR 5/8, 6/8),

padrão coincidente com as UTOs 2,4 e 5. A cor do ventre apresentou dois padrões distintos presentes em proporções similares na população, além de outros dois presentes em poucos espécimes. O primeiro deles é o marrom amarelado (estado 5, 10YR 5/4, 5/6 e 5/8), estado compartilhado com a UTO 4 e que ocorre apenas a partir da margem esquerda do rio Purus a oeste, chegando ao norte e sudeste do Peru; o outro estado que é um marrom um pouco mais escuro (estado 4, 10YR 4/6), também ocorrem em alguns indivíduos da UTO 4, esta cor mais escura parece restrita ao interflúvio Purus-Madeira, tal padrão aumenta o contraste entre a coloração do peito e do ventre.

A cor dos flancos predominante é a mesma da UTO 2, o marrom amarelado escuro (estado 1, 10YR 3/6, 4/4 e 4/6), mesma cor do ventre de alguns espécimes da população da UTO 3, os indivíduos do interflúvio Purus-Madeira. A população da UTO 3 apresentou uma ligeira variação quanto a coloração da região do crisso, em maior proporção o crisso é marrom amarelado (estado 2, 10YR 5/6 e 5/8), estado encontrado novamente em poucos indivíduos da UTO 1, mas o crisso também pode ser um pouco mais escuro, marrom amarelado escuro (estado 1, 10YR 4/6), identificado somente na UTO 3.

UTO 4

A UTO 4 representa uma população morfológicamente diagnosticável que possui uma distribuição limitada ao sudeste da Colômbia, leste do Equador e noroeste do Peru (Figura 34). Atualmente esta população é reconhecida sob o trinômio *Cyphorhinus arada salvini*.

A UTO 4 pode ser caracterizada pela ausência total do colar estriado, como nas UTOs já descritas. A fronte e o píleo apresentam coloração vermelha (estado 2, 2,5YR 5/8, 4/8 e 4/6), a mesma identificada nas UTOs 2, 3 e 5. A cor da nuca não difere daquele que é observado em grande parte das UTOs (2,3,5 e 6), ela é marrom acanelado (estado 2, 7,5YR 4/4).

A região auricular é, novamente, um caráter importante na diagnose de uma UTO, é um dos principais caracteres capazes de separar a UTO 4 da UTO 3. A cor diagnosticada na população da UTO 4 foi o marrom acinzentado escuro (estado 7, 10YR 4/2), coloração exclusiva dessa população, pode-se utilizar este único caráter para identificá-la. A cor da estria superciliar é amarelo avermelhado (estado 3, 7,5YR 6/8 e 7/8), assemelha-se com a UTO 2 e 3. Os lados do pescoço apresentam a mesma coloração ligeiramente mais

clara do que na região auricular, a cor marrom acanelado (estado 1, 7YR 4/4), no entanto, nessa região do corpo esse padrão não é mais exclusivo, já que está presente igualmente na UTO 5.

A cor do mento, garganta e peito também é uniforme, como visto em outras UTOs, a cor que predomina nessa região do corpo é o vermelho amarelado (estado 3, 5YR 5/8e 6/8), que é coincidente com as UTOs 2, 3 e 5. A coloração encontrada no ventre é mais clara do que a da garganta e peito, gerando maior contraste entre essas regiões, essa cor é o marrom amarelado (estado 5, 10YR 5/4, 5/6 e 5/8), padrão compartilhado com a maioria espécimes da UTO 3, alguns indivíduos isolados em diversas regiões apresentam ventre com uma tonalidade mais escura, o marrom amarelado escuro (estado 4, 10YR 4/6), mas a distribuição desse estado não tem qualquer coerência geográfica como visto na UTO 3. Os flancos são sutilmente mais escuros do que o ventre (marrom amarelado escuro, estado 1, 10YR 3/6, 4/4 e 4/6), caráter compartilhado com as UTOs do oeste amazônico (2 e 3). Já o cristo tem a cor mais distinta do ventre e dos flancos, ele é castanho escuro (estado 4, 7.5YR 5/8), contrastando com essas outras regiões, este estado é também encontrado em todas as outras UTOs, exceto a 3.

UTO 5

A UTO 5 representa uma população nitidamente diagnosticável, cuja distribuição é conhecida para o norte e centro do Brasil, na margem sul do baixo Amazonas, da margem direita do rio Madeira até a margem esquerda do rio Tapajós (interflúvio Madeira-Tapajós, Figura 34). A população compreendida pela distribuição dessa UTO atualmente é reconhecida por meio do trinômio *Cyphorhinus arada interpositus*.

Esta população também é caracterizada por não apresentar colar estriado total ou parcial. A fronte é vermelha (estado 2, 2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6), estado comum, compartilhado com as UTOs 2, 3, 4 e 6. O píleo também é vermelho, mas mistura-se um pouco com marrom acanelado (estado 3, 2.5YR 4/8 e 7YR 4/4), padrão exclusivo que aparece com alta frequência entre os indivíduos. A cor da nuca é marrom acanelado (estado 2, 7YR 4/4) como em grande parte das UTOs. O estado identificado para a cor da região auricular é a coloração vermelho amarelado (estado 4, 5YR 5/8), presente também nas UTOs 2 e 3. Novamente, observa-se que a coloração da estria superciliar é mais clara e mais amarelada do que a região auricular, para que ela possa se destacar, a cor castanho escuro (estado 4, 7.5YR 5/8) é verificada e é exclusiva desse interflúvio, mas aparece juntamente com o amarelo avermelhado (estado 3, 7.5YR 6/8) presente nas UTOs 2, 3 e 4. A

cor dos lados do pescoço é dos caracteres importantes na diagnose entre a UTO 3 e a UTO 5, a coloração apresentada por essa população é marrom acanelado (estado 1, 7YR 4/4), coloração compartilhada somente com a UTO 4.

O padrão de coloração do mento e garganta manteve-se uniforme nessa população, e é caracterizado pela cor vermelho amarelado (estado 3, 5YR 5/8 e 6/8). Já a coloração do peito apresentou algumas variações, ele pode ser tanto da mesma cor do mento e da garganta (vermelho amarelado, estado 3, 5YR 5/8 e 6/8) quanto um pouco mais claro e mais amarelado (amarelo avermelhado, estado 4, 7,5YR 6/8 e 5YR 6/8), mas deve-se levar em consideração que o estado 3, vermelho amarelado, está em uma proporção maior na amostra. A cor do ventre é outro caractere de extrema importância em sua diagnose, pois é capaz separá-la das UTOs 3 e 4, com quais a UTO 5 apresenta diversos estados compartilhados. O ventre é mais claro e mais acinzentado, conspicuamente distinto das UTOs 3 e 4, a coloração predominante na população é o marrom acinzentado (estado 1, 10YR 5/2 e 5/3).

Os flancos e o crisso apresentaram o mesmo padrão de coloração, a cor castanho escuro (estado 4, 7,5YR 5/8 e 4/6), aumentando o contraste com o ventre que é acinzentado, esses estados são compartilhados somente com a UTO 6.

UTO 6

A UTO 6 tem sua distribuição limitada à margem do sul do rio Amazonas, na margem direita do baixo Amazonas, à partir da margem direita do rio Tapajós até a margem esquerda do rio Xingu, podendo chegar ao extremo leste da Amazônia, na Ilha do Marajó apenas no extremo norte de sua distribuição (Figura 34). Atualmente, essa população é nomeada e conhecida por meio do trinômio *Cyphorhinus arada griseolateralis*.

A UTO 6 destaca-se das demais por apresentar um colar estriado reduzido ou parcial (C1, estado 3), que diferentemente da UTO 1, é branco e cinza. A cor do píleo e da fronte é vermelha (estado 2, 2,5YR 5/8, 4/8, 4/6), como nas UTOs 2,3,4 e 5. A cor da nuca também segue o mesmo padrão das UTOs 2,3,4 e 5, que é marrom acanelado (estado 2, 7YR 4/4).

A região auricular novamente foi caractere importante para a diagnose dessa unidade, o padrão de coloração encontrado é exclusivo da UTO 6 e está presente em 100% dos indivíduos analisados, é cor

marrom acanelado misturado com cinza (estado 5, 7YR 4/4 e 10YR 6/2 e 8/1). A cor da estria superciliar é branca (estado 1, 5YR 8/1), estado que difere da maioria das outras UTOs, pois é coincidente apenas na UTO 1. A cor dos lados do pescoço também é exclusiva, visto que somente nela que está presente o colar parcialmente estriado cinza e branco (estado 5, 5YR 8/1 e 10YR 5/1), cabe ressaltar em alguns indivíduos o colar estava pouco conspícuo, a região cinza é observada com facilidade, mas as estrias brancas nesses espécimes encontravam-se bastante reduzidas.

A cor do mento e da garganta é castanho escuro (estado 1, 7,5YR 5/8), mesmo estado da UTO 1. A cor do peito pode diferir um pouco do padrão do mento e da garganta, divergindo das outras UTOs que apresentavam coloração uniforme nessas regiões, o peito pode ser castanho escuro (estado 1, 7,5YR 5/8), amarelo avermelhado (estado 4, 7,5YR 6/8), ou marrom muito claro com castanho escuro (estado 8, 10YR 7/3 e 7,5YR 5/8). O ventre é sempre acinzentado, a coloração que predomina é o marrom acinzentado (estado 1, 10YR 5/2 e 5/3), mas alguns indivíduos tem o ventre cinza (estado 6, 10YR 6/1, 6/2 e 5/1) que é um pouco mais claro.

Os flancos e crisso caracterizam-se por apresentarem a mesma tonalidade de coloração, eles são castanho escuro (estado 4, 7,5YR 5/8 e 4/6), em contraste com o ventre acinzentado, exatamente como ocorre na UTO 5.

1.4.3. Análise de vocalizações

A análise dos sonogramas revelou que as vocalizações dos espécimes que compõem o complexo *Cyphorhinus arada* apresentam grande variação individual. Quando são comparados sonogramas de uma mesma localidade, comumente era observada uma grande variação de tipos de frases, dificilmente uma frase feita por um indivíduo era repetido por outro indivíduo de uma mesma localidade, com exatamente a mesma aparência no sonograma. Além disso, uma enorme diversidade de estilos de canto pôde ser identificada por meio da análise dos sonogramas. Essa diversidade de estilos de cantos permitiu que eles pudessem ser classificados em duas categorias distintas: cantos simples, em que as frases são de curta duração, apresentando poucas notas distintas e um ritmo mais lento (e.g. XC 65012); e cantos complexos, em que as

frases são de longa duração, apresentam muitas notas distintas e, geralmente, o ritmo mais acelerado (*e.g.* XC 2549).

Apesar dessa grande variabilidade individual e diversidade de estilos de canto, alguns padrões condizentes com a distribuição geográfica das UTOs reveladas pela análise morfológica puderam ser detectados.

1.4.3.1. Caracteres quantitativos

A análise estatística dos caracteres quantitativos seguiu levando em consideração as seis UTOs já caracterizadas anteriormente, assim em cada gravação analisada foi identificada, por meio da distribuição geográfica, a qual UTO ela pertenceria, para que assim, as variáveis quantitativas pudessem ser submetidas aos testes ANOVA (*One-Way ANOVA*) e sempre que o teste ANOVA indicasse diferenças significativas entre as médias das UTOs, o Teste de Tukey HSD foi feito, a fim de que possíveis diferenças significativas pudessem ser identificadas. O resultado da análise estatística para cada um dos caracteres quantitativos é exposto a seguir, considerando-se que $\alpha = 0,05$:

(C1) Número de notas por frase

O teste de D'Agostino-Pearson indicou distribuição normal nesse caráter ($P > 0,05$). O teste ANOVA apontou que há diferenças significativas entre as médias das UTOs ($F = 11.4716$; $P < 0,0001$, tabela 4). O teste Tukey HSD identificou que os pares de UTOs com diferenças significativas são: UTO 4 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 6 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 6 ($P < 0,05$; tabela 5), UTO 2 e UTO 6 ($P < 0,05$; tabela 5) e UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,05$; tabela 5).

Observando o valor das médias do número de notas em cada frase (tabela 3) percebe-se que a UTO 4 possui frases com o maior número médio de notas (13,26), seguida pela UTO 3 com um número também bastante elevado (11,98), daí provém algumas das diferenças significativas encontradas. Espécimes classificados como pertencentes às UTOs 1 e 5 são aqueles que apresentaram o menor número médio de notas por frase (9,38 e 4,62), chama a atenção a UTO 5 que apresenta o valor mais conflitante.

(C2) Duração da frase

Foi realizado o teste de D'Agostino-Pearson que indicou distribuição normal para essa variável ($P > 0,05$). O teste ANOVA evidenciou que há diferenças significativas na duração da frase entre as UTOs ($F = 17,1636$; $P < 0,0001$, tabela 4) e o Teste de Tukey HSD indicou quatro pares de UTOs que apresentaram diferenças significativas: UTO 4 e UTO 3 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 2 e UTO 3 ($P < 0,05$; tabela 5).

Pode-se perceber, por meio da análise do valor das médias de cada UTO (tabela 3), que a UTO 3 possui o valor mais alto (3,966 s), ou seja, nessa UTO as frases geralmente são mais longas, evidenciado pelas diferenças estatísticas entre quase todas as outras UTOs apontado pelo Teste de Tukey HSD. A análise das gravações nos demais táxons demonstrou que eles possuem a duração média de uma frase próximas umas das outras, sendo que a UTO 2 e a UTO 5 são as que têm frases mais curtas (2,225 e 1,94s).

(C3) Frequência máxima

Esta variável também apresenta distribuição normal, indicada pelo teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). A realização do teste ANOVA revelou que há diferenças significativas na média dos valores de frequência máxima entre as UTOs analisadas ($F = 18,5059$; $P < 0,0001$, tabela 4), por isso, foi feito o Teste de Tukey HSD que indicou os pares de UTOs que apresentavam diferenças significativas: UTO 4 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 1 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 4 ($P < 0,05$; tabela 5), UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5).

Apesar das grandes diferenças identificadas pelos testes estatísticos, uma análise geral da média de frequência máxima de todas as UTOs (tabela 3) evidencia valores relativamente próximos uns dos outros, com exceção da menor média de frequência máxima encontrada, a média da UTO 4, que foi de apenas 2874 Hz (tabela 3), essa média chama a atenção, já que em todas as outras UTOs foram detectadas frequências mais agudas, todas acima de 3000 Hz (tabela 3). Essa disparidade refletiu nas análises estatísticas como já colocado acima. A UTO que apresentou a maior média de frequência maior foi a UTO 5, com média de

4104,6 Hz; o que também pode ser observado nos resultados do Teste de Tukey HSD, o que pode indicar que esses indivíduos possuem a tendência de apresentarem os cantos mais agudos.

(C4) Frequência mínima

Os dados de frequência menor obtiveram distribuição normal, verificada pelo teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). O teste ANOVA também indicou que há diferenças significativas entre as médias de frequência mínima das UTOs ($F = 9,0603$; $P < 0,0001$, tabela 4). O Teste de Tukey HSD feito posteriormente identificou os seguintes pares de UTOs que apresentavam diferenças significativas: UTO 4 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 3 e UTO1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,05$; tabela 5) e UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5).

Para este caractere os valores encontrados tiveram padrões bastante similares, tanto que em apenas dois pares de UTOs foram identificados diferenças significativas entre as médias dos valores. Mais uma vez a UTO 4 chama a atenção por apresentar a menor média da frequência mínima, de apenas 631,12 Hz e a UTO 5 deter o maior valor de frequência mínima, de 1023,55 Hz (tabela 3).

(C5) Ritmo

Foi realizado o teste de D'Agostino-Pearson para essa variável, que resultou em uma distribuição normal ($P > 0,05$), o teste ANOVA revelou que as UTOs analisadas apresentam diferenças significativas entre suas médias ($F = 24,1526$; $P < 0,0001$, tabela 4). O Teste de Tukey HSD identificou os seguintes pares de UTOs que apresentam diferenças significativas: UTO 4 e UTO 3 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 6 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 2 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5).

A comparação das médias das medidas do ritmo (tabela 3) demonstra que elas foram bastante variáveis entre todas as UTOs, isso talvez explique o grande número de pares de UTOs que apresentaram diferenças significativas entre seus valores. A UTO 2 possui o valor mais alto (5,53 notas/s), pode-se concluir que o ritmo do canto dessa UTO é mais acelerado, enquanto que a análise das gravações da UTO 3 revelou que ela tem o padrão mais lento de apenas 3,08 notas/s.

(C6) Frequência de pico

O teste de D'Agostino-Pearson indicou que essa variável apresenta distribuição normal ($P > 0,05$). O teste ANOVA teve como resultado que a média da frequência de pico difere significativamente entre as UTOs ($F = 13,2569$; $P < 0,0001$, tabela 4). O Teste de Tukey HSD foi capaz de identificar quais os pares de UTOs que possuíam diferenças significativas, são eles: UTO 4 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 2 ($P < 0,05$; tabela 5) e UTO 1 e UTO 6 ($P < 0,05$; tabela 5).

Observa-se que o padrão encontrado foi similar àquele visto nas medidas de frequência mínima e frequência máxima. A análise das médias das UTOs (tabela 3) indica que novamente a UTO 4 apresentou um padrão divergente, pois ela possui a menor média de frequência de pico, de apenas 2097,86 Hz, valor um pouco abaixo daqueles observado nas outras UTOs. Os maiores valores de média da frequência de pico ficaram com as UTOs 5 e 6 (3385,53 Hz e 2863,91 Hz).

(C7) Duração mínima de nota

Os valores da duração mínima de nota apresentaram distribuição normal, de acordo com o teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). O teste ANOVA resultou em diferenças significativas entre as UTOs ($F = 12,3613$; $P < 0,0001$, tabela 4) e o Teste de Tukey HSD identificou quais são os pares de UTOs que detém essa diferença significativa: UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 6 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 2 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5).

As medidas de duração mínima de nota não apresentaram grande variação entre as UTOs, apesar das diferenças significativas apontadas pelos testes estatísticos, a análise das médias dos valores (tabela 3) nos dá a impressão de certa uniformidade. A única exceção nessa uniformidade está no valor da média da UTO 5, já que ela é muito mais longa (0,1668 s) do que nas outras UTOs, por isso todas as outras UTOs diferem significativamente da UTO 5, o que evidencia a tendência da UTO 5 em apresentar cantos mais curtos, com poucas notas, mas estas notas são mais longas.

(C8) Duração máxima de nota

A distribuição normal dos valores da duração máxima de nota foi corroborada pelo teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). Novamente, por meio do teste ANOVA foi possível identificar que há diferenças significativas entre as UTOs ($F = 72,9499$; $P < 0,0001$, tabela 4). O Teste de Tukey HSD estabelece que essas diferenças significativas ocorrem entre os seguintes pares de UTOs: UTO 3 e UTO 4 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 4 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 1 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 3 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 1 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5), UTO 2 e UTO 5 ($P < 0,01$; tabela 5).

Diferentemente do caráter anterior (duração mínima de nota), a duração máxima de nota foi uma variável que apresentou uma grande variação entre as UTOs. As gravações das UTOs 3 e 5 foram as que obtiveram uma duração uma média da duração máxima de nota mais longa (0,4314s e 0,4133s; tabela 3). Com uma duração máxima de nota bem distinta das UTOs 3 e 5 estão as UTO 1 e 4 com uma média de duração máxima de nota muito menor (0,2695s e 0,2544; tabela 3).

(C10) Número de frases diferentes por canto

O número de frases diferentes por canto foi medido somente no primeiro minuto do canto em todas as gravações, os valores apresentaram distribuição normal, de acordo com o teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). Pelo teste ANOVA foi possível corroborar que há diferenças entre as UTOs analisadas ($F = 3,1308$; $P = 0,0094$, tabela 4). O teste de Tukey HSD identificou que os seguintes pares de UTOs obtiveram diferenças significativas entre suas médias: UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 5) e UTO 1 UTO 6 ($P < 0,05$; tabela 5).

Os testes estatísticos só identificaram diferenças significativas entre dois pares de UTOs, pois os valores sempre foram muito aproximados, variando entre 1 e 5, por isso, os valores das médias de cada UTO não variou significativamente. O valor mais discrepante e responsável pelas diferenças significativas encontradas foi o da UTO 6, já que sua média foi de apenas 1,41 frases diferentes em um canto, refletindo a baixa versatilidade dessa UTO. As UTOs mais versáteis, ou seja, as que possuem um maior número de frases diferentes em um minuto são as UTOs 2 e 3, com média de 2,5 e 2,3 frases diferentes em um minuto de canto (tabela 3).

(C11) Intervalo entre as frases

As medidas do intervalo entre as frases também apresentou distribuição normal, evidenciado pelo teste de D'Agostino-Pearson ($P > 0,05$). A realização do teste ANOVA também pode identificar que há diferenças significativas entre as médias das UTOs analisadas ($F=3,99$; $P = 0,02$, tabela 3). O teste de Tukey revelou quais são os pares de UTOs que apresentam essa diferença significativa: UTO 4 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 4), UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 4), UTO 1 UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 4), UTO 3 e UTO 2 ($P < 0,01$; tabela 4).

Esse parâmetro também não apresentou grande variação, apesar das diferenças apontadas pelos testes estatísticos. Já que esse caractere variou muito dentro de uma mesma UTO, ou seja, houve uma grande variação individual, o que torna mais difícil de identificar um padrão de variação entre as UTOs. A única UTO em que um padrão mais apurado pôde ser identificado foi a UTO 6, que obteve a maior média de intervalo entre as frases (5,55 s; tabela 3)

1.4.3.2. Caracteres qualitativos

Além dos caracteres quantitativos explanados acima, também foram utilizados caracteres qualitativos na análise das vocalizações. Esses caracteres provêm da análise do formato que os sonogramas apresentaram e da comparação minuciosa entre frases de um mesmo canto e de cantos diferentes. Por meio dessa comparação dois caracteres importantes puderam ser levantados:

(C12) Presença de trinado

Um trinado é observado no sonograma quando uma série de notas é repetida diversas vezes em um curto espaço de tempo, em uma razão aproximada de 10 notas/s ou mais rápido como observado na Figura 35. No caso das gravações analisadas o trinado apresentou-se como uma série de uma mesma nota que podiam ser identificadas separadamente no sonograma.

Esse caractere foi importante na análise das UTOs, pois o trinado foi identificado apenas na UTO 6, o que tornou-se mais um caráter diagnóstico para essa UTO. Seu trinado variava entre um ritmo mais lento

(9,8 notas/s, XC 14940) e um ritmo mais rápido (11,5 notas/s, XC 39960), sendo que sua média é de 11,265 notas/s. Outro ponto importante é que o trinado pode aparecer no começo, no meio ou no final da frase, deve-se ressaltar que não foi em 100% das gravações dos espécimes que pertenceriam a UTO 6 que o trinado foi identificado, mas foi somente nela em que ele esteve presente.

Figura 35: Exemplo de como os trinados aparecem nos sonogramas, identificado pelo círculo vermelho (XC 39960).

(C13) Sequência de frases

A análise da sequência de frases foi realizada para medir a versatilidade dos espécimes de acordo com Ready e Weary, 1992. A medida foi feita identificando qual o tipo de frase era executado pelo indivíduo em um período de um minuto. Assim, quando o primeiro tipo de frase era feito marcava-se a letra A, quando um segundo tipo podia ser identificado marcava-se a letra B e assim por diante, quando ele repetia o primeiro tipo marcava-se novamente a letra A, a identificação de frases iguais foi feita por meio da comparação direta dos formatos dos sonogramas.

A sequência de frases encontrada revelou que a maioria das UTOs podem ser classificadas como eventualmente versáteis (*e.g.* XC 72499, XC73491, ML 112250, USP 0792), já que as sequências encontradas eram do tipo: AAABBB, ABABAB, ABBCCBA. Nesse tipo de sequência, um tipo de frase repete-se muitas vezes antes de ser trocado por outro. No entanto, a UTO 6, apresentou um padrão um pouco diferenciado, em que predominava nas gravações sequências do tipo: AAAAAA ou AAAABAAA (*e.g.* XC 39960), ou seja, os podem ser classificados como não versáteis, já que o que predomina nas gravações são sequências do primeiro tipo.

1.4.3.3. Caracterização das UTOs pela vocalização

A análise dos caracteres quantitativos e qualitativos permitiu que as UTOs pudessem ser caracterizadas de acordo com alguns padrões de vocalização encontrados, auxiliando a diagnose morfológica.

UTO 1- pode ser caracterizada pelo predomínio de frases simples, ou seja, frases com um baixo número médio de notas (9,31) comparado com as demais, e com duração média mais curta (2,31 s), o que leva a essa UTO a apresentar um ritmo mais lento (4,13 notas/s). O valor médio de sua frequência mínima é bastante elevado (893,23 Hz), demonstrando que a UTO 1 tende a apresentar cantos mais agudos como indicado nos círculos vermelhos da figura 36. O observado também que em grande parte das frases está presente uma sequência de duas notas iguais característica. A detecção da presença de duetos ocorreu apenas nessa UTO. A Figura 36 representa os sonogramas típicos encontrados.

Figura 36: Três exemplos dos sonogramas típicos apresentados pela UTO 1 (A- XC 65012, B- XC 54717, C- XC 13735).

UTO 2 - esta UTO apresenta vocalizações que caracterizam-se por serem mais complexas do que a UTO 1, elas apresentam frases com um ritmo mais acelerado, sendo que ele apresenta a média mais rápida quando comparada com as demais UTOs (5,53 notas/s). Ela também possui o maior valor médio de frases diferentes executadas em um minuto, isso pode indicar uma tendência de maior versatilidade nesse táxon, apesar da análise da sequência dos tipos de frases indicarem que ela é eventualmente versátil, ela é capaz de executar o maior número de frases distintas em um minuto. Dois sonogramas da UTO 2 são exemplificados a seguir (Figura 37).

Figura 37: Dois exemplos dos sonogramas mais comumente observados pela UTO 2 (A- ML 113170, B- ML 113171).

UTO 3- na UTO 3 novamente observa-se o predomínio de frases complexas, já que fora mensurado um elevado valor no número médio de notas por frase (11,98 notas/frase) e na duração de cada frase (3,98 s), maior número médio encontrado. Devido à maior duração das frases, a UTO 3 é caracterizada por possuir um ritmo mais lento, de somente 3,087 notas/s. Os sonogramas mais comuns encontrados na UTO 3 são expostos na Figura 38.

Figura 38: Três exemplos dos sonogramas típicos observados na UTO 3 (A- XC 39726, B- ML-126971, C- XC 73941).

UTO 4- na UTO 4 foram identificados padrões semelhantes àqueles observados na UTO 3. No entanto, as medidas dos caracteres quantitativos apresentaram algumas discrepâncias. A UTO 4 foi a que obteve o maior número médio de notas em uma frase (13,26 notas/frase), um valor bastante elevado no ritmo (4,83 notas/s), que se opõe ao que foi observado na UTO 3. Quanto às medidas de frequência ela comporta-se de forma ainda mais interessante, pois obteve a menor média de frequência máxima (2871 Hz), a menor média de frequência mínima (631,12 Hz) e a menor média de frequência de pico (2097,86 Hz), tais valores evidenciam uma tendência oposta à da UTO 1, que é a de apresentar cantos mais graves. Os sonogramas que melhor exemplificam as características do canto da UTO 4 estão na Figura 39.

Figura 39: Três exemplos dos sonogramas típicos apresentados pela UTO 4 (A- XC 86610, B- ML 28625, C- XC 72499).

UTO 5- na UTO 5 observa-se um padrão semelhante ao da UTO 1, pois há o predomínio de frases mais simples, com um número médio de notas por frase baixo (4,625 notas/frase) e com frases de duração média menor (1,94 s). A UTO 5 caracteriza-se também pela sua frequência de pico bastante elevada (3385,5 Hz) e por apresentar uma duração maior de suas notas, quando comparada com as demais, sendo que ela obteve o maior valor de duração mínima de nota (0,166 s). O sonograma que representa a UTO 5 é encontrado na Figura 40.

Figura 40: Três exemplos de sonogramas típicos observado na UTO 5 (A- USP 0792, B- Kleber 2538 C- Kleber 2539).

UTO 6- a principal característica diagnóstica presente nas vocalizações da UTO 6 é a presença de trinado, como já citado acima, o que deixa sua vocalização mais distinta das demais e de fácil identificação. Além disso, a UTO 6, tem a média da frequência de pico elevada, de 2863,91 Hz, um intervalo mais extenso entre as frases, com uma média de 5,55 s e não é versátil na maioria das gravações analisadas. Sonogramas capazes de representar uma vocalização típica da UTO 6 são apresentados na Figura 41.

Figura 41: Dois sonogramas mais comumente observados na UTO 6 (A- XC 39960 , ML 117074).

1.4.4. Análise morfométrica

A análise dos caracteres morfométricos compreendeu 123 fêmeas, 174 machos e 35 indivíduos de sexo indeterminado, totalizando 385 espécimes pertencentes as seis unidades taxonômicas operacionais que puderam ser aqui reconhecidas por meio da análise morfológica; além disso, puderam ser reconhecidos 53 espécimes juvenis, que apesar não terem sido utilizados na análise estatística, também foram medidos e o resultado de sua estatística descritiva encontra-se na tabela 6. Os demais indivíduos apresentam seus resultados de estatística descritiva na tabela 5, tanto com sexos separados quanto com todos juntos. Primeiramente os indivíduos foram testados quanto à distribuição normal, de acordo com o resultado, testes paramétricos e não paramétricos foram aplicados. Posteriormente foram testados quanto à existência de dimorfismo sexual morfométrico e se há diferenças significativas entre as médias das UTOs aqui reconhecidas. Em todos os testes o valor de alfa foi considerado como 0,05.

1.4.4.1. Dimorfismo sexual morfométrico

O teste de D'Agostino-Pearson foi realizado para verificar se a distribuição das amostras é normal. Este teste indicou distribuição normal em todos os caracteres analisados ($P > 0,05$). Foi realizado teste-t de *Student* para verificar a existência de dimorfismo sexual morfométrico para cada variável analisada em cada uma das UTOs. Considerando-se os indivíduos da UTO 1, os resultados do teste-t de *Student*, evidenciaram que o dimorfismo sexual de tamanho está presente nos seguintes caracteres: comprimento do Cúlmen exposto ($P = 0,0195$; tabela 7), comprimento da asa ($P = 0,0054$; tabela 7), comprimento da cauda ($P < 0,0001$; tabela 7) e comprimento do tarsometatarso ($P = 0,0191$; tabela 7). Em todos os casos as medidas médias dos machos foram maiores que as fêmeas como pode ser observado na tabela 5.

No caso da UTO 2, os resultados do teste-t de *Student* apontaram que os caracteres, comprimento do cúlmen exposto ($P = 0,0098$; tabela 7), comprimento da asa ($P = 0,0013$; tabela 7) e comprimento do tarsometatarso ($P = 0,0129$; tabela 7) apresentam diferenças significativas entre as médias dos machos e das fêmeas, em que permanece a tendência dos machos serem maiores. Na UTO 3 apenas dois caracteres comportaram-se de maneira dimórfica: comprimento do cúlmen exposto ($P = 0,0345$; tabela) e comprimento da asa ($P < 0,0001$; tabela 7). Diferenças significativas entre machos e fêmeas também foram observadas

entre os espécimes alocados na UTO 4 nos seguintes caracteres: comprimento da asa ($P = 0,0027$; tabela 7), comprimento da cauda ($P = 0,0009$; tabela) e comprimento do tarsometatarso ($P = 0,0012$; tabela 7).

O teste-t de *Student* para a UTO 5 revelou pela primeira vez diferença significativas entre os sexos no caractere altura do bico ($P = 0,0008$; tabela 7), além dos caracteres já detectados em outras UTOs, como comprimento da asa ($P = 0,0429$; tabela 7) e comprimento da cauda ($P = 0,0005$; tabela 7). Já a UTO 6, apresentou um padrão divergente das demais UTOs, em que o teste-t de *Student* revelou a existência de dimorfismo sexual morfométricos em apenas um caráter analisado, o comprimento do tarsometatarso ($P = 0,039$; tabela 7), em que, como observado em todas as outras UTOs, os machos possuem a média de tamanho dos caracteres medidos ligeiramente maior do que as fêmeas.

Levando-se em consideração que em todas as UTOs, pelo menos um caractere apresentou diferenças significativas entre as médias dos machos e das fêmeas, optou-se por realizar os testes subsequentes de comparações de médias entre as UTOs utilizando-se apenas os machos, pois eles, geralmente, estão presentes em uma proporção maior do que as fêmeas dentro da amostra.

A análise dos gráficos de dispersão (Figura 42) feitos para cada caractere comparando-se as medidas dos machos e fêmeas corrobora a tendência geral dos machos serem maiores que as fêmeas, principalmente naqueles caracteres em diferenças significativas foram apontadas pelo teste-t de *Student*. Contudo, a amplitude de sobreposição do intervalo dos valores dos caracteres em que se constataram diferenças significativas entre machos e fêmeas, em cada uma das UTOs, foi relativamente grande. A existência de grande sobreposição de medidas impede que o tamanho seja utilizado como um caractere diagnóstico para separar machos e fêmeas do complexo *Cyphorhinus arada*, principalmente se levarmos em consideração que esses espécimes não apresentam dimorfismo sexual de plumagem. Assim, deve-se considerar que os resultados do teste-t de *Student* não são capazes de, por si só, separar machos e fêmeas sem que uma análise de gônadas seja realizada.

Figura 42: Gráficos de dispersão das medidas morfométricas de todas as UTOs identificadas, separada entre fêmeas (vermelho) e machos (azul). As barras mostram a média mais ou menos o desvio padrão. Medidas em milímetros.

1.4.4.2. Comparações entre as UTOs

Testes de análise de variância de um critério (*One-Way* ANOVA) foram feitos com o objetivo de avaliar se há diferenças significativas entre as médias dos caracteres analisados considerando-se cada uma das UTOs aqui descritas. Sempre que o teste ANOVA indicava diferenças significativas entre médias das UTOs foi realizado o teste de Tukey HSD, a fim de identificar quais são os pares de táxons em que essa diferença fora detectada.

O teste de D'Agostino-Pearson indicou distribuição normal em todas as amostras ($P > 0,05$). O resultado do teste ANOVA revelou que, com exceção da altura do bico ($F = 2,0654$, $P = 0,0726$, tabela 8), todas as demais variáveis apresentavam diferenças significativa entre as UTOs: comprimento do cúlmex exposto ($F = 7,5931$, $P < 0,0001$, tabela 8), largura do bico ($F = 4,0069$, $P = 0,0022$, tabela 8), comprimento da asa ($F = 48,6069$, $P < 0,0001$, tabela 8), comprimento da cauda ($F = 10,8498$, $P < 0,0001$, tabela 8) e comprimento do tarsometatarso ($F = 2,9649$, $P = 0,0137$, tabela 8).

O teste de Tukey HSD identificou que as diferenças encontradas na variável cúlmex exposto estão entre os seguintes pares de UTOs: UTO 1 e UTO 3 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 1 e UTO 4 ($P < 0,05$; tabela 9) e UTO 3 e UTO 6 ($P < 0,01$; tabela 9). No caractere largura do bico os pares de UTOs que apresentaram diferenças significativas, de acordo como o teste de Tukey foram: UTO 1 e UTO 3 ($P < 0,01$; tabela 9) e UTO 1 e UTO 4 ($P < 0,01$; tabela 9). Quanto ao comprimento da asa, grande parte das combinações de pares de UTOs possíveis apresentaram diferenças significativas ($P < 0,01$; tabela 9), as únicas exceções foram: UTO 1 e UTO 6, UTO 2 e UTO 5, UTO 2 e UTO 6, UTO 5 e UTO 6.

O teste de Tukey HSD para o comprimento da cauda também revelou que muitos pares táxons possuíam diferenças significativas, são eles: UTO 1 e 2 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 1 e 5 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 1 e 6 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 2 e 3 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 2 e 4 ($P < 0,05$; tabela 9), UTO 2 e 5 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 2 e 6 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 4 e 5 ($P < 0,01$; tabela 9) e UTO 4 e 6 ($P < 0,05$; tabela 9). Já o teste de Tukey para a variável comprimento do tarsometatarso indicou que apenas 3 pares de UTOs diferiam significativamente, a UTO 1 e a UTO 3 ($P < 0,01$; tabela 9), UTO 3 e UTO 4 ($P < 0,05$; tabela 9) e a UTO 3 e UTO 4 ($P < 0,05$; tabela 9).

Esses valores revelam que os principais responsáveis pelas diferenças de tamanho encontradas são os caracteres, comprimento do cúlmex exposto, comprimento da asa e comprimento da cauda. A UTO 3 tende a

ser maior em grande parte das variáveis analisadas, como comprimento do cúlmen exposto, comprimento da asa e comprimento do tarsometatarso, sendo este padrão o responsável por muitas das diferenças significativas evidenciadas pelo teste de Tukey. Em oposição, a UTO 1 apresenta os menores valores médios em muitos dos caracteres, como comprimento do cúlmen exposto, largura do bico, comprimento da asa e comprimento do tarsometatarso, valores que se aproximam com aqueles encontrados também na UTO 6. Outro fato que chama atenção é do tamanho da UTO 2 e 3 variarem drasticamente, apesar de apresentarem padrões de plumagem bastante similares, principalmente quanto ao tamanho da asa e o tamanho da cauda, tal evidência auxilia na corroboração da separação entre essas duas populações em unidades evolutivas distintas.

Entretanto, ao analisar os gráficos de dispersão (Figura 43) de cada um dos caracteres comparados com as seis UTOs, constata-se uma notável sobreposição de valores, mesmo naqueles principais caracteres responsáveis pelas diferenças significativas uma ligeira sobreposição sempre é detectada, principalmente nas extremidades das distribuições dos valores. Portanto, independentemente dos resultados dos testes, as medidas morfométricas não podem ser incluídas como caracteres diagnósticos de cada uma das UTOs, sua utilização ficaria então restrita a melhor caracterização de cada uma delas, como que UTO 3 tende a ser maior que as demais e que as UTO 1 e 2 tendem a serem menores, mas somente com a utilização conjunta de dados de coloração de plumagem que as UTOs podem ser diagnosticadas.

Figura 43: Gráficos de dispersão das medidas morfométricas comparando-se as medidas dos machos de todas as UTOs identificadas. As barras mostram a média mais ou menos o desvio padrão. Medidas em milímetros.

1.4.4.3. Análise de Componentes Principais (PCA)

A abordagem multivariada dos dados foi realizada por meio da análise de componentes principais (PCA), cujos resultados podem ser observados na tabela 11e na Figura 44. A análise foi realizada com todas as seis unidades taxonômicas operacionais reconhecidas, os dois primeiros componentes explicaram 56,03% da variação, sendo que o primeiro componente foi o responsável por 37,85 % dessa variação e está mais relacionado ao comprimento do cúlmen exposto e ao comprimento da asa (tabela 10).

A inspeção cuidadosa do gráfico (Figura 44) revela que as UTOs estão altamente sobrepostas, dificilmente são reconhecidos agrupamentos morfométricos, medições da UTO 3 tendem a se localizar na região superior do gráfico, no entanto, há sobreposição com a UTO 4. Em detrimento ao padrão da UTO 3, as UTOs 1 e 2 apresentam a tendência de se agruparem na região inferior do gráfico, ainda assim grande sobreposição é constatada, inclusive com a UTO 3. Este padrão, apesar pouco conspícuo no gráfico, reforça a tendência já verificada por meio do teste ANOVA de que os indivíduos da UTO 3 são maiores e os da UTO 1 tendem a ser menores.

Figura 44: Distribuição dos espécimes de acordo com os Componentes 1 e 2 na Análise de Componentes principais (PCA), realizada com os machos de todas as UTOs identificadas.

1.4.5. Nomenclatura

Todas as unidades evolutivas aqui definidas como UTOs possuem nomes disponíveis e aplicáveis na literatura, as sinonímias e os tratamentos nomenclaturais propostos estão de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). A tabela 12 apresenta um sumário dos nomes aqui aplicados para cada uma das UTOs que puderam ser diagnosticadas.

UTO 1

A unidade evolutiva identificada como UTO 1, atualmente é reconhecida sob o trinômio *Cyphorhinus arada arada* (Hermann 1783), descrito como *Myrm[mornys] arada* Hermann 1783, como base na descrição de *L'arada* de Buffon (1778) e na prancha *Le musicien de Cayenne* de Daubeton (1767-1782). Aqui o reconhecemos sob o binômio *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783). Os nomes *Cyphorhinus arada faroensis* (Zimmer e Phelps, 1946) e *Cyphorhinus arada urbanoi* (Zimmer e Phelps, 1946) são aqui considerados como sinônimos júniores de *Cyphorhinus arada*, pois as análises morfológicas não foram capazes de identificar caracteres que suportassem a diagnose desses táxons.

UTO 2

O nome atualmente utilizado para a unidade evolutiva representada pela UTO 2 é *Cyphorhinus arada transfluvialis* (Todd, 1932), descrito como subordinado a *Leucolepis modulator*. O presente estudo valida as diagnoses previstas na descrição deste táxon e reconhece seu *status* específico como *Cyphorhinus transfluvialis* (Todd, 1932).

UTO 3

O táxon diagnosticado aqui nomeado como UTO 3 é conhecido como *Cyphorhinus arada modulator* (D'Orbigny, 1838). A análise morfológica permite reafirmar a diagnose do táxon, e aqui o reconhecemos como *Cyphorhinus modulator* (D'Orbigny, 1838). As subespécies *Cyphorhinus arada rufogularis* (DesMurs, 1856) e *Cyphorhinus arada rutilans* (Todd, 1932) não são consideradas válidas, sendo sinônimos de *Cyphorhinus modulator* devido a inexistência de diferenças morfológicas diagnosticáveis entre esses táxons.

UTO 4

A unidade evolutiva diagnosticada como UTO 4 atualmente é designada sob o trinômio *Cyphorhinus arada salvini* (Sharpe, 1881). A revisão taxonômica realizada permite a plena diagnose deste táxon, sendo aqui reconhecido como *Cyphorhinus salvini* Sharpe, 1881.

UTO 5

O táxon representado pela UTO 5 é conhecido atualmente como *Cyphorhinus arada interpositus* (Todd, 1932). Corrobora-se aqui a validade das diagnoses propostas por Todd (1932), e reconhecemos este táxon como *Cyphorhinus interpositus* (Todd, 1932).

UTO 6

A última unidade evolutiva aqui nomeada é conhecida sob a forma trinomial de *Cyphorhinus arada griseolateralis* (Ridgway, 1888). O presente estudo retoma o *status* proposto originalmente, denominando como *Cyphorhinus griseolateralis* Ridgway, 1888.

1.4.6. Taxonomia

Gênero *Cyphorhinus* Cabanis, 1844

Cyphorhinus arada (Hermann 1783)

Myrm[ornis] arada Hermann, 1783. **Tabula affinitatum animalium olim academico specimine edita, nunc uberiore commentario illustrata cum annotationibus ad historiam naturalem animalium augendam facientibus**, p. 211, descrito com base em "L'Arada" Buffon, Histoire naturelle des oiseaux, 4, p. 480. Localidade-tipo: Cayenne

Formicarius musicus Boddaert, 1783. **Table des Planches Enlumineez d'Histoire Naturelle de M. D'Aubenton.**, p. 44, com base em "L'Arada" Buffon, , Histoire naturelle des oiseaux, v. 4, p. 480, e "Le Musicien de Cayenne" Daubenton, Planches Eluminees d'Histoire Naturelle. v. 8, n. 706 fig. 2. Localidade-tipo: Cayenne.

Turdus cantans Gmelin, 1789. **Syst. Nat.**, 1, (2), p. 825, com base em "L'Arada" Buffon, Histoire naturelle des oiseaux, v. 4, p. 480, e "Le Musicien de Cayenne" Daubenton, Planches Eluminees d'Histoire Naturelle. v. 8, n. 706 fig. 2. Localidade-tipo: Cayenne.

Turdus arada Latham, 1790. **Index ornithologicus, sive Systema ornithologiae; complectens avium divisionem in classes, ordines, genera, species, ipsarumque vaurietates: adjectis synonymis, locis, descriptionibus, &c.**, v.1, p. 358. Com base em "L'Arada" Buffon, Histoire naturelle des oiseaux, v. 4, p. 480, e "Le Musicien de Cayenne" Daubenton, Planches Eluminees d'Histoire Naturelle. v. 8, n. 706 fig. 2. Localidade-tipo: Cayenne.

Thryothorus carinatus Swainson, 1835. **Ornithological drawings**, Part 2, pl. 14. Localidade-tipo: desconhecida.

Platyurus rubecola Swainson, 1837. **On the natural history and classification of birds**. v. 2, p. 319, new name for Swainson. Localidade-tipo: "América do Sul".

Cyphorhinus carinatus Cabanis, 1846. in Tschudi, **Untersuchungen uber die Fauna Peruana**, Aves, p. 184. Localidade-tipo: Guiana.

Cyphorhinus cantans Cabanis, 1847. **Archiv Für Naturgeschichte**, 13, (1), p. 206. Localidade-tipo: Guiana.

Cyphorhinus musicus Sclater, 1862. **Catalogue of collection of American Birds**, p. 19, Localidade-tipo: Cayenne; Sclater and Salvin, 1867, **Exotic Ornithology containing figures and descriptions of new or rare species of American birds**, p. 43, localidade-tipo: Cayenne (ex Buffon); Pelzeln, 1868, **Zur Ornithologie Brasiliens**, 1, p. 47, localidade-tipo: Barra do Rio Negro (Manaus) e Cayenne; Sharpe, 1881. **A Catalogue of the Birds in the British Museum**, 6, p. 290, localidade-tipo: Guiana e Suriname (Albina); Salvin, 1882. **A catalogue of the collection of birds formed by the late Hugh Edwin Strickland**, p. 76, localidade-tipo: Guiana.

Leucolepia musica Ihering e Ihering, 1907. **Catálogos da Fauna Brasileira as aves do Brazil**, 1, p. 325, Localidade-tipo: desconhecida; Berlepsch, 1908. **Novitates Zoologicae**, 15, p. 106, Localidade-tipo: Cayenne; Penard, 1910, **De vogels van Guyana : (Suriname, Cayenne en Demerara)**, 2, p. 529, localidade-tipo: Suriname; Snethlage, 1914, **Boletim do Museu Goeldi**, 8, p. 488, localidade-tipo: Rio Jari (Santo Antonio da Cachoeira) e Óbidos, Brazil; Brabourne e Chubb, 1917, **The Birds of South America**, v.1, p. 339, localidade-tipo: Cayenne.

Leucolepia musica musica Beebe, 1917. **Tropical Wild Life**, 1, pp. 135, 231. Localidade-tipo: Bartica, Guiana.

Leucolepis arada Stresemann, 1920. **Novitates Zoologicae**. xxvii. p. 829; Chubb, 1921. **Birds of British Guiana**, 2, p. 365. Localidade-tipo: British Guiana.

Leucolepis arada arada, Hellmayr, 1934, **Catalogue of birds of the Americas**, vol. 13, pt. 7, p. 288; Griscon e Greenway, 1941, **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, v. 88, no 3, p. 302, localidade-tipo: Cayenne. Pinto, 1944. **Catálogo das aves do Brasil. Parte 2**, p. 351. Localidade-tipo: Cayenne, Guiana Francesa; Phelps e Phelps, 1950, **Lista de las aves de Venezuela com su distribuicion, Parte 2: Passeriformes**, p. 238, localidade-tipo: Cayena; Blake, 1950, **Birds of the Acary Mountains, southern British Guiana**, v. 32, no 7, p.462, localidade-tipo: Acary Mountains.

Leucolepis arada urbanoi Zimmer e Phelps, 1946. **American Museum Novitates**, no. 1312, p. 19. Localidade-tipo: Rio Curarai (alt. 1,000 m.), próximo a Cerro, Ptari-tepui, Bolívar, Venezuela.

