

Marina Oppenheimer

Taxonomia de *Psophia viridis*
(Aves: Gruiformes: Psophiidae)
com base em caracteres morfológicos

São Paulo

2008

Resumo

Os jacamins-de-costas-verdes, *Psophia viridis* (Gruiformes, Psophiidae) são endêmicos da Amazônia brasileira e contam, atualmente, com três subespécies reconhecidas: *Psophia viridis viridis* Spix, 1825; *Psophia v. dextralis* Conover, 1934, e *Psophia v. obscura* Pelzeln, 1857, além de *P. v. interjecta* Griscom & Greenway, 1937, cuja validade tem sido questionada. Estes jacamins distribuem-se alopaticamente ao sul do rio Amazonas, embora a sua distribuição ainda seja pouco conhecida. Os táxons deste complexo nunca passaram por uma revisão taxonômica, e o presente trabalho teve como objetivos testar a validade dos mesmos. Com base no Conceito Filogenético de Espécie, os caracteres morfométricos e de colorido da plumagem foram analisados, buscando-se aqueles que são diagnósticos para cada população, além de refinar a distribuição geográfica dos táxons do complexo. Foram examinados 106 espécimes procedentes de 41 localidades, incluindo todos os tipos, e foram considerados também os registros confiáveis de literatura para delimitar-se a distribuição geográfica. Os dados morfométricos não indicaram diferenças significativas entre os táxons, não apontando também qualquer dimorfismo sexual. Entretanto, a análise dos caracteres de plumagem evidenciou padrões consistentes e distintos para cada um dos táxons, exceto *P. v. interjecta*, cujos caracteres supostamente diagnósticos, na verdade, são resultado de variação individual. Não foi observada variação clinal ou sinal de intergradação entre estes táxons, mesmo nas regiões próximas às cabeceiras dos grandes rios amazônicos, onde supostamente poderia haver contato entre as populações. Sugere-se que as subespécies correntemente aceitas sejam elevadas ao nível de espécie, a saber: *Psophia viridis* Spix, 1825, que ocorre no interflúvio Madeira-Tapajós; *P. dextralis* Conover, 1934, encontrado no interflúvio Tapajós-Tocantins, e *P. obscura* Pelzeln, 1857, que distribui-se da margem direita do rio Tocantins até o oeste do Estado do Maranhão.

Abstract

The dark-winged trumpeters, *Psophia viridis* (Gruiformes, Psophiidae) are endemic of the Brazilian Amazônia, featuring three recognizable subspecies: *Psophia viridis viridis* Spix, 1825; *Psophia v. dextralis* Conover, 1934, and *Psophia v. obscura* Pelzeln, 1857, as well as *P. v. interjecta* Griscom & Greenway, 1937, whose validity has been questioned. These *taxa* are allopatrically distributed along the south of the Amazon River, although their occurrence still remains unknown. This complex has never been taxonomically reviewed and this research aims to test the validity of its *taxa* based on the Phylogenetic Species Concept. Morphometrical characters and plumage colour patterns were analyzed, searching for the diagnostic ones for each population, also establishing the distribution for the *taxa*. In this study, 106 specimens of 41 localities were examined, all of the types included, with each reliable literature-based locality being included in order to delimit the geographical distribution of the complex. Morphometrical data did not point out significant differences between the *taxa*, also showing no sexual dimorphism among them. Meanwhile, plumage characters showed consistent and distinct patterns for each of the *taxa*, exception made for *P. v. interjecta*, whose supposedly diagnosable features are the result of an individual variation. No clinal variation or intergradation was observed, even at regions close to the Amazonian rivers headwaters, where might be contact between the populations. It is suggested that the currently accepted subspecies be elevated to the species level, such as : *Psophia viridis* Spix, 1825, distributed in the Madeira–Tapajós interfluve, *P. dextralis*, found in the Tapajós–Tocantins interfluve, and *P. obscura*, that occurs from the right bank of the Tocantins River to the west of the State of Maranhão (Brazil).

Introdução

1.1. Ordem Gruiformes – Aspectos gerais

A ordem Gruiformes é atualmente composta por aves agrupadas nas famílias Mesitornithidae (mesitos), Turnicidae (toirões), Gruidae (grous), Aramidae (carão), Psophiidae (jacamins), Rallidae (saracuras, frangos d'água, carquejas), Heliornithidae (picaparra), Rhynochetidae (kagu), Eurypygidae (pavãozinho-do-pará), Cariamidae (seriemas) e Otididae (abetardas) (del Hoyo *et al.*, 1996; Donatelli, 1993). Na região Neotropical são observados representantes das famílias Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Rallidae, Heliornithidae, Eurypygidae e Cariamidae (SACC, 2007).

As aves pertencentes a esta ordem possuem grande heterogeneidade de *habitats*, hábitos e morfologia. A maioria de seus representantes habita áreas úmidas; porém alguns vivem em terra seca, outros em pleno deserto, e algumas colonizaram até mesmo ilhas oceânicas distantes do continente (del Hoyo *et al.*, 1996). Os Gruiformes constituem uma ordem antiga, com registros fósseis datando do final do Eoceno, incluindo também grandes aves não-voadoras tais como os extintos Phorusrhacidae (Cracraft, 1968, 1969, 1971; Chatterjee, 1997; Alvarenga & Höfling, 2003). Seus representantes distribuem-se por todos os continentes, com exceção da Antártida. Algumas famílias apresentam distribuição mais restrita do que outras, como os Heliornithidae, que ocupam somente regiões equatoriais, e os Psophiidae, que ocorrem apenas na Amazônia (Bertram, 1996; Sherman, 1996).

Há ampla variação no tamanho corporal das aves agrupadas nesta ordem, que inclui espécies de pequeno porte, como os representantes de Turnicidae e Mesitornithidae (que pesam até 100 g), até aves relativamente grandes (de 1000 a 1500 g, ou mais), tais como muitos integrantes das famílias Cariamidae, Psophiidae, Aramidae e Gruidae. Entre os Rallidae podem ser observados indivíduos de portes variados, enquanto os Otididae não apresentam espécimes de pequeno porte (Dunning, 1992; Debus, 1996; Evans *et al.*, 1996; Gonzaga, 1996; Sherman, 1996; Bryan, 1996; Archibald & Meine, 1996; Taylor, 1996; Collar, 1996).

Sua alimentação está diretamente relacionada ao seu *habitat* e modo de vida. Os representantes da família Mesitornithidae distribuem-se desde florestas tropicais densas até áreas de vegetação seca e esparsa, e ingerem pequenas frutas, sementes e insetos, em proporções variáveis (Evans *et al.*, 1996). Os Turnicidae vivem nas áreas mais secas dos trópicos e subtropicais, sempre no solo, onde se alimentam. Estas aves são generalistas, possuindo uma ampla e variada dieta que inclui itens de origem animal e vegetal (Debus, 1996). Já os Gruidae preferem áreas úmidas, amplas e com boa visibilidade, sendo geralmente generalistas, alimentando-se de uma grande quantidade e diversidade de plantas e animais (Archibald & Meine, 1996). Os integrantes da família Aramidae, por sua vez, possuem dieta malacófaga e habitam áreas úmidas, tais como brejos, pântanos, mangues e, ocasionalmente, zonas mais secas (Bryan, 1996). Os Psophiidae ocorrem em florestas tropicais densas e possuem dieta essencialmente frugívora (Sherman, 1996), enquanto o kagu (Rhynchotidae) come insetos, larvas, moluscos, anfíbios e lagartos do solo das florestas (Hunt, 1996). Os Rallidae são encontrados normalmente em

brejos, pântanos e lagos, além de florestas, campos e arbustos densos, onde se alimentam de uma variada gama de vegetais e pequenos animais. Os indivíduos desta família possuem dieta não especializada, adaptando-se facilmente a novos *habitats* e locais de forrageio (Taylor, 1996). Os representantes da família Heliornithidae alimentam-se de animais aquáticos que podem ser encontrados nas margens de rios, lagos e brejos com vegetação densa (Bertram, 1996).

O pavãozinho-do-pará (Eurypygidae) vive em florestas tropicais úmidas, próximas a corpos d'água, e caminha lentamente à procura de insetos, moluscos, crustáceos, pequenos peixes e anfíbios (Thomas, 1996). Os membros da família Cariamidae habitam áreas campestres, de savana e mata decídua, onde caçam insetos, anfíbios, répteis e mamíferos (Gonzaga, 1996). Finalmente, as abetardas (Otidae), vivem em áreas abertas, incluindo campos, capoeiras e arbustos, sendo onívoras e aproveitando-se de uma variedade de presas animais ou de plantas (Collar, 1996).

A maioria dos Gruiformes é monogâmica, com a poligamia restrita aos Psophiidae e àquelas famílias que apresentam dimorfismo sexual, como os Mesitornithidae, Turnicidae, Heliornithidae e Rallidae (apenas algumas espécies) (Alvarez del Toro, 1971; Sherman, 1995 a, b; del Hoyo *et al.*, 1996). As fêmeas botam cerca de seis ovos, com a exceção de alguns Rallidae (*e. g.* *Coturnicops noveboracensis*, *Crex egregia*, *Crex crex*, *Porzana carolina*, *Porphyrio martinica* e *Gallinula chloropus*), que podem depositar até 19 ovos (Taylor, 1996). A maioria dos filhotes é nidífuga, com exceção de alguns Rallidae e dos Rhynochetidae que são semi-nidífugos, e dos integrantes das famílias Heliornithidae, Cariamidae, Gruidae e Mesitornithidae, que são nidícolas (del Hoyo *et al.*, 1996).

1.2. Filogenia de Gruiformes

Os limites da ordem Gruiformes e das relações entre as famílias apresentam inúmeras controvérsias, sendo esta ordem possivelmente uma das menos compreendidas da história taxonômica das aves (Livezey, 1998; Sibley & Ahlquist, 1990; Fain *et al.*, 2007; Livezey & Zusi, 2007). As classificações tradicionais incluem de dez a doze famílias distribuídas mundialmente dentro desta ordem: Mesitornithidae, Turnicidae, Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Rallidae, Heliornithidae, Rhynochetidae, Eurypygidae, Cariamidae, Otidae e, ocasionalmente, Pedionomidae (Sibley & Ahlquist, 1990; del Hoyo *et al.*, 1996, Houde *et al.*, 1997; Livezey, 1998). Na classificação mais recente, proposta por Livezey & Zusi (2007), a ordem Gruiformes seria composta pelas famílias atuais Otidae, Cariamidae, Eurypygidae, Rhynochetidae, Psophiidae, Aramidae e Gruidae. Neste estudo, as famílias Turnicidae e Mesitornithidae foram incluídas na ordem Turniciformes, e as famílias Heliornithidae e Rallidae dentro da ordem Ralliformes. A ampla distribuição geográfica, aliada à grande divergência morfológica e ecológica, sugerem uma origem antiga das famílias incluídas em Gruiformes (Fain *et al.*, 2007).

