Daniel Honorato Firme

Revisão sistemática do gênero *Celeus* Boie,
1831 (Aves: Piciformes: Picidae)

Systematic review of the genus *Celeus* Boie,
1831 (Aves: Piciformes: Picidae)

São Paulo

2015

Daniel Honorato Firme

Revisão sistemática do gênero *Celeus* Boie,
1831 (Aves: Piciformes: Picidae)

Systematic review of the genus *Celeus* Boie,
1831 (Aves: Piciformes: Picidae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biocências da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Doutor em
Ciências Biológicas, na Área de Zoologia.

Orientadora: Dr^a. Elizabeth Höfling

Coorientador: Dr. Marcos André Raposo
Ferreira

São Paulo

2015

Ficha Catalográfica

Firme, Daniel Honorato

Revisão sistemática do gênero *Celeus* Boie, 1831

(Aves: Piciformes: Picidae)

512 páginas

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. *Celeus* 2. Revisão sistemática 3. Picidae
I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^a. Dr^a Elizabeth Höfling

Orientadora

INTRODUÇÃO

Família Picidae

A família Picidae faz parte da ordem Piciformes, uma das radiações mais diversificadas de Aves não-Passeriformes (Winkler *et al.*, 2014). Seus representantes são amplamente distribuídos pelo globo, estando ausentes apenas na Antártica, áreas sem árvores do Ártico, Madagascar, Nova Guiné e Austrália (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; del Hoyo & Collar, 2014; Gorman, 2014), sendo a região Neotropical a mais rica em espécies (Short, 1982; Sick, 1997). O número de táxons que compõe a família varia de acordo com o autor a ser seguido. A proposta mais recente, por exemplo, considera válidos 29 gêneros e 239 espécies (Gorman, 2014).

Os pica-paus são, em grande parte, insetívoros que complementam sua dieta com frutas, sementes, ninhegos e ovos de outras aves. Nidificam em cavidades escavadas em troncos de árvores que podem ser feitos ativamente ou aproveitados quando já prontos. Uma das características mais peculiares no que se refere ao comportamento dos pica-paus é o tamborilar, que consiste em bater o bico contra uma superfície rígida, geralmente um tronco, produzindo um som mecânico, utilizado na comunicação entre as espécies, manutenção de territórios e atração sexual (Short, 1982; Winkler & Christie, 2002; Gorman, 2014).

O que mais chama a atenção nos pica-paus são as diversas adaptações morfológicas relacionadas ao seu estilo de vida único, como a capacidade de perfurar a madeira e escalar troncos de árvores, fato que despertou o interesse pela anatomia do grupo por diversos autores (Bryant, 1866; Huxley, 1867; Garrod, 1872, 1873; Parker, 1875; Lindahl, 1879; Seebohm, 1890; Lucas, 1895; Shufeldt, 1900; Gardner, 1926; Burt, 1930; Lowe, 1946; Beecher, 1953; Spring, 1965; Short, 1971; Goodge, 1972; May *et al.*, 1976; Kirby, 1980; Burton, 1984; Donatelli, 1996; Tobalske, 1996; Bock, 1999; Höfling & Alvarenga, 2001; Villard & Cuisin, 2004; Zhou *et al.*, 2009; Donatelli, 2012a, 2012b; Manegold & Töpfer, 2013; Donatelli, 2013; Novaes, 2013; Donatelli, 2014; Donatelli *et al.*, 2014). Essas adaptações incluem o bico e crânio reforçados (Burt, 1930; Bock, 1964, 1966), língua extremamente longa e munida de espículas (Lindahl, 1879; Wallace, 1974; Bryant, 1866; Wallace, 1974; Gardner, 1926; Lucas, 1895; Donatelli, 1996), costelas mais amplas (Kirby, 1980), pés zigodáctilos modificados para escalar (Bock & Miller, 1959; Bock, 1999), pigóstilo

largo e bem desenvolvido (Manegold & Töpfer, 2013), cauda com penas rígidas (Burt, 1930) e pele espessa (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995).

Embora estudos de anatomia funcional de pica-paus tenham sido objeto de interesse de muitos autores (*e.g.* Garrod, 1872; Burt, 1930; Spring, 1965; Lindahl, 1879; Gardner, 1926; Wallace, 1974; Kirby, 1980; Bock & Miller, 1959) os caracteres anatômicos em si não têm sido utilizados extensivamente para determinar relações filogenéticas dentro da família, em parte, devido a serem considerados altamente adaptativos e passíveis de convergência em estudos filogenéticos (Goodge, 1972). Uma parcela considerável desses trabalhos são estudos de anatomia comparada (*e.g.* Huxley, 1867; Parker, 1875; Lucas, 1895; Shufeldt, 1900; Donatelli, 1996; Donatelli, 2012a, 2012b; Donatelli, 2013; Donatelli, 2014; Donatelli *et al.*, 2014) e, ao contrário dos estudos moleculares, poucos geraram hipóteses de relacionamento entre os Picidae (*e.g.* Godge, 1972; Burton, 1984; Manegold & Töpfer, 2013; Araujo, 2014).

A monofilia da família Picidae nunca foi questionada, sendo suportada por diversos caracteres anatômicos e moleculares (*e.g.* Simpson & Cracraft, 1981; Swierczewski & Raikow, 1981; Webb & Moore, 2005; Benz *et al.*, 2006; Manegold & Töpfer, 2013). Várias tentativas, no entanto, têm sido feitas para classificar os pica-paus, sendo a proposta mais completa e bem recebida a de Short (1982), cujo arranjo taxonômico foi adotado por autores subsequentes, como Sibley & Monroe (1990), Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002).

Short (1982) baseou-se em caracteres comportamentais, morfológicos e de distribuição, classificando os pica-paus de acordo com o grau de especialização, dos mais primitivos aos mais especializados. Grande ênfase foi dada aos caracteres comportamentais e de morfologia externa, como a plumagem, pois, segundo Short (1982), esses caracteres seriam mais confiáveis do que quaisquer outros caracteres no estabelecimento das hipóteses taxonômicas entre os grupos. Este autor defendia também que similaridades de plumagem seriam bons indicativos de ancestralidade em comum, sendo pouco provável seu surgimento por convergência.

Segundo Short (1982), a família Picidae é dividida em três subfamílias: Jynginae, Picumninae e Picinae, com a subfamília Picumninae constituída por duas tribos (Picumnini e Nesocitini) e Picinae por seis tribos (Melanerpini, Campetherini, Colaptini, Campephilini, Picini e Meiglyptini). Esta proposta foi, posteriormente, adotada por Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002).

Este arranjo sistemático de Short (1982) foi seguido até os anos 2000, quando os trabalhos moleculares começaram a questionar e, posteriormente, propor modificações nesse arranjo básico (e.g. DeFillipis & Moore, 2000; Webb & Moore, 2005, Benz *et al.*, 2006), demonstrando que gêneros tradicionalmente reconhecidos não são monofiléticos, detectando diversos casos de evolução convergente e relações entre grupos até então inesperadas (Benz *et al.*, 2006).

Uma das primeiras filogenias moleculares de Picidae foi a de DeFillipis & Moore (2000). Neste trabalho, os autores foram os primeiros a demonstrar que o arranjo taxonômico de Short (1982) apresentava divergências com as propostas moleculares, não só apontando o parafiletismo de gêneros tais como *Colaptes* e *Piculus*, mas também que gêneros antes agrupados em uma mesma tribo (Colaptini) tais como *Veniliornis* e *Piculus*, não eram relacionados. Porém, a maior mudança no que diz respeito a sistemática de Picidae ocorreu após a publicação de Webb & Moore (2005). A maior mudança foi a indicação de que cinco das seis tribos (Colaptini, Campetherini, Campephilini, Picini e Meiglyptini) propostas por Short (1982) não seriam monofiléticas. A única exceção foi a tribo Melanerpini. Como as análises demonstraram repetidamente a formação de três clados distintos e bem suportados, Webb & Moore (2005) propuseram reconhece-las como novas tribos, nomeando-as Malarpicini, Dendropicini e Megapicini. As relações de parentesco entre essas três tribos, porém, não foram estabelecidas.

Tanto estudos moleculares (e.g. DeFillipis & Moore, 2000; Prychitko & Moore 2000; Weibel & Moore, 2002a, 2002b; Webb & Moore, 2005; Benz *et al.*, 2006, Fuchs *et al.*, 2006, 2007, 2008, 2013; Benz & Robbins, 2011; Winkler *et al.*, 2014; Fuchs & Pons, 2015) quanto morfológicos (e.g. Manegold & Töpfer, 2013) continuam apontando inconsistências com a proposta de Short (1982), propondo novas modificações em diversos níveis taxonômicos de Picidae.

A taxonomia de Picidae é complexa e os limites específicos em muitos táxons permanecem pouco claros (Gorman, 2014). A grande similaridade entre muitos táxons, o elevado grau de polimorfismo de muitas espécies, a descrição de diversos táxons com caracteres diagnósticos pouco claros, históricos taxonômicos confusos e a existência de zonas de hibridação contribuem com essa complexidade (Short, 1965, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Del-Rio *et al.*, 2013; del Hoyo & Collar, 2014; Rêgo *et al.*, 2014; Gorman, 2014). Revisões taxonômicas recentes (e.g. Collar, 2011; Del-Rio *et al.*, 2013; Rêgo *et al.*, 2014), porém, vêm indicando que o número de espécies que

compõem a família Picidae é subestimado, em grande parte devido ao grande número de subespécies descritas que, na realidade, são suficientemente distintas ao ponto de merecerem ser reconhecidas no nível específico.

As espécies de *Celeus*

Dentre os três gêneros de pica-paus endêmicos da região Neotropical, *Celeus* configura-se como o menos conhecido, apesar de ser o mais especioso e variável em termos de plumagem (Benz & Robbins, 2011). Seus representantes possuem aparência robusta, topete bem desenvolvido e plumagem de tonalidade ruiva, marrom ou canela, com exceção de *C. flavus*, que apresenta plumagem amarela. Quando comparado a outros Picidae, bico varia de pequeno a médio, a área entre as narinas é estreita e sem penas recobrando-as. Suas espécies são sexualmente dimórficas e a diferença entre os sexos geralmente está ligada a presença de uma estria malar vermelha nos machos, que é preta ou ausente nas fêmeas, podendo ainda envolver alguma invasão de vermelho no píleo dos machos em algumas espécies, como *C. spectabilis*. Muitas espécies forrageiam no dossel de florestas úmidas, alimentando-se de formigas e cupins e regularmente de frutas (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Gorman, 2014).

Os pica-paus do gênero *Celeus* apresentam histórico taxonômico complexo, marcado pela descrição de inúmeras subespécies, consequência da grande variação geográfica encontrada no grupo (Sick, 1997). O número de espécies que compõem o gênero varia de 11 a 14, dependendo do autor em questão. A seguir, são descritas as principais características e distribuição geográfica das espécies e subespécies de *Celeus sensu* Short (1982).

Celeus flavescens possui três subespécies: a forma nominal, *C. f. flavescens*, distribui-se pela região central e sul do Brasil, do sul da Bahia ao Rio Grande do Sul, e leste do Paraguai e Noroeste da Argentina. Esta subespécie possui o píleo claro, variando entre amarelo claro e amarelo-creme; dorso e asas pretas finamente barradas de amarelo e ventre preto. A segunda subespécie, *C. f. intercedens* ocorre do oeste da Bahia até Goiás e Minas Gerais, sendo intermediária entre *C. f. flavescens* e *C. f. ochraceus* tanto em relação ao tamanho quanto à plumagem (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002). A terceira subespécie, *C. f. ochraceus*, distribui-se pelo leste do Brasil, do estado do Pará, ao sul do Rio Amazonas, até a costa atlântica, no leste da Bahia e Espírito Santo (Winkler & Christie, 2002). Difere de *C.*

f. flavescens e *C. f. intercedens* pelo menor tamanho, menor presença de preto na plumagem, colorido da cabeça mais escuro, e ventre mais claro, mais fuligem; dorso mais escuro com máculas ovais e cordiformes (figura 1).

Celeus elegans é o táxon com o maior número de subespécies: seis. Esta espécie é dividida por Short (1982) em dois grupos artificiais baseados no tamanho e colorido do topete. O grupo *elegans* é composto por quatro subespécies de topete longo e tonalidade variando entre amarelo-creme e marrom: *C. e. elegans*, distribuído pelo leste do Suriname, Guiana Francesa e Norte do Brasil (norte do Rio Amazonas), de Roraima ao Amapá, apresenta o topete amarelo-creme; *C. e. hellmayri*, do leste da Venezuela, Guiana e maior parte do Suriname, difere da forma nominal pela da plumagem e pelo topete um pouco mais escuros; *C. e. leotaudi*, restrito a Trinidad, tem o píleo marrom e é menor quando comparado à subespécie nominal; *C. e. deltanus*, distribuído pelo território Delta Amacuro, no nordeste da Venezuela, apresenta o topete marrom escuro. O grupo *jumanus* é formado por duas subespécies de topete curto e escuro: *C. e. jumanus*, do leste da Colômbia, sul da Venezuela, norte da Bolívia até o Brasil - do Estado do Mato Grosso ao Maranhão, ao sul do Rio Amazonas; tem plumagem mais escura que os representantes do grupo *elegans* e sem marcações amarelas no dorso e coberteiras alares; e *C. e. citreopygius*, do leste do Equador e leste do Peru, ainda mais escura que *C. e. jumanus* (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002) (figura 2).

Celeus lugubris possui duas subespécies: *C. l. lugubris* e *C. l. kerri*. A forma nominal, distribuída pelo leste da Bolívia e centro-oeste do Brasil, no oeste de Mato Grosso, possui píleo amarelo claro, dorso e asas preto-amarronzadas, finamente barradas de amarelo a canela e ventre marrom-ruivo. *Celeus l. kerri* difere de *C. l. lugubris* por ser ligeiramente maior e mais escura, distribuindo-se pelo Paraguai (exceto extremo leste), centro oeste do Brasil (sul de Mato Grosso) e noroeste da Argentina (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002) (figura 3).

Celeus castaneus ocorre desde a América do Norte, no México, à América Central, da Guatemala ao Panamá. Apresenta plumagem castanha ou castanha-arruivada com barrações pretas que podem ser poucas ou inexistentes nas asas e dorso. O píleo é mais claro que o restante do corpo, geralmente de tonalidade canela (Short, 1982). Apesar de Short (1982), Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002) comentarem sobre algumas pequenas variações de plumagem, esta espécie é considerada uma das únicas monotípicas do gênero, juntamente com *C. obrieni* e *C.*

ochraceus (Benz & Robbins, 2011) (figura 4).

Celeus grammicus distribui-se pelo norte da América do Sul, possui o dorso, o peito e o uropígio castanhos com faixas transversais e a face interior das asas amarela (Sick, 1997). Quatro subespécies são reconhecidas: *Celeus g. grammicus*, distribuída desde o sul da Venezuela ao nordeste do Peru e oeste do Brasil, *C. g. subcervinus*, do sul do Rio Amazonas ao Mato Grosso, *C. g. verreauxi*, do leste do Equador e nordeste do Peru, e *C. g. latifasciatus*, do sudeste do Peru, norte da Bolívia e alto Rio Madeira, no Brasil. Estas subespécies são diferenciadas pelo grau de barração do dorso e coloração do uropígio e flancos, que variam de castanho a amarelo-esverdeado (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler e Christie, 2002) (figura 5).

Celeus undatus possui o corpo, que varia de castanho a amarelo-couro, completamente barrado de ruivo ou canela e preto (Sick, 1997). Essa espécie possui três subespécies moderadamente distintas, distribuídas pelo nordeste da América do Sul (Short, 1982). *Celeus u. undatus*, do leste da Venezuela, Guianas e norte do Brasil, ao norte do Rio Amazonas; é finamente barrada, tem o píleo mais claro, variando de canela a amarelo-couro, sem marcações ou com barrações horizontais e retrizes barradas. *Celeus u. amacurensis*, da região do Delta Amacuro, Venezuela, é a mais escura e castanha dentre as subespécies, apresentando a garganta acanelada, píleo sem marcações, uropígio castanho-ruivo sem invasão de amarelo e retrizes barradas. *Celeus u. multifasciatus*, do Pará até o Rio Tocantins, difere de *C. u. amacurensis* e *C. u. undatus* por seu maior tamanho, bico mais escuro, dorso e ventre de tonalidades mais claras, retrizes geralmente não barradas e pelo píleo e garganta estriados longitudinalmente de preto, ao invés de barrados horizontalmente (Short, 1982; Winkler e Christie, 2002; Gorman, 2014) (figura 6).

Celeus galeatus, até muito recentemente era tratada como uma espécie pertencente ao gênero *Dryocopus*, até que Lammertink *et al.* (2015) e Benz *et al.* (2015), em trabalhos independentes, demonstraram que este táxon pertencia ao gênero *Celeus*. Seu antigo posicionamento junto ao gênero *Dryocopus* é facilmente compreensível ao observar as características de plumagem da espécie, com um longo topete vermelho, dorso, asas e cauda pretos sem marcações, uma listra branca partindo do pescoço até os flancos, uropígio branco-amarelado, ventre branco-amarelado, barrado de preto (Winkler & Christie, 2002) (figura 7). Distribui-se pelo sul e sudeste do Brasil (de São Paulo a Santa Catarina), além do leste do Paraguai e noroeste da Argentina, constando das listas de espécies ameaçadas dos três países (del

Hoyo *et al.*, 2015).