Leucolepis arada faroensis Zimmer e Phelps, 1946. **American Museum Novitates**, no. 1312, p. 19. Localidade-tipo: Faro (Castanhal), Rio Jamundá, Pará, Brasil.

Cyphorhinus aradus urbanoi Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Rio Curarai (alt. 1,000 m.), próximo a Cerro, Ptari-tepui, Bolívar, Venezuela.

Cyphorhinus aradus aradus Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Cayenne; Sick, 1997; **Ornitologia Brasileira**, p.694.

Cyphorhinus aradus faroensis Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Faro (Castanhal), Rio Jamundá, Pará, Brasil.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana.

Cyphorhinus aradus Westoll, 1998, **The Complete Illustrated Check List o the Birds of the World**, p.474; Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada urbanoi Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642. Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447.

Cyphorhinus arada arada Haverschmidt, 1968. **Birds of Surinam**, p. 353. Localidade-tipo: Cayenne; Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642; Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447.

Cyphorhinus arada faroensis Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642. Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447.

Iconótipo: "Le Musicien de Cayenne", Daubenton, Planches Elumineés d'Histoire Naturelle. v. 8, n. 706 fig. 2.

Localidade tipo: Caiena, Guiana Francesa.

Distribuição: margem norte do rio Amazonas, a partir da margem esquerda do rio Negro; o sudeste e leste da Venezuela, Guianas, Suriname, região adjacente do nordeste do Brasil, do baixo rio Negro até a margem esquerda do rio Amazonas, inclusive na região de Faro e Óbidos até a foz do rio Negro (Figura 45).

Diagnose: a presença de um colar preto amarronzado com conspícuas listras longitudinais brancas pelos ombros e região superior das costas é o principal caráter diagnóstico desta espécie. Além disso, outros caracteres exclusivos de *Cyphorhinus arada* são: fronte e píleo de coloração predominantemente vermelho escuro, nuca castanho avermelhada, ligeiramente mais clara e menos avermelhada do que o píleo e ventre de coloração marrom muito claro, próximo ao bege.

Descrição: Machos e fêmeas não apresentam dimorfismo sexual de plumagem. A coloração de plumagem é em geral amarronzada, com marcações mais avermelhadas em regiões específicas do corpo. A fronte e o píleo tem coloração vermelho escuro (2,5YR 3/6), na região da nuca a coloração torna-se mais clara e menos avermelhada, sendo classificada como castanha (1,0YR 3/5). Apresenta estria superciliar de coloração esbranquiçada, se estende até a porção lateral do pescoço, a região lateral do pescoço é caracterizada pela presença do colar estriado preto e branco. A região auricular também é avermelhada, classificada como castanho escuro (7,5YR 5/8) cor próxima ao vermelho amarronzado. A coloração do mento, garganta e peito manteve-se uniforme, no tom castanho escuro, mesma tonalidade da região auricular, o ventre é marrom muito claro (10YR 7/4, 7/3), coloração bastante pálida que claramente se distingue da cor avermelhada do peito, os flancos e o crisso também são castanho escuro, como encontrado em outras regiões do corpo. O dorso e o uropígio são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, esta região é marrom acanelado (7YR 4/4), a região das supra-caudais volta a ser avermelha como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barras na tonalidade preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 46).

Variação individual: presente na coloração da nuca que pode ser amarronzada (marrom acanelado) em alguns indivíduos esparsos e a cor do crisso pode ser mais clara nos indivíduos da Venezuela.

Juvenis: os indivíduos juvenis são similares aos adultos, mas podem apresentar o colar estriado pouco conspícuo ou reduzido, região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claros e amarelados ao invés de avermelhado como nos adultos. A cabeça e a nuca também são menos avermelhadas e mais amarronzadas. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $15,5 \pm 1,13$; machos $16,04 \pm 0,84$. Largura do bico: fêmeas $3,64 \pm 0,26$; machos $3,78 \pm 0,36$. Altura do bico: fêmeas $5,48 \pm 0,5$; machos $5,66 \pm 0,41$. Comprimento da asa: fêmeas $58,8 \pm 2,03$; machos $60,46 \pm 3,04$. Comprimento da cauda: fêmea $34,01 \pm 1,94$; machos $36,05 \pm 1,63$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $18,23 \pm 1,49$; machos $19,01 \pm 1,37$.

Voz: essa espécie, como um típico Oscine, apresenta vocalizações com grande variação individual, assim não é possível descrever um tipo de vocalização típica dessa espécie. Dessa forma, o que se pode descrever são tendências ou padrões que puderam ser observados em grande parte dos espécimes analisados. Assim, essa espécie pode ser caracterizada pelo predomínio de frases simples, ou seja, frases com um baixo número médio de notas (9,31) comparado com as demais, e com duração média mais curta (2,31 s), o que resulta em um ritmo mais lento (4,13 notas/s). O valor médio de sua frequência mínima é bastante elevado (893,23 Hz), demonstrando que ela tende a apresentar cantos mais agudos. Foi detectado também que em grande parte das frases está presente uma sequência de duas notas iguais características (Figura 36).

Figura 45: Distribuição de *Cyphorhinus arada*.

Figura 46: *Cyphorhinus arada*. Ilustradora: Laura Montserrat.

Cyphorhinus transfluvialis (Todd, 1932)

Leucolepis modulator transfluvialis Todd, 1932. Proceedings of the Biological Society of Washington, 45, p. 13. Localidade-tipo: Manacapuru, Rio Solimões, Amazonas, Brasil. Pinto, 1944, **Catálogo das aves do Brasil. Parte 2.** p. 352. Localidade-tipo: Manacapuru, margem esquerda do rio Solimões.

Leucolepis salvini Snethlage, 1926, **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, 2, No. 6, p. 50. Localidade-tipo: baixo Rio Negro.

Cyphorhinus aradus transfluvialis Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Manacapuru, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. Sick, 1997. **Ornitologia Brasileira**. p. 694.

Cyphorhinus modulator Westoll, 1998, **The Complete Illustrated Check List o the Birds of the World**, p.474.

Cyphorhinus aradus Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada transfluvialis Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642; Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447.

Holótipo: fêmea adulta depositada no Carnegie Museum of Natural History (CMNH 98216).

Localidade tipo: Manacapuru, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

Distribuição: esta espécie ocorre no sudeste da Colômbia até o extremo noroeste do Brasil, está ao norte do rio Amazonas até a margem direita do rio Negro, norte do rio Içá e Solimões (Figura 47).

Diagnose: ventre marrom amarelado claro, cor próxima a do mento garganta e peito, pouco contraste entre a coloração da garganta e peito e região inferior do corpo. Não apresenta colar estriado como em *C. arada*.

Descrição: a espécie não apresenta dimorfismo sexual de plumagem. Não possui colar estriado ou qualquer indício dele. A fronte e o píleo são ligeiramente mais claras do que em *C. arada*, já que apresentam a coloração vermelha (2.5YR 5/8, 4/8 e 4/6). A nuca é marrom acanelado (7YR 4/4), é mais escura e menos avermelhada do que a cabeça. Apresenta estria superciliar de coloração amarelo avermelhado (7,5YR 6/8 e 7/8), que se estende até a região superior dos ombros. A região auricular é vermelho amarelado (5YR 5/8) e a porção lateral do pescoço é castanho escuro misturado com marrom acanelado (7YR 4/4 e 7,5YR 5/8), coloração mais escura e menos amarelada do que região auricular. O mento, garganta e peito possuem um padrão uniforme de coloração, sendo ele vermelho amarelado (5YR 5/8 e 6/8), a cor do ventre, apesar de um pouco mais clara do que a região superior (marrom amarelado claro 7, 10YR 6/4, 6/6 e 6/8), aproxima-se da cor da garganta e peito, dando uma impressão de uniformidade em toda a região ventral, mesmo com uma pequena variação na cor do crisso e dos flancos que são marrom amarelado escuro (10YR 3/6, 4/4 e 4/6) e castanho escuro (7,5YR 5/8, 5/6), respectivamente. O dorso e o uropígio são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, esta região é marrom acanelado (7YR 4/4), a região das supra-caudais volta a

ser avermelha como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barramento na tonalidade preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 48).

Varição individual: presente na coloração do peito que pode ser mais claro do que a garganta (marrom amarelado e amarelo avermelhado) e na cor do ventre que pode ser mais avermelhado (amarelo avermelhado)

Juvenis: os indivíduos juvenis são similares aos adultos, mas a região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claros e amarelados ao invés de avermelhado como nos adultos. A cabeça e a nuca também são menos avermelhadas e mais amarronzadas. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $15,64 \pm 0,71$; machos $16,36 \pm 0,66$. Largura do bico: fêmeas $3,86 \pm 0,34$; machos $3,95 \pm 0,41$. Altura do bico: fêmeas $5,57 \pm 0,43$; machos $5,58 \pm 0,25$. Comprimento da asa: fêmeas $60,81 \pm 2,05$; machos $63,71 \pm 2,39$. Comprimento da cauda: fêmea $32,06 \pm 2,39$; machos $33,46 \pm 1,8$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $18,91 \pm 0,96$; machos $19,84 \pm 0,9$.

Voz: essa espécie, como também observado em *C. arada*, apresenta vocalizações com grande variação individual e, por isso, também não é possível descrever um tipo de vocalização típica dessa espécie, o que é possível de se detectar são padrões e convergências apresentados pela maioria dos espécimes. O padrão de vocalização de *C. transfluvialis* é caracterizado por cantos mais complexos do que em *C. arada*, as frases possuem ritmo mais acelerado (5,53 notas/s), quando comparado com as demais espécies do complexo. Pode ser classificada como eventualmente versátil e executa um alto número de frases diferentes em um minuto (Figura 37).

Figura 47: Distribuição de *Cyphorhinus transfluvialis*.

Figura 48: *Cyphorhinus transfluvialis*. Ilustradora: Michele Konig.

Cyphorhinus modulator (D'Orbigny, 1838)

Thryothorus modulator d'Orbigny, 1838. **Voyage dans l'Amerique meridionale (le Brésil, la République Oriental de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou), executé pendant les années 1826-33 par A. D'Orbigny**, Ois., p. 230. Localidade-tipo: Yuracares, Bolívia.

Troglodytes arada Lafresnay e d'Orbigny, 1837. Syn. Av., 1, in **Magasin de Zoologie.**, 7, cl. 2, p. 25. Localidade-tipo: Yungas, Bolívia.

Sarochalinus rufogularis Des Murs, 1856. in **Expedition dans les parties centrales de l'Amerique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para.** Castelnau, F. Chez P.. Sud, Zool., 7, livr. 18, p. 49, pl. 17, fig. 1. Localidade-tipo: Sarayacu, leste do Peru.

Cyphorhinus modulator Sclater e Salvin, 1867. **Exotic Ornithology containing figures and descriptions of new or rare species of American birds**, p. 43. Localidade-tipo: Yungas, Bolívia e Sarayacu, Peru; idem ; Sharpe, 1882 **A Catalogue of the Birds in the British Museum**, 6, p. 291, pi. 18, fig. 2, localidade-tipo: Bolívia e Peru (Chamicuros); Taczanowski, 1884, **Ornithologie du Pérou**, 1, p. 508, localidade-tipo: Chyavetas, Yurimaguas, Chamicuros, Santa Cruz, (?) Loretoyacu e Moyobamba, Peru; Berlepsch, 1889, **Journal für Ornithologie**, 37, p. 292, localidade-tipo: Tarapoto, Peru.

Cyphorhinus salvini Taczanowski, 1882. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 6. Localidade-tipo: Yurimaguas, Peru.

Leucolepia modulator Ihering, 1905. **Revista do Museu Paulista**, 6, p. 431. Localidade-tipo: Rio Juruá, Brasil; idem, 1907, **Catálogos da Fauna Brasileira as aves do Brazil**, 1, p. 325, localidade-tipo: Rio Juruá. Brabourne e Chubb, 1917, **The Birds of South America**, v.1, p. 339, localidade-tipo: Yungas, Bolívia.

Leucolepia modulator rufogularis Hellmayr, 1907. **Novitates Zoologicae**, 14, p. 41, localidade-tipo: Tefé, Rio Solimões; idem, I.e., 14, p. 346, localidade-tipo: Humaytha, Rio Madeira; Snethlage, 1908, **Journal für Ornithologie**, 56, p. 9, localidade-tipo: Cachoeira, Rio Purus, Brasil

Leucolepis modulator modulator Hellmayr, 1910. **Novitates Zoologicae**, 17, p. 261. Localidade-tipo: Humaitá, Rio Madeira; Gyldenstolpe, 1945, **A contribution to the Ornithology of Northern Bolivia**, p. 244, localidade-tipo: Yuracares, Chaparé, Cochabamba, leste da Bolívia; Gyldenstolpe, 1951, **The ornithology of the Rio Purús region in Western Brazil**, p. 277, localidade-tipo: Yuracares, Chaparé, Cochabamba, leste da Bolívia.

Leucolepis modulator Ridgway, 1904. **Bulletin of the United States National Museum**, 50, Part 3, p. 672. Localidade-tipo: Bolívia e leste do Peru.

Leucolepis salvini Ridgway, 1904. **Bulletin of the United States National Museum**, 50, Part 3, p. 672. Localidade-tipo: leste do Peru.

Leucolepia modulatrix Snethlage, 1914. **Boletim do Museu Goeldi**, 8, p. 488. Localidade-tipo: Rio Madeira, Bolívia.

Leucolepia modulatrix rufogularis Snethlage, 1914. **Boletim do Museu Goeldi**, 8, p. 488. Localidade-tipo: Cachoeira, Rio Purus.

Leucolepis modulator rutilans Todd, 1932. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 45, p. 12. Localidade-tipo: São Paulo de Olivença, Rio Solimões, Amazonas, Brasil.

Leucolepis arada modulatrix Hellmayr, 1934, **Catalogue of birds of the Americas**, vol. 13, pt. 7, p. 290. Localidade-tipo: Yuracares, Bolívia.

Leucolepis modulator rufogularis; Pinto, 1944. **Catálogo das aves do Brasil. Parte 2.** p. 351. Localidade-tipo: Sarayacu, Peru, baixo Ucayali; Gyldenstolpe, 1945, **The Bird Fauna of the Rio Juruá**, p. 274, localidade-tipo: Sarayacu, Peru, baixo Ucayali.

Cyphorhinus aradus modulator Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 440. Localidade-tipo: Yungas, Bolívia.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana.

Cyphorhinus aradus rufogularis Sick, 1997. **Ornitologia Brasileira**. p. 694.

Cyphorhinus modulator Westoll, 1998, **The Complete Illustrated Check List o the Birds of the World**, p.474.

Cyphorhinus aradus Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada modulator Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642;

Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447

Holótipo: macho adulto depositado no Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN 1993.201), Paris, França.

Localidade tipo: Yuracares, Bolívia.

Distribuição: leste do Peru ao sul do rio Maraón, sudeste da Bolívia e extremo oeste do Brasil, ao sul do rio Amazonas até a margem esquerda do rio Madeira, compreendendo a margem sul do rio Solimões, em ambas as margens do rio Juruá e do rio Purus (Figura 49).

Diagnose: cor, em geral, mais avermelhada do que amarronzada, principalmente no ventre, região auricular e lados do pescoço. Tamanho maior quando comparado com *C. transfluvialis*.

Descrição: assim como as outras espécies não há dimorfismo sexual de plumagem. A coloração em geral, dorsalmente é mais amarronzada e ventralmente mais avermelhada e, como na espécie anterior, não possui colar estriado. Na região da cabeça, a fronte e o píleo são avermelhados (2,5YR 5/8, 4/8), a nuca é mais escura e amarronzada (marrom amarelado, 7YR 4/4). A região auricular é bastante avermelhada (vermelho amarelado, 5YR 5/8) com pouca mistura com marrom, a estria superciliar está presente, é amarelo avermelhado (7,5YR 6/8 e 7/8), mais clara do que a região auricular, e se estende até a região lateral do pescoço. A região lateral do pescoço é vermelho amarelado misturado com marrom acanelado (5YR 5/8 e 7YR 4/4), similar a *C. transfluvialis*, mas em *C. modulator* a coloração avermelhada brilhante predomina. O mento, garganta e pescoço, assim como nas outras espécies, tem padrão de coloração uniforme, vermelho amarelado (5YR 5/8, 6/8), o ventre é, em geral, mais escuro, marrom amarelado (10YR 5/4, 5/6 e 5/8), tornando nítida a distinção entre peito e barriga. Os flancos são geralmente um pouco mais escuros do que a barriga, é marrom amarelado escuro (10YR 3/6, 4/4 e 4/6) e o crisso é marrom é amarelado assim como o ventre. O dorso e o uropígio são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, esta região é marrom

acanelado (7YR 4/4), a região da supra-caudais volta a ser avermelha como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barras na coloração preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 50).

Variação individual: identificada principalmente na região do ventre, flancos e crisso, que podem ser mais escuros (marrom amarelado escuro) do que a coloração observada na maioria dos espécimes.

Juvenis: os indivíduos juvenis são similares aos adultos, mas a região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claros e amarelados ao invés de avermelhados como nos adultos. A cabeça também é menos avermelhada e mais amarronzadas. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto e ser mais clara.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $16,39 \pm 0,92$; machos $17,15 \pm 1,02$. Largura do bico: fêmeas $3,93 \pm 0,27$; machos $4,07 \pm 0,39$. Altura do bico: fêmeas $5,57 \pm 0,47$; machos $5,8 \pm 0,48$. Comprimento da asa: fêmeas $64,56 \pm 3,06$; machos $69,10 \pm 2,88$. Comprimento da cauda: fêmea $35,86 \pm 2,72$; machos $37 \pm 2,47$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $20,06 \pm 1,48$; machos $19,88 \pm 1,25$.

Voz: como um típico Oscine, ocorre o que já fora explicado nas espécies anteriores, as vocalizações são bastante variadas e não é possível descrever um único tipo de canto para essa espécie. Os padrões de vocalizações observados em *C. modulator* são: o predomínio de frases complexas, com um elevado número médio de notas por frase (11,98 notas/frase), longa duração média de uma frase (3,98 s) e o ritmo é mais lento (3,087 notas/s) (Figura 38).

Figura 49: Distribuição de *Cyphorhinus modulator*.

Figura 50: *Cyphorhinus modulator*. Ilustradora: Laura Monteserrat.

Cyphorhinus salvini Sharpe, 1881

Cyphorhinus salvini Sharpe, 1881. **A Catalogue of the Birds in the British Museum**, 6, p. 292, pi. 18, fig. 1. Localidade-tipo: Rio Napo, Equador.

Cyphorhinus modulator Sclater, 1858. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 26, p. 63. Localidade-tipo: Rio Napo, Equador.

Leucolepis modulator salvini Hellmayr, 1910. **Novitates Zoologicae**, 17, p. 262, localidade-tipo: Cuembi, Rio Putumayo, Colômbia e Rio Napo, Equador; Chapman, 1926, **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 55, p. 573, localidade-tipo: Zamora, Sarayacu, Rio Suno e abaixo de San José, Equador.

Leucolepis salvini Ridgway, 1904. **Bulletin of the United States National Museum**, 50, Part 3, p. 672, localidade-tipo: eastern Equador; Chapman, 1917, **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 36, p. 527, localidade-tipo: Florência, Colômbia.

Leucolepia salvini Snethlage, 1914, **Boletim do Museu Goeldi**, 8, p. 488, localidade-tipo: regiões orientais do Equador e da Colômbia; Brabourne e Chubb, 1917, **The Birds of South America**, v.1, p. 339, localidade-tipo: Rio Napo, Equador.

Leucolepis arada salvini Hellmayr, 1934, **Catalogue of birds of the Americas**, vol. 13, pt. 7, p. 291.

Cyphorhinus aradus salvini Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 440. Localidade-tipo: Rio Napo, Equador.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana.

Cyphorhinus aradus Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada salvini Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642; Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447

Holótipo: adulto depositado no Natural History Museum, Tring, UK (BNHM 1858.2.4.42).

Localidade tipo: Rio Napo, Equador.

Distribuição: limitada ao sudeste da Colômbia, leste do Equador e noroeste do Peru, ao norte do rio Marañón, até o sul do rio Caquetá (Figura 51).

Diagnose: região auricular marrom acinzentado escuro (principal) e lados do pescoço marrom acanelado.

Descrição: como já mencionado nas outras espécies, *C. salvini* não apresenta dimorfismo sexual de plumagem e também não apresenta qualquer vestígio de colar estriado na região do pescoço e ombros. A coloração geral do corpo é amarronzada sendo mais avermelhada na cabeça e na região ventral. A fronte e o píleo são vermelhos (2,5YR 5/8, 4/8 e 4/6), na região da nuca a coloração torna-se amarronzada (marrom acanelado, 7YR 4/4). A cor da região auricular é a mais distinta entre as espécies aqui descritas e é sua principal diagnose, ela é mais escura e não é avermelhada, sendo categorizada como marrom acinzentado escuro (10YR 4/2), a cor dos lados do pescoço é um pouco mais clara do que a região auricular, é marrom acanelado (7YR 4/4). Apresenta estria superciliar amarelo avermelhada (7,5YR 6/8 e 7/8) que se destaca da coloração da região auricular e do pescoço e se estende até a região superior do ombro. A cor do mento,

garganta e peito é novamente uniforme e vermelho amarelado (5YR 5/8e 6/8), a cor do ventre é marrom amarelado (10YR 5/4, 5/6 e 5/8) e assemelha-se com *C. modulator*. Os flancos são sutilmente mais escuros que o ventre, eles são marrom amarelado escuro (10YR 3/6, 4/4 e 4/6). O crisso tem coloração mais avermelhada, castanho escuro (7.5YR 5/8), distinta dos flancos e do ventre. O dorso e o uropígio, como nas outras espécies, são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, de coloração marrom acanelado (7YR 4/4), a região das supra-caudais volta a ser avermelha como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barras na tonalidade preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 52).

Variação individual: identificada na região do ventre, que pode ser mais escuro (marrom amarelado escuro) e dos flancos que pode ser claro (marrom amarelado).

Juvenis: os espécimes juvenis são similares aos adultos, mas a região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claros e amarelados ao invés de avermelhados como nos adultos. A cabeça também é menos avermelhada e mais amarronzada. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto e ser mais clara.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $16,24 \pm 1,11$; machos $16,78 \pm 1,11$. Largura do bico: fêmeas $3,93 \pm 0,22$; machos $4,10 \pm 0,35$. Altura do bico: fêmeas $5,48 \pm 0,62$; machos $5,82 \pm 0,34$. Comprimento da asa: fêmeas $64,12 \pm 2,36$; machos $66,6 \pm 2,68$. Comprimento da cauda: fêmea $33,53 \pm 1,89$; machos $35,9 \pm 2,45$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $18,62 \pm 0,85$; machos $19,73 \pm 1,15$.

Voz: novamente, as vocalizações são bastante variáveis, o aprendizado e a variação individual exercem um papel importante em suas vocalizações, por isso, um canto ou um sonograma típico não puderam ser identificados, ainda assim, padrões coincidentes desses indivíduos puderam ser reconhecidos. As vocalizações de *C. salvini* são semelhantes às de *C. modulator*, no entanto, suas medidas com relação à frequência se comportaram de maneira diferenciada, as medidas de frequência máxima, mínima e de pico foram as mais baixas dentre as espécies aqui descritas, o que denota a tendência de vocalizações mais graves.

Além disso, suas vocalizações são complexas, com um alto número médio de notas (13,26) em uma frase e ritmo acelerado (4,83 notas/s) (Figura 40).

Figura 51: Distribuição de *Cyphorhinus salvini*.

Figura 52: *Cyphorhinus salvini*. Ilustradora: Michelle Konig

Cyphorhinus interpositus (Todd, 1932)

Leucolepis modulator interpositus Todd, 1932. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 45, p. 13. Localidade-tipo:

Vila Braga, Pará, Brasil. Pinto, 1944, **Catálogo das aves do Brasil. Parte 2**, p. 353, localidade-tipo: Vila Braga, Pará, Brasil.

Leucolepis modulator griseolateralis Hellmayr, 1910. **Novitates Zoologicae**, XVII, p. 262. Localidade-tipo: Maruins, Rio Machado,

Rondônia, Brasil. Naumburg, 1930. **The Birds of Matto Grosso, Brazil. A report on the Birds secured by the Roosevelt-Rondon Expedition**. Bulletin of the AMNH ; v. 60. Localidade-tipo: Rio Roosevelt.

Leucolepis arada interposita Hellmayr, 1934, **Catalogue of birds of the Americas**, vol. 13, pt. 7, p. 289. Localidade-tipo: Vila

Braga, Pará, Brasil; Griscon e Greenway, 1941, **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, v. 88, no 3, p. 303, localidade-tipo: Vila Braga, margem esquerda do rio Tapajós.

Cyphorhinus aradus interpositus Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Vila

Braga, Pará, Brasil.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. Sick, 1997. **Ornitologia Brasileira**. p. 694

Cyphorhinus aradus Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada interpositus, Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642; Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447.

Holótipo: fêmea adulta depositada no Carnegie Museum of Natural History (CMNH 76456)

Localidade tipo: Vila Braga, Pará, Brasil.

Distribuição: distribuição é conhecida para o norte e centro do Brasil, na margem sul do baixo Amazonas, da margem direita do rio Madeira até a margem esquerda do rio Tapajós (interflúvio Madeira-Tapajós, Figura 53).

Diagnose: ventre mais claro e acinzentado, píleo mais amarronzado do que avermelhado.

Descrição: esta espécie também não apresenta colar estriado e dimorfismo sexual de plumagem, como descrito anteriormente nas outras espécies. A coloração geral do corpo é amarronzada, mais clara e avermelhada ventralmente e mais escura e amarronzada dorsalmente. A fronte é vermelha (2,5YR 5/8, 4/8), o píleo também apresenta coloração avermelhada, mas esta é menos conspícua do que fora detectado nas espécies descritas até então. A cor da nuca é marrom acanelado, a região auricular é vermelha amarelada (5YR 5/8), a coloração da estria superciliar aproxima-se da cor da região auricular só que um pouco mais clara, é amarelo avermelhado (7.5YR 6/8) e se estende até a região superior dos ombros. A região lateral do pescoço é marrom acanelado (7YR 4/4), mais escura do que a região auricular. O mento, garganta e peito têm coloração uniforme nessa espécie, vermelho amarelado (5YR 5/8 e 6/8). O ventre é mais claro e mais acinzentado, conspicuamente distinto de *C. modulator* e *C. salvini*, a coloração é o marrom acinzentado (10YR 5/2 e 5/3). Os flancos e o crisso são da mesma coloração, castanho escuro (7,5YR 5/8 e 4/6), o que contrasta bastante com a coloração acinzentada da barriga. O dorso e o uropígio, como nas outras espécies, são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, de coloração marrom acanelado (7YR 4/4), a região das supra-caudais volta a ser avermelhada como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da

pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barramento na cor preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 54).

Variação individual: a variação individual foi mais pronunciada na cor dos lados do pescoço, em a cor marrom acanelado pode aparecer associada ao marrom acinzentado em alguns indivíduos, a coloração do peito também pode variar, em alguns casos é amarelo avermelhado, mais claro do que a garganta. O ventre apresenta algumas variações de tonalidades sutis, como marrom amarelado claro e cinza. A estria superciliar pode ter sua porção final esbranquiçada.

Juvenis: indivíduos juvenis são similares aos adultos, mas a região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claros e amarelados ao invés de avermelhados como nos adultos. A cabeça também é menos avermelhada e mais amarronzada. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto e ser mais clara.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $16,14 \pm 1,00$; machos $16,52 \pm 1,02$. Largura do bico: fêmeas $3,97 \pm 0,28$; machos $3,9 \pm 0,17$. Altura do bico: fêmeas $5,51 \pm 0,36$; machos $5,96 \pm 0,32$. Comprimento da asa: fêmeas $61,72 \pm 2,43$; machos $63,75 \pm 3,29$. Comprimento da cauda: fêmea $33,53 \pm 1,89$; machos $35,9 \pm 2,45$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $18,62 \pm 0,85$; machos $19,73 \pm 1,15$.

Voz: *C. interpositus* também apresenta as vocalizações são bastante variáveis e com influência do aprendizado e da variação individual em suas vocalizações, sendo assim, um canto ou um sonograma típico não puderam ser identificados, o que pode ser identificado foram quais são os principais padrões convergentes desses indivíduos. As vocalizações assemelham-se com *C. arada*, pois há um predomínio de frases mais simples, com um ritmo mais lento (4,625 notas/frase) e curta duração média (1,94 s). Tem cantos mais agudos, com a frequência de pico bastante elevada (3385,5 Hz) e cada nota em uma frase apresenta um duração media maior (0,166 s) quando comparada com as demais espécies (Figura 40).

Figura 53: Distribuição de *Cyphorhinus interpositus*.

Figura 54: *Cyphorhinus interpositus*. Ilustradora: Laura Montserrat.

Cyphorhinus griseolateralis Ridgway, 1888

Cyphorhinus griseolateralis Ridgway, 1888. **Proceedings of The United States National Museum**, 10, p. 518, localidade-tipo: Diamantina, próximo a Santarém, Brasil; Chapman and Riker, 1890, **Auk**, 7, p. 137, localidade-tipo: Diamantina.

Leucolepia griseilateralis Ihering and Ihering, 1907. **Catálogos da Fauna Brasileira as aves do Brazil**, 1, p. 324, Localidade-tipo: Diamantina; Snethlage, 1914. **Boletim do Museu Goeldi**, 8, p. 489. Localidade-tipo: Rio Jamanxim, Tapajós; Brabourne e Chubb, 1917, **The Birds of South America**, v.1, p. 339, localidade-tipo: Diamantina.

Leucolepis arada griseolateralis Hellmayr, 1934, **Catalogue of birds of the Americas**, vol. 13, pt. 7, p. 289. Localidade-tipo: Diamantina, próximo a Santarém, Brasil; Griscon e Greenway, 1941, **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College**, v. 88, no 3, p. 303, localidade-tipo: Diamantina, próximo a Santarém, Brasil.

Leucolepis modulator griseolateralis, Pinto, 1944. **Catálogo das aves do Brasil. Parte 2.** p. 351. Localidade-tipo: Diamantina (margem direita do baixo Tapajós, próximo a Santarém).

Cyphorhinus aradus griseolateralis Paynter e Vaurie, 1960. **Check-list of birds of the World**, Vol. 9, p. 439. Localidade-tipo: Diamantina, próximo a Santarém, Brasil. Sick, 1997. **Ornitologia Brasileira**. p. 694.

Cyphorhinus arada de Schauensee, 1966. **The species of birds of South America and their distribution**, p. 409. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana. de Schauensee, 1970. **A guide to the birds of south America**, p. 339. Localidade-tipo: de Honduras até o sul da Amazônia brasileira e boliviana.

Cyphorhinus aradus Brewer, 2001, **Wrens, dippers and thrashers**, p. 198.

Cyphorhinus arada griseolateralis Dickinson, 2003, **The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world**, p. 642; Kroodsma e Brewer, 2005, **Handbook of the Birds of the World**, v. 10, p. 447

Holótipo: adulto depositado no Smithsonian Institution National Museum of Natural History (NMNH 12774).

Localidade tipo: Diamantina, próximo a Santarém, margem leste da foz do rio Tapajós, Pará, Brasil.

Distribuição: sua distribuição é limitada à margem do sul do rio Amazonas, na margem direita do baixo Amazonas, a partir da margem direita do rio Tapajós até a margem esquerda do rio Xingu, chega até o extremo leste da Amazônia, na Ilha do Marajó, apenas no extremo norte da distribuição (Figura 55).

Diagnose: presença de colar estriado reduzido ou parcial, cinza e branco, menos conspicuo do que em *C. arada*, a partir da lateral do pescoço até a região superior dos ombros. Estria superciliar branca e ventre cinza.

Descrição: não apresenta dimorfismo sexual de plumagem, o colar estriado é reduzido e menos conspicuos do que em *C. arada*, com coloração cinza e branca. A coloração em geral é acinzentada ventralmente e amarronzada dorsalmente. A cor da fronte e do píleo é vermelha (2,5YR 5/8, 4/8, 4/6), a nuca é marrom acanelado (7YR 4/4), a região auricular é marrom acanelado (7YR 4/4) misturado com cinza (10YR 6/2 e 8/1). A estria superciliar está presente na cor branca (5YR 8/1) e se estende até a região superior dos ombros. Na porção lateral do pescoço está presente o colar estriado cinza e branco (5YR 8/1 e 10YR 5/1). A região do mento e garganta manteve sua coloração uniforme castanho escuro (7,5YR 5/8), a cor do peito difere um pouco da cor da garganta, ele, geralmente, segue a coloração acinzentada do ventre e algumas vezes apresenta cores misturando a cor da garganta com a cor do ventre. O ventre é sempre acinzentado,

predominando a cor marrom acinzentado (10YR 5/2 e 5/3), os flancos e crisso têm o mesmo padrão de coloração, castanho escuro (7,5YR 5/8 e 4/6), o que acentua o contraste com o ventre acinzentado. O dorso e o uropígio, como nas outras espécies, são mais escuros e menos avermelhados do que a cabeça, de coloração marrom acanelado (7YR 4/4), a região das supra-caudais volta a ser avermelhada como na cabeça (vermelho escuro, 2.5 YR 4/8). A asa também é amarronzada, sendo um marrom mais claro do que no dorso (7,5 YR 4.5/5), a margem externa da pena das primárias e secundárias apresenta um barramento distinto preto amarronzado (7.5YR 2.5/2), a cauda tem o mesmo padrão de coloração da asa, ela é amarronzada (7,5 YR 4.5/5), com a presença de barramento na tonalidade preto amarronzado (7.5YR 2.5/2). O bico tem a maxila preta acinzentada e a mandíbula cinza com a base branca, íris marrom e tarso marrom acinzentado (Figura 56).

Variação individual: a cor do peito pode variar individualmente como totalmente castanho escuro, castanho escuro apenas na região central com marrom acinzentado nas extremidades e totalmente marrom acinzentado como no ventre. A tonalidade de coloração do ventre pode ser cinza mais claro ou cinza mais escuro. O colar estriado cinza e branco pode ser pouco conspícuo, a região cinza é sempre observada, mas as estrias brancas podem ser bastante reduzidas.

Juvenis: os indivíduos juvenis são similares aos adultos, mas podem apresentar o colar estriado pouco conspícuo ou reduzido, as estrias brancas geralmente não são observadas, somente a estria superciliar. A região do mento, garganta e peito são, geralmente, mais claras e amareladas ao invés de avermelhadas como nos adultos. A cabeça e a nuca também são menos avermelhadas e mais amarronzadas. A região inferior do ventre pode apresentar um barramento indistinto.

Morfometria (medidas em milímetros): Cúlmen: fêmeas $15,62 \pm 0,54$; machos $16,1 \pm 0,95$. Largura do bico: fêmeas $3,86 \pm 0,3$; machos $3,92 \pm 0,33$. Altura do bico: fêmeas $5,42 \pm 0,29$; machos $5,61 \pm 0,55$. Comprimento da asa: fêmeas $59,69 \pm 2,63$; machos $61,55 \pm 3,12$. Comprimento da cauda: fêmea $37,16 \pm 4,5$; machos $38,3 \pm 2,96$. Comprimento do tarsometatarso: fêmeas $18,88 \pm 0,67$; machos $19,56 \pm 0,98$.

Voz: não foi possível encontrar um canto ou sonograma típico capaz de representar esta espécie devido a grandes variações individuais detectadas, como já é previsto que ocorra em Oscines, mas padrões convergentes comuns aos indivíduos dessa espécie puderam ser determinados. A principal característica diagnóstica presente nas vocalizações de *C. griseolateralis* é a presença de trinado, o que deixa sua

vocalização mais distinta das demais e de fácil identificação. Além disso, *C. griseolateralis* tem a média da frequência de pico elevada (2863,91 Hz), tendência a cantos mais agudos, um intervalo médio mais extenso entre as frases (5,55 s) e não é versátil, ou seja, não varia os tipos de frases durante um canto (Figura 41).

Figura 55: Distribuição de *Cyphorhinus griseolateralis*.

Figura 56: *Cyphorhinus griseolateralis*. Ilustradora: Michelle König.

1.5. Discussão

O complexo *Cyphorhinus arada* nunca foi objeto de uma revisão taxonômica completa que englobasse tanto caracteres morfológicos como caracteres vocais. Influenciados pelo conceito biológico de espécie, muitos autores (*e.g.* Todd, 1932; Hellmayr, 1934; Pinto, 1944; Paynter e Vaurie, 1960), agruparam os táxons descritos em uma única espécie politípica ou em duas, dada a clara distinção entre os espécimes que apresentavam colar estriado preto e branco e aqueles que não apresentavam. Dessa forma, um cenário com diversas divergências e problemas surgiu, a utilização da categoria subespecífica prevaleceu e nenhum estudo mais aprofundado foi feito antes das principais decisões taxonômicas serem tomadas, mesmo após Hellmayr (1934) chamar a atenção da necessidade de se revisar séries maiores para testar a validade de alguns táxons.

Na obra de Paynter e Vaurie (1960), além de subordinar todos os táxons válidos do complexo à *Cyphorhinus arada*, são incluídas também os táxons subordinados a *Cyphorhinus phaeocephalus*, gerando ainda mais problemas taxonômicos. Neste trabalho, a clara diferença entre o complexo *Cyphorhinus arada* e o complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* pode ser reafirmada por meio de três caracteres de plumagem: (i) a presença de estria superciliar apenas no complexo *C. arada*, (ii) a ausência de coloração avermelhada na fronte e píleo em *C. phaeocephalus* e (iii) em *C. phaeocephalus* o padrão de coloração da região do mento, garganta, peito, região auricular e porção lateral do pescoço mantém uniformemente a mesma tonalidade de coloração, vermelho amarelado (5YR 5/8) (Figura 57).

Além da plena diagnose entre o complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* e o complexo *Cyphorhinus arada*, os caracteres de plumagem, morfométricos e vocais levantadas neste estudo permitiram que dentro do complexo *Cyphorhinus arada* pudessem ser reconhecidas seis espécies. A melhor amostragem que compreendeu uma grande diversidade de localidades, em que a distribuição dos táxons e das variações de plumagem pôde ser bem esclarecida, identificando as variações de plumagem que se tratavam apenas de variações individuais daquelas realmente consistentes e capazes de diagnosticar táxons diferentes.

Figura 57: Quadro comparativo mostrando as principais diferenças entre *C. phaeocephalus*, à esquerda, e *C. arada*, à direita. A e B- comparação entre a coloração da frente e píleo em *C. phaeocephalus* (A, AMNH 187254, AMNH 134002) e em *C. arada* (B, AMNH 293035, AMNH 287428). C e D- comparação entre as regiões do mento, garganta, região auricular e lados do pescoço em *C. phaeocephalus* (C) e em *C. arada* (D), notar a ausência de estria superciliar em *C. phaeocephalus*.

1.5.1. Morfologia

UTO 1

A UTO 1, aqui identificada como *Cyphorhinus arada* (Hermann 1783), compreende também as subespécies *C. arada faroensis* e *C. arada urbanoi*. A sinonimização de *C. arada faroensis* e *C. arada urbanoi* a *C. arada* se deve ao fato de que não puderam ser identificados caracteres diagnósticos geograficamente consistentes com as distribuições geográficas propostas pelos autores em suas descrições originais. Zimmer e Phelps (1946) descrevem *Leucolepis arada urbanoi*, de distribuição limitada à região do rio Curaray e Serra de Ymaitaca, na Venezuela; os principais caracteres diagnósticos apontados pelos autores

que a diferem da forma nominal são a coloração menos avermelhada e mais olivácea nas costas e nos flancos e o abdome ser mais esbranquiçado. A análise de plumagem dos indivíduos dessa região, que seriam classificados como pertencentes ao táxon *urbanoi* revelou que esses caracteres diagnósticos propostos pelos autores não são válidos, pois o padrão de coloração encontrado na maioria dos espécimes nas regiões do dorso, flancos e ventre foi o mesmo já detectado na forma nominal, dorso marrom acanelado, flancos castanho escuro e ventre marrom muito claro, a análise do tipo reafirmou inexistência de diferenças entre os indivíduos da Venezuela e os da subespécie nominal, sua descrição se deu provavelmente à falta de uma amostragem mais completa dos indivíduos da região ao norte do rio Amazonas, na margem leste do rio Negro, já que pequenas diferenças de tonalidades nessas regiões corpo podem ocorrer sem qualquer significado evolutivo.

Na mesma obra, Zimmer e Phelps (1946) descrevem *Leucolepis arada feroensis*, cuja distribuição estaria limitada a região de Faro e Óbidos, no rio Jamundá; os dois principais caracteres diagnósticos identificados pelos autores seriam o píleo usualmente mais claro e o abdome mais esbranquiçado. Novamente, como visto com o táxon *urbanoi*, a análise dos padrões de coloração de plumagem revelaram total inconsistência de tais caracteres supostamente diagnósticos, na região da fronte e do píleo detectou-se os mesmos padrões de *Cyphorhinus arada arada*, a cor vermelho escuro. A única variação verificada próxima a essa região foi na coloração da nuca, em que alguns indivíduos apresentaram a nuca marrom acanelada ao invés de castanha como nos demais, ou seja, ela era menos avermelhada e mais amarronzada, mas tal variação fora identificada em poucos indivíduos (inclusive no tipo) esparsos, não sendo representativos dentro da amostra. A cor do ventre encontrada foi novamente o marrom muito claro como na forma nominativa, algumas pequenas variações de tonalidade podem ser encontradas, como a presença de tonalidade mais acinzentada no ventre, mas não são capazes de separar táxons, pois essas variações também são observadas em outros indivíduos de toda a região a leste do rio Negro e norte do rio Amazonas. Pelas razões explanadas acima, os nomes *Cyphorhinus arada feroensis* (Zimmer e Phelps 1946) e *Cyphorhinus arada urbanoi* (Zimmer e Phelps 1946) são aqui considerados como sinônimos júniores de *Cyphorhinus arada*.

UTO 2

Cyphorhinus transfluvialis (Todd, 1932) distribui-se da margem norte do rio Amazonas, ao norte do rio Içá, seguindo até o sudeste da Colômbia. Os principais caracteres diagnósticos reconhecidos por Todd (1932) para descrever este táxon estão na coloração rufescente (castanho avermelhado) da garganta e do peito que ele afirma ser mais clara do que no táxon *rufogularis* (= *C. modulator*), esta região seria então de uma tonalidade próxima ao ocre. Além disso, as regiões inferiores do corpo seriam também mais claras e as regiões superiores menos avermelhadas, de coloração que tende ao sépia e que grande parte da série por ele analisada apresentou o abdome também mais claro e menos avermelhado. A análise morfológica realizada demonstrou que grande parte das diagnoses propostas por Todd (1932) puderam ser corroboradas, este táxon realmente possui a coloração em geral mais pálida e menos avermelhada, com a região inferior do corpo também ligeiramente mais clara do que na UTO 3, no entanto, não puderam ser constatadas diferenças significativas entre a coloração da garganta e peito em *transfluvialis* e em *modulator*, já que ambos apresentam a cor vermelho amarelado, com pequenas variações de tonalidade que não foram consideradas significativas dentro da amostra.

Apesar da similaridade dos caracteres identificados por Todd (1932) com o que foi encontrado, a diagnose deste táxon não pode ser estabelecida por meio de tais, pois os principais caracteres diagnósticos identificados neste estudo estão na cor do ventre marrom amarelado claro, que é uma tonalidade que se aproxima da cor da garganta, peito e da região inferior do corpo como flancos e crisso. Esse pouco contraste entre essas regiões gera certa impressão de uniformidade de coloração na região ventral, o que pode ser encarado como a principal diagnose de *Cyphorhinus transfluvialis*.

UTO 3

Cyphorhinus modulator (D'Orbigny, 1838) se distribui do leste do Peru, sudeste da Bolívia, extremo oeste do Brasil até a margem esquerda do rio Madeira. D'Orbigny (1838) coloca o táxon *modulator* como uma espécie plenamente separada de *Cyphorhinus arada*, cujos principais caracteres diagnósticos são a coloração castanha avermelhada uniforme, ausência de estrias brancas e negras no pescoço e na região superior das costas e seu tamanho maior. Todos esses caracteres puderam ser corroborados pela análise de padrões de plumagem e pela análise estatística morfométrica e concordam parcialmente com as diagnoses

aqui estabelecidas, que são a coloração em geral ser mais avermelhada do que amarronzada, principalmente na região ventral, região auricular e lados do pescoço. O seu tamanho maior é corroborado pelas morfométricas (ANOVA, teste de Tukey HSD) principalmente quando comparado com as espécies *Cyphorhinus transfluvialis* e *Cyphorhinus arada*, apesar de uma pequena sobreposição de valores detectada, observa-se que tendência da maioria dos espécimes dessa população é de ser proporcionalmente maior.

O táxon *rufogularis* teve sua descrição publicada pouco tempo depois de D'Orbigny (1838) descrever o táxon *modulator*. Em 1856 Des Murs descreve *Sarochalinus rufogularis* da região leste do Peru, o autor, todavia, utiliza aproximadamente os mesmos caracteres diagnósticos já propostos por D'Orbigny (1838). Provavelmente, Des Murs (1856) desconhecia a publicação de D'Orbigny (1838), já que não há qualquer referência a esse táxon na descrição de Des Murs, somente ao táxon *arada*. Isso levou muitos autores a considerarem que nessa região ocorreriam dois táxons diferentes, já que a localidade tipo de *modulator* é na Bolívia e a de *rufogularis* é no Peru. A distinção entre esses dois táxons não foi questionada até Hellmayr (1934) afirmar que *rufogularis* é sinônimo de *modulator*, pois os caracteres que diferenciariam as aves do Peru das da Bolívia são instáveis. Apesar disso, muitos autores persistiram no uso dos dois táxons (e.g. Todd, 1932; Pinto, 1944) até Paynter e Vaurie (1960) aceitar tal sinonimização em sua obra.

A análise morfológica corroborou aquilo que Hellmayr (1934) já dissera, que os caracteres passíveis de distinção entre os dois táxons são instáveis, ou seja, não consistentes com distribuições geográficas específicas. A variação de plumagem identificada em *C. modulator* foi bastante evidente em alguns casos, a região ventral apresenta uma ligeira variação quanto às tonalidades das porções anteriores (abdome) e posteriores (flancos e crisso) que podem ser mais avermelhadas ou mais amarronzadas. No entanto, a análise desses padrões de coloração em mapas de distribuição revelou que tais divergências devem ser consideradas como variações individuais, já que não foi plausível a identificação de padrões de distribuição condizentes com essas diferenças e em uma mesma localidade os dois padrões de coloração puderam ser identificados.

O outro táxon descrito dentro da distribuição de *C. modulator* que atualmente já não é considerado válido é *rutilans*, descrito por Todd (1932) como *Leucolepis modulator rutilans*, cuja distribuição é conhecida somente para a localidade tipo em São Paulo de Olivença, na margem sul do rio Solimões; as diagnoses desse táxon estão em seu tamanho menor quando comparado ao táxon *rufogularis* e por ter sua coloração em geral mais escura e menos avermelhada. O táxon *rutilans* sempre foi bastante questionado,

apesar de Todd (1932) afirmar que os indivíduos de São Paulo de Olivença são claramente distintos daqueles do rio Purus. Pinto (1944) diz que a validade de *rutilans* é problemática, visto que a análise de indivíduos que ocorrem mais a leste, em Tefé, revelou que eles possuem caracteres coincidentes com os indivíduos do Peru. A análise do tipo de *L. m. rutilans* e dos indivíduos do rio Purus depositados no CMNH revelou que as diagnoses apontadas por Todd (1932) não puderam ser corroboradas, pois nenhuma diferença de tonalidade de plumagem foi encontrada, sendo que os espécimes de São Paulo de Olivença também não diferem dos indivíduos de outras localidades da distribuição de *Cyphorhinus modulator*, exceção das pequenas variações individuais acima citadas.