Diversos pesquisadores sugeriram que os Gruiformes estariam relacionados aos Charadriiformes, sendo que esta hipótese teve boa aceitação e dados empíricos para suportá-la posteriormente (Howard, 1950; Olson, 1985; Sibley *et al.*, 1988; Sibley & Ahlquist, 1990; Sibley & Monroe, 1990; Livezey & Zusi, 2007). Livezey & Zusi (*op. cit.*) propõem a ordem Ralliformes (aliando representantes das famílias Rallidae e Heliornithidae) e afirmam que esta teria como grupo-irmão os Charadriiformes, com os

Gruiformes e Turniciformes (Turnicidae e Mesitornithidae) sendo seqüencialmente parafiléticos ao clado Ralliformes + Charadriiformes.

As primeiras classificações propostas para a ordem segregavam inúmeros táxons semelhantes, tais como os Gruidae e os Rallidae, com a maioria sugerindo os Aramidae como intimamente relacionados aos Gruidae (Livezey, 1998). Alguns taxonomistas ainda reconheceram a proximidade entre os Rallidae, Aramidae, Gruidae e, menos freqüentemente, os Psophiidae; as outras famílias da ordem eram agrupadas por exclusão (por exemplo, Cariamidae e Otididae) (Sharpe, 1894; Gadow, 1892; Sibley & Ahlquist, 1972; Cracraft, 1981; Sibley, 1994; Houde *et al.*, 1997).

As relações filogenéticas entre a família Cariamidae e as outras da ordem Gruiformes ainda são especulativas, sendo esta família geralmente relacionada aos Otididae, Gruidae ou Psophiidae (Huxley, 1867; Beddard, 1889; Cracraft, 1973; Sibley & Ahlquist, 1990; Gonzaga, 1996; Houde *et al.*, 1997). As análises de Livezey (1998) e Livezey & Zusi (2007) contestam a relação de parentesco entre os Cariamidae e Psophiidae (Cracraft 1968; 1982), e sugerem que, se houver quaisquer semelhanças entre as duas famílias, estas seriam similesiomórficas. As famílias Eurypygidae e Rhynochetidae são consideradas como proximamente relacionadas (Bartlett, 1862; Beddard, 1891; Riggs, 1948; Cracraft, 1982; Hunt, 1996; Thomas, 1996; Houde *et al.*, 1997; Livezey & Zusi, 2007).

Já a família Aramidae, monotípica, vem sendo inserida próxima aos Gruidae e, em menor escala, aos Rallidae (Sharpe, 1894; Shufeldt, 1916; Sibley, 1960; Hendrickson, 1969; Bryan, 1996; Houde *et al.*, 1997; Livezey & Zusi, 2007). Os Heliornithidae possuem uma história taxonômica com

diversos problemas. Há dúvidas sobre a composição da família (Sibley & Ahlquist, 1990), sobre a relação entre seus três gêneros (*Podica*, *Heliopais*, *Heliornis*) (Brooke, 1984 *apud* Fain *et al.*, 2007) e sobre a posição da família dentro da ordem Gruiformes (Bertram, 1996). Sibley & Ahlquist (1990) inferiram que os Aramidae e os Heliornithidae seriam grupos-irmãos; posteriormente, porém Sibley (1994) relatou ter dúvidas a respeito dessa inferência. Livezey & Zusi (2007), por outro lado, sustentam que os Heliornithidae teriam os Rallidae como grupo-irmão, uma relação já inferida anteriormente por Houde (1994) e Livezey (1998).

Apesar da ampla literatura vigente, inúmeras são as lacunas a serem ainda preenchidas sobre as relações filogenéticas da ordem Gruiformes, o que certamente deverá incluir novas abordagens metodológicas genéticas, moleculares, morfológicas e de vocalização.

1.3. Filogenia de Psophiidae

Estabelecer as relações filogenéticas dos representantes da família Psophiidae, popularmente conhecidos como jacamins, com as demais famílias atualmente agrupadas na ordem Gruiformes ainda representa um grande desafio. Há dificuldades em se chegar a um consenso sobre quais características desses animais melhor indicariam suas relações de parentesco com as outras da ordem (Sherman, 1996). A escassez de evidências fósseis de Psophiidae (Cracraft, 1973; Feduccia, 1996) prejudica ainda mais essa tarefa, apesar destas não serem imprescindíveis para a realização de uma filogenia. Ainda assim, não há dúvidas de que os Psophiidae sejam importante instrumento para desvendar a grande radiação

dos Gruiformes no Terciário (Feduccia, *op. cit.*). Os Psophiidae provavelmente surgiram no mesmo período que os Aramidae, ou seja, no Eoceno superior ou Oligoceno inferior (Cracraft, 1973).

Os Psophiidae são freqüentemente relacionados aos Gruidae (Huxley, 1867; Sharpe, 1894; Morony *et al.*, 1975; Sibley & Ahlquist, 1990; Houde *et al.*, 1997) ou à família Cariamidae (Beddard, 1890; Haffer, 1974; Cracraft, 1968, 1982). Em 1930, Wetmore propôs que os Gruidae e os Aramidae seriam os parentes mais próximos dos Psophiidae. Por sua vez, Peters (1934) sugeriu uma proximidade entre os Psophiidae e os Aramidae, enquanto Verheyen (1957 *apud* Sibley & Ahlquist, 1990), através de estudos morfométricos do esqueleto, agrupou os Psophiidae na ordem Ralliformes, sendo que estes estariam mais relacionados aos Gruidae e Aramidae, também incluídos nesta ordem.

Na década de 60, análises com o padrão eletroforético das proteínas dos ovos dos Gruiformes mostraram que o perfil protéico dos Psophiidae é intermediário entre os Rallidae e Gruidae (Sibley, 1960). Ao contrário, Hendrickson (1969), utilizando métodos semelhantes, relatou que o padrão dos Psophiidae estaria mais relacionado ao dos Rallidae, e concluiu que os Eurypygidae, Heliornithidae, Turnicidae, Rallidae e Psophiidae formariam um grupo natural, separado dos Gruidae e Cariamidae. Estes resultados, entretanto, foram questionados por estudos utilizando DNA e considerados como de valor limitado como evidência de relações entre famílias, ainda que eles possam contribuir com a elucidação de ramificações filogenéticas mais antigas (Sibley & Ahlquist, 1990).

Sibley & Ahlquist (1972) compararam as proteínas da clara do ovo da maioria dos representantes das ordens de Gruiformes e concluíram que os padrões dos Rallidae, Aramidae, Gruidae, Heliornithidae, Psophiidae, Turnicidae e Eurypygidae são muito semelhantes e sugeriu uma relação de parentesco entre essas famílias. Cracraft (1973) considerou, através da análise de caracteres anatômicos, que os Psophiidae teriam uma relação de parentesco maior com os Gruidae e Aramidae do que com os Rallidae. Este mesmo autor afirmou que os Psophiidae seriam ainda mais proximamente relacionados aos Aramidae do que aos Gruidae. Em 1975, Morony e colaboradores agruparam os Psophiidae junto aos Gruidae, Rallidae e Aramidae na subordem Grues, enquanto Schauensee & Phelps (1978) os consideraram como intermediários entre os Gruidae e Rallidae.

Cracraft (1982), através da comparação das características anatômicas de Gruiformes fósseis e atuais, sugeriu que os Psophiidae teriam maior parentesco com a família Cariamidae e com a extinta Phorusrhacidae. Secundariamente, os Psophiidae estariam relacionados às famílias Rhynochetidae e Eurypygidae. Em decorrência de seus achados, Cracraft propôs expandir a subordem Grues e incluir essas quatro famílias (Cariamidae, Phorusrhacidae, Rhynochetidae, Eurypygidae), além dos Psophiidae, Gruidae e Aramidae.

Sibley & Ahlquist (1990), ao hibridizar o DNA de espécies atuais, sugeriram que os Psophiidae estariam primariamente relacionados aos Gruidae, Aramidae e Heliornithidae e, secundariamente, aos Cariamidae e Rhynochetidae. Esses autores colocam essas seis famílias, juntamente com os Eurypygidae e Otidae, na mesma subordem (Grui). Em 1993, Sibley e

colaboradores (*apud* Livezey, 1998) enfatizaram que os Psophiidae deveriam ser considerados como grupo-irmão de Aramidae + Gruidae.

Marceliano *et al.* (1997), em um estudo descritivo da osteologia e miologia craniana dos Psophiidae, afirmaram que os representantes desta família apresentam um padrão osteológico característico, apesar dos resultados não permitirem uma conclusão mais refinada sobre a relação desta família com os demais Gruiformes. Livezey & Zusi (2001) sugerem que os Psophiidae sejam mais próximos dos Opisthocomidae, uma relação ainda não sugerida por qualquer outro autor. Posteriormente, os mesmos autores (Livezey & Zusi, 2007) em uma nova análise constataram que Psophiidae, Aramidae e Gruidae seriam grupos-irmãos seqüenciais dentro da subordem Grues. As relações filogenéticas dos Psophiidae com as demais ordens de aves ainda são incertas, o que enfatiza a necessidade de estudos mais complexos que investiguem caracteres morfológicos e moleculares, de forma a solucionar esta antiga e persistente questão.

1.4. Família Psophiidae – Aspectos Gerais

Atualmente são reconhecidas três espécies pertencentes à família Psophiidae, todas endêmicas do bioma Amazônia. São agrupadas num único gênero, *Psophia* Linnaeus, 1758. O jacamim-de-costas-cinzentas (*Psophia crepitans*) ocorre ao norte do rio Amazonas, a leste e a oeste do rio Negro, enquanto *P. leucoptera* (jacamim-de-costas-brancas) é encontrado ao norte do rio Amazonas e a oeste do rio Negro, e ao sul do Amazonas e a oeste do rio Madeira. A terceira espécie, *P. viridis* (jacamim-de-costas-verdes) ocorre também ao sul do Amazonas, mas a leste do Madeira até o Maranhão.

São aves de porte similar ao de um frango doméstico, com pescoço e tarsometatarsos relativamente longos, possuindo cerca de 50 cm de comprimento total e com massa de aproximadamente 1.500 gramas. Todos os integrantes da família possuem plumagem predominantemente negra aveludada, seu pescoço reflete iridescência púrpura, enquanto as terciárias e escapulares podem ser de coloração marrom, verde, cinza ou branca (Haffer, 1974; Campbell & Lack, 1985; Sherman, 1996). Não há dimorfismo sexual de plumagem aparente nesses animais (Campbell & Lack, *op. cit.*, Sherman, *op. cit.*).

Os jacamins possuem a cabeça pequena, sendo esta região e a do pescoço recobertas por penas curtas, densas e de aspecto aveludado, as quais contribuem para aparentar que a cabeça é pequena em relação ao tamanho do corpo e que seu pescoço é fino (Schauensee & Phelps, 1978; Campbell & Lack, 1985; Sherman, 1996; Sick, 1997) . Seu pescoço é longo e possui formato em "S", fazendo com que seu perfil assemelhe-se ao de uma ema, além de acentuar sua aparência corcunda (Campbell & Lack, *op. cit.*; Sherman, *op. cit.*). No Suriname, os jacamins são chamados de "kamikami" (costas de camelo) fazendo alusão a esse aspecto curvado (Campbell & Lack, 1985).

Seu bico assemelha-se àquele dos Galliformes, visto que é forte, curto, levemente curvo e com a ponta afiada (Schauensee & Phelps, 1978; Sherman, 1996; Sick, 1997). Este é utilizado em uma alimentação variada, que inclui desde larvas de insetos até frutos pequenos, os quais são ingeridos inteiros. O bico também é útil para remover a polpa das frutas que envolvem as sementes de frutos maiores e, ocasionalmente, para matar pequenos vertebrados (Sherman, *op. cit.*).

