

Cristiane Silva Apolinário dos Santos

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

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

São Paulo

2017

## Introdução

### 1. Os Psittaciformes

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

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

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

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

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

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

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

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

## **2. O complexo *Pionus maximiliani***

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

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

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

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

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

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

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

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

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

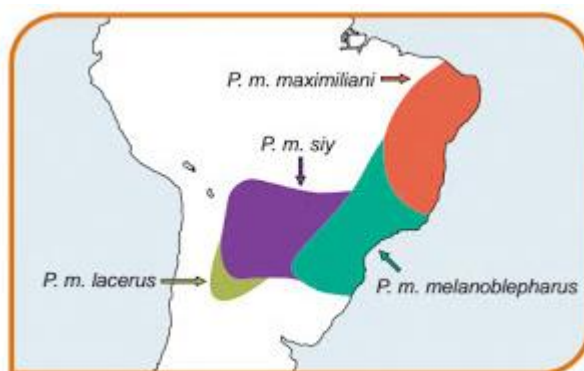


Figura 1 – Distribuição geográfica de *Pionus maximiliani* (Fonte: Forshaw, 2010).

### 3. Histórico taxonômico

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### **4. Uso de vocalizações na taxonomia**

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

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

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



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

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

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

## **5. Conceito de espécie**

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

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

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

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

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

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

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

## 6. Filogeografia

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## **Objetivos**

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

## Conclusões

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

## RESUMO

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

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

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

## **ABSTRACT**

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

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

Keywords: *Pionus*, taxonomy, phylogeography.



## Referências Bibliográficas

- ABOIM, M. A.; MAVARÉZ, J.; BERNATCHEZ, L. & COELHO, M. M. 2010. Introgressive hybridization between two Iberian endemic cyprinid fish: a comparison between two independent hybrid zones. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 23, n. 4, p.817-828.
- AGAPOW, P. M., BININDA-EMONDS, O. R., CRANDALL, K. A., GITTLEMAN, J. L., MACE, G. M., MARSHALL, J. C. & PURVIS, A. 2004. The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*, v.79, n. 2, p.161-179.
- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, v.19, p.716–723.
- ALEIXO, A. 2007. Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.15, p.297-310.
- ALEIXO, A. P. 2009. Conceitos de espécies e suas implicações na conservação. *Megadiversidade*, v. 5, n. 1, p. 87-95.
- ALI, N. J., FARABAUGH, S. M. & DOOLING, R. J. 1993. Recognition of contact calls by the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Bulletin of the Psychonomic Society*, v.31, p.468-470.
- ALSTROM, P. & RANFFT, R. 2003. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives. *Bulletin of British Ornithologists Club*, v. 123, p. 114-135.
- ANDERSON, E. 1953. Introgressive hybridization. *Biological Reviews*, v. 28, n. 3, p. 280-307.
- ANDERSON, P. K. 2003. A bird in the house: An anthropological perspective on companion parrots. *Society & Animals*, v. 11, n. 4, p. 393-418.
- ARAÚJO, C. B., MARCONDES-MACHADO, L. O., VIELLIARD, J. 2011. Vocal repertoire of the Yellow-faced Parrot (*Alipiopsitta xanthops*). *The Wilson Journal of Ornithology*, v. 123, n. 3, p. 603-608.
- ARBELÁEZ-CORTÉS, E.; ROLDÁN-PIÑA, D.; NAVARRO-SIGÜENZA, A. G. 2014. Multilocus phylogeography and morphology give insights into the recent evolution of a Mexican endemic songbird: *Vireo hypochryseus*. *Journal of avian biology*, v. 45, n. 3, p. 253-263, 2014.
- ARNDT, T. 1996. *Lexicon of Parrots*. Bretten, Verlag Arndt and Muller.
- ARNOLD, M. L. & HODGES, S. A. 1995. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology & Evolution*, v. 10, p.67-71.