Celeus spectabilis distribui-se pelo leste do Equador, leste do Peru, norte da Bolívia e extremo oeste do Brasil, no Estado do Acre. Possui a cabeça ruiva com mancha vermelha, dorso e ventre amarelos com barrações pretas e alto peito e cauda pretos (Sick, 1997). Essa espécie possui três subespécies: *C. s. spectabilis*, *C. s. exsul* e *C. s. obrieni*. *Celeus s. spectabilis* e *C. s. exsul* são similares quanto ao tamanho, mas diferem quanto aos padrões de plumagem. *Celeus s. exsul* é menos barrada no dorso e menos marcada no ventre, enquanto *C. s. spectabilis* é extremamente barrada tanto no dorso quanto no ventre. Já *C. s. obrieni* é menor que *C. s. spectabilis* e *C. s. exsul*, apresentando menos barrações no dorso, peito, abdômen e coberteiras infracaudais imaculadas, além das rêmiges terciárias mais pálidas (Short, 1982; Winkler & Christie, 2002) (figura 8).

Celeus flavus possui plumagem amarela de várias tonalidades, podendo ser amarelo-creme, amarelo-claro, amarelo-couro e até mesmo amarelo esverdeado (Winkler *et al.*, 1995; Gorman, 2014), enquanto as asas e cauda variam de preto a marrom (Sick, 1997). Short (1982) reconhece a existência de quatro subespécies distribuídas pelo norte da América do Sul: *C. f. flavus*, *C. f. peruvianus*, *C. f. tectricialis* e *C. f. subflavus*, esta última restrita aos estados do Espírito Santo e Bahia, no Brasil. Esses táxons distinguem-se basicamente pela coloração das penas das asas (rêmiges e coberteiras), variando entre marrom, castanho e amarelo, bem como pelo tamanho (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; Gorman, 2014) (figura 9).

Celeus torquatus possui a cabeça e dorso variando de canela a ruivo. O dorso, as asas e cauda são ruivos e variam quanto ao grau de barração dependendo da subespécie. O alto peito possui um colar preto, enquanto o restante do ventre pode variar quanto ao colorido, geralmente tonalidades mais claras ou escuras de amarelo, e quanto ao grau de barrações, de acordo com a subespécie em questão (Gorman, 2014). Autores como Short (1982), Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002), reconhecem a existência de três subespécies distribuídas pelo norte da América do Sul: *C. t. torquatus*, *C. t. occidentalis* e *C. t. tinnunculus*, que são diferenciadas, basicamente, pelo grau de barração do ventre e dorso e pela presença ou ausência de um colar preto circundando o pescoço, manto e peito (figura 10). Gorman (2014) reconhece uma quarta subespécie, *C. t. pieteroyensis*, que apresenta características intermediárias entre as demais subespécies.

Celeus loricatus tem o dorso ruivo com poucas barrações, ventre muito barrado, variando de amarelo a canela e cauda barrada de canela e preto (Short, 1982). Possui quatro subespécies polimórficas (*C. l. loricatus*, *C. l. mentalis*, *C. l. diversus* e *C. l. innotatus*), o que torna sua delimitação difícil (Winkler e Christie, 2002). Esses táxons distribuem-se da Nicarágua ao Equador, podendo ser diferenciados, principalmente, pelo grau de barração no ventre e no dorso (Short, 1982; Winkler e Christie, 2002) (figura 11).

Histórico taxonômico do gênero *Celeus*

Em relação à taxonomia do gênero *Celeus*, poucas modificações foram propostas desde Short (1982). Nenhum dos táxons pertencentes a este gênero foi alvo de um estudo taxonômico que estabelecesse de maneira clara seus limites específicos e avaliasse a validade de suas várias subespécies descritas. Consequentemente, os poucos trabalhos onde fora proposto algum tipo de mudança taxonômica (e.g. Benz *et al.*, 2006; Fuchs *et al.*, 2007, 2008, 2013; Benz & Robbins, 2011; Azevedo *et al.*, 2013; Lammertink *et al.*, 2015) basearam-se em análises moleculares onde, na maioria dos casos, o foco principal foi propor relações de parentesco entre vários táxons da família Picidae, mais do que no nível genérico. Ainda assim, alguns destes trabalhos apresentam sub-produtos que contribuem para o entendimento das relações entre as espécies do gênero.

Benz *et al.* (2006) e Fuchs *et al.* (2007, 2008, 2013), por exemplo, demonstraram que *Celeus brachyurus* não pertencia ao gênero. Segundo os autores, essa espécie deveria voltar ao gênero monotípico *Micropternus*, gênero onde era incluída antes de Short (1982) ter proposto sua mudança para o gênero *Celeus*. Benz & Robbins (2011) propuseram o tratamento específico de *C. ochraceus* e *C. obrieni*, ambos anteriormente considerados subespécies de *C. flavescens* e *C. spectabilis*, respectivamente. A validação de *C. obrieni* como espécie foi posteriormente corroborada por Azevedo *et al.* (2013) por meio de evidências moleculares. del Hoyo & Collar (2014) adotaram o tratamento sugerido por todos esses autores prévios e ainda propuseram a validação de todas as subespécies de *C. torquatus* como espécies válidas. Dessa forma, *C. tinnunculus* e *C. occidentalis* passaram a ser tratadas como espécies plenas.

A mais nova contribuição à taxonomia do gênero *Celeus* ficou por conta da inclusão de mais uma espécie neste gênero. Lammertink *et al.* (2015) demonstraram que *Dryocopus galeatus* (Temminck, 1822) pertence ao gênero *Celeus*. Esta constatação, apesar de ter causado alguma surpresa, não era totalmente inesperada. Short (1982) já havia apontado uma certa semelhança morfológica entre essa espécie e as do gênero *Celeus*, apesar de sua plumagem assemelhar-se àquelas do gênero *Dryocopus*. Short (1982) considerava essa espécie como o elo que unia a tribo Colaptini (*sensu* Short, 1982), a qual pertencia *Celeus*, à tribo Campephili, a qual pertencia o gênero *Dryocopus*, justamente devido a sua semelhança morfológica com *Celeus* e de plumagem com *Dryocopus*. Winkler & Christie (2002) compartilhavam da mesma opinião de Short (1982), indicando ainda uma grande semelhança entre *Dryocopus galeatus* e *C. spectabilis*, relação essa confirmada por Lammertink *et al.* (2015), uma vez que *C. galeatus* é grupo-irmão do clado formado por (*C. flavus* (*C. spectabilis* + *C. obrieni*)).

O gênero *Celeus* Boie, 1831

Do grego *keleos*, pica-pau-verde (Joblin, 2010), o nome *Celeus* foi proposto por Boie (1831), e tem como espécie tipo *Celeus (Picus) flavescens*, espécie originalmente incluída e designada tipo do gênero posteriormente por Gray (1840). Ao descrever o gênero, Boie (1831) transferiu as espécies *P. flavescens*, *P. ochraceus*, *P. exalbidus* (= *C. flavus*), *P. cinnamomeus* (= *C. elegans*), *P. badioides* (= *C. castaneus*) e *P. tinnunculus* para este gênero.

Historicamente, diversos nomes genéricos foram propostos para as espécies que, atualmente, compõem o gênero *Celeus*.

Em 1831, portanto no mesmo ano da descrição de *Celeus* por Boie (1831), Swainson (1831) propôs a divisão da subfamília Picinae em cinco gêneros: *Picus* Linnaeus, 1820, *Chrysoptilus* Swainson, 1831, *Malacolophus* Swainson, 1831, *Colaptes* Swainson, 1831 e *Melanerpes* Swainson, 1831. O gênero *Malacolophus* (*Malakos*, macio e *lophos*, topete (Joblin, 2010) também tratado como *Malacolaphus* por Swainson (1837, 1838) compreenderia espécies restritas às latitudes tropicais, no Brasil e na Ásia. Swainson (1831), porém, não listou as espécies que compunham este gênero nem mesmo fez menção à espécie tipo do gênero, designada posteriormente por Gray (1855) como *C. flavescens*. Apenas alguns anos mais tarde, Swainson

(1837) listou as espécies que compunham o gênero (*M. cinnamomeus* (= *C. elegans*), *M. castaneus*, *M. ochraceus*, *M. flavicans* (= *C. flavus*), *M. flavescens* e *M. undatus*). Apesar de ambos os gêneros, *Celeus* e *Malacolophus*, datarem do mesmo ano, 1831, Dickinson *et al.* (2011) apresentaram evidências de que a publicação de Swainson, na verdade, data de 1832 e não de 1831. Segundo Dickinson *et al.* (2011), o editor da obra de Swainson, John Murray, anotava as datas das publicações dos periódicos. No caso do trabalho de Swainson, essa anotação foi feita em fevereiro de 1832. Além disso, algumas revisões publicadas na época, mencionam o ano de 1832 ao mencionarem essa obra. Essas evidências suportam a prioridade do nome *Celeus* Boie, 1831 sobre o *Malacolophus* Swainson, 1832.

Malherbe (1849) propôs uma nova classificação para os Picidae, descrevendo vários novos gêneros para a família. Malherbe (1849), preocupado com a crescente criação de novos gêneros, pensou ser útil adotar uma terminação para o nome genérico que lembrasse o gênero tipo da família, *Picus* Linnaeus. Assim, utilizou a terminação *picus* ou *picos* para os nomes de gêneros cujas espécies apresentavam quatro artelhos (e.g. *Chrysopicos* Malherbe, 1849) e *Picoides* para aquelas com três artelhos (e.g. *Chloropicoides* Malherbe, 1850). Dentre estes gêneros, descreveu *Celeopicos*, algumas vezes tratado como *Celeopicus* (Malherbe, 1861), incluindo em sua sinonímia os gêneros *Celeus*, *Malacolophus* e parte dos gêneros *Picus*, *Hemicircus* Swainson, 1837, *Hemicercus* Gray, 1840, *Chloronerpes* e *Gecinus* Blyth, 1843. Incluiu neste gênero as espécies *C. flavescens*, *C. cinnamomeus* (= *C. elegans*), *C. badioides* (= *C. castaneus*), *C. smaragdinicollis*, *C. tinnunculus* e *C. multicolor* (= *C. torquatus*), designando *C. flavescens* como a espécie tipo do gênero.

Em 1854, Bonaparte, seguindo o exemplo de Malherbe (1849), propôs uma nova classificação dos Picidae, descrevendo vários novos gêneros, dentre eles, *Cerchneipicus* Bonaparte, 1854. *Picus tinnunculus* foi designada posteriormente como a espécie tipo deste gênero por Gray (1855). Alguns anos mais tarde, Sundevall (1866), corrigiu o nome *Cerchneipicus* Bonaparte, 1854 para *Cerchneopipo*, sem apresentar, porém, nenhuma explicação ou razão para tal mudança.

Reichenbach (1854) transferiu do gênero *Celeus* para o gênero *Meiglyptes* Swainson, 1837 as seguintes espécies: *M. undatus*, *M. rufus* (= *C. undatus*), *M. castaneus* e *M. loricatus*, esta última descrita originalmente neste gênero. As demais espécies foram mantidas no gênero *Celeus*.

Crocomorphus Hargitt (1890) é o último nome relacionado ao gênero *Celeus* a

aparecer na literatura. Hargitt (1890) descreveu este gênero e designou *C. flavus* como sua espécie tipo.

***Celeus flavescens* (Gmelin, 1788)**

Descrito originalmente como *Picus flavescens* Gmelin, 1788, *C. flavescens* foi designada posteriormente como a espécie tipo do gênero *Celeus* por Gray (1840).

Gmelin (1788) foi breve na descrição deste táxon, citando apenas o bico de cor preta, topete, bochechas, pescoço, cabeça, garganta, coberteiras da cauda e interior das asas estriados e asas e dorso transversalmente barrados de amarelos. Apesar da breve descrição, Gmelin (1788) fez menção a dois autores: Brown (1776) e Latham (1782). Ambos os autores já haviam apresentado uma descrição para este táxon, mais completa e detalhada que a apresentada por Gmelin (1788). Porém, tanto Brown (1776) quanto Latham (1782), não utilizaram a nomenclatura binomial, restringindo-se apenas a utilizarem o nome “*Yellow-crested Woodpecker*”. A prancha nº XII de Brown (1776), apontada por Gmelin (1788), não deixa dúvidas quanto à identificação de *C. flavescens*, e o espécime nela retratado deve ser considerado o holótipo da espécie de acordo com o artigo 72.5.6 do International Code of Zoological Nomenclature (ICZN, 1999). Como Gmelin (1788) é vago ao tratar da pátria típica deste táxon, citando apenas “Brasil”, Cory (1919) propôs o Estado do Rio de Janeiro como sua localidade tipo.

A exemplo de *C. f. ochraceus*, *C. f. flavescens* foi tratada como espécie até que Hellmayr (1908) descrevesse a subespécie *C. f. intercedens* Hellmayr, 1908, rebaixando *C. flavescens* à categoria subespecífica. Segundo Hellmayr (1908), *C. f. intercedens*, cuja localidade tipo foi originalmente designada como Goiás, seria similar a *C. f. flavescens* do sudeste do Brasil quanto ao padrão de colorido, mas rapidamente distinguível por apresentar asas, bico e topete mais curtos, pela tonalidade amarelo-ocrácea do corpo e faixas amarelas mais largas no dorso. Em relação a *C. f. ochraceus*, *C. f. intercedens* seria similar quanto ao pequeno tamanho do corpo e píleo, e na tonalidade amarelo-ocre da plumagem, mas seria facilmente diagnosticada por apresentar dorso com faixas pretas ao invés de máculas cordiformes e pela tonalidade menos ocrácea de sua plumagem. Ao contrário de *C. f. ochraceus*, que deixou de ser tratada como subespécie de *C. flavescens* por Benz & Robbins (2011), o status taxonômico de *C. f. intercedens* permanece obscuro e, segundo Benz & Robbins (2011), necessita de mais estudos para que seu status taxonômico possa

ser elucidado. Desde Hellmayr (1908) até os dias atuais (e.g. Dickinson & Remsen, 2013; del Hoyo & Collar, 2014; Gorman, 2014) este táxon continua sendo tratado como subespécie de *C. flavescens*.

Celeus f. ochraceus foi originalmente descrito como *Picus ochraceus* por Spix (1824). Ao tratar da localidade tipo desta espécie, Spix (1824) não foi preciso, restringindo-se somente ao termo “na selva amazônica”. Quanto à descrição da plumagem, não fez comparações com *C. flavescens*, espécie esta que já era do seu conhecimento, pois ela é retratada na prancha LXIX de sua obra. Porém, descreveu algumas características que, segundo Hellmayr (1908), são úteis na distinção em relação à *C. f. flavescens* e *C. f. intercedens*, como a tonalidade amarela escura e a presença de máculas negras cordiformes no dorso e nas asas.

Hellmayr (1908) foi o primeiro autor a tratar *C. f. ochraceus* como subespécie de *C. flavescens*, tratamento este que perdurou até 2011, quando Benz & Robbins (2011) demonstraram que tal táxon deveria ser tratado como um espécie distinta de *C. flavescens*. Apesar de Cory (1919) tratá-la como subespécie de *C. flavescens*, dizia estar inclinado a considerá-la uma espécie válida.

***Celeus elegans* (Müller, 1776)**

Picus elegans Müller, 1776 foi descrito com base na ilustração nº 524 de Daubenton (1772). Müller (1776) descreveu esta espécie como “marrom-avermelhada, com amarelo no topete e uropígio, bochechas vermelhas, manchas brancas no dorso e asas e retrizes pretas”, mencionando Caiena, Guiana Francesa, como a procedência da espécie. Outros dois táxons, *Picus fusco fulvus* Boddaert, 1783 e *Picus cinnamomeus* Gmelin, 1788, foram descritos com base na mesma prancha de Daubenton (1772) e logo foram tratados como sinônimos de *C. elegans*.

Picus jumana Spix, 1824 foi descrita alguns anos mais tarde baseado em quatro espécimes (três machos e uma fêmea), dois deles, um macho e uma fêmea, ilustrados na prancha nº XLVII, cuja procedência foi descrita como “selva amazônica”. Spix (1824) descreveu *P. jumana* como “uma ave um pouco maior que um melro, de topete médio, de dorso e ventre canelas, axilas, dorso e uropígio ocráceo-esverdeado, cauda preta sem máculas”.

Celeopicus reichenbachii Malherbe, 1862 foi descrito devido a pequenas diferenças na tonalidade geral do colorido. Segundo Malherbe (1862), esta nova espécie caracterizaria-se por apresentar uma tonalidade mais escura quando

comparada a *C. cinnamomeus* (Gmelin, 1788). O status taxonômico deste táxon foi alvo de diversas especulações, até que Short (1972) demonstrou que se tratava de um híbrido entre *C. elegans* e *C. lugubris*.

Sclater & Salvin (1867) descreveram *C. citreopygius* Sclater & Salvin, 1867 baseados em um casal coletado em Yurimaguas, Peru. Segundo os autores, essa espécie poderia ser diagnosticada em relação a *C. jumanus* pela coloração mais escura, particularmente nos flancos, e pela ausência de barrações na face interna das asas. Apesar de considerá-la uma espécie distinta de *C. jumanus*, Cory (1919) cita, em nota de rodapé, que este táxon poderia ser considerado uma subespécie de *C. jumanus*, tratamento este adotado por Hellmayr (1929) e, posteriormente, tratada como subespécie de *C. elegans* (e.g. Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; Dickinson & Remsen, 2013; del Hoyo & Collar, 2014; Gorman, 2014).