Os Psophiidae aparentam ter corpos robustos, decorrentes das suas asas serem levemente arqueadas e com plumagem esvoaçante, cobrindo completamente as laterais do seu corpo e sua cauda curta (Sherman, 1996). Quando essas aves abrem suas asas, pode-se perceber a fragilidade e tamanho reduzido de seu corpo. Suas asas são curtas e arredondadas e, apesar de possuírem grandes músculos peitorais, seu potencial de vôo é reduzido, permitindo apenas vôos por curtas distâncias (Campbell & Lack, 1985; Sherman, 1996). O vôo é normalmente utilizado para voar até árvores próximas, onde empoleiram e nidificam, para cruzar sobre estreitos riachos e canais, e para fugir de predadores terrestres (Sherman, *op. cit.*).

Sua cauda é curta e mole, sendo um caráter importante para se caracterizar a família (Campbell & Lack, 1985; Sherman, 1996; Sick, 1997). Os tarsometatarsos de um jacamim são fortes e relativamente longos (Sherman, 1996). Seus dedos são robustos, sendo o primeiro dedo elevado, assim como ocorre em outros Gruiformes.

A podoteca é um caráter diagnóstico, visto que as espécies diferem no padrão de colorido de suas escamas. Nos jacamins-de-costas-cinzentas, *Psophia crepitans*, a podoteca é cinza-esverdeada clara, sendo verde-olivácea nos jacamins-de costas-brancas, *Psophia leucoptera*, e variando de verde a oliva nos jacamins-de-costas-verdes, *Psophia viridis* (Haffer, 1974; Blake, 1977; Sherman, 1996). Este caráter, entretanto, só é diagnóstico se observado quando o animal está vivo, visto que a coloração se perde em exemplares de museus e não deve ser utilizado como variável em estudos de taxonomia que se utilizem apenas de material coletado.

Vocalizam de inúmeras maneiras, sendo a mais característica um som alto e reverberante. Os jacamins são conhecidos como *trumpeters* (trompetistas), ainda que seu chamado não se assemelhe muito ao som do trompete. Sua vocalização é resultado da vibração do ar comprimido em dois sacos aéreos torácicos ligados à traquéia, sendo relativamente alta. Consiste em séries rápidas descendentes de três a cinco sílabas *staccato*, seguidas de uma sílaba prolongada e descendente (Sherman, 1996; Sick, 1997).

Os jacamins passam a maior parte do seu tempo caminhando no solo, procurando por frutas, invertebrados e pequenos vertebrados no solo da floresta. Só possuem o hábito de correr quando estão brincando ou afugentando invasores de seu território. No entanto, também podem correr ou voar para fugir de potenciais predadores, como felinos e humanos (Sherman, 1996). Gostam de banhar-se em águas rasas, mas quando se levantam com as asas molhadas, deitam no solo das florestas e tomam banho de sol com as asas abertas (Campbell & Lack, 1985).

A coloração contrastante de seu manto parece beneficiá-los no contato visual entre indivíduos de um mesmo bando (Sherman, 1996). Esse padrão em sua plumagem também pode acentuar alguns dos comportamentos sociais realizados com as asas. Os *Psophia* são relativamente comuns em áreas não perturbadas de florestas. Devido a essa característica, Stotz (1986) considerou muito curioso o fato de *Psophia viridis* ser raramente observado na região da Cachoeira Nazaré, rio Ji-Paraná em Rondônia, visto que essa área é pouco perturbada.

Pelo fato de possuírem excelente audição, conseguem detectar a presença de grupos que estão a muitos metros de distância, através de frequências inaudíveis ao ouvido humano (Sherman, *op. cit.*). Respondem à imitação de sua voz (*playback*). Os jacamins tornam-se muito dóceis em cativeiro, tornando-se excelentes animais de estimação. Na Venezuela são tidos como sentinelas, por vocalizar quando há perigo iminente (Schauensee & Phelps, 1978).

Sua dieta é essencialmente frugívora; no entanto, uma pequena fração de sua alimentação consiste em invertebrados e pequenos vertebrados (Schauensee & Phelps, 1978; Sherman, 1996). De acordo com Sick (1997), comem insetos, centopéias, sementes e bagas, sendo que as suas atividades podem ser reveladas pela descoberta de locais onde a serapilheira foi revolvida, deixando a terra exposta. Forrageia lentamente, em bandos pequenos, na companhia fortuita do mutum-poranga (*Crax alector*) (Schauensee & Phelps, 1978). Outras aves frugívoras, tais como os Cracidae e Ramphastidae deixam cair pequenos pedaços de frutas maduras ao se alimentarem. Ainda que os jacamins se aproveitem desses vestígios de alimentos, eles são primariamente dependentes dos macacos-aranha (*Ateles*), micos (*Cebus*) e macacos-de-cheiro (*Saimiri*), os quais, ao se alimentar, derrubam no solo das florestas grandes quantidades de frutas maduras (Sherman, 1996).

Durante a reprodução, instalam-se em buracos espaçosos de árvores e preenchem seus ninhos com folhas, podendo chocar até seis ovos por ninhada. Seus ovos são arredondados, brancos e com a casca áspera, sendo que o período de incubação é de 27 dias (Sick, 1997). Após o

ninho sair do ovo, a fêmea agarra-o com o bico e transporta-o ao solo (Schauensee & Phelps, 1978).

Os *Psophia* são encontrados na região Neotropical, onde habitam densas florestas da Bacia Amazônica e do Orinoco (Sherman, 1996). Vivem em bandos de três a treze indivíduos no solo de florestas de terra firme, sendo capazes de correr rapidamente e empoleirar-se em árvores (Schauensee, 1970; Schauensee & Phelps, 1978; Campbell & Lack, 1985). Devido ao fato dos jacamins serem muito caçados próximos a ocupações humanas, nas regiões periféricas das florestas, eles são mais comuns no interior das matas, onde há menos perturbação antrópica (Sherman, *op. cit.*). A maior ameaça aos Psophiidae é a perda de *habitat*. Dado que estas aves ocorrem em florestas, a destruição parcial ou total destas áreas torna-as impróprias. O fato de grandes territórios serem essenciais para garantir o estoque de alimentos para o ano inteiro agrava ainda mais esse problema (Sherman, 1996). Atualmente, populações estáveis de jacamins são encontradas em grandes reservas protegidas ou em áreas remotas, onde o homem ainda não conseguiu explorar devido à dificuldade de acesso (Sherman, *op. cit.*).

1.5. O gênero *Psophia* Linnaeus, 1758

O gênero *Psophia* tem se mantido sem alterações desde a sua descrição por Linnaeus, em 1758. A descrição do gênero é bastante lacônica e baseou-se apenas nos caracteres do bico e da narina (*rostrum cylindrico conicum, convexum, acutiusculum, mandibula superiore longiore; nares ovatae, patulae*). A espécie-tipo do gênero, *Psophia crepitans*, descrita com

base no relato do francês Barrère, foi brevemente caracterizada como possuindo peito desenvolvido, plumagem negra e que produzia sons com as asas (*Psophia crepitans nigra, pectore columbino*). A localidade-tipo foi citada como América Meridional. É interessante observar que Linnaeus (1758) também inclui dentro de *Psophia crepitans* o “macucagua” de Marcgrave, procedente de Pernambuco e que é, atualmente, identificado como *Tinamus solitarius* (Tinamiformes, Tinamidae, veja Amaral & Silveira, 2004). A localidade-tipo de *Psophia crepitans* foi posteriormente fixada por Richard & Bernard (1792 *apud* Hellmayr & Conover, 1942) como sendo a Guiana Francesa (Caiena). A determinação da localidade-tipo resolve um problema importante, pois a descrição lineana é vaga e poderia dar margem a dúvidas pois, via de regra, qualquer jacamim possui a plumagem basicamente negra e também pode produzir sons com as asas. Determinando-se que *Psophia crepitans* é da região do escudo guianense, foi possível estudar melhor a variação geográfica deste táxon, o que permitiu, posteriormente, a descrição de *P. c. napensis* Sclater & Salvin, 1873. Entretanto, as diferenças entre esses dois táxons são tênues e ainda aguardam uma revisão mais acurada.

1.6. Diversidade de Psophiidae

Os diversos táxons agrupados dentro do gênero *Psophia* Linnaeus diferem entre si basicamente na coloração da ranfoteca, podoteca, pescoço e região alar (Haffer, 1974; Campbell & Lack, 1985). O jacamim-de-costas-cinzentas (*P. crepitans*) é predominantemente negro, com uma mancha acinzentada na parte posterior da asa, na região das secundárias e das

grandes coberteiras superiores das asas, alcançando até as terciárias; acima destas, na região do manto, há uma faixa marrom-avermelhada. A rinoteca é negra e a gnatoteca é esverdeada. A região inferior do pescoço possui iridescência púrpura e verde, e a podoteca é de coloração cinza-esverdeada. Segundo Sherman (1996), *P. crepitans* possui duas subespécies reconhecidas: *P. c. crepitans* Linnaeus, 1758, conforme descrição acima mencionada e *P. c. napensis* Sclater & Salvin, 1873, cuja diferença está na coloração do pescoço, quase completamente púrpura iridescente, na faixa em sua asa, cujo tom de cinza é mais claro, e na coloração mais escura de seu bico.

Psophia crepitans ocorre em florestas úmidas, das planícies até localidades a 750 m de altitude, do leste dos Andes ao sudeste da Colômbia (Meta), sul e nordeste da Venezuela (Sucre, Monagas, Bolívar) até as Guianas, leste do Equador, nordeste do Peru e Brasil (ao norte do Amazonas, do leste de Roraima ao Amapá, ao longo dos rios Negro e Solimões) (Schauensee & Phelps, 1978; Sibley & Monroe, 1990; Sherman, 1996). A subespécie nominal, *Psophia crepitans crepitans*, ocorre a leste do rio Negro, do sudeste da Colômbia ao leste e sul da Venezuela, Guianas ao Amapá. *P. c. napensis*, por sua vez, ocorre a oeste do rio Negro, do sudeste da Colômbia ao leste do Equador e nordeste do Peru (Brabourne & Chubb, 1912; Schauensee, 1970; Novaes, 1974; Sherman, 1996; Sick, 1997), além do extremo noroeste do Brasil, até a margem esquerda do rio Solimões (Blake, 1977; Pinto, 1938, 1978).

O jacamim-de-costas-brancas (*P. leucoptera*) é também uniformemente negro, assemelhando-se a *P. crepitans*. A forma nominal apresenta coloração branca na região das secundárias, terciárias e grandes

coberteiras superiores das asas, enquanto as coberteiras superiores das asas são tingidas de púrpura iridescente, verde e bronze. Sua ranfoteca é amarela-esverdeada e a região inferior do pescoço apresenta iridescência púrpura acobreada. O tarsometatarso é verde-oliváceo (Haffer, 1974). Este jacamim também possui duas subespécies descritas: *P. l. leucoptera* Spix, 1825, caracterizada acima, e *P. l. ochroptera* Pelzeln, 1857. A única diferença entre estes dois táxons está na faixa ocre do manto de *P. l. ochroptera*, que é branca na forma nominal (Haffer, *op. cit.*; Sherman, 1996).