- ASHTON, K. G. 2004. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integrative and Comparative Biology*, v.44, p.403–412.
- AVISE, J. C., ARNOLD, J., BALL, R. M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J. E., REEB, C. A. & SAUNDERS, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 18, p. 489-522.
- AVISE, J. C. 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology*, v. 7, n. 4, p.371-379.
- AVISE J. C. 2000. *Phylogeography: the History and Formation of Species*. Cambridge, Harvard University Press.
- AVISE, J. C. & MITCHELL, D. 2007. Time to standardize taxonomies. *Systematic Biology*, v.56, n.1, p.130-133.
- AVISE, J. C. 2008. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, v.36, p.3–15.
- BAKER, M. C. 2000. Cultural diversification in the flight call of the Ringneck Parrot in Western Australia. *Condor*, v. 102, p.905–910.
- BALDWIN, S. P., OBERHOLSER, H. C. & WORLEY, L. G. 1931. *Measurements of Birds*. Cleveland, Cleveland Museum of Natural History, IV+165p.
- BAPTISTA, L. F. & SCHUMANN, K. 1990. Song learning in the Anna hummingbird (*Calypte anna*). *Ethology*, v.84, p.15-26.
- BARBER, T. X. 1993. *The human nature of birds: A scientific discovery with startling implications*. St Martin's Press.
- BIGARELLA, J. J., & ANDRADE, G. O. 1965. Contribution to the study of the Brazilian Quaternary. *Geological Society of America Special Papers*, v.84, p.433-452.
- BIOACUSTICS RESEARCH PROGRAM. 2014. Raven Pro: interactive sound analysis software. Version 1.4.
- BONAPARTE, C. L. 1856. *Tabellarische Uebericht der Papagaien*, Naummania, p. 352-382.
- BOUCARD, A. 1891. Description of a supposed new species of parrot in Boucard's museum. *The Humming Bird*, v. 1, n. 4, p. 27.
- BRADBURY, J. W., CORTOPASSI, K. A. & CLEMMONS, J. R. 2001. Geographical variation in the contact calls of orange-fronted parakeets. *The Auk*, v. 118, n. 4, 958-972.
- BRERETON, J. Le G. 1963. *Evolution within the Psittaciformes*. Pp. 499-517. In: Sibley, G. C. (Ed.) Proceedings of XIII International Ornithological Congress, Ithaca, New York. American Ornithologists' Union, Baton Rouge, Louisiana.

- BRERETON, J. Le. G., & PIDGEON, R. W. 1966. The language of the Eastern Rosella. *Australian Natural History*, v.15, p.225-229.
- BRITO, P. H. & EDWARDS, S. V. 2009. Multilocus phylogeography and phylogenetics using sequence-based markers. *Genetica*, v.135, n.3, p.439-455.
- BROOKS, D. M., PORZECANSKI, A. L., WEICKER, J. J., HONIG, R. A., SAAVEDRA, A. M., & HERRERA, M. 2005. A preliminary assessment of avifauna of the Bolivian Chiquitano and Cerrado. *Ornitologia neotropical*, v.16, n.1, p. 85-99.
- BROWN, K. S. & AB'SABER, A. N. 1979. Ice – ages forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological, and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas*, v. 5, p. 1-30.
- BRUMFIELD, R. T., TELLO, J. G., CHEVIRON, Z. A., CARLING, M. D., CROCHET, N. & ROSENBERG, K. V. 2007. Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: army-ant-following in the typical antbirds (Thamnophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 45, n. 1, p. 1-13.
- BUHRMAN-DEEVER, S. C., RAPPAPORT, A. R. & BRADBURY, J. W. 2007. Geographic variation in contact calls of feral North American populations of the Monk Parakeet. *Condor*, v. 109, n. 2, 389-398.
- BURKE, J. M. & ARNOLD, M. L. 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Review of Genetics*, v.35, p.31-52.
- BURMEISTER, H. 1856. Systematische Uebersicht der Thiere Brasiliens. Vögel. Berlin, Georg Reimer.
- CATCHPOLE, C. K. & SLATER, P. J. B. 1995. *Bird Song: Biological Themes and Variations* 1<sup>st</sup> edition. New York, Cambridge: Cambridge University Press, 289p.
- CATCHPOLE, C. K. & SLATER, P. J. B. 2008. *Bird Song – biological themes and variations*. 2<sup>nd</sup> edition. New York, Cambridge University Press, XIII+335p.
- CHARIF, R. A.; WAACK, A. M. & STRICKMAN, L. M. 2010. *Raven Pro 1.4 User's Manual*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY.
- CHUBB, C. 1912. *The Birds of South America*. Vol. 1. London, Porter, 504p.
- CLEMENT, M.; SNELL, Q.; WALKE, P.; POSADA, D. & CRANDALL, K. 2002. TCS: estimating gene genealogies. *Proceeding 16th International Parallel Distributed Processing Symposium*, p. 184.
- CLEMENTS, J. F.; Schulenberg, T. S.; Iliff, M. J.; Roberson, D.; Fredericks, T. A.; Sullivan, B. L. & Wood, C. L. 2016. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2016. Disponível em: <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/> [Acesso em 18/10/2016].