A descrição de *Celeus immaculatus* Berlepsch, 1880 é marcada por diversas dúvidas relacionadas a sua procedência e sua validade. A diagnose deste táxon proposta por Berlepsch (1880) baseia-se na ausência de marcações na face interna das asas, característica encontrada somente neste único espécime (Peters, 1948). A segunda questão envolve sua localidade tipo, designada originalmente como Agua Dulce, Panamá, país onde não há nenhum outro registro para a espécie a não ser o do holótipo (Hargitt, 1890; Ridgway, 1914; Peters, 1948). Essas inconsistências levaram Short (1982) a tratar *C. immaculatus* como uma forma aberrante de *C. elegans*.

Hellmayr (1906), após comparar quatro espécimes fêmeas de Trinidad com outros quatro espécimes (três machos e uma fêmea) de Caiena, Guiana Francesa, notou que os indivíduos de Caiena eram maiores, mais escuros e com o dorso maculado, ao passo que os espécimes de Trinidad apresentavam o píleo castanho pálido, dorso, ventre e coberteiras das asas canela-ruivo claro, estas últimas com máculas amarelas. Esta população de Trinidad foi tratada por diversos autores, como Hargitt (1890), como *C. elegans*. Dada as diferenças entre as duas formas, Hellmayr (1908) propôs um nome novo a população restrita à Trinidad, *C. e. leotaudi* Hellmayr, 1908, designando como holótipo uma fêmea coletada em Valencia, Trinidad.

Berlepsch (1908) notou que Hellmayr (1906) havia apontado que a espécie do nordeste da Venezuela e da Guiana Inglesa não correspondia a *C. elegans* (Müller, 1776), mas sim a *C. reichenbachi* (Malherbe, 1862). Porém, segundo Berlepsch (1908), *C. reichenbachi* (Malherbe, 1862) seria sinônimo de *C. elegans* (Müller,

1776) por se tratarem da mesma espécie e, portanto, um nome inválido. Na ausência de um nome válido que designasse esses espécimes do nordeste da Venezuela, Suriname e Guiana Inglesa, Berlepsch propôs o nome *C. e. hellmayri*, elegendo como espécime tipo, um macho da Guiana Inglesa. Mais tarde, Cory (1919) sugeriu Cumacusa, Rio Mazaruni, Guiana Inglesa, como a localidade tipo definitiva para a espécie.

Cory (1919) descreveu uma nova subespécie de *C. elegans*, *C. e. approximans* Cory, 1919. Segundo o autor, esta subespécie é similar a *C. e. elegans*, mas diferencia-se desta última por apresentar o colorido um pouco mais brilhante, píleo e uropígio mais pálido, coberteiras infra-alares amarelo-couro pálido quase branco e pelo menor tamanho. Cory (1919) baseou a descrição deste táxon em cinco espécimes da Base da Serra da Lua, próximo a Boa Vista, Roraima, Brasil, sendo esta também a localidade tipo da subespécie. Apesar da diagnose ter sido proposta em comparação a *C. e. elegans*, Cory (1919) deixa claro que só analisou um único espécime deste último táxon, sugerindo que a análise de uma série maior poderia provar que *C. e. approximans* e *C. e. elegans* representariam o mesmo táxon. De fato, Short (1982), Winkler *et al.*, (1995), Winkler & Christie (2002) e Dickinson & Remsen (2013) consideram esta subespécie inseparável de *C. e. elegans*.

Celeus j. saturata Carriker Jr., 1935 foi descrito com base em um macho adulto coletado em Charatona, Departamento de Beni, Bolívia. Segundo Carriker Jr. (1935), esta subespécie se assemelha a *C. j. jumanus* do Brasil quanto ao colorido geral, mas é consideravelmente mais escura no dorso e ventre, com uropígio e coberteiras da cauda amarelo mais pálido, flancos pálidos com máculas, estas últimas também presentes na face ventral das secundárias, estendendo-se até seus ápices. Peters (1948), apesar de listar este táxon em sua obra, duvida de sua distinção em relação a *C. j. jumanus*. Short (1982) inclui, implicitamente, esta subespécie em *C. j. jumanus*, enquanto Winkler & Christie (2002) afirmam que *C. j. saturata* é indistinguível de *C. j. jumanus*.

Baseados em um macho adulto coletado no Território Delta Amacuro, Venezuela, Phelps & Phelps, Jr. (1950) descreveram o último táxon deste complexo: *C. e. deltanus* Phelps & Phelps, Jr, 1950. Segundo os autores, esta subespécie é morfologicamente semelhante a *C. e. hellmayri* e *C. e. leotaudi*, das quais se diferencia pela tonalidade marrom escura do píleo. Em relação a *C. j. jumanus* da Venezuela, difere quanto a tonalidade e tamanho do píleo, mais claro e maior, pelo

marrom mais escuro da plumagem e por apresentar o uropígio, flancos e coberteiras infra-alares mais pálidos, de uma tonalidade amarelo-esverdeada. Segundo Phelps & Phelps, Jr. (1950), esta nova subespécie com o píleo de colorido intermediário entre *C. e. hellmayri* e *C. j. jumanus*, preencheria a única diferença aparente que separaria *C. elegans* e *C. jumanana* como duas espécies distintas.

Com exceção da espécie *C. immaculatus* e das subespécies *C. e. approximans* e *C. j. saturata*, consideradas formas aberrantes ou inseparáveis de outros táxons deste complexo, todas as demais são consideradas, atualmente (*e.g.* del Hoyo & Collar, 2014), subespécies de *C. elegans* e são alocadas junto a um dos dois grupos artificiais, *elegans* ou *jumanus*, propostos por Short (1982). As subespécies *C. e. elegans*, *C. e. hellmayri*, *C. e. leotaudi* e *C. e. deltanus* compõem o grupo *elegans* enquanto as subespécies *C. e. jumanus* e *C. e. citreopygius* compõem o grupo *jumanus*.

***Celeus lugubris* (Malherbe, 1851)**

Celeus lugubris (Malherbe, 1851) foi originalmente descrito como *Picus lugubris* por Malherbe (1851), descrição esta baseada na série de espécimes coletada por Natterer no Estado do Mato Grosso, Brasil (Malherbe, 1845). Apesar de todos os espécimes do Natterer terem sido coletados no Estado do Mato Grosso (Schifter *et al.*, 2007), Malherbe não elegeu o referido estado como sua localidade tipo, restringindo-se somente a citar a distribuição da espécie como Brasil, Paraguai e La Plata. Naumburg (1930), após analisar o material coletado por Natterer e constatar que toda a sua série era procedente de Mato Grosso, designou-o como a localidade tipo da espécie. Malherbe (1851) descreveu o macho de *P. lugubris* da seguinte maneira: peito e abdômen preto avermelhado, supracaudais ruivas estriadas transversalmente de preto, região perioftálmica com manchas pretas-foscas, dorso e asas pretas acastanhadas com estrias transversais amarelas pálidas. A fêmea é semelhante ao macho mas sem a estria malar escarlata.

Hargitt (1891) recebeu de Sclater alguns pica-paus coletados por Graham Kerr em Pilcomayo, Paraguai. Sclater informou a Hargitt que os três espécimes de *Celeus* coletados por Kerr eram novos, e desejou que ele descrevesse a espécie utilizando o nome do seu coletor. Dessa forma, Hargitt (1891) descreveu *C. kerri* Hargitt, 1891, designando Pilcomayo, Paraguai como sua localidade tipo. Esta espécie assemelha-se a *C. lugubris*, mas difere dela pelo maior tamanho, por apresentar o manto, escapulares e coberteiras das asas quase pretas, com uma tonalidade amarronzada ou

levemente oliva; nas marcações transversais, mais finas e menos numerosas; ventre marrom-anegrado, quase tão escuro quanto o dorso e com menos ruivo nas coberteiras infracaudais; rêmiges pretas amarronzadas com as barrações ruivas nas rêmiges secundárias muito mais finas.

Celeus roosevelti Cherrie, 1916 foi descrito com base em uma fêmea coletada em Tapirapoã, Mato Grosso, durante a expedição Roosevelt na América do Sul. Segundo Cherrie (1916a), esta espécie é similar a *C. lugubris*, da qual difere por apresentar os vexilos interno e externo das rêmiges secundárias e primárias internas marrom-avelã, com barrações pretas no vexilo interno. Naumburg (1930), após analisar uma grande série de espécimes, concluiu que *C. roosevelti* não era separável de *C. lugubris* por julgar que a fêmea descrita por Cherrie (1916a), o holótipo da espécie, tratava-se de um espécime com traços de imaturidade além de representar um extremo de variação de plumagem.

Todd (1946), notou que alguns espécimes da Bolívia concordavam tanto com a descrição quanto com a prancha LIV, fig. 1, de *C. lugubris* ilustrado por Malherbe (1863). Segundo Todd (1946) alguns autores, como Naumburg (1930) erraram em identificar os espécimes de Mato Grosso que apresentavam barrações das asas e supracaudais ruivas como *C. lugubris*. Ele sugeriu restringir o nome *C. lugubris* aos espécimes que seguiam a descrição e prancha de Malherbe (1863), que apresentam as barrações das asas amarelas ao invés de ruivas. Este fato fez com que os espécimes do Mato Grosso com barrações ruivas nas asas ficassem sem nome. Todd (1946) propôs então restabelecer o nome *C. roosevelti* para esses espécimes cujas asas apresentavam barrações ruivas. Como o autor afirma ter encontrado intermediários entre *C. roosevelti* e *C. kerri*, Todd (1946) tratou este táxon como uma subespécie de *C. kerri*, *C. k. roosevelti*.

Short (1972) discordou de Naumburg (1930) quanto à condição imatura deste espécime. Segundo o autor, os caracteres morfométricos e de plumagem do holótipo de *C. roosevelti* sugeriam tratar-se de um híbrido entre *C. lugubris* e *C. elegans jumanus*.

Celeus lugubris castaneus Olrog, 1963 foi descrito com base em um macho coletado próximo a Bato, no Rio Negro, Departamento de Beni, Bolívia (Fraga & Dickinson, 2008). Segundo os autores, Olrog descreveu esta subespécie como sendo marrom-chocolate ao invés de preto amarronzado como em *C. l. lugubris* ou enegrecido, como *C. l. kerri*. No entanto, o que chama a atenção na descrição deste

táxon é a escolha do seu nome. De acordo com Fraga & Dickinson (2008), o nome *C. castaneus* (Wagler, 1829) tem prioridade nomenclatural sobre *C. l. castaneus*. Dessa forma, o nome proposto por Olrog (1963) é um homônimo secundário, necessitando substituição. Fraga & Dickinson (2008) propuseram então o nome *C. l. olrogi*.

As propostas mais recentes, como as de Short (1982), Winkler *et al.*, (1995) e Winkler & Christie (2002) consideram válidas somente as subespécies *C. l. lugubris* e *C. l. kerri*, enquanto Dickinson & Remsen (2013) e del Hoyo & Collar (2014) consideram, além das duas, *C. l. olrogi* como a terceira subespécie de *C. lugubris*.

***Celeus castaneus* (Wagler, 1829)**

Celeus castaneus (Wagler, 1829) foi originalmente descrito por Wagler (1829) como *Picus castaneus*, baseado em três espécimes coletados por Ferdinand Deppe em Valle Real, atualmente Valle Nacional, Oaxaca, México. Wagler (1829) descreveu *C. castaneus* da seguinte forma: “Píleo (...) ocráceo, estriado nos loros, região da estria malar e auriculares escarlata, pescoço, tronco, partes superiores e inferiores carregado de castanho-avermelhado, de todos os lados faixas negras, estreitas, interrompidas, quase em formato de “V”; uropígio limpo, sem faixas, (...) asas e dorso da mesma cor (...), rêmiges sem manchas, imaculadas, parte interna ferrugem, externa ruiva, base das retrizes até porção média castanho-ruivo, restante negro imaculado.”

No mesmo trabalho onde descreveu *C. castaneus*, Wagler (1829) fez menção ao *Pic roux rayé de Cayenne* de Hollandre (1790). Segundo Malherbe (1862), Wagler (1829) acreditou que o táxon assinalado por Hollandre (1790) e seu *C. castaneus* fossem a mesma espécie. Porém, Malherbe (1862) levantou dúvidas quanto a se tratarem da mesma espécie. Segundo o autor, a descrição de Hollandre (1790) se aplicaria tanto a *Celeopicus rufus* (= *C. undatus*) quanto a *C. castaneus*. Malherbe (1862) analisou dois espécimes citados por Hollandre (1790), pertencentes ao gabinete de história natural do Príncipe Palatino Deux-Ponts, que estavam depositados no Museu de Metz, França, e chegou à conclusão de que se tratavam de *C. rufus* (= *C. undatus*), e não *C. castaneus*. Malherbe ressaltou ainda que *C. castaneus* não ocorreria em Caiena, conforme sugere o nome proposto por Hollandre (1790), ao passo que *C. rufus* (= *C. undatus*) sim ocorreria.

Um ano mais tarde, Lesson (1830) descreveu *Picus badioides*. Em sua descrição, o autor não deu maiores detalhes sobre o material analisado, ilustrando somente uma prancha e citando México como a procedência do espécime. Lesson

(1830) apresentou uma descrição muito semelhante àquela dada por Wagler (1829) para o seu *Picus badioides*, descrevendo-o da seguinte maneira: “esta espécie tem a cabeça (...) marrom-amarelada, escurecendo para castanho nas bochechas e no pescoço superior. (...) Toda a plumagem é marrom escuro e brilhante, a parte frontal do pescoço, peito e parte inferior do corpo possui manchas pretas regulares em forma de “V”. (...) Penas secundárias das asas vermelhas, exceto a parte superior, que desenha uma linha preta. Penas da cauda são marrons e preto fosco na ponta”.

***Celeus grammicus* (Malherbe, 1845)**

Celeus grammicus (Malherbe, 1845) foi originalmente descrita como *Picus grammicus* com base em dez espécimes coletados por Natterer no Brasil, dentre os quais um lectótipo e cinco paralectótipos encontram-se depositados no Naturhistorischen Museums Wien, Viena, Áustria, enquanto o paradeiro dos outros quatro espécimes é desconhecido (Schifter *et al.*, 2007). Segundo Malherbe (1845), *C. grammicus* caracteriza-se pelo dorso marrom-avermelhado com listras transversais marrons, asas castanho claras, uropígio castanho-esverdeado sem manchas, partes inferiores ruivas com alguma invasão de verde, com marcações semicirculares marrons; coxas amarelo-esverdeadas, abdômen castanho sem marcações e retrizes marrons escuras.

Naumburg (1930) fixou o espécime NMW 40791 (anteriormente, numerado NMW 31855) como o lectótipo da espécie, designando Marabitanas, alto Rio Negro, Brasil, como a localidade tipo da espécie ao invés de Salto do Girão, conforme sugerido anteriormente por Berlepsch (1908). Segundo Naumburg (1930), o espécime NMW 40791 era o que melhor concordava com a descrição de Malherbe (1845), que mencionava o uropígio marrom-esverdeado ao invés de amarelo, encontrado apenas no espécime proveniente de Salto do Girão. Aparentemente, sem ter tomado conhecimento da proposta de Naumburg (1930), Seilern (1936) utilizou os mesmos argumentos sobre o colorido do uropígio para designar o espécime NMW 40791 como lectótipo da espécie e Marabitanas como sua localidade tipo.

Treze anos mais tarde, *Celeopicus verreauxi* Malherbe, 1858 foi descrito com base em uma fêmea proveniente do Equador em homenagem a M. M. Verreaux. Segundo Malherbe (1858), esta espécie era muito semelhante a *C. grammicus*, diferindo desta última por apresentar as rêmiges das asas sem nenhuma barração e coberteiras das asas pouco barradas de marrom.

Celeus g. latifasciatus Seilern, 1936 foi descrito com base em quatro espécimes de Yahuar Mayo, Peru. De acordo com Seilern (1936), *C. g. latifasciatus* assemelha-se a *C. g. grammicus*, diferindo por meio da tonalidade canela ao invés de marrom da plumagem, das barrações do dorso e asas mais largas, uropígio amarelo ou amarelo-esverdeado e pelas largas marcações pretas no peito em forma de laço.

Todd (1937) descreveu duas novas subespécies de *C. grammicus*: *C. g. subcervinus* e *C. g. undulatus*. Segundo Todd (1937), *Celeus g. subcervinus* caracteriza-se por apresentar o uropígio e flancos castanho-amarelados, com pouca nenhuma tonalidade esverdeada, enquanto *C. g. undulatus* apresentaria as barrações do dorso e ventre reduzidas, uropígio amarelo e menor tamanho.

Atualmente, *C. verreauxi*, é tratada como subespécie de *C. grammicus* (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; del Hoyo & Collar, 2014; Gorman, 2014), apesar de Naumburg (1930) sugerir que este táxon não seja nem subespecificamente distinto de *C. grammicus*. Seilern (1936) compartilhava opinião semelhante, sugerindo que *C. g. verreauxi* fosse inseparável de *C. g. grammicus*. *Celeus g. latifasciatus* e *C. g. subcervinus* continuam sendo tratadas como subespécies de *C. grammicus*, da mesma forma como foram originalmente descritas. Por outro lado, *C. g. undulatus* teve sua validade inicialmente questionada por Friedmann (1948) e, posteriormente, confirmada por Short (1982) que a sinonimizou em *C. grammicus*, por considerar que seus caracteres diagnósticos (tamanho e barrações reduzidas além do uropígio amarelo) eram compartilhados com *C. grammicus*.