Psophia leucoptera é encontrado em florestas úmidas, em planícies de inundação do oeste e centro da América do Sul (ao sul do Amazonas), ao norte e leste da Bolívia (Pando, Beni, La Paz, Santa Cruz), a oeste do Brasil Amazônico (norte do Amazonas e oeste do rio Negro) e sul do Amazonas e a oeste do Rio Madeira. Pode ser co-específico com *P. crepitans*, mas ambas as formas aparentam ser simpátricas na Amazônia brasileira (Sibley & Monroe, 1990). A subespécie nominal ocorre a leste do Peru, ao sul do Rio Amazonas/Solimões e a oeste do rio Madeira, além do nordeste da Bolívia. Já *P. l. ochroptera* ocorre no noroeste do Brasil, ao norte do rio Solimões e a oeste do rio Negro (Brabourne & Chubb, 1912; Naumburg, 1930; Peters, 1934; Gyldenstolpe, 1945, 1951; Schauensee, 1970; Blake, 1977; Pinto, 1938, 1978; Sherman, 1996; Sick, 1997).

O jacamim-de-costas-verdes, *P. viridis* é semelhante aos táxons supra-citados, apresentando plumagem negra uniforme. A forma nominal possui a plumagem da região das secundárias, terciárias e grandes coberteiras superiores das asas de coloração verde-escura (Haffer, 1974; Sherman, 1996). As coberteiras superiores das asas são de tonalidade

púrpura iridescente e a ranfoteca é esverdeada. A região inferior do pescoço possui iridescência púrpura e a podoteca é verde-clara. Esta espécie possui atualmente três subespécies reconhecidas: *Psophia v. viridis* Spix, 1825, *P. v. obscura* Pelzeln, 1857, e *P. v. dextralis* Conover, 1934, que diferem da primeira na coloração da asa, marrom-oliváceo escuro e marrom-oliváceo, respectivamente. A ranfoteca dos representantes de *P. v. obscura* é negra com algumas manchas esverdeadas, sendo marrom-acinzentada em *P. v. dextralis*. A podoteca é negra em *P. v. obscura* (Haffer, 1974) e marrom-acinzentada em *P. v. dextralis* (Sherman, 1996).

Psophia viridis ocorre em florestas úmidas e em planícies de inundação do leste da Amazônia Brasileira (do leste do rio Madeira ao oeste do Maranhão) (Sibley & Monroe, 1990). A subespécie nominal distribui-se entre os rios Madeira e Tapajós (Naumburg, 1930), *P. v. dextralis* entre os rios Tapajós e Tocantins, e *P. v. obscura* ocorre no nordeste do Pará, a leste do rio Tocantins até o oeste do Maranhão (Brabourne & Chubb, 1912; Peters, 1934; Gyldenstolpe, 1945; Schauensee, 1970; Blake, 1977; Pinto, 1938, 1978; Oren, 1990, 1991; Sherman, 1996; Sick, 1997).

Dentro desse complexo foi descrita uma quarta forma, *P. v. interjecta* Griscom & Greenway, 1937, que se caracteriza por ser negro uniforme, com a plumagem da região das secundárias, terciárias e grandes coberteiras superiores das asas de coloração verde-oliváceo. As coberteiras superiores das asas são de tonalidade púrpura iridescente e o pescoço também se caracteriza por apresentar iridescência púrpura. Entretanto, Haffer (1974) propôs que esta forma não seria válida, pois difere sutilmente de *P. v. dextralis* e *P. v. obscura*, podendo ainda ocorrer em simpatria com as outras duas formas. Este autor acredita que *P. v. interjecta* represente apenas

uma intergradação entre as duas subespécies. Griscom & Greenway (1937) afirmam que *Psophia viridis interjecta* teria caracteres de *P. v. obscura* e de *P. v. viridis*, mas seria geograficamente intermediário entre *P. v. obscura* e *P. v. dextralis*, por isso os autores a consideraram como subespécie válida. Essa subespécie foi descrita com base em um único exemplar e Blake (1977) considera que o táxon *P. v. interjecta* ainda possui posição incerta, sendo possivelmente uma população intermediária, representando uma intergradação entre *P. v. dextralis* e *P. v. obscura*. *Psophia v. interjecta* distribui-se ao sul do rio Amazonas, do rio Tocantins (Cametá) e rio Cumarapi, não sendo delimitado o limite da distribuição a oeste. Pinto (1978) considera *P. v. interjecta* como um táxon cuja separabilidade continua duvidosa, no entanto, considera sua distribuição da margem direita (sul) do baixo Amazonas, entre os rios Xingu e Tocantins.

1.7. O complexo *Psophia viridis*

O complexo de formas de jacamins-de-costas-verdes, abrigado sob o nome *Psophia viridis*, ocorre nas matas ao sul do rio Amazonas, a leste do rio Madeira e a oeste do rio Buriticupu, Maranhão. Muitas das descrições originais dos jacamins-de-costas-verdes seguem o mesmo padrão observado para as demais espécies da família, com base em uma reduzida quantidade de material depositado em museus, o que dificulta análises mais refinadas.

Spix (1825: 66) descreve *Psophia viridis* (Figura 1) com base em um exemplar procedente de "Villa Nuova" (Parintins, Amazonas). A descrição, acompanhada de uma prancha, é bastante precisa e retrata a presença da

coloração púrpura iridescente na região inferior do pescoço (*collum infimum jugulumque violaceo et vix viridi splendentia*), caráter marcante neste táxon. Spix (*op. cit.*) também cita que esta espécie é menor do que *P. crepitans* (*corpus Psophia crepitante fere minus*) e que possui o dorso superior verde (*supra dorsum scapulasque viride*), o que a diagnostica imediatamente de *P. leucoptera*, também descrita por este autor e coletada na mesma época no rio Negro.

Spix (*op. cit.*) cita ainda que as escapulares são de coloração verde-escura, enquanto as grandes coberteiras da asa são de coloração ferrugem; as rêmiges primárias são caracterizadas como sendo negras, e suas secundárias seriam marrom-escuras. O autor descreve ainda aspectos do bico e da ranfoteca desta ave, tais como seu formato cônico (*rostrum conicum*), coloração pálida (*albescens*) e com a base levemente acinzentada (*basi vix plumbescens*). Hellmayr (1906), ao revisar os tipos de Spix presentes na coleção do *Zoologische Staatssammlung München* (Munique, Alemanha), cita que o tipo ainda estava presente e que possuía a seguinte inscrição: "*Psophia viridis* sp. Brasil Spix", o qual o autor julga ser o original para a descrição e ilustração do táxon. Entretanto, atualmente, o tipo encontra-se perdido, restando deste apenas a prancha original (Figura 1).

O próximo táxon do complexo a ser descrito foi *Psophia obscura* (Pelzeln, 1857). A caracterização é baseada em três exemplares coletados pelo zoólogo austríaco Johann Natterer, que permaneceu no Brasil por 18 anos (Straube, 2000). É interessante notar que este foi um dos poucos táxons que o próprio Natterer atribuiu um binômio latino, posteriormente aproveitado pelo próprio Pelzeln, e Natterer aproveitou também para citar o nome popular, jacamim-preto (*Dunkler Trompetervögel*). A localidade-tipo

citada por Pelzeln (*op. cit.*), *Brasília*, foi posteriormente modificada por este mesmo autor para "Pará" (Pelzeln, 1871). Natterer (*in* Pelzeln, 1857) afirma que coletou três exemplares em janeiro de 1835 e, neste período, segundo Vanzolini (1993), este coletor permaneceu em Belém ou nos seus arredores, o que indica que a localidade-tipo seja Belém, como já sugerido por Hellmayr & Conover (1942) e Pinto (1978).

Psophia obscura foi considerado como espécie plena por Sharpe (1894), enquanto Peters (1934) o subordina a *P. viridis*, tratamento seguido até hoje. A descrição de Pelzeln (1857) não cita um exemplar-tipo, fazendo isso apenas em 1871, quando designa o macho adulto NHMW nº 39401 (Figuras 2-5) como lectótipo. Pelzeln (*op. cit.*) se aproveita da coleta de exemplares de *P. viridis* para compará-los com a nova espécie e faz explícita menção à relação de parentesco entre essa espécie e *P. obscura*, que se distinguia por apresentar menor tamanho de bico, ranfoteca de tonalidade diferente e, principalmente, à coloração verde-amarronzada do dorso, que a distinguia prontamente de *P. viridis* Spix.

O outro táxon do complexo, *Psophia viridis dextralis* Conover, 1934, foi descrito com base em um macho adulto coletado por A. M. Olalla em dois de dezembro de 1932 em Tauari, rio Tapajós, Pará (FMNH nº 410480; Figuras 6-8). A descrição é bastante precisa, e Conover foi o primeiro autor a utilizar uma série mais expressiva de exemplares para embasar as suas conclusões, incluindo todos os táxons do complexo, embora em quantidades discrepantes. As características diagnósticas de *P. v. dextralis* são o dorso verde-oliváceo, diferente de *P. v. obscura* e *P. v. viridis*, e a quase ausência de iridescência nas asas que, quando presente, tem um tom levemente esverdeado.

Apenas três anos depois da descrição de *P. v. dextralis*, Griscom & Greenway descrevem *P. v. interjecta* com base em um macho adulto de Cametá, margem esquerda do rio Tocantins (MCZ nº 173207; Figuras 9-10). Os autores consideram *P. v. interjecta* como sendo uma combinação dos caracteres de *P. v. obscura* Pelzeln e da forma nominal. Griscom & Greenway (1937) comentam que o único espécime utilizado para a sua descrição é suficientemente distinto dos dois machos e das duas fêmeas topotípicos de *P. v. dextralis* Conover, o que validaria *P. v. interjecta*. A diagnose é baseada principalmente na iridescência púrpura da asa e na porção superior do manto marrom, diferente de *P. v. obscura*.

Griscom & Greenway (*op. cit.*) afirmam que *P. v. interjecta* possuiria características de *P. v. obscura* e de *P. v. viridis*, mas seria geograficamente intermediário entre *P. v. obscura* e *P. v. dextralis*. Haffer (1974) afirma que *P. v. interjecta* não seria diagnosticável de *P. v. dextralis*, sugerindo que esta forma seria uma intergradação entre *P. v. dextralis* e *P. v. obscura*, diferindo muito sutilmente dos táxons citados, podendo até mesmo ocorrer em simpatria com *P. v. dextralis* e *P. v. obscura*. Embora não fosse explícito em sinonimizar esta forma, a opinião de Haffer (*op. cit.*) foi seguida pela maioria dos autores subsequentes (*e. g.* Sherman, 1996), enquanto Pinto (1978) ainda a considera válida, embora afirmando que a sua diagnose das demais formas seria duvidosa.

1.7.1. Taxonomia e Sistemática

Sharpe (1894) preparou uma chave de identificação para as espécies da família, considerando a coloração do manto, a iridescência das grandes coberteiras e a iridescência do pescoço. Para cada táxon, descreveu

minuciosamente a morfologia externa, considerando a morfometria e o padrão de plumagem, e os seguintes táxons foram tratados como espécies plenas: *Psophia crepitans*, *P. napensis*, *P. leucoptera*, *P. ochroptera*, *P. viridis* e *Psophia obscura*.