- COLLAR, N. J. 1997. Family Psittacidae. *In*: del Hoyo, J., A. Elliot, & J. Sargatal, J. (Eds), *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona, Lynx Edicions, v. 4, p. 280–479.
- COLLAR, N., BONAN, A. & BOESMAN, P. 2017. Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*). *In*: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (Eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. Disponível em: <http://www.hbw.com/node/54726> [Acesso em 06/07/2017].
- CORY, C. B. 1918. *Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands*. Field Museum of Natural History, v. 13, pt. 2, n. 1, 315p.
- COSTA L. P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*, v.30, n.1, p.71-86.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concept and speciation analysis. *In*: Johnston, R. F. (Ed.). *Current Ornithology*, v. 1, p. 159-187.
- CRACRAFT, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation, p. 28-59. *In*: Otte, D. & Endler, J. A. (Eds) *Speciation and its Consequences*. Massachusetts, Sinauer Associates.
- CRACRAFT, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology – an ornithological viewpoint, p. 325-339. *In*: Claridge, M. F.; Dawah, H. A. & Wilson, M. R. (Eds), *Species the Units of Biodiversity*. Systematics Association Special Volume. London, Chapman & Hall.
- CRACRAFT, J. 2013. *Avian higher-level relationships and classification: non-passeriforms*. p.21-47. *In*: The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World, 4th Edition, Vol. 1. Non-passerines (Dickinson, E. C. & Remsen Jr., J. V. (Eds.). Eastbourne, U.K, Aves Press. 461p.
- DARRIEU, C. A. 1983. Revisión sistemática de las razas de *Pionus maximiliani* (Kuhl) (Aves, Psittacidae). *Hornero*, v. 12, n. 1-extra, p. 38-58.
- DIAMOND, A. W. 1974. Annual cycles in Jamaican forest birds. *Journal of Zoology*, v.173, p.277–301.
- DICKINSON, E. C. & REMSEN Jr., J. V (Eds). 2013. *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*, 4th Edition, Vol. 1. Non-passerines. Eastbourne, UK, Aves Press. 461p.
- DRUMMOND, A. J., SUCHARD, M. A.; XIE, D. & RAMBAUT, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST. *Molecular Biology and Evolution*, v. 29, p. 1969-1973.
- DUBOIS, A. 2000. Synonymies and related lists in zoology: general proposals, with examples in herpetology. *Dumerilia*, v. 4, n. 2, p. 33- 98.

- EDWARDS, S. V. & BEERLI, P. 2000. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance incoalescence time in phylogeographic studies. *Evolution*, v. 54, n. 6, p. 1839-1854.
- EDWARDS, S. V., KINGAN, S. B., CALKINS, J. D., BALAKRISHNAN, C. N., JENNINGS, W. B., SWANSON, W. J. & SORENSON, M. D. 2005. Speciation in birds: genes, geography and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.102, p.6550–6557.
- EDWARDS, S. & BENSCH, S. 2009. Looking forwards or looking backwards in avian phylogeography? A comment on. *Molecular Ecology*, v. 18, n. 14, p. 2930-2933.
- ELLEGREN, H. 2007. Molecular evolutionary genomics of birds. *Cytogenetic and Genome Research*, v.117, p.120–130.
- EXCOFFIER, L. & LISCHER, H. E. L. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, v. 10, p. 564-567.
- FARABAUGH, S. M. & DOOLING, R. J. 1996. Acoustic communication in parrots: laboratory and field studies of budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*, p. 97-117.
- FINSCH, O. 1868. *Die Papageien*, monographisch bearbeitet, 2. Leiden, E. J. Brill.
- FITZPATRICK, J.W. 1980. *Some aspects of speciation in South American flycatchers*. Pp. 1273-1279 In: Symposium on speciation in South American birds (L.L.Short, Convenor). Actis 17, Congressus Internationalis Ornithologici. Deutsche Ornithologen-gesellschaft, Berlin.
- FITZPATRICK, B. M. 2004. Rates of evolution of hybrid inviability in birds and mammals. *Evolution*, v.58, p.1865–1870.
- FITZSIMMONS, L. P. BARKER, N. K. & MENNIL, D. J. 2008. Individual Variation and Lek-Based Vocal Distinctiveness in Songs of the Screaming Piha (*Lipaugus vociferans*), a Suboscine Songbird. *Auk*, v. 125 p.908-914.
- FJELDSA, J., LAMBIN, E. & MERTENS, B. 1999. Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography*, p.63-78.
- FJELDSA, J. 2000. The relevance of systematics in choosing priority areas for global conservation. *Environmental Conservation*, v. 27, n. 1, p. 67-75.
- FORSHAW, J. M. & COOPER, W. T. 1989. *Parrots of the World* - Third edition. London, Blandford Press, 616p.
- FORSHAW, J. M. 2010. *Parrots of the World*. Princeton, Princeton University Press. 336p.