Outra variação individual de plumagem constatada nesse trabalho chamou atenção por algumas peculiaridades interessantes foi a coloração da região auricular que em alguns espécimes do leste do Peru e do centro da Bolívia (Figura 13) apresentou o padrão de coloração identificado como vermelho amarelado misturado com marrom acinzentado, enquanto que a tonalidade presente na maioria dos indivíduos foi apenas o vermelho amarelado. Este estado de caráter chama atenção devido ao fato de que ele aproxima do estado identificado na espécie *Cyphorhinus salvini*, uma vez que o padrão de coloração marrom acinzentado na região auricular é um dos principais caracteres diagnósticos de *C. salvini*. Este padrão de coloração marrom acinzentado misturado com estrias avermelhadas gera a impressão de que tais espécimes seriam intermediários entre *C. modulator* e *C. salvini*, este padrão já fora identificada por Chapman (1926) quando ele afirma que os espécimes do Peru são intermediários entre *modulator* e *salvini*. No entanto, a grande distância entre esses indivíduos e limite de separação entre *C. modulator* e *C. salvini* nos leva a descartar a hipótese de hibridização. Por essa razão, e pelo fato de que em uma mesma localidade há indivíduos que apresentam os dois estados de caráter, novamente conclui-se que tal divergência é apenas uma variação individual que não possui um sentido geográfico capaz de identificar novos táxons ou híbridos.

UTO 4

Cyphorhinus salvini (Sharpe, 1882) é atribuído aos espécimes de distribuição limitada ao sudoeste da Colômbia, leste do Equador e noroeste do Peru. Na descrição de Sharpe (1882) não é citado quais seriam os principais caracteres diagnósticos do novo táxon. Ele apenas faz uma descrição detalhada do espécime, em que se pode destacar a região auricular marrom escuro com bem pouco de marrom avermelhado, o que

foi corroborado pelas análises de coloração de plumagem e o que facilmente a diferencia de *Cyphorhinus modulator*.

Na obra sobre as aves do Equador, Chapman (1926) diz que os indivíduos de Florência, no sudoeste da Colômbia, apresentavam uma variação na coloração de plumagem que os diferenciava dos espécimes do Equador. Chapman (1926) descreve que os espécimes de Florência têm as costas e os flancos mais claros do que as aves equatorianas e que a extensão do vermelho do píleo é maior do que em qualquer espécime da série por ele analisada. Por meio da análise dos espécimes de Florência depositados no AMNH pôde-se constatar que a cor dos flancos é realmente ligeiramente mais clara do que nos espécimes do Equador, mas essa variação é tão sutil que a torna insignificante sob o ponto de vista taxonômico, quanto a cor das costas e a extensão do vermelho no píleo não puderam ser detectadas as diferenças apontadas pelo autor, apesar da extensão do vermelho no píleo ser ligeiramente maior, isso também pode ser observado em alguns espécimes da distribuição de *C. salvini*. Assim, conclui-se que os espécimes dessa região da Colômbia são, sem dúvida, pertencentes à espécie *Cyphorhinus salvini*, sendo a região de Florência o limite norte de sua distribuição.

Atualmente, estudos moleculares envolvendo comparações intraespecíficas de divergências genéticas entre populações do Equador e Guiana Francesa incluíram as subespécies de *Cyphorhinus arada* dessas regiões (*salvini* e *arada*, respectivamente) e os resultados revelaram uma clara e consistente separação entre os grupos de haplótipos do Equador e da Guiana Francesa (Milá *et al.*, 2012), ou seja, *C. salvini* difere geneticamente de *C. arada*. Adicionalmente aos estudos genéticos, Milá *et al.* (2012) realizaram estudos morfológicos para detectar diferenças de plumagem a fim de tentar correlacionar a divergência genética com a divergência fenotípica. Os resultados obtidos demonstraram um alto grau de divergência fenotípica que relaciona-se com a alta divergência genética encontrada. Esses resultados reforçam a diagnose entre *C. salvini* e *C. arada* estabelecidas por meio da análise morfológica neste estudo, indicam que a separação entre essas populações é bem estabelecida e que a proposta deste estudo de separação dessas espécies é também suportada por dados genéticos.

UTO 5

Cyphorhinus interpositus (Todd, 1932) possui distribuição restrita ao interflúvio Madeira-Tapajós. Todd (1932) lista os seguintes caracteres diagnósticos: similar ao táxon *transfluvialis*, mas o abdome é

acinzentado, o crisso é marrom avermelhado e os flancos são amarronzados contrastando com o abdome, o que foi corroborado em grande parte dos espécimes. Outra diagnose aqui reconhecida não citada por Todd (1932) é a extensão da coloração avermelhada da fronte e píleo, notou-se que nessa espécie a região da cabeça é mais amarronzada do que avermelhada, ou seja, o vermelho é restrito a região da fronte e ao início do píleo, deixando o restante da cabeça amarronzado como na nuca.

Os padrões dos caracteres encontrados nesta espécie aparentaram apresentar uma distribuição constante ao longo de sua área de ocorrência, com exceção de duas regiões do corpo em que foi detectada uma maior variação individual no padrão de coloração de plumagem, o ventre e a estria superciliar. A coloração do ventre exibiu um padrão heterogêneo, em que ventre pode ser cinza mais claro, cinza mais escuro ou marrom claro, a inspeção cuidadosa do mapa de distribuição dos padrões de coloração do ventre (Figura 23) não permite a identificação de padrões de ocorrência específicos para cada uma dessas variações. Essa grande variabilidade na tonalidade do ventre já fora identificada por Hellmayr (1910) quando ele analisou uma série de Maruins, rio Machado (Ji-paraná), Rondônia.

O padrão de coloração da estria superciliar e da região auricular apresentou uma variação bastante peculiar em alguns indivíduos que ocorrem no mini-interflúvio Machado (Ji-paraná)-Aripuanã (Cohn-Haft, 2007), nesses indivíduos a estria superciliar é amarelo avermelhado somente no início tornando-se branca posteriormente; além disso, a região auricular não é tão avermelhada quanto nos demais indivíduos da espécie, ela detém uma tonalidade que tende ao marrom acinzentado. Tal padrão diferenciado leva esses espécimes a ter uma aparência de intermediários entre *C. interpositus* e *C. griseolateralis*, como pode ser observado na Figura 58. Antes da descrição do táxon *interpositus* por Todd (1932), autores consideravam os indivíduos do interflúvio Madeira-Tapajós como pertencentes ao táxon *griseolateralis* do Tapajós-Xingu. Hellmayr (1910) cita que os espécimes por ele analisados do rio Machado não seguem totalmente a descrição de Ridgway (1888) de *griseolateralis*, pois não possuem a região auricular e os lados do pescoço cinza. Na descrição dos espécimes coletados por Cherrie na Expedição Theodore Roosevelt, Naumburg (1930) também os descreve como *Leucolepis modulator griseolateralis*, ele afirma que o espécime coletado no rio Roosevelt apresenta caracteres que concordam totalmente com os indivíduos de Calama, no rio Madeira. No entanto, a análise dos indivíduos do rio Roosevelt e de Calama revelou que eles apresentam os caracteres intermediários citados acima e talvez por essa razão a descrição do táxon *interpositus* foi adiada até que

fossem analisados indivíduos de outras localidades por Todd (1932) em que os caracteres diagnósticos de *interpositus* eram mais conspícuos.

Figura 58: Comparação entre um *C. interpositus* típico (A, AMNH 278254), *C. interpositus* considerado intermediário (B, AMNH 128042) e *C. griseolateralis* (C, AMNH 287680). Notar que o indivíduo intermediário apresenta estria superciliar branca e região auricular menos avermelhada.

A razão pela qual esses espécimes intermediários não são considerados táxons novos ou híbridos e permanecem inclusos dentro da espécie *Cyphorhinus interpositus* reside no fato de que tais caracteres não são constantes dentro do mini-interflúvio Machado-Aripuanã; alguns espécimes apresentam esses caracteres bastante conspícuos, outros não, e se aproximam do típico *C. interpositus*, como é o caso dos indivíduos de Esperança, rio Roosevelt (e.g. MZUSP 80728).

UTO 6

Cyphorhinus griseolateralis Ridgway, 1888 tem distribuição restrita ao interflúvio Tapajós-Xingu, podendo se estender mais a leste até a Ilha de Marajó apenas na porção do extremo norte de sua distribuição. Ridgway (1888) a descreve as principais diagnoses na coloração bem mais acinzentada, a porção posterior da estria superciliar é branca, os lados do pescoço são cinza, e o peito e o ventre são esbranquiçados e opacos. O estudo de padrões de plumagem dos indivíduos dessa região revelou que grande parte das diagnoses propostas por Ridgway (1888) se mantiveram, levando em consideração que os caracteres diagnósticos destacados a partir da análise são: a presença de colar estriado reduzido ou parcial, cinza e branco, que é

menos conspícuo do que em *C. arada* e se estende da porção lateral do pescoço até região superior dos ombros, a estria superciliar branca e o ventre cinza.

O táxon *griseolateralis*, apesar de ter sido descrito como uma espécie plena por Ridgway (1888), foi considerado por grande parte dos autores subsequentes (e.g. Hellmayr, 1910; Hellmayr, 1934; Pinto, 1944) como subespécie dentro de *Leucolepis modulator* (Hellmayr, 1910; Pinto, 1944) ou *Leucolepis arada* (Hellmayr, 1934). O único autor que questiona esta classificação foi Todd (1932) ao descrever o táxon *interpositus*, ele advoga que *griseolateralis* deveria ser considerado como uma espécie separada, cujos caracteres seriam intermediários entre os táxons *modulator* e *arada*.

Como já visto na descrição das outras espécies acima, *Cyphorhinus griseolateralis* também apresentou algumas variações no padrão de coloração que merecem ser destacadas, principalmente quanto à coloração do peito e a conspicuidade do colar estriado cinza e branco. As variações referentes à coloração do peito estão relacionadas à extensão da coloração avermelhada da garganta que pode ou não se estender até peito, o que ocorre em muitos indivíduos também é que apenas a região central do peito é marrom avermelhada e a região periférica é marrom acinzentado. Quanto ao colar estriado cinza e branco as variações estão relacionadas quanto à presença de estrias brancas na lateral do pescoço, o que caracterizaria o colar, em alguns indivíduos as estrias brancas laterais não estão presentes ou estão presentes em pequena quantidade pouco visível, mas estria superciliar branca e a auricular e lados do pescoço cinza estão sempre visíveis. Essas variações aparentemente não possuem qualquer sentido de distribuição geográfica e devem ser consideradas como meras variações individuais.

1.5.2. Vocalizações

O estudo de vocalizações em Oscines sempre foi um tópico polêmico e pouco abordado em estudos taxonômicos e sistemáticos devido a sua alta variabilidade e complexidade, o que deixa obscuro quais aspectos desses *displays*, se houver algum, seriam evolutivamente conservados. As vocalizações de Oscines são geralmente modificadas pelo aprendizado durante o desenvolvimento (Baptista, 1996) e, portanto, algumas características acústicas podem variar drasticamente entre os indivíduos de uma população. Algumas espécies, como é o caso das espécies do complexo *C. arada* revisadas neste trabalho, também

podem desenvolver repertórios de diferentes tipos de canto, assim padrões acústicos também podem variar em cada indivíduo.

Entretanto, deve-se considerar que a predisposição para o aprendizado do canto da população parental é maior do que o aprender o canto de qualquer outra espécie em Oscine (Baptista, 1996), isso implica que as vocalizações de Oscines possuem ao menos um controle genético parcial e, portanto poderiam ser úteis na delimitação de espécies (Cadena e Cuervo, 2010). Estudos demonstraram que aspectos das vocalizações possuem uma forte base genética (*e.g.*, Marler e Pickert 1984; Kroodsma e Canady, 1985; Baptista, 1996) e estudos filogenéticos (Payne, 1986; Irwin, 1988; Podos, 2001; Price e Lanyon, 2002) indicaram que alguns componentes do canto são pouco variáveis dentro e entre as espécies e, por isso, seriam mais propensos a serem evolutivamente conservados; os focos desses estudos foram os padrões de tipos de canto, o tamanho a complexidade dos repertórios vocais.

A análise das vocalizações de todas as espécies do complexo *Cyphorhinus arada* aqui revisado constatou todos os padrões de vocalizações típicos de Oscines descritos acima. As vocalizações são extremamente variáveis, com a existência de repertórios, o impacto do aprendizado é bastante evidente e a maioria dos cantos têm uma elevada complexidade (elevado número de notas diferente, ritmo acelerado, variações de frequência, vários tipos de frases em um mesmo canto). Apesar disso, alguns padrões e tendências consistentes com as distribuições geográficas das espécies propostas puderam ser levantados e auxiliam na melhor caracterização de cada táxon, mas a vocalização sozinha, sem outros dados morfológicos e de distribuição, dificilmente poderá ser usada para diagnosticar espécies com plena convicção, salvo algumas exceções que serão exploradas abaixo.

A grande variabilidade detectada evidenciou a necessidade de utilização de uma maior quantidade de caracteres quantitativos, já que apenas pela análise da aparência geral dos sonogramas e algumas medições mais usuais não foi possível que padrões pudessem ser identificados. A comparação por meio de caracteres quantitativos é uma das vantagens da utilização de vocalizações em estudos taxonômicos ou filogenéticos, pois permite uma nova maneira de comparação além da referência espacial dado pelo sonograma e, assim, caracteres potencialmente homólogos podem ser identificados (McCracken e Sheldon, 1997; Slabbekoorn e Smith, 2002). Algumas medições relacionadas com a frequência (frequência maior, frequência menor e frequência de pico) podem estar mais relacionadas com fatores ecológicos, porque aves que vivem em áreas

densamente florestadas geralmente possuem a frequência de pico menor e uma variação de frequência mais limitada do que espécies que habitam áreas mais abertas (Slabbekoorn e Smith, 2002).

Outros caracteres como, duração, número de notas, duração de cada nota, intervalo entre as notas, ritmo e versatilidade não deveriam ter influência de fatores ecológicos e ser taxonomicamente mais informativos por estarem diretamente relacionados com a morfologia da siringe e comportamentos de vocalizações específicos (McCracken e Sheldon, 1997). Além disso, há evidências suficientes que sugerem que tais componentes de um canto altamente variável podem ter uma base genética e, apesar da variação intraespecífica, componentes como duração, ritmo, intervalo de frequências são tipicamente herdáveis, o que justifica sua utilização na análise (Marler e Pickert 1984; Marler e Sherman 1985; Baptista, 1996)

Análises dos resultados obtidos revelaram que os caracteres como duração, número de notas, ritmo e versatilidade foram os mais significativos sob o ponto de vista taxonômico e conseguiram evidenciar padrões que uma simples análise da aparência geral dos sonogramas não conseguiria. A classificação aqui proposta entre dois estilos de canto predominantes, cantos simples (curta duração, poucas notas, ritmo mais lento) e complexos (longa duração, muitas notas, ritmo acelerado), levou em consideração caracteres que não seriam influenciados por fatores ecológicos e conseguiu identificar padrões bastante consistentes com as espécies analisadas. Espécies do leste amazônico (*C. arada*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*) tiveram o canto classificado como simples e as espécies do oeste amazônico (*C. transfluvialis*, *C. modulator* e *C. salvini*) cantos complexos. Cabe ressaltar que essa classificação levou em conta como se comportavam a maioria dos cantos analisados, evidenciando qual seria a principal tendência de vocalização nesses táxons, mas nada impede que indivíduos do leste amazônico apresentem cantos complexos e vice-versa, como já foi observado em algumas gravações.

Algumas características específicas do canto serviram para caracterizar cada uma das espécies. Em *C. arada*, além do predomínio de um estilo de canto mais simples, os cantos são mais agudos e a sequência de duas notas iguais em muitos dos sonogramas analisados (Figura 36), essas duas notas seguidas não foram identificadas em nenhuma das outras espécies, o que aparenta ser um padrão restrito a *Cyphorhinus arada* e auxilia em sua diagnose. As espécies do oeste amazônico apresentaram um padrão geral de vocalização muito similar, elas possuem um estilo de canto complexo, com uma maior duração e muitas notas distintas, algumas diferenças pontuais podem ser destacadas, mas a dificuldade em se identificar qual das três espécies

pertenceria uma determinada vocalização permanece. Em *C. transfluvialis* destaca-se o ritmo mais acelerado e uma tendência a uma maior versatilidade (elevado número de frases diferentes em um canto). *C. modulator* geralmente executa frases mais longas quando comparado com os demais, o que desacelera o ritmo de suas frases. Já em *C. salvini* medições diferenciadas de frequência chamam a atenção, mas tais valores podem estar relacionados à fatores ecológicos, além disso, o padrão geral dos sonogramas assemelhasse com *C. modulator*, cuja principal diferença seria apenas o ritmo um pouco mais acelerado.

Como em *Cyphorhinus arada*, *C. interpositus* tem o estilo de canto mais simples, seu canto é composto por frases simples, de curta duração e poucas notas (em média 4,6), a principal diferença quando comparado com *C. arada* é seu canto ser extremamente lento, inclusive com as notas mais longas (maior duração de uma nota verificada) e a ausência da sequência de duas notas iguais. A presença de notas mais longas e a limitada variação entre as frequências máximas e mínimas também parece estar correlacionado ao processo de maximização da transmissão do sinal em florestas tropicais densas (Slabbekoorn e Smith, 2002).

O canto que apresentou a maior quantidade de caracteres diagnósticos foi o de *Cyphorhinus griseolateralis* devido à presença do trinado que aparece como já explanado nos resultados, este caráter permite reconhecer este táxon utilizando apenas sua vocalização, já que em nenhum dos outros táxons ele apareceu. Apesar de comum na família Troglodytidae, a presença de trinado foi identificada novamente no gênero *Cyphorhinus* somente em *Cyphorhinus thoracicus thoracicus* do sul dos Andes, cujo canto é bastante distinto e o trinado muito mais acelerado (Figura 59). O trinado não foi o único caráter exclusivo de *C. griseolateralis*, também identificado que este táxon pode ser classificado como não versátil, pois o tipo de frase executada não varia em curto espaço de tempo, o que se opõe as outras espécies que foram classificadas como eventualmente versáteis.

Figura 59: Comparação entre os tipos de trinados presentes nas vocalizações de *Cyphorhinus griseolateralis* em A (ML 117074) e *Cyphorhinus thoracicus thoracicus* em B (XC 20774).

1.5.3. Padrões de distribuição e biogeografia

Figura 60: Distribuição de todas as espécies do complexo *Cyphorhinus arada* juntamente com a sua respectiva ilustração. A região amarela representa *Cyphorhinus arada*, a região roxa representa *Cyphorhinus transfluvialis*, vermelha representam *Cyphorhinus modulator*, verdes representam *Cyphorhinus salvini*, rosa representam *Cyphorhinus interpositus* e os pontos laranja representam *Cyphorhinus griseolateralis*. Pontos em formato de estrela se referem à localidade tipo, em formato de círculo aos espécimes de museu e em formato quadrado às gravações analisadas.

A distribuição dos táxons do complexo *Cyphorhinus arada* (Figura 60) seguiu aproximadamente o padrão já detectado para muitos táxons amazônicos (e. g. *Dendrocolaptes certhia*, *Willisornis poecilinotus*, *Glyphorhynchus spirurus*, *Hylopezus macularis*, *Lepidocolaptes albolineatus*, *Campylorhamphus procurvoides*, etc), em que os táxons são separados pelos principais rios amazônicos, delimitando as

chamadas áreas de endemismo (Silva *et al.*, 2005). O estudo taxonômico realizado e a delimitação das seis espécies plenas que compõem o complexo permitiu detectar espécies endêmicas de quase todos os centros de endemismo da Amazônia, de acordo com Silva *et al.* (2005), com exceção das áreas de endemismo do centro Belém e Xingu.

A região da área de endemismo das Guianas é habitada por *Cyphorhinus arada*, sua distribuição de acordo com os dados levantados neste trabalho se limitaria ao leste da Amazônia, ao norte do rio Amazonas até o baixo rio Negro seguindo ao norte limitado pelo rio Branco até Guiana Francesa, Suriname, Guiana e nordeste da Venezuela, se estendendo até o rio Caroni a oeste e Orinoco ao norte. Os limites do centro de endemismo das Guianas se aproximam da distribuição de *C. arada* aqui proposta mas, de acordo como Silva *et al.* 2005, o interflúvio rio Branco/Negro também se incluiria nesta área de endemismo. A ausência de registros nessa região chamou a atenção, pois foi uma das poucas regiões amazônicas em não foram registrados nenhum táxon do complexo *Cyphorhinus arada*.

No entanto, Naka (2011) e Naka *et al.* (2012), em estudos que revisaram a distribuição dos táxons endêmicos do centro de endemismo das Guianas, com atenção especial ao interflúvio rio Branco/Negro, concluíram que as fronteiras da área de endemismo da Guiana são delimitadas ao sul pelo rio Amazonas, sudoeste pelo baixo rio Negro e pelo rio Branco associado a savanas (Roraima-Rupununi e Gran Sabana) a oeste. O norte do rio Branco e as savanas, o rio Caroni e a Serra de Lema também delimitam a distribuição de grande parte das aves endêmicas (Naka, 2011). Dessa forma, comparando-se a distribuição encontrada de *C. arada* observa-se que ela encaixa-se perfeitamente com o centro de endemismo das Guianas delimitado por Naka (2011), ressaltando a importância do rio Branco como uma barreira efetiva à dispersão das aves no escudo das Guianas, em que foram encontrados 41 taxóons cujas distribuições eram limitadas pelo rio Branco, o interflúvio rio Branco/Negro é então sugerido que seja caracterizado como grande região de transição entre dois tipos avifaunas distintos, a que ocorre a leste do rio Branco e a que ocorre a oeste do rio Negro (Naka *et al.*, 2006; Naka, 2011; Naka *et al.* 2012).

Apesar dessa aparente correlação entre o padrão de distribuição de *C. arada* encontrado e os dados de distribuição gerais propostos por Naka (2011) para a região do escudo das Guianas, a análise mais específica de seus dados revela que ele classifica o táxon *C. a. arada* como detentor de um padrão de distribuição diferenciado daquele identificado neste estudo, o padrão de distribuição no interflúvio

Branco/Negro, em que os táxons ocorrem a oeste do rio Branco, mas não alcançam o alto rio Negro ou o rio Orinoco. A análise cuidadosa de seus registros indica que o único ponto a oeste do rio Branco identificado para *C. a. arada* fica na região central do interflúvio Negro/Branco, na Estação Ecológica de Maracá, em Roraima (Silva, 1998). Este ponto é uma ilha fluvial do rio Uraricoera, um dos principais afluentes do rio Branco e a ocorrência de *C. arada* nesta área não tem motivos para ser questionada, já que o habitat de planícies de floresta tropical de terra firme é mantido e a falta de registros nessa região pode ser atribuída baixa coleta de material, já que os mapas de distribuição foram construídos com base, principalmente, em espécimes de museu. Pode-se concluir, portanto, que *C. arada* ocorre a oeste do rio Branco, mas que sua extensão ao longo desse interflúvio permanece incerta, provavelmente ela não chega a alcançar a margem esquerda do alto rio Negro, similar ao padrão que fora identificado em outros 27 táxons por Naka (2011).

A região denominada como área de endemismo do Imeri abriga a espécie *Cyphorhinus transfluvialis*, a distribuição desta espécie proposta por meio dos dados de ocorrência aqui levantados é restrito ao oeste amazônico, limitado a leste pelo rio Negro, ocorrendo apenas em sua margem esquerda até o alto rio Negro (rio Vaupés), norte do rio Solimões até o norte do rio Içá no Brasil (Putumayo, na Colômbia). Os limites da área de endemismo do Imeri propostos por Silva *et al.* (2005) se restringem a leste pelo rio Negro e a oeste pelo rio Japurá, sendo que o rio Içá (Putumayo) não está incluso neste centro de endemismo, ficando anexo a área de endemismo do Napo. A existência de um registro de Tonantins, Manacapuru, rio Solimões (CMNH 96755), cuja localização encontra-se abaixo do rio Japurá e que indubitavelmente pertence à espécie *C. transfluvialis* foi o que nos levou a estender a distribuição de *C. transfluvialis* até o norte do rio Içá, gerando esta pequena diferença entre os limites da área de endemismo e a distribuição do táxon.

Ao lado de *C. transfluvialis* encontra-se a espécie *C. salvini*, cuja distribuição se restringe ao norte do rio Marañón até o sul do rio Caquetá, no sudeste da Colômbia, leste do Equador e noroeste do Peru, esta distribuição contempla a área de endemismo de Napo, seguindo Silva *et al.* (2002) e Silva *et al.* (2005), a principal disparidade encontrada é a mesma já citada para *C. transfluvialis* quanto a exclusão da região entre o Japurá e Içá, que teoricamente faria parte desse centro de endemismo, mas como visto acima abriga *C. transfluvialis*. Cracraft (1985) ao descrever esta área de endemismo assegura que seu limite leste é difícil de determinar deixando claro que as espécies não se dispersariam além do rio Negro. Fica claro que os limites entre as áreas de endemismo do Imeri e Napo são variáveis e difíceis de se especificar. Deve-se considerar

que os limites das áreas de endemismo necessitam ser entendidos como hipóteses de trabalho, o que gera uma constante reavaliação quando novos dados taxonômicos e biogeográficos de diferentes táxons tornam-se disponíveis (Silva e Guarda, 2011). Assim, se novos dados de outras espécies expuserem o mesmo padrão aqui observado os limites das áreas de endemismo do Imeri e Napo poderiam ser reavaliados.

A definição do limite norte de distribuição de *C. salvini* é questionável, ela seria o rio Caquetá, na Colômbia, mas a existência de um registro de Florência, na Colômbia (*e.g.* AMNH 116914), um pouco acima do rio Caquetá, nos faz repensar essa fronteira. Todavia, a localização deste ponto, no extremo oeste da distribuição, próximo a nascente do rio Caquetá, deve ser levada em consideração, pois a largura do rio varia desde sua cabeceira até a foz, e a atuação dos rios como barreira é menor conforme se aproxima de suas cabeceiras, já que porções mais largas dos rios representam barreiras mais fortes à dispersão dos animais do que suas cabeceiras mais estreitas (Beven *et al.*, 1984; Ayres e Clutton-Brock, 1992; Haffer, 1992; Hayes e Sewlal, 2004). À vista disso, a ampliação da distribuição de *C. salvini* ao norte do rio Caquetá deve estar limitada ao extremo oeste, nas proximidades de sua nascente.

O táxon mais amplamente distribuído, que ocorre em três países, compreendendo muitos interflúvios importantes do oeste Amazônico é a espécie *C. modulator* e a área de endemismo que contempla esta distribuição é a do Inambari. As fronteiras desse centro de endemismo, delimitadas por Cracraft (1985), seguem aproximadamente os limites de distribuição deste táxon, que são: seu limite leste é rio Madeira, o rio Madre de Dios e rio Beni ao sul, a oeste pelos Andes e seu limite norte é o rio Marañón. A principal disparidade estabelecida está no limite sul da distribuição de *C. modulator*, pela detecção que ela se estende ao sul do rio Madre de Dios e Beni, chegando até o centro da Bolívia, e que sendo assim, seu limite leste, além do rio Madeira no Brasil, é o rio Mamoré, na fronteira entre o Brasil e a Bolívia, e seu limite sul a região central da Bolívia, na Amazônia boliviana.

Cyphorhinus interpositus foi identificada como espécie endêmica do centro de endemismo Rondônia, esta região concorda totalmente com as fronteiras propostas por Cracraft (1985) e Silva *et al.* (2005), em que seu limite oeste é rio Madeira e Beni, seu limite norte o rio Amazonas e leste o rio Tapajós. Este padrão de distribuição, comum a diversas espécies de aves (*e.g.* *Phlegopsis borbae*, *Poecilatriccus senex*, *Rhegmatorhina hoffmannsi*), foi observado com uma relativa coesão entre os indivíduos estudados,

com exceção de alguns espécimes que ocorrem entre os rios Ji-paraná e Aripuanã, em que, como já citado anteriormente, fora verificado um fenótipo classificado intermediário.

Este padrão diferenciado delimitado por afluentes do rio Madeira, já foi descrito em diversos outros estudos (Marks *et al.*, 2002; Fernandes, 2007; Cohn-Haft *et al.*, 2007), e demonstram que até mesmo rios que são considerados relativamente pequenos, como o rio Aripuanã e Ji-paraná, podem representar barreiras à dispersão das aves, o que fez Cohn-Haft *et al.* (2007) denominar esta região de mini-interflúvio Machado (Ji-paraná)-Aripuanã. Recentemente, novas espécies endêmicas destas localidades foram descritas, como *Epinecrophylla dentei* (Whitney *et al.*, 2013), *Herpsilochmus stotzi* (Whitney *et al.*, 2013), *Hypocnemis rondoni* (Whitney *et al.*, 2013) e *Zimmerius chicomendesi* (Whitney *et al.*, 2013), o que destaca a ação desses rios como barreira e a tendência de especiação de linhagens nessa região, principalmente aquelas de sub-bosque que ocorrem em terra firme (Marks *et al.*, 2002; Cohn-Haft *et al.*, 2007). Apesar de evidências fenotípicas e biogeográficas a opção de não tratar tais espécimes como táxons distintos se dá pela diferença morfológica tênue em alguns indivíduos dessa região e por serem encontrados espécimes dessa região em que o padrão de plumagem intermediário não está presente, sendo similar ao *C. interpositus* típico.

Endêmica do centro de endemismo do Tapajós, *Cyphorhinus griseolateralis*, uma das espécies que morfológica e vocalmente mais se diferencia das demais, se distribui desde a margem esquerda do rio Tapajós até a margem direita do rio Xingu, seguindo os limites dessa área de endemismo sugerida por Silva *et al.* (2002), que como base em novas informações sobre a distribuição e a taxonomia de algumas aves (*e.g.* *Xiphocolaptes carajaensis*), dividiu a área de endemismo do Pará (Cracraft, 1985) em Tapajós e Xingu. No entanto, novos registros provenientes deste trabalho põem em dúvida sobre qual seria a real distribuição de *Cyphorhinus griseolateralis* e se o rio Xingu é realmente uma barreira a sua dispersão. Esses registros são um espécime e uma gravação (MPEG 54026, ML 117074) da Ilha do Marajó, no norte do Pará, que se localiza a leste do rio Xingu. A análise da pele e da gravação revelou, com plena convicção, que não há diferenças morfológicas ou vocais entre esses indivíduos e aqueles do oeste do rio Xingu.

Até recentemente, o limite leste do complexo *Cyphorhinus arada* na Amazônia era considerado a margem esquerda do rio Xingu (*e.g.* Kroodsma e Brewer, 2005; Ridgely e Tudor, 1989) e, portanto, a descoberta desses novos registros na Ilha do Marajó amplia consideravelmente sua área de ocorrência. A principal lacuna aqui verificada é total ausência de registros no interflúvio Xingu-Tocantins, visto que os

únicos pontos de distribuição de *C. griseolateralis* na área de endemismo Xingu (segundo Silva *et al.*, 2005) são essas Ilha do Marajó. Este padrão de distribuição intrigante, não foi verificado em nenhuma outra espécie de ave até o momento, geralmente, as populações da Ilha do Marajó são mais proximamente relacionadas às populações do centro de endemismo Xingu, já que estas áreas compartilham histórias geológicas comuns (Rosseti e Valeriano, 2007; Faccio, 2008).

Por meio desses registros da Ilha do Marajó poder-se-ia concluir que provavelmente o rio Xingu não é uma barreira à dispersão de *C. griseolateralis*, mas essa conclusão recai sobre o problema da ausência de registros no interflúvio Xingu-Tocantins. A ausência de uma espécie em uma região em que é esperada sua ocorrência, pode decorrer de três razões principais, segundo Silva *et al.* (2002): (i) é uma região que ainda é fracamente amostrada sob o ponto de vista ornitológico, (ii) motivos ecológicos diversos e (iii) por razões históricas.

A região do interflúvio Xingu-Tocantins é uma área que vem sendo amplamente amostrada ao longo dos últimos anos, como é o caso dos inventários na Serra dos Carajás (Pacheco *et al.*, 2007) e na Fazenda Fartura, em Santana do Araguaia (Somenzari *et al.*, 2011), sendo assim, seria pouco provável que uma ave, que possui um canto facilmente detectável e que costuma ser capturada em redes de neblina, ficasse negligenciada durante tantos anos de investigação ornitológica na região. Fatores ecológicos como diferenças na estrutura e composição da floresta, clima e a presença de predadores em potencial, não poderiam por si só explicar a ausência de *C. griseolateralis* nessa região, pois nenhum desses fatores apresenta diferenças significativas na região do Xingu-Tocantins quando comparado com a área de endemismo do Tapajós. Por fim, é mais parcimonioso concluir que razões históricas teriam levado à extinção de *C. griseolateralis* no interflúvio Xingu-Tocantins, a presença de uma população de *C. griseolateralis* na Ilha do Marajó nos leva a hipotetizar que ela já esteve presente nesse interflúvio em determinado período chegando a colonizar a região da Ilha do Marajó e que provavelmente extinguiu.

Há razões para se pensar que dinâmicas paleoecológicas poderiam ter causado extinções pontuais no interflúvio Xingu-Tocantins, sem afetar populações na Ilha do Marajó. A história geológica da Ilha do Marajó é bastante recente, sendo que sua separação total do continente ocorreu há apenas 10.000 anos (Faccio, 2008). Considerando-se que Amazônia é um sistema em constantes mudanças e que muitos rios tiveram seu curso modificado ao longo dos anos (Rosseti e Toledo, 2007), a chegada e posterior isolamento

dos indivíduos da Ilha do Marajó pode ter ocorrido em decorrência das mudanças de curso baixo paleo rio Tocantins (Rosseti e Valeriano, 2007) há 1,5 ma, e talvez as mudanças constantes no curso desse rio poderiam ter provocado uma extinção local da população que permanecera próxima a margem leste do baixo Xingu, mas que não tinham chegado a região que daria origem a Ilha do Marajó. Entretanto, a corroboração desta hipótese só seria possível por meio de análises moleculares, filogeográficas, para comparar a população da Ilha do Marajó com a população do interflúvio Tapajós-Xingu e verificar qual a porcentagem de similaridade genética entre elas e qual o provável tempo de separação entre essas linhagens.

Capítulo 2

Análise filogenética e biogeografia do gênero *Cyphorhinus*

Cabanis, 1844, com base em caracteres morfológicos e vocais

Resumo

O gênero *Cyphorhinus* ocorre desde Honduras até o norte de Mato Grosso e norte da Bolívia. Atualmente, ele abriga três espécies: *Cyphorhinus thoracicus*; *Cyphorhinus phaeocephalus* e *Cyphorhinus arada*. A revisão taxonômica feita no Capítulo 1 constatou que o complexo *Cyphorhinus arada* é composto por 6 espécies válidas, além disso, *Cyphorhinus phaeocephalus* abriga 6 subespécies e *Cyphorhinus thoracicus* outros dois táxons, totalizando 14 táxons dentro do gênero. Uma filogenia que englobe o relacionamento das espécies gênero *Cyphorhinus* nunca foi proposta. Apesar da pouca utilização de caracteres tegumentares e caracteres vocais em reconstruções filogenéticas de aves, estudos demonstram que seu emprego apresenta alto potencial para resolução do relacionamento entre níveis taxonômicos menos inclusivos. O objetivo principal deste trabalho foi propor uma hipótese de relacionamento e fazer uma análise biogeográfica entre as seis espécies do complexo *Cyphorhinus arada* revisadas no Capítulo 1 e o objetivo secundário deste Capítulo foi construir uma filogenia completa do gênero *Cyphorhinus*. Como grupo externo foram utilizadas as espécies *Henicorhina leucosticta*, *Pheugopedius coraya* e *Microcerculus marginatus*, o enraizamento foi feito em *M. marginatus*. A delimitação dos caracteres tegumentares seguiu o critério topográfico e os caracteres de vocalizações foram inferidos com base nos caracteres qualitativos do capítulo anterior. Caracteres não foram polarizados *a priori* e não houve pesagem de caracteres. 672 peles e 179 gravações que compreendiam todos os táxons do gênero foram utilizadas na análise. Como resultado 19 caracteres tegumentares (padrões de coloração) e três caracteres vocais foram reconhecidos. Foram obtidas quatro árvores igualmente parcimoniosas. O consenso estrito e de maioria tiveram topologia idêntica. A topologia do consenso estrito não foi muito bem resolvida, nela o monofiletismo do gênero *Cyphorhinus* foi corroborado, *C. t. thoracicus* e *C. t. dichrous* formam um clado que é grupo irmão dos demais táxons do gênero *Cyphorhinus* e os complexos *C. phaeocephalus* e *C. arada* juntos formam um grupo monofilético. A análise biogeográfica revelou que as relações entre as espécies de *C. arada* e suas áreas de endemismos correspondentes são pouco suportadas por estudos anteriores. Por isso, recomenda-se a utilização de outros dados de origens diversas, como molecular ou osteológica, para que uma melhor resolução das afinidades filogenéticas dos táxons reconhecidos neste estudo seja alcançada.

Abstract

The genus *Cyphorhinus* ranges from Honduras, in Central America, to the North of Mato Grosso, in Brazil, and Northern Bolivia. Currently the genus comprises three species: *C. thoracicus*; *C. phaeocephalus* and *C. arada*. The taxonomic revision made in Chapter 1 showed that the complex *Cyphorhinus arada* consists in 6 valid taxa, furthermore, *Cyphorhinus phaeocephalus* is composed by 6 subspecies and *Cyphorhinus thoracicus* has other two taxa, totaling 14 taxa within this genus. A phylogeny encompassing the relationship of the three species of this genus has never been proposed. Despite the limited use of integumentary and vocal characters in birds phylogenies, studies demonstrate that its use has high potential for solving the relationship regarding less inclusive taxonomic levels. The main objective of this study was to propose a phylogenetic hypothesis and formulate a biogeographic analysis of the six species from the *Cyphorhinus arada* complex reviewed in Chapter 1; and the secondary objective was to build a complete phylogeny of the *Cyphorhinus* genus. As an outgroup were used the species *Henicorhina leucosticta*, *Pheugopedius coraya* and *Microcerculus marginatus*, the rooting was done in *M. marginatus*. The definition of the integumentary characters followed the topographic criteria and the vocalizations characters were inferred based on the qualitative characters from the preceding chapter. No characters were differentially weighted or polarized *a priori*. It has been analyzed 672 skins and 179 tape-recordings from all the taxa of the entire genus. As a result 19 integumentary (color patterns) and three vocal characters were assembled. Four equally parsimonious trees were obtained. The strict consensus and the majority rule showed identical topology. The topology of strict consensus cladogram exhibited many polytomies; on it the monophyly of the genus was validated; *C. t. thoracicus* and *C. t. dichrous* form a clade that is the sister group of the remaining taxa; as well as the *C. phaeocephalus* and *C. arada* complexes forms a monophyletic group together. The biogeographic analysis revealed that the relationship between the species of the *C. arada* complex and their corresponding areas of endemism are poorly supported by previous studies. Therefore, it is recommended to use other data from different sources, such as molecular and osteological, for a better understanding of the phylogenetic affinities of the valid taxa recognized in this study.

2.1. Introdução

2.1.1. Histórico filogenético do gênero *Cyphorhinus*

Os representantes do gênero *Cyphorhinus* Cabanis, 1844 ocorrem desde Honduras até o norte de Mato Grosso e norte da Bolívia (Kroodsma e Brewer, 2005). Atualmente são reconhecidas três espécies: *Cyphorhinus thoracicus* Tschudi, 1844, *Cyphorhinus phaeocephalus* Sclater, 1860 e *Cyphorhinus arada* (Hermann, 1783). A revisão taxonômica do complexo *Cyphorhinus arada* realizada neste trabalho eleva para oito o número de espécies desse gênero, além disso, deve-se levar em consideração as seis subespécies alocadas no complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* e as duas subespécies que constam no complexo *Cyphorhinus thoracicus*, totalizando 14 táxons dentro do gênero *Cyphorhinus* (ver Capítulo 1 para mais detalhes sobre cada táxon).

A relação da família Troglodytidae com os demais grupos de aves vem sendo alvo de grandes debates ao longo dos séculos. Sharpe (1882) os classificou como uma subfamília dentro de Timaliidae, que também incluía a família Cinclidae. Ridgway (1904) discutiu a probabilidade de que as aves Oscines mais próximas dos trogloditídeos são àquelas pertencentes às atuais famílias Climacteridae, Certhidae e Mimidae, e utilizou o alto grau de coesão entre os dedos anteriores para demonstrar que os trogloditídeos são mais próximos dos climacterídeos do que dos mimídeos. Mayr e Amadon (1951) alocaram as espécies pertencentes à atual família Troglodytidae na família Muscicapidae, que foi subdividida em sete subfamílias, entre elas a subfamília Troglodytinae. Outro grupo frequentemente associado aos trogloditídeos é a família Sittidae (Kroodsma e Brewer, 2005).

Nas décadas mais recentes, as informações obtidas por Sibley e Alquist (1990) nos estudos envolvendo hibridação DNA-DNA sugeriram uma nova hipótese para as relações entre Troglodytidae, que postula que Troglodytidae seria grupo-irmão de *Poliophtila*, *Microbates* e *Auriparus flaviceps*, os dois primeiros pertencentes à família Muscicapidae, enquanto que o último é alocado na família Remizidae. Além disso, foi proposto que o clado composto pela família Troglodytidae e seu grupo-irmão seriam então grupo-irmão de *Certhia* e *Salpornis* da família Certhidae, visto que, a família Certhidae é o grupo-irmão da família Sittidae. Trabalhos subsequentes deram suporte a esta hipótese (e. g. Sheldon e Gill, 1996). A filogenia dos passeriformes feita por Baker *et. al.* (2002) é a que atualmente é, em geral, mais aceita, nela os trogloditídeos são grupo irmão de *Poliophtila*, e esses dois juntos são grupo irmão da família Climacteridae. Apesar das

controvérsias quanto suas relações com os demais grupos, durante o último século, o monofiletismo da família nunca foi contestado, desde que membros da família Timaliidae e Sittidae foram removidos (Kroodsma e Brewer, 2005).

Em oposição ao relacionamento da família com os demais grupos de passeriformes, pouco esforço tem sido empregado para se determinar as relações entre os gêneros da família Troglodytidae. A proposta mais recente de relacionamento entre os gêneros de Troglodytidae foi postulada por Baker (2004); as relações por ele obtidas conflitam nitidamente com concepções anteriores dos gêneros mais “primitivos” ou “derivados” dentro da família. Tradicionalmente, séries taxonômicas iniciavam-se com o gênero *Campylorhynchus*, que já foi alocado na sua própria subfamília (Baird, 1858), no entanto, análises de Baker (2004) demonstraram que esse gênero se encaixa perfeitamente entre os demais trogloditídeos. Quanto ao relacionamento do gênero *Cyphorhinus* com os demais integrantes da família, ele era frequentemente associado a um conjunto de gêneros que possuem características comportamentais e morfológicas que tendem ao ambiente florestal de terra firme (*Thryorchilus*, *Henicorhina*, *Microcerculus* e *Cyphorhinus*), e comumente eram listados no final da família. Resultados de Baker (2004) revelam que se trata claramente de um agrupamento polifilético. *Thryorchilus* pertence a um clado distinto que inclui *Cistothorus* e *Troglodytes*; *Cyphorhinus* e *Henicorhina* são grupos-irmãos dentro outro clado (que inclui *Pheugopedius*, *Cantorchilus* e *Cinnecerthia*); e *Microcerculus* faz parte de uma provável radiação basal da família (Figura 61).

Figura 61: Hipóteses filogenéticas para a família Troglodytidae. A- análise bayesiana do citocromo b e β-fibrinogênio incluindo todos os dados. B- Análise incluindo somente os trogloditídeos. Adaptado de Baker 2004.

Apesar de algumas filogenias intragenéricas já terem sido realizadas dentro da família, como a filogenia do gênero “*Thryothorus*” (Mann *et al.*, 2006), estas ainda são bastante escassas e pouco representativas na literatura. Uma filogenia que englobe o relacionamento das espécies gênero *Cyphorhinus* nunca foi proposta. Em filogenias gerais que envolvem o relacionamento entre os gêneros da família (*e.g.* Baker, 2004; Mann *et al.*, 2006; Baker *et al.*, 2007) o único representante do gênero que sempre é utilizado é *Cyphorhinus arada*, sendo que nunca é levado em consideração os táxons envolvidos no complexo ou as outras duas espécies do gênero. O que pode-se encontrar são alguns comentários esparsos e poucos fundamentados sobre o relacionamentos de alguns táxons do gênero, fora do contexto filogenético. Focando-se principalmente no complexo *Cyphorhinus arada*, uma distinta separação entre os táxons é feita por vários autores (*e.g.* Sharpe, 1882; Todd, 1932; Pinto, 1944) entre aqueles que apresentavam colar estriado preto e branco (*arada*) daqueles que não possuíam qualquer vestígio de um (*modulator*, *salvini*, *transfluvialis* e *interpositus*). Quando Sharpe (1882) descreve o táxon *salvini* e Todd (1932) descreve o táxon *transfluvialis*, ambos afirmam que estes são próximos ao táxon *modulator*. Nesta mesma obra, Todd (1932) afirma que o táxon *griseolateralis* deve ser considerado uma espécie plena, pois apresenta caracteres intermediários entre *arada* e *modulator*.

Quanto ao relacionamento entre o complexo *Cyphorhinus arada* e os outros dois complexos do gênero, os táxons de *Cyphorhinus phaeocephalus* já foram considerados coespecíficos dos táxons de *C. arada* nos catálogos de Paynter e Vaurie (1960) e de Schauensee (1966, 1970), em que todas as subespécies dos dois complexos são inclusos dentro da espécie *Cyphorhinus arada*. *C. arada* e *C. phaeocephalus* são considerados superespécies pela AOU (1983), sendo que Paynter e Vaurie (1960) e Sibley e Monroe (1990) também incluíram a espécie *C. thoracicus* nessa superespécie.

As análises morfológicas e vocais feitas no Capítulo 1 indicam que há uma conspícua diagnose morfológica entre complexo *C. arada* e *C. phaeocephalus*, como é descrito em detalhes neste capítulo. Além disso, nota-se uma clara distinção morfológica e vocal entre os táxons dos oeste amazônico (*modulator*, *salvini* e *transfluvialis*) e os do leste amazônico (*arada*, *griseolateralis* e *interpositus*), o que poderia ser um indicativo de um relacionamento próximo entre esses táxons.

2.1.2. A utilização de caracteres de coloração de plumagem e de vocalizações em reconstruções filogenéticas de aves

Caracteres de coloração de plumagem se encaixam na categoria dos chamados caracteres tegumentares. O uso desse tipo de caráter em reconstruções filogenéticas é alvo de muitos debates e gerou grandes polêmicas ao longo das últimas décadas, apesar de toda a classificação tradicional de aves ter sido feita com base em caracteres tegumentares e eles serem a principal fonte de dados em estudos de taxonomia alfa. Muitos autores (Chu, 1998; Omland e Lanyon, 2000) advogam contra a utilização de caracteres tegumentares em filogenias, mesmo quando elas são baseadas somente em caracteres morfológicos, os principais argumentos utilizados destacam o fato de que os caracteres de tegumento, como a coloração de plumagem, seriam extremamente variáveis para serem considerados informativos sob o ponto de vista filogenético. Autores que utilizam dados moleculares (Schaffer, 1986; Schluter, 1984) afirmam que caracteres morfológicos podem não ser independentes porque eles são controlados pelos mesmos genes e que, por isso, filogenias morfológicas e moleculares comumente apresentam resultados discordantes (Hackett e Rosenberg, 1990; Omland e Lanyon, 2000).