Goeldi (1906) seguiu a classificação proposta por Sharpe (*op. cit.*) e considerou como válidos os táxons *Psophia obscura* e *Psophia viridis*. Em 1914, Sneathlage propôs uma chave de identificação para o gênero, levando em consideração os caracteres de colorido do dorso, das rêmiges e do tarsometatarso. A partir disso, analisou seis machos, sete fêmeas e dois exemplares de sexo indeterminado de *Psophia obscura* e caracterizou-os com "dorso alto, coberteiras das asas superiores e rêmiges do braço pardos escuros com brilho esverdeado; cabeça avelludada", citando apenas que este táxon ocorreria na Amazônia. Já *Psophia viridis* seria semelhante à espécie precedente, porém com o dorso mais claro, esverdeado e o tarso verde-acinzentado claro, ocorrendo no rio Madeira.

Brabourne & Chubb (1912) atualizam a distribuição dos táxons do complexo, citando também a localidade-tipo de cada um. Naumburg (1930), em seu estudo sobre as aves do Mato Grosso, é a primeira autora a utilizar a categoria subespecífica, quando trata de *Psophia viridis viridis*. O mesmo tratamento foi adotado por Peters (1934), que foi o primeiro a considerar *Psophia obscura* como subespécie de *Psophia viridis*, sendo seguido posteriormente por Pinto (1938, 1978).

Hellmayr & Conover (1942) relatam que a descrição de Barrère (1745) e Linnaeus (1758) a respeito da coloração dos representantes do gênero *Psophia* (*nigra*, *pectore columbino*) seria insuficiente para

reconhecê-lo como válido. Entretanto, os autores completam afirmando que os caracteres morfológicos, em conjunto com a localidade e a curiosa vocalização emitida pela ave, complementam a descrição e possibilitam sua identificação. Estes autores seguem o tratamento taxonômico adotado por Peters (1934).

Gyldenstolpe (1945), em seu estudo sobre a avifauna do rio Juruá, tece comentários sobre os exemplares coletados nesta região e adjacências. Com relação a *Psophia viridis*, analisa nove indivíduos da forma nominal e dez de *P. v. dextralis*. Este autor comenta brevemente sobre *P. v. interjecta*, de Griscom & Greenway (1937) e *P. v. obscura*, que não foram analisados por ele.

Pinto (1938) considera os táxons *P. v. viridis* e *P. v. obscura*. Entretanto, ao escrever sobre *Psophia viridis obscura*, faz menção aos exemplares MZUSP 10610 e MZUSP 10611, e já coloca em dúvida se os mesmos não seriam de outra subespécie (*P. v. dextralis*, no caso). Já em 1978, Pinto adiciona ao complexo os táxons *Psophia viridis dextralis* e *P. v. interjecta*, complementando ainda que esta última forma é de separabilidade duvidosa. Haffer (1974) relata que as diversas subespécies de *Psophia* diferem em caracteres morfológicos, como a coloração da ranfoteca, da podoteca, da região inferior do pescoço e das coberteiras das asas, preparando uma tabela com essas características e considerando como válidos os táxons *P. v. viridis*, *P. v. dextralis* e *P. v. obscura*. Blake (1977) caracteriza cada táxon do complexo, considerando também a sua distribuição e morfometria.

A contribuição de Sherman (1996) foi muito importante para o conhecimento da família Psophiidae, visto que seu trabalho compilou características morfológicas, ecológicas e taxonômicas do grupo. O gênero é representado por três espécies, *Psophia crepitans*, *Psophia leucoptera* e *Psophia viridis*, e os seguintes táxons subespecíficos são considerados: *P. c. crepitans*, *P. c. napensis*, *P. l. leucoptera*, *P. l. ochroptera*, *P. v. viridis*, *P. v. dextralis*, e *P. v. obscura*.

1.8. Conceitos de espécie e a sua influência na diversidade dos Psophiidae

Todos os táxons de Psophiidae são reconhecidos sob o paradigma do Conceito Biológico de Espécie (BSC, *Biological Species Concept*), no qual uma espécie é um grupo de populações naturais intercruzantes, isoladas reprodutivamente de outros grupos (Mayr, 1942). Este conceito pressupõe que o isolamento reprodutivo é decorrente do elevado grau de divergência alcançado por diferentes populações, o que impede o reconhecimento de indivíduos de outras populações como parceiros sexuais. Neste caso, cada população deve ser reconhecida como espécie plena. A incompatibilidade nos resultados do uso do BSC é decorrente do fato de atribuir-se determinadas propriedades adquiridas em linhagens de populações divergentes, tratando-as como se fossem necessariamente propriedades de espécies, tais como potencial reprodutivo e isolamento reprodutivo intrínseco, como no caso do conceito de espécie de Mayr (de Queiroz, 2005).

Esse conceito não propõe critérios para verificar se duas populações que não estão em contato são co-específicas ou não, o que torna subjetiva a determinação do status taxonômico de populações alopátricas (Cracraft, 1983a; McKittrick & Zink, 1988; Zink, 1997). Os mesmos autores acreditam que o isolamento reprodutivo proposto no BSC causa dúvidas na compreensão deste conceito, visto que pode mascarar relações filogenéticas entre as espécies e porque nem sempre a especiação depende do isolamento reprodutivo para ocorrer. O BSC baseia-se somente em organismos que se reproduzem sexuadamente, ainda que a maioria dos sistematas não utilize o fator reprodução ao descrever táxons que ainda são reconhecidos morfologicamente (Bock, 2004). Bock (*op. cit.*) afirma que o limite entre espécies é estabelecido com base no isolamento genético ou na falta de fluxo gênico entre membros de espécies diferentes, complementando ainda que, se duas espécies são reprodutivamente isoladas, elas são conseqüentemente geneticamente isoladas. Balakrishnan (2005) afirma ainda que as espécies podem ser geneticamente diferentes sem estarem reprodutivamente isoladas. Donoghue (1985) sugere que um conceito consistente de espécie não deveria estar atrelado ao isolamento reprodutivo, devido às dificuldades que este critério apresenta. Apesar de não ser aplicável a todos os táxons, o BSC não pode ser considerado um conceito errôneo. Ainda que contrarie grande parte dos sistematas, o valor do BSC ou de qualquer outro conceito de espécie só pode ser decidido através da investigação deste na história evolutiva do táxon (Bock, 2004). Por ser um conceito controverso, cabe analisar se a utilização do BSC não está subestimando a diversidade de Psophiidae.

Dentre os diversos conceitos de espécie existentes, surgidos em parte como um contraponto ao BSC, o Conceito Filogenético de Espécie (PSC, *Phylogenetic Species Concept*) tem sido cada vez mais amplamente aceito entre os zoólogos, especialmente entre aqueles que adotaram a metodologia cladista (Cracraft, 1983a, 1989; McKittrick & Zink, 1988). Entretanto, apesar do PSC não ser estritamente um conceito cladista, essa noção de espécie filogenética encontrou uma base coerente entre as hipóteses históricas da diferenciação dos táxons, como sendo o ponto conceitual na análise da variação geográfica e especiação. De acordo com Cracraft (1997), se duas espécies forem diagnosticadas, elas serão reconhecidas como espécies filogenéticas e até poderá ocorrer fluxo gênico em uma zona de hibridização, também chamada de zona de contato secundário, ou seja, o fluxo gênico não seria um critério para a delimitação de espécies.

Através da utilização do PSC, a categoria de subespécie seria descartada, visto que se um trinômio representa uma população que é diagnosticável e monofilética, esta deve ser elevada à categoria de espécie plena. As subespécies de aves que se apresentarem em processo de divergência devem ter sua posição taxonômica repensada, enquanto que outros trinômios que não possuam valor taxonômico e evolutivo não seriam válidos como espécie e deveriam ser eliminados (McKittrick & Zink, 1988). Há considerações a respeito do PSC e seu limite estreito em relação a populações alopátricas, dado que toda população geograficamente distinta seria considerada como espécie plena ao invés de uma subespécie (Bock, 2004). Por outro lado, o uso de um conceito de espécie abrangente teria

conseqüências negativas com inúmeras espécies válidas, as quais seriam tratadas como integrantes de uma ampla espécie politípica (Bock, *op. cit.*).

A falta de critérios e abusos na aplicação do conceito de subespécie no passado levou a uma utilização indiscriminada desta categoria, tornando o conceito menos confiável (Lanyon, 1982). Nestes casos, freqüentemente, os autores priorizavam a descrição de uma nova subespécie, sem estudar a variação geográfica desta de maneira minuciosa (Barrowclough, 1982; Zusi, 1982; Bock, 2004). Aleixo (2007) aponta para o fato de que a utilização do conceito de subespécie sem uma definição criteriosa para o termo mascara linhagens evolutivas válidas, completamente diagnósticas e separadas. Essa falta de cuidado acarretou um enorme número de subespécies, com implicações em diversos ramos da zoologia, inclusive na conservação.

Populações discriminadas como subespécies sob o conceito biológico costumam ser ignoradas em programas de conservação de fauna e em listas de espécies ameaçadas, visto que uma espécie plena é sempre mais visada do que uma variação local de uma espécie abundante (Proctor & Lynch, 1993; Silveira & Olmos, 2007). Através do conceito filogenético, essas populações poderiam ser vistas como espécies válidas e, como conseqüência, haveria um maior empenho em conservá-las (Cracraft, 1997). A maior mudança no quadro da Lista de Aves do Brasil, através da utilização de um conceito de espécie mais apropriado, seria um aumento no número de espécies, decorrentes de estudos taxonômicos que validem e elevem ao nível de espécie táxons subespecíficos (Aleixo, 2007).

Quando o conceito de subespécie foi descrito para populações geograficamente equivalentes, o critério era que a reprodução e a

integração seriam os fatores essenciais para a existência dessas. Entretanto, sabe-se que este critério é muito simplista, visto que populações alopátricas isoladas existem sem quaisquer sinais de cruzamento, ainda que sejam tratadas como subespécies (Bock, 2004).

Recentemente, o conceito de subespécie foi analisado do ponto de vista molecular, com a conclusão de que inúmeras vezes a utilização da categoria induz erros na taxonomia, em estudos evolutivos e nas políticas conservacionistas (Zink, 2004). Devido à possibilidade das análises morfológicas e moleculares evidenciarem resultados discordantes em relação à variação geográfica, e das subespécies serem definidas com base em características morfológicas, análises morfológicas rigorosas são cruciais para o uso correto da categoria subespecífica (Cicero & Johnson, 2006).

A correta identificação de espécies é crucial tanto em pesquisas nas áreas de biologia quanto na conservação da biodiversidade (Balakrishnan, 2005). A imprecisão na definição dos caracteres e a escassez em ilustrações que definam os mesmos são alguns dos problemas enfrentados nas regiões tropicais. A inacessibilidade à literatura de descrições originais e a lacuna em exemplares-tipo, que se encontram somente em coleções da Europa e da América do Norte, são outros desafios a serem vencidos pelos taxonomistas (Balakrishnan, *op. cit.*).