- FOSTER, M. S. 1975. The overlap of molt and breeding in some tropical birds. *Condor*, v.77, p.304–314.
- FU, Y. X. 1997. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, v.147, n. 2, p.915-925.
- FUCHS, J., BOWIE, R. C., FJELDSA, J., & PASQUET, E. 2004. Phylogenetic relationships of the African bush-shrikes and helmet-shrikes (Passeriformes: Malaconotidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 33, n. 2, p. 428-439.
- GARNETT, S. T. & CHRISTIDIS, L. 2007. Implications of changing species definitions for conservation purposes. *Bird Conservation International*, v. 17, n. 3, p. 187–195.
- GHASEMI, A. & ZAHEDIASL, S. 2012. Normality tests for statistical analysis: a guide for non-statisticians. *International journal of endocrinology and metabolism*, v.10, n.2, p.486-489.
- GILL, F. & DONSKER, D. (Eds). 2017. IOC World Bird List (version 5.1). Disponível em <http://worldbirdnames.org> [Acesso em 25/05/2017].
- GODOI, M. N. & SOUZA, E. O. 2016. The effects of forest-savanna-grassland gradients on bird communities of Chiquitano Dry Forests domain, in western Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 88, n. 3, p. 1755-1767.
- GONZAGA, L. P.; PACHECO, J. F.; BAUER, C. & CASTIGLIONI, G. D. A. 1995. An avifaunal survey of the vanishing montane Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. *Bird Conservation International*, v. 5, n. 2-3, p. 279-290.
- GRANTSAU, R. 2010. *Guia completo para identificação das Aves do Brasil*. São Carlos, Vento Verde.
- GRAY, G. R. 1859. *List of the Specimens of Birds in the Collection of the British Museum*, part 3, sect1-2. London, order of the Trustees, 110p.
- GRAY, G. R. 1870. *Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum*. Part 2. Conirostres, Scansores, Columbæ, & Gallinæ. London, Trustees of the British Museum, 129p.
- GUERRA, J. E., CRUZ-NIETO, J., ORTIZ-MACIEL, S. G. & WRIGHT, T. F. 2008. Limited geographic variation in the vocalizations of the endangered thick-billed parrot: Implications for conservation strategies. *Condor*, v.110, n. 4, p.639-647.
- GUINDON, S.; LETHIEC, F.; DUROUX, P. & GASCUEL, O. 2005. PHYML Online, a web server for fast maximum likelihood-based phylogenetic inference. *Nucleic acids research*, v. 33(suppl\_2), p. 557-559.
- HACKETT, S. J. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 5, n. 2, p. 368-382.