Apesar de muitos argumentos desfavoráveis, Livezey (1991, 1995, 1996) e Chu (1998) configuram entre as escassas tentativas dentro da classe Aves de se construir uma análise filogenética com base em apenas caracteres de padrões de plumagem e outras regiões do tegumento; estes estudos puderam concluir que os caracteres tegumentares podem ser uma fonte de informação confiável e útil em reconstruções filogenéticas, assim como outros tipos de evidências morfológicas, como os caracteres osteológicos. Mais recentemente, trabalhos envolvendo este tipo de caráter foram realizados (Bertelli *et al.*, 2002; Giannini e Bertelli, 2004; Bertelli e Giannini, 2005) e foram capazes de corroborar a eficiência da utilização desse tipo de caráter, em que as filogenias das famílias Tinamidae e Spheniscidae foram reconstruídas com elevada resolução e alto grau de suporte dos clados.

É importante destacar que muitos dos trabalhos acima citados (Livezey, 1991, 1996; Bertelli e Giannini, 2005) demonstram que os caracteres de plumagem são especialmente mais informativos quando são utilizados no suporte de clados de níveis taxonômicos menos inclusivos, como dentro de um gênero, espécie e subespécie. Padrão que se opõe aos caracteres osteológicos, cuja maior informação encontra-se em categorias taxonômicas superiores, tais como relacionamento entre gêneros e famílias.

Como mencionado no Capítulo 1, o uso de caracteres vocais em sistemática, principalmente no caso dos Oscines, sempre foi um tópico que gera controvérsias e, por isso, é pouco abordado. Os principais motivos desse cenário estão em características específicas do canto dos Oscines, como a elevada variabilidade e complexidade, o que dificulta a avaliação de quais aspectos das vocalizações (caso exista algum) seriam evolutivamente conservados. Outro agravante é que seus cantos são usualmente modificados pelo aprendizado durante o desenvolvimento (Baptista, 1996). As vocalizações também são caracterizadas por possuírem alguns aspectos que evoluem muito rapidamente e, frequentemente, de forma convergente em resposta ao ambiente (Wiley, 1991; McCracken e Sheldon, 1997; Slabbekoorn e Smith, 2002), um exemplo disso são as espécies florestais que costumam apresentar frequências mais baixas, com pouca variação entre a frequência máxima e mínima, visto que esse tipo de frequência costuma se dissipar melhor nesse tipo de ambiente (Morton, 1975; Hunter e Krebs, 1979, Slabbekoorn e Smith, 2002).

Entretanto, evidências de estudos recentes (*e.g.* Marler e Pickert, 1984; Kroodsma e Canady, 1985; Baptista, 1996) têm demonstrado que alguns aspectos do canto possuem uma base genética. Estudos comparativos e filogenéticos envolvendo Oscines revelaram que alguns componentes específicos das vocalizações, como padrões de diferentes tipos de canto e o tamanho e a complexidade dos repertórios vocais, variam pouco entre as espécies e, portanto, estariam mais propensos a serem evolutivamente conservados (Payne, 1986; Irwin, 1988; Podos, 2001; Price e Lanyon, 2002). Price e Lanyon (2002) afirmam que as vocalizações de muitos Oscines são altamente estereotipadas e contém elementos acústicos que estão presentes em todos os seus coespecíficos e que a análise desses elementos, utilizando métodos de filogenia comparativa, podem revelar padrões de evolução conservativa.

Apesar das evidências apresentadas, um dos principais problemas remanescente estaria na influência que o aprendizado teria em reconstruções filogenéticas. Estudos (*e.g.* Payne, 1986) demonstram que aspectos aprendidos do canto também podem possuir certo grau de consistência filogenética, pois deve-se considerar que as características que usualmente são transmitidas culturalmente somente ao longo de linhagens relacionadas e a aquisição desses elementos durante o aprendizado está geralmente sob controle genético (Marler e Pickert, 1984; Baptista, 1996). Além disso, a elevada concordância entre filogenias moleculares e caracteres vocais também confirma que alguns aspectos das vocalizações, até mesmo aquelas que são estruturalmente muito complexas, podem ser utilizados para acessar as relações entre os táxons de aves (Price

e Lanyon, 2002). Uma elevada complexidade vocal pode, na verdade, ser encarada com uma vantagem em estudos sistemáticos, visto que, características complexas que envolvem múltiplos componentes podem ser mais úteis do que características mais simples, pois eles possuem uma variedade muito maior de caracteres potencialmente homólogos para comparação, a dificuldade estaria em identificar quais desses caracteres seriam potencialmente informativos (Price e Lanyon, 2002).

2.1.3. Objetivos

Os relacionamentos interespecíficos no gênero *Cyphorhinus* nunca foram alvo de uma reconstrução filogenético e, apesar de atualmente abrigar apenas três espécies, 16 táxons estão envolvidos, sendo que seis deles tiveram sua validade corroborada no Capítulo anterior. Partindo da delimitação dos táxons terminais presentes no Capítulo 1, o objetivo principal deste capítulo é propor uma hipótese de relacionamento e fazer uma análise biogeográfica entre as seis espécies do complexo *Cyphorhinus arada* revisadas no Capítulo 1. Além disso, o relacionamento entre essas espécies e os demais táxons do gênero *Cyphorhinus* será avaliado e, por isso, o objetivo secundário deste Capítulo é construir uma filogenia completa do gênero *Cyphorhinus*.

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Material analisado

Neste trabalho optou-se por designar o grupo interno todos os táxons do gênero *Cyphorhinus* revisados (*C. arada*, *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*), as seis subespécies abrigadas no complexo *C. phaeocephalus* (*C. p. phaeocephalus*, *C. p. chocoanus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii*, *C. p. infuscatus*, *C. p. richardsoni*) e as duas subespécies do complexo *C. thoracicus* (*C. t. thoracicus* e *C. t. dichrous*), totalizando 14 táxons considerados como táxons terminais.

A opção de se utilizar todos os táxons abrigados nos complexos *C. phaeocephalus* e *C. thoracicus* foi tomada com base em uma revisão taxonômica realizada antes da delimitação dos terminais a serem utilizados. Esta revisão teve como base caracteres morfológicos, padrões de coloração de plumagem e morfométricos, seguindo o mesmo padrão de análises do Capítulo 1. Caracteres diagnósticos consistentes com distribuições geográficas específicas puderam ser identificados em cada uma das subespécies de ambos

os complexos, principalmente com relação à coloração de plumagem, visto que a análise morfométrica não encontrou diferenças significativas. Esses dados nos levaram a concluir que cada uma das subespécies analisadas corresponde a um táxon válido. Os caracteres diagnósticos encontrados em cada uma das subespécies analisadas estão descritos abaixo.

Complexo *Cyphorhinus phaeocephalus*: características comuns a todos os táxons do complexo foram a nuca e dorso marrom acanelado (7YR 4/4); asa de coloração marrom antigo (7,5 YR 4.5/5) com barramento marrom muito escuro (7.5YR 2.5/2) e as supra-caudais são vermelho escuro (2.5 YR 4/8).

- ***C. p. phaeocephalus*:** a fronte e o píleo são marrom acinzentado escuro (5YR 3/1.3); o mento, garganta, peito, região auricular e lados do pescoço apresentam coloração uniforme na tonalidade vermelho amarelado (5YR 5/8 e 7,5YR 5/8); o ventre marrom amarelado escuro (10YR 4/6) é uma de suas principais características diagnósticas; os flancos são vermelho amarelado (5YR 4/6) e o crisso é marrom amarelado escuro (10YR 3/6, Figura 62).

Figura 62: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. phaeocephalus* (AMNH 173482, AMNH 175022, AMNH 118855, AMNH 118853).

- ***C. p. chocoanus*:** a fronte e o píleo são marrom acinzentado escuro (5YR 3/1.3); o mento, garganta, peito e porção lateral do pescoço mantiveram a coloração uniforme na tonalidade vermelho amarelado (5YR 5/8 e 7,5YR 5/8); a região auricular é marrom acinzentado escuro misturado com vermelho

amarelado (5YR 3/1.6 e 5YR 5/8); o ventre também é uma importante característica diagnóstica é amarelo avermelhado (5YR 6/8); os flancos e o crisso são marrom amarelado escuro (10YR 3/6, Figura 63).

Figura 63: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. chocoanus* (AMNH 134002, AMNH 133999, AMNH 787255).

- *C. p. propinquus*: a fronte e o píleo são marrom acanelado (7YR 4/4); o mento, garganta, peito, região auricular e lados do pescoço apresentam coloração uniforme na tonalidade vermelho amarelado escuro (5YR 4/6); o ventre é novamente o principal caráter diagnóstico ele é marrom amarelado claro (10YR 6/6); os flancos são da mesma cor do ventre (marrom amarelado claro, 10YR 6/6) e o crisso é amarelo amarronzado (10YR 6/8, Figura 64).

Figura 64: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. propinquus* (CMNH 52813).

- *C. p. lawrencii*: a fronte e o píleo são marrom escuro (10YR 3/3); o mento, garganta, peito, região auricular e lados do pescoço apresentam coloração uniforme na tonalidade vermelho amarelado (5YR 5/8 e 7,5YR 5/8); ventre é cinza (10YR 6/1) também uma das principais diagnoses do táxon; os flancos são marrom amarelado (10YR 5/8) e o crisso é amarelo amarronzado (10YR 6/8, Figura 65).

Figura 65: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. lawrencii* (AMNH 135112, AMNH 135113).

- ***C. p. infuscatus***: a fronte e o píleo são marrom acinzentado escuro (5YR 3/1.3); o mento, garganta, peito, região auricular e lados do pescoço apresentam coloração uniforme na tonalidade vermelho (2,5YR 4/6); o ventre é marrom acinzentado escuro (10YR 4/2); os flancos e crisso apresentam a mesma tonalidade, o vermelho amarelado (5YR 4/6, Figura 66).

Figura 66: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. infuscatus* (AMNH 391598, AMNH 501870).

- ***C. p. richardsoni***: a cor da fronte e píleo foi uma das principais diagnoses encontradas ele é mais claro que os demais, na tonalidade amarelo amarronzado (10YR 6/6); o mento, garganta, peito, região auricular e lados do pescoço apresentam coloração uniforme na tonalidade vermelho (2,5YR 4/6); o ventre é marrom acinzentado escuro (10YR 4/2); os flancos são vermelho amarelado (5YR 4/6) e o crisso é marrom amarelado escuro (10YR 3/6 e 4/6, Figura 67).

Figura 67: Visão geral dos padrões de plumagem encontrados em *C. p. richardsoni* (AMNH 144398, AMNH 144399).

Complexo *Cyphorhinus thoracicus*: as características comuns a ambos os táxons foram a fronte, píleo e nuca possuem uma coloração uniforme na tonalidade cinza muito escuro (10YR 3/1); a região auricular, lados do pescoço, mento, garganta e pescoço apresentaram o padrão uniforme de vermelho amarelado (5YR 5/8); os flancos são marrom acinzentado escuro (10YR 3/2); o crisso é marrom amarelado escuro (10YR 3/4); as supra-caudais são vermelho escuro (2,5YR 4/8) e as asas e a cauda diferem das outras duas espécies do gênero por serem muito mais escuras (cinza muito escuro, 10YR 3/1) e por não possuírem barramento. As principais diagnoses entre os dois táxons concentraram-se na coloração do ventre e do dorso.

- ***C. t. thoracicus*:** o dorso é marrom amarelado escuro (10YR 4/4) e o ventre é segue o mesmo padrão de coloração do mento, garganta e peito, é vermelho amarelado (5YR 5/8).
- ***C. t. dichrous*:** o dorso neste táxon é mais escuro, classificado como cinza muito escuro (10YR 3/1), o ventre é mais escuro do que a região do peito e da garganta, sua tonalidade é marrom amarelado (10YR 5/6, Figura 68).

Figura 68: Comparação entre os padrões de plumagem de *C. t. thoracicus* (à esquerda, FMNH 249886) e *C. t. dichrous* (à direita, FMNH 323452), em vista ventral, lateral e dorsal.

A escolha de um grupo externo foi necessária para o enraizamento e posterior polarização dos caracteres (Nixon e Carpenter, 1993; Kitching *et. al.*, 1998). Esta designação teve como base a filogenia da família Troglodytidae de Baker (2004), nela o gênero *Cyphorhinus* encontra-se em um clado que também inclui os gêneros *Henicorhina*, *Pheugopedius*, *Cantorchilus* e *Cinnecerthia*, por isso foi escolhido duas espécies desse clado para compor o grupo-externo, *Henicorhina leucosticta* que é grupo irmão de *Cyphorhinus arada* e *Pheugopedius coraya*, grupo-irmão do clado *Henicorhina* + *Cyphorhinus*. Para o enraizamento foi escolhida uma espécie mais basal dentro da família, *Microcerculus marginatus*. Dada a grande quantidade subespécies dentro de cada uma das espécies escolhidas como grupo externo, optou-se por utilizar apenas a subespécie nominal de cada uma delas para a comparação dos padrões de coloração de plumagem e de vocalizações. Detalhes adicionais de cada espécie são descritos brevemente abaixo para contextualização.

***Henicorhina leucosticta* (Cabanis, 1847):** espécie de florestas úmidas de baixada, distribui-se do México até o norte da América do Sul. A forma nominal é caracterizada por apresentar a fronte, píleo e nuca pretos, estria superciliar branca, a região lateral do pescoço apresenta estrias pretas e brancas similar ao colar estriado de *Cyphorhinus arada*, as asas e a cauda possuem barramento mais escuro o dorso é castanho avermelhado e toda a região ventral é branca (mento, garganta, peito, abdome) com exceção dos flancos e crissos que são castanho escuro (Kroodsma e Brewer, 2005).

***Pheugopedius coraya* (Gmelin, 1789):** espécie típica de floresta tropical baixada, ocorre especialmente ao longo das margens dos rios, tanto em ambientes de várzea como de terra firme. Distribui-se em toda a margem norte da bacia amazônica, mas também pode chegar até o sul do Peru e no interflúvio Tapajós-Tocantins. A subespécie nominal caracteriza-se por apresentar a fronte, píleo, nuca e região auricular amarronzados; estria superciliar branca e a porção lateral do pescoço também possui conspícuas listras pretas e brancas como em *Cyphorhinus arada*; mento e garganta são brancos e o peito e ventre são cinza oliváceos; flancos marrom oliváceo e crisso marrom escuro; o dorso é castanho avermelhado; a asa é amarronzada sem barramento e a cauda é mais longa do que em *Cyphorhinus* de coloração marrom escuro com barramento cinza claro (Kroodsma e Brewer, 2005).

***Microcerculus marginatus* (Sclater, 1855):** espécie típica de floresta tropical úmida de baixada, apesar de alguns registros esparsos em altitudes mais elevadas. Tem distribuição ampla, desde a Costa Rica até o sul da bacia Amazônica brasileira. *M. m. marginatus* possui a cabeça, região auricular, lados do pescoço, dorso, asas e cauda amarronzados, sendo as asas e a cauda não apresentam barramento. O mento, garganta, peito e abdome são brancos; os flancos e crisso são brancos com barramento marrom escuro (Kroodsma e Brewer, 2005).

Os espécimes analisados do grupo interno foram os mesmos analisados na revisão taxonômica feita no Capítulo 1, 515 peles correspondentes ao complexo *Cyphorhinus arada* (*C. arada*, *C. modulator*, *C. transfluvialis*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, tabela 1), 91 espécimes do complexo *Cyphorhinus phaeocephalus* (*C. p. phaeocephalus*, *C. p. chocoanus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii*, *C. p. infuscatus*, *C. p. richardsoni*, tabela 13) e 65 peles do complexo *C. thoracicus* (*C. t. thoracicus* e *C. t. dichrous*, tabela 15). As gravações totalizaram 146 do complexo *C. arada* (tabela 2), 26 do complexo *C. phaeocephalus* (tabela 15) e 39 do complexo *C. thoracicus* (tabela 16). A análise do grupo externo foi feita com base nos indivíduos presentes no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP, São Paulo, SP) e no American Museum of Natural History (AMNH, Nova York, USA), as gravações foram retiradas do site Xeno-canto América (<http://www.xeno-canto.org>) e da biblioteca de sons naturais Macaulay Library.

2.2.2. Delimitação dos caracteres

Todos os caracteres tegumentares que puderam ser identificados tiveram como referência os padrões de coloração de plumagem de diferentes regiões do corpo. Para uma delimitação mais acurada de cada caráter foi seguido o critério topográfico, em que o corpo da ave é dividido em diferentes regiões como: píleo, mento, garganta, peito, dorso, asa, abdome, flancos, crisso, região auricular, pescoço, supra-caudais. Dessa forma, cada região do corpo foi tratada como um caráter distinto e o padrão de coloração correspondente a essa área delimitou quais seriam os estados desse caráter, tratados sempre de maneira não ordenada (adaptado de Hackett e Rosenberg, 1990; Omland e Lanyon, 2000; Bertelli *et. al.*, 2002; Giannini e Bertelli, 2004). A subdivisão do corpo do espécime em regiões topográficas distintas, em que cada região apresenta variações na coloração em diferentes táxons, está se hipotetizando relações de homologia entre essas partes da plumagem de diferentes táxons e assim é possível a formulação hipóteses de homologia primária mais refinadas entre os padrões de plumagem de cada área do corpo nos diferentes táxons (Pinna, 1991).

A definição uma área topográfica distinta e consequentemente um caráter, seguiu o princípio de se identificar regiões em que padrão de coloração variasse em ao um menos dos táxons analisados, mesmo que regiões adjacentes de plumagem não variassem em muitos táxons e elas foram consideradas caracteres distintos se essa variação estivesse presente em um táxon. Muitas vezes a definição de um estado de caráter pode parecer arbitrária ou subjetiva (Hackett e Rosenberg, 1990), já que cores que apresentam uma tonalidade muito próxima podem ser categorizadas como estados diferentes ou como um mesmo estado dependendo do observador. Por isso, optou-se por seguir um padrão determinado, variações de tonalidade de uma mesma cor (*e.g.* marrom escuro, marrom acanelado, marrom amarelado) eram consideradas com o mesmo estado de caráter e estados distintos eram definidos somente se eles representassem cores muito diferenciadas (*e.g.* branco, vermelho, marrom, amarelo). A opção por esse tipo de codificação é capaz de melhor evidenciar possíveis agrupamentos, pois se cada variação sutil na tonalidade de coloração fosse classificada como um estado distinto, o número de estados seria próximo ao número de terminais e não seriam informativos sob o ponto de vista filogenético.

A delimitação dos caracteres vocais foi feita a partir da análise cuidadosa dos dados obtidos na análise de vocalizações feita no Capítulo 1, os caracteres qualitativos e quantitativos da análise foram estendidos para as vocalizações de *C. phaeocephalus*, *C. thoracicus* e para os membros do grupo externo. Para que pudessem

ser definidos quais caracteres vocais seriam utilizados, hipóteses de homologia primária entre os diferentes elementos do repertório devem ser formuladas (McCracken e Sheldon, 1997; Vielliard, 1997), a partir disso assumiu-se a homologia entre os cantos das espécies com base na similaridade entre os sonogramas e entre aspectos quantitativos (*e. g.* frequência, duração, ritmo).

Primeiramente, levou-se em consideração todos os caracteres analisados no Capítulo 1, no entanto, os caracteres quantitativos não se mostraram informativos, visto que uma grande sobreposição de valores foi identificada quando intervalos de 95% de confiança eram plotados e a delimitação de diferentes intervalos de valores representando estados diferentes tornou-se impossível. Assim, apenas caracteres qualitativos identificados com base nas características espectrográficas das vocalizações foram utilizados, esses caracteres incluem, a presença de trinado nos sonogramas e versatilidade que cada táxon apresenta. Em apenas um caráter pode-se considerar que dados quantitativos foram utilizados, mesmo que de maneira indireta, o caráter estilo de canto, ele apresenta dois estados: cantos simples (poucas notas, curta duração e ritmo lento) e cantos complexos (muitas notas, longa duração, ritmo acelerado), a definição de cada estilo levou em consideração a principal tendência de cada táxon, por isso a sobreposição de valores encontrados não teria influência na codificação dos caracteres.

2.2.3 Análises filogenéticas e biogeográficas

A construção da matriz de caracteres foi realizada com o auxílio do programa *Mesquite* 2.75 (Maddison e Maddison, 2011). A matriz foi então exportada para que as análises filogenéticas pudessem ser realizadas no programa *TNT* 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003, 2008). Como o número de terminais da matriz é relativamente pequeno, de apenas 14 táxons, a realização de buscas exatas a partir do comando *implicit enumeration* foi possível, o que garante que serão encontradas todas as topologias mais parcimoniosas (Kitching *et al.*, 1998; Goloboff *et al.*, 2008). Todas as árvores encontradas por meio desse método foram exportadas para edição nos programas *FigTree* 4.0 e *Adobe Photoshop* cs6. Optou-se por enraizar a filogenia na espécie *Microcerculus marginatus* por ser considerada uma espécie que pertence a uma provável irradiação basal da família (Baker, 2004).

Foi realizada apenas uma análise utilizando tanto os caracteres morfológicos quanto os caracteres vocais, visto que foram identificados apenas 18 caracteres tegumentares e 3 caracteres vocais e a construção de uma filogenia utilizando apenas um tipo de caráter produziria uma topologia com baixa resolução e pouco informativa. Por isso, a combinação de ambos os tipos de caracteres foi utilizada para que com um número maior de caracteres produzisse uma filogenia melhor suportada e mais bem resolvida. Foi calculado consenso estrito, semi-estrito e de maioria (50%) das árvores mais parcimoniosas obtidas.

Foi seguida a recomendação de Nixon e Carpenter (1993) e Kitching *et. al.* (1998) de que os caracteres não devem ser polarizados *a priori*. A análise foi executada incluindo simultaneamente todos os táxons do grupo interno e todas as espécies que foram designadas como grupo externo. A polaridade dos caracteres foi obtida posteriormente dada a posição da raiz. Nenhum caráter foi considerado aditivo e não foi empregado nenhum tipo de pesagem de caracteres. Os diferentes tipos de otimização de caracteres, ACCTRAN ou DELTRAN, só foram discutidos *a posteriori* dependendo do caso que estava sendo analisado no momento, sendo que nenhum critério foi definido anteriormente a realização das análises (Kitching *et al.*, 1998). A vista disso, foram identificadas na árvore apenas aquelas sinapomorfias que apresentavam otimização não ambígua.

Foram calculados índices de consistência e de retenção (IC e IR) para todos os caracteres em conjunto. O índice de consistência mede a quantidade de homoplasia presente num dado caráter em uma árvore específica, sendo que quanto maior o seu valor menos homoplasia; e o índice de retenção é capaz de indicar o quanto da similaridade observada no caráter é interpretado como indicadora de relacionamentos, ou sinapomorfias, sendo que quanto maior o valor, mais este caráter pode indicar relacionamentos (Farris, 1989; Kitching *et al.*, 1998). Para a árvore de consenso estrito foi calculado o índice de suporte de Bremer para cada um dos clados dessa árvore, o valor desse índice é calculado subtraindo-se o número total de passos presente no consenso estrito do número de passos presente na árvore mais parcimoniosa em que o clado em questão não está presente (Bremer, 1994; Kitching *et al.*, 1998). O índice de Bremer tem um valor mínimo de 1 e quanto maior for o seu valor o clado é considerado como mais bem suportado.

As relações filogenéticas entre os táxons de *Cyphorhinus* foram utilizadas para testar os padrões biogeográficos encontrados nas florestas da América do Sul (áreas de endemismo). Cladogramas obtidos foram comparados com os cladogramas das áreas de endemismo da Amazônia (Cracraft, 1988; Prum, 1988;

Bates, 2001) na tentativa de ilustrar conexões históricas entre os táxons e as áreas de endemismo da Amazônia, permitindo que hipóteses biogeográficas sejam formuladas.

2.3. Resultados

2.3.1. Caracteres

Caracteres que puderam ser identificados são aqui apresentados de maneira padronizada segundo as regras propostas por Sereno (2007). Este padrão segue algumas regras, a primeira e, às vezes, a segunda expressão que aparece após o número do caráter é chamado de localizador, o localizador indica qual a localização no indivíduo da estrutura que o caráter se refere (como fronte e píleo no caráter 1 e nuca no caráter 2). A expressão seguinte tem referência ao aspecto em que este caráter varia, neste estudo esta variável quase sempre foi a coloração, em alguns caracteres não há variável, pois eles são relativos a presença ou ausência de uma determinada estrutura. Logo após os “:” são enumerados os estados que este caráter pode apresentar, ou seja, as mutualmente exclusivas condições que cada variável pode apresentar. A matriz de caracteres é apresentada na tabela 17 do anexo 2, foram identificados um total de 22 caracteres, 19 tegumentares e 3 vocais.

0) Colar estriado:

0 – ausente

1- presente, discreto

2- presente, conspicuo

A presença de colar estriado sempre foi utilizada para separar grupos dentro do complexo *Cyphorhinus arada*. No grupo interno, maioria dos táxons não apresenta qualquer vestígio de colar estriado, o colar estriado está presente, mas é pouco conspicuo em *C. griseolateralis* e está presente de maneira conspicua em *C. arada*. No grupo externo, *P. coraya* e *H. leucosticta* também possuem colar estriado conspicuo e em *M. marginatus* ele está ausente.

1) Fronte e píleo, coloração:

0 - Vermelho escuro (2.5YR 3/6, 2.5YR 5/8 4/8 e 4/6),

1- Marrom acanelado (7YR 4/4),

2- Amarelo amarronzado (10YR 6/6, 10YR 5/4)

3- Cinza escuro (5YR 3/1.3, 10 YR 3/1, 5Y 2.5/1).

Todos os táxons anteriormente alocados no complexo *C. arada* (*C. arada*, *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*) possuem a fronte e o píleo vermelho escuro. O píleo marrom acanelado foi identificado em *C. p. lawrencii*, *C. p. propinquus* e em *M. marginatus* do grupo externo. A tonalidade amarelo amarronzado aparece somente em *C. p. richardsoni* no grupo interno e em *P. coraya* no grupo externo. O estado 3, cinza escuro, foi categorizado para *C. p. phaeocephalus*, *C. p. chocoanus*, *C. p. infuscatus*, no complexo *C. thoracicus* e em *H. leucosticta* do grupo externo.

2) Nuca, coloração:

0 - Castanho (1.0YR 3/5),

1- Marrom acanelado (7YR 4/4),

2- Cinza muito escuro (10 YR 3/1, 5Y 2.5/1).

O táxon *C. arada* foi o único a apresentar nuca castanha, os demais táxons do complexo (*C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*) apresentaram nuca marrom acanelado, assim como todos os táxons de *C. phaeocephalus* e *P. coraya*, *M. marginatus*. O estado 2, cinza muito escuro, foi identificado nos táxons do complexo *C. thoracicus* e em *H. leucosticta*.

3) Região auricular, coloração:

0- Vermelho amarelado (5YR 5/8) e castanho escuro (7.5YR 5/8),

1- Marrom acanelado (7YR 4/4) com cinza (10YR 6/2, 10YR 8/1),

2- Marrom acinzentado escuro (10YR 4/2)

3- Vermelho (2.5YR 4/6)

4- branco (5Y 8/1) e preto (5Y 2.5/1)

A cor da região auricular foi um caráter bastante variável entre os terminais, o estado 0 (vermelho amarelado) esteve presente em grande parte dos terminais do grupo interno (*C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. interpositus*, *C. p. phaeocephalus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii*, *C. t. thoracicus*, *C. t. dichrous*). Em *C. arada* e em *M. marginatus* o estado 1 foi codificado, somente *C. griseolateralis* o estado 2 foi identificado. *C. salvini* e *C. p. chocoanus* obtiveram o estado 3 de coloração da região auricular. A região auricular vermelha (estado 4) foi característica de *C. p. infuscatus* e *C. p. richardsoni*. Por fim, o estado 5, branco e preto foi observado apenas no grupo externo, em *P. coraya* e em *H. leucosticta*.

4) Estria superciliar:

0 – ausente

1- presente

A presença de estria superciliar foi identificada, no grupo interno, apenas nos táxons que compunham anteriormente o complexo *C. arada* (*C. arada*, *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*) e grupo externo em *P. coraya* e *H. leucosticta*, nos demais táxons terminais a estria superciliar foi codificada como ausente.

5) Estria superciliar, coloração:

0- Branca (5Y 8/1),

1- Amarelo avermelhado (7.5YR 6/8 e 7/8).

A coloração da estria superciliar foi medida apenas para os táxons que possuíam estria superciliar, aqueles que, no caráter 5, tiveram a estria superciliar codificada como ausente foram codificados com “?”. Em *C. arada*, *C. griseolateralis*, *P. coraya* e *H. leucosticta* a estria superciliar é branca (estado 0) e em *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini* e *C. interpositus* ela é amarela avermelhado (estado 1).

6) Pescoço, porção lateral, coloração:

0- Vermelho amarelado (5YR 5/8, 7.5YR 5/8) e Marrom acanelado (7YR 4/4),

1- Estriado: branco (5Y 8/1) e preto (5Y 2.5/1),

2- Parcialmente estriado: Cinza (10YR 5/1) e branco (5Y 8/1),

3- Vermelho (2.5YR 4/6).

C. transfluvialis, *C. modulator*, *C. interpositus*, *C. salvini*, *C. p. phaeocephalus*, *C. p. chocoanus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii*, *C. t. thoracicus*, *C. t. dichrous* e *M. marginatus* apresentam a coloração vermelho amarelado misturado com marrom acanelado na porção lateral do pescoço; as laterais do pescoço estriadas com preto e branco (estado 1) foram detectadas em *C. arada*, *P. coraya* e *H. leucosticta*. Apenas *C. griseolateralis* apresenta a lateral do pescoço estriada com cinza e branco (estado 2) e a lateral do pescoço avermelhada (estado 3) ocorre em *C. p. infuscatus* e *C. p. richardsoni*.

7) Mento, garganta e peito; coloração:

0- Castanho avermelhado (2.5YR 4/6, 7.5 YR 5/8, 5YR 5/8)

1- Branco (5Y 8/1)

Apenas dois estados foram identificados para a coloração da região do mento, garganta e peito. Em todo o grupo interno predominou o estado 0 (castanho avermelhado), entretanto todos os táxons do grupo externo apresentaram a coloração branca nessa região (estado 1).

8) Ventre, coloração:

0- Cinza e Marrom acinzentado (10YR 5/2, 5/3, 4/2, 6/1),

1- Marrom muito claro (10YR 7/4 e 7/3), Marrom amarelado (10YR 5/4 5/6, 5/8, 6/4 e 6/6 e 6/8),

2- Amarelo avermelhado (5YR 6/8, 5/8),

3- Branco (5Y 8/1).

Ventre cinza ou marrom acinzentado foi codificado para os seguintes táxons: *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, *C. p. lawrencii*, *C. p. infuscatus*, *C. p. richardsoni* e *P. coraya*. Ventres que apresentaram uma tonalidade amarronzada (estado 1) foram identificados em: *C. arada*, *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, *C. p. phaeocephalus*, *C. p. propinquus* e *C. t. dichrous*. A tonalidade avermelhada do ventre (estado 2) esteve presente em: *C. p. chocoanus* e *C. t. thoracicus*. O ventre branco (estado 3) foi observado apenas no grupo externo em *M. marginatus* e *H. leucosticta*.

9) Flancos, coloração:

0- Marrom amarelado (10YR 4/6, 10YR 3/6, 4/4 , 4/6, 5/8, 6/6)

1- Castanho escuro (7.5YR 5/8 e 4/6), Vermelho amarelado (5YR 4/6)

2- Marrom acinzentado muito escuro (10YR 3/2)

3- Marrom oliva (2.5YR 6/6)

4- Barrado

C. transfluvialis, *C. modulator*, *C. p. chocoanus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii* apresentaram o estado 0 (marrom amarelado) na coloração dos flancos. O estado 1 (castanho escuro/ vermelho amarelado) foi constatado em *C. arada*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, *C. p. phaeocephalus*, *C. p. infuscatus*, *C. p. richardsoni* e em *H. leucosticta*. Os táxons do complexo *C. thoracicus* foram codificados com o estado 2 (marrom acinzentado muito escuro) e o padrão de flancos barrados foi identificado apenas no táxon *M. marginatus*.

10) Supra-caudais, coloração

0 - Vermelho escuro (2.5YR 4/8),

1- Cinza muito escuro (10YR 3/1), Marrom amarelado escuro (10YR 4/4)

2- Vermelho amarelado (5YR 4/6 e 7.5YR 4/6)

A coloração vermelha escura (estado 0) predominou entre os táxons, estando presente em todos os táxons do complexo *C. arada* e *C. phaeocephalus*. Os táxons de *C. thoracicus* apresentaram o estado 3 (cinza muito escuro/ marrom amarelado escuro) e o estado 2 apareceu somente nos táxons do grupo externo (*H. leucosticta*, *P. coraya*, *M. marginatus*).

11) Crisso, coloração:

0 - Marrom amarelado (10YR 5/6, 5/8, 3/6, 4/6, 3/4), Amarelo amarronzado (10YR 6/8),

1- Castanho escuro (7.5YR 5/8 5/6 e 5YR 5/8), Vermelho amarelado (5YR 4/6),

2- Barrado.

O estado 0 (marrom amarelado/ amarelo amarronzado) esteve presente em *C. modulator*, *C. p. phaeocephalus*, *C. p. chocoanus*, *C. p. propinquus*, *C. p. lawrencii*, *C. p. richardsoni*, *C. t. thoracicus* e *C. t.*

dichrous. Em *C. arada*, *C. transfluvialis*, *C. salvini*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, *C. p. infuscatus* e *H. leucosticta* foi categorizado o estado 2 (castanho escuro, vermelho amarelado) e o padrão barrado foi detectado apenas no grupo externo em *P. coraya* e *M. marginatus*.

12) Asa, coloração:

0- Marrom antigo (7.5YR 2.5/2),

1- Cinza muito escuro (10YR 3/1), Marrom escuro (10YR 3/3).

A coloração marrom antigo (estado 0) predominou em grande parte dos terminais analisados, em todos os táxons dos complexos *C. arada* e *C. phaeocephalus* e no grupo externo na espécie *H. leucosticta*. O estado 1 (cinza muito escuro, marrom escuro) foi identificado nos dois táxons do complexo *C. thoracicus* e no grupo externo em *P. coraya* e *M. marginatus*.

13) Barras nas asas, coloração:

0 – ausente,

1- Presente, marrom muito escuro (7.5 YR 2.5/2).

A ausência de barras nas asas foi verificada em poucos terminais, nos dois táxons do complexo *C. thoracicus* e no grupo externo em *P. coraya* e *M. marginatus*. Os demais táxons apresentaram barramento nas asas de coloração marrom muito escuro (estado 1).

14) Dorso, coloração:

0- Marrom acanelado (7YR 4/4),

1- Cinza muito escuro (10YR 3/1), Marrom amarelado escuro (10YR 4/4),

2- Vermelho amarelado (5YR 4/6 7.5YR 4/6).

Apresentaram dorso marrom acanelado todos os táxons do complexo *C. arada* e todos os táxons do complexo *C. phaeocephalus*, o estado 1 (cinza muito escuro/marrom amarelado) foi identificado somente nos dois táxons do complexo *C. thoracicus* e no grupo externo em *P. coraya* e em *M. marginatus*. O dorso avermelhado (estado 2) foi identificado apenas em *H. leucosticta*.

15) Uropégio, coloração:

0- Marrom acanelado (7YR 4/4)

1- Cinza muito escuro (10YR 3/1), Marrom amarelado escuro (10YR 4/4)

2- Vermelho amarelado (5YR 4/6 7.5YR 4/6)

A coloração do uropégio seguiu aproximadamente o que foi detectado na coloração do dorso, em que o estado 0 foi identificado em todos os táxons dos complexos *C. arada* e *C. phaeocephalus*. Os dois táxons do complexo *C. thoracicus* apresentaram o estado 1 e o estado 2 esteve presente somente no grupo externo em *H. leucosticta*, *P. coraya* e *M. marginatus*.

16) Coberteiras superiores da asa, coloração:

0- Marrom acanelado (7YR 4/4),

1- Marrom escuro (10YR 3/3)

2-Vermelho amarelado (5YR 4/6 e 7.5YR 4/6)

As coberteiras superiores da asa foram categorizadas com o estado 0 em todos os táxons dos complexos *C. arada* e *C. phaeocephalus*. Coberteiras de tonalidade marrom (estado 1) escuro foram detectadas nos dois táxons de *C. thoracicus* e a tonalidade avermelhada (estado 2) em todo o grupo externo (*H. leucosticta*, *P. coraya*, *M. marginatus*).

17) Cauda, coloração:

0- Marrom antigo (7.5YR 2.5/2),

1- Cinza muito escuro (10YR 3/1, 3/3).

Todos os táxons do complexo *C. arada* e do complexo *C. phaeocephalus*, já o estado 1 foi codificado no demais terminais (*C. t. thoracicus*, *C. t. dichrous*, *P. coraya*, *H. leucosticta* e *M. marginatus*).

18) Barras da cauda, coloração:

0 – ausente,

1- Marrom escuro (7.5 YR 3/3)

A ausência de barramento na cauda foi identificada em *C. t. thoracicus*, *C. t. dichrous* e em *M. marginatus*, o restante dos terminais apresenta barramento marrom escuro (estado 1).

19) Trinado no canto:

0 – ausente,

1- Presente.

Um trinado é observado no sonograma quando uma série de notas é repetida diversas vezes em um curto espaço de tempo, em uma razão aproximada de 10 notas/s ou mais rápido (Figura 35, Capítulo 1). Esta característica específica foi identificada apenas em *C. griseolateralis*, *C. t. dichrous* e em *P. coraya*. Os demais terminais não executavam cantos com trinado, *C. richardsoni* foi codificado com “?” porque não foi possível acessar gravações deste táxon.

20) Canto, versatilidade:

0- Não versátil, somente um tipo frase em um minuto,

1- Eventualmente versátil, mais de um tipo de frase em um minuto.

A versatilidade de cada táxon foi medida de acordo com os parâmetros explanados no Capítulo 1 (Seção 3.3 e 4.3.2), foram classificados como não versáteis (estado 0) *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, todos os táxons do complexo *C. phaeocephalus* (exceto *C. p. richardsoni* que foi codificado como “?”), todos os táxons de *C. thoracicus* e todos os terminais do grupo externo. Os táxons considerados eventualmente versáteis, que executavam mais de um tipo de frase em um minuto são: *C. transfluvialis*, *C. arada*, *C. modulator* e *C. salvini*.

21) Canto, estilo:

0 – simples

1- Complexo

A classificação entre estilos de canto seguiu o padrão determinado no Capítulo 1, em que são considerados cantos simples cantos com frases são de curta duração, com poucas notas distintas e um ritmo mais lento; e nos cantos complexos as frases são de longa duração, apresentam muitas notas distintas e, geralmente, o ritmo mais acelerado. Foram classificados com estilo de canto simples os seguintes táxons: *C.*

arada, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*, todos os táxons do complexo *C. phaeocephalus* (exceto *C. p. richardsoni* que foi codificado como “?”), *C. t. dichrous* e todos os táxons do grupo externo. Cantos complexos foram identificados somente em *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini* e em *C. t. thoracicus*.

2.3.2. Análise Filogenética

Esta análise incluiu todos os 19 caracteres tegumentares e os três caracteres de vocalização, foram obtidas quatro árvores igualmente parcimoniosas, cujo comprimento de cada uma delas foi de 64 passos. O consenso estrito e de maioria tiveram topologia idêntica, por isso, a árvore que apresenta esta topologia será chamada apenas de consenso estrito no decorrer do restante do texto. O consenso estrito (Figura 69) obteve índice de consistência (IC) igual a 0,631 e índice de retenção (IR) com o valor de 0,704. Sua topologia encontra-se não muito bem resolvida, nela o monofiletismo do gênero *Cyphorhinus* foi corroborado, *C. t. thoracicus* e *C. t. dichrous* formam um clado que é grupo irmão dos demais táxons do gênero *Cyphorhinus*. Os táxons do complexo *C. arada* e *C. phaeocephalus* formam um grupo monofilético, no entanto, as relações dentro desse grupo são pouco resolvidas, os táxons do complexo *C. arada* tiveram sua monofilia recuperada, entretanto, os táxons que compõem o complexo *C. phaeocephalus* não têm suas relações bem resolvidas e provavelmente são polifiléticos. Focando-se especificamente nas relações entre os táxons com complexo *Cyphorhinus arada*, observa-se formação de dois clados bem resolvidos, um deles, o clado F, é formado pela tricotomia envolvendo *C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*, no clado E a espécie *C. arada* é grupo irmão desta tricotomia e as relações entre *C. griseolateralis* e *C. interpositus* com os demais não está bem resolvida, já que ambos foram uma dicotomia na base do clado D. Todos os clados tiveram suporte de Bremer igual a 1. A lista de sinapomorfias não ambíguas e autapomorfias do consenso estrito encontra-se na tabela 17.

O consenso semi-estrito (Figura 70) apresentou um índice de consistência (IC) igual a 0,641 e índice de retenção (IR) com valor igual a 0,716. O consenso semi-estrito difere do consenso estrito por apresentar resolução em quase todas as topologias politômicas vista no consenso estrito encontram-se mais bem resolvidas em clado melhores definidos, como previsto na definição do consenso semi-estrito. O complexo *C. phaeocephalus* é claramente polifilético, pois é verificado que alguns táxons (*C. p. infuscatus* e *C. p.*

richardsoni) são mais próximos do complexo *C. arada* do que dos demais táxons do complexo *C. phaeocephalus*. Quanto ao complexo *C. arada* especificamente a principal disparidade identificada está nos táxons *C. interpositus* e *C. griseolateralis* que são grupos irmãos formam o clado I, que é grupo irmão do clado G, que apresenta topologia do clado E do consenso estrito. A lista de sinapomorfias e autapomorfias do consenso semi-estrito encontra-se na tabela 19.

Figura 69: Cladograma obtido para o consenso estrito feito entre as quatro árvores mais parcimoniosas encontradas na análise. Abaixo de cada clado estão o número do suporte de Bremer. IC=0,631 e IR= 0,704.

Figura 70: Cladograma obtido para o consenso semi-estrito feito entre as quatro árvores mais parcimoniosas encontradas na análise. Abaixo de cada clado estão o número do suporte de Bremer. IC=0,641 e IR= 0,716.

2.4. Discussão

A topologia do consenso estrito encontrada, apesar da baixa resolução, é capaz de recuperar a monofilia de grupos importantes dentro do gênero. O clado B pode ser destacado por agrupar todos os táxons do gênero *Cyphorhinus*, reafirmando o monofiletismo do gênero. O gênero *Cyphorhinus* é suportado por duas sinapormorfias: a cor avermelhada do mento, garganta e peito (caráter 7, estado 0) e pela coloração amarelo amarronzado do crisso (caráter 11, estado 0). O complexo *Cyphorhinus thoracicus* também forma um clado distinto (clado J), este clado é grupo irmão do clado formado pelos complexos *C. arada* e *C. phaeocephalus* juntos (clado C), o clado correspondente ao complexo *C. thoracicus* apresenta duas

sinapomorfias não ambíguas, a nuca cinza muito escuro (caráter 2, estado 2) e os flancos marrom acinzentado muito escuro (caráter 9, estado 2).

O clado C forma um grupo monofilético composto pelos táxons que compõem o complexo *C. arada* e *C. phaeocephalus*, os principais caracteres que unem esses dois complexos são: a asa de coloração marrom antigo (caráter 12, estado 0), a presença de barras mais escuras nas asas (caráter 13, estado 0), a coloração do dorso marrom acanelado (caráter 14, estado 0) e a cauda marrom escuro (caráter 17, estado 0). Os táxons do complexo *C. phaeocephalus* devem ser considerados como polifiléticos, a subespécie nominal (*C. p. phaeocephalus*) aparece como uma irradiação basal no clado C, o seu relacionamento com os demais táxons do clado não está definido, já que ela aparece em meio a uma politomia entre os clados D, G e I. Os demais táxons deste complexo aparecem em dois clados distintos (D e I) cujas relações entre ambos não estão resolvidas. O clado G engloba os táxons *chocoanus*, *propinquus* e *lawrencii*, é suportado pela sinapomorfia da cor dos flancos, que é marrom amarelado (caráter 9, estado 0); dentro deste clado os táxons *propinquus* e *lawrencii* são grupo irmão, este relacionamento é afirmado pela sinapomorfia do caráter cor da fronte e do píleo, que em ambos os táxons é marrom acanelado (caráter 1, estado 1). Outro clado distinto encontrado (clado I) é formado pelos táxons *infuscatus* e *richardsoni* que são grupo irmão, a existência deste clado tem como base as sinapomorfias: região auricular vermelha (caráter 3, estado 3) e a coloração avermelhada da porção lateral do pescoço (caráter 6, estado 3).

A corroboração do monofiletismo do complexo *C. arada* foi evidenciada pela existência do clado D, as principais características capazes de unir todos os seis táxons deste complexo são: a cor vermelha escura da fronte e do píleo (caráter 1, estado 0), a presença de estria superciliar (caráter 4, estado 1) e a coloração do crisso vermelho amarronzado (caráter 11, estado 1). Dentro do clado D outros dois clados proximamente relacionados são evidenciados, os clados E e F, o clado F é composto por uma tricotomia entre as espécies do oeste amazônico (*C. transfluvialis*, *C. modulator* e *C. salvini*), o grupo irmão deste clado é a espécie do escudo das Guianas, *C. arada*, formando o clado E. Três sinapomorfias suportam o relacionamento entre as espécies do oeste amazônico são elas: estria superciliar amarela avermelhada (caráter 5, estado 1), flancos marrom amarelado (caráter 9, estado 0) e o estilo de canto complexo (caráter 21, estado 1). A sinapomorfia que une *C. arada* às espécies do oeste amazônico está na característica de sua vocalização de ser eventualmente versátil (caráter 20, estado 1).

As espécies do leste Amazônico *C. interpositus* e *C. griseolateralis* não apresentam relações bem resolvidas com os terminais, já que aparecem de maneira dicotômica na base do clado D, apenas no consenso semi-estrito as relações entre essas espécies são melhor esclarecidas, visto que ambas formam um clado que é grupo irmão das demais espécies do complexo, não há sinapomorfia que suporte o relacionamento entre *C. interpositus* e *C. griseolateralis* como grupos irmãos se considerarmos a topologia da árvore do consenso semi-estrito, este relacionamento aparece apenas em uma das 4 árvores igualmente parcimoniosas (árvore 2), e como ele não é negado em nenhuma dos outros cladogramas ele foi considerado como um agrupamento válido dentro do consenso semi-estrito, a sinapomorfia responsável por esse agrupamento na árvore 2 é a coloração acinzentada do ventre (caráter 8, estado 0). Entretanto, esse estado de coloração do ventre é altamente homoplástico, está presente em outros táxons do complexo *C. phaeocephalus* (*infuscatus*, *lawrecii* e *richardsoni*) e como o relacionamento entre essas espécies está presente somente em uma das quatro árvores e não há sinapomorfia que suporte o clado no consenso semi-estrito, deve-se considerar a topologia do consenso estrito como melhor representante do relacionamento entre essas espécies.