***Celeus undatus* (Linnaeus, 1766)**

Celeus undatus foi originalmente descrito como *Picus undatus* por Linnaeus (1766) com base na prancha nº 332 de Edwards (1764). Linnaeus (1766) descreveu brevemente *C. undatus* como um “pica-pau cor de tijolo, ondulado de preto”, uma clara menção a sua coloração marrom-avermelhada e barrações pretas, citando Suriname como sua localidade.

Pouco mais de duas décadas depois, Gmelin (1788) descreveu *Picus rufus* baseado na figura nº 1 da prancha de nº 694 de Daubenton (1775). Gmelin (1788) descreveu *C. rufus* como “pica-pau avermelhado, ondulado de preto”, praticamente a mesma descrição de *C. undatus* de Linnaeus (1766), citando Cayenne e Guiana como suas localidades. O autor citou ainda outras características desta espécie, como o bico

esbranquiçado, asas e caudas mais escuras, dorso mais claro e tarsos chumbos. Esta espécie foi considerada distinta de *C. undatus* por diversos autores (e.g. Malherbe, 1862; Gray, 1845, 1868, 1870; Latham, 1782; Sundevall, 1866; Bonaparte, 1850; Hargitt, 1890). A primeira menção encontrada em relação a sua sinonimização em *C. undatus* foi proposta por Berlepsch (1908), que somente incluiu *C. rufus* na lista de sinônimos de *C. undatus*. Hellmayr (1912) foi mais enfático, apresentando justificativas para tal proposta. Segundo o autor, os espécimes de Cayenne (*C. rufus*) eram iguais em todos os aspectos aos espécimes do Suriname (*C. undatus*), portanto sinônimos, ressaltando a prioridade nomenclatural do nome *C. undatus* sobre *C. rufus*.

Em 1845, Malherbe descreveu *Picus multifasciatus* baseados em uma série de espécimes coletados por Natterer em Belém, Pará, Brasil. Segundo Malherbe (1845), esta espécie é menor que *C. grammicus*, e apresenta cabeça, garganta e pescoço com finas listras pretas longitudinais, ventre e dorso de uma tonalidade ruiva brilhante barrados transversalmente de preto, bem como as asas, supracaudais, uropígio e retrizes. Apesar de ter sido originalmente descrita como espécie, Hellmayr (1912), foi o primeiro autor a tratar este táxon como subespécie de *C. undatus*, apesar de exaltar os caracteres diagnósticos descritos por Malherbe (1845) e sua capacidade em diferenciá-la “facilmente” de *C. u. undatus*.

Celeus u. amacurensis Phelps & Phelps, Jr., 1950 foi descrita com base em um espécime coletado em Misión San Francisco de Guayo, Território Delta Amacuro, Venezuela. De acordo com Phelps & Phelps Jr. (1950), esta subespécie diferencia-se de *C. u. undatus* pelo colorido geral mais escuro, menos amarelado, apresentando uma tonalidade marrom-ruiva.

Atualmente, *C. undatus* compreende três subespécies: *C. u. undatus*, *C. g. multifasciatus* e *C. g. amacurensis* (Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; Dickinson & Remsen, 2013; Gorman, 2014).

***Celeus galeatus* (Temminck, 1822)**

Picus galeatus Temminck (1822) foi descrito com base em um macho coletado por Natterer em Ipanema, São Paulo, Brasil (Schifter *et al.*, 2007). Ao descrever esta espécie, Temminck (1822) ressaltou seu longo topete vermelho, região auricular transversalmente barrada de preto e branco, garganta avermelhada (canela), duas faixas brancas partindo do pescoço até a parte interna das asas, peito preto com algumas manchas avermelhadas (canelas), partes inferiores listradas de preto e

branco, partes superiores (asas, dorso e cauda) pretas com uma tonalidade avermelhada e a face interna das asas avermelhadas (canela).

Esta espécie mudou de gênero por diversas vezes. A primeira mudança registrada foi proposta por Gray (1845), que transferiu a espécie para o gênero *Dryocopus*. Posteriormente, esta espécie foi transferida para os gêneros *Dryopicos* (Malherbe, 1849), *Campephilus* (Reinchenbach, 1854), *Dryotomus* (Bonaparte, 1854 *apud* Gray, 1868) *Dryopicus* (Malherbe, 1861), *Ceophloeus* (Cabannis & Heine, 1863) e *Hylatomus* (del Hoyo & Collar, 2014), até que Lammertink *et al.* (2015) e Benz *et al.* (2015), independentemente, baseados em dados moleculares, demonstraram que esta espécie pertence ao gênero *Celeus*.

***Celeus spectabilis* Sclater & Salvin, 1880**

Celeus spectabilis foi descrito por Sclater & Salvin (1880) com base em uma fêmea coletada por Clarence Buckley em Sarayacu, Equador. Segundo Sclater & Salvin (1880), esta espécie caracteriza-se pelo topete, garganta e asas castanhas, dorso e coberteiras alares barradas de preto e amarelo, uropígio amarelo imaculado, peito negro, ventre amarelo maculado de preto e retrizes pretas. Os autores ainda sugeriram, ainda, seu próximo relacionamento próximo com *C. torquatus* e *C. tinnunculus*.

Pouco mais de sessenta anos depois, Bond & Meyer de Schauensee (1941) descreveram *C. s. exsul* a partir de um macho coletado por Carriker, Jr. em Todos Santos, Rio Chapare, Cochabamba, Bolívia. De acordo com os autores, essa nova subespécie difere de *C. s. spectabilis* Sclater & Salvin, 1880 por apresentar as marcações vermelhas nos lados da cabeça estendendo-se após os olhos, manto com máculas cordiformes pretas ao invés de barrações pretas, flancos praticamente imaculados, ventre levemente marcado de preto, ao invés de muito marcado.

Celeus s. obrieni foi originalmente descrita como subespécie de *C. spectabilis* por Short (1973) com base em uma fêmea coletada por E. Kaempfer em Uruçuí, Piauí, Brasil. De acordo com Short (1973), este táxon difere de *C. s. spectabilis* e *C. s. exsul* pelo seu tamanho reduzido de asas, cauda, bico e tarsometatarsos, por diferenças no colorido de plumagem, como as retrizes mais externas quase totalmente canelas ao invés de pretas em quase sua totalidade, e rêmiges secundárias mais pálidas, mais amareladas, menos castanhas, especialmente nas rêmiges terciárias, além de apresentar as barrações do dorso e ventre extremamente reduzidas.

Desde sua descrição, em 1973 até 2006, este táxon permaneceu conhecido apenas por seu holótipo, uma fêmea. Diversos ornitólogos tentaram localizar em Uruçuí, sua localidade tipo. Como os esforços foram em vão, Tobias *et al.* (2006) chegaram a sugerir que estava extinta, até que Prado (2006) reencontrou-a em Goiatins, no Estado do Tocantins, a 400km de Uruçuí. Desde então, diversos novos registros para a espécie foram feitos, ampliando sua distribuição para os estados do Maranhão (Santos & Vasconcelos, 2007; Santos *et al.*, 2010), Tocantins (Pinheiro & Dornas, 2008), Goiás (Hidasi *et al.*, 2008; Dornas *et al.*, 2009; Pinheiro & Dornas, 2008; Pacheco & Maciel, 2009; Pinheiro *et al.*, 2012) e Mato Grosso (Dornas *et al.*, 2011), seu limite oeste de distribuição.

Whittaker & Oren (1999) e Winkler & Christie (2002), baseados nas diferenças de plumagem apontadas por Short (1973) aliadas a diferenças de hábitat entre este táxon e as subespécies de *C. s. spectabilis* e *C. s. exsul*, foram os primeiros autores a propor que *C. s. obrieni* pudesse ser uma espécie válida, o que foi posteriormente confirmado por Benz & Robbins (2011) e Azevedo *et al.* (2013) com base em evidências moleculares. Atualmente, esse táxon é reconhecido como espécie por diversos autores (*e.g.* Dickinson & Remsen, 2013; Gorman, 2014, del Hoyo & Collar, 2014; del Hoyo *et al.*, 2015).

***Celeus flavus* (Müller, 1776)**

Celeus flavus foi originalmente descrita como *Picus flavus* por Müller (1776) com base na prancha nº 509 de Daubenton (1772). Segundo Müller (1776), esta espécie apresenta a plumagem amarela, penas de voo (rêmiges primárias) e retrizes pretas e rêmiges secundárias marrons.

Alguns anos mais tarde, Boddaert (1783), baseado na mesma prancha nº 509 de Daubenton (1772), propôs o nome *P. citrinus* ao mesmo táxon descrito anteriormente por Müller (1776) como *Picus flavus*.

Gmelin (1788) descreveu *Picus exalbidus* como um “pica-pau amarelo, com penas da cauda pretas, asas marrons escuras com bordas amarelas” proveniente de Caiena, Guiana Francesa. A descrição da espécie, a menção à prancha nº 509 de Daubenton (1772) e sua localidade, Caiena, Guiana Francesa, deixam claro que esta espécie e *P. flavus* de Müller (1776) são o mesmo táxon.

Latham (1790), ao apresentar uma lista de diversas espécies de aves em seu *Index Ornithologicus*, listou *P. flavus* como *Picus flavicans*, sem indicar o motivo que o levou a propor tal mudança nomenclatural.

Celeus semicinnamomeus foi descrita por Reichenbach (1854), baseado em um macho. A localidade tipo exata deste espécime não é conhecida. A única localidade mencionada tanto na descrição quanto na etiqueta do holótipo é América do Sul. De acordo com Reichenbach (1854), *C. semicinnamomeus* difere de *P. exalbidus* por apresentar as coberteiras das asas amarelas com bordas marrons ao invés de marrom com bordas amarelas.

Dentre todos os táxons historicamente relacionados a *C. flavus*, o mais distinto foi descrito por Sclater & Salvin (1877) sob o nome *Celeus subflavus*. Este táxon foi originalmente descrito como espécie, baseado em uma fêmea coletada na Bahia. Sclater & Salvin (1877) descreveram esta espécie como “um pica-pau amarelo com dorso e peito escamados e asas negras fuliginosas”. Os autores destacaram a presença das penas escamadas no dorso e no peito desta espécie como um caráter capaz de distingui-la dos demais táxons de *C. flavus*. Apesar dessas diferenças de plumagem, autores como Cory (1919), Short (1982), Winkler & Christie (2002), trataram esse táxon como subespécie de *C. flavus*.

Cherrie (1916b) descreveu *Crocomorphus flavus inornata* [sic] baseado em um macho coletado no Rio Tapajós, em Santarém, Pará. Segundo o autor, esta nova subespécie é similar a *C. flavus flavus*, mas apresenta as penas das asas mais claras, pardas ao invés de castanhas.

Três anos mais tarde, Cory (1919) descreveu uma nova subespécie, *Crocomorphus flavus peruvianus* com base em um macho coletado em Lagunas, no baixo Rio Huallaga, Peru. A única diferença entre *C. f. peruvianus* e *C. f. inornatus*, segundo Cory (1919), é a tonalidade geral da plumagem, mais alaranjada em *C. f. peruvianus*.

Crocomorphus flavus tectricialis foi descrita por Hellmayr (1922) baseado em seis espécimes, quatro fêmeas e dois machos, coletados no Estado do Maranhão, Brasil. Segundo Hellmayr (1922) este táxon distingui-se de *C. f. inornatus* por meio das coberteiras alares e terciárias amarelas, e de *C. f. subflavus* também pela tonalidade amarela das coberteiras alares e terciárias, além da ausência de penas marrons no dorso e no peito.

***Celeus torquatus* (Boddaert, 1783)**

Celeus torquatus foi originalmente descrita por Boddaert (1783) como *Picus torquatus*. A exemplo de outras espécies, Boddaert (1783) propôs nomes lineanos as táxons descritos por Buffon e ilustrados por Daubenton nos diversos volumes de suas respectivas obras, que receberam apenas nomes vulgares. No caso específico de *C. torquatus*, o nome sugerido por Buffon (1780) que constava na prancha nº 863 de Daubenton (1778) era “Pic à cravate noire, de Cayenne – Pica-pau-de-gravata-preta, de Caiena”, recebendo, de Boddaert (1783), o nome *Picus torquatus*.

Ao descrever as características do “Pic à cravate noire”, uma fêmea, Buffon (1780) enfatizou a presença do colar preto em torno do pescoço, manto e peito (“*ele carrega um belo casaco preto por trás do seu pescoço, cobre toda a frente como uma gravata preta e cai no peito*”) e do colorido do ruivo do dorso, asas e cauda (“*o resto do lado inferior do corpo é avermelhado, a parte de trás é vermelho brilhante, as asas são da mesma cor, com algumas linhas distintas pretas cruzando as penas [...] algumas dessas linhas pretas estendem-se até a cauda, que possui o ápice negro*”). Como consta na prancha de Daubenton (1778), a localidade tipo da espécie é Caiena, Guiana Francesa.

Em 1788, Gmelin (1788) descreveu *P. multicolor* como “*pica-pau-de-píleo-ruivo, ventre amarelo pálido; cabeça, pescoço e garganta laranjas; nuca, peito com penas negras*”. Tanto a descrição quanto a menção feita pelo autor à descrição de Buffon (1780) e a prancha nº 863 de Daubenton (1778) deixam claro que *P. multicolor* trata-se da mesma espécie descrita por Boddaert (1783) como *P. torquatus*.

Wagler (1827) utilizou um outro nome, *P. scutatus*, ao se referir ao “Pic à cravate noire” de Daubenton (1778). Nenhuma justificativa foi dada pelo autor para a utilização de um outro nome para tal táxon. O nome parece ter passado despercebido por diversos autores, pois apenas alguns poucos (*e. g.* Malherbe, 1862; Hargitt, 1890) o mencionam em suas listas sinonímicas.

Dois anos mais tarde, Wagler (1829) descreveu *P. tinnunculus* a partir de uma fêmea coletada no Brasil, sem maiores detalhes acerca da localidade tipo. Ao contrário de *P. multicolor* e *P. scutatus*, claramente nomes distintos para o mesmo táxon, *C. torquatus*, este novo táxon descrito por Wagler (1829) tratava-se de uma espécie distinta. A descrição da espécie é clara ao citar todo o dorso, com exceção da cabeça, barrados de preto e ruivo, e o ventre amarelo barrado de preto, logo abaixo do colar peitoral preto, ao passo que *C. torquatus* apresenta o dorso praticamente liso,

ventre sem nenhuma marcação abaixo do colar peitoral, além do colar completo em volta do pescoço, manto e peito.

Lesson (1831) listou todas as aves das coleções públicas da França. Dentre elas, *P. thoracinus* cujo nome vulgar proposto foi “*Pic a poitrine noire*” (Pica-pau-de-peito-preto). Tanto seu nome vulgar quanto sua descrição (cabeça, garganta e face ruivos, parte anterior do pescoço e peito pretos, asas ruivas e barriga amarelo-couro), concordam com a descrição de *P. torquatus* de Boddaert (1783), apesar do autor não fazer nenhuma menção à prancha de Daubenton (1778), à descrição de Buffon (1780) ou a qualquer outro autor que tenha proposto outros nomes para este táxon. Bonaparte (1850), Gray (1868, 1870) corroboram essa hipótese ao incluírem *P. thoracinus* na lista sinonímica de *P. torquatus*.

Hargitt (1889) descreveu *Cerchneipicus occidentalis* com base em um macho coletado no Alto Rio Ucayali, Peru. Segundo o autor, esta nova espécie é similar a *C. tinnunculus*, mas difere por ter as retrizes laterais inteiramente barradas de ruivo e por apresentar as barrações da plumagem, geralmente, mais estreitas.

Em 1937, Griscom & Greenway, Jr. (1937) descreveram uma nova subespécie, *C. tinnunculus angustus*, baseada em um espécime coletado por Olalla em Carixicatuba, margem direita do Rio Tapajós, Pará, Brasil. De acordo com os autores, este novo táxon difere dos típicos *C. tinnunculus* por meio das barrações pretas mais finas do dorso e pela presença de barrações ruivas e pretas em toda a extensão das retrizes mais externas. Difere de *C. occidentalis* por apresentar as barrações do dorso muito reduzidas e estreitas, chegando a espécimes extremos onde o manto é quase que totalmente ruivo, sem barrações pretas.

Oren (1992) descreveu *C. torquatus pieteroyensis*, a última subespécie relacionada ao complexo *C. torquatus*. Esta nova subespécie foi descrita com base em três espécimes (1 macho e 2 fêmeas) provenientes dos estados do Pará e Maranhão, Brasil, e segundo Oren (1992), difere de *C. t. torquatus* por possuir a coleira incompleta e de *C. t. occidentalis* e *C. t. tinnunculus* por possuir o ventre e as costas sem marcações. Curiosamente, esta subespécie não foi mencionada por Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002) em suas obras, sendo apenas recentemente incluída como uma das subespécies de *C. torquatus* por Dickinson & Remsen (2013), Gorman (2014) e del Hoyo *et al.* (2015), apesar dos últimos autores a considerarem sinônimo de *C. torquatus*.