Nenhum conceito de espécie proposto é totalmente objetivo ou pode ser utilizado sem quaisquer ressalvas, fato este causado pelos contínuos processos de evolução e especiação em discretas e lentas etapas (Helbig, 2002). Alguns autores julgam que é praticamente impossível que um conceito de espécie seja aplicado com absoluta certeza no presente, se este

depende de eventos futuros para que a especiação ocorra (O'Hara, 1993; Mayr, 1996). A adoção de um único conceito de espécie com o objetivo de eliminar a subjetividade seria um equívoco, o que acarretaria em simplesmente transferir o limite na delimitação das espécies e mudar a taxonomia, os quais já são bastante controversos (Helbig, *op. cit.*).

Desde as descrições originais, nenhuma revisão taxonômica no complexo *Psophia viridis* foi realizada. Os táxons foram descritos com base em poucos exemplares, sem uma análise mais aprofundada das diferenças morfológicas encontradas e sem uma preocupação de avaliar se estas seriam válidas ou relevantes o suficiente para se atribuir algum valor taxonômico. Esses táxons foram descritos (ou classificados, posteriormente) dentro de um raciocínio de que o isolamento reprodutivo não seria suficiente para manter a identidade de cada um deles, uma das premissas do BSC, que cria a categoria subespecífica nestes casos. Com o advento do Conceito Filogenético de Espécie (PSC), passa a ser dada maior ênfase na diagnosticabilidade de cada população, levando-se em consideração também o monofiletismo dos táxons, tratamento adotado aqui.

1.9. Biogeografia amazônica e sua influência na diversidade dos Psophiidae

A escassez de estudos sobre padrões filogenéticos de diferenciação da avifauna nos Neotrópicos ou de congruência temporal e espacial nesses padrões promove um déficit na compreensão da evolução e diversificação das aves neotropicais (Cracraft & Prum, 1988). Diversas teorias foram propostas para explicar a enorme diversidade encontrada na região

amazônica. Sabe-se que o rio Amazonas e os cursos largos de seus principais afluentes (rios Negro, Madeira, Tapajós, Xingu e Tocantins) são prováveis barreiras à dispersão de diversas aves que habitam o interior das florestas, tais como os jacamins, alguns Formicariidae e Pipridae. Entretanto, as espécies e subespécies destas famílias podem estar em contato na nascente ou na foz, visto que o completo isolamento por rios é muito raramente observado (Haffer, 1974).

Segundo Haffer (*op. cit.*) e Sherman (1996), os táxons do gênero *Psophia* são separados pelos rios amazônicos da seguinte maneira: *P. crepitans* ocorre ao norte do Amazonas, com a subespécie nominal a leste do rio Negro e com *P. c. napensis* ocorrendo a oeste do mesmo rio; *P. leucoptera leucoptera* é encontrado ao sul do Amazonas e a oeste do rio Madeira, enquanto *P. l. ochroptera* ocorre ao norte do Amazonas e a oeste do rio Negro. Já o complexo *P. viridis* aparenta ser separado em populações distintas pelo curso dos tributários ao sul do Amazonas e a leste do Madeira: *P. v. viridis* entre os rios Madeira e Tapajós, *P. v. dextralis* entre o Tapajós e o Xingu, e *P. v. obscura* a leste do rio Tocantins e a oeste do Maranhão. *P. viridis interjecta*, um táxon de validade incerta, ocorre no interflúvio Xingu–Tocantins. As populações de *Psophia* encontradas em margens opostas de rios diferem em padrões de coloração de determinadas partes de seu corpo, sendo consideradas como subespécies. Essas diferenças, provavelmente, desapareceriam clinalmente em direção à nascente dos rios, possibilitando um contato entre os indivíduos (Haffer, 1974).

Sherman (1996) sugere que *Psophia crepitans* e *P. leucoptera* sejam tratadas como coespecíficas, e que *P. l. ochroptera* seria uma subespécie de

P. crepitans, devido à sua distribuição ser mais compatível com a mesma e sua plumagem ser de coloração intermediária. Esse fato foi refutado por não haver áreas de hibridação na região em que *P. l. ochroptera* e *P. c. napensis* se sobrepõem, o que indicaria que ambas provavelmente pertencem a táxons distintos. Koepcke & Koepcke (1966 *apud* Haffer, 1974) afirmam que, de acordo com caçadores locais, o jacamim-de-costas-brancas (*Psophia leucoptera*) e o jacamim-de-costas-cinzentas (*Psophia crepitans*) possuem distribuição simpátrica na região de Iquitos (Peru) na margem esquerda do alto rio Amazonas. Estas espécies viveriam na região em bandos distintos, sendo que *P. leucoptera* teria preferência por regiões mais montanhosas, enquanto *P. crepitans napensis* seria supostamente mais comum em áreas de planícies de inundação da Amazônia. Entretanto, esse relato necessita de evidências mais concretas, visto que *Psophia leucoptera* só é conhecida por habitar a área ao sul do rio Solimões.

O desenvolvimento do sistema de rios da Amazônia, em decorrência da elevação dos Andes no Período Cenozóico, provocou eventos vicariantes que fragmentaram as populações de cada espécie já previamente estabelecidas em áreas diversificadas da Bacia Amazônica. O desenvolvimento do regime dos rios é considerado uma causa do processo de diferenciação e especiação da fauna da América do Sul (Wallace, 1849; Bates, 1862; Sick, 1967; Willis, 1969; Hershkovitz, 1977; Capparella, 1988, 1991). Há evidências demonstrando um padrão de distribuição comum em aves e primatas, entre outros grupos, no qual diferentes espécies e subespécies ocorrem em margens opostas de rios ou alagados da Bacia Amazônica (Sick, *op. cit.*; Hershkovitz, *op. cit.*; Ayres & Clutton-Brock, 1992). No caso dos *Psophia*, podemos observar que os diversos táxons

diferenciaram-se morfológicamente nas margens opostas dos rios, permitindo supor que os mesmos atuem como barreiras.

Na Teoria dos Refúgios, Haffer (1969) propôs que, durante a era glacial do Pleistoceno, um resfriamento global provocou climas mais secos na região do Amazonas, o que retraiu as florestas úmidas em refúgios onde as espécies florestais sofreram especiação, enquanto as áreas adjacentes foram substituídas por savana. Quando as florestas isoladas dos refúgios expandiram-se nos períodos interglaciais (período úmido) para recobrir a Amazônia, as populações residentes espalharam-se ao longo do território disponível.

A especiação nos refúgios acarreta no modelo de especiação alopátrica, pressupondo-se que não haja fluxo gênico entre refúgios (Marroig & Cerqueira, 1997). Haffer (1969; 1974) acredita que a diferenciação dos jacamins em diversas subespécies ocorreu no Pleistoceno. De acordo com este autor (vide figuras 11 e 12), *P. leucoptera* originou-se no refúgio do leste do Peru; *P. crepitans napensis* no refúgio Napo; *P. c. crepitans* no refúgio da Guiana; *P. viridis viridis* no refúgio Madeira-Tapajós, e *P. v. obscura* no refúgio Belém (Pará) (Haffer, 1974). Apesar da retração/expansão da mata úmida ter de fato ocorrido, isso não prova que a especiação estaria associada ao evento paleomorfoclimático, e essa teoria é pouco aceita atualmente (Patton & da Silva, 1998).

O conceito de "refúgios" pode estar associado ao das áreas de endemismo. As hipóteses sobre os refúgios e seu significado histórico são comparáveis ao conhecimento sobre áreas de endemismo e sua história, visto que o conceito de refúgios é proveniente de nossos conhecimentos

sobre endemismos (Cracraft, 1985). A hipótese mais simples seria a de que as áreas de endemismo representem regiões comuns de diferenciação biótica. Relações históricas entre as áreas de endemismo podem ser conseguidas através da ocorrência dos táxons em três ou mais regiões endêmicas, permitindo-nos investigar padrões de diferenciação entre espécimes (Cracraft, 1982; Cracraft, 1983 a, b). Não há necessidade de conhecimento sobre a idade geológica das áreas ou dos táxons (Cracraft, 1985). O autor sugeriu a delimitação de sete áreas de endemismo, listadas como Guiana, Imeri, Napo, Inambari, Rondônia, Pará e Belém. Entretanto, Silva e colaboradores (2002) propuseram a subdivisão do Centro Pará em outras duas áreas (Centro Tapajós e Centro Xingu), separadas pelo rio Xingu. Os jacamins-de-costas-verdes (*P. viridis viridis*, *P. v. dextralis*, *P. v. interjecta* e *P. v. obscura*) seriam respectivamente distribuídos nas áreas de endemismo Rondônia, Tapajós, Xingu e Belém, de acordo com Silva *et al.* (*op. cit.*).

A Teoria da Dinâmica dos Rios sugere que a erosão lateral e as mudanças no fluxo de rios meândricos são fatores que influenciam e auxiliam na manutenção da diversidade de espécies na Amazônia (Salo *et al.*, 1986). A natureza dinâmica dos rios atua sobre todos os tipos florestais nas terras baixas da Amazônia, criando uma floresta de ambientes heterogêneos (Marroig & Cerqueira, 1997). Essa teoria resultaria em um modelo de especiação alopátrica, tendo em vista que populações seriam passivamente transferidas de uma margem do rio à outra através da formação de lagos em meandros abandonados em épocas diferentes (Salo *et al.*, *op. cit.*). Os autores acreditam que a dinâmica dos rios seja um mecanismo que leva a um padrão de especiação alopátrica semelhante

àquele dos refúgios pleistocênicos. A teoria dos refúgios relata que a grande diversificação de espécies ocorreu durante as fases áridas do Pleistoceno. Nesse período, as florestas contínuas seriam repetidamente fragmentadas em refúgios circundados por savanas. Devido à natureza dinâmica das camadas sedimentares na região do oeste da Amazônia, tanto os igapós separados por antigas florestas de solo denudado quanto as próprias florestas seriam consideradas oásis nos quais a diferenciação biológica ocorreria. Há evidência crescente de que o número de espécies residentes somente nos igapós ou nas florestas de solo denudados é excepcionalmente alto na Amazônia. Desta maneira, se ocorrer um movimento recorrente de abandono de antigos lagos meândricos e migração das espécies para os que estiverem em formação, haverá o contato secundário de várzeas anteriormente separadas, o que resultaria numa dinâmica de espécies parecida com aquela postulada pela teoria dos refúgios (Salo *et al.*, 1986).

A Teoria dos Gradientes Ecológicos sugere que os padrões de distribuição são consistentes com a divergência geográfica e adaptações aos fatores ecogeográficos, independentemente de fatores históricos (Endler, 1982a, b; Brown, 1987). Ainda que as florestas tropicais ocupem vastas áreas e aparentemente sejam uniformes, elas contêm vários gradientes ecológicos ao longo delas (Tuomisto *et al.*, 1995). Nesse caso, a especiação estaria ocorrendo entre populações contíguas (parapátricas) que estivessem sob as mesmas pressões seletivas, sem considerar o fluxo gênico (Marroig & Cerqueira, 1997). Endler (1982) sugeriu que as condições ecológicas seriam suficientes para explicar padrões de diferenciação.