É importante ressaltar que alguns caracteres tiveram otimização ambígua em algumas regiões específicas do cladograma de consenso estrito. O caráter 5, cor da estria superciliar obteve otimização ambígua em todos os terminais que não possuem estria superciliar e foram codificados com “?”. O caráter 8, cor do ventre, apresentou ambiguidade em diversos nós do cladograma (na base dos clados A, B, C, D, G, H, J, K), esse padrão ocorre porque os terminais apresentam padrões de coloração do ventre muito variados que, na maioria da vezes, não condizem com os clados formados, comportando-se como autapomorfias de diversos terminais da árvore, este caráter suporta apenas o clado E, o único a apresentar o mesmo estado em todos os táxons terminais. O caráter 10, cor das supra-caudais, apresenta otimização ambígua na base do gênero *Cyphorhinus* (clado B), isto pode se explicado porque no clado C todos os táxons apresentam o mesmo estado (0), porém no clado J, grupo irmão do clado C, ambos os terminais detêm o estado (1), e no grupo irmão do clado B (clado K) foi detectado o estado 2; assim a otimização fica ambígua (2→0 ou 2→1). O caráter 15, cor do uropígio, foi identificado o mesmo padrão de otimização do caráter 10, a razão da ambiguidade é a mesma; com o caráter 18, cor das barras da cauda, é observado uma otimização similar aos caracteres 10 e 15, com a exceção de que o clado A também apresenta ambiguidade (1→0 ou 0→1). Por fim,

todos os caracteres vocais (19, 20 e 21) apresentaram ambiguidade de otimização no terminal *C. p. richardsoni* devido ao desconhecimento de sua vocalização, codificada como “?”.

Retomando o foco na evolução das espécies, ao invés da evolução dos caracteres, o grupo monofilético formado pelos táxons do complexo *C. phaeocephalus* e *C. arada* (clado C) reforça a proximidade entre os dois complexos que já fora afirmada por diversos autores, como Paynter e Vaurie (1960) e de Schauensee (1966, 1977) que consideravam todos os táxons de ambos os complexos com pertencentes a uma mesma espécie. A análise filogenética apresentada corrobora que há relações de parentesco entre esses táxons pelo grupo monofilético encontrado, mas não que esses táxons formariam uma única espécie, devido aos caracteres autapomórficos encontrados em cada um dos terminais e a revisão taxonômica realizada tanto no Capítulo 1 quanto na revisão taxonômica feita no início deste Capítulo.

A diagnose morfológica dos táxons do complexo *C. arada* dos táxons do complexo *C. phaeocephalus* afirmada no Capítulo 1 (Figura 57) foi também corroborada pela análise filogenética, visto que as espécies do complexo *C. arada* foram um grupo monofilético, um clado (D) distinto do complexo *C. phaeocephalus*, cujas sinapomorfias evidenciadas são bastante similares às diagnoses morfológicas apontadas anteriormente. Elas são concordantes quanto a presença de estria superciliar e a coloração avermelhada da fronte e píleo, discordam apenas quanto a coloração do crisso que é uma sinapomorfia do *C. arada*, mas não foi identificado como uma diagnose entre os dois complexos na revisão taxonômica do Capítulo 1, pois ela sofre uma reversão em *C. modulator* e em *C. p. infuscatus* e portanto como não é um caráter constante em todos os táxons não deve ser considerada uma diagnose morfológica.

Quanto ao principal foco deste estudo, o relacionamento entre as espécies do complexo *C. arada*, pouca resolução pôde ser obtida na árvore de consenso estrito. A separação entre os táxons que apresentam colar estriado e aqueles que não o possuem, historicamente seguido por vários autores (*e.g.* Sharpe, 1882; Todd, 1932; Pinto, 1944), não foi corroborada, pois *C. arada*, espécie que apresenta colar estriado completo, está incluída no clado E, juntamente com espécies que não possuem colar estriado (*C. transfluvialis*, *C. modulator* e *C. salvini*) e *C. interpositus* que também não apresenta qualquer vestígio de colar não está incluso neste clado e aparentemente não é proximamente relacionado com as demais espécies sem colar estriado. Além disso, *C. griseolateralis*, que possui colar estriado parcial, também não está proximamente relacionada à *C. arada*. Esse padrão pode ser explicado devido ao fato de que o colar estriado preto e branco

ou cinza e branco surgiu diversas vezes dentro da família Troglodytidae (Kroodsma e Brewer, 2005), como nos gêneros *Pheugopedius*, *Henicorhina* e por isso, pode ser considerado como extremamente homoplástico e não deve considerado como indicador de relacionamento entre táxons.

C. transfluvialis, *C. modulator* e *C. salvini* são táxons do oeste amazônico que historicamente são considerados como proximamente aparentados (Sharpe, 1882; Todd, 1932) e esta proximidade de relacionamento pôde ser corroborada pela análise filogenética. Estas três espécies formam um grupo monofilético (clado F) caracterizado por uma tricotomia entre as três espécies e tem como sinapomorfia a cor da estria superciliar, dos flancos e pelo estilo de canto complexo.

Quanto ao complexo *C. phaeocephalus* chamou atenção sua evidente politomia e baixa resolução, muito provavelmente este foi observado porque os táxons que compõem este complexo são extremamente variáveis quanto à sua morfologia e distribuição. Estão alocados em *C. phaeocephalus* táxons da região andina (*phaeocephalus*), sul (*chocoanus*) e norte (*propinquus*) da região de Chocó, na Colômbia e da América Central do Panamá até Honduras (*lawrencii*, *infuscatus* e *richardsoni*), estas regiões são visivelmente diversas com relação a diversos fatores como latitude, altitude e umidade. Além dessas variações ecológicas e ambientais, grandes divergências de padrões de plumagem são detectados, como na coloração da fronte e píleo, cor do ventre, cor dos flancos e cor da região do mento, garganta e peito.

Estas grandes disparidades nos padrões de plumagem provavelmente acarretaram a politomia observada, dado que não foi possível identificar um caráter de plumagem ou de vocalização que fosse capaz de unir todos esses táxons em um único grupo monofilético. É plausível alegar que alguns táxons deste complexo são mais próximos do complexo *C. arada* do que dos demais táxons do grupo, como é verificado na topologia do consenso semi-estrito, em que o clado composto pelos táxons *infuscatus* e *richardsoni* é grupo irmão do complexo *C. arada*.

A topologia do cladograma de consenso estrito apresentou diversas politomias e os valores de suporte de Bremer foram mínimos, iguais a 1 em todos os clados, apesar disso, optou-se por adotar esta topologia como a estimativa mais aproximada do relacionamento entre os táxons. Esta decisão teve como base dois fatores principais, o primeiro deles foi que o cladograma de consenso de maioria obteve exatamente a mesma topologia do cladograma de consenso estrito, o que reflete que grande parte das quatro árvores igualmente parcimoniosas encontradas apresentam um padrão relacionamento similar ao consenso

estrito (Margush e McMorris, 1981). Outro fator considerado, foi que a árvore de consenso semi-estrito, apesar de mais bem resolvida, esta melhor resolução pode não estar relacionada com o aumento de sinal filogenético dos caracteres e grupos não naturais podem aparecer devido ao fato de que clados sem sinapomorfias aparecem neste tipo de topologia (Bremer, 1990). O consenso semi-estrito é apresentado apenas com o objetivo de se especular quais seriam os prováveis relacionamentos entre os táxons politômicos do consenso estrito.

Apesar da baixa resolução, o consenso estrito obteve índices relativamente elevados de consistência (IC=0,631) e retenção (IR= 0,704), o que reflete que há uma baixa quantidade de homoplasia e que a capacidade do cladograma de indicar relacionamentos é elevada. Ainda assim, é evidente que a topologia encontrada não é capaz de esclarecer o relacionamento entre muitos dos terminais utilizados. Considerando-se que caracteres tegumentares de coloração de plumagem evoluem mais rapidamente do que caracteres anatômicos (Livezey, 1991, 1996, 2010; Omland e Lannony, 2000; Bertelli e Gianinni, 2005), eles geralmente são utilizados na resolução de clados de divergência mais recente que localizam-se próximos aos terminais de um cladograma. Entretanto, os caracteres aqui utilizados não foram suficientes para esclarecer todas as relações entre os táxons terminais, principalmente com relação ao clado que engloba os táxons dos complexos *C. arada* e *C. phaeocephalus*, em que são observadas muitas politomias.

É possível alegar que os caracteres aqui identificados tiveram pouca utilidade nesta reconstrução filogenética, pois caracteres são considerados úteis na medida em que são capazes de evidenciar com elevada resolução qual seria o padrão de ramificação dos táxons analisados e de gerar um alto suporte dos clados obtidos (Gianinni e Bertelli, 2004). Constata-se que este trabalho possuiu diversas limitações, principalmente relacionado à identificação e codificação de um número elevado de diferentes caracteres, apesar do grande esforço empregado, um número relativamente baixo de caracteres pôde ser identificado, tanto tegumentares quanto vocais, essa dificuldade é comum tanto em trabalhos com caracteres tegumentares (Silva, 1992) quanto em trabalhos que utilizaram vocalizações (Lane, 1999). Certamente, o baixo número de caracteres foi um dos principais responsáveis pela baixa resolução encontrada. Além disso, muitos caracteres variavam pouco nos terminais do grupo interno (*e.g.* cor do dorso, cor da asa, cor da cauda) e não conseguiram delimitar relações mais inclusivas entre os terminais, outros eram extremamente variáveis ou homoplásticos (*e.g.* cor do ventre, colar estriado) e alguns deles indicavam apenas autapomorfias de alguns terminais (*e.g.*

cor da região auricular, presença de trinado no canto) não sendo informativos quanto ao relacionamento entre táxons.

Tendo em vista as análises de padrões de distribuição e biogeografia feitas no Capítulo 1 (seção 1.5.3, Figura 60) sobre as espécies amazônicas do complexo *C. arada* e a conclusão de que cada uma das espécies desse complexo apresentam distribuições geográficas que representam cada uma das áreas de endemismo da Amazônia (segundo Silva *et. al.*, 2005), com exceção das áreas de endemismo do Xingu e Belém. A análise filogenética aqui realizada contribui para o esclarecimento sobre quais seriam as correlações geológicas e evolutivas entre essas regiões e sobre como ocorreu a evolução deste complexo na região amazônica. A Figura 71 representa a filogenia do consenso estrito somente do complexo *C. arada* indicando entre parênteses qual seria a área de endemismo amazônica correspondente. A partir da análise deste cladograma e do mapa da Figura 60, as espécies das áreas de endemismo do Imeri, Napo e Inambari foram um clado distinto (F), o que pode indicar que essas áreas teriam uma origem geológica proximamente relacionada; como grupo irmão deste clado encontra-se a espécie *C. arada* da área de endemismo das Guianas, demonstrando que essa região tem uma origem anterior às regiões do clado F. Com relacionamento não resolvido estão as áreas de endemismo do sudeste amazônico, Madeira (*C. interpositus*) e Tapajós (*C. griseolateralis*), no entanto, pela análise do consenso semi-estricto, pode-se prever um provável relacionamento entre elas.

Figura 71: Cladograma do consenso estrito, considerando-se somente as espécies do complexo *C. arada*. É indicado entre parênteses qual seria a área de endemismo amazônica correspondente a distribuição de cada espécie.

Prum (1988) foi o primeiro a realizar um estudo que avaliasse as relações históricas entre as áreas de endemismo da Amazônia, por meio da utilização do método da biogeografia cladística ele comparou os cladogramas de 13 espécies de aves que ocorrem em diversos centros de endemismos de florestas tropicais de terras baixas sul-americanas. Ele propôs um cladograma de área complexo, no qual algumas áreas de endemismo aparecem mais de uma vez, evidenciando as relações históricas complexas entre essas áreas. Seu trabalho revela que a Amazônia não é uma unidade biogeográfica natural, pois algumas áreas de endemismo amazônicas são mais próximas da floresta atlântica do que de outras áreas. As relações históricas entre as áreas de endemismo propostas por Prum (1988) apresentam certa congruência com o padrão obtido para o complexo *C. arada*, já que os centros de endemismo do Imeri, Napo e Inambari também formam um clado distinto, no entanto, não há relacionamento próximo entre a área do escudo das Guianas e essas regiões do oeste amazônico, em seu areograma a área de endemismo Guiana tem uma origem basal na filogenia, sendo grupo irmão de todas as demais áreas.

O trabalho de Cracraft (1988) argumenta que os métodos de biogeografia cladística podem não funcionar adequadamente quando estão relacionados a biotas continentais marcadas por histórias geológicas muito complexas, em que processo como junções de áreas e consequentes desaparecimentos de barreiras, extinções e eventos vicariantes de diferentes idades localizados em uma mesma área tendem a esconder possíveis eventos vicariantes anteriores o que limita a capacidade de reconstruir a história das relações entre as áreas de endemismo. Bates (2001) admite a elevada complexidade da história das áreas de endemismo da Amazônia, contudo, ele sugere uma divergência primária e instantânea de três grupos basais de áreas de endemismo: Nordeste (Guiana), Oeste (Napo e Inambari) e Sudeste (Tapajós, Xingu e Belém) e que as outras duas áreas de endemismo (Imeri e Rondônia) possuiriam uma biota originada a partir de espécies ancestrais provenientes das três áreas basais.

Sob a perspectiva do trabalho de Bates (2001) pode-se afirmar que a filogenia do complexo *C. arada* corroborou o relacionamento entre as espécies do oeste (Napo e Inambari) e do nordeste (Guiana) se considerarmos que *C. arada* emerge como um clado distinto dos demais e é plausível prever que *C. transfluvialis* (Imeri) se originou a partir de ancestrais do oeste (Napo ou Inambari) e que *C. interpositus* originou-se possivelmente de ancestrais da região Oeste (Napo ou Inambari) ou Sudeste (Tapajós).

Aleixo e Rosseti (2007) realizaram uma compilação de diversos estudos envolvendo várias espécies de aves de distribuição amazônica e incluiu dados geológicos para uma melhor compreensão da história biogeográfica da região, chegou-se a conclusão de que as regiões do escudo das Guianas e do escudo brasileiro (área de endemismo Madeira, Tapajós e Xingu) são geralmente habitadas por populações monofiléticas que não possuem nenhum parente próximo relacionado, sugerindo uma origem evolutiva mais antiga e que as regiões que compreendem as bacias sedimentares do oeste amazônico são frequentemente compostas por linhagens para ou polifiléticas com histórias evolutivas distintas, pois muitas dessas linhagens estão mais proximamente relacionadas com linhagens andinas do que amazônicas.

Ribas *et al.* (2012) utilizaram o gênero *Psophia* como modelo para reconstruir a história paleogeográfica da Amazônia e suas implicações na compreensão de seus padrões de endemismo, como resultado eles obtiveram fortes evidências que suportam o papel da dinâmica dos rios na diversificação amazônica e propõem como a origem dos rios estaria relacionada aos processos vicariantes que deram origem a diferentes espécies em diferentes áreas de endemismo. Neste cenário, a área de endemismo Guiana compõe um clado juntamente com as áreas do Imeri e Negro, as demais áreas de endemismo, todas do sul do rio Amazonas formam outro clado separado, no qual a área de endemismo do Inambari é mais basal com relação às demais. A partir desses dados é proposto que o ancestral do gênero *Psophia* residia na região leste amazônica foi separado pela formação do rio Amazonas, assim duas populações, uma do escudo das Guianas e outra do escudo brasileiro colonizaram a região do oeste amazônico, estas populações foram então separadas pela formação subsequente dos afluentes do rio Amazonas como os rios Madeira, Negro, Tapajós e Xingu; dando origem às áreas de endemismo conhecidas atualmente.

Sendo assim, pode-se concluir que as relações biogeográficas entre as espécies do complexo *C. arada* evidenciadas pela análise filogenética deste Capítulo são pouco suportadas quando comparadas com estudos feitos em outras espécies de aves amazônicas, especialmente trabalhos mais recentes que envolvem dados moleculares. O monofiletismo das espécies do oeste amazônico é negado tanto em Aleixo e Rosseti (2007) como em Ribas *et al.* (2011), a espécie do escudo das Guianas não é a mais basal do complexo como seria esperado levando em consideração diversos estudos moleculares e geológicos (Prum, 1988; Aleixo e Rosseti, 2007). Parte deste padrão diferenciado pode ocorrer devido a diversos fatores como a baixa resolução do consenso estrito e pela filogenia ter sido construída com base em um número pequeno de

caracteres, majoritariamente de origem morfológica. Por isso, são necessários mais dados de origens diversas, como molecular ou osteológica, para que uma melhor resolução das afinidades filogenéticas dos táxons reconhecidos neste estudo seja alcançada, e que assim hipóteses biogeográficas mais adequadas poderão ser formuladas.

Conclusões Gerais

A revisão taxonômica do complexo *Cyphorhinus arada* revelou que uma única espécie politípica composta por oito subespécies formalmente reconhecidas na literatura atual (*e.g.* Kroodsma e Brewer, 2005) é, na realidade, composta por seis táxons válidos. Esses seis táxons válidos são aqui elevados a espécies plenas: *Cyphorhinus arada* (Hermann 1783); *Cyphorhinus transfluvialis* (Todd, 1932), *Cyphorhinus modulator* (D'Orbigny, 1838); *Cyphorhinus salvini* Sharpe, 1881; *Cyphorhinus interpositus* (Todd, 1932); *Cyphorhinus griseolateralis* Ridgway, 1888. Os nomes *Cyphorhinus arada faroensis* (Zimmer e Phelps, 1946) e *Cyphorhinus arada urbanoi* (Zimmer e Phelps, 1946) são considerados como sinônimos júniores de *Cyphorhinus arada* (Hermann 1783). A diagnose entre essas seis espécies teve como base, principalmente, padrões de coloração de plumagem.

A análise morfométrica indicou que, com relação ao dimorfismo sexual morfométrico, em todas as espécies descritas, há uma tendência geral dos machos serem maiores que as fêmeas; no entanto, deve-se levar em consideração que há uma grande sobreposição de medidas o que impede a utilização do tamanho corporal como um caractere diagnóstico para separar machos e fêmeas sem uma prévia análise de gônadas. Quanto à diferença entre as espécies, a análise morfométrica revelou que muitos pares de espécies apresentam diferenças significativas com relação a alguns caracteres, principalmente comprimento da asa e da cauda. A diferença mais evidente é o tamanho, em geral, maior da espécie *Cyphorhinus modulator*, especificamente quando comparados a *C. arada* e *C. transfluvialis*; ainda assim são observadas pequenas sobreposições de medidas entre essas espécies. Por isso, as medidas morfométricas não podem ser consideradas como caracteres diagnósticos das espécies descritas, sua utilização fica restrita apenas a uma melhor caracterização de cada uma delas.

A análise dos padrões de vocalizações das espécies descritas demonstrou que em todas as espécies as vocalizações são extremamente variáveis, com a existência de repertórios, o impacto do aprendizado é bastante evidente e a maioria dos cantos tem uma elevada complexidade (elevado número de notas diferente, ritmo acelerado, variações de frequência, vários tipos de frases em um mesmo canto). Apesar desta grande variabilidade, padrões e tendências consistentes com as distribuições geográficas das espécies propostas puderam ser levantados, o que auxilia a melhor caracterização de cada uma delas.

Espécies do leste amazônico (*C. arada*, *C. interpositus*, *C. griseolateralis*) tiveram o canto classificado como simples e as espécies do oeste amazônico (*C. transfluvialis*, *C. modulator* e *C. salvini*) cantos complexos. Além disso, *C. arada* os apresenta cantos mais agudos e uma sequência de duas notas iguais em muitos dos sonogramas; *C. transfluvialis* tem o ritmo mais acelerado e uma tendência a uma maior versatilidade (elevado número de frases diferentes em um canto); *C. modulator* executa frases mais longas quando comparado com os demais, o que desacelera o ritmo de suas frases; *C. salvini* tem o padrão bastante semelhante a *C. modulator*, somente o ritmo de suas frases é um pouco mais acelerado; em *C. interpositus* o estilo de canto é mais simples, frases de curta duração e com poucas notas, mas duração de suas notas é a mais longa verificada; e em *C. griseolateralis* o canto com a presença de trinado e sua não versatilidade o diferencia das demais espécies com plena convicção.

A análise dos padrões de distribuição de cada uma das espécies descritas evidencia que cada espécie é endêmica de uma área de endemismo amazônica distinta (segundo Silva *et al.*, 2005), *C. arada* da área das Guianas, *C. transfluvialis* do centro de endemismo do Imeri, *C. modulator* do Inambari, *C. salvini* da área de endemismo do Napo, *C. interpositus* da área de endemismo de Rondônia e *C. griseolateralis* da área de endemismo do Tapajós.

A reconstrução filogenética do gênero *Cyphorhinus* realizada apresentou uma topologia do consenso estrito com baixa resolução e muitas politomias, ainda assim, alguns padrões de relacionamentos puderam ser evidenciados. O gênero *Cyphorhinus* teve seu monofiletismo corroborado, os táxons do complexo *C. thoracicus* formam um clado independente que é grupo irmão dos demais táxons do gênero *Cyphorhinus*; os táxons alocados no complexo *C. arada* e *C. phaeocephalus* formam um grupo monofilético cujas relações basais não estão resolvidas. O monofiletismo do complexo *C. arada* revisado no Capítulo 1 pôde ser corroborado e o relacionamento entre as espécies descritas foi que as espécies do oeste amazônico (*C. transfluvialis*, *C. modulator*, *C. salvini*) são mais proximamente relacionadas formando um clado tricotômico; *C. arada* é grupo irmão deste clado de espécies do oeste amazônico e as relações entre *C. interpositus* e *C. griseolateralis* com as demais espécies não está resolvida, pois ambos formam uma dicotomia na base do clado deste complexo.

A análise biogeográfica feita considerando-se somente o cladograma das espécies do complexo *C. arada* revelou que as relações entre as espécies e suas áreas de endemismos correspondentes são pouco

suportadas por estudos anteriores (*e.g.* Prum, 1988; Bates, 2001; Aleixo e Rosseti, 2007; Ribas *et al.* 2012). Por isso, fica evidente a necessidade de utilização de diferentes dados para reconstrução filogenética, como moleculares ou osteológicos. Com isso, uma melhor resolução das afinidades filogenéticas entre táxons reconhecidos neste estudo seria alcançada por meio de cladogramas mais bem resolvidos.

Resumo

O gênero *Cyphorhinus* está alocado na família Troglodytidae, e seus representantes estão distribuídos desde Honduras, na América Central, até o norte de Mato Grosso, no Brasil, e norte da Bolívia. Atualmente o gênero abriga três espécies: *C. thoracicus*; *C. phaeocephalus* e *C. arada*. O complexo *C. arada* é endêmico da Amazônia e possui oito subespécies reconhecidas: *C. a. arada*, *C. a. salvini*, *C. a. modulator*, *C. a. transfluvialis*, *C. a. interpositus*, *C. a. griseolateralis*, *C. a. urbanoi* e *C. a. feroensis*. Este grupo apresenta um alto grau de variação geográfica tanto nos padrões de plumagem quanto nas vocalizações, mas nenhuma revisão taxonômica foi conduzida até o momento. Este gênero ainda apresenta outros oito táxons, seis em *C. phaeocephalus* e dois subordinados a *C. thoracicus*. Uma filogenia que englobasse o relacionamento das espécies deste gênero também nunca foi proposta. O objetivo deste trabalho foi revisar a taxonomia do complexo *Cyphorhinus arada* com base em caracteres morfológicos e vocais e, posteriormente, propor uma hipótese filogenética completa do gênero *Cyphorhinus*. Foram analisados 672 espécimes e 179 gravações de representantes do gênero. Na revisão taxonômica o complexo *C. arada* é dividido em seis espécies, sendo que, *C. a. urbanoi* e *C. a. feroensis* foram sinonimizados a *Cyphorhinus arada*; as demais subespécies (*transfluvialis*, *modulator*, *salvini*, *interpositus* e *griseolateralis*) apresentaram caracteres morfológicos e vocais que permitiram elevá-las a espécies plenas. O padrão de distribuição geográfico destas seis espécies seguiu aproximadamente o mesmo padrão das áreas de endemismo da Amazônia. Para as análises filogenéticas foram levantados 19 caracteres tegumentares (padrões de plumagem) e três vocais. Quatro árvores igualmente parcimoniosas foram obtidas. A topologia do consenso estrito não foi muito bem resolvida; nela o monofiletismo do gênero *Cyphorhinus* foi corroborado, *C. t. thoracicus* e *C. t. dichrous* formam um clado que é grupo irmão dos demais táxons do gênero *Cyphorhinus* e os complexos *C. phaeocephalus* e *C. arada* formam um grupo monofilético. A análise biogeográfica revelou que as relações entre as espécies de *C. arada* e suas áreas de endemismos correspondentes são pouco suportadas por estudos anteriores. Por isso, recomenda-se a utilização de outros dados de origens diversas, como molecular ou osteológica, para que uma melhor resolução das afinidades filogenéticas dos táxons reconhecidos neste estudo seja alcançada.

Abstract

The genus *Cyphorhinus* is a member of the Troglodytidae family, and their species range from Honduras, in Central America, to the North of Mato Grosso in Brazil and Northern Bolivia. Currently the genus comprises three species: *C. thoracicus*; *C. phaeocephalus* and *C. arada*. The *C. arada* complex is endemic from the Amazon forest and has eight recognized subspecies: *C. a. arada*, *C. a. salvini*, *C. a. modulator*, *C. a. transfluvialis*, *C. a. interpositus*, *C. a. griseolateralis*, *C. a. urbanoi* and *C. a. fartoensis*. A large geographical variation has been detected in this group, both in plumage patterns and in the vocalizations; however, no extensive taxonomic review has been done so far. This genus also has eight other taxa, six in the *C. phaeocephalus* complex and two subordinates to *C. thoracicus*. A phylogeny encompassing the relationship of the three species of this genus has never been proposed. The objective of this project was to review the taxonomy of the *Cyphorhinus arada* complex based on morphological and vocal characters, as well as to propose a complete phylogenetic hypothesis of the *Cyphorhinus* genus. It has been analyzed 672 specimens and 179 tape-recordings of the entire genus. The taxonomic revision revealed that the *C. arada* complex could be divided into six different phylogenetic species; *C. a. urbanoi* and *C. a. fartoensis* were synonymized into *C. arada* and the remaining subspecies (*transfluvialis*, *modulator*, *salvini*, *interpositus* and *griseolateralis*) had morphological and vocal characters that allowed us to consider them as a valid species. The geographic distribution pattern of these six species followed nearly the same pattern of the Amazonian areas of endemism. For the phylogenetic analyses, 19 integumentary (color patterns) and three vocal characters were assembled. Four equally parsimonious trees were obtained. The topology of strict consensus cladogram presented many polytomies; on it the monophyly of the genus was corroborated, *C. t. thoracicus* and *C. t. dichrous* form a clade that is the sister group of the remaining taxa as well as the *C. phaeocephalus* and *C. arada* complexes forms a monophyletic group together. The biogeographic analysis revealed that the relationship between the species of the *C. arada* complex and their corresponding areas of endemism are poorly supported by previous studies. Therefore, it is recommended to use other data from different sources, such as molecular and osteological, for a better understanding of the phylogenetic affinities of the valid taxa recognized in this study.

Referências Bibliográficas

- ALEIXO, A. 2002. Molecular systematics and the role of “varzea” – “terra firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves:Dendrocolaptidae). *The Auk* 119: 621 – 640.
- ALEIXO, A. 2004. Historical diversification of a “terra-firme” forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* 58: 1303-1317.
- ALEIXO, A. 2007. Operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia* 15 (2) 297-310.
- ALEIXO, A. e ROSSETTI, D. F. 2007. Avian gene trees, landscape evolution, and geology: towards a modern synthesis of Amazonian historical biogeography? *Journal Ornithology* 148: 443–453.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 1983. *Check-list of North American birds*, 6th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- AMES, P. L. 1971. *The morphology of the syrinx in passerine birds*. (Vol. 37). Peabody Museum of Natural History, Yale, University.
- ANTONELLI, A.; QUIJADA-MASCAREÑAS A.; CRAWFORD, A. J.; BATES, J. M.; VELAZCO, P. M. e WUSTER, W. 2010. Molecular studies and phylogeography of Amazonian tetrapods and their relation to geological and climatic models, p. 386-404. In: *Amazonia: landscape and species evolution A look into the past* (Hoorn, C., Wesselingh, F.P. eds.). Wiley-Blackwell.
- ARMSTRONG, E.A., 1963. *A study of bird song*. Oxford University Press, London.
- AYRES, J. M. C., e CLUTTON-BROCK, T. H. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist*. 140:531–537.
- BAIRD, S.F. 1858. Birds. With the co-operation of John Cassin and George N. Lawrence. Vol. 9, Part 2. In: *Reports of explorations and surveys, to ascertain the most practicable and economic route for a railroad from the Mississippi River to the Pacific Ocean*. B. Tucker, Printer, Washington, DC.
- BALDWIN, S. P.; OBERHOLSER, H. C.; WORLEY, L. G. 1931. Vol. 02. *Measurements of birds*. Cleveland; Cleveland of Museum of Natural History. 165p.
- BARKER, F. K.; BARROWCLOUGH, G. F.; GROTH, J. G. 2002. A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1488): 295-308.

- BAKER, F.K. 2004. Monophyly and relationships of wrens (Aves: Troglodytidae): a congruence analysis of heterogeneous mitochondrial and nuclear DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 486–504.
- BAKER, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(4): 687-702.
- BAPTISTA, L.F. 1975. Song dialects and demes in the sedentary populations of the White-Crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). University of California Publications in Zoology, 105: 1-52.
- BAPTISTA, L. F. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. Pp. 39–60. In D. E. Kroodsma and E. H. Miller, eds. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell Univ. Press, Ithaca, NY
- BARROWCLOUGH, G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *The Auk*, v. 99, p. 601-603.
- BATES, J. M. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic pattern of diversification, p. 119-137. In: *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia* (Viera, I., D'incão, M. A. Silva, J. M. C. Oren, D. eds.). Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- BERTELLI, S.; GIANNINI, N. P.; GOLOBOFF, P.A. 2002. A Phylogeny of the Tinamous (Aves: Palaeognathiformes) Based on Integumentary Characters. *Systematic Biology* 51:959-979.
- BERTELLI, S.; GIANNINI, N. P. 2005. A phylogeny of extant penguins (Aves: Sphenisciformes) combining morphology and mitochondrial sequences. *Cladistics* 21(3):209-239.
- BEVEN, S., CONNOR, E e BEVEN, K. 1984. Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. *Journal of Biogeography* 11:383–399.
- BRADLEY, D. W. ; MENNILL, D. J. 2009. Solos, duets and choruses: vocal behaviour of the Rufous-naped Wren (*Campylorhynchus rufinucha*), a cooperatively breeding neotropical songbird. *Journal of Ornithology*, 150(4), 743-753.
- BREMER, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics*, 6(4): 369-372.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10 (3):295-304.
- BUFFON, G. L. L. 1778. Histoire Naturelle Des Oiseaux. In : *Histoire Naturelle, Générale et Particulière, avec la description du Roi*. Paris. In. vol. IV p. 480.
- CADENA, C. D.; CUERVO, A. M. 2010. Molecules, ecology, morphology, and songs in concert: how many species is *Arremon torquatus* (Aves: Emberizidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(1): 152-176.
- CHARIF, R.A.; CLARK, C. W.; FRISTRUP, K. M. 2010. *Raven 1.0 user's manual*. Ithaca, Cornell Laboratory of Ornithology.

- CHAPMAN, F. M. 1926. The distribution of bird-life in Ecuador: a contribution to a study of the origin of Andean bird-life. *Bulletin of the AMNH* v. 55.
- CHEVIRON, Z. A.; HACKETT, S. J. e CAPPARELLA, A. P. 2005. Complex evolutionary history of a Neotropical lowland forest bird (*Lepidothrix coronata*) and its implications for historical hypotheses of the origin of Neotropical avian diversity. *Molecular phylogenetics and evolution*, 36(2), 338-357
- CHU, P.C. 1998. A Phylogeny of the Gulls (Aves: Larinae) Inferred from Osteological and Integumentary Characters. *Cladistics* 14:1-43.
- COMITE BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS (CBRO). 2011. *Listas de Aves do Brasil*. Disponível em <<http://www.cbro.org.br/CBRO/listabr.htm>> acesso em 26/09/2013.
- COHN-HAFT, M., PACHECO, A.M.F., BECHTOLDT, C.L., TORRES, M.F., FERNANDES, A.M., SARDELLI, C.H.; MACEDO, I.T. 2007. Inventário ornitológico. Biodiversidade do Médio Madeira: bases científicas para propostas de conservação (L. Rapp Py-Daniel, C.P. Deus, A.L. Henriques, D.M. Pimpão e O.M. Ribeiro eds.), pp. 145–178. Editora do INPA, Manaus.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concept and speciation analysis. In Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology* (v. 1). New York, Plenum Press, p. 159 - 87.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *Ornithological Monographs*, 36:49-84.
- CRACRAFT, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Biology*, 37(3): 221-236.
- CRACRAFT, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: D. OTTE, J. A. ENDLER (eds.), *Speciation and its Consequences*. Massachusetts: Sinauer Associates. p. 28-59.
- CRACRAFT, J. 1994. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *American Zoologist* 34:33–47.
- DAUBENTON, M.; BUFFON, G.L.L. 1767-1782. *Planches Elumineés d'Histoire Naturelle*. V. 8, n. 706 fig. 2.
- de PINNA, M. G. G. 1991. Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm. *Cladistics* 7:367-394.
- 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: D.J. Howard e S.H. Berlocher (Eds.). *Endless forms: species and speciation*. New York, Oxford University Press, XXXIII+471p.
- de SCHAUENSEE, R. M. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Livingston Publishing Co., Narberth, Pennsylvania.

- de SCHAUENSEE, R.M. 1970. *A guide to the birds of south America*. Edinburgh: Olive e Boyd. 470p.
- DEL-RIO, G.; SILVEIRA, L.F. ; CAVARZERE, V. e REGO, M. A. 2013. A taxonomic review of the Golden-green Woodpecker, *Piculus chrysochloros* (Aves: Picidae) reveals the existence of six valid taxa. *Zootaxa* 3626 (4): 531–542.
- DES MURS, O. 1856. Oiseaux. pt. 7 p. 49-50. In : *Expedition dans les parties centrales de l'Amerique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para*. Castelnau, F. Chez P. Bertrand, Libraire- Éditeur, Paris.
- D'ORBIGNY, A. 1838. *Voyage dans l'Amerique meridionale (le Brésil, la République Oriental de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou), executé pendant les années 1826-33 par A. D'Orbigny*. Paris. In. vol. 3 p. 230.
- ERICSON, P. G. e JOHANSSON, U. S. 2003. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 29(1): 126-138.
- FACCIO, M. S. 2008. *Filogeografia de três espécies de Passeriforme (Suboscines) na região do baixo Tocantins – Ilha do Marajó – Pará*. Tese de Mestrado. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará.
- FARABAUGH, S. M. 1983. *A comparative study of duet song in tropical Thryothorus wrens*. Ph. D. Thesis, University of Maryland, College Park.
- FARRIS, J. S. 1989. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. *Cladistics* 5:417-419.
- FERNANDES, A. M. 2007. *Filogeografia comparativa de três espécies de pássaros na bacia do Rio Madeira, Amazônia, Brasil*. Tese de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- FERNANDES, A. M.; WINK, M.; ALEIXO, A. 2012. Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *Journal of Biogeography*, 39(8), 1524-1535.
- GASCON, C., LOUGHEED, S. C.; BOGART, J. P. 1998. Patterns of Genetic Population Differentiation in Four Species of Amazonian Frogs: A Test of the Riverine Barrier Hypothesis. *Biotropica*, 30(1): 104-119.
- GIANNINI, N. P.; BERTELLI, S. 2004. Phylogeny of Extant Penguins Based on Integumentary and Breeding Characters. *The Auk* 121(2):422–434.
- GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. 2003. TNT – Tree Analysis Using New Technology, versão 1.1. Disponível on-line em <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>. Acessado em 25.x.2013.
- GOLOBOFF, P.A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. 2003. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.

- HACKETT, S. J.; ROSENBERG, K. V. 1990. Comparison of Phenotypic and Genetic Differentiation in South American Antwrens (Formicariidae). *The Auk* 107(3):473-489.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889):131-137.
- HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the Toucans (Ramphastidae) and Jacamars (Galbulidae). *Nuttall Ornithological Club*, Cambridge, Mass. (Publ. No. 14).
- HAFFER, J. 1978. Distribution of Amazon birds. *Bonner Zoologischen Beitrage* 29:38-78.
- HAFFER, J. 1982. General aspects of the refuge theory. In G. T. Prance (Ed.), *Biological diversification in the Tropics* (pp. 6-24). New York: Columbia University Press.
- HAFFER, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. *Neotropical Ornithology* 36:113-146.
- HAFFER, J. 1987. Biogeography of Neotropical birds. Pages 105-150 in T. C. Whitmore and G. T. Prance, editors. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Clarendon Press, Oxford, United Kingdom.
- HAFFER, J. 1992. Ciclos de tempo e indicadores de tempo na história da Amazônia. *Estudos Avançados* 6 (15): 7-39.
- HAFFER, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonian: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6 (3): 451-476.
- HALL, J. P., e HARVEY, D. J. 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riodinid butterflies. *Evolution*, 56(7): 1489-1497.
- HAQ, B. U.; HARDENBOL, J. e VAIL, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793): 1156-1167.
- HAYES, F. E. e SEWLAL, J. N.. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography* 31:1809-1818.
- HELBIG, A. J.; KNOX, A. G.; PARKIN, D. T. *et al.* 2002. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144(3):518-525.
- HELLMAYR, C.E.1910.The birds of the Rio Madeira. *Novit. Zool.*17:257-428.
- HELLMAYR, C. E. 1934. *Catalogue of birds of the Americas*. Field Mus. Nat. Hist. Publ., Zool. Ser., vol. 13., pt. 7.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press, IV+280p.
- HOORN, C. e WESSELINGH, F. P. 2010. Introduction: Amazonia, landscape and species evolution. In, *Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past* (C. Hoorn e F. P. Wesselingh Eds.). Pp. 1-6. Chichester: Wiley-Blackwell.
- HUNTER, M. L.; KREBS, J. R. 1979. Geographical variation in the song of the great tit *Parus major* in relation to ecological factors. *The Journal of Animal Ecology*. 48, 759-785.

- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4.ed. The International Trust for Zoological Nomenclature. London: Natural History Museum. 305p.
- IRWIN, R. E. 1988. The evolutionary importance of behavioural development: the ontogeny and phylogeny of bird song. *Animal Behaviour*, 36(3): 814-824.
- ISLER, M. L., ISLER, P. R. e WHITNEY, B. M. 2007. Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the Warbling Antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *The Auk*, 124(1): 11-28.
- ISLER, M. L., e WHITNEY, B. M. 2011. Species limits in antbirds (Thamnophilidae): The Scale-backed Antbird (*Willisornis poecilinotus*) complex. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(1): 1-14.
- KITCHING, I.J.; P.L. FOREY; C.J. HUMPHRIES; D.M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics: theory and practice of parsimony analysis*. Oxford, Oxford University Press, IX+228p.
- KRABBE, N., M. L. ISLER, P. R. ISLER, B. M. WHITNEY, J. ALVAREZ A.; P. J. GREENFIELD. 1999. A new species in the *Myrmotherula haematonota* superspecies (Aves; Thamnophilidae) from the western Amazonian lowlands of Ecuador and Peru. *Wilson Bulletin*. 111: 157-165.
- KROODSMA, D. E.; CANADY, R. A. 1985. Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among marsh wren populations have a genetic basis. *The Auk* 102: 439-446.
- KROODSMA, D.E. 1994. Song variation within and among populations of Red-winged Blackbirds. *Wilson Bulletin*, 106: 156-162.
- KROODSMA, D.E.; WILDA, K.; SALAS, V.; MURADIAN, R., 2001. Song variation among *Cistothorus* wrens, with a focus on the Mérida wren. *Condor* 103, 855–861
- KROODSMA, D. E.; D. BREWER. 2005. Family Troglodytidae (wrens). Pp. 356-447 in "*Handbook of the Birds of the World Vol. 10. Cuckoo-shrikes to thrushes*" (J. del Hoyo *et al.*, eds.). Lynx Editions, Barcelona.
- LANE, D. F. 1999. A phylogenetic analysis of the American barbets using plumage and vocal characters (Aves; family Ramphastidae; subfamily Capitoninae). Tese de Mestrado. Louisiana State University.
- LEGER, D.W.; BROOKS, K.E.; O'BRIEN, J.E.; 2000. Versatility from a single song: the case of the nightingale wren. *The Auk* 117, 1038–1042.
- LEITE, R.; ROGERS, D. S. 2013. Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organisms Diversity & Evolution*, p 1-26.
- LIVEZEY, B. C. 1991. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (tribe Anatini) based on comparative morphology. *The Auk* 108:471-507.

- LIVEZEY, B. C. 1995. Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae: Mergini). *The Condor* 97:233-255.
- LIVEZEY, B. C. 1996. A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes: Anserinae), including selected fossil species. *Systematic Biology* 45:415-450.
- LIVEZEY, B. C. 2010. Phylogenetics of modern shorebirds (Charadriiformes) based on phenotypic evidence: analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160:567-618.
- LUTZ, H. L.; WECKSTEIN, J. D.; PATANÉ, J. S.; BATES, J. M.; ALEIXO, A. 2013. Biogeography and spatio-temporal diversification of *Selenidera* and *Andigena* Toucans (Aves: Ramphastidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 69(3), 873-883.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 2.75. Disponível on-line em: <http://mesquiteproject.org>. Acessado em 24.x.2013
- MANN, N.I.; DINGESS, K.A.; SLATER, P.J.B. 2005. Antiphonal four-part synchronized chorusing in a Neotropical wren. *Biology Letters*. 2 (1), 1–4.
- MANN, N.I.; BAKER, F. K.; GRAVES, J. A.; DINGESS, K. A.; SLATER, P.J.B. 2006. Molecular data delineate four genera of "Thryothorus" wrens. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 750-759.
- MARGUSH, T.; MCMORRIS, F. R. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology*, 43(2), 239-244.
- MARKS, B.D.; HACKETT, S.J.; CAPPARELLA, A.P. 2002. Historical relationship among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Molecular Phylogeny and Evolution*. 24:153 – 167.
- MARLER, P.; ISAAC, D. 1960. Physical analysis of a simple bird song as exemplified by the Chipping Sparrow. *Condor*, 62: 124-135.
- MARLER, P.; PICKERT, R. 1984. Species-universal microstructure in the learned song of the swamp sparrow (*Melospiza georgiana*). *Animal Behaviour*, 32(3): 673-689.
- MARLER, P.; SHERMAN, V. 1985. Innate differences in singing behaviour of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Animal Behaviour*, 33(1): 57-71.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York. Columbia University Press.
- MAYR, E.; AMADON, D. 1951. A classification of recent birds. *American Museum Novitates* 1496.
- MCCRACKEN, K. G.; SHELDON, F. H. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(8): 3833-3836.

- MC KITRICK, M.C.; ZINK, R. M. 1988. Species concepts in Ornithology. *Condor*, 90 (1): 1-14.
- MENNIL, D. J.; VEHCENCAMP, S. L. 2005. Sex differences in singing and duetting behavior of neotropical rufous-and-white wrens (*Thryothorus rufalbus*). *The Auk*, 122(1): 175-186.
- MILÁ, B., TAVARES, E. S., SALDAÑA, A. M., KARUBIAN, J., SMITH, T. B. e BAKER, A. J. 2012. A trans-Amazonian screening of mtDNA reveals deep intraspecific divergence in forest birds and suggests a vast underestimation of species diversity. *PloS one*, 7(7), e40541.
- MILLER, K. G.; KOMINZ, M. A.; BROWNING, J. V.; WRIGHT, J. D.; MOUNTAIN, G. S.; KATZ, M. E.; PEKAR, S. F. 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. *Science*, 310(5752): 1293-1298.
- MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; BROOKS, T. M.; PILGRIM, J. D.; KONSTANT, W. R.; FONSECA, G. A. B.; KORMOS, C. 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 10309–10313.
- MONROE, Jr. B. L. 1982. A modern concept of the subspecies. *The Auk*, 99: 608-9.
- MORRONE, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438 441.
- MORRONE, J. J.; CRISCI, J. V.. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:373– 401.
- MORTON, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist*. 109, 17-34.
- MUNSELL. 1994. *Soil, color charts, revised edition*. Macbeth Division of Kollmorgan Instruments Corporation, New Windsor, New York.
- NAKA, L. N.; COHN-HAFT, M.; MALLET-RODRIGUES, F.; SANTOS, M. D.; TORRES, M. D. F. 2006. The avifauna of the Brazilian state of Roraima: bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 14(3): 197-238.
- NAKA, L. N. 2011. Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 38(4): 681-696.
- NAKA, L. N.; BECHTOLDT, C. L.; HENRIQUES, L. M. P.; BRUMFIELD, R. T. 2012. The role of physical barriers in the location of avian suture zones in the Guiana Shield, northern Amazonia. *The American Naturalist*, 179(4): E115-E132.
- 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 AMNH* ; v. 60.
- NELSON, D. A. 1989. The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. *Condor* 91 (1): 120-130.

- NIXON, K.C.; CARPENTER, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9 (4): 413-426.
- NORES, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, 26 (3): 475-485.
- OMLAND, K. E.; LANYON, S. M. 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54(6):2119-33.
- OPPENHEIMER, M.; SILVEIRA, L. F. 2009. A taxonomic review of the Dark-winged Trumpeter *Psophia viridis* (Aves: Gruiformes: Psophiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49 (41):547-555.
- PACHECO, J. F.; KIRWAN, G. M.; ALEIXO, A.; WHITNEY, B. M.; WHITTAKER, A.; MINNS, J., ZIMMER, K. J.; FONSECA, P. S. M.; LIMA, M. F. C; OREN, D. C. 2007. An avifaunal inventory of the CVRD Serra dos Carajás Project, Pará, Brazil. *Cotinga*, 27:1530.
- PAYNE, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. *Current Ornithology*. 3:87–126.
- PAYNTER, R. A. 1982. *Ornithological Gazetteer of Venezuela*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- PAYNTER, R.A. JR; TRAYLOR, M.A. 1991. *Ornithological gazetteer of Brazil*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 708p.
- PAYNTER, R. A. 1992. *Ornithological Gazetteer of Bolivia*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- PAYNTER, R. A. 1993. *Ornithological Gazetteer of Ecuador*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- PAYNTER, R. A. 1997. *Ornithological Gazetteer of Colombia*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts..
- PAYNTER, R. A. JR. e VAURIE, C. 1960. Family Troglodytidae. Pp. 379-440 in "*Check-list of birds of the World, Vol. 9*" (Mayr, E., and J. C. Greenway, Jr., eds.). Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
- PIACENTINI, V. Q.; PACHECO, J. F.; WHITNEY, B. M. 2010. The name *Ramphastos piperivorus* Linnaeus revisited. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 130: 141-143.
- PRICE, J. J., e LANYON, S. M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*, 56(7): 1514-1529.
- PINTO, O. M. DE O. 1944. *Catálogo das aves do Brasil*. Parte 2. Departamento de Zoologia da Agricultura, Indústria e Comercio, São Paulo, Brasil, 700 p.