Apesar de terem sido originalmente descritas como espécies, *C. tinnunculus* e

C. occidentalis passaram mais tarde a ser tratadas como subespécies de *C. torquatus*. Hellmayr (1910) já havia sugerido que as duas formas confirmariam ser subespécies de *C. torquatus*. Peters (1948), por exemplo, já listava os três táxons como subespécies de *C. torquatus*.

Atualmente, há uma certa divergência quanto ao status taxonômico desses táxons. Enquanto Short (1982), Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002) consideram válidas três subespécies (*C. t. torquatus*, *C. t. occidentalis* e *C. t. tinnunculus*), Dickinson & Remsen (2013) e Gorman (2014) consideram quatro subespécies, pois incluem *C. t. pieteroyensis* como uma de suas subespécies. Por outro lado, del Hoyo & Collar (2014) e del Hoyo *et al.* (2015) consideram *C. t. torquatus*, *C. t. occidentalis* e *C. t. tinnunculus* como espécies válidas, e não mais subespécies de *C. torquatus*.

***Celeus loricatus* (Reichenbach, 1854)**

Celeus loricatus foi originalmente descrita como *Meiglyptes loricatus* por Reichenbach (1854). Segundo o autor, *C. loricatus* possui uma plumagem marrom-avermelhada intensa, algumas manchas pretas na fronte, asas e dorso marrons barrados de preto, peito ferrugíneo com manchas em forma de escamas pretas, cauda preta com faixas pálidas. A localidade tipo desse táxon, Peru, foi questionada por Winkler & Christie (2002), pois, segundo os autores, encontra-se fora da área de distribuição conhecida para a espécie. Autores como Hargitt (1890), Ridgway (1914), Cory (1919) e Peters (1948) incluem o noroeste do Peru na distribuição dessa espécie, enquanto Short (1982), Winkler *et al.* (1995), Dickinson & Remsen (2013) e del Hoyo & Collar (2014) não incluem sequer o país, listando o Equador como o limite sul da espécie.

Alguns anos mais tarde, Cassin (1860) descreveu *Celeus mentalis* baseado em três espécimes, duas fêmeas e um macho, coletados em Turbo e no Rio Atrato, Departamento de Antioquia, Colômbia. Como nenhum dos três espécimes foi designado pelo autor como o holótipo da espécie, todos eles são tratados como sítipos segundo o artigo 72.1.1 do ICNZ (1999). De acordo com Cassin (1860), essa nova espécie apresenta o píleo e o dorso canela escuro, com máculas pretas semicirculares; uropígio e coberteiras supracaudais canela mais claro, asas pretas-amarronzadas barradas de canela escuro; cauda preta-amarronzada com barrações canelas. O ventre é canela-amarelado, mais claro que o dorso e com as máculas pretas

mais numerosas. O autor ainda mencionou semelhanças quanto ao tamanho e colorido dessa nova espécie com *C. undatus*. Stone (1899), sem ter acesso a todos os três espécimes (sintipos) descritos por Cassin (1860), designou o macho do Rio Atrato como o tipo (lectótipo) da espécie, restringindo, segundo Deignan (1961), a localidade tipo da espécie para o Rio Atrato e tornando o nome proposto por Cassin (1860) sinônimo de *C. loricatus*. Segundo Meyer de Schauensee (1947), o lectótipo eleito por Stone (1899) não seria um espécime de *C. l. mentalis*, mas sim de *C. l. loricatus* por apresentar todo o corpo fortemente marcado, o que estaria de acordo com a série de *C. l. loricatus*. Além disso, Meyer de Schauensee (1947) ainda cita que as áreas de ocorrência de *C. l. loricatus* e *C. l. mentalis* aproximam-se no noroeste da Colômbia e que o espécime de Cassin, procedente do Rio Atrato, deve ter sido coletado no extremo norte da distribuição de *C. l. loricatus*. O espécime procedente de Turbo, no entanto, segundo Meyer de Schauensee (1947), seria um típico espécime de *C. l. mentalis*, apresentando a plumagem com barrações mais fracas, e como Turbo foi a primeira localidade citada por Cassin (1860) ao descrever *C. mentalis*, ela poderia ser considerada sua localidade tipo. Ingersoll & Fischer (2006), porém, não concordaram com a decisão tomada por Meyer de Schauensee (1947), pois acreditavam que todos os três espécimes poderiam ser tratados como *C. l. mentalis*. Esses autores ainda levantaram algumas questões interessantes: caso Meyer de Schauensee (1947) estivesse correto em identificar o espécime do Rio Atrato como *C. l. loricatus* ao invés de *C. l. mentalis*, então a descrição de Cassin (1860) estaria errada em parte, por incluir um espécime de outra espécie, no caso um espécime de *C. l. loricatus*. Sendo assim, a designação do espécime do Rio Atrato, supostamente um *C. l. loricatus* segundo Meyer de Schauensee (1947), como o lectótipo de *C. mentalis* por Stone (1899) estaria errada. Apesar de sugerirem que os três espécimes de Cassin poderiam ser tratados como *C. l. mentalis*, Ingersoll & Fischer (2006) consideraram apenas as fêmeas de Turbo, uma depositada na Academy of Natural Sciences of Philadelphia e outra no United States National Museum, Smithsonian Institution, como os sintipos de *C. l. mentalis*, não fazendo qualquer menção ao macho do Rio Atrato (também depositado na Academy of Natural Sciences of Philadelphia).

Malherbe (1862) descreveu *Celeopicus fraseri* baseado em uma fêmea que pertencia a coleção do Sclater, coletada em Babahoyo, Equador. Segundo o autor, essa espécie caracterizava-se pela fronte ruiva brilhante manchada de preto; lados da cabeça e garganta ruivas sem marcações; dorso e asas ruivas brilhantes com listras

pretas transversais; retrizes pretas manchadas nas laterais de ruivo claro; porção anterior do pescoço e todo o ventre ruivo-esbranquiçado irregularmente cercados de preto. Essa espécie é considerada sinônimo de *C. l. loricatus* por diversos autores (e.g. Sundevall, 1866; Gray, 1868, 1870; Hargitt, 1890; Cory, 1919).

Ainda em 1862, Malherbe protagonizou uma questão curiosa ao sugerir que *Meiglyptes loricatus* Reichenbach, 1854 poderia ser sinônimo de *Celeus multifasciatus* (Malherbe, 1845) ao incluir o primeiro táxon na lista sinonímica da última espécie. Segundo Malherbe (1862), ao olhar pela primeira vez para *M. loricatus* achou-a idêntica a *C. multifasciatus*. No entanto, ao examinar a descrição de Reichenbach (1854) dessa espécie, notou que *M. loricatus* era menor e apresentava o ventre pálido, enquanto *C. multifasciatus* era maior e apresentava o ventre mais avermelhado. Mesmo tendo observado essas diferenças entre os táxons, Malherbe sugeriu que a dúvida quanto à real identidade de ambos os táxons somente poderia ser sanada após a comparação dos seus tipos. A exemplo de *C. fraseri*, *C. multifasciatus* foi tratado como sinônimo de *C. loricatus* por Sundevall, 1866; Gray, 1868, 1870) por tratar-se claramente de uma identificação errônea de *C. loricatus* por parte de Malherbe (1862).

Lawrence (1863) descreveu *Celeus squamatus* com base em uma fêmea coletada em Lion Hill, Panamá. Segundo o autor, essa nova espécie assemelha-se a *C. fraseri*, mas pode ser distinguida por apresentar as retrizes barradas de preto e castanho, ao passo que na ilustração do holótipo de *C. fraseri* retratada por Malherbe (1863), as retrizes são marrons e apresentam apenas algumas máculas fuligem restritas aos vexilos externos. Cory (1919) considera esse táxon sinônimo de *C. l. mentalis*, Ridgway (1914) o considera sinônimo de *C. l. loricatus*, enquanto Sundevall (1866) trata essa espécie sob outro nome, *Picus pholidotus*.

Sundevall (1866) tratou todas as espécies da subfamília Picinae como membros do gênero *Picus*. Dessa maneira, o autor tratou duas espécies anteriormente descritas, *C. mentalis* e *C. squamatus* sob um novo nome: *P. pholidotus*. O motivo pelo qual um nome novo foi proposto a esses táxons, parece estar ligado à tentativa do autor em evitar a invalidação dos nomes caso fossem mantidos como *Picus mentalis* (que teria prioridade por ter sido descrito em 1860, enquanto *C. squamatus* foi descrito em 1863) ou *P. squamatus*, pois conforme notado pelo próprio Sundevall (1866) e posteriormente por Ridgway (1914), esses nomes já estavam pré-ocupados pelas espécies *P. mentalis* Temminck, 1825, e *P. squamatus* Vigors, 1831,

respectivamente. Ao propor um nome novo para esses dois táxons, Sundevall (1866) deixou implícito que *C. squamatus* deveria ser considerado sinônimo de *C. mentalis*, tratamento idêntico ao proposto por Cory (1919).

O primeiro táxon originalmente descrito como uma subespécie de *C. loricatus* foi *C. l. diversus* Ridgway (1914). Essa nova subespécie foi descrita com base em quatro espécimes, dois machos e duas fêmeas. Como Ridgway (1914) não designou nenhum dos quatro espécimes como o holótipo dessa subespécie, todos são considerados síntipos segundo o artigo 72.1.1 do ICNZ (1999). Ridgway (1914), na ocasião da descrição, listou diversas localidades ao tratar da distribuição desse novo táxon, não designando porém, sua localidade tipo. Essa designação foi feita posteriormente por Cory (1919), que foi informado pelo próprio Ridgway de que a localidade tipo de *C. l. diversus* era Talamanca, na Costa Rica. Deignan (1961) dá a entender que um dos síntipos, um macho (USNM 64782) em algum momento foi eleito como o lectótipo dessa subespécie, sem esclarecer quem teria tomado tal decisão. De qualquer forma, o autor preferiu tratar tanto esse como os três outros espécimes como síntipos de *C. l. diversus*. De acordo com Ridgway (1914), *C. l. diversus* é similar a *C. l. loricatus*, mas apresenta o uropígio e o ventre de uma tonalidade canela mais escura, barrações pretas maiores e mais numerosas, especialmente no dorso.

Todd (1917) descreveu *Celeus innotatus* a partir de um macho coletado em Jaraquiel, Departamento de Bolívar, na Colômbia. De acordo com Todd (1917), essa nova espécie era muito semelhante a *C. loricatus*, diferindo desta última por apresentar as marcações do dorso, ventre, asas muito reduzidas tanto no tamanho quanto na extensão, configurando-se como pequenas e poucas máculas no peito e manto nos machos adultos. Apesar de ter sido originalmente descrita como espécie, *C. innotatus* é considerada uma subespécie de *C. loricatus* por diversos autores (e.g. Peters, 1948; Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002; Gorman, 2014) e já foi considerada sinônimo de *C. l. mentalis* por Cory (1919). Em uma publicação subsequente, Todd (1946) considerou errônea a sinonimização proposta por Cory (1919), embora o autor tenha admitido que sua descrição de *C. innotatus* em 1917 tenha sido inadequada, o que de certa forma justificaria a decisão tomada por Cory (1919).

Dois anos após a descrição de *C. innotatus*, Todd (1919) descreveu uma nova subespécie deste último táxon, *C. innotatus degener*. Essa nova subespécie, descrita a

partir de um macho coletado em El Tambor, Departamento de Santander, Colômbia, assemelha-se a *C. i. innotatus*, mas é em média menor, ligeiramente mais pálida no dorso e ventre, este último mais fortemente marcado; abdômen mais pálido, amarelado, contrastando com o peito. *Celeus innotatus degener*, embora descrita como uma subespécie de *C. innotatus*, foi tratada como subespécie de *C. loricatus* por Peters (1948). Short (1982), no entanto, apontou a existência de considerável variação dentro de cada uma das subespécies, especialmente *C. l. innotatus*, motivo pelo qual não viu mérito em reconhecer *C. i. degener* como uma subespécie de *C. loricatus*, considerando-a apenas um variante extremo de *C. l. innotatus*, praticamente sem marcações. Winkler *et al.* (1995) e Winkler & Christie (2002) concordam com Short (1982) e incluem *C. i. degener* em *C. l. innotatus*.

Relações filogenéticas de *Celeus*

Até 2011, quando Benz & Robbins (2011) publicaram a primeira hipótese filogenética para o gênero, as relações de parentesco entre as espécies de *Celeus* eram pouco conhecidas.

Anteriormente à proposta de Benz & Robbins (2011), o arranjo sistemático não só de *Celeus*, mas como da família Picidae em geral, era baseado em caracteres comportamentais, morfológicos e de distribuição, classificando os táxons de acordo com o grau de especialização, dos mais primitivos aos mais especializados. Grande ênfase foi dada aos caracteres comportamentais e de morfologia externa, como a plumagem, pois segundo Short (1982), esses caracteres seriam mais confiáveis do que quaisquer outros caracteres no estabelecimento das hipóteses taxonômicas entre os grupos. Este autor defendia também que similaridades de plumagem seriam bons indicadores de ancestralidade em comum, sendo pouco provável seu surgimento por convergência. Esse arranjo sistemático de Short (1982) foi seguido até os anos 2000, quando os trabalhos moleculares começaram a questionar e, posteriormente, propor modificações nesse arranjo básico (*e.g.* DeFillipis & Moore, 2000; Webb & Moore, 2005).

No que diz respeito ao gênero *Celeus*, as grandes modificações sistemáticas começaram a surgir a partir do estudo de Benz *et al.* (2006). Esses autores analisaram as relações de parentesco dentre os Picidae utilizando os marcadores nucleares (β fibrinogênio intron 7) e mitocondriais (*cyt b* e ND2). Neste estudo, demonstraram o parafiletismo de *Celeus*, resultado corroborado posteriormente por Fuchs *et al.* (2006,

2008, 2013) e Winkler *et al.* (2014). Esse polifiletismo era decorrente da inclusão no gênero de *C. brachyurus* (Vieillot, 1818), restrita a Ásia. Benz *et al.* (2006) demonstraram que *C. brachyurus* formava um clado com o gênero *Meiglyptes* Swainson, 1837, também de distribuição asiática e morfologicamente semelhante, e não com as demais espécies de *Celeus*. Short (1982), motivado por similaridades de plumagem, foi o responsável por mover *C. brachyurus* para o gênero *Celeus*. Anteriormente a essa mudança, *C. brachyurus* pertencia ao gênero monotípico asiático *Micropternus*. A relação de parentesco entre *Micropternus* e *Meiglyptes* já havia sido apontada por Goodge (1972), que encontrou similaridades anatômicas (miológicas e osteológicas) entre ambos os gêneros. Dessa forma, baseado nas evidências anatômicas de Goodge (1972) e em suas evidências moleculares, Benz *et al.* (2006) sugeriram o retorno de *C. brachyurus* ao gênero *Micropternus*, proposta essa seguida Benz & Robbins (2011), Dickinson & Remsen (2013), del Hoyo & Collar (2014) e Gorman (2014). Essa mudança acarretou não só no monofiletismo do gênero mas como sua restrição à região Neotropical.

Em 2011, Benz & Robbins apresentaram a primeira filogenia de *Celeus*. Este trabalho foi pioneiro em diversos aspectos: apresentou a primeira hipótese de relacionamento entre todas as espécies de *Celeus*, fez inferências sobre os limites específicos de alguns táxons e realizou uma abordagem evolutiva em relação aos caracteres vocais e de plumagem.

Utilizando marcadores nucleares e mitocondriais, Benz & Robbins (2011) recuperaram o monofiletismo do gênero (já desconsiderando *Micropternus brachyurus*) e observaram a formação de quatro clados fortemente suportados (figura 12).

O clado D, o mais basal, é formado pelas espécies *C. torquatus* e *C. loricatus*. Esse clado é grupo-irmão dos três clados restantes que compõem o gênero (figura 12). Anteriormente a essa proposta, *C. loricatus* era considerado o táxon mais basal do gênero por apresentar similaridades com *M. brachyurus*, enquanto *C. torquatus* era considerado o táxon mais derivado (Short, 1982).

O clado C é formado pelas espécies *C. obrieni*, *C. spectabilis* e *C. flavus*. *Celeus obrieni* até então, era considerada uma subespécie de *C. spectabilis* por diversos autores (Short, 1973; Short, 1982; Winkler *et al.*, 1995; Winkler & Christie, 2002), mas as evidências morfológicas, genéticas e vocais observadas por Benz & Robbins (2011) os levaram a tratá-la como espécie. Dois anos mais tarde, Azevedo *et*

al. (2013) corroboraram a validação de *C. obrieni* ao demonstrarem a monofilia recíproca entre esses táxons com uma taxa de divergência genética (1,2-1,3%) maior do que a encontrada entre outros pares de espécies do mesmo gênero, como *C. grammicus* e *C. undatus* (0,2-0,3%). Dessa forma, *C. obrieni* + *C. spectabilis* formam um clado grupo-irmão de *C. flavus* (figura 12). Devido a sua plumagem única, quase que totalmente amarela, a relação de parentesco de *C. flavus* com as demais espécies do gênero foi motivo de dúvidas de Short (1982), que sugeriu uma possível relação distante desta espécie com o complexo *C. flavescens*-*C. elegans*.