- HACKETT, S. J. & LEHN, C. A. 1997. Lack of genetic divergence in a genus (*Pteroglossus*) of Neotropical birds: the connection between life-history characteristics and levels of genetic divergence. *Ornithological Monographies*, v. 48, p. 267-279.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, v.165, n.3889, p.131-137.
- HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. *Nuttall Ornithol. Club Publ.* v.14, p.1–390.
- HAFFER, J. 1987. *Quaternary history of tropical America*, pp. 1-18, In: Biogeography and Quaternary History in Tropical America, Whitmore, T. C. & Prance, G. T. (Eds). Oxford, Clarendon and Oxford University Press.
- HAFFER, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity Conservation*, v. 6, p. 451-476.
- HAMMER, Ø. 1999–2012. PAST: paleontological statistics, version3.0 Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, Oslo, Norway. 204p.
- HARDY, J. W. 1963. Epigamic and reproductive behavior of the Orange-fronted Parakeet. *Condor*, v. 65, p.169-199.
- HARTERT, E. & VENTURI, S. 1909. Notes sur les oiseaux de la République Argentine. *Novitates Zoologicae*, v. 16, p. 11–271.
- HAZEVOET, C. J. 1996. Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands. *Bird Conservation International*, v.6, n.2, p.181-196.
- HEINE, F. 1884. Zwei anscheinend noch unbeschriebene Papageien des Museum Heineanum. *Journal für Ornithologie*, v. 32, n.4, p.265.
- HEINE, F. & REICHENOW, A. 1890. *Nomenclator Musei Heineani ornithologici: Verzeichniss der Vogel-Sammlung des königlichen oberamtmanns Ferdinand Heine auf Klostersgut St. Burchard vor Halberstadt*. Berlin, R. Friedländer & Sohn. 373p.
- HELED, J. & DRUMMOND, A. J. 2009. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular biology and evolution*, v. 27, n. 3, p. 570-580.
- HELLMAYR, C. E. 1929. A contribution to the ornithology of Northeastern Brazil. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, v.12, p.235-500.
- HEY, J.; WAPLES, R. S.; ARNOLD, M. L.; BUTLIN, R. K. & HARRISON, R. G. 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, v.18, p.597-603.
- HOWELL, S. N. G; CORBEN, C.; PYLE, P. & ROGERS, D. I. 2003. The first basic problem: a review of molt and plumage homologies. *The Condor*, v. 105, n.4, p.635-653.

- HUSON, D. H. 1998. SplitsTree: analyzing and visualizing evolutionary data. *Bioinformatics (Oxford, England)*, v.14, n.1, p.68-73.
- ICZN. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*, 4ed., London, The Natural History Museum, xxix+306p.
- IHERING, H. & IHERING, R. 1907. *As aves do Brazil*. Catálogos da Fauna Brasileira. São Paulo, Typografia do Diario Official. 485p.
- ISAAC, N. J. B., MALLETT, J., MACE, G. M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 19, n. 9, p. 464-469.
- ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *The Auk*, v. 115, p.577-590.
- ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 1999. Species limits in antbirds (Passeriformes: thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. *Auk*, v. 116, n. 1, p 83-96.
- JENNI, L. & WINKLER, R. 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. New York, Academic Press, 240p.
- JOSEPH, L., TOON, A., SCHIRTZINGER, E. E., WRIGHT, E. E. T. F & SCHODDE, R. 2012. A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes). *Zootaxa*, v. 3205, n. 2, p. 26-40.
- JUNIPER, T. & PARR, M. 1998. *Parrots: a guide to parrots of the world*. Bloomsbury Publishing. 584p.
- KATOH, K. & STANDLEY, D. M. 2013. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution*, v.30, n.4, p.772-780.
- KEARSE, M., MOIR, R., WILSON, A., STONES-HAVAS, S., CHEUNG, M., STURROCK, S.; BUXTON, S., COOPER, A., MARKOWITZ, S. & DURAN, C. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, v. 28, p. 1647–1649.
- KIRCHMAN, J. J., SCHIRTZINGER, E. E. & WRIGHT, T. F. 2012. Phylogenetic relationships of the extinct Carolina Parakeet (*Conuropsis carolinensis*) inferred from DNA sequence data. *Auk*, v. 129, p. 197–204.
- KLEEMAN, P. M. & GILARDI, J. D. 2005. Geographical variation of St. Lucia parrot flight vocalizations. *Condor*, v.107, n. 1, p.62-68.
- de KLOET, R. S. & de KLOET, S. R. 2005. The evolution of the spindlin gene in birds and sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. *Molecular Phylogeny Evolution*, v.56, p. 706-721.