- PODOS, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 409(6817): 185-188.
- PRUM, R. 1988. Historical relationships among avian forest areas of endemism in the neotropics. *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, 19: 2562-2572.
- RAPOSO, M. A. 2001. Taxonomia alfa de aves neotropicais. p. 249-260 In: Albuquerque, J. L. B., J. F. Cândido, Jr., F. C. Straube e A. L. Roos. *Ornitologia e conservação: da ciência às estratégias*. Tubarão: Editora Unisul.
- RAPOSO, M. A., HÖFLING, E. 2003. Overstimulation of vocal characters in Suboscines taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. *Lundiana* 4 (1): 35-42.
- RÄSÄNEN, M. E.; LINNA, A. M.; SANTOS, J. C.; NEGRI, F. R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269(5222): 386-390.
- READY, A. F.; WEARY, D. M. 1992. The Evolution of Bird Song: Comparative Analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 338: 165-187.
- REMSEN Jr, J. V. 2005. Pattern, process, and rigor meet classification. *The Auk*, 122(2): 403-413.
- RIBAS, C. C.; ALEIXO, A.; NOGUEIRA, A. C.; 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*, 279(1729): 681-689.
- RIDGELY, R. S., AND G. TUDOR. 2009. *Field guide to the songbirds of South America: the passerines*. Univ. Texas Press, Austin.
- RIDGWAY, R. 1888. Descriptions of new species and genera of birds from the lower Amazon. *Proceedings of The United States National Museum* 10:516-528.
- RIDGWAY, R. 1904. The birds of North and Middle America. *Bulletin of the U.S. National Museum*, no. 50.
- ROSSETTI, D. F.; TOLEDO, P. M. 2007. Environmental changes in Amazonia as evidenced by geological and paleontological data. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(2): 175-188.
- ROSSETTI, D. F., e VALERIANO, M. M. 2007. Evolution of the lowest Amazon basin modeled from the integration of geological and SRTM topographic data. *Catena*, 70(2): 253-265.
- SCHAFER, U. 1986. The regulation of male-specific transcripts by sex determining genes in *Drosophila melanogaster*. *The EMBO journal*, 5(13): 3579.
- SERENO, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23:565-587.
- SHARPE, R.B. 1882. *A Catalogue of the Birds in the British Museum*. London. Vol. 6. 421 pp.

- SHELDON, F. H.; GILL, F. B. 1996. A reconsideration of songbird phylogeny, with emphasis on the evolution of titmice and their sylvioid relatives. *Syst. Biol.* 45: 473-495.
- SIBLEY, C.G.; AHLQUIST, J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution*. New Haven: Yale University Press. 976p.
- SIBLEY, C. G., MONROE B. L., Jr. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the World*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- SICK, H. 1967. Rios e enchentes como obstáculo para a avifauna. In H. Lent (Ed.), *Atas do simpósio sobre a biota amazônica* (Vol. 5, pp. 495–520). Rio de Janeiro: Conselho de Pesquisas.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- SILVA, J. M. C. 1992. Phylogeny of the *Cercomacra nigricans* species group (Aves: Thamnophilidae) and the biogeographical importance of Pliocene-Pleistocene tectonic movements. *Goeldiana Zoologia* 18:1-8.
- SILVA, J.M.C. 1998. Birds of the Ilha de Maracá. In: *Maracá: the biodiversity and environment of an Amazonian rainforest* (W. Milliken and J. Ratter eds), pp. 211–229. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- SILVA, J. M. C., F. C. NOVAES, OREN, C. D. 2002. Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographic implications. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 122:185–194.
- SILVA, J.M.C.; RYLANDS, A.B. e FONSECA, G.A.B. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19 (3): 689-694.
- SILVA, J. M. C.; GUARDA, A. A. 2010. Padrões e processos biogeográficos na Amazônia. In: *Biogeografia da América do Sul. Padrões e Processos* (Carvalho, C. J. B. e Almeida, E. A. B. eds). Roca, São Paulo.
- SILVEIRA, L. S.; OLMOS, F. 2007. Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécies, conservação e o que falta descobrir. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(2): 289-296.
- SLABBEKOORN, H.; SMITH, T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1420): 493-503.
- SCHLUTER, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65(3): 998-1005.
- SMITHE, F.B., 1975. *Naturalist's color guide*. New York: American Museum of Natural History. 229p.
- SOMENZARI, M.; SILVEIRA, L. F.; PIACENTINI, V. D. Q.; RÊGO, M. A.; SCHUNCK, F. e CAVARZERE, V. 2011. Birds of an Amazonia-Cerrado ecotone in southern Pará, Brazil, and the efficiency of associating multiple methods in avifaunal inventories. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 19(2): 260.

- SOSA-LÓPEZ, J.; MENNILL, D. J. 2013. Vocal behaviour of the island-endemic Cozumel Wren (*Troglodytes aedon beani*): song structure, repertoires, and song sharing. *Journal of Ornithology*, 154.
- STEPHEN, L.; TRAYLOR, M. A. 1983. *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- STEPHEN, L.; TRAYLOR, M. A. 1985. *Ornithological Gazetteer of the Guianas*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- THORPE, W. H. 1958. The learning of song patterns by birds, with special reference to the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Ibis*, 100: 535-570.
- TODD, W.E.C. 1932. New South American Wrens. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 45: 13-14.
- VANZOLINI, P. E. 1992. *A Supplement to the Ornithological Gazetteer of Brazil*. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- VIELLIARD, J.M.E. 1990. Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. *Ararajuba* 1: 5-18.
- WALLACE, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* 20: 107-110.
- WHITNEY, B.; CON-HAFT, M. 2013. Fifteen new species of Amazonian Birds. In: *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (J. del Hoyo et al., eds). Lynx Edicions, Barcelona.
- WHITNEY, B. M.; ISLER, M. L.; BRAVO, G. A.; ARISTIZÁBAL, N.; SCHUNCK, F.; SILVEIRA, L. F. e PIACENTINI, V. Q. 2013. A new species of *Epinecrophylla* antwren from the Aripuanã-Machado interfluvium in central Amazonian Brazil with revision of the "stipple-throated antwren" complex. In: *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (J. del Hoyo et al., eds). Lynx Editions, Barcelona.
- WHITNEY, B. M.; CON-HAFT, M.; BRAVO, G. A.; SCHUNCK, F.; SILVEIRA, L. F. 2013. A new species of *Herpsilochmus* antwren from the Aripuanã-Machado interfluvium in central Amazonian Brazil. In: *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (J. del Hoyo et al., eds). Lynx Editions, Barcelona.
- WHITNEY, B. M.; ISLER, M. L.; BRAVO, G. A.; ARISTIZÁBAL, N.; SCHUNCK, F.; SILVEIRA, L. F.; RÊGO, M.A. 2013. A new species of antbird in the *Hypocnemis cantator* complex from the Aripuanã-Machado interfluvium in central Amazonian Brazil. In: *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (J. del Hoyo et al., eds). Lynx Editions, Barcelona.

- WHITNEY, B. M.; SCHUNCK, F.; RÊGO, M.A.; SILVEIRA, L. F. 2013. A new species of *Zimmerius* tyrannulet from the upper Madeira-Tapajós interfluvium in central Amazonian Brazil: Birds don't always occur where they "should". In: *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index* (J. del Hoyo *et al.*, eds). Lynx Edicions, Barcelona.
- WHITTAKER, A. 2009. Pousada Rio Roosevelt: a provisional avifaunal inventory in south-western Amazonian Brazil, with information on life history, new distributional data and comments on taxonomy. *Bulletin Brit. Orn. Club* 119: 235-260.
- WILEY, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North America. *American Naturalist*, 138, 973-993.
- WILSON, E. O.; BROWN, W. L. B. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology*, 2 (3): 97-111.
- ZIMMER, J. T.; PHELPS, W. H. 1946. Twenty-three new subspecies of birds from Venezuela and Brazil. *American Museum Novitates* 1312: 19-20.
- ZIMMER, K. J. 2002. Species limits in olive-backed foliage-gleaners (*Automolus*); Furnariidae. *The Wilson Bulletin*, 114(1), 20-37.

Anexo 1: Tabelas capítulo 1

Tabela 1: Espécimes analisados do complexo *C. arada*. Estão incluídas tanto as peles analisadas pessoalmente quanto por fotografias (ver Seção 3.1.1.). Sendo que MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (São Paulo, SP), MPEG - Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém, PA). AMNH - American Museum of Natural History (Nova York, USA), FMNH - Field Museum of Natural History (Chicago, USA). INPA - Instituto de Pesquisas da Amazônia (Manaus, AM), COP - Colección Ornitológica de H. Phelps (Caracas, Venezuela), USNM - Smithsonian Institution National Museum of Natural History (Washington D. C., USA), CMNH - Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, USA), IAVH - Instituto Alexander Von Humboldt Colección de Ornitología (Bogotá, Colômbia), UNMSM - Museo de Historia Natural da Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Lima, Peru), MNHN - Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, França) e BMNH - Natural History Museum (Tring, Reino Unido).

Museu e N° tombo	Sexo	País	Estado	Localidade	Data	Coletor
MZUSP 70581	ND	Brasil	Amapá	Serra do Navio	ND	ICOMI
MZUSP 32742	F	Brasil	Amapá	Rio Villa Nova, Macapá	14.viii.1936	Lesso
MZUSP 92064	ND	Brasil	Amapá	RESEX Cajari, Vila Marinho, Laranjal do Jari	11.ii.2010	F. Schunck, A. de Luca, G. Benedicto, A. Correa
MZUSP 92063	M	Brasil	Amapá	RESEX Cajari, Vila Marinho, Laranjal do Jari	8.vii.2010	F. Schunck, V. Piacentini, A. Correa, R. Gomes
MZUSP 2689	ND	Brasil	Amazonas	Rio Juruá	ii.1902	Garbe
MZUSP 3658	ND	Brasil	Amazonas	Rio Juruá	ii.1902	Garbe
MZUSP 11712	ND	Brasil	Amazonas	Rio Juruá	ii.1902	Garbe
MZUSP 17842	F	Brasil	Amazonas	Rio Amazonas, Igarapé Anibá	26.iv.1937	A. M. Olalla
MZUSP 17843	M	Brasil	Amazonas	Margem Norte do rio Amazonas, rio Atabani	24.vi.1937	A. M. Olalla
MZUSP 18814	ND	Brasil	Amazonas	Amazonas	1937	A. M. Olalla
MZUSP 18753	M	Brasil	Amazonas	Margem Norte do rio Amazonas, rio Atabani	24.vi.1937	A. M. Olalla
MZUSP 18908	M	Brasil	Amazonas	Rio Amazonas, Igarapé Anibá	26.vi.1937	A. M. Olalla
MZUSP 22924	F	Brasil	Amazonas	Rio Amazonas, Igarapé Anibá	20.vi.1936	A. M. Olalla
MZUSP 80728	F	Brasil	Amazonas	Esperança, Rio Roosevelt	24.ix.2007	L. F. Silveira e V. Q. Piacentini
MZUSP 80729	F	Brasil	Amazonas	Esperança, Rio Roosevelt	26.ix.2007	L. F. Silveira e V. Q. Piacentini
MZUSP 80730	M	Brasil	Amazonas	Esperança, Rio Roosevelt	25.ix.2007	L. F. Silveira e V. Q. Piacentini
MZUSP 80731	M	Brasil	Amazonas	Esperança, Rio Roosevelt	25.ix.2008	L. F. Silveira e V. Q. Piacentini
MZUSP 86256	ND	Brasil	Amazonas	BR230, 4 km a oeste de Mucuí	15.viii.2009	F. Schunck
MZUSP 86257	ND	Brasil	Amazonas	BR230, 4 km a oeste de Mucuí	15.viii.2009	F. Schunck
MZUSP 86904	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 5 Km abaixo da cachoeira do Tambor	20.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 86905	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 5 Km abaixo da cachoeira do Tambor	19.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 86906	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 6 Km acima da cachoeira do Tambor	23.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 86907	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 6 Km acima da cachoeira do Tambor	24.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 86908	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 6 Km acima da cachoeira do Tambor	23.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 86909	ND	Brasil	Amazonas	Rio Parauari, margem esquerda, 6 Km acima da cachoeira do Tambor	24.vii.2009	F. Schunck & M. A. Rêgo
MZUSP 93008	M	Brasil	Amazonas	Barra de São Manuel, marg. E rio Tapajós	09.vii.2011	Expedição MZUSP/ LSUMNS
MZUSP 93007	F	Brasil	Amazonas	Barra de São Manuel, marg. E rio Tapajós	09.vii.2011	Expedição MZUSP/ LSUMNS
MZUSP 93006	M	Brasil	Amazonas	Barra de São Manuel, marg. E rio Tapajós	09.vii.2011	Expedição MZUSP/ LSUMNS

MZUSP 93005	M	Brasil	Amazonas	RDS Bararati, margem direita do rio Bararati, ca de 12 Km acima da foz (Barra de São Manuel)	21.vii.2011	Expedição MZUSP/ LSUMNS
MZUSP 96520	ND	Brasil	Amazonas	Margem direita do rio Sucunduri	22.vii.2012	Expedição MZUSP/ LSUMNS- Sucunduri
MZUSP B 80831 (não tombado)	ND	Brasil	Amazonas	Margem direita do rio Sucunduri	22.vii.2013	Expedição MZUSP/ LSUMNS- Sucunduri
MZUSP 16765	F	Brasil	Pará	Manacapuru, Rio Solimões	30.ix.1936	Camargo
MZUSP 16766	F	Brasil	Pará	Manacapuru, Rio Solimões	28.viii.1936	Camargo
MZUSP 16767	M	Brasil	Pará	Manacapuru, Rio Solimões	01.x.1936	Camargo
MZUSP 32743	F	Brasil	Pará	Piquiatuba, Santarém (margem direita do baixo Tapajós)	03.ix.1937	Lesso
MZUSP 38562	M	Brasil	Pará	Cachimbo	07.xi.1955	Emílio Dente
MZUSP 40738	M	Brasil	Pará	Rio Tapajós (L), Lago do Araipá (margem direita)	19.xi.1957	A. M. Olalla
MZUSP 40739	M	Brasil	Pará	Rio Tapajós, Urucurituba (margem esquerda do baixo Tapajós)	26.vii.1957	A. M. Olalla
MZUSP 83705	ND	Brasil	Pará	Sítio Sete Irmãos, Várzea do rio Xingu, Porto de Moz	12.xii.2011	Somenzari, Braz, Crorador
MZUSP 35809	M	Brasil	Acre	Iquiri	26.viii.1951	Expedição do Departamento
MZUSP 65999	F	Brasil	Rondônia	Rio Anari, Pedra Branca	24.ii.1988	Leopoldo da Silva e P. F Stotz
MZUSP J1148 (não tombado)	F	Brasil	Rondônia	M. E. rio Madeira, Caiçara, T3	15.ii.2011	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP J1235 (não tombado)	F	Brasil	Rondônia	M. E. rio Madeira, Caiçara, T1	09.v.2011	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP J1664 (não tombado)	M	Brasil	Rondônia	M. E. rio Madeira, Caiçara, T3	04.xi.2011	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP J1595 (não tombado)	F	Brasil	Rondônia	M. E. rio Madeira, Abunã, T11	27.x.2011	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP J1872 (não tombado)	M	Brasil	Rondônia	M. D. Rio Madeira, Abunã, T12	17.viii.2012	Equipe Ornito MZUSP
MZUSP TM3- 030 (não tombado)	ND	Brasil	Rondônia	Rio Ji-paraná, MD, UHE Tabajara, Machadinho do oeste	vii.2013	JGP
MZUSP 88817	F	Brasil	Mato Grosso	Paranaíta, margem esquerda rio Teles Pires	23.vi.2008	Renato Pineschi
MZUSP 96699	M	Brasil	Mato Grosso	Aripuanã	x.1997	Fernando Horta
MZUSP 96700	ND	Brasil	Mato Grosso	Aripuanã	x.1997	Fernando Horta
MZUSP 6185	M	Guiana		Guiana	i.1905	Berlespsch
INPA 375	ND	Brasil	Pará	Margem esquerda do rio Trombetas	14.vii.1985	ND
INPA 376	ND	Brasil	Pará	Margem esquerda do rio Trombetas, 57 km oeste da foz do rio Mapueira	14.vii.1985	ND
INPA 601	F	Brasil	Amazonas	Reserva de desenvolvimento sustentável/ AMANA, Comunidade Nova Canaã, Norte do rio Solimões, Igarapé Centro Grande	05.xi.2003	Luiz Mestre
INPA 1990	F	Brasil	Amazonas	Borba, Km 220, BR 319, módulo 4 do Ppbio	20.vi.2010	Elton Marcio de Pinho
INPA 1913	M	Brasil	Amazonas	Campo do Tupana, ca 120 Km S de Manaus	06.vii.2007	Viviane Deslades
MPEG 6920	ND	Brasil	Pará	Rio Jamanxim	xii.1908	Sá, J. B. de
MPEG 09080	F	Brasil	Pará	Rio Amazonas, Óbidos, Colônia do Veado	14.ii.1912	Snethlage, E.
MPEG 09081	F	Brasil	Pará	Rio Amazonas, Óbidos, Colônia do Veado	14.ii.1912	Snethlage, E.
MPEG 09082	M	Brasil	Pará	Rio Amazonas, Óbidos, Colônia do Veado	15.ii.1912	Snethlage, E.
MPEG 13037	F	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem esquerda, Vila Braga	16.vi.1917	Snethlage, E./Lima, F.
MPEG 13038	F	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem esquerda, Vila Braga	16.vi.1917	Snethlage, E./Lima, F.
MPEG 13042	M	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem esquerda, Vila Braga	13.vii.1917	Snethlage, E./Lima, F.
MPEG 13043	M	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem esquerda, Vila Braga	13.vii.1917	Snethlage, E./Lima, F.
MPEG 16150	M	Brasil	Amapá	Rio Maracá, margem direita, Alto Igarapé Rio Branco, Boa Fortuna	9.v.1959	Moreira, M.
MPEG 16588	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	29.ix.1959	Moreira, M.
MPEG 16589	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	15.ix.1959	Moreira, M.

MPEG 16591	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	10.ix.1959	Moreira, M.
MPEG 21484	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Araguari, margem direita	26.xii.1963	Moreira, M.
MPEG 21485	F	Brasil	Amapá	Alto Rio Araguari, margem direita	23.xii.1963	Moreira, M.
MPEG 21488	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Araguari, margem direita	26.xii.1963	Moreira, M.
MPEG 21493	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Araguari, margem direita	3.i.1964	Moreira, M.
MPEG 21495	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Araguari, margem direita	4.i.1964	Moreira, M.
MPEG 21499	F	Brasil	Amapá	Rio Falsino (fz), afluente esquerdo Rio Araguari	21.viii.1963	Moreira, M.
MPEG 21527	F	Brasil	Amapá	Alto Rio Tajauí, afluente esquerdo Rio Araguari	04.xii.1963	Moreira, M.
MPEG 21528	F	Brasil	Amapá	Alto Rio Tajauí, afluente esquerdo Rio Araguari	3.xii.1963	Moreira, M.
MPEG 23761	M	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul	7.vi.1956	Novaes, F./Moreira, M.
MPEG 23762	M	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul	20.vi.1956	Novaes, F./Moreira, M.
MPEG 23763	M	Brasil	Pará	Rio Mapuera, margem norte do baixo Amazonas	15.vii.1937	Lasso, M.
MPEG 23764	ND	Brasil	Pará	Rio Mapuera, margem norte do baixo Amazonas	07.vii.1937	Lasso, M.
MPEG 23770	ND	Brasil	Amapá	Rio Vila Nova, Mazagão	28.vii.1936	Lasso, M.
MPEG 23771	M	Brasil	Amapá	Rio Vila Nova, Mazagão	08.v.1936	Lasso, M.
MPEG 24183	F	Brasil	Amapá	Rio Amapari, Serra do Navio	16.ii.1965	Dente, E.
MPEG 24236	F	Brasil	Amapá	Rio Amapari, Serra do Navio	04.ii.1965	Dente, E.
MPEG 24237	F	Brasil	Amapá	Rio Amapari, Serra do Navio	16.ii.1965	Dente, E.
MPEG 28949	F	Brasil	Amapá	Alto Rio Camaipi, afl. esquerdo Rio Maracá, Mazagão, Cachoeira Amapá	17.VI.1969	Moreira, M.
MPEG 28950	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Camaipi, afl. esquerdo Rio Maracá, Mazagão, Cachoeira Amapá	20.vi.1969	Moreira, M.
MPEG 28951	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Camaipi, afl. esquerdo Rio Maracá, Mazagão, Cachoeira Amapá	19.vi.1969	Moreira, M.
MPEG 28954	M	Brasil	Amapá	Alto Rio Camaipi, afl. esquerdo Rio Maracá, Mazagão, Cachoeira Amapá	6.vi.1969	Moreira, M.
MPEG 28955	F	Brasil	Amapá	Alto Rio Camaipi, afl. esquerdo Rio Maracá, Mazagão, Cachoeira Amapá	16.vi.1969	Moreira, M.
MPEG 28965	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 28966	F	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 28967	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	01.vi.1970	Moreira, M.
MPEG 28968	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	29.v.1970	Moreira, M.
MPEG 28969	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 28970	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29448	F	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 30151	F	Brasil	Pará	Altamira, Agrovila km 43	25.viii.1971	Silva, G. P.
MPEG 30152	M	Brasil	Pará	Altamira, Agrovila km 43	24.viii.1971	Silva, G. P.
MPEG 30238	M	Brasil	Amazonas	Reserva Ducke, estrada Manaus/Itacoatiara km 26	17.v.1967	Novaes, F.
MPEG 30239	M	Brasil	Amazonas	Reserva Ducke, estrada Manaus/Itacoatiara km 26	19.v.1967	Novaes, F.
MPEG 30240	F	Brasil	Amazonas	Reserva Ducke, estrada Manaus/Itacoatiara km 26	19.v.1967	Novaes, F.
MPEG 30241	F	Brasil	Amazonas	Reserva Ducke, estrada Manaus/Itacoatiara km 26	19.v.1967	Novaes, F.
MPEG 31973	M	Brasil	Pará	Rio Trombetas, Cachoeira Porteira, Perimetral Norte km 25, Castanhal Nova Vida	4.iv.1977	Silva, G. P.
MPEG 32997	F	Brasil	Pará	Santarém-Rurópolis, Estrada Santarém-Cuiabá km 84	08.xi.1972	Silva, G. P.
MPEG 32998	M	Brasil	Pará	Santarém-Rurópolis, Estrada Santarém-Cuiabá km 84	08.xi.1972	Silva, G. P.
MPEG 32999	M	Brasil	Pará	Santarém-Rurópolis, Estrada Santarém-Cuiabá km 84	27.xi.1972	Silva, G. P.
MPEG 33000	M	Brasil	Pará	Santarém-Rurópolis, Estrada Santarém-Cuiabá km 84	28.x.1972	Silva, G. P.

MPEG 35170	F	Brasil	Rondônia	Porto Velho, Fazenda Rio Candeias	14.iv.1983	Brígida, M.S.
MPEG 36466	M	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem direita, Floresta Nacional do Tapajós, Santarém/Cuiabá km 67	25.x.18984	Cardoso, J.M./Huet, R.
MPEG 36467	F	Brasil	Pará	Rio Tapajós, margem direita, Floresta Nacional do Tapajós, Santarém/Cuiabá km 68	25.x.18984	Cardoso, J.M./Huet, R.
MPEG 36477	F	Brasil	Pará	Rio Tapacurazinho, Miritituba/Rurópolis, Transamazônica Br 230 km 25	30.x.1972	Silva, G. P.
MPEG 38838	M	Brasil	Rondônia	Alvorada d'Oeste, Linha 64, Br 429 Km 87	09.xi.1986	Brígida, M.S./Rosa, J.M./Ivaldo
MPEG 40245	M	Brasil	Rondônia	Cachoeira Nazaré, west bank Rio Ji-paraná	9.xi.1986	Peterson, A. T.
MPEG 40246	F	Brasil	Rondônia	Cachoeira Nazaré, west bank Rio Ji-paraná	14.xi.1986	Willard, D. E.
MPEG 40548	F	Brasil	Pará	Rio Tapacurazinho, Miritituba/Rurópolis, Transamazônica Br 230 km 25	27.x.1972	Silva, G. P.
MPEG 40549	M	Brasil	Pará	Rio Tapacurazinho, Miritituba/Rurópolis, Transamazônica Br 230 km 25 (4o18'S;55o54'W)	30.x.1972	Silva, G. P.
MPEG 40550	M	Brasil	Pará	Rio Tapacurazinho, Miritituba/Rurópolis, Transamazônica Br 230 km 25	30.x.1972	Silva, G. P.
MPEG 40587	M	Brasil	Pará	Santarém-Rurópolis, Estrada Santarém-Cuiabá km 84	18.xi.1972	Silva, G. P.
MPEG 40619	M	Brasil	Mato Grosso	Rio Aripuanã, Humboldt, Cachoeira Dardanelos	21.viii.1974	Silva, G. P.
MPEG 42906	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	17.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42907	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	14.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42908	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	22.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42909	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	22.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42910	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	24.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42911	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	06.ix.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42912	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	6.ix.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42913	F	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	22.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42914	F	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	22.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42915	F	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	26.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42916	F	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	31.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42917	F	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	6.ix.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 42918	M	Brasil	Amazonas	Rio Japurá, margem esquerda, Maraã, Maguari	15.viii.1988	Oren, D.C./Brígida, M.S./Falcão, O./Pereira, R.S./Neto, D.C.P.
MPEG 45569	M	Brasil	Amazonas	Manaus, Distrito Agropecuário da SUFRAMA, ZF-3 Km 33	6.vi.1980	Bierregaard, R.O.
MPEG 45570	F	Brasil	Amazonas	Manaus, Distrito Agropecuário da SUFRAMA, Reserva 1208	30.ix.1984	Bierregaard, R.O./Quintela, C.
MPEG 47940	M	Brasil	Mato Grosso	Rio Aripuanã, Humboldt	30.viii.1974	Silva, G. P.
MPEG 47941	M	Brasil	Pará	Rio Trombetas, Cachoeira Porteira, Perimetral Norte km 23	8.ix.1976	Silva, G. P.
MPEG 47942	M	Brasil	Pará	Rio Trombetas, Cachoeira Porteira, Perimetral	8.ix.1976	Silva, G. P.

Norte km 24						
MPEG 48437	ND	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul, Porangaba	29.ii.1992	Whittaker, A.
MPEG 48438	M	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul, Porangaba	12.iii.1992	Whittaker, A.
MPEG 48439	F	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul, Porangaba	12.iii.1992	Whittaker, A.
MPEG 48455	M	Brasil	Acre	Rio Juruá, margem direita, Cruzeiro do Sul, Porangaba	12.iii.1992	Whittaker, A.
MPEG 50161	M	Brasil	Amazonas	Rio Solimões, margem direita, Caitaú, Uará	17.ix.1992	Whittaker, A./Neto, D.C.P.
MPEG 50162	F	Brasil	Amazonas	Rio Solimões, margem direita, Caitaú, Uará	17.ix.1992	Whittaker, A./Neto, D.C.P.
MPEG 51735	F	Brasil	Mato Grosso	Rio Teles Pires, Alta Floresta, Reserva Florestal Cristalino	6.xii.1993	Haffer, J./Expedição Ornitológica
MPEG 52232	M	Brasil	Acre	Marechal Thaumaturgo, margem esquerda Rio Tejo, ca 5 km da foz	19.xi.1994	Oren, D.C./Whittaker, A./Neto, D.C.P./Silva, E.G.
MPEG 52233	M	Brasil	Acre	Marechal Thaumaturgo, margem esquerda Rio Tejo, ca 5 km da foz	19.xi.1994	Oren, D.C./Whittaker, A./Neto, D.C.P./Silva, E.G.
MPEG 52234	M	Brasil	Acre	Marechal Thaumaturgo, margem esquerda Rio Tejo, ca 5 km da foz	19.xi.1994	Oren, D.C./Whittaker, A./Neto, D.C.P./Silva, E.G.
MPEG 52235	F	Brasil	Acre	Marechal Thaumaturgo, margem esquerda Rio Tejo, ca 5 km da foz (9o00'S;72o42'W)	20.xi.1994	Oren, D.C./Whittaker, A./Neto, D.C.P./Silva, E.G.
MPEG 53946	F	Brasil	Pará	Belterra, FloNa do Tapajós, Estrada Santarém/Cuiabá km 117	16.viii.1997	Neto, D.C.P./Henriques, L.M.
MPEG 54026	F	Brasil	Pará	Marajó, Anajás, Rio Anajás-Mirim, Pau-de-Rosa	23.i.1997	Henriques, L.M./Neto, D.C.P.
MPEG 55534	M	Brasil	Pará	Rio Xingu, margem esquerda, Altamira UHE Belo Monte	6.xii.2000	Oren, D.C./Neto, D.C.P./Henriques, L.M./Valente, R./Ferreira, R./Guimarães, M.
MPEG 55535	M	Brasil	Pará	Rio Xingu, margem esquerda, Altamira UHE Belo Monte	18.xii.2000	Oren, D.C./Neto, D.C.P./Henriques, L.M./Valente, R./Ferreira, R./Guimarães, M.
MPEG 56135	M	Brasil	Pará	Belterra, Flona do Tapajós, Santarém/Cuiabá, BR 163 Km 117	21.vii.2002	Davison, D./Figueiredo, W./Rodriguez, L.
MPEG 56136	F	Brasil	Pará	Belterra, Flona do Tapajós, Santarém/Cuiabá, BR 163 Km 117	21.vii.2002	Davison, D./Figueiredo, W./Rodriguez, L.
MPEG 56768	F	Brasil	Pará	Juruti, Base Capiiranga, Igarapé Mutum	11.ix.2002	D'Horta, F.M./Brígida, M.S.
MPEG 56891	F	Brasil	Roraima	São João da Baliza, vicinal 31	01.ii.2003	Santos, M.P.D.
MPEG 57198	F	Brasil	Amazonas	Tefé, Base Petrobras/Urucu, Papagaio	22.vi.2003	Aleixo, A./Poletto, F./Neto, D.C.P.
MPEG 57778	F	Brasil	Amazonas	Manicoré, Rodovia do Estanho, km 126	03.xi.2003	Aleixo, A./Poletto, F./Neto, D.C.P.
MPEG 57779	ND	Brasil	Amazonas	Manicoré, Rodovia do Estanho, km 126	04.xii.2003	Aleixo, A./Poletto, F./Neto, D.C.P.
MPEG 58158	F	Brasil	Pará	Juruti, Base Capiiranga, Igarapé Mutum	4.viii.2004	Santos, M.P.D./Brígida, M.S.
MPEG 58159	M	Brasil	Pará	Juruti, Base Capiiranga, Igarapé Mutum	4.viii.2004	Santos, M.P.D./Brígida, M.S.
MPEG 58160	M	Brasil	Pará	Juruti, Base Capiiranga, Igarapé Mutum (2o36'S;56o11'W)	4.viii.2004	Santos, M.P.D./Brígida, M.S.
MPEG 58161	F	Brasil	Pará	Juruti, Base Capiiranga, Igarapé Mutum	4.viii.2004	Santos, M.P.D./Brígida, M.S.
MPEG 59730	F	Brasil	Amazonas	Rio Cuiuni, margem direita, Barcelos	26.xi.2005	Ribas, C./Gaban-Lima, R.
MPEG 59731	M	Brasil	Amazonas	Rio Cuiuni, margem direita, Barcelos	26.xi.2005	Ribas, C./Gaban-Lima, R.
MPEG 60826	M	Brasil	Acre	Bujari, Floresta Estadual do Antimary, Limoeiro	06.vii.2006	Guilherme, E./Brígida, M.S.
MPEG 60990	M	Brasil	Pará	Juruti, Projeto Juruti/Alcoa, Acampamento Mutum	18.viii.2006	Santos, M.P.D./Brígida, M.S.
MPEG 63191	M	Brasil	Amazonas	Japurá, Rio Acanauí	26.vii.2007	Aleixo, A./Santos, M.P.D./Bates, J./Weckstein, J./Maya/Rodrigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.
MPEG 63192	M	Brasil	Amazonas	Japurá, Rio Acanauí	29.vii.2007	Aleixo, A./Santos, M.P.D./Bates, J./Weckstein, J./Maya/Rodrigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.
MPEG 63193	F	Brasil	Amazonas	Japurá, Rio Acanauí	29.vii.2007	Aleixo, A./Santos, M.P.D./Bates, J./Weckstein, J./Maya/Rodrigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.

						drigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.
MPEG 63194	F	Brasil	Amazonas	Japurá, Rio Acanauí (01o56'12,4"S;66o36'18,8"W)	30.vii.2007	Aleixo, A./Santos, M.P.D./Bates, J./Weckstein, J./Maya/Rodrigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.
MPEG 63195	M	Brasil	Amazonas	Japurá, Rio Acanauí	30.vii.2007	Aleixo, A./Santos, M.P.D./Bates, J./Weckstein, J./Maya/Rodrigues, E./Brígida, M.S./Brígida, J.N.S.
MPEG 63821	F	Brasil	Acre	Feijó, Rio Envira, Novo Porto, Foz do Ig. Paraná do Ouro	26.xi.2007	Guilherme, E./Brígida, J.N.S.
MPEG 64400	F	Brasil	Acre	Senador Guimard, Br 364 km 80, Ramal Oco do Mundo km 16	13.x.2007	Guilherme, E.
MPEG 64785	M	Brasil	Pará	FLOTA de Faro, ca 70 km NW de Faro	22.i.2008	Aleixo, A./Portes, E.
MPEG 64786	F	Brasil	Pará	FLOTA de Faro, ca 70 km NW de Faro	22.i.2008	Aleixo, A./Portes, E.
MPEG 64787	M	Brasil	Pará	FLOTA de Faro, ca 70 km NW de Faro	25.i.2008	Aleixo, A./Portes, E.
MPEG 64788	F	Brasil	Pará	FLOTA de Faro, ca 70 km NW de Faro	25.i.2008	Aleixo, A./Portes, E.
MPEG 65562	F	Brasil	Pará	Trairão, APA Tapajós, Área Sul, Rio Novo, margem esquerda	23.vii.2008	Dantas, S.M./Castro, M./Miranda, L./Batista, R.
MPEG 65921	M	Brasil	Pará	Oriximiná, ESEC Grão Pará	6.ix.2008	Aleixo, A./Castro, M./Brígida, J.N.S.
MPEG 65922	M	Brasil	Pará	Oriximiná, ESEC Grão Pará	5.ix.2008	Aleixo, A./Castro, M./Brígida, J.N.S.
MPEG 66370	M	Brasil	Pará	Almeirim, REBIO Maicuru	24.x.2008	Aleixo, A./Castro, M.
MPEG 66371	M	Brasil	Pará	Almeirim, REBIO Maicuru	24.x.2009	Aleixo, A./Castro, M.
MPEG 67226	M	Brasil	Pará	Itaituba, Flona Itaituba II, Capãozinho	04.v.2009	Rodrigues, E./Faccio, M./Silva, L.E.
MPEG 67227	F	Brasil	Pará	Itaituba, Flona Itaituba II, Capãozinho	05.v.2009	Rodrigues, E./Faccio, M./Silva, L.E.
MPEG 70090	F	Brasil	Pará	Novo Progresso, BR 163, Fazenda Rubens	15.xii.2009	Rodrigues, E./Araujo-Silva, L.E./Paula, J.L.C.
MPEG 70091	F	Brasil	Pará	Novo Progresso, BR 163, Fazenda Rubens	15.xii.2009	Rodrigues, E./Araujo-Silva, L.E./Paula, J.L.C.
MPEG 71792	M	Brasil	Amazonas	Urucará, Lago Marajatuba	14.i.2011	Santos, M.P.D./Portes, C.E./Silva, A.S./Moura, L./Cerqueira, P.
MPEG 71793	M	Brasil	Amazonas	Urucará, Lago Marajatuba	14.i.2012	Santos, M.P.D./Portes, C.E./Silva, A.S./Moura, L./Cerqueira, P.
MPEG 72250	F	Brasil	Pará	Moraes Almeida, Transgarimpeira, margem leste Rio Jamanxim	7.iv.2011	Thom, G./Souza, S.
MPEG 29368	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	29.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29369	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29370	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29365	M	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29366	F	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 29367	F	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, afl.esq. Igarapé Amazonas, afl.esq. Rio Iratapuru	27.v.1970	Moreira, M.
MPEG 26137	F	Brasil	Amapá	Rio Amapari, Serra do Navio	16.xi.1965	E. Dente
MPEG 74641	M	Brasil	Pará	Altamira, Foz Ipiranga	04.vi.2012	MS Faccio
MPEG 74645	F	Brasil	Pará	Altamira, Foz Ipiranga	06.vi.2012	MS Faccio
COP 64817	F	Venezuela	Bolívar	Lema, Sierra de; 109 Km	31.xii.1954	Urbano, R.
COP 64818	M	Venezuela	Bolívar	Lema, Sierra de; 109 Km	22.i.1955	Phelps Jr, W.H.
COP 64819	M	Venezuela	Bolívar	Lema, Sierra de; 109 Km	22.i.1955	Phelps Jr, W.H.
COP 64820	M	Venezuela	Bolívar	Lema, Sierra de; 125 Km	05.ii.1955	Urbano, R.
COP 46472	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Camborere	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46473	ND	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Camborere	28.ix.1944	Castro, M.

COP 46474	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46475	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46476	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46477	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP46478	F	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46479	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46480	F	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46481	ND	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46482	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46483	F	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46484	M	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 46485	F	Venezuela	Bolívar	Cuyuní, Río; Caño El Buey; Cambore	28.ix.1944	Castro, M.
COP 36040	F	Venezuela	Bolívar	Caroní, Río; Caño Pácara	25.vi.1942	Urbano, R.,M. Castro
COP 4209	M	Venezuela	Bolívar	Roraima, Cerro; Arabupu	06.xi.1934	Pinkus, A.
COP 4210	F	Venezuela	Bolívar	Roraima, Cerro; Arabupu	06.xi.1934	Pinkus, A.
COP 42276	M	Venezuela	Bolívar	Río Tírica	05.x.1943	Cardona, F.
COP 28041	ND	Venezuela	Bolívar	Ptaritepui; Falda Suroeste; Río Karuai	09.viii.1940	Benedetti, F.,R. Urbano
COP 28042	F	Venezuela	Bolívar	Ptaritepui; Falda Suroeste; Río Karuai	09.viii.1940	Benedetti, F.,R. Urbano
COP 28043	M	Venezuela	Bolívar	Ptaritepui; Misión de Kavanayén	05.viii.1940	Benedetti, F.,R. Urbano
COP 28044	M	Venezuela	Bolívar	Ptaritepui; Falda Suroeste; Río Karuai	09.viii.1940	Benedetti, F.,R. Urbano
COP 17291	M	Venezuela	Bolívar	Imataca, Sierra de; Altiplanicie de Nuria	23.ii.1938	Phelps, W.H.,Ph Jr,FB,RU,EE,KDP
COP 17292	M	Venezuela	Bolívar	Imataca, Sierra de; Altiplanicie de Nuria	23.ii.1938	Phelps, W.H.,Ph Jr,FB,RU,EE,KDP
COP 80881	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80882	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80883	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80884	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80885	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80886	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80887	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80888	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
COP 80889	ND	Venezuela	Bolívar	Parapapoy, Río; Supamo	30.xi.1988	Rodríguez, M.
USNM 608073	M	Brasil	Amazonas	Manaus, Agropecuario da Suframa, km 34, ZF-3, Amazonas, Brazil, South America	ND	R. O. Bierregaard JR.
USNM 608072	F	Brasil	Amazonas	Manaus, Agropecuario da Suframa, km 34, ZF-3, Amazonas, Brazil, South America	06.vi.1980	R. O. Bierregaard JR.
USNM 131904	ND	Guiana		Guiana	ND	ND
USNM 515726	M	Brasil	Amapá	Serra Do Navio, Amapa, Brazil, South America	24.v.1964	E. Dente
USNM 515728	M	Brasil	Amapá	Serra Do Navio, Amapa, Brazil, South America	03.vi.1964	E. Dente
USNM 45508	ND	Guiana Francesa		Cayenne	ND	Phil. Acad. Sei.
USNM 515238	M	Brasil	Amapá	Porto Platon	22.x.1964	E. Dente
USNM 515237	M	Brasil	Amapá	Porto Platon	22.x.1964	E. Dente
USNM 515729	F	Brasil	Amapá	Serra Do Navio, Amapa, Brazil, South America	22.vi.1966	E. Dente
USNM 92017	ND	Guiana		Demarara	ND	A. Wolle SR.
USNM 515727	F	Brasil	Amapá	Serra Do Navio, Amapa, Brazil, South America	25.v.1964	E. Dente
USNM 515730	M	Brasil	Amapá	Serra Do Navio, Amapa, Brazil, South America	29.vi.1966	E. Dente
USNM 632792	M	Guiana		Kopinang Village, ca 7 km SW at Kopinang River	16.vi.2004	ND
USNM 148716	M	Guiana		Camacusa	03.vi.1982	H. Whitely

USNM 81781	ND	Guiana		Demerara	ND	O. Lugger
USNM 349121	F	Equador	Napo	Avila, Napo,	31.viii.1932	Professor F. Spillman
USNM 112449	F	Brasil	Pará	Diamantina Mountain	15.vii.1887	C. B. Riker
USNM 587617	F	Equador	Napo	Limoncocha	9.v.1964	H. M. Stevenson
USNM 120774 (tipo)	ND	Brasil	Pará	Diamantina, Diamantina Mountains, Near Santarem, E of Mouth of Rio Tapajos, Para, Brazil, South America	15.vii.1887	C. B. Riker
USNM 625288	M	Guiana		North side Acari Mountains	04.ix.1998	ND
USNM 586462	M	Guiana		North West, Baramita	19.ix.1997	ND
USNM 586461	F	Guiana		North West, Baramita	19.ix.1997	ND
USNM 637086	F	Guiana		Upper Takutu-Upper Essequibo: lower Rewa river	24.viii.2006	ND
USNM 39815	ND	Peru		Huallaga River, headwaters	15.iv.2009	M. A. Carriker
CMNH 98216	F	Brasil	Amazonas	Manacapuru, Rio Solimões	02.x.1923	Samuel M. Klages
CMNH 63860	F	Colômbia		Sautata, Rio Atrato	22.i.1918	M. A. Carriker Jr
CMNH 52813	M	Colômbia	Bolivar	Jaraquiel	07.iii.1913	M. A. Carriker Jr
CMNH 33798	F	Venezuela	Bolivar	RIO YURUAN	24.iii.1910	M. A. Carriker Jr
CMNH 33830	M	Venezuela	Bolivar	RIO YURUAN	30.iii.1910	M. A. Carriker Jr
CMNH 43751	M	Bolívia	Santa Cruz	Buena Vista (Rio Surutu)	08.vii.1910	STEINBACH, J.
CMNH 50870	M	Bolívia	Santa Cruz	Buena Vista (Rio Yapacani)	21.ix.1914	STEINBACH, J.
CMNH 60902	F	Guiana Francesa		SAUT TAMANOIR (FLEUVE MANA)	25.iv.1917	Samuel M. Klages
CMNH 15406	M	Guiana Francesa		PIED SAUT (FLEUVE OYAPOCK)	15.xii.1917	ND
CMNH 17188	F	Brasil	Amapá	RIO ARUCAUA (UPPER), TRIBUTARY OF MIDDLE RIO UACA	2.vii.1918	Samuel M. Klages
CMNH 72568	M	Brasil	Pará	SANTAREM (RIO TAPAJOS; RIGHT BANK)	6.v.1919	Samuel M. Klages
CMNH 74406	F	Brasil	Pará	COLONIA DO MOJUY (RIO CURUA)	22.x.1919	Samuel M. Klages
CMNH 75187	M	Brasil	Pará	VILA BRAGA (RIO TAPAJOS; LEFT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 76627	M	Brasil	Pará	MIRITITUBA (RIO TAPAJOS; RIGHT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 77688	M	Brasil	Pará	APACY (RIO TAPAJOS; LEFT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 77989	M	Brasil	Pará	AVEIROS (RIO TAPAJOS; RIGHT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 82681	F	Brasil	Pará	OBIDOS (RIO AMAZONAS; LEFT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 86446	F	Brasil	Amazonas	HYUTANAHAN (RIO PURUS; RIGHT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 91983	F	Brasil	Amazonas	NOVA OLINDA (RIO PURUS; LEFT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 92853	M	Brasil	Amazonas	ARIMA (RIO PURUS; RIGHT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 96755	M	Brasil	Amazonas	TONANTINS (RIO SOLIMÕES; LEFT BANK)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 142809		Equador	Napo	SAN JOSE NUEVO (BELOW)	ND	Samuel M. Klages
CMNH 170196		Peru	Loreto	YANAMONO	ND	Samuel M. Klages
CMNH 95237	M	Brasil	Amazonas	São Paulo de Olivença, rio Solimões right bank	05.ii.1923	Samuel M. Klages
CMNH 95343	F	Brasil	Amazonas	São Paulo de Olivença, rio Solimões right bank	13.ii.1923	Samuel M. Klages
CMNH 86842	F	Brasil	Amazonas	HYUTANAHAN (RIO PURUS; RIGHT BANK)	29.xii.1921	Samuel M. Klages
CMNH 86900	M	Brasil	Amazonas	HYUTANAHAN (RIO PURUS; RIGHT BANK)	31.xii.1921	Samuel M. Klages
CMNH 93176	F	Brasil	Amazonas	ARIMA (RIO PURUS; RIGHT BANK)	23.ix.1922	Samuel M. Klages
CMNH 93229	M	Brasil	Amazonas	ARIMA (RIO PURUS; RIGHT BANK)	23.ix.1923	Samuel M. Klages
CMNH 95398 (tipo)	F	Brasil	Amazonas	São Paulo de Olivença, Rio Solimões	15.ii.1923	Samuel M. Klages
CMNH 98216 (tipo)	F	Brasil	Amazonas	Manacapuru, Rio Solimões	22.x.1923	Samuel M. Klages
CMNH 76456 (tipo)	F	Brasil	Pará	Villa Braga, margem esquerda do baixo Tapajós	23.i.1920	Samuel M. Klages
AMNH 240683	M	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucayaly	30.ix.1927	Olalla y Hijos
AMNH 407238	F	Peru	Amazonas	Santiago, Mundung	20.xi.1928	Bassier

AMNH 820929	F im	Peru	Huanuco	Rio Llulla	22.vi.1969	J.S. Weske e J. Terborgh
AMNH 309600	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago Tefe, Amazonas	10.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 119	M	Peru	Ucayali	Boca rio Urubamba	25.x.1927	Olalla y Hijos
AMNH 240688	M	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucayaly	26.xii.1927	Olalla y Hijos
AMNH 407236	M	Peru	Ucayali	Boca rio Urubamba	03.x.1927	Olalla y Hijos
AMNH 239510	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	23.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 240684	M	Peru	Ucayali	Boca rio Urubamba	24.iv.1927	Olalla y Hijos
AMNH 309598	ND	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	14.vi.1928	Olalla y Hijos
AMNH 146345	F	Peru	Puno	La Pampa, SE Peru	7.x.1916	H. Watkins
AMNH 240681	M	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucaraly	26.xii.1927	Olalla y Hijos
AMNH 239517	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	13.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 282734	M	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago Sampaio, leste do Rio Madeira	7.vii.1930	Olalla Bros
AMNH 240686	M j	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucaraly	28.xi.1927	Ollala y Hijos
AMNH 239514	ND	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	02.ii.1928	Ollala y Hijos
AMNH 239508	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	17.i.1928	Ollala y Hijos
AMNH 239518	ND j	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	21.i.1928	Ollala y Hijos
AMNH 239513	ND	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	27.ii.1924	Ollala y Hijos
AMNH 501853	M	Brasil	Amazonas	Rio Madeira, Humaytha	12.ix.1906	W. Hoffmanns
AMNH 132777	ND	Peru	Puno	Rio Tavera (1600 ft)	23.v.1915	H. & C. Watkins
AMNH 146344	F	Peru	Puno	La Pampa, SE Peru	5.x.1916	H. & C. Watkins
AMNH 239511	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	27.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 239512	M j	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	27.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 23915	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	26.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 239516	ND j	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	01.iii.1928	Olalla y Hijos
AMNH	M j	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucayali	08.ii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 137851	F	Bolivia	Cochaba mba	Todos os Santos (1300 ft). Prov. Cochabamba	23.vii.1915	Miller & Boyle
AMNH 309606	F	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	10.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 240687	ND	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucayali	12.xii.1927	Olalla y Hijos
AMNH 309596	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	16.vi.1928	Olalla y Hijos
AMNH 240682	M	Peru	Ucayali	Sta Rosa, Alto Ucayali	26.xii.1927	Olalla y Hijos
AMNH 309609	ND j	Brasil	Amazonas	Santo Isidoro, Tefe	3.viii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309599	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	13.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309605	ND	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	12.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309604	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	24.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309603	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	13.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 240685	ND	Peru	Ucayali	Boca rio Urubamba	24.x.1927	Olalla y Hijos
AMNH 309608	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	16.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 28738	M	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago sampoio	12.vii.1920	Olalla Y Hijos
AMNH 309597	M	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	10.vii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309601	ND j	Brasil	Amazonas	Boca Lago, Tefe, Amazonas	13.i.1928	Olalla y Hijos
AMNH 238531	ND	Peru	Loreto	Sarayacu, Ucayali	25.iv.1927	Olalla y Hijos
AMNH 239509	M	Peru	Ucayali	Lagarto, Alto Ucayali	21.i.1928	Olalla y Hijos
AMNH 309607	M	Brasil	Amazonas	Santo Isidoro, Tefe	04.viii.1928	Olalla y Hijos
AMNH 501859	M	Brasil	Amazonas	Tefe, rio Solimoes	04.vi.1906	W. Hoffmanns
AMNH 501860	F im	Brasil	Amazonas	Tefe, rio Solimoes	04.vi.1907	W. Hoffmanns
AMNH 501861	ND j	Brasil	Amazonas	Tefe, rio Solimoes	04.vi.1908	W. Hoffmanns