O clado B é grupo-irmão do clado C e compreende as espécies *C. castaneus*, *C. grammicus* e *C. undatus* (figura 12). *Celeus castaneus* é espécie-irmã do clado (*C. grammicus* + *C. undatus*). A relação de *C. castaneus* com as espécies *C. grammicus* e *C. undatus* difere da proposta morfológica de Short (1982), que posicionou este táxon junto às espécies *C. flavescens*, *C. lugubris* e *C. elegans*, devido a algumas similaridades quanto ao tamanho das espécies, morfologia do bico e colorido da plumagem. No entanto, Short reconheceu o compartilhamento de outros caracteres de plumagem com o grupo *C. grammicus*-*C. undatus*, como a condição barrada do dorso, ventre e retrizes. A grande similaridade vocal e de plumagem aliada à baixa divergência genética entre *C. grammicus* e *C. undatus* (0,2-0,3%) levaram Benz & Robbins (2011) a suspeitarem que esses dois táxons, na verdade, poderiam ser uma única espécie, sugerindo a necessidade de mais estudos para que o status taxonômico de ambas as espécies pudesse ser definido.

O clado A é grupo-irmão do clado B + C e compreende as espécies *C. ochraceus*, *C. elegans*, *C. flavescens* e *C. lugubris* (figura 12). Neste clado, foram encontradas diferenças relacionadas às topologias geradas pelas árvores com marcadores mitocondriais e nucleares e mitocondriais combinadas. Em ambas as topologias, *C. flavescens* é parafilético em relação a *C. f. ochraceus*. Segundo os autores, a grande quebra genética aliada a diferenças morfológicas, tanto no tamanho quanto no colorido da plumagem entre as subespécies *ochraceus* e *flavescens* indicariam a presença de duas espécies independentes: *C. flavescens* e *C. ochraceus*. A outra parafilia observada foi a de *C. elegans*. Short (1982), divide esta espécie em dois grandes grupos artificiais, que se diferenciam por meio do tamanho e colorido do topete: o grupo *elegans*, distribuído pela região do Escudo das Guianas e o grupo *jumanus*, de ampla distribuição amazônica. A árvore gerada apenas por meio dos dados mitocondrias apontou o parafiletismo de *C. elegans*, onde o grupo *elegans* é

grupo-irmão do clado formado por (*C. flavescens* (*C. lugubris* + *C. elegans*)), ao passo que o grupo *jumanus* é grupo-irmão de *C. lugubris*. Na árvore combinada com os marcadores nucleares e mitocondriais, a espécie é monofilética e irmã de *C. lugubris*. A explicação mais plausível para a ambiguidade entre essas topologias estaria relacionada à hibridação do grupo *jumanus* de *C. elegans* com *C. lugubris*, causando a introgressão de DNA mitocondrial de *C. lugubris* em *C. elegans*. Independente da topologia a ser seguida, *C. ochraceus* ocupa uma posição basal dentro deste clado e é grupo-irmão de um clado maior formado pelas espécies (*C. flavescens* (*C. elegans* (*C. lugubris*))).

Recentemente, duas novas filogenias moleculares do gênero *Celeus* foram publicadas por Benz *et al.* (2015) e Lammertink *et al.* (2015) (figuras 13 e 14). Ambos os estudos apresentaram topologias muito semelhantes àquela proposta por Benz & Robbins (2011). A diferença é que ambas demonstraram que o pica-pau-de-cara-canela, anteriormente classificado como *Dryocopus galeatus*, na verdade pertence ao gênero *Celeus*. Apesar de *C. galeatus* apresentar plumagem muito semelhante à dos representantes do gênero *Dryocopus* (e.g. dorso preto, ventre barrado de preto e branco e píleo vermelho), também apresenta características comuns às espécies de *Celeus*, como o bico mais fraco e curvado e narinas sem cobertura de penas, assemelhando-se especialmente a *C. spectabilis* (Short, 1982).

Apesar de ambos os estudos concordarem quanto a mudança de *Dryocopus galeatus* para o gênero *Celeus*, não houve concordância quanto ao posicionamento desse táxon em relação às demais espécies do gênero. Segundo a proposta de Lammertink *et al.* (2015), *C. galeatus* é grupo-irmão do clado (*C. flavus* (*C. obrieni* + *C. spectabilis*))), o que de certa forma corrobora o seu parentesco próximo com *C. spectabilis* sugerido por Short (1982) (figura 13). Por outro lado, a proposta de Benz *et al.* (2015) sugere que *C. galeatus* seja grupo-irmão das demais espécies de *Celeus* com exceção do clado formado pelas espécies *C. torquatus* + *C. loricatus* (clado D de Benz & Robbins, 2011) (figura 14).

Estudos osteológicos de *Celeus*

No que diz respeito aos estudos anatômicos do gênero, poucos são os trabalhos osteológicos que enfocaram suas espécies. Goodge (1972) analisou *C. flavus* e *C. elegans*, enquanto outros autores como Donatelli (1996), Manegold & Louchart (2012) e Manegold & Töpfer (2013) analisaram apenas *C. flavescens*, impossibilitando assim

estabelecer uma ampla análise comparativa entre as espécies do gênero. O único estudo osteológico que incluiu todas as espécies de *Celeus*, *sensu* Winkler & Christie (2002), foi o de Araujo (2014) que apresenta uma análise osteológica comparativa entre suas espécies. Dentre os estudos citados, apenas os de Manegold & Louchart (2012) e Araujo (2014) utilizaram os caracteres osteológicos dos representantes de *Celeus* em um contexto filogenético.

Estudos bioacústicos de *Celeus*

A escassez de trabalhos também é válida no que diz respeito a análises bioacústicas. Com exceção da análise biocústica de Benz & Robbins (2011), nenhuma outra se encontra disponível. Segundo esses autores, o canto das espécies de *Celeus*, de uma maneira geral, é simples em termos estruturais e na composição das sílabas, consistindo de um ou dois complexos de sílabas com pouca ou nenhuma modulação. Apesar da descrição detalhada das vocalizações das espécies de *Celeus*, Benz & Robbins (2011) não utilizaram esses dados em sua filogenia do gênero.

CONCLUSÕES

- 1- O gênero *Celeus* compreende 16 espécies: *Celeus galeatus*, *C. spectabilis*, *C. obrieni*, *C. flavus*, *C. subflavus*, *C. loricatus*, *C. torquatus*, *C. tinnunculus*, *C. lugubris*, *C. flavescens*, *C. ochraceus*, *C. elegans*, *C. castaneus*, *C. grammicus*, *C. undatus* e *C. multifasciatus*;
- 2- *Celeus multifasciatus*, *C. subflavus* e *C. tinnunculus*, antes tratadas como subespécies de *C. undatus*, *C. flavus* e *C. torquatus*, respectivamente, são espécies válidas;
- 3- As espécies do gênero *Celeus* são extremamente polimórficas quanto à plumagem, apresentando uma grande variação individual e, em alguns casos, geográfica;
- 4- As vocalizações das espécies de *Celeus* diferem consideravelmente, com exceção das espécies *C. flavescens* e *C. ochraceus*; *C. grammicus*, *C. undatus* e *C. multifasciatus*; *C. flavus* e *C. subflavus*; *C. torquatus* e *C. tinnunculus*, cujas vozes são extremamente similares.
- 5- O gênero *Celeus*, incluindo *C. galeatus*, é monofilético;
- 6- *Celeus galeatus* é basal às demais espécies de *Celeus*;
- 7- 12 clados fortemente suportados foram recuperados, dentre os quais alguns corroboram as propostas mais recentes da literatura;
- 8- Caracteres morfológicos (plumagem e osteologia) e vocais mostraram-se úteis na formulação de hipóteses de relacionamento em *Celeus*, apesar de serem considerados pouco informativos em função de sua grande plasticidade e possibilidade de convergência.

RESUMO

O gênero *Celeus* compreende um número variável de espécies distribuídas por toda a região Neotropical. No que diz respeito à sistemática do gênero, poucas modificações taxonômicas foram feitas desde sua última grande revisão em 1982. Em relação às hipóteses de relacionamento das espécies incluídas no gênero, as poucas propostas disponíveis baseiam-se em dados moleculares, não existindo nenhuma baseada em dados morfológicos e bioacústicos. Dessa forma, os objetivos do presente estudo foram revisar a taxonomia do gênero *Celeus*, definir o número de espécies que o compõem, descrever eventuais variações morfológicas existentes nos táxons analisados e propor uma hipótese de relacionamento entre suas espécies, por meio da análise de caracteres morfológicos (plumagem, morfometria e osteologia) e vocais. Para isso foram analisados 1998 espécimes taxidermizados, 92 esqueletos e 200 arquivos sonoros testando sua aplicabilidade na sistemática do grupo, sob a ótica do conceito de espécie filogenética. Foi constatada a existência de uma grande variação individual nos caracteres de plumagem em praticamente todos os táxons analisados, o que provavelmente levou a descrições de várias espécies e subespécies, que demonstraram não ser válidas. Ao contrário dos caracteres de plumagem, os caracteres vocais demonstraram uma grande estabilidade, variando apenas entre as espécies. Os caracteres osteológicos também se mostraram úteis na sistemática de *Celeus*, apesar da grande variação individual observada. Ao final, *C. obrieni*, *C. subflavus*, *C. tinnunculus*, *C. ochraceus* e *C. multifasciatus*, antes tratadas como subespécies, foram validadas como espécies, além da inclusão de *C. galeatus*. O monofiletismo do gênero foi recuperado, corroborando estudos moleculares recentes, diferindo quanto ao posicionamento de *C. galeatus* em relação às demais espécies do gênero. Dentre os doze clados fortemente suportados, alguns corroboram os resultados das propostas moleculares disponíveis, como a relação de espécies-irmãs entre *C. spectabilis* e *C. obrieni*. Com a validação dessas cinco espécies e a confirmação do posicionamento de *C. galeatus* no gênero, *Celeus* passa a contar com 16 espécies (*C. galeatus*, *C. spectabilis*, *C. obrieni*, *C. flavus*, *C. subflavus*, *C. loricatus*, *C. torquatus*, *C. tinnunculus*, *C. lugubris*, *C. flavescens*, *C. ochraceus*, *C. elegans*, *C. castaneus*, *C. grammicus*, *C. undatus* e *C. multifasciatus*), o que representa um aumento de 62,5% no número de espécies segundo a última grande revisão taxonômica do gênero.

ABSTRACT

The genus *Celeus* encompasses a variable number of species distributed throughout the Neotropics. Regarding its systematic arrangement, few changes have been made since its lastest major review in 1982. As to its phylogenetic relationships, the few proposals available are based on molecular data, lacking a morphological and bioacoustic hypothesis. Thus, the goals of this study were to conduct a taxonomic review of the genus *Celeus*, establish the number of species within it, describe any existing morphological variation in these taxa and propose a hypothesis of relationship among its species through the analysis of morphological characters (plumage, morphometry and osteology) and bioacustics. A total of 1998 study skins, 92 skeletons and 200 sound files were analyzed, testing its applicability in the systematics of the genus, under the perspective of the phylogenetic species concept. A great individual variation in plumage characters in almost all analyzed taxa has been verified. This variation may be seen as the reason that led former authors to describe many of the taxa here considered invalid. Unlike plumage, the vocal characters demonstrated a great stability, varying only between species. The osteological characters also proved its usefulness in the systematics of *Celeus*, despite its individual variation. Ultimately, *C. obrieni*, *C. subflavus*, *C. tinnunculus*, *C. ochraceus* and *C. multifasciatus*, taxa previously treated as subspecies, have been proved to be valid species. The monophyly of *Celeus* was recovered, as well as the placement of *C. galeatus* as a member of this genus, agreeing with recent molecular studies, but differing, as already remarked, in the placement of *C. galeatus* in respect to other species of the genus. Among the twelve strongly supported clades, some corroborate the results of the molecular studies available, such as the sister relationship between *C. spectabilis* and *C. obrieni*. The validation of these five taxa and the placement of *C. galeatus* in the genus, *Celeus* which now has 16 species (*C. galeatus*, *C. spectabilis*, *C. obrieni*, *C. flavus*, *C. subflavus*, *C. loricatus*, *C. torquatus*, *C. tinnunculus*, *C. lugubris*, *C. flavescens*, *C. ochraceus*, *C. elegans*, *C. castaneus*, *C. grammicus*, *C. undatus* and *C. multifasciatus*), representing an increase of 62.5% in species number according to the latest major revision of the genus.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVARENGA, H. M. F. Coleções osteológicas: perspectivas para a ornitologia no Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, v. 8, n. 1, p. 247-257, 1992.

ARAÚJO, G. G. **Osteologia comparada e análise filogenética da subfamília Picinae (Aves: Piciformes: Picidae)**. 2014. 328 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2014.

AZEVEDO, L. D. S.; ALEIXO, A.; PÉRSIO, M. S. D.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H.; VALLINOTO, M.; RÊGO, P. S. New molecular evidence supports the species status of Kaempfer's Woodpecker (Aves, Picidae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 36, n. 2, p. 192–200, 2013.

BAPTISTA, L. F. A revision of the Mexican *Piculus* (Picidae) complex. **The Wilson Bulletin**, v. 90, n. 2, p. 159–181, 1978.

BARRERA, G. S. Geographic variation in *Incilius occidentalis* (Anura: Bufonidae), an endemic toad from Mexico, with a redescription of the species and delimitation of the type locality. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, n. 85, p. 414-428, 2014.

BATALHA-FILHO, H.; FJELDSA, J.; FABRE, P. H.; MIYAKI, C. Y. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology**, 2012. DOI: 10.1007/s10336-012-0866-7.

BAUMEL, J.; KING, A. S.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E.; BERGE, C. V. **Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium**. Cambridge: Publication of the Nuttall Ornithological Club 23, 1993, 779p.

BEDDARD, F. E. **The structure and classification of Birds**. London: Longmans, Green and Co., 1898, 548p.

BEECHER, W. J. Feeding adaptations and systematics in the avian order Piciformes. **Journal of the Washington Academy of Sciences**, v. 43, n. 9, p. 293–299, 1953.

BENZ, B. W.; ROBBINS, M. B. Molecular phylogenetics, vocalizations, and species limits in *Celeus* woodpeckers (Aves: Picidae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 61, n. 1, p. 29–44, 2011.

BENZ, B. W.; ROBBINS, M. B.; PETERSON, A. T. Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): placing key taxa on the phylogenetic tree. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 40, n. 2, p. 389–99, 2006.

BENZ, B. W.; ROBBINS, M. B.; ZIMMER, K. J. Phylogenetic relationships of the Helmeted Woodpecker (*Dryocopus galeatus*): A case of interespecific mimicry? **The Auk**, v. 132, n. 4, p. 938-950, 2015.

BERLEPSCH, H. G. Preliminary descriptions of new Birds from South America, and remarks on some described species. **Ibis**, v. 4, n. 4, p. 112-114, 1880.

BERLEPSCH, H. G. On the Birds of Cayenne. **Novitates Zoologicae**, v. 15, n. 2, p. 261-324, 1908.

BINFORD, L. C. The location of the Mexican locality, Valle Real. **The Wilson Bulletin**, v. 102, n. 1, p.150-154, 1990.

BIOACOUSTICS RESEARCH PROGRAM. **Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software**. Version 1.4. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology, 2011. Disponível em: <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

BOCK, W. J. Kinetics of the Avian Skull. **Journal of Morphology**, v. 114, p. 1–42, 1964.

BOCK, W. J. An approach to the functional analysis of bill shape. **The Auk**, v. 83, p. 10–51, 1966.

BOCK, W. J. **Functional and evolutionary morphology of woodpeckers**. Proceedings of the 22th International Ornithological Congress. Durban: Ostrich, 70, p. 23-31, 1999.

BOCK, W. J.; MILLER, W. D. The scansorial foot of the woodpeckers, with comments on the evolution of perching and climbing feet in Birds. **American Museum Novitates**, n. 1931, p. 1–45, 1959.

BODDAERT, M. **Table des Planches enluminées d'Histoire Naturelle**. Utrecht: 1783, 58p.

BOIE, F. Bemerkungen über species und einige ornithologische familien. **Isis von Oken**, 24, p. 538-547, 1831.

BONAPARTE, C. L. **Conspectus Generum Avium**. Lugduni Batavorum: E. J. Brill, 1850. Vol. 1.

BOND, J.; MEYER DE SCHAUENSEE, R. M. Descriptions of new birds from Bolívia. Part IV. **Notulae Naturae**, n. 93, p. 1-7, 1941.

BREMER, K. Branch support and tree stability. **Cladistics**, v. 10, p. 295-304, 1994.

BRITO, G. R. R. **Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos**. 2008. 319 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2008.

BROWN, P. **Nouvelles Illustrations de Zoologie**. Londres: Fleet street, 1776, 136p.

BRYANT, H. Remarks on *Sphyrapicus varius* Linn. **Proceedings of the Boston Society of Natural History**, v. 10, p. 91–94, 1866.

BUFFON, M. **Histoire naturelle des oiseaux**. Paris: Imprimerie Royale, 1780. Vol. 22.

BURT, W. H. Adaptive modification in the woodpeckers. **University of California Publications in Zoology**, v. 32, n. 8, p. 455–524, 1930.

BURTON, P. J. K. Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. **Bulletin of the British Museum (Natural History)**, v. 47, n. 6, p. 331–443, 1984.

CABANIS, J.; HEINE, F. **Museum Heineanum. Verzeichniss der ornithologischen Sammlung der Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt. 4. Theil, die Klettervögel enthaltend.** Halberstadt: Frantz'schen Buchhandlung (G. Loose.), 1863. Vol. 2.

CABANNE, G. S.; d'HORTA, F. M.; SARI, E. H. R.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y. Nuclear and mitochondrial phylogeography of the Atlantic forest endemic *Xiphorhynchus fuscus* (Aves: Dendrocolaptidae): biogeography and systematics implications. **Molecular phylogenetic and Evolution**, n. 49, p. 760-773, 2008.