Apesar da Teoria dos Refúgios (Haffer, 1969) ser classicamente citada como responsável pela especiação nos jacamins, torna-se

imprescindível que a mesma, e outras, sejam testadas de maneira mais rigorosa, visando explicar melhor a história dessa família de aves. Há estudos que sugerem que os rios amazônicos seriam barreiras efetivas à dispersão de inúmeras espécies de aves. Outros autores relatam que a dinâmica dos rios também influenciaria para que o ambiente se torne estável e desfavorável à competição exclusiva entre espécies. Além disso, a teoria dos gradientes ecológicos favoreceria uma variação gradual entre os Psophiidae ao longo da Bacia Amazônica, através de regiões com diferentes pressões seletivas. Desse modo, graças à sua distribuição peculiar, os representantes da família Psophiidae prestam-se como modelos interessantes para testar essas teorias.

Conclusões

- 1.** Através de análises morfométricas, de padrões de plumagem e da utilização do conceito filogenético de espécie, foram reconhecidas três espécies de jacamins-de-costas-verdes: *Psophia viridis* Spix, 1825; *Psophia dextralis* Conover, 1934 e *Psophia obscura* Pelzeln, 1857;
- 2.** estes táxons foram diagnosticados por cinco caracteres de plumagem e distribuem-se nos interflúvios Madeira–Tapajós (*Psophia viridis*), Tapajós–Tocantins (*Psophia dextralis*), e a leste do rio Tocantins e oeste do Maranhão (*Psophia obscura*);
- 3.** *Psophia viridis interjecta* Griscom & Greenway, 1937 não apresenta caracteres diagnósticos e é considerado como sinônimo-júnior de *P. dextralis* Conover, 1934;
- 4.** o curso dos grandes rios ao sul do rio Amazonas são barreiras efetivas para as espécies aqui consideradas, com exceção do rio Xingu;
- 5.** *Psophia obscura* é uma espécie ameaçada de extinção e a sua conservação depende da criação de Unidades de Conservação na região do Centro Belém de endemismo.

Referências Bibliográficas

- ALEIXO, A. 2007. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 15 (2): 297-310.
- ALVARENGA, H. M. F.; HÖFLING, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 43 (4): 55-91.
- ALVAREZ DEL TORO, M. 1971. On the biology of the American finfoot in southern Mexico. **Living Bird**, 10: 79-88.
- AMARAL, F. S. R.; SILVEIRA, L. F. 2004. *Tinamus solitarius pernambucensis* Berla, 1946 é sinônimo de *Tinamus solitarius* (Vieillot, 1819). **Ararajuba**, 12 (1): 33-41.
- ARCHIBALD, G.W.; MEINE, C. D. 1996. Family Gruidae (cranes). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 60-89.
- AYRES, J. M.; CLUTTON-BROCK, T. H. 1992. Rivers boundaries and species range size in Amazonian primates. **American Naturalist**, (140): 531-537.
- BALAKRISHNAN, R. 2005. Species Concepts, Species Boundaries and Species Identification: A View from the Tropics. **Systematic Biology**, 54 (4): 689-693.
- BALDWIN, S. P.; OBERHOLSER, H. C.; WORLEY, L. G. 1931. **Measurements of birds**. Cleveland: Cleveland Museum of Natural History.
- BARROWCLOUGH, G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness, and subspecies. **Auk**, 99: 601-603.
- BARTLETT, A. D. 1862. Note on the habits and affinities of the kagu (*Rhinochetus jubatus*). **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1862: 218-219.
- BATES, H. W. 1862 (1979). **Um naturalista no Rio Amazonas**. São Paulo: Ed. Itatiaia (Traduzido para o português e publicado em 1979 por John Murray, Londres).
- BATES, J. M.; HACKETT, S. J.; CRACRAFT, J. 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. **Journal of Biogeography**, 25: 783-793.

- BEDDARD, F. E. 1889. On the anatomy of the Burmeister's caracara (*Chunga burmeisteri*). **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1889: 594-602.
- BEDDARD, F. E. 1890. On the structure of *Psophia* and on its relations to other birds. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1890: 329-340.
- BEDDARD, F. E. 1891. Contributions to the anatomy of the kagu (*Rhinocetus jubatus*). **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1891: 9-21.
- BERTRAM, B. C. R. 1996. Family Heliornithidae (finfoots). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 210-217.
- BLAKE, E. R. 1977. **Manual of Neotropical Birds: Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies)**, Vol. 1. Chicago: The University of Chicago Press. 674p.
- BOCK, W. J. 2004. Species: the concept, category and taxon. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, 42: 178-190.
- BRABOURNE, L.; CHUBB, C. 1912. **The Birds of South America**. London: R. H. Porter. vol. 1, 1504p.
- BROWN, K. 1987. Conclusions, synthesis, and alternative hypothesis. In: WHITMORE, T.C.; PRANCE, G. T. (Eds), **Biogeography and quaternary history in tropical America**. Oxford: Clarendon Press. p. 175-196.
- BRYAN, D. C. 1996. Family Aramidae (limpkin). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 90-95.
- CAMPBELL, B.; LACK, E. 1985. **A dictionary of birds**. London: Elsevier. 704 p.
- CAPPARELLA, A. P. 1988. Genetic variation in Neotropical birds: Implication for the speciation process. In: CONGRESSUS INTERNATIONALIS ORNITHOLOGICI, 19^o, Ottawa, 1986. **Acta**. Ottawa: National Museum of Natural Sciences by University of Ottawa Press, c1988. p. 1658-1664.
- CAPPARELLA, A. P. 1991. Neotropical avian diversity and riverine barriers. In: International Ornithological Congress, 20^o, Wellington, 1991. **Proceedings**. Wellington, International Ornithological Congress. p. 307-316.
- CHATTERJEE, S. 1997. **The rise of birds: 225 million years of evolution**. Baltimore: The John Hopkins University Press. 312p.

- CICERO, C.; JOHNSON, N. K. 2006. Diagnosability of subspecies: lessons from sage sparrows (*Amphispiza belli*) for analysis of geographic variation in birds. **Auk**, 123 (1): 266-274.
- COLLAR, N. J. 1996. Family Otididae (bustards). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 240-273.
- CONOVER, H. B. 1934. A new trumpeter from Brazil. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, 47: 119-120.
- CRACRAFT, J. 1968. A review of the Bathornithidae (Aves, Gruiformes), with remarks on the relationships of the suborder Cariamae. **American Museum Novitates**, 2326: 1-46.
- CRACRAFT, J. 1969. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 1. The Eocene family Geranoididae and the early history of the Gruiformes. **American Museum Novitates**, 2388: 1-41.
- CRACRAFT, J. 1971. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 2. Additional comments on the Bathornithidae, with descriptions of new species. **American Museum Novitates**, 2449: 1-14.
- CRACRAFT, J. 1973. Systematics and evolution of the Gruiformes (Class Aves). 3. Phylogeny of the suborder Grues. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, (151): 1-128.
- CRACRAFT, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the Recent birds of the world (Class Aves). **Auk**, 98: 681-714.
- CRACRAFT, J. 1982. Phylogenetic relationships and transantarctic biography of some gruiform birds. **Geóbios Mémoire Spécial**, 6: 393-402.
- CRACRAFT, J. 1983a. Species concepts and speciation analysis. In: JOHNSTON, R. F. **Current Ornithology**. New York: Plenum Press. v. 1, p. 159-187.
- CRACRAFT, J. 1983b. Cladistic analysis and vicariance biogeography. **American Scientist**, 71: 273-281.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. **Ornithological Monographs**, (36): 49-84.
- CRACRAFT, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. (Eds). **Speciation and its Consequences**. Massachusetts: Sinauer Associates. p. 28-59.
- CRACRAFT, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology – an ornithological viewpoint. In: CLARIDGE, M. F. ; DAWAH, H.

- A. ; WILSON, M. R. (Eds). **Species the Units of Biodiversity**. London: Chapman & Hall. p. 325-339. (Systematics Association Special Volume).
- CRACRAFT, J.; PRUM, R. O. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. **Evolution**, 42 (3): 617-620.
- de QUEIROZ, K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. **Proceedings National Academy of Science**, 102 (1): 6600-6607.
- DEBUS, S. J. S. 1996. Family Turnicidae (buttonquails). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 44-59.
- DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J., eds. 1996. **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Editions. v. 3, 824 p.
- DONATELLI, R. J. 1993. Nomes vernáculos em língua inglesa de membros de famílias de aves e seus correspondentes em língua portuguesa. **Boletim do Centro de Estudos Ornitológicos**,(9): 11-35.
- DONOGHUE, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. **Bryologist**, (88): 172-181.
- DUNNING, J. B., Jr. 1992. **CRC handbook of avian body masses**. Boca Raton: CRC Press.
- ENDLER, J. A. 1982a. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy? In: T. G. PRANCE (ed). **Biological diversification in the tropics**. New York: Columbia University Press. p. 641-657.
- ENDLER, J. A. 1982b. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. **American Zoologist**, (22): 441-452.
- ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE (ESRI). 2002. **ArcView 3.3**.
- EVANS, M. I.; HAWKINS, A. F. A.; DUCKWORTH, J. W. 1996. Family Mesitornithidae (mesites). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 34-43.
- FAIN, M. G.; KRAJEWSKI, C.; HOUDE, P. 2007. Phylogeny of "core Gruiformes" (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin-Sungrebe problem. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 43: 515-529.
- FEDUCCIA, A. 1996. **The origin and evolution of birds**. New Haven: Yale University Press. 420p.

- GADOW, H. 1892 On the classification of birds. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1892: 229-256.
- GOELDI, E. A. 1906. **Album de Aves Amazônicas**. Suplemento ilustrativo à obra "Aves do Brasil". Três Fascículos. Belém: Museu Paraense de Historia Natural e Ethnographia, 1900-1906.
- GONZAGA, L. P. 1996. Family Cariamidae (seriemas). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 234-239.
- GRAVES, G. R.; ZUSI, R. L., **Preliminary survey of the avifauna of the east bank of the lower Rio Xingu**. [Relatório não publicado].
- GRISCOM, L.; GREENWAY, J. C. 1937. *Psophia viridis interjecta*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard**, 81 (2): 419.
- GYLDENSTOLPE, N. 1945. The bird fauna of Rio Juruá in Western Brazil. **Kungliga Svenska Vetenskaps akademiens Handlingar**, 22 (3): 1-338.
- GYLDENSTOLPE, N. 1951. The ornithology of the Rio Purús region. **Arkiv för Zoologi**, 2 (1): 1-320.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, 165 (3889): 131-137.
- HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. **Publications of Nuttall Ornithological Club**, 14: 1-390.
- HAFFER, J. 1985. Avian zoogeography of the Neotropical lowlands. **Ornithological Monographs**, (36):113-146.
- HELBIG, A. J.; KNOX, A. G.; PARKIN, D. T.; SANGSTER, G.; COLLINSON, M. 2002. Guidelines for assigning species rank. **Ibis**, 144: 518-525.
- HELLMAYR, C. E. 1906. Revision der Spix'schen Typen brasilianischer Vogel. **Abhandlungen Kungliga Bayerischen Akademie der Wissenschaften II. Klasse**, (22): 562-726.
- HELLMAYR, C. E.; CONOVER, B. 1942. **Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands in Field Museum of Natural History**. Chicago: Publications of Field Museum of Natural History. v. 13, part 1, n. 1, p. 308-314.
- HENDRICKSON, H.T. 1969. A comparative study of the egg white proteins of some species of the avian order Gruiformes. **Ibis**, 111 (1): B80-91.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. **Living new world monkeys, part 1 (Platyrrhini), with an introduction to Primates**. Chicago: Chicago University Press.