AMNH 250902	M j	Brasil	Amazonas	Rio Madeira (margem direita), Borba	28.iv.1930	Olalla
AMNH 128042	F	Brasil	Mato Grosso	Rio Roosevelt (expedição Theodore Roosevelt)	03.iii.1914	George K. Cherrie
AMNH 282733	M	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago Sampaio, Rio Madeira	02.vii.1930	Olalla
AMNH 232735	M	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago Sampaio, Rio Madeira	07.vii.1930	Olalla
AMNH 282736	M	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago Sampaio, Rio Madeira	08.vii.1930	Olalla
AMNH 282737	M j	Brasil	Amazonas	Rosarinho, Lago Sampaio, Rio Madeira	10.vii.1930	Olalla
AMNH 278254	M	Brasil	Amazonas	Vila Bella Imperatriz, boca do rio Andirá, r. Amazonas, margem sul	05.x.1930	Olalla
AMNH 501858	F	Brasil	Rondônia	Calama, Rio Machados(= rio ji-Paraná) (confl. of rio Madeira)	19.viii.1907	W. Hoffmanns
AMNH 501857	F	Brasil	Rondônia	Calama, Rio Machados(= rio ji-Paraná) (confl. of rio Madeira)	06.viii.1907	W. Hoffmanns
AMNH 501856	M	Brasil	Rondônia	Calama, Rio Machados(= rio ji-Paraná) (confl. of rio Madeira)	06.viii.1907	W. Hoffmanns
AMNH 501855	M	Brasil	Rondônia	Calama, Rio Machados(= rio ji-Paraná) (confl. of rio Madeira)	07.viii.1907	W. Hoffmanns
AMNH 501854	M	Brasil	Rondônia	Calama, Rio Machados(= rio ji-Paraná) (confl. of rio Madeira)	19.viii.1907	W. Hoffmanns
AMNH 287681	F	Brasil	Pará	Caxiricatuba, rio Tapajos (margem direita)	26.v.1931	A. M. Olalla
AMNH 287676	M	Brasil	Pará	Aramanay, Rio Tapajoz	09.iv.1931	A. M. Olalla
AMNH 287679	M	Brasil	Pará	Caxiricatuba, rio Tapajos	13.v.1931	A. M. Olalla
AMNH 287677	M	Brasil	Pará	Piquiatuba, rio Tapajos	26.v.1931	A. M. Olalla
AMNH 287678	M	Brasil	Pará	Caxiricatuba, rio Tapajos	11.v.1931	A. M. Olalla
AMNH 287680	F	Brasil	Pará	Caxiricatuba, rio Tapajos	15.v.1931	A. M. Olalla
AMNH 501847	M	Guiana foto 3374 nikon 104	Mazaruni-Potaro	Camacusa	29.ix.1881	H. Whitely
AMNH 176943	F	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	22.x.1922	H. Lang
AMNH 806171	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Arimu	05.iv.1909	O. Will Beebe
AMNH 806170	F	Guiana	East Demerara	georgetown	04.vii.1916	C. W. Beebe
AMNH 806168	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kartabu	27.x.1920	C. W. Beebe
AMNH 128823	M	Brasil	Para	Col. do Veado, Óbidos	16.ii.1912	F. Lima
AMNH 128824	F	Brasil	Para	Col. do Veado, Óbidos	02.i.1912	Snethlage
AMNH 284566	F	Brasil	Para	Faro, rio Jamundá, Castanhal. Rio Amazonas margem norte	03.i.1931	Olalla Bros
AMNH 284567	F	Brasil	Para	Faro, rio Jamundá, Castanhal. Rio Amazonas margem norte	03.i.1931	Olalla Bros
AMNH 284568	F	Brasil	Para	Faro, rio Jamundá, Castanhal. Rio Amazonas margem norte	08.i.1931	Olalla Bros
AMNH 284569	M	Brasil	Para	Faro, rio Jamundá, São Jose. Rio Amazonas margem norte	15.i.1931	Olalla Bros
AMNH 806169	M j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	1.iv.1916	C. W. Beebe
AMNH 176939	M j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	19.i.1923	H. Lang
AMNH 176941	F	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	19.i.1923	H. Lang
AMNH 176945	F j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	22.x.1922	H. Lang
AMNH 176940	M j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	27.i.1923	H. Lang
AMNH 76942	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	02.ii.1923	H. Lang
AMNH 176944	F j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	22.x.1922	H. Lang
AMNH 176946	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Meamu mouth	05.i.1923	H. Whitely
AMNH 501849	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	20.iv.1882	H. Whitely

AMNH 501848	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	21.iii.1882	H. Whitely
AMNH 501850	F	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	10.iv.1882	H. Whitely
AMNH 501850	F	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	28.iii.1882	H. Whitely
AMNH 501846	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Kamakusa	19.ix.1885	H. Whitely
AMNH 126056	F	Guiana	Mazaruni-Potaro	Potaro Landing	12.viii.1913	Miller & Iglseider
AMNH 126058	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Tumatumari, Potaro river	20.vii.1913	Miller & Iglseider
AMNH 126057	M	Guiana	Mazaruni-Potaro	Potaro Landing	12.viii.1913	Miller & Iglseider
AMNH 126059	M j	Guiana	Mazaruni-Potaro	Lagarto, Alto Ucayali	20.vii.1913	Miller & Iglseider
AMNH 233957	M	Guiana Francesa	Saut	Tamanoir, Mana river	18.v.1917	S. M. Klages
AMNH 501852	ND	Guiana Francesa		Cayenne	ND	Riocour
AMNH 233959	F	Guiana Francesa	Saut	Tamanoir, Mana river	12.vii.1917	S. M. Klages
AMNH 233956	M	Guiana Francesa	Saut	Tamanoir, Mana river	19.v.1917	S. M. Klages
AMNH 233958	M	Guiana Francesa	Saut	Tamanoir, Mana river	02.vi.1917	S. M. Klages
AMNH 29557	ND	Guiana Francesa		Cayenne	ND	Laurence
AMNH 256579	F	Ecuador	Napo	Boca Lagarto, Cocha	06.i.1926	Olalla y Hijos
AMNH 256578	F	Ecuador	Napo	Boca Lagarto, Cocha	22.i.1921	Olalla y Hijos
AMNH 256587	F	Ecuador	Pastaza	Boca Rio curaray	05.xi.1925	Olalla y Hijos
AMNH 256586	M	Ecuador	Pastaza	Boca Rio curaray	26.xii.1925	Olalla y Hijos
AMNH 232523	F	Peru	Loreto	Apa Yacu, rio Amazonas	26.xii.1925	Olalla y Hijos
AMNH 232524	F	Peru	Loreto	Apa Yacu, rio Amazonas	22.i.1927	Olalla y Hijos
AMNH 232522	M j	Peru	Loreto	Puerto indiana, R. Amazonas	21.viii.1926	Olalla y Hijos
AMNH 232521	F	Peru	Loreto	Puerto indiana, R. Amazonas	19.viii.1927	Olalla y Hijos
AMNH 116915	M	Colômbia	Caquetá	Florência, Caquetá	02.vii.1912	Miller
AMNH 116914	M	Colômbia	Caquetá	Florência, Caquetá	02.vii.1912	Miller
AMNH 116916	M	Colômbia	Caquetá	Florência, Caquetá	30.vi.1912	Miller
AMNH 235026	M	Peru	Junín	Rio Seco, w of Moyobamba	ND	H. Watkins
AMNH 235027	M	Peru	Junín	Rio Seco, w of Moyobamba	ND	H. Watkins
AMNH 235028	ND	Peru	Junín	Rio Seco, w of Moyobamba	ND	H. Watkins
AMNH 235030	M	Peru	Junín	Rio Seco, w of Moyobamba	ND	H. Watkins
AMNH 408440	M	Ecuador	Morona-Santiago	Colimba, 1600m	08.i.1939	Leopoldo Gomez
AMNH 408438	M	Ecuador	Morona-Santiago	Cutucu, Oriente, 1600 m	5.ii.1940	Leopoldo Gomez
AMNH 179657	F	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	01.ii.1923	Olalla & sons
AMNH 408442	F	Ecuador	Morona-Santiago	Colimba, 1600m	11.xii.1939	Leopoldo Gomez
AMNH 408441	M	Ecuador	Morona-Santiago	Colimba, 1600m	06.vi.1939	Leopoldo Gomez
AMNH 501862	ND	Ecuador	Napo	Napo	1896	Pon Petin
AMNH 235029	M	Peru	Junín	Rio Seco, w of Moyobamba	18.vii.1925	H. Watkins
AMNH 408439	M	Ecuador	Morona-Santiago	Cutucu, Oriente, 1600 m	08.iii.1940	Leopoldo Gomez
AMNH 179656	F	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	01.ii.1923	Olalla & sons
AMNH 179652	M	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	01.ii.1923	Olalla & sons
AMNH 179654	M	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	04.ii.1923	Olalla & sons

AMNH 1796553	M	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	03.ii.1923	Olalla & sons
AMNH 183626	F	Ecuador	Napo	Rio Sun, Abajo	09.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 183625	M	Ecuador	Napo	Rio Sun, Abajo	09.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 183630	M	Ecuador	Napo	San Jose, abajo	09.iv.1924	Olalla & sons
AMNH 183632	F	Ecuador	Napo	San Jose, abajo	30.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 183632	F	Ecuador	Napo	San Jose, abajo	06.iv.1924	Olalla & sons
AMNH 435119	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Tatu	31.v.1929	Olalla & sons
AMNH 311266	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Jucabi	10.iv.1929	Olalla & sons
AMNH 311264	M	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Mt Curycuryari, 2000 m	20.viii.1929	Olalla & sons
AMNH 313288	M	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Cacao Pereira	27.i.1930	Olalla & sons
AMNH 312517	ND	Brasil	Amazonas	Rio Negro, igarapé Cacao Pereira	07.xii.1929	Olalla & sons
AMNH 311267	M	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Iucaí	11.viii.1929	Olalla & sons
AMNH 311265	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Mt Curycuryari, 900 m	30.viii.1929	Olalla & sons
AMNH 276330	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Tatu	19.ix.1928	Olalla & sons
AMNH 435120	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Tatu	08.vi.1929	Olalla & sons
AMNH 435122	ND	Brasil	Amazonas	Tahuapunto, Rio Uaupes, margem esquerda	19.vii.1929	Olalla & sons
AMNH 435121	F	Brasil	Amazonas	Tahuapunto, Rio Uaupes, margem esquerda	11.vii.1929	Olalla & sons
AMNH 311268	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro, Yaunari	20.ix.1929	Olalla & sons
AMNH 312516	F	Brasil	Amazonas	Rio Negro Igarapé Cacao pereira	07.xii.1929	Olalla & sons
AMNH 312515	M	Brasil	Amazonas	Rio Negro Igarapé Cacao pereira	06.xii.1929	Olalla & sons
AMNH 156374	ND	Ecuador	Pastaza	Sarayacu, Ucayali	vi.1880	C. Buckley
AMNH 130107	M	Ecuador	Zamora-Chinchipe	Zamora, província de Loja	25.x.1913	Olalla & sons
AMNH 183631	F	Ecuador	Napo	San Jose, abajo	29.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 183629	M	Ecuador	Napo	San Jose, abajo	06.iv.1924	Olalla & sons
AMNH 183627	F	Ecuador	Napo	Rio Suno, abajo	13.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 183628	F	Ecuador	Napo	Rio Suno, abajo	15.iii.1924	Olalla & sons
AMNH 179655	F	Ecuador	Napo	Rio Suno, above Avilla	01.ii.1923	Wm. B. Richardson
AMNH 130106	M	Ecuador	Zamora-Chinchipe	Zamora, província de Loja	25.x.1913	ND
AMNH 284565 (tipo)	ND	Brasil	Amazonas	Faro (Castanhal), Rio Jamundá, margem Norte do rio Amazonas	03.i.1931	Olalla
AMNH 28044 (tipo)	ND	Venezuela	Bolívar	Rio Caruai, prox. Mt. Ptari-Tepui Gran-Sabana	28.viii.1944	Ramon Urbano
FMNH 544209	F	Brasil	Rondônia	Rio Anari, Pedra Branca	18.ii.1988	Leopoldo da Silva e D. F. Stotz
FMNH 293039	M	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	02.iii.1971	Kjell von Sneider
FMNH 293040	M	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	26.ii.1971	Kjell von Sneider
FMNH 252183	M	Peru	Madre de Dios	Boca do rio Inambari	30.ix.1958	E. R. Blake
FMNH 252186	M	Peru	Madre de Dios	Boca do rio Inambari	01.x.1958	E. R. Blake
FMNH 398294	M	Peru	Madre de Dios	Quebrada Aguas Calientes, 2.75 km E Shintuya, Alto Madre de Dios	26.viii.1999	C. Albuja
FMNH 252179	M	Peru	Madre de Dios	Boca do rio Colorado	07.x.1958	E. R. Blake
FMNH 295836	F	Brasil	Amapá	Igarapé Novo, Afl do Igarapé Amazonas, afl. do rio Iratapuru	11.ix.1959	M. Moreira
FMNH 120398	F	Guiana		E Berbice-Corentyne Itabu Creek Head, Boundary Camp	28.ix.1938	E. R. Blake
FMNH 262374	M	Suriname	Marowijne	Paloemeu Airstrip, Tapanahoni River	24.iv.1961	Harry A. Beatty
FMNH 293041	F	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	11.iii.1971	Kjell von Sneider
FMNH 180856	F	Bolívia	Santa Cruz	Rio Surutu	11.viii.1938	Fr. Steinbach

FMNH 183899	M	Brasil	Amazonas	Santo Antônio, rio Eiru	03.x.1936	Olalla
FMNH 457533	F	Brasil	Amazonas	Mun. Maraã, Lago Cumapi	29.vii.2007	Exp. Ornitologia
FMNH 293037	M	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	16.iii.1971	Kjell von Sneidern
FMNH 32434	M	Guiana	ND	Essequibo river	iii.1889	ND
FMNH 99621	M	Ecuador	Napo-Pastaza	Misagualli	1935-1937	E. Loche
FMNH 120399	F	Guiana	E Berbice-Corentyne	Itabu Creek Head, Boundary Camp	29.ix.1938	E. R. Blake
FMNH 66353	M	Guiana	ND	Kamarang river	22.xii.1885	H. Whitely jr.
FMNH 252180	F	Peru	Madre de Dios	Collpa, rio Tambopata	04.ix.1958	E. R. Blake
FMNH 344208	M	Brasil	Rondônia	Rio Anari, Pedra Branca	27.ii.1988	Leopoldo da Silva e D. F. Stotz
FMNH 180855	M	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Ichilo	28.i.1926	J. Steinbach
FMNH 252182	F im	Peru	Madre de Dios	Boca do rio Colorado	09.x.1958	E. R. Blake
FMNH 66352	M	Guiana	ND	Kamarang river	15.xii.1885	H. Whitely jr.
FMNH 56894	F	Guiana	ND	Kamarang river	10.x.1885	H. Whitely jr.
FMNH 260611	ND	Suriname	Nickerie	Kaiserberg Airstrip, Zuid River	14.xi.1960	Harry A. Beatty
FMNH 373642	M	Guiana		W Demerara-Essequibo Coast, Tapakuma-Pomeroon Rd	31.iii.1970	Clement
FMNH 260612	M im	Suriname	Nickerie	Kaiserberg Airstrip, Zuid River	14xi.1960	Harry A. Beatty
FMNH 249514	F	Peru	Loreto	Alto Amazonas, San Lorenzo	22.iv.1957	C. Kalinowski
FMNH 247288	F	Peru	Loreto	Nauta, rio Samira, Santa Elena	11.xii.1956	C. Kalinowski
FMNH 50173	F	Peru	San Martín	Moyobamba	23.vii.1912	Anderson
FMNH 295835	F	Brasil	Amapá	Areia Vermelha, Rio Araguari	14.ix.1963	M. M. Moreira
FMNH 252178	M	Peru	Madre de Dios	Boca de rio Piedras	20.ix.1958	E.R. Blake
FMNH 310810	M	Peru	Madre de Dios	Cerro de Pantiacolla, , E slope at base, 5 km ENE Shintuya	17.vii.1980	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 293036	F	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	05.iii.1971	Kjell von Sneidern
FMNH 252185	F	Peru	Madre de Dios	Boca de rio Piedras	20.ix.1958	E.R. Blake
FMNH 183898	M	Brasil	Amazonas	E do Amazonas, r. Solimões, Codajás	30.viii.1935	A. M. Olalla
FMNH 63193	M	Brasil	Amazonas	Mun. Maraã, Lago Cumapi	30.vii.2007	Exp. Ornitologia
FMNH 293038	F	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	12.iii.1971	Kjell von Sneidern
FMNH 287427	F	Colômbia	Putumayo	San Antonio Guamuez	23.xii.1969	Kjell von Sneidern
FMNH 252184	F	Peru	Madre de Dios	Boca do rio Colorado	10.x.1958	E. R. Blake
FMNH 185283	M	Ecuador	Oriente	Mongoyoco	14.vi.1944	ND
FMNH 249513	M	Peru	Loreto	Alto Amazonas, San Lorenzo	22.iv.1957	C. Kalinowski
FMNH 180857	M	Bolívia	Santa Cruz	Buenavista, Ichilo	28.i.1926	J. Steinbach
FMNH 293035	M	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	17.iii.1971	Kjell von Sneidern
FMNH 287428	F	Colômbia	Putumayo	San Antonio Guamuez	23.xii.1969	Kjell von Sneidern
FMNH 433720	F	Peru	Madre de Dios	Moskitania, 13.4 km NNW Atalaya, I bank Alto Madre de Dios	24.ix.2001	ND
FMNH 180858	M	Bolívia	Santa Cruz	Rio Yapacani	22.xii.1936	Fr. Steinbach
FMNH 293034	M	Colômbia	Putumayo	Estacion de Bombeo Guamuez	03.iii.1971	Kjell von Sneidern
IAVH 11074	F	Colômbia	Caquetá	Mpio Solano, PNN Snia del Chiribiquete. Sector sur-oriental. Rio Messay. LaTaguita. Bosque de tierra firme	03.ii.2000	M. Alvarez
IAVH 11090	M	Colômbia	Caquetá	Mpio Solano, PNN Snia del Chiribiquete. Sector sur-oriental. Rio Messay. LaTaguita. Bosque de tierra firme	04.ii.2000	M. Alvarez

USNMSM 12106	F	Peru	Loreto	Capamento el Fuerte (Cerros de Orellana) 500 p	18.vi.1988	Pedro Hocking
USNMSM 88616	ND	Peru	Amazonas	Rio Cenepa-Rio Comaina drainage	1978	Rojas Chavez
USNMSM 26790	F	Peru	San Martín	San Martín, la banda del Schilcayo, se del progreso rio Cachiayacus	23.iii.2004	Karen Eckhardt
USNMSM 14284	M	Peru	Madre de Dios	Tambopata, reserva Cusco-Amazonas, 15 km NE de Porto Maldonado	17.vi.1989	Gabriel Ballon
USNMSM 14282	ND	Peru	Madre de Dios	Tambopata, reserva Cusco-Amazonas, 15 km NE de Porto Maldonado	21.vi.1989	Donna Schmitt
USNMSM 14560	M	Peru	Ucayali	w. bank rio Shesha, 65 km ENE Pucallpa	28.vi.1987	G. Servat
USNMSM 16011	F	Peru	Loreto	180 km NE Iquitos, interseccion del rio Napo por ele rio Sucusari	04.vi.1992	Gabriel Ballon
USNMSM 11773	ND	Peru	Ucayali	lado SE Cerro Bheigo, 65 km NE Pucallpa	15.vii.1987	Gabriel Ballon
USNMSM 14998	F	Peru	Madre de Dios	Rio Manu, Zona reservada del Parque Nacional del Manu	06.x.1990	G. Servat
USNMSM 14283	F	Peru	Madre de Dios	Tambopata, reserva Cusco-Amazonas, 15 km NE de Porto Maldonado	28.vi.1989	Gabriel Ballon
USNMSM 14293	F	Peru	Madre de Dios	Tambopata, reserva Cusco-Amazonas, 15 km NE de Porto Maldonado	ND	C. Fot
USNMSM 3776	M	Peru	Huanuco	Sargento Lores	04.xi.1947	José M. Shunke
USNMSM 12105	M	Peru	Loreto	Capamento el Fuerte (Cerros de Orellana) 500 p	18.vi.1988	Pedro Hocking
MNHN (tipo)	ND	Bolivia	Cochabamba	Yuracares	ND	ND
BNHM 1858.2.4.42 (tipo)	ND	Equador		Rio Napo	ND	ND

Tabela 2: lista de todas de todas as gravações analisadas dos espécimes do complexo *Cyphorhinus arada*. Sendo XC= site xenocanto da América, ML= biblioteca de sons naturais Macaulay, da Universidade Cornell, Ithaca, NY e USP= arquivo sonoro da seção de aves do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Biblioteca de sons e N°	País	Estado	Localidade	Data	Autor
XC 72499	Equador	Napo	Wildsumaco, 5km NW Guagua Sumaco, Napo	26.i.2011	Andrew Spencer
XC 72714	Equador	Napo	Wildsumaco, 5km NW Guagua Sumaco, Napo	27.i.2011	Andrew Spencer
XC 73490	Brasil	ND	ND	17.iv.2009	Joseph Tobias and Nathalie Seddon
XC 73491	Bolívia	Pando	Los Indios	17.x.2005	Joseph Tobias and Nathalie Seddon
XC 76003	Peru	Tambopata	Explorer's Inn	10.iv.2011	Andrew Spencer
XC 77018	Equador	Orellana	Yasuní Research Station, Parque Nacional Yasuní	11.i.2011	Taylor Brooks
XC 86610	Equador	Orellana	Sacha Lodge, Rio Napo	03.viii.2006	Daniel Lane
XC 79520	Equador	ND	Macas	27.ix.2009	Galo Real
XC 191	Peru	Tambopata	Sachavacayoc Lodge	11.x.2003	Bob Planqué
XC 2539	Bolívia	Cochabamba	Sajta	30.xi.1994	Sjoerd Mayer
XC 2549	Bolívia	Cochabamba	Sajta	30.xi.1994	Sjoerd Mayer
XC 6102	Suriname	Muskita krikri	Arapahu	03.vi.2005	Otte Ottema
XC 6181	Venezuela	Bolívar	Rio Grande, Sierra de Imataca	19.iv.1984	Chris Parrish
XC 9111	Venezuela	Bolívar	San Miguel de Betania, north of Las Claritas	12.vii.1994	Allen T. Chartier
XC 9333	Equador	Napo	El Para, east of Archidona	29.viii.2005	Nick Athanas
XC 13735	Brasil	Amazonas	Fazenda Esteio, norte de Manaus	16.v.2007	Pudim
XC 14940	Brasil	Pará	Pousada Rio Azul	04.vii.2007	Bradley Davis
XC 15515	Suriname	ND	Brownsberg	17.ix.2007	Otte Ottema
XC 18255	Brasil	Mato Grosso	Cristalino Jungle Lodge	vii.2007	Eduardo Patrial
XC 22812	Peru	Madre de Dios	Pantiacolla Lodge, Manu,	19.viii.2008	David Geale
XC 27904	Venezuela	Bolívar	La Escalera, Sierra de Lema	xii.2006	David Edwards
XC 33910	Peru	Madre de Dios	Manu Wildlife Centre	10.vii.2008	F. Schmitt
XC 39725	Peru	Madre de Dios	ARCC	29.vii.2009	David Geale
XC 39726	Peru	Madre de Dios	Pantiacolla Lodge, Manu	12.viii.2009	David Geale
XC 39960	Brasil	Mato Grosso	Cristalino Jungle Lodge	06.x.2009	Andrew Spencer
XC 43167	Venezuela	ND	Sierra de Imataca	x.2008	Joe Klaiber
XC 43168	Venezuela	ND	Sierra de Imataca	x.2009	Joe Klaiber
XC 43170	Venezuela	ND	Sierra de Imataca	x.2010	Joe Klaiber
XC 44122	Guiana Francesa	ND	Mana, piste ONF Dardanelles	17.iv.2009	Alexandre Renaudier
XC 54717	Guiana Francesa	ND	Bagne des Ananmites - Montsinery-Tonnegrade	06.v.2010	Patrick INGREMEAU
XC 63357	Peru	Madre de Dios	Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park	30.ix.2001	Joseph Tobias and Nathalie Seddon
XC 63358	Peru	Madre de Dios	Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park	06.ix.2001	Joseph Tobias and Nathalie Seddon
XC 64995	Guiana Francesa	ND	Mont Itoupé	03.x.2010	Alexandre Renaudier
XC 65012	Guiana Francesa	ND	Mont Itoupé	03.x.2011	Alexandre Renaudier
XC 70161	Equador	ND	Yasuní Research Station, Parque Nacional Yasuní, Orellana	11.i.2011	Andrew Spencer
ML 8893	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; Hill Forest	04.v.1964	Schwartz, Paul A
ML 8894	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; Hill Forest	04.v.1964	Schwartz, Paul A
ML 8895	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; Hill Forest	04.v.1964	Schwartz, Paul A

ML 8896	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; Hill Forest	04.v.1964	Schwartz, Paul A
ML 8897	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 8898	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 8899	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 9000	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 9001	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 9002	Venezuela	Bolívar	Near El Palmar; River Road Forest	05.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 11568	Suriname	ND	Brownsberg Preserve	11.xi.1979	Davis, Thomas H
ML 11594	Suriname	ND	Brownsberg Preserve	14.xi.1979	Davis, Thomas H
ML 12849	Peru	Madre de Dios	35.0 km W of PUERTO MALDONADO TAMBOPATA RES.	15.vi.1977	Parker, Theodore A
ML 13658	Peru	Madre de Dios	35.0 km W of PUERTO MALDONADO TAMBOPATA RES.	24.vii.1979	Parker, Theodore A
ML 17513	Peru	Amazonas	Huampami; On Rio Cenepa	06.viii.1978	Parker, Theodore A
ML 18133	Peru	Madre de Dios	30.0 km S of Puerto Maldonado	12.xi.1979	Palmer, Mary
ML 24274	Peru	Madre de Dios	SW of Puerto Maldonado; Tambopata Reserve	25.x.1981	Parker, Theodore A
ML 24305	Peru	Madre de Dios	30.0 km SW of Puerto Maldonado; Tambopata Reserve	29.ix.1971	Parker, Theodore A
ML 25382	Suriname	ND	Foengoe Island	15.xi.1980	Davis, Thomas H
ML 25383	Suriname	ND	Foengoe Island	15.xi.1980	Davis, Thomas H
ML 25384	Suriname	ND	Foengoe Island	15.xi.1980	Davis, Thomas H
ML 25385	Suriname	ND	Foengoe Island	15.xi.1980	Davis, Thomas H
ML 25386	Suriname	ND	Foengoe Island	15.xi.1980	Davis, Thomas H
ML 25507	Suriname	ND	Brownsberg	22.ii.1981	Davis, Thomas H
ML 25515	Suriname	ND	Brownsberg	24.ii.1981	Davis, Thomas H
ML 26108	Suriname	ND	Brownsberg	09.xi.1981	Davis, Thomas H
ML 28484	Ecuador	Pichincha	Santo Domingo de los Colorados; Tinalandia, SE of Santo Domingo	27.ii.1981	van den Berg, Arnoud B
ML 28512	Ecuador	Pichincha	Santo Domingo de los Colorados; Tinalandia, SE of Santo Domingo	2.iii.1981	van den Berg, Arnoud B
ML 28625	Ecuador	Napo	Amazonia; Limoncocha; Rio Napo E of Coca	15.ii.1981	van den Berg, Arnoud B
ML 29003	Peru	Madre de Dios	Rio Tambopata; Pto.Maldonado; Explorer's Inn	03.ix.1980	van den Berg, Arnoud B
ML 29107	Peru	Loreto	north bank Rio Napo; Quebrada; Sucusari	19.v.1982	Parker, Theodore A
ML 29547	Peru	Madre de Dios	Cocha Cashu; Manu National Park	18.viii.1982	Parker, Theodore A
ML 29734	Peru	Madre de Dios	Cocha Cashu; Manu National Park	27.viii.1982	Parker, Theodore A
ML 31075	Suriname	ND	Brownsberg	9.xi.1982	Davis, Thomas H
ML 32026	Peru	Madre de Dios	35.0 km SW of Puerto Maldonado; Tambopata Reserve	12.viii.1983	Parker, Theodore A
ML 33786	Peru	Loreto	N of Sucusari Camp, North Bank Rio Napo	19.ii.1984	Parker, Theodore A
ML34980	Brasil	Amazonas	75.0 km N of Manaus	8.xi.1984	Bierregaard, Richard O
ML 35211	Peru	Madre de Dios	35.0 km SW of Puerto Maldonado; Tambopata Reserve	13.viii.1985	Kibler, Lewis F
ML 39358	Brasil	Amazonas	70.0 km N of Manaus	5.v.1987	Bierregaard, Richard O
ML 41021	Brasil	Amazonas	N of Manaus; Balbina Dam	29.xi.1987	Bierregaard, Richard O
ML 41084	Brasil	Amazonas	N of Manaus; Balbina Dam	27.xi.1987	Bierregaard, Richard O
ML 44282	Venezuela	ND	66.5 km S of Eldorado	8.i.1989	MacDonald, J. Duncan
ML134236	Guiana	Potaro-Siparuni	7.0 km SW of Kopinang	23.vii.2004	O'Shea, Brian J
ML 44439	Brasil	La Paz	"Pauhil" or "Paujil"	17.viii.1989	Parker, Theodore A
ML 48675	Brasil	Amazonas	50.0 km N of Manaus; ZF-2 base of tower	14.xi.1989	Cohn-Haft, Mario
ML 48676	Brasil	Amazonas	50.0 km N of Manaus; ZF-2 base of tower	14.xi.1990	Cohn-Haft, Mario
ML 49315	Venezuela	ND	10.0 km E of Rio Grande	17.viii.1989	Duncan, Charles D
ML 49316	Venezuela	ND	10.0 km E of Rio Grande	17.viii.1989	Duncan, Charles D

ML 49508	Venezuela	ND	2.0 km W of kilometro 73	27.viii.1989	Duncan, Charles D
ML 52403	Bolivia	La Paz	Alto Rio Madidi Camp	23.v.1990	Parker, Theodore A
ML 54380	Guiana	ND	E bank Barriam River, alonga Washikura River	21.iii.2002	Robbins, Mark B
ML 60901	Venezuela	ND	E of El Palmar; Rio Grande River Trail	31.i.1992	Macaulay, Linda R
ML 61106	Venezuela	ND	Bolivar; Las Claritas (hotel at Henry's Place)	8.ii.1992	Macaulay, Linda R
ML 67023	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	4.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67024	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	4.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67025	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	4.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67026	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	4.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67027	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67028	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67029	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67030	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67031	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67032	Venezuela	ND	near El Palmar (Hill forest)	5.v.1961	Schwartz, Paul A
ML 67033	Venezuela	ND	Rio Grande; El Palmar	6.v.1966	Schwartz, Paul A
ML 67034	Venezuela	ND	Rio Grande; El Palmar	6.vi.1965	Schwartz, Paul A
ML 67035	Venezuela	ND	Rio Grande; El Palmar	17.vi.1965	Schwartz, Paul A
ML 67036	Venezuela	ND	Rio Grande; El Palmar	18.vi.1965	Schwartz, Paul A
ML 67037	Venezuela	ND	Rio Grande; El Palmar	25.vi.1965	Schwartz, Paul A
ML 67038	Venezuela	ND	Rio Grande; 500 m E. of river; El Palmar	13.v.1966	Schwartz, Paul A
ML 67039	Venezuela	ND	Rio Grande; 500 m E. of river; El Palmar	16.v.1966	Schwartz, Paul A
ML 67040	Venezuela	ND	Rio Grande; 500 m E. of river & 800 m to north; El Palmar	17.v.1966	Schwartz, Paul A
ML 67041	Venezuela	ND	Rio Grande; km 12; El Palmar	8.iii.1968	Schwartz, Paul A
ML 67042	Venezuela	ND	2.0 km N of km 9.5; Rio Grande; El Palmar	29.v.1968	Schwartz, Paul A
ML 67043	Venezuela	ND	1.0 km N of km 9.5; Rio Grande; El Palmar	4.vii.1968	Schwartz, Paul A
ML 73740	Ecuador	Morona-Santiago	5.0 km SW of Taisha	15.viii.1990	Robbins, Mark B
ML 74991	Peru	Madre de Dios	Collpa de Guacamayos, Rio Tambopata	13.vii.1994	Marantz, Curtis A
ML 75040	Peru	Madre de Dios	Collpa de Guacamayos, Rio Tambopata	14.vii.1994	Marantz, Curtis A
ML 75041	Peru	Madre de Dios	Collpa de Guacamayos, Rio Tambopata	14.vii.1994	Marantz, Curtis A
ML 79785	Ecuador	Zamora-Chinchipe	Cordillera del Condor; Miazhi	26.vii.1993	Parker, Theodore A
ML 85788	Guiana	Cuyuni-Mazaruni	15.0 km S of Kako River, E Bank Waruma River	11.xi.1994	Robbins, Mark B
ML88564	Brasil	Mato Grosso	W of Rio Cristalino, Reserva Ecologica Cristalino	23.x.1997	Marantz, Curtis A
ML 89014	Brasil	Mato Grosso	W of Rio Cristalino, Reserva Ecologica Cristalino	10.xii.1997	Marantz, Curtis A
ML 98604	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Rewa River	18.xi.1997	Finch, Davis W
ML 98701	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	right bank of Kwitaro River	9.xi.1998	Finch, Davis W
ML 103943	Peru	Madre de Dios	Pantiacolla	17.vi.1980	Fitzpatrick, John W
ML 110443	Bolivia	La Paz	Serrania Tequeje near Rio Undumo	29.iii.2000	Hennessey, A. Bennett
ML 110526	Bolivia	La Paz	Serrania Tequeje near Rio Undumo	10.iv.2000	Hennessey, A. Bennett
ML 112246	Venezuela	ND	18.0 km N of Las Claritas ("Kilometro 85")	3.ix.1990	Duncan, Charles D
ML 112249	Venezuela	ND	18.0 km N of Las Claritas ("Kilometro 85")	3.ix.1990	Duncan, Charles D
ML 112250	Venezuela	ND	18.0 km N of Las Claritas ("Kilometro 85")	3.ix.1990	Duncan, Charles D
ML 113170	Brasil	Amazonas	rt. bank Rio Negro, 12 km SE Sao Gabriel da Cachoeira	20.xii.1998	Marantz, Curtis A
ML 113171	Brasil	Amazonas	rt. bank Rio Negro, 12 km SE Sao Gabriel da Cachoeira	20.xii.1998	Marantz, Curtis A
ML 115738	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Upper Takutu-Upper Essequibo	16.iv.2001	Finch, Davis W

ML 115745	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Upper Takutu-Upper Essequibo	17.vi.2001	Finch, Davis W
ML 117074	Brasil	Pará	Comunidade Jenipapo	17.i.1997	Marantz, Curtis A
ML 121785	Bolívia	La Paz	Puesto Heath; Madidi NP	14.xii.2001	Hennessey, A. Bennett
ML 126971	Bolívia	La Paz	Puesto Ganadero; Madidi NP	26.ix.2004	Hennessey, A. Bennett
ML 131026	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Upper Takutu-Upper Essequibo	24.viii.1998	Robbins, Mark B
ML 131040	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Sipu River	26.viii.1998	Robbins, Mark B
ML 132336	Peru	Madre de Dios	CICRA; Los Amigos field station	7.xi.2004	Andersen, Michael J
ML 134386	Guiana	Upper Takutu-Upper Essequibo	Sipu River	06.x.2006	O'Shea, Brian J
ML 144521	Guiana	ND	Iwokrama Reserve, ca. 72 river km SE Kurupukari, W bank Essequibo River	22.iii.1997	Robbins, Mark B
ML 144618	Guiana	ND	Baramita	19.ix.1997	Robbins, Mark B
ML 144653	Guiana	ND	Baramita	25.ix.1997	Robbins, Mark B
ML 163836	Peru	Pasco	Prov. Oxapampa; Distrito Puerto Bermudez; Comunidad San Juan; trail to Janiruani waterfall	31.vii.2010	Harvey, Michael G
ML 165635	Peru	Ucally	Otorongo	3.vi.2011	ND
USP 0792	Brasil	Mato Grosso	Faz. Universal, Paranaíta		Luís Fabio Silveira
USP 1062	Brasil	Rondônia	Moji Canava		Luís Fabio Silveira
Kleber 2538	Brasil	Rondônia	Rio Ji-paraná, MD, UHE Tabajara, Machadinho do oeste	20.vii.2013	Kleber Evangelista
Kleber 2539	Brasil	Rondônia	Rio Ji-paraná, MD, UHE Tabajara, Machadinho do oeste	20.vii.2013	Kleber Evangelista

Tabela 3: Resultados da estatística descritiva dos caracteres vocais de cada UTO. Valores em milímetros.

Caráter		UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6
Número de Notas	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	4	9	5	4	4	7
	Máximo	22	14	27	23	6	19
	Média	9.3822	12.1667	11.9836	13.2647	4.625	12.8235
	Variância	12.5325	4.9667	29.3831	22.9278	0.8393	12.5294
	Desvio Padrão	3.5401	2.2286	5.4206	4.7883	0.9161	3.5397
Duração (s)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	1.06	1.55	1.85	0.97	1.47	2.14
	Máximo	6.66	2.64	13.04	7.96	2.613	3.33
	Média	2.3134	2.225	3.9662	2.9488	1.9463	2.7788
	Variância	0.7121	0.2623	3.723	2.2358	0.1681	0.2107
	Desvio Padrão	0.8439	0.5122	1.9295	1.4953	0.41	0.459
Frequência Máxima (Hz)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	941.2	3552.5	903.3	1733.8	2888.8	3243.4
	Máximo	3878.1	4302.5	3895.5	3560.5	4775.9	4233.6
	Média	3246.407	3991.933	3183.331	2874.005	4104.613	3709.8471
	Variância	158788.7	79423.49	231865.8	311833.8	337859.3	98850.24
	Desvio Padrão	398.4831	281.8217	481.5245	558.4209	581.2566	314.4046
Ritmo (nº de notas/s)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	2.1021	5.2174	1.6779	2.8894	0.5426	2.3411
	Máximo	7.7519	6.4516	4.4444	7.0588	1.43	5.7229
	Média	4.1314	5.5358	3.0873	4.8338	0.981	4.6295
	Variância	1.1357	0.2139	0.4703	1.5214	0.1102	0.9474
	Desvio Padrão	1.0657	0.4625	0.6858	1.2334	0.3319	0.9733
Frequência de pico (Hz)	n	144	6	56	34	8	16
	Mínimo	1378.1	2239.5	1550.4	1033.6	2584	1550.4
	Máximo	3100.8	3273	3273	3110.4	3789.8	3789.8
	Média	2500.242	2756.233	2380.578	2097.867	3385.537	2863.912
	Variância	195468.8	118680.2	232907.85	332356.91	170567.78	312076.95
	Desvio Padrão	442.1186	344.5	482.6053	576.504	412.9985	558.6385
Duração Mínima de nota (s)	n	144	6	56	34	8	17
	Mínimo	0.013	0.027	0.016	0.016	0.097	0.026
	Máximo	0.273	0.038	0.264	0.09	0.294	0.078
	Média	0.0558	0.0333	0.0534	0.043	0.1668	0.0428
	Variância	0.0023	0	0.0017	0.0004	0.0041	0.0002
	Desvio Padrão	0.0477	0.004	0.0409	0.0193	0.0642	0.0154
Duração Máxima de nota (s)	n	143	6	56	34	8	17
	Mínimo	0.156	0.273	0.234	0.161	0.351	0.208
	Máximo	0.409	0.331	0.589	0.347	0.578	0.489
	Média	0.2695	0.2992	0.4314	0.2544	0.4133	0.3488
	Variância	0.0022	0.0005	0.0065	0.0033	0.0049	0.0052
	Desvio Padrão	0.047	0.0228	0.0807	0.0577	0.0701	0.0718
Frases	n	144	6	56	34	8	17
	Mínimo	1	2	1	1	1	1

Diferentes em 1 mim	Máximo	5	3	5	3	2	2
	Média	2.1042	2.5	2.3036	2.1176	1.75	1.4118
	Variância	0.7653	0.3	1.1607	0.713	0.2143	0.2574
	Desvio Padrão	0.8748	0.5477	1.0774	0.8444	0.4629	0.5073
Intervalo entre as frases (s)	n	144	6	56	34	8	17
	Máximo	0.31	0.363	0.08	0.128	0.796	0.545
	Mínimo	8.392	6.721	12.437	7.58	7.936	11.931
	Média	3.2444	2.164	3.4346	3.241	3.2894	5.5584
	Variância	2.6852	6.8965	7.9353	5.9313	6.1462	10.2174
	Desvio Padrão	1.6387	2.6261	2.817	2.4354	2.4792	3.1965

Tabela 4: ANOVA das medidas de todos os caracteres vocais quantitativos analisados. $\alpha = 0,05$. Sendo que * = $P < \alpha$, há diferenças entre as médias.

Caráter	F	Significância P
Número de Notas	11.4716	< 0.0001 *
Duração (s)	17.1636	< 0.0001 *
Frequência Máxima (Hz)	18.5059	< 0.0001 *
Frequência Mínima (Hz)	9.0603	< 0.0001 *
Ritmo (n° de notas/s)	34.6595	< 0.0001 *
Frequência de pico (Hz)	13.2569	< 0.0001 *
Duração Mínima de nota (s)	12.3613	< 0.0001 *
Duração Máxima de nota (s)	72.9499	< 0.0001 *
Frases Diferentes em 1 mim	3.1308	0.0094 *
Intervalo entre as frases	3.8259	0.0027 *

Tabela 5: Teste de Tukey HSD, para as amostras desiguais, realizado com os caracteres vocais quantitativos, que apresentaram diferenças significativas em suas médias. Considerando $\alpha = 0,05$ (nível de significância de 95%). Sendo que * = $P < \alpha$, há diferenças entre as médias e ns = diferença não significativa.