CAPARELLA, A. P. Genetic variation in Neotropical Birds: implications for the speciation process. **Acta Congressus Internationalis Ornithologici**, n. 19, p. 1658-1664, 1988.

CARRIKER, JR., M. A. Description of new birds from Bolivia, with notes on other little-known species. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 87, p. 313-341, 1935.

CASSIN, J. Catalogue of Birds collected during a survey of a route for a ship Canal across, the Isthmus of Darien, by order of the Government of the United States, made by Lieut. N. Michler, of the U.S. Topographical Engineers, with notes and descriptions of new species. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 12, p. 132-144, 1860.

CATCHPOLE, C. K.; SLATER, P. J. B. **Bird song: biological themes and variations.** New York: Cambridge University Press, 1995, 248p.

CHERRIE, G. K. Some apparently undescribed birds from the collection of the Roosevelt South American expedition. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 35, p.183-190, 1916a.

CHERRIE, G. K. New birds from the collection of the Collins-Day expedition to South America. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 35, p. 391-397, 1916b.

CID, F. C. **Análise filogenética da família Dendrocolaptidae (Aves: Passeriformes) com base em caracteres osteológicos**. 2011. 140 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2011.

COLLAR, N. J. Species limits in some Philippine birds including the Greater Flameback *Chrysocolaptes lucidus*. **Forktail**, v. 27, n. 27, p. 29–38, 2011.

COLLAR, N. J. GONZAGA, L. P.; KRABBE, N.; MADROÑO NIETO, A.; NARANJO, L. G.; PARKER, T. A.; WEGE, D. C. **Threatened birds of the Americas: the ICBP/IUCN Red Data Book**. Cambridge: International Council for Bird Preservation, 1992, 1150p.

CORY, C. B. **Catalogue of Birds of the Americas. Trogonidae, Cuculidae, Capitonidae, Ramphastidae, Galbulidae, Bucconidae, Picidae**. Chicago: Field Museum of Natural History, 1919, Vol. 13, n. 2.

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

CRACRAFT, J. The Lacrimal-Ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. **American Midland Naturalist**, v. 80, n. 2, p. 316-359, 1968.

CRACRAFT, J. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American Avifauna: Areas of endemism. **Ornithological Monographs**, n. 36, p. 49-84, 1985.

DAUBENTON, M. **Planches enluminées d'histoire naturelle**. Paris: 1772. Pranchas nº 509, 524. Vol. 22.

DAUBENTON, M. **Planches enluminées d’histoire naturelle**. Paris: 1775. Prancha nº 694. Vol. 29.

DAUBENTON, M. **Planches enluminées d’histoire naturelle**. Paris: 1778. Prancha nº 863. Vol. 36.

DEFILIPPIS, V. R.; MOORE, W. S. Resolution of phylogenetic relationships among recently evolved species as a function of amount of DNA sequence: an empirical study based on woodpeckers (Aves: Picidae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 16, n. 1, p. 143–160, 2000.

DEIGNAN, H. G. Type specimens of birds in the United States National Museum. **Bulletin of the United States National Museum**, n. 221, p. 1-718, 1961.

DEL HOYO, J.; COLLAR, N. J. **Handbook of the Birds of the World and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World**. Barcelona: Lynx Edicions, 2014. Vol. 1.

DEL HOYO, J.; ELLIOT, A.; SARGATAL, J.; CHRISTIE, D. A.; DE JUANA, E. (Eds.). **Handbook of the Birds of the World Alive**. Barcelona: Lynx Edicions, 2015. (Disponível em <http://www.hbw.com>).

DEL-RIO, G.; SILVEIRA, L. F.; CAVARZERE, V.; RÊGO, M. A. A taxonomic review of the golden-green woodpecker, *Piculus chrysochloros* (Aves: Picidae) reveals the existence of six valid taxa. **Zootaxa**, v. 3626, n. 4, p. 531–542, 2013.

DICKENS, J. K. **Taxonomia do *Trogon rufus* (Gmelin, 1788) e variação clinal trans-Amazônico em forma de anel**. 2015. Dissertação (Mestrado em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade) - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2015.

DICKINSON, E. C. Systematic notes on Asian birds. 9. The "Nouveau recueil de planches coloriées" of Temminck & Laugier (1820-1839). **Zoologische verhandeligen**, v. 335, p. 7-54, 2001.

DICKINSON, E. C.; OVERSTREET, L. K.; DOWSETT, R. J.; BRUCE, M. D. **Priority! The dating of scientific names in ornithology**. Northampton: Aves Press, 2011, 320p.

DICKINSON, E. C.; REMSEN JR., J. V. **The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World**. 4th edition. Eastbourne: Aves Press., 2013. Vol. 1.

DONATELLI, R. J. The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotropical woodpeckers (Aves Piciformes). **Arquivos de Zoologia**, v. 33, n. 1, p. 1–70, 1996.

DONATELLI, R. J. Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni) 1. Gêneros *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes*. **Ararajuba**, v. 5, n. 1, p. 19-37, 1997.

DONATELLI, R. J. Cranial Osteology of Meiglyptini (Aves: Piciformes: Picidae). **Anatomy Research International**, v. 2012, p. 1–9, 2012a.

DONATELLI, R. J. Jaw musculature of the Picini (Aves: Piciformes: Picidae). **International Journal of Zoology**, v. 2012, p. 1–12, 2012b.

DONATELLI, R. J. Jaw musculature of the Meiglyptini (Aves: Piciformes: Picidae). **Acta Zoologica (Stockholm)**, v. 94, n. 4, p. 410–419, 2013.

DONATELLI, R. J. Cranial osteology of Picini (Aves: Piciformes: Picidae). **Acta Zoologica**, v. 95, n. 2, p. 155–165, 2014.

DONATELLI, R. J.; HÖFLING, E.; CATALANO, A. L. C. Relationship between jaw apparatus, feeding habit, and food source in oriental woodpeckers. **Zoological science**, v. 31, n. 4, p. 223–227, 2014.

DONATELLI, R. J.; MARCELIANO, M. L. V. Osteologia e miologia cranianas de *Megaxenops paraguayae* (Furnariidae: Philydorinae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v. 2, n. 1, p. 183-215, 2007.

DORNAS, T.; VALLE, N. C.; HIDASI, J. *Celeus obrieni*: dois novos registros históricos para o estado de Goiás. **Atualidades Ornitológicas**, n. 147, p. 18-19, 2009.

DORNAS, T.; LEITE, G. A.; PINHEIRO, R. T.; CROZARIOL, M. A. Primeiro registro do criticamente ameaçado pica-pau-do-parnaíba *Celeus obrieni* no Estado do Mato Grosso (Brasil) e comentários sobre distribuição geográfica e conservação. **Cotinga**, n. 33, p. 91-93, 2011.

EDWARDS, G. **Gleanings of Natural History**. London: Royal College of Physicians, 1764, 228p.

FRAGA, R.; DICKINSON, E. C. A substitute name for *Celeus lugubris castaneus*. **Bulletin of the British Ornithologist Club**, v. 128, n. 1, p.69-70, 2008.

FRIEDMANN, H. Birds collected by the National Geographic Society's expeditions to Northern Brazil and Southern Venezuela. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 97, n. 3219, p. 373-601, 1948.

FUCHS, J.; I. OHLSON, J.; G. P. ERICSON, P.; PASQUET, E. Molecular phylogeny and biogeographic history of the piculets (Piciformes: Picumninae). **Journal of Avian Biology**, v. 37, n. 5, p. 487–496, 2006.

FUCHS, J.; OHLSON, J. I.; ERICSON, P. G. P.; PASQUET, E. Synchronous intercontinental splits between assemblages of woodpeckers suggested by molecular data. **Zoologica Scripta**, v. 36, n. 1, p. 11–25, 2007.

FUCHS, J.; PONS, J. M.; ERICSON, P. G. P.; BONILLO, C.; COULOUX, A.; PASQUET, E. Molecular support for a rapid cladogenesis of the woodpecker clade Malarpicini, with further insights into the genus *Picus* (Piciformes: Picinae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 48, n. 1, p. 34–46, 2008.

FUCHS, J.; PONS, J.-M. A new classification of the Pied Woodpeckers assemblage (Dendropicini, Picidae) based on a comprehensive multi-locus phylogeny. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 88, p. 28–37, 2015.

FUCHS, J.; PONS, J.-M.; LIU, L.; ERICSON, P. G. P.; COULOUX, A.; PASQUET, E. A multi-locus phylogeny suggests an ancient hybridization event between *Campephilus* and melanerpine woodpeckers (Aves: Picidae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 67, p. 578–588, 2013.

GARDNER, L. L. The Adaptive modifications and the taxonomic value of the tongue in Birds. **Proceedings of the United States National Museum**, v. 67, n. 19, p. 1–65, 1926.

GARROD, A. H. Note on some of the Cranial Peculiarities of the Woodpeckers. **Ibis**, v. 2, n. 3, p. 357–360, 1872.

GARROD, A. H. On certain muscles of the Thigh of Birds and on their value in classification. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 626–644, 1873.

GERVAIS, P. M. **Atlas de Zoologie**. Paris: Germer Baillière, 1844, 230p.

GMELIN, J. F. **Systema naturae**. Lipsiae: George Emanuel Beer, 1788. Vol. 1.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, p. 774–786, 2008.

GOODGE, W. R. Anatomical evidence for phylogenetic relationships among woodpeckers. **The Auk**, v. 89, n. 1, p. 65–85, 1972.

GORMAN, G. **Woodpeckers of the World: the complete guide**. London: Christopher Helm, 2014, 528p.

GRAY, R. G. **A list of the Genera of Birds with indication of the typical species of each genus**. Fleet Street: Richard & John E. Taylor, 1840, 80p.

GRAY, R. G. **Genera of Birds: comprising their generic characters, a notice of the habits of each genus, and an extensive list of species referred to their several genera**. London: Longman, Brown, Green and Longmans, 1845. Vol. 2.

GRAY, R. G. **Catalogue of the Genera and Subgenera of Birds contained in the British Museum.** London: Order of the Trustees, 1855, 192p.

GRAY, R. G. **List of the specimens of Birds in the collection of the British Museum.** London: Order of the Trustees, 1868. Vol. 3.

GRAY, R. G. **Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum.** London: Order of the Trustees, 1870. Parte 2.

GRISCOM, L.; GREENWAY JR, J. C. Critical notes on new Neotropical birds. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 81, n. 2, p. 417-437, 1937.

GRISCOM, L.; GREENWAY JR, J. C. Birds of lower Amazonia. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 88, n. 3, p. 83-344, 1941.

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

HAFFER, J. **Avian speciation in tropical South America.** Cambridge: Nuttall Ornithological Club, 1974, 390p.

HAFFER, J. Contact zones between birds of southern Amazonia. **Ornithological Monographs**, v. 48, p. 281-305, 1997.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

HARGITT, E. Notes on Woodpeckers n° XVI. On some new species of Picidae. **Ibis**, v. 1, p. 229-232, 1889.

HARGITT, E. **Catalogue of the Picariae in the collection of the British Museum.** London: Order of the Trustees, 1890, 597p.

HARGITT, E. Notes on Woodpeckers. - N° XVIII. On two new species from Pilcomayo. **Ibis**, v. 3, n. 12, p. 604-607, 1891.

HARVEY, M., G.; BRUMFIELD, R., T. Genomic variation in a widespread Neotropical bird (*Xenops mminutus*) reveals divergence, population expansion, and gene flow. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 83, p. 305-316, 2015.

HEIMERDINGER, M. A.; AMES, P. L. Variation in the sternal notches of sub-oscine passeriform birds. **Peabody Museum Postilla**, n. 105, p. 1-44, 1967.

HELLMAYR, C. E. On the Birds of the island of Trinidad. **Novitates Zoologicae**, v. 13, n. 1, p. 1-60, 1906.

HELLMAYR, C. E. An account of the Birds collected by Mons. G. A. Baer in the state of Goyaz, Brazil. **Novitates Zoologicae**, 15, p. 13-102, 1908.

HELLMAYR, C. E. The Birds of the Rio Madeira. **Novitates Zoologicae**, v. 17, p. 257-428, 1910.

HELLMAYR, C. E. Zoologische Ergebnisse einer Reise in das Mündungsgebiet des Amazonas herausgegeben von Lorenz Müller. II. Vögel. **Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-physikalische Klasse**, v. 26, n. 2, p. 1-147, 1912.

HELLMAYR, C. E. Vier neue Formen aus der südamerikanischen Avifauna. **Anzeiger der Ornithologischen Gesellschaft in Bayern**, n. 6, p. 44-48, 1922.

HELLMAYR, C. E. A contribution to the Ornithology of northeastern Brazil. **Field Museum of Natural History Zoological Series**, v. 12, n. 18, p.235-501, 1929.

HENNIG, W. **Phylogenetic systematic**. Illinois: University of Illinois Press, 1966.

HIDASI, J.; MENDONÇA, L. G. A.; BLAMIREs, D. Primeiro registro documentado de *Celeus obrieni* (Picidae) para o estado de Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, n. 16, p. 373-375, 2008.

HILTY, S. L. 2003. **Birds of Venezuela**. 2 ed. New Jersey: Princeton University Press, 2003, 776p.

HÖFLING, E.; ALVARENGA, H. M. F. Osteology of the Shoulder Girdle in the Piciformes, Passeriformes and Related Groups of Birds. **Zoologischer Anzeiger**, v. 240, p. 196–208, 2001.

HOLLANDRE, M. **Abrégé d'Histoire Naturelle des Quadrupèdes Vivipares et des Oiseaux**. Deux-Ponts: Sanson & Compagnie, 1790, 468p.

HOWELL, T. R. Natural History and differentiation in the Yellow-Bellied Sapsucker. **The Condor**, v. 54, n. 5, p. 237–282, 1952.

HUXLEY, T. H. 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**, v. 154, n. 3918, p. 415–472, 1867.

ICZN. **International code of Zoological Nomenclature**. 4 ed. London: The International Trust for Zoological Nomenclature, 1999, 306p.

INGERSOLL, A. W.; FISHER, C. T. Type specimens of birds in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 2006. Disponível em: <http://www.ansp.org/research/systematics-evolution/collections/ornithology/>. Acesso em: 18 de set. 2015.

ISLER, M. L.; ISLER, P. R.; WHITNEY, B. M. Use of vocalization to establish species limits in Antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). **The Auk**, v. 115, n. 3, p. 577-590, 1998.

JOBLIN, J. A. **The Helm dictionary of scientific Bird names**. London: Christopher Helm, 2010, 432p.

KIRBY, V. C. An adaptative modification in the ribs of woodpeckers and piculets (Picidae). **The Auk**, v. 97, p. 521–532, 1980.

LAMMERTINK, M.; KOPUCHIAN, C.; BRANDL, H. B.; TUBARO, P. L.; WINKLER, H. A striking case of deceptive woodpecker colouration: the threatened Helmeted Woodpecker *Dryocopus galeatus* belongs in the genus *Celeus*. **Journal of Ornithology**, 2015. DOI 10.1007/s10336-015-1254-x

LATHAM, J. **A general synopsis of Birds**. London: Benj. White, 1782. Vol. 1, parte 2.

LATHAM, J. **Index Ornithologicus**. London: Prostant Venales apud Leigh et Sotheby, 1790. Vol. 1.

LAWRENCE, G. N. Description of eight new species of birds from the Isthmus of Panama. **Ibis**, v. 5, n. 2, p. 181-184, 1863.

LEITE, G. A.; PINHEIRO, R. T.; MARCELINO, D. G.; FIGUEIRA, J. E. C.; DELABIE, J. H. C. Foraging behavior of Kaempfer's Woodpecker (*Celeus obrieni*), a bamboo specialist. **The Condor**, v. 115, n. 2, p. 221-229, 2013.

LESSON, R. P. **Centurie Zoologique**. Paris: Levrault, 1830, 244p.

LESSON, R. P. **Traité d'Ornithologie**. Paris: Levrault, 1831. Vol. 1.

LINDAHL, J. Some new points in the construction of the tongues of Woodpeckers. **The American Naturalist**, v. 13, n. 1, p. 43-44, 1879.

LINNAEUS, C. V. **Systema Naturae**. Stockholm: Holmiae, 1766. Vol. 1.

LIVEZEY, B. C.; ZUSI, R. L. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 1, p. 1-95, 2007.

LOWE, P. R. On the Systematic position of the Woodpeckers (Pici), Honey-Guides (Indicator), Hoopoes and others. **Ibis**, v. 88, p. 103-127, 1946.

LUCAS, F. A. The tongues of woodpeckers. **Bulletin of the United States Department of Agriculture, Division of Economic Ornithology and Mamalogy**, v. 7, p. 35-44, 1895.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>. 2011.

MALHERBE, A. M. Notice sur quelques espèces de Pics du Brésil. **Mémoires de la Société royale des Sciences de Liège**, v. 2, p. 65-70, 1845.

MALHERBE, A. M. Nouvelle classification des Picinées ou Pics. **Mémoires de l'Académie nationale de Metz**, p. 313-367, 1849.

MALHERBE, A. M. Notes sur quelques espèces de Picinées. **Bulletin de la Société d'Histoire naturelle**, n. 6, p. 73-86, 1851.

MALHERBE, A. M. Description d'une nouvelle espèce de Piciné de la république de l'Équateur. **Revue et magasin de Zoologie pure et appliquée**, v. 10, n. 2, p. 8-10, 1858.