- HOUDE, P. 1994. Evolution of the Heliornithidae: reciprocal illumination by morphology, biogeography and DNA hybridization (Aves: Gruiformes). **Cladistics**, 10: 1-19.
- HOUDE, P.; COOPER, A.; LESLIE, E.; STRAND, A. E.; MONTAÑO, G. A. 1997. Phylogeny and evolution of 12S rDNA in Gruiformes (Aves). In: MINDELL, D. P. (Ed). **Avian Molecular Evolution and Systematics**. San Diego: Academic Press. p. 121-158.
- HOWARD, H. 1950. Fossil evidence of avian evolution. **Ibis**, 92: 1-21.
- HUNT, G. R. 1996. Family Rhynochetidae (kagu). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 218-225.
- HUXLEY, T. H. 1867. On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 1867: 415-472.
- LANYON, W. E. 1982. The subspecies concept: then, now, and always. **Auk**, 99: 603-604.
- IBAMA. 2003. Lista das Espécies da Fauna Brasileira Ameaçadas de Extinção. Anexo à Instrução Normativa Nº 3, de 27 de maio de 2003 do Ministério do Meio Ambiente. <http://www.ibama.gov.br/fauna>. Último acesso em: 30 de maio de 2005.
- LINNAEUS, C. 1758. *Psophia*. In: Linnaeus, C. **Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis ...** 10.ed. Holmiae: L. Salvii. p.154.
- LIVEZEY, B. C. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, 353: 2077-2151.
- LIVEZEY, B. C.; ZUSI, R. L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. **Netherlands Journal of Zoology**, 51(2):179-205.
- LIVEZEY, B. C.; ZUSI, R. L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 149: 1-95.
- MARCELIANO, M. L. V.; DONATELLI, R. J.; HÖFLING, E.; POSSO, S. R. 1997. Osteologia e miologia cranianas de Psophiidae (Aves: Gruiformes). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, 13 (1): 39-76.

- MARROIG, G.; CERQUEIRA, R. 1997. Plio-Pleistocene South American History and the Amazon Lagoon Hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology**, 2 (2): 103-119.
- MAYR, E. 1942. **Systematics and the origin of species**. New York: Columbia University Press. 334p.
- MAYR, E. 1996. What is a species, and what is not? **Philosophy of Science**, 63: 262-277.
- MC KITRICK, M. C.; ZINK, R. M. 1988. Species concepts in Ornithology. **Condor**, 90 (1): 1-14.
- MORONY, J. J.; BOCK, W. J.; FARRAND, J. Jr. 1975. **Reference list of the birds of the world**. New York: American Museum of Natural History.
- MUNSELL. 1994. **Soil color charts, revised edition**. Macbeth Division of Kollmorgan Instruments Corporation, New Windsor, New York.
- NAUMBURG, E. M. B. 1930. Birds of Matto Grosso, Brazil: A report on the birds secured by the Roosevelt-Rondon expedition. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 60: 83-84.
- NOVAES, F. C. 1974. Ornitologia do Território do Amapá I. **Publicações Avulsas do Museu Paraense Emílio Goeldi**, (25): 1-121.
- NOVAES, F. C.; LIMA, M. F. C. 1991. As aves do rio Peixoto de Azevedo, Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 7 (3): 351-381.
- O'HARA, R. J. 1993. Systematic generalization, historical fate and the species problem. **Systematic Biology**, 42 (3): 231-246.
- OLSON, S. L. 1985. The fossil record of birds. In: FARNER, D. S.; KING, J. R.; PARKES, K. C. (Eds). **Avian Biology**. New York: Academic Press. v. 8, p. 80-218.
- OREN, D. C. 1990. New and Reconfirmed Bird Records from the State of Maranhão, Brazil. **Goeldiana Zoologia**, (4): 1-13.
- OREN, D. C. 1991. Aves do Estado do Maranhão, Brasil. **Goeldiana Zoologia**, (9): 1-55.
- PATTON, J.L.; DA SILVA, M.N.F. 1998. Rivers, Refuges, and Ridges - The geography of speciation of amazonian mammals. In: HOWARD, D.J.; BERLOCHER, S.H. (Eds). **Endless Forms: Species and Speciation**. Oxford: Oxford University Press. p. 202-213.
- PAYNTER Jr., R. A.; Traylor, M. A. 1991. **Ornithological gazetteer of Brazil**. Cambridge: Museum of Comparative Zoology. 2 v., 788 p.

- PELZELN, A. von. 1857. *Psophia obscura*. **Sitzungsbericht mathematisch.-naturwissenschaften. Classe Akademie der Wissenschaften, Wien**, 24: 373.
- PELZELN, A. von. 1871. **Zur Ornithologie brasiliens: Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835**. Viena: A. Pichler's Witwe & Sohn. 462 p.
- PETERS, J. L. 1934. **Check-list of birds of the world**. Cambridge: Harvard University Press. v.2.
- PINTO, O. M. O. 1938. Catálogo das aves do Brasil e lista dos exemplares que as representam no Museu Paulista (1ª parte). **Revista do Museu Paulista**, 22: 1-566.
- PINTO, O. M. O. 1978. **Novo Catálogo das Aves do Brasil**. São Paulo: Empresa Gráfica da Revista dos Tribunais. v. 1.
- PROCTOR, N. S.; LYNCH, P. J. 1993. **Manual of Ornithology: Avian Structure and Function**. New Haven: Yale University Press. 340p.
- RIGGS, C. D. 1948. The family Eurypygidae: a review. **Wilson Bulletin**, 60 (2): 75-80.
- ROMA, J. C. 1996. **Composição e vulnerabilidade da avifauna do leste do Estado do Pará, Brasil**. Dissertação de Mestrado. Belém: Universidade Federal do Pará.
- SACC. SOUTH AMERICAN CLASSIFICATION COMMITTEE. REMSEN, J. V., Jr.; CADENA, C. D.; JARAMILLO, A.; NORES M.; PACHECO, J. F.; ROBBINS, M. B.; SCHULENBERG, T. S.; STILES, F. G.; STOTZ, D. F.; ZIMMER, K. J. 2007. **A classification of the bird species of South America**. American Ornithologists' Union. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> Último acesso em: 20 de dez. de 2007.
- SALO, J.; KALLIOLA, R.; HAKKINEN, I.; MAKINEN, Y.; NIEMELA, P.; PUHAKKA, M.; COLEY, P.D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. **Nature**, 322: 254-258.
- SCHAUENSEE, R. M. 1970. **A guide to the birds of South America**. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- SCHAUENSEE, R. M.; PHELPS, W. H. 1978. **A Guide to the Birds of Venezuela**. Princeton: Princeton University Press. 528 p.
- SCLATER, P. L.; SALVIN. 1873. *Psophia crepitans napensis*. In: **Nomenclator avium neotropicalium, sive avium quae in regione neotropica hucusque repertae sunt nomia systematicae..** Londini. p. 141, 162.

- SHARPE, R. B. 1894. Catalogue of the Fulicariae and Alectorides, in the collection of the British Museum. London: British Museum (Natural History). v. 13, 354 p.
- SHERMAN, P. T. 1995a. Breeding biology of white-winged trumpeters (*Psophia leucoptera*), in Peru. **Auk**, 112: 285-295.
- SHERMAN, P. T. 1995b. Social organization of cooperatively polyandrous white-winged trumpeters (*Psophia leucoptera*). **Auk**, 112: 296-309.
- SHERMAN, P. T. 1996. Family Psophiidae (trumpeters). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 96-107.
- SHUFELDT, R. W. 1916. On the position of the Aramidae. **Auk**, 33: 108-111.
- SIBLEY, C. G. 1960. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. **Ibis**, 102: 215-284.
- SIBLEY, C. G. 1994. On the phylogeny and classification of living birds. **Journal of Avian Biology**, 25: 87-92.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. 1972. A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. **Bulletin of the Peabody Museum Natural History**, 39: 1-276.
- 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.; AHLQUIST, J. E.; MONROE, B. L., Jr. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. **Auk**, 105: 409-423.
- SIBLEY, C. G.; MONROE, B. L. Jr. 1990. **Distribution and taxonomy of the birds of the world**. New Haven: Yale University Press.
- SICK, H. 1967. Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica (Zoologia)**. Rio de Janeiro, CNPq. v. 5, p. 495-520.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. 3. ed. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 912 p.
- SILVA, J. M. C.; NOVAES, F. C.; OREN, D. C. 2002. Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographic implications. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, 122 (3): 185-194.

- SILVEIRA, L. F.; OLMOS, F. 2007. Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécie, conservação e o que falta descobrir. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 15 (2): 289-296.
- SMITHE, F. B. 1975. **Naturalist's Color Guide**. New York: The American Museum of Natural History.
- SNETHLAGE, E. 1914. Catálogo das aves amazonicas: contendo todas as especies descritas e mencionadas até 1913. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, 8 (1911-12): 1-530.
- SPIX, J. B. von. 1825. *Psophia viridis*. **Avium species novae quas in itinere per Braziliam - annis 1817-20 collegit et descripsit**. Monachii, Impensis. v. 2, p. 66.
- SPSS for Windows, Rel. 13.0. 2004. Chicago: SPSS Inc.
- STOTZ, D. F., **Report of field work at Cachoeira Nazaré, Rio Jiparaná, Rondonia, Brasil, May to July 1986**. [Relatório não publicado].
- STRAUBE, F. C. 2000. Johann Natterer (1787-1843): naturalista-maior do Brasil. **Nattereria**, (1): 4-13.
- TAYLOR, P. B. 1996. Family Rallidae (rails, gallinules and coots). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 108-209.
- THOMAS, B. T. 1996. Family Eurypygidae (sunbittern). In: DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J. (Eds). **Handbook of the birds of the world. Hoatzin to Auks**. Barcelona: Lynx Edicions. v. 3, p. 226-233.
- TUOMISTO, H.; ROUKOLAINEN, K.; KALLIOLA, R.; LINNA, A.; DANJOY, W.; RODRIGUEZ, Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. **Science**, 269: 63-66.
- VANZOLINI, P. E. 1992. **A supplement to the Ornithological Gazetteer of Brazil**. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. 252 p.
- VANZOLINI, P. E. 1993. As viagens de Johann Natterer no Brasil, 1817-1835. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 38 (3): 17-60.
- WALLACE, A. R. 1849. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London**, (20): 107-110.
- WETMORE, A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. **Proceedings of the U.S. National Museum**, 76 (24): 1-8.

- WIENS, J. J. 2007. Species Delimitation: New approaches for discovering diversity. **Systematic Biology**, 56 (6): 875-878.
- WILLIS, E. O. 1969. On the behavior of five species of *Rhegmatorhina*, ant-following antbirds of the Amazon basin. **Wilson Bulletin**, (81): 363-395.
- ZINK, R. M. 1997. Species concepts. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, 117 (2): 97-109.
- ZINK, R. M. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. **Proceedings of the Royal Society of London**, 271: 561-564.
- ZUSI, R. L. 1982. Intraspecific geographic variation and the subspecies concept. **Auk**, 99: 606-608.