Caráter		UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6
Número de Notas	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	4	9	5	4	4	7
	Máximo	22	14	27	23	6	19
	Média	9.3822	12.1667	11.9836	13.2647	4.625	12.8235
	Variância	12.5325	4.9667	29.3831	22.9278	0.8393	12.5294
	Desvio Padrão	3.5401	2.2286	5.4206	4.7883	0.9161	3.5397
Duração (s)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	1.06	1.55	1.85	0.97	1.47	2.14
	Máximo	6.66	2.64	13.04	7.96	2.613	3.33
	Média	2.3134	2.225	3.9662	2.9488	1.9463	2.7788
	Variância	0.7121	0.2623	3.723	2.2358	0.1681	0.2107
	Desvio Padrão	0.8439	0.5122	1.9295	1.4953	0.41	0.459
Frequência Máxima (Hz)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	941.2	3552.5	903.3	1733.8	2888.8	3243.4
	Máximo	3878.1	4302.5	3895.5	3560.5	4775.9	4233.6
	Média	3246.407	3991.9333	3183.3311	2874.0059	4104.613	3709.8471
	Variância	158788.75	79423.491	231865.86	311833.88	337859.3	98850.24
	Desvio Padrão	398.4831	281.8217	481.5245	558.4209	581.2566	314.4046
Frequência Mínima (Hz)	n	157	6	60	34	8	17
	Mínimo	493.7	552.6	397.7	386.6	672.7	458.2
	Máximo	3232.9	791.5	1119.3	895.4	1568.7	956.2
	Média	893.2815	685.1	711.065	631.1235	1023.55	748.4765
	Variância	108103.33	6122.956	21754.941	18613.975	137644.91	15563.279
	Desvio Padrão	328.7907	78.2493	147.4956	136.433	371.0053	124.7529
Ritmo (n° de notas/s)	n	157	6	61	34	8	17
	Mínimo	2.1021	5.2174	1.6779	2.8894	2.0833	2.3411
	Máximo	7.7519	6.4516	4.4444	7.0588	2.7211	5.7229
	Média	4.1314	5.5358	3.0873	4.8338	2.3942	4.6295
	Variância	1.1357	0.2139	0.4703	1.5214	0.0558	0.9474
	Desvio Padrão	1.0657	0.4625	0.6858	1.2334	0.2362	0.9733
Frequência de pico (Hz)	n	144	6	56	34	8	16
	Mínimo	1378.1	2239.5	1550.4	1033.6	2584	1550.4
	Máximo	3100.8	3273	3273	3110.4	3789.8	3789.8
	Média	2500.242	2756.233	2380.578	2097.867	3385.5375	2863.912
	Variância	195468.8	118680.2	232907.8	332356.9	170567.78	312076.9
	Desvio Padrão	442.1186	344.5	482.6053	576.504	412.9985	558.6385
Duração Mínima de nota	n	144	6	56	34	8	17
	Mínimo	0.013	0.027	0.016	0.016	0.097	0.026
	Máximo	0.273	0.038	0.264	0.09	0.294	0.078

(s)	Média	0.0558	0.0333	0.0534	0.043	0.1668	0.0428
	Variância	0.0023	0	0.0017	0.0004	0.0041	0.0002
	Desvio Padrão	0.0477	0.004	0.0409	0.0193	0.0642	0.0154
<hr/>							
Duração Máxima de nota (s)	n	143	6	56	34	8	17
	Mínimo	0.156	0.273	0.234	0.161	0.351	0.208
	Máximo	0.409	0.331	0.589	0.347	0.578	0.489
	Média	0.2695	0.2992	0.4314	0.2544	0.4133	0.3488
	Variância	0.0022	0.0005	0.0065	0.0033	0.0049	0.0052
	Desvio Padrão	0.047	0.0228	0.0807	0.0577	0.0701	0.0718
<hr/>							
Frases Diferentes em 1 mim	n	144	6	56	34	8	17
	Mínimo	1	2	1	1	1	1
	Máximo	5	3	5	3	2	2
	Média	2.1042	2.5	2.3036	2.1176	1.75	1.4118
	Variância	0.7653	0.3	1.1607	0.713	0.2143	0.2574
	Desvio Padrão	0.8748	0.5477	1.0774	0.8444	0.4629	0.5073
<hr/>							
Intervalo entre as frases (s)	n	144	6	56	34	8	17
	Máximo	0.31	0.363	0.08	0.128	0.796	0.545
	Mínimo	8.392	6.721	12.437	7.58	7.936	11.931
	Média	3.2444	2.164	3.4346	3.241	3.2894	5.5584
	Variância	2.6852	6.8965	7.9353	5.9313	6.1462	10.2174
	Desvio Padrão	1.6387	2.6261	2.817	2.4354	2.4792	3.1965

Tabela 6: Resultados da estatística descritiva dos caracteres morfométricos de cada UTO. Valores em milímetros

Caráter		UTO 1			UTO 2			UTO 3			UTO 4			UTO 5			UTO 6		
		Fêmeas	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos
	n	31	46	86	16	13	33	22	49	89	19	21	42	18	18	44	13	18	28
Comp.	Mínimo	13.41	13.95	13.41	14.38	15.35	13.47	14.91	15.08	14.39	13.97	13.75	13.75	14.38	15.04	14.99	14.58	14.47	14.47
	Máximo	17.84	17.97	18.48	17.01	17.9	17.9	18.37	19.6	19.6	18.28	18.58	18.58	18.66	18.31	18.66	16.37	17.65	17.65
cúlmen	Média	15.5045	16.0411	15.8537	15.645	16.3638	15.8582	16.5991	17.1516	16.874	16.244	16.787	16.427	16.147	16.526	16.406	15.626	16.1006	15.863
	Variância	1.2791	0.7089	1.0089	0.5139	0.4387	0.7545	0.8568	1.0589	1.1034	1.2408	1.2476	1.3034	1.009	1.0426	0.8319	0.296	0.918	0.7916
	Desvio Padrão	1.131	0.842	1.0044	0.7168	0.6623	0.8686	0.9256	1.029	1.0504	1.1139	1.117	1.1417	1.0045	1.0211	0.9121	0.544	0.9581	0.8897
	n	31	46	84	16	14	32	22	50	90	20	21	43	18	18	44	13	18	32
Largura	Mínimo	3.18	3.06	3	3.36	3.47	3	3.44	2.67	2	3.6	3.38	3	3.53	3.56	3	3.43	3.3	3
	Máximo	4.33	4.65	4.65	4.55	5.2	5	4.53	5.09	5	4.3	4.62	4	4.51	4.29	4.37	4.4	4.66	4.4
Bico	Média	3.6455	3.7826	3.5214	3.8638	3.95	3.6788	3.9359	4.0732	3.5933	3.9325	4.1029	3.5349	3.9722	3.9089	3.8205	3.8685	3.9211	3.8225
	Variância	0.0694	0.1298	0.1782	0.1177	0.1682	0.2558	0.0731	0.1597	0.2823	0.0529	0.1248	0.2547	0.0805	0.0315	0.1118	0.0922	0.11	0.1194
	Desvio Padrão	0.2635	0.3603	0.4222	0.343	0.4102	0.5057	0.2704	0.3997	0.5314	0.2299	0.3532	0.5047	0.2837	0.1776	0.3343	0.3036	0.3317	0.3455
	n	28	40	75	14	13	29	18	42	74	17	17	36	18	15	41	12	17	30
Altura	Mínimo	4.35	4.75	4.35	4.85	5.05	4.3	4.89	5.05	4.69	3.37	5.32	3.37	4.83	5.42	4.83	4.95	4.67	4.67
	Máximo	6.52	6.8	6.8	6.48	5.93	6.48	6.68	7.13	7.13	6.07	6.46	6.46	6.24	6.53	6.53	5.9	6.73	6.73
Bico	Média	5.4854	5.6678	5.5761	5.5786	5.5877	5.5417	5.5717	5.8071	5.6736	5.4818	5.8276	5.6747	5.5167	5.9687	5.6783	5.4275	5.6124	5.5233
	Variância	0.2562	0.1711	0.2025	0.186	0.0657	0.1718	0.2272	0.2318	0.2441	0.3933	0.118	0.2796	0.1339	0.105	0.1573	0.0883	0.3132	0.2193
	Desvio Padrão	0.5061	0.4137	0.45	0.4313	0.2564	0.4145	0.4766	0.4814	0.4941	0.6271	0.3434	0.5288	0.3659	0.3241	0.3966	0.2972	0.5596	0.4683
	n	31	46	84	16	14	32	22	51	91	20	21	43	18	18	44	13	18	32
Comp.	Mínimo	55	51	51	57	60	57	58.5	60	58.5	60	62	60	57	58.5	57	54	58	54
	Máximo	62	65.5	68	65	67	67	69.5	74.5	74.5	68	71	73	65.5	69	69	64.5	68	68
Asa	Média	58.8065	60.4674	59.881	60.8125	63.7143	62.0469	64.5682	69.1078	67.6758	64.125	66.666	65.662	61.722	63.75	63.068	59.692	61.5556	60.921
	Variância	4.1613	9.26	8.0399	4.2292	5.7582	6.7477	9.3642	8.3031	11.0965	5.602	7.2333	9.0205	5.9183	10.830	9.0069	6.9391	9.7614	9.5824
	Desvio Padrão	2.0399	3.043	2.8355	2.0565	2.3996	2.5976	3.0601	2.8815	3.3311	2.3668	2.6895	3.0034	2.4328	3.291	3.0011	2.6342	3.1243	3.0955

	n	31	45	82	16	13	30	19	44	78	20	20	42	18	17	43	12	18	31
Comp.	Mínimo	30	33	30	29	30	29	32	31	31	30	31.5	30	29	33	29	30	32	30
da	Máximo	39	41	41	38.5	36	38.5	41	43	43	38	42	42	39	42	42	43.5	44	44
Cauda	Média	34.0161	36.0556	35.2317	32.0625	33.3462	32.7667	35.8684	37	36.609	33.535	35.9	34.778	35.305	38.5	36.930	37.166	38.3056	37.854
	Variância	3.7914	2.6616	4.2605	5.7292	3.266	5.2195	7.4123	6.1279	6.0691	3.5877	6.0158	6.1959	5.6806	6.25	8.0664	20.333	8.7982	12.753
	Desvio Padrão	1.9472	1.6314	2.0641	2.3936	1.8072	2.2846	2.7226	2.4755	2.4636	1.8941	2.4527	2.4892	2.3834	2.5	2.8401	4.5092	2.9662	3.5712
	n	31	47	85	15	14	31	21	51	90	20	21	43	18	18	44	13	18	32
Comp.	Mínimo	15.89	15.64	15.64	17.16	17.75	17.16	17.05	16.56	16.56	17.03	16.93	16.93	15.7	17.74	15.7	17.21	17.78	17.21
do	Máximo	22.92	21.52	22.92	20.17	21.24	21.24	21.99	22.52	22.52	20.2	21.48	21.48	21.36	21.35	21.36	19.97	21.54	21.54
Tarsometatarsos	Média	18.231	19.0177	18.6968	18.918	19.845	19.3384	20.0619	19.8861	19.8847	18.623	19.732	19.196	18.751	19.408	19.142	18.883	19.5689	19.328
	Variância	2.2272	1.881	2.0736	0.9337	0.8175	1.1345	2.1919	1.5653	1.6165	0.7287	1.3395	1.3823	2.1751	0.9298	1.4938	0.4535	0.9762	0.8956
	Desvio Padrão	1.4924	1.3715	1.44	0.9663	0.9042	1.0651	1.4805	1.2511	1.2714	0.8537	1.1574	1.1757	1.4748	0.9643	1.2222	0.6734	0.988	0.9464

Tabela 7: Resultados da estatística descritiva dos caracteres morfométricos de cada UTO somente para os indivíduos juvenis. Valores em milímetros.

Caráter		UTO 1			UTO 2		UTO 3			UTO 4		UTO 5		UTO 6
		Fêmeas	Machos	Todos	Machos	Todos	Fêmeas	Machos	Todos	Machos	Todos	Machos	Todos	Todos
Comp. do cúlmen	n	3	13	19	5	7	4	6	15	2	2	4	6	2
	Mínimo	11.13	8.4	8.4	13.43	13.43	10.36	13.63	10.36	14.52	14.52	14.24	14.24	15.07
	Máximo	13.22	17.29	17.29	16.83	16.83	16.81	17.48	17.48	16.44	16.44	17.6	17.6	15.97
	Média	11.9933	14.1492	13.9942	14.572	14.5529	14.6125	16.065	15.632	15.48	15.48	15.2575	15.5733	15.52
	Variância	1.191	4.6642	4.3789	2.1281	1.6578	9.1481	2.8421	3.6395	1.8432	1.8432	2.4676	1.8813	0.405
	Desvio Padrão	1.0913	2.1597	2.0926	1.4588	1.2876	3.0246	1.6859	1.9078	1.3576	1.3576	1.5709	1.3716	0.6364
Largura do bico	n	2	14	20	5	7	4	6	15	3	3	4	6	2
	Mínimo	2.53	2.59	2.53	3.02	3.02	2.42	2.88	2.42	3.7	3.7	3.09	3.09	3.16
	Máximo	2.74	4.04	4.04	4.01	4.01	4.3	4.36	4.61	4.14	4.14	3.82	3.98	3.48
	Média	2.635	3.4143	3.291	3.606	3.4986	3.59	3.7233	3.746	3.9567	3.9567	3.52	3.57	3.32
	Variância	0.0221	0.1473	0.186	0.1673	0.1492	0.7367	0.3491	0.422	0.0524	0.0524	0.1173	0.1148	0.0512
	Desvio Padrão	0.1485	0.3838	0.4313	0.4091	0.3863	0.8583	0.5909	0.6496	0.229	0.229	0.3424	0.3388	0.2263
Altura do Bico	n	0	13	14	5	5	2	5	10	2	2	4	6	1
	Mínimo		3.77	3.77	5	5	4.73	5.13	4.6	4.16	4.16	4.74	4.74	
	Máximo		5.84	5.84	6.02	6.02	4.85	5.95	5.95	5.87	5.87	6.99	6.99	
	Média		5.0177	4.9621	5.578	5.578	4.79	5.552	5.252	5.015	5.015	5.4475	5.295	5.24
	Variância		0.3383	0.3555	0.1661	0.1661	0.0072	0.1444	0.2137	1.462	1.462	1.1028	0.7243	
	Desvio Padrão		0.5816	0.5962	0.4076	0.4076	0.0849	0.38	0.4623	1.2092	1.2092	1.0502	0.851	
Comp. da Asa	n	3	14	20	5	7	4	6	15	3	3	4	6	2
	Mínimo	56	51	51	60	59	64	61	61	63	63	61	60.5	63.5
	Máximo	58	69	69	63	63	71	71	71	65	65	67	67	69
	Média	57	58.4286	58.375	61.1	60.7857	66.25	67.5	66.8	64.3333	64.3333	63.25	62.5833	66.25
	Variância	1	20.9176	18.8914	1.55	1.6548	10.25	13.1	9.3143	1.3333	1.3333	7.4167	5.7417	15.125
	Desvio Padrão	1	4.5736	4.3464	1.245	1.2864	3.2016	3.6194	3.0519	1.1547	1.1547	2.7234	2.3962	3.8891

	n	2	12	16	5	6	3	5	13	3	3	4	6	2
Comp.	Mínimo	30	31	30	33	31	34.5	34	34	34.5	34.5	34	34	34
da	Máximo	38.5	39	39	41	41	37.5	39.5	40	35	35	42	42	40
Cauda	Média	34.25	35.25	35.1875	37.1	36.0833	36.5	37	37.3077	34.8333	34.8333	38.375	38.4167	37
	Variância	36.125	6.7045	7.8958	11.05	15.0417	3	5.125	3.3558	0.0833	0.0833	10.8958	6.6417	18
	Desvio Padrão	6.0104	2.5893	2.81	3.3242	3.8784	1.7321	2.2638	1.8319	0.2887	0.2887	3.3009	2.5771	4.2426
	n	3	14	19	5	7	4	6	15	3	3	4	6	2
Comp.	Mínimo	14.91	16.36	14.91	17.92	17.92	18.14	18.17	17.22	17.39	17.39	18.11	18.11	18.47
do	Máximo	16.4	21.04	21.04	20.73	20.73	21.58	20.52	21.58	18.79	18.79	20.94	20.94	20.3
tarsometatarso	Média	15.7367	18.7336	18.2942	19.702	19.5986	19.67	19.5133	19.1933	18.2767	18.2767	19.7	19.7267	19.385
	Variância	0.575	1.6768	2.7746	1.2716	0.8845	2.2148	1.1409	1.5522	0.5945	0.5945	1.581	0.9773	1.6745
	Desvio Padrão	0.7583	1.2949	1.6657	1.1276	0.9405	1.4882	1.0681	1.2459	0.7711	0.7711	1.2574	0.9886	1.294

Tabela 8: resultado do teste de verificação da existência de dimorfismo sexual morfométricos. Teste-t de Student, bicaudal aplicado em cada uma das UTO aqui identificadas. Considerando-se $\alpha = 0,05$ (nível de significância de 95%). Sendo que gl = graus de liberdade e *= $p < \alpha$, há dimorfismo sexual.

UTO	Caráter	teste-t Student (bicaudal)		
		t	gl	p
UTO 1	Comp. Cúlmen	-2.3855	75	0.0195 *
	Larg. do Bico	-1.8156	75	0.0733
	Alt. do Bico	-1.6312	66	0.1075
	Comp. Asa	-2.8674	75	0.0054 *
	Comp. Cauda	-4.9469	74	< 0.0001 *
	Comp. tarsometa.	-2.3936	76	0.0191 *
UTO 2	Comp. Cúlmen	-2.777	27	0.0098 *
	Larg. do Bico	-0.6273	28	0.5355
	Alt. do Bico	-0.0661	25	0.9478
	Comp. Asa	-3.5678	28	0.0013 *
	Comp. Cauda	-1.5969	27	0.1218
	Comp. tarsometa.	-2.6626	27	0.0129 *
UTO 3	Comp. Cúlmen	-2.1558	69	0.0345 *
	Larg. do Bico	-1.7004	57.86	0.0944
	Alt. do Bico	-1.7413	58	0.0868
	Comp. Asa	-6.0629	71	< 0.0001 *
	Comp. Cauda	-1.616	61	0.1112
	Comp. tarsometa.	0.5134	70	0.6092
UTO 4	Comp. Cúlmen	-1.5372	38	0.1324
	Larg. do Bico	-1.82	39	0.0763
	Alt. do Bico	-1.7989	32	0.0814
	Comp. Asa	-3.2059	39	0.0027 *
	Comp. Cauda	-3.6015	38	0.0009 *
	Comp. tarsometa.	-3.4769	39	0.0012 *
UTO 5	Comp. Cúlmen	-1.1223	34	0.2696
	Larg. do Bico	0.8029	34	0.4276
	Alt. do Bico	-3.7191	31	0.0008 *
	Comp. Asa	-2.1021	34	0.0429 *
	Comp. Cauda	-3.8701	33	0.0005 *
	Comp. tarsometa.	-1.5824	34	0.0614
	Comp. Cúlmen	-1.7438	27.74	0.0925
	Larg. do Bico	-0.4515	29	0.655

UTO 6	Alt. do Bico	-1.1512	25.44	0.2605
	Comp. Asa	-1.7463	29	0.0913
	Comp. Cauda	-0.837	28	0.4096
	Comp. tarsometa.	-2.1615	29	0.039 *

Tabela 9: Resultado do teste paramétrico de comparações de médias (*One-way* ANOVA), entre as diferentes UTOs. Considerando-se $\alpha = 0,05$ (nível de significância de 95%). Sendo que * = $P < \alpha$, há diferenças entre as médias.

Caráter	F	Significância P
Comp. do Cúlmen	11.8147	< 0.0001 *
Largura do Bico	4.146	0.0015 *
Altura do Bico	0.9872	0.5733
Comp. da Asa	69.1593	< 0.0001 *
Comp. da Cauda	18.042	< 0.0001 *
Comp. do Tarsometatarso	8.0204	< 0.0001 *

Tabela 10: Resultado do teste feito *a posteriori* de Tukey HSD, para as amostras desiguais, realizado com os caracteres morfométricos que apresentaram diferenças entre as médias no teste ANOVA. Considerando $\alpha = 0,05$ (nível de significância de 95%). Sendo que * = $P < \alpha$, há diferenças entre as médias e ns = diferença não significativa.

Caráter	UTO	UTO	Significância (P)
Comp. do cúlmén	UTO 1	UTO 2	ns
		UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.05 *
		UTO 5	< 0.05 *
		UTO 6	ns
	UTO 2	UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
	UTO 3	UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	< 0.01 *
	UTO 4	UTO 5	ns
		UTO 6	ns
	UTO 5	UTO 6	ns
Largura do bico	UTO 1	UTO 2	ns
		UTO 3	ns
		UTO 4	ns
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.05 *
	UTO 2	UTO 3	ns
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
	UTO 3	UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
	UTO 4	UTO 5	< 0.05 *
		UTO 6	ns
	UTO 5	UTO 6	ns
Comp. da Asa	UTO 1	UTO 2	< 0.01 *
		UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	ns
	UTO 2	UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns

Comp. da Cauda	UTO 3	UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.01 *
	UTO 4	UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.05 *
		UTO 6	< 0.01 *
		UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	ns
	UTO 5	UTO 6	< 0.01 *
		UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.05 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.01 *
		UTO 4	< 0.01 *
Comp. do tarsometatarso	UTO 6	UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	< 0.01 *
	UTO 3	UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	ns
	UTO 4	UTO 5	ns
		UTO 6	ns
		UTO 3	ns
		UTO 4	< 0.01 *
		UTO 5	< 0.01 *
		UTO 6	ns
	UTO 5	UTO 6	ns
		UTO 2	ns
		UTO 3	< 0.01 *
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
	UTO 2	UTO 3	ns
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
		UTO 4	< 0.05 *
		UTO 5	< 0.05 *
	UTO 1	UTO 6	ns
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns
		UTO 6	ns
		UTO 4	ns
		UTO 5	ns

Tabela 11: Relações entre cada uma das medidas e os dois componentes principais na PCA realizada com as seis UTOs reconhecidas.

	Componente 1	Componente 2
Comp. do Cúlmen	0.814	-0.121
Largura do bico	0.555	-0.628
Altura do bico	0.604	-0.105
Comp. da asa	0.723	-0.017
Comp. da cauda	0.422	0.511
Comp. do tarsometatarso	0.482	0.639

Tabela 12: Atribuição dos nomes dados a cada uma das UTOs.

	Nome atual	Nome proposto
UTO 1	<i>Cyphorhinus arada arada</i>	<i>Cyphorhinus arada</i> (Hermann 1783)
	<i>Cyphorhinus arada urbanoi</i>	
	<i>Cyphorhinus arada faroensis</i>	
UTO 2	<i>Cyphorhinus arada transfluvialis</i>	<i>Cyphorhinus transfluvialis</i> (Todd, 1932)
UTO 3	<i>Cyphorhinus arada modulator</i>	<i>Cyphorhinus modulator</i> (D'Orbigny, 18
UTO 4	<i>Cyphorhinus arada salvini</i>	<i>Cyphorhinus salvini</i> Sharpe, 1881
UTO 5	<i>Cyphorhinus arada interpositus</i>	<i>Cyphorhinus interpositus</i> (Todd, 1932)
		<i>Cyphorhinus griseolateralis</i> Ridgway, 1888
UTO 6	<i>Cyphorhinus arada griseolateralis</i>	

Anexo 2: Tabelas capítulo 2

Tabela 13: Espécimes analisados do complexo *C. phaeocephalus*. Estão incluídas tanto as peles analisadas pessoalmente quanto por fotografias. Sendo que AMNH - American Museum of Natural History (Nova York, USA), FMNH - Field Museum of Natural History (Chicago, USA). CMNH - Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, USA).

Museu e N° tombo	Sexo	País	Estado	Localidade	Data	Coletor
AMNH 172065	F	Ecuador	El Oro	La Chonta, Prov. Del Oro	24.vii.1921	Cherrie & Gill
AMNH 181087	M	Ecuador	Guayas	Cerro Manglaralto, 1500m	02.vi.1923	G. H.H. Tak
AMNH 172064	M	Ecuador	El Oro	La Chonta, Prov. Del Oro	24.vii.1921	Cherrie & Gill
AMNH 120099	F	Ecuador	Manabí	Rio de Oro, Manavi	24.i.1913	Wm. B. Richardson
AMNH 173483	F	Ecuador	Chimborazo	Chimbo	04.viii.1922	Chapman, Cherrie, O'Connell
AMNH 501864	F	Ecuador	Esmeraldas	Pambilar	06.ix.1900	ND
AMNH 120101	ND j	Ecuador	Manabí	Rio de Oro, Manavi	29.i.1913	Wm. B. Richardson
AMNH 501865	M	Ecuador	Esmeraldas	S. Javier	15.v.1900	Flemming
AMNH 501863	M	Ecuador	Esmeraldas	Pambilar	12.ix.1900	Flemming
AMNH 118850	M	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas	28.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 501866	F	Ecuador	Esmeraldas	S. Javier	24.i.1900	Flemming
AMNH 173482	M	Ecuador	Esmeraldas	Chimbo	04.viii.1922	Chapman, Cherrie, O'Connell
AMNH 155022	F	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas	30.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 118855	F	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas	21.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 118853	M	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas	30.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 123444	F	Colômbia	Chocó	Baudo, Chocó	15.vi.1912	E. L. Kerr
AMNH 123443	F	Colômbia	Chocó	Baudo, Chocó	18.vi.1912	E. L. Kerr
AMNH 134000	M	Colômbia	Antioquia	Alto Bonito, Antioquia	20.ii.1915	Miller & Boyle
AMNH 7787256	ND	Colômbia	Chocó	Rio Murri, Norte de Chocó	16.iii.1965	Haffer
AMNH 187254	F	Colômbia	Antioquia	Upper rio Chigorodó, NW Antioquia	6.iv.1964	Haffer
AMNH 134002	M	Colômbia	Antioquia	Alto Bonito, Antioquia 1500ft	22.ii.1915	Miller & Boyle
AMNH 13999	M	Colômbia	Antioquia	Alto Bonito, Antioquia 1500ft	18.ii.1915	Miller & Boyle
AMNH 187255	M	Colômbia	Chocó	Upper rio Napipí mouth rio Doguadó	28.ii.1965	Haffer
AMNH 134003	F	Colômbia	Antioquia	Puerto Valdívía, r. Cauca	18.xii.1914	Miller & Boyle
AMNH 123445	M	Colômbia	Chocó	Baudo, Chocó	18.vi.1912	E. L. Kerr
AMNH 118099	F	Colômbia	Nariño	Barbacoas, W Colômbia	08.ix.1012	Wm. B. Richardson
AMNH 118851	M	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas, NW Ecuador	21.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 118852	M	Ecuador	Esmeraldas	Esmeraldas, NW Ecuador	29.xi.1912	Wm. B. Richardson
AMNH 136123	M	Panamá	Darién	Tapalisa	09.iii.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 136126	M	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	07.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 135114	F	Panamá	Darién	El Real, rio Tuyra	28.xii.1914	Wm. B. Richardson
AMNH 135111	M	Panamá	Darién	El Real, rio Tuyra	30.xii.1914	Wm. B. Richardson
AMNH 135112	F	Panamá	Darién	El Real, rio Tuyra	23.i.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 135113	ND	Panamá	Darién	El Real, rio Tuyra	23.i.1915	Wm. B. Richardson

AMNH 233493	M	Panamá	Darién	Rio Sambu	25.ii.1927	Griscom, Crosby at al.
AMNH 233492	F	Panamá	Darién	Rio Sambu	25.ii.1927	Griscom, Crosby at al.
AMNH 136127	M	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	13.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 136124	M	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	04.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 136130	F	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	27.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 136129	F	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	23.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 136686	ND	Panamá	Darién	Capeti, Capeti river, eastern Panamá	29.v.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 501869	M	Panamá	Code	Nata-Code	23.iv.1889	Rothschild
AMNH 501867	M	Panamá	San Blas	Cascajal-Cadi	20.ii.1889	Rothschild
AMNH 136125	M	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	07.iii.1915	H. E. Anthony, D. S. Ball
AMNH 136132	F	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	02.iv.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 136128	M	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	22.iii.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 135110	M	Panamá	Darién	El Real, rio Tuyra	28.xii.1914	Wm. B. Richardson
AMNH 50186	M	Panamá	Code	Nata-Code	13.iii.1989	Rothschild
AMNH 135113	ND	Panamá	Darién	Chepigana, esatern Panamá	15.xii.1914	Wm. B. Richardson
AMNH 788636	ND	Panamá	Darién	Santa Fé	20.vi.1966	E.S. Morton
AMNH 228981	F	Panamá	Panamá	Barro Colorado Island, C. Z.	13.ii.1926	Chapman e Potter
AMNH 107229	M	Panamá	Herrera	La Chorrera	04.xi.1910	Wm. B. Richardson
AMNH 391599	F	Costa Rica	Limón	Guacimo	20.ii.1925	Austin Smith
AMNH 39559	F	Panamá	ND	Panamá railroad	ND	Lawrence
AMNH 123648	M	Panamá	Canal Zone	Gatun, Canal Zone	09.iv.1911	L. L. Jewell
AMNH 136131	F	Panamá	Darién	Tacarcuna, eastern Panamá	06.iv.1915	Wm. B. Richardson
AMNH 391591	F	Costa Rica	Limón	Carrillo	30.iv.1924	Austin Smith
AMNH 391592	M	Costa Rica	Limón	Parismina	22.xi.1920	Austin Smith
AMNH 391594	F	Costa Rica	Limón	Parismina	19.xi.1920	Austin Smith
AMNH 391595	F	Costa Rica	Limón	Parismina	19.xi.1920	Austin Smith
AMNH 391590	F	Costa Rica	Limón	Carrillo	26.iv.1924	Wm. B. Richardson
AMNH 501871	F	Costa Rica	Heredia	Cariblanco de Sarapiquí	02.viii.1889	C. F. Underwood
AMNH 391597	F	Costa Rica	Limón	Guapiles	06.xi.1921	Austin Smith
AMNH 391587	M	Costa Rica	Limón	Carrillo	23.iv.1924	Austin Smith
AMNH 391589	M	Costa Rica	Limón	Carrillo	25.iv.1924	Austin Smith
AMNH 391596	M	Costa Rica	Limón	Guapiles	07.xi.1921	Austin Smith
AMNH 123713	F	Costa Rica	Cartago	Atirro	ND	C. H. Lankester
AMNH 501872	F	Costa Rica	Limón	Carrillo	10.x.1898	C. F. Underwood
AMNH 501873	F	Costa Rica	ND	Reventazon	ii.1892	C. F. Underwood
AMNH 391598	M	Costa Rica	Limón	Guacimo	12.ii.1925	Austin Smith
AMNH 501870	M	Costa Rica	Limón	La Junta	02.xi.1899	C. F. Underwood
AMNH 247833	M	Panamá	Boca del Toro	Almirante, Boca del Toro, W. Panamá	11.v.1927	R. R. Benson

AMNH 391593	M	Costa Rica	Limón	Parismina	22.xi.1920	Austin Smith
AMNH 144396	M	Nicarágua	San Juan River	Los Sabalos, San Juan river	11.v.1917	Miller, Griscom and Richardson
AMNH 144398	F	Nicarágua	San Juan River	Los Sabalos, San Juan river	12.v.1917	Miller, Griscom and Richardson
AMNH 144397	M	Nicarágua	San Juan River	Los Sabalos, San Juan river	12.v.1917	Miller, Griscom and Richardson
FMNH 326283	M	Panamá	Canal Zone	5 mi N of Gamboa	15.vi.1966	E. S. Norton
FMNH 373641	F	Ecuador	Pichincha	Lago Agrio-Baeza Rd, 5 km from Lago Agrio	19.ii.1973	Daniel M. Cory
FMNH 304991	F	Panamá	Colón	Quipo	20.viii.1923	J. P. Chapin
FMNH 15031	ND	Costa Rica	Limón	Siquirres	20.iv.1894	C. K. Cherrie
FMNH 111583	M	Panamá	San Blas	Puerto Obaldia	14.v.1931	H. Wedel
FMNH 39304	M	Costa Rica	Alajuela	Bijagua	16.ii.1908	C. F. Underwood
FMNH 251158	M	Colômbia	Nariño	La Guayacana	22.iv.1958	Carriker
FMNH 24627	F	Costa Rica	Limón	El Hogar	17.iii.1907	M. A. Carriker jr
FMNH 57544	F	Ecuador	Guayas	Puente de Chimbo	15.viii.1922	G. H. H. Tate
FMNH 241159	M	Colômbia	Nariño	La Guayacana	25.iv.1958	Carriker
FMNH 72931	M	Costa Rica	Cartago	Guacimo	15.ii.1925	Smith
FMNH 304990	M	Panamá	ND	Tapia, entre J. Díaz e Pacora	01.viii.1923	Rogers, Chapin and Mathews
FMNH 251157	F	Colômbia	Nariño	La Guayacana	25.iv.1958	Carriker
CMNH 63860	F	Colômbia	ND	Sautata, Rio Atrato	22.i.1918	M. A. Carriker Jr
CMNH 52813	M	Colômbia	Bolivar	Jaraquiel	07.iii.1913	M. A. Carriker Jr

Tabela 14: Espécimes analisados do complexo *C. thoracicus*. Estão incluídas tanto as peles analisadas pessoalmente quanto por fotografias. Sendo que AMNH - American Museum of Natural History (Nova York, USA), FMNH - Field Museum of Natural History (Chicago, USA). CMNH - Carnegie Museum of Natural History (Pittsburgh, USA), USNM - Smithsonian Institution National Museum of Natural History (Washington D. C., USA).

Museu e N° tombo	Sexo	País	Estado	Localidade	Data	Coletor
AMNH 71723	F	Colômbia	Valle del Cauca	Los Tambos	21.viii.1898	J. H. Batty
AMNH 71724	M	Colômbia	Valle del Cauca	Los Tambos	21.viii.1898	J. H. Batty
AMNH 112564	M	Colômbia	Tolima	El Eden, Quindio Andes	21.x.1911	A. A. Allen e L. E. Miller
AMNH 134004	M	Colômbia	Antioquia	La Frijolera 5000 ft	30.xii.1914	Miller & Boyle
AMNH 4236	ND	Peru	ND	ND	ND	Maximilian
AMNH 501876	ND	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	06.vii.1909	A. H. Fassi
AMNH 108115	M	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	06.i.1911	W. B. Richardson
AMNH 108118	F	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	10.i.1912	W. B. Richardson
AMNH 108119	ND	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	06.i.1911	W. B. Richardson
AMNH 109612	M	Colômbia	Cauca	Cocal, W. of Popayan	13.vi.1911	W. B. Richardson
AMNH 108908	M	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	05.iv.1911	W. B. Richardson
AMNH 109611	M	Colômbia	Cauca	Cocal, W. of Popayan	13.vi.1911	W. B. Richardson

AMNH 108116	F	Colômbia	Valle del Cauca	San Antonio	06.iv.1911	W. B. Richardson
AMNH 156834	ND	Ecuador	Morona-Santiago	Macas	ND	E. Teyer
AMNH 183634	M	ND	ND	ND	ND	ND
AMNH 43567	F	ND	ND	ND	ND	Lawrence
AMNH 130108	F	Ecuador	Zamora-Chinchi	Zamora, provincia de Loja	.x.1913	W. B. Richardson
AMNH 156835	ND	Ecuador	Morona-Santiago	Macas	ND	E. Teyer
AMNH 408443	M	Ecuador	Napo	Salado	16.iii.1939	Leopoldo Gomez
AMNH 156246	F	Ecuador	Loja	Sabanilla, rio Zamora, província de Loja	15.xi.1920	Cherrie
AMNH 183635	M	Ecuador	Napo	Sumaco, abajo	20.i.1924	Olalla y hijos
AMNH 819950	M	Peru	Cuzco	Cordillera Vilcabamba, 82 km E. Luisiana	28.vii.1966	John S. Weske
AMNH 82072	F	Peru	Ayacucho	HUANHUACHAYO	20.viii.1968	John S. Weske
AMNH 235032	F	Peru	Amazonas	Uscho, e. of Chachapoyas, NE Peru	26.x.1925	H. Watkins
AMNH 235031	M	Peru	Amazonas	Uscho, e. of Chachapoyas, NE Peru	03.xi.1925	H. Watkins
AMNH 146346	M	Peru	Puno	La Pampa, SE Peru	15.x.1916	H. Watkins
AMNH 408688	M	Peru	Junín	Chanchamayo	12.ix.1941	Schnwary
AMNH 408689	F	Peru	Junín	Chanchamayo	12.ix.1941	Schnwary
AMNH 501875	M	Peru	Huánuco	Pozuzo, prov. Huánuco	ii.1904	W. Hoffmanns
AMNH 501874	M	Peru	Huánuco	Pozuzo, prov. Huánuco	iv.1904	W. Hoffmanns
AMNH 147761	M	Peru	ND	Rio Tavera (?)	29.ix.1915	H. Watkins
FMNH 249886	F	Colômbia	Cauca	Cerro Munchique	25.iv.1957	Carriker
FMNH 323452	M	Peru	Cuzco	Tono	28.xi.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 249886	F	Colômbia	Cauca	Cerro Munchique	25.iv.1957	Carriker
FMNH 190122	M	Peru	Cuzco	Hda Cadena	23.xii.1948	C. Kalinowski
FMNH 311622	F	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	05.xi.1981	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 323457	M	Peru	Madre de Dios	Cerro de Pantiacolla, above rio Palotoa	26.viii.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 190124	F	Peru	Cuzco	Marcapata, Hda. Cadena	06.x.1948	C. Kalinowski
FMNH 323455	M	Peru	Madre de Dios	Hacienda Amazonia, ridge above	10.viii.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 299923	M	Peru	Amazonas	La Roca (Bagua Grande)	13.ix.1977	Hocking & Gomez
FMNH 292659	M	Colômbia	Narino	El Carmen	14.xii.1970	Kjell von Sneidern
FMNH 311620	F	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	02.xi.1981	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 299704	F	Peru	Amazonas	Bosque Milpo (Molinopampa)	07. x. 1975	Manuel Villar
FMNH 249885	M	Colômbia	Cauca	Cerro Munchique	24.iv.1957	Carriker
FMNH 311623	M	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	07.xi.1982	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 474403	F	Peru	Amazonas	Quebrada, Huacabamba	19.vi.2010	Benjamin M. Wings
FMNH 190123	M	Peru	Cuzco	Marcapata, Hda. Cadena	17.xii.1948	C. Kalinowski
FMNH 311618	F	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	01.xi.1981	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick

FMNH 311627	F	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	01.xi.1982	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 323454	M	Peru	Madre de Dios	Hacienda Amazonia, ridge above	09.viii.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 292281	M	Colômbia	Narino	Llorente	02.vi.1970	Kjell von Sneider
FMNH 323456	M	Peru	Madre de Dios	Cerro de Pantiacolla, above rio Palotoa	02.ix.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 323459	M	Peru	Madre de Dios	Cerro de Pantiacolla, above rio Palotoa	28.viii.1985	B. L. Clauscry, J. W. Fitzpatrick
FMNH 311626	F	Peru	Madre de Dios	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	17.xi.1981	E. Deza, J. W. Fitzpatrick
FMNH 474404	M	Peru	Amazonas	Cerro Monte Alegre	26.vi.2010	D. E. Willaerd, J. W. Fitzpatrick
FMNH 190121	M	Peru	Cuzco	Marcapata, Hda. Cadena	16.xii.1948	C. Kalinowski
FMNH 311615	M	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	18.xi.1981	E. Deza, J. W. Fitzpatrick
FMNH 311625	F	Peru	Cuzco	Consuelo, km 165, 17 road km above (W) Pilcopata	17.xi.1982	E. Deza, J. W. Fitzpatrick
USNH 403071	M	Colômbia	Antioquia	Valdivia, Ventanas, Antioquia	02.vi.1948	M. A. Carriker
USNH403072	M	Colômbia	Antioquia	Valdivia, Ventanas, Antioquia	02.vi.1948	M. A. Carriker
USNM 403073	F	Colômbia	Antioquia	Valdivia, Ventanas, Antioquia	09.vi.1948	M. A. Carriker
USNM 447193	M	Colômbia	Cauca	Cerro Munchiquito, Cauca	17.viii.1952	M. A. Carriker
USNM 447194	F	Colômbia	Cauca	Cerro Munchiquito, Cauca	17.viii.1952	M. A. Carriker
USNM 447195	M	Colômbia	Cauca	Cerro Munchiquito, Cauca	15.viii.1952	M. A. Carriker
USNM 256215	M	Colômbia	Cauca	San Antonio, Valle del Cauca,	1.ii.1911	W. B. Richardson

Tabela 15: lista de todas de todas as gravações analisadas dos espécimes do complexo *Cyphorhinus phaeocephalus*. Sendo XC= site xeno-canto da América, ML= biblioteca de sons naturais Macaulay, da Universidade Cornell, Ithaca, NY.

Biblioteca de sons e N°	País	Estado	Localidade
ML 9003	Panama	Panamá	CARIBBEAN END OF CANAL ZONE
ML 28154	Costa Rica	Heredia	La Selva
ML 28360	Panama	ND	Canal Zone; Colon; Crested Eagle Trail
ML 28421	Panama	ND	Canal Zone; Pipeline Rd
ML 51709	Costa Rica	Heredia	Puerto Viejo; lowlands (Caribbean side); La Selva Field Station, Sarapiquí
ML 55773	Ecuador	El Oro	10.0 km W of Pinas
ML 63161	Ecuador	Esmeraldas	20.0 km NW of Alto Tambo
ML 63180	Ecuador	Esmeraldas	20.0 km NW of Alto Tambo
ML 105056	Panama	ND	Pipeline Road outside Panama City
ML 129494	Ecuador	El Oro	E of Buenaventura
XC 7851	Colombia	ND	Pacific slope below P. N. Munchique, Cauca
XC 107066	Ecuador	El Oro	Buenaventura Reserve
XC 107065	Ecuador	El Oro	Buenaventura Reserve

XC 10377	Ecuador	Guayas	Loma Alta
xc 10375	Ecuador	Guayas	Loma Alta
XC 6417	Panamá	ND	Alto del Maria
XC 71989	Costa Rica	ND	Las Heliconias Lodge, Volcan Tenorio, Alajuela
XC 71219	Ecuador	ND	20km NNE Pedro Vicente Maldonado, Imbabura
XC 71217	Ecuador	ND	20km NNE Pedro Vicente Maldonado, Imbabura
XC 7850	Colombia	ND	Pacific slope below P. N. Munchique, Cauca
XC 3678	Ecuador	El Oro	Lower road, near Pinas
XC 63360	Ecuador	ND	Bilsa Research Station
XC 17683	Ecuador	El Oro	Buenaventura Reserve
XC 2965	Panamá	ND	Pipeline Road, Colon
XC 110643	Panamá	ND	Pipeline Road, Colon
XC 10373	Ecuador	Guayas	Loma Alta

Tabela 16: lista de todas de todas as gravações analisadas dos espécimes do complexo *Cyphorhinus thoracicus*. Sendo XC= site xenocanto da América, ML= biblioteca de sons naturais Macaulay, da Universidade Cornell, Ithaca, NY.

Biblioteca de sons e N°	País	Estado	Localidade
ML 11403	Peru	Huánuco	5.0 km E of Carpish Tunnel; Paty Trail
ML 13212	Peru	San Martín	80.0 km NW of RIOJA
ML 17321	Peru	La Libertad	Cumpang; Above Utcubamba On Trail To Ongon
ML 26915	Peru	Huánuco	5.0 km N of Carpish Tunnel
ML 80085	Bolivia	Pando	ND
ML 85345	Peru	Cuzco	San Pedro, Ca. 27 Km By Road Wsw of Pilcopata on Cosnipata Highway
ML 85349	Peru	Cuzco	San Pedro, Ca. 27 Km By Road Wsw of Pilcopata on Cosnipata Highway
ML 85350	Peru	Cuzco	San Pedro, Ca. 27 Km By Road Wsw of Pilcopata on Cosnipata Highway
ML 86833	Ecuador	ND	Rio Palenque Science Center
ML 110625	Bolivia	La Paz	Madidi National Park; site San Miguel closest town Aten
ML 110626	Bolivia	La Paz	Madidi National Park; site San Miguel closest town Aten
ML 121710	Bolivia	La Paz	Tokoaque; Madidi NP
ML 121716	Bolivia	La Paz	Tokoaque; Madidi NP
ML 121719	Bolivia	La Paz	Tokoaque; Madidi NP
ML 135250	Peru	Cuzco	16.0 km SW of Pilcopata
ML 140584	Peru	Ucayali	S Cerros del Sira; Rio Chipani valley
ML 164467	Peru	Amazonas	2.5 km SWW of Montealegre. Above Quebrada Huacabamba (Huacapampa)
XC 129247	Colombia	ND	Sonsón, Antioquia, Vereda San Francisco, Cerro de las Palomas, Páramo de Sonsón
XC 119654	Colombia	ND	Las Tangaras
XC 119653	Colombia	ND	Las Tangaras
XC 117898	Colombia	ND	Apía, Risaralda
XC 117844	Colombia	ND	Corregimiento de Bitaco, Finca Montebello,

			Chicoral, La Cumbre, Valle del Cauca
XC 117829	Colombia	ND	Corregimiento de Bitaco, Finca Montebello, Chicoral, La Cumbre, Valle del Cauca
XC 117826	Colombia	ND	Corregimiento de Bitaco, Finca Montebello, Chicoral, La Cumbre, Valle del Cauca
XC 102698	Colombia	ND	Otun Quimbaya Reserve
XC 102697	Peru	ND	Abra Patricia
XC 97043	Peru	ND	Cusco; Manu Road, near Cock-of-the-Rock Lodge
XC 75264	Peru	ND	Cock-of-the-Rock Lodge, San Pedro, Manu Rd, Cusco dept.
XC 60996	Peru	ND	Paty Trail, Carpish Mountains, Huanuco
XC 59568	Colombia	ND	El 18, Valle del Cauca
Xc 59567	Colombia	ND	El 18, Valle del Cauca
XC 59201	Peru	ND	ACP Abra Patricia-Alto Nieva, San Martín
XC 45784	Peru	ND	Abra Maruncunca, Puno
XC 45783	Peru	ND	Abra Maruncunca, Puno
XC 45782	Peru	ND	Abra Maruncunca, Puno
XC 36011	Peru	ND	Paty Trail, Carpish Mountains, Huanuco
Xc 32105	Peru	ND	Above Cirialo, Cusco
XC 30327	Ecuador	ND	Guacamayos Ridge, Napo
XC 22972	Peru	ND	San Pedro, Manu Road, Cusco
XC 20774	Peru	ND	ACP Abra Patricia-Alto Nieva, San Martín

Tabela 17: Matriz de caracteres utilizada na análise filogenética

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>M. marginatus</i>	0	1	1	0	0	?	0	1	3	4	2	2	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0
<i>C. arada</i>	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>C. transfluvialis</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>C. modulator</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>C. salvini</i>	0	0	1	2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>C. interpositus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. griseolateralis</i>	1	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>C. phaeocephalus</i>	0	3	1	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. chocoanus</i>	0	3	1	2	0	?	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. propinquus</i>	0	1	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. lawrencii</i>	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. infuscatus</i>	0	3	1	3	0	?	3	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>C. richardsoni</i>	0	2	1	3	0	?	3	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	?	?	?
<i>C. thoracicus</i>	0	3	2	0	0	?	0	0	2	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
<i>C. dichrous</i>	0	3	2	0	0	?	0	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>H. leucosticta</i>	2	3	2	4	1	0	1	1	3	1	2	1	0	1	2	2	2	0	1	0	0	0
<i>P. coraya</i>	2	2	1	4	1	0	1	1	0	3	2	2	1	0	1	2	2	1	1	1	0	0

Tabela 18: Lista de sinapomorfias não ambíguas para cada clado (representados pelas letras A-K) e das autapomorfias de cada um terminais com relação ao consenso estrito.

Clado/ Terminal	Sinapomorfias/ Autapomorfias
A	sem sinapomorfias
B	7 (1→0) 11 (2→0)
C	12 (1→0) 13 (0→1) 14 (1→0) 17 (1→0)
D	1 (3→0) 4 (0→1) 11 (0→1)
E	20 (0→1)
F	5 (0→1) 9 (1→0) 21 (0→1)
G	9 (1→0)
H	1 (3→1)
I	3 (0→3) 6 (0→3)
J	2 (1→2) 9(1→2)
K	0 (0→2) 3 (0→4) 4 (0→1) 6 (0→1)
<i>M. marginatus</i>	sem autapomorfias
<i>C. arada</i>	0 (0→2) 2 (1→0) 6 (0→1)
<i>C. tranfluvialis</i>	sem autapomorfias
<i>C. modulator</i>	11 (1→0)
<i>C. salvini</i>	3 (0→2)
<i>C. interpositus</i>	5 (0→1)
<i>C. griseolateralis</i>	0 (0→1) 3 (0→1) 6 (0→2) 19 (0→1)
<i>C. p. phaeocephalus</i>	sem autapomorfias
<i>C. p. chocoanus</i>	3 (0→2)
<i>C. p. propinquus</i>	sem autapomorfias
<i>C. p. lawrencii</i>	sem autapomorfias

<i>C. p. infuscatus</i>	11 (0→1)
<i>C. p. richardsoni</i>	1 (3→2)
<i>C. t. thoracicus</i>	19 (0→1) 21 (0→1)
<i>C. t. dichrous</i>	sem autapomorfias
<i>H. leucosticta</i>	2 (1→2) 11 (2→1) 12 (1→0) 13 (0→1) 14 (1→2) 17 (1→0)
<i>P. coraya</i>	1 (3→2) 9 (1→3) 19 (0→1)

Tabela 19: Lista de sinapomorfias para cada clado (representados pelas letras A-N) e das autapomorfias de cada um terminais com relação ao consenso semi-estrito.

Clado/ Terminal	Sinapomorfias/ Autapomorfias
A	sem sinapomorfias
B	7 (1→0) 11 (2→0)
C	12 (1→0) 13 (0→1) 14 (1→0) 17 (1→0)
D	sem sinapomorfias
E	sem sinapomorfias
F	1 (3→0) 4 (0→1)
G	20 (0→1)
H	5 (0→1) 9 (1→0) 21 (0→1)
I	sem sinapomorfias
J	3 (0→3) 6 (0→3)
K	9 (1→0)
L	1 (3→1)
M	2 (1→2) 9 (1→2)
N	0 (0→2) 3 (0→4) 4 (0→1) 6 (0→1)
<i>M. marginatus</i>	sem autapomorfias
<i>C. arada</i>	0 (0→2) 2 (1→0) 6 (0→1)
<i>C. tranfluvialis</i>	sem autapomorfias
<i>C. modulator</i>	11 (1→0)
<i>C. salvini</i>	3 (0→2)
<i>C. interpositus</i>	5 (0→1)
<i>C. griseolateralis</i>	0 (0→1) 3 (0→1) 6 (0→2) 19 (0→1)
<i>C. p. phaeocephalus</i>	sem autapomorfias

<i>C. p. chocoanus</i>	3 (0→2)
<i>C. p. propinquus</i>	sem autapomorfias
<i>C. p. lawrencii</i>	sem autapomorfias
<i>C. p. infuscatus</i>	sem autapomorfias
<i>C. p. richardsoni</i>	1 (3→2)
<i>C. t. thoracicus</i>	19 (0→1) 21 (0→1)
<i>C. t. dichrous</i>	sem autapomorfias
<i>H. leucosticta</i>	2 (1→2) 11 (2→1) 12 (1→0) 13 (0→1) 14 (1→2) 17 (1→0)
<i>P. coraya</i>	1 (3→2) 9 (1→3) 19 (0→1)