MALHERBE, A. M. **Monographie des Pucidées**. Metz: Société d'Histoire Naturelle de la Moselle, 1861. Vol. 1.

MALHERBE, A. M. **Monographie des Pucidées**. Metz: Société d'Histoire Naturelle de la Moselle, 1862. Vol. 2.

MALHERBE, A. M. **Monographie des Pucidées**. Metz: Société d'Histoire Naturelle de la Moselle, 1863. Vol. 3.

MANEGOLD, A.; LOUCHART, A. Biogeographic and paleoenvironmental implications of a new woodpecker species (Aves, Picidae) from the early Pliocene of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 4, p. 926–938, 2012.

MANEGOLD, A.; TÖPFER, T. The systematic position of *Hemicircus* and the stepwise evolution of adaptations for drilling , tapping and climbing up in true woodpeckers (Picinae, Picidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 51, n. 1, p. 72–82, 2013.

MARTINI, A. M. Z.; FIASCHI, P.; AMORIM, A. M.; PAIXÃO, J. M. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 3111-3128, 2007.

MAY, P. R.; FUSTER, J. M.; NEWMAN, P.; HIRSCHMAN, A. Woodpeckers and head injury. **Lancet**, v. 1, p. 454–455, 1976.

MCKITRICK, M. C.; ZINK, R. M. Species concepts in ornithology. **The Condor**, v. 90, n. 1, p. 1-14, 1988.

MEYER DE SCHAUENSEE, R. New or little-known Colombian birds. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, v. 99, p. 107-126, 1947.

MLÍKIVSKY, J.; BENDA, P.; MORAVEC, J.; SANDA, R. Type specimens of recent vertebrates in the collection of the National Museum, Prague, Czech Republic. **Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series**, v. 180, n. 10, p. 133-164, 2011.

MLÍKIVSKY, J.; SUTOROVÁ, H. Type specimens of birds in the collections of the Moravian Museum, Brno, Czech Republic. **Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae (Brno)**, v. 94, p.117-125, 2009.

MOORE, W. S.; WEIBEL, A. C.; AGIUS, A. Mitochondrial DNA phylogeny of the woodpecker genus *Veniliornis* (Picidae, Picinae) and related genera implies convergent evolution of plumage patterns. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 87, p. 611-624, 2006.

MÜLLER, P. L. S. **Natursystems. Suppl. und Register Band**. Nürnberg: G. N. Raspe, 1776, 536p.

NAKA, L. N.; BECHTOLDT, C. L.; HENRIQUES, L. M. P.; BRUMFIELD, R. T. The role of physical barriers in the location of avian suture zones in the Guiana Shield, Northern Amazonia. **The American Naturalist**, v. 179, n. 4, p.115-132, 2012.

NAUMBURG, E. M. B. The Birds of Matto Grosso, Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 60, p. 1-432, 1930.

NELSON, G. J.; PLATNICK, N. I. **Systematic and biogeography: cladistics and vicariance**. New York: Columbia University Press, 1981, 567p.

NIXON, K. C. **WinClada ver. 1.00.08**. Published by the author, Ithaca, NY.

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413-426, 1993.

NOVAES, L. S. **Adaptação osteológica para a terrestrialidade em pica-paus (Aves: Picidae)**. 2013. 75 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2013.

OREN, D. C. *Celeus torquatus pieteroyensis*, a new subspecies of Ringed Woodpecker (Aves, Picidae) from eastern Pará and western Maranhão, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, v. 8, n. 2, p. 385-389, 1992.

PACHECO, J. F.; MACIEL, E. Um registro recente e documentado de *Celeus obrieni* (Piciformes: Picidae) para o estado de Goiás. **Atualidades Ornitológicas**, n. 150, p. 14, 2009.

PARKER, W. K. On the morphology of the skull in the woodpeckers (Picidae) and Wrynecks (Yungidae). **The Transactions of the Linnean Society of London**, v. 1, p. 1-22, 1875.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Venezuela**. Cambridge: Harvard University, 1982, 245p.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Paraguay**. 2 ed. Cambridge: Harvard University, 1989, 59p.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Bolivia**. 2 ed. Cambridge: Harvard University, 1992, 185p.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Ecuador**. 2 ed. Cambridge: Harvard University, 1993, 247p.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Argentina**. 2 ed. Cambridge: Harvard University, 1995, 1043p.

PAYNTER, JR., R. A. **Ornithological gazetteer of Colombia**. 2 ed. Cambridge: Harvard University, 1997, 537p.

PAYNTER, JR., R. A.; TRAYLOR, JR., M. A. **Ornithological gazetteer of Brazil**. Cambridge: Harvard University, 1991, 788p.

PELZELN, A. **Zur Ornithologie Brasiliens**. Wien: Druck Und Verlag Von A. Pichler's Witwe & Sohn, 1871, 472p.

PETERS, J. L. **Check-list of the Birds of the World**. Cambridge: Harvard University Press, 1948. Vol. 6.

PHELPS, W. H.; PHELPS, JR., W. H. Seven new subspecies of Venezuelan Birds. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 63, p.115-126, 1950.

PINHEIRO, R. T.; DORNAS, T. New records and distribution of Kaempfer's Woodpecker *Celeus obrieni*. **Revista Brasileira de Ornitologia**, n. 16, p. 167-169, 2008.

PINHEIRO, R. T.; DORNAS, T.; LEITE, G. A.; CROZARIOL, M. A.; MARCELIANO, D. G.; CORRÊA, A. G. Novos registros do pica-pau-do-parnaíba *Celeus obrieni* e status de conservação no estado de Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 20, n. 1, p. 59-64, 2012.

PRADO, A. D. *Celeus obrieni*: 80 anos depois. **Atualidades Ornitológicas**, n. 134, p. 4-5, 2006.

PROCTOR, N. S.; LYNCH, P. J. **Manual of Ornithology: Avian Structure and Function**. New Haven: Yale University Press, 1993, 340p.

PRUM, R. O.; SAMUELSON, L. Evolution of interespecific social dominance mimicry modeled by the "Hairy-Downy" game. **Journal of Theoretical Biology**, v. 313, p. 42-60, 2012.

PRYCHITKO, T. M.; MOORE, W. S. Comparative evolution of the mitochondrial cytochrome b gene and nuclear beta-fibrinogen intron 7 in woodpeckers. **Molecular biology and evolution**, v. 17, n. 7, p. 1101–1111, 2000.

QGIS, DEVELOPMENT TEAM. *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*, v. 2.6.1-Brighton, 2015.

<http://qgis.osgeo.org>.

RÊGO, M. A.; DEL-RIO, G.; SILVEIRA, L. F. A taxonomic review of *Picumnus exilis* (Aves: Picidae) reveals an underestimation of Piculet species diversity in South America. **Journal of Ornithology**, v. 155, n. 4, p. 853-867, 2014.

REICHENBACH, H. G. L. **Handbuch der speciellen ornithologie**. Dresden & Leipzig, 1854, 513p.

REMSSEN, JR., J. V. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World Volume 1: Non-passerines. **Journal of Field Ornithology**, v. 86, n. 2, p. 182-187, 2015.

RIDGWAY, R. The birds of North and Middle America. **Bulletin of the United States National Museum**, n. 50, parte 6, p. 1-825, 1914.

ROCHA, R. G.; FERREIRA, E.; LOSS, A. C.; HELLER, R.; FONSECA, C.; COSTA, L. P. The Araguaia River as an important biogeographical divide for Didelphid Marsupials in Central Brazil. **Journal of Heredity**. doi: 10.1093/jhered/esv058, 2015.

SANTOS, M. P. D.; CERQUEIRA, P. V.; SOARES, L. M. S. Avifauna em seis localidades no Centro-Sul do Estado do Maranhão, Brasil. **Ornithologia**, v. 4, n. 1, p. 49-65, 2010.

SANTOS, M. P. D.; VASCONCELOS, M. F. Range extension for Kaempfer's Woodpecker *Celeus obrieni* in Brazil, with the first male specimen. **Bulletin of the British Ornithologist's Club**, n. 127, p. 249-252, 2007.

SAVAGE, J. M. On the trail of the Golden frog: with Warszewicz and Gabb in Central America. **Proceedings of the California Academy of Sciences**, v. 38, n. 14, p. 273-288, 1970.

SCHIFTER, H.; BAUERNFEIND, E.; SCHIFTER, T. **Die typen der Vogelsammlung des Naturhistorischen Museums Wien. Teil 1. Nonpasseres**. Wien: Naturhistorisches Museum Wien, 2007, 376p.

SCLATER, P. L. **Catalogue of a collection of American Birds**. London: N. Trubner & Co, 1862, 368p.

SCLATER, P. L.; SALVIN, O. Catalogue of Birds collected by Mr. E. Bartlett on the River Huallaga, Eastern Peru, with notes and description of new species. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 757-759, 1867.

SCLATER, P. L.; SALVIN, O. Descriptions of eight new species of South-American Birds. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 18-22, 1877.

SCLATER, P. L.; SALVIN, O. On new Birds collected by Mr. C. Buckley in Eastern Ecuador. **Proceedings of the Zoological Society of London**, p. 155-161, 1880.

SEEBOHM, F. Z. S. An attempt to diagnose the Pico-Passerine group of Birds and the Suborders of which it consists. **Ibis**, v. 2, n. 6, p. 29–37, 1890.

SEILERN, J. G. Bemerkungen über Vögel aus Südostperu. **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien**, n. 47, p. 33-40, 1936.

SELANDER, R. B.; VAURIE, P. A Gazetteer to accompany the “Insecta” volumes of the “Biologia Centralli-Americana”. **American Museum Novitates**, n. 2099, p.1-70, 1962.

SHORT, L. L. Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 129, p. 307-428, 1965.

SHORT, L. L. The evolution of terrestrial Woodpeckers. **American Museum Novitates**, n. 2467, p. 1–23, 1971.

SHORT, L. L. Relationships among the four species of the Superspecies *Celeus elegans* (Aves, Picidae). **American Museum Novitates**, n. 2487, p. 1–26, 1972.

SHORT, L. L. A new race of *Celeus spectabilis* from eastern Brazil. **The Wilson Bulletin**, v. 85, n. 4, p. 465–467, 1973.

SHORT, L. L. **Woodpeckers of the World**. Delaware: Delaware Museum of Natural History, 1982, 676p.

SHUFELDT, R. W. On the question of the Saurognathism of the Pici, and other osteological notes upon that group. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 39, n. 164, p. 122–129, 1891.

SHUFELDT, R. W. On the Osteology of the Woodpeckers. **Proceedings of the American Philosophical Society**, v. 39, n. 164, p. 578–622, 1900.

SIBLEY, C. G.; MONROE, JR., B. L. **Distribution and Taxonomy of Birds of the World**. New Haven & London: Yale University Press, 1990, 1111p.

SICK, H. Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. **Atlas do Simpósio para a Biota Amazônica**, n. 5, p. 495-520, 1967.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997, 862p.

SIMPSON, S. F.; CRACRAFT, J. The Phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). **The Auk**, v. 98, n. 3, p. 481–494, 1981.

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

SNETHLAGE, E. Catálogo das aves amazônicas. **Boletim do Museu Goeldi**, n. 8, p.1-523, 1914.

SPIX, J. B. **Avium species novae quas itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX**. Monachii: Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, 1824, 90p.

SPRING, L. W. Climbing and pecking adaptations in some North American Woodpeckers. **Condor, The**, v. 67, p. 457–488, 1965.

STATSOFT. **STATISTICA – Data analysis software system**. Version 6. 2001.

STEPHENS, L.; TRAYLOR, JR., M. A. **Ornithological gazetteer of Peru**. Cambridge: Harvard University, 1983, 271p.

STEPHENS, L.; TRAYLOR, JR., M. A. **Ornithological gazetteer of the Guianas**. Cambridge: Harvard University, 1985, 121p.

STONE, W. A study of the type specimens of birds in the collection of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with a brief history of the collection. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia**, p. 5-62, 1899.

STRESEMANN, E. Ferdinand Deppe's travels in Mexico, 1824-1829. **The Condor**, v. 56, p. 86-92, 1954.

SUNDEVALL, C. J. **Conspectum Avium Picinarum**. Stockholmiae: Samson & Wallin, 1866, 116p.

SWAINSON, W. **Fauna Boreali-Americana or the Zoology of the Northern parts of British America**. London: John Murray, 1831 [=1832]. Vol. 2.

SWAINSON, W. **Natural History and classification of Birds**. London: Longman, Rees, Orme, Brown, Green & Longmans, Paternoster Row & John Taylor, 1837. Vol. 2.

SWAINSON, W. **Animals in Manageries**. London: Longman, Orme, Brown, Green & Longmans, Paternoster Row & John Taylor, 1838, p. 229.

SWIERCZEWSKI, E. V.; RAIKOW, R. J. Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes. **The Auk**, v. 98, p. 466–480, 1981.

TEMMINCK, C. J. **Nouveau recueil de planches coloriées d'Oiseaux, pour servir de suite et de complément aux planches enluminées de Buffon**. Paris: Levrault, 1822. Plancha 171, Vol. 4.

TOBALSKE, B. W. Scaling of Muscle Composition, Wing Morphology, and intermittent flight behavior in Woodpeckers. **The Auk**, v. 113, n. 1, p. 151–177, 1996.

TOBIAS, J. A.; BUTCHART, S. H. M.; COLLAR, N. J. Lost and found: a gap analysis for the Neotropical avifauna. **Neotropical Birding**, n. 1, p. 4-22, 2006.

TODD, W. E. C. Preliminary diagnoses of apparently new birds from Colombia and Bolivia. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 30, p. 3-6, 1917.

TODD, W. E. C. Description of apparently new Colombian birds. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 32, p. 113-118, 1919.

TODD, W. E. C. New South American Birds. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 25, p. 243-255, 1937.

TODD, W. E. C. Critical notes on the woodpeckers. **Annals of the Carnegie Museum**, v. 30, n. 17, p. 297-317, 1946.

TRAYLOR, M. A. Birds of northeastern Peru. **Fieldiana: Zoology**, n. 35, p. 87-141, 1958.

VILLARD, P.; CUISIN, J. How Do Woodpeckers Extract Grubs With Their Tongues? A Study of the Guadeloupe Woodpecker (*Melanerpes herminieri*) in the French West Indies. **The Auk**, v. 121, n. 2, p. 509–514, 2004.

WAGLER, J. G. **Systema Avium**. Stuttgartiae et Tubingae: J. G. Cottae, 1827, 411p.

WAGLER, J. G. Beiträge und Bemerkungen zu dem ersten Bande seines Systema Avium. 1. Fortsetzung. **Isis von Oken**, v. 22, p. 505-519, 1829.

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

WALLACE, R. A. Aberrations in the tongue of some melanerpine woodpeckers. **The Wilson Bulletin**, v. 86, n. 1, p. 79–82, 1974.

WARREN, R. L. M. **Type-species of Birds in the British Museum (Natural History)**: Non-passerines. London: Trustees of the British Museum (Natural History), 1966. Vol. 1.

WEBB, D. M.; MOORE, W. S. A phylogenetic analysis of woodpeckers and their allies using 12S, Cyt b, and COI nucleotide sequences (class Aves; order Piciformes). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 36, n. 2, p. 233–48, 2005.

WEIBEL, A.; MOORE, W. S. A test of a Mitochondrial gene-based phylogeny of woodpeckers (genus *Picoides*) using a independent nuclear gene, β -fibrinogen Intron 7. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 22, n. 2, p. 247–257, 2002a.

WEIBEL, A.; MOORE, W. S. Molecular phylogeny of a cosmopolitan group of woodpeckers (genus *Picoides*) based on COI and cyt b Mitochondrial gene sequences. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 22, n. 1, p. 65–75, 2002b.

WEKSLER, M. Phylogenetic relationships of Oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 296, p. 1-149, 2006.

WHITTAKER, A.; OREN, D. C. Important ornithological records from the Rio Juruá, western Amazonia, including twelve additions to the Brazilian avifauna. **Bulletin of the British Ornithologist's Club**, n. 119, p. 235-260, 1999.

WINKLER, H.; CHRISTIE, D. A.; NURNEY, D. **Woodpeckers: an identification guide to the woodpeckers of the world**. Boston: Houghton Mifflin Company, 1995, 406p.

WINKLER, H.; CHRISTIE, D. A. Family Picidae (Woodpeckers). In: DEL HOYO, J.; ELLIOT, A.; SARGATAL, J. (Eds.). **Handbook of the Birds of the World**. Barcelona: Lynx Edicions, 2002. Vol. 7, p. 296-555.

WINKLER, H.; GAMAUF, A.; NITTINGER, F.; HARING, E. Relationships of Old World woodpeckers (Aves: Picidae) – new insights and taxonomic implications. **Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien**, v. 116, p. 69–86, 2014.

ZHOU, P.; KONG, X. Q.; WU, C. W.; CHEN, Z. The Novel Mechanical Property of Tongue of a Woodpecker. **Journal of Bionic Engineering**, v. 6, n. 3, p. 214–218, 2009.

ZUSI, R. L. The interorbital septum in Cardueline Finches. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, v. 98, n. 1, p. 5-10, 1978.

ZUSI, R. L. Patterns of diversity in the avian skull. In: HANKEN, J.; HALL, B. (Eds.). **The skull: Patterns of structural and systematic diversity**, vol. 2. Chicago: The University of Chicago Press, 1993, p. 391-437.