- KUHL, H. 1820. *Conspectus Psittacorum. Cum specierum definitionibus, novarum descriptionibus, synonymis et circa patriam singularum naturalem adversariis, adjecto indice museorum, ubi earum artificiosae exuviae servantur*. Tomo III. Nova Acta Leop. Carol. 10, p. 3-104.
- LANFEAR, R.; FRANDBSEN, P. B.; WRIGHT, A. M.; SENFELD, T. & CALCOTT, B. 2016. PartitionFinder2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular biology and evolution*, v. 34, n. 3, p. 772-773.
- LANYON, W. E. 1963. Experiments on species discrimination in *Myiarchus* Flycatchers. *American Museum Novitates*, v.2126, p.1-16.
- LANYON, W. E. 1969. *Vocal characters and avian systematics*, pp. 291-310. In: Hinde, R. A (Ed.) *Bird Vocalizations*. Cambridge, University Press.
- LANYON, W. E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.161, p.429-627.
- LANYON, W. E. 1982. The subspecies concept: then, now, and always. *Auk*, v. 99, p.603-604.
- LEDRU, M. P. 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in central Brazil. *Quaternary research*, v.39, n. 1, p. 90-98.
- LEIGH, J. W. & BRYANT, D. 2015. Popart: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*. v. 6, n.9, p. 1110–1116.
- LIBRADO, P., & ROZAS, J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, v. 25, n.11, p. 1451-1452.
- LYRA-NEVES, R. D., DIAS, M. M., AZEVEDO-JUNIOR, S. M., TELINO-JUNIOR, W. R., & LARRAZABAL, M. E. L. 2004. Comunidade de aves da Reserva Estadual de Gurjaú, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 21, n.3, p.581-592.
- MACE, G. M. 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v.359, n.1444, p.711-719.
- MAJOR, I.; SALES Jr., L. G. & CASTRO, R. 2004. *Aves da Caatinga*. Fortaleza, Edições Demócrito Rocha/Associação Caatinga.
- MARTELLA, M. & BUCHER, E. H. 1990. Vocalizations of the Monk Parakeet. *Bird Behaviour*, v.8, p. 101-110.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York, Columbia University Press.
- MAYR, E. & O'HARA, R. J. 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, v. 40, p. 55-67.

- MCCARTHY, E. M. 2006. *Handbook of avian hybrids of the world*. New York, Oxford University.
- MEIRI, S.; DAYAN, T. & SIMBERLOFF, D. 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, v.81, p.579–588.
- MEIRI, S.; YOM-TOV, Y. & GEFFEN, E. 2007. What determines conformity to Bergmann's rule? *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, n. 6, p. 788-794.
- MILLER, M. A.; PFEIFFER, W.; & SCHWARTZ T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. 1920. Revisão dos Psittacideos Brasileiros. *Revista do Museu Paulista*, v. 12, p. 3-82.
- MIYAKI, C. Y., MATIOLI, S. R., BURKE, T. & WAJNTAL, A. 1998. Parrot evolution and palaeographical events: mitochondrial DNA evidence. *Molecular Biology and Evolution*, v.15, p.544–551.
- MIYAKI, C. Y. 2009. Filogeografia e a descrição da diversidade genética da fauna brasileira. *Megadiversidade*, v. 5, p.96-100.
- MUNDINGER, P. C. 1982. Microgeographic and macrogeographic variation in the acquired vocalizations of birds, p.147–208. *In*: Kroosdma, D. E.; Miller, E. H. & Oeullet, H. (Eds.), *Acoustic communication in birds*. Vol. 2. New York, Academic Press.
- NAUMBURG, E. M. B. 1930. The birds of Matto Grosso, Brazil: a report on the birds secured by the Roosevelt-Rondon Expedition. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v.60, p.1-432.
- NORES, M. 1989. Patrones de distribución y causas de especiación en aves argentinas. Thesis, Univ. Córdoba, Córdoba, Argentina.
- NORES, M. & CERANA, M. M. 1990. Biogeography of forest relics in the mountains of northwestern Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, v. 63, p. 37-46.
- NORES, M. 1992. Bird speciation in subtropical South America in relation to forest expansion and retraction. *The Auk*, v.109, n.2, p.346-357.
- NORES, M. 1994. Quaternary vegetational changes and bird differentiation in subtropical South America. *The Auk*, v. 111, n. 2, p. 499-503.
- NOSKE, S. 1980. Aspects of the behaviour and ecology of the White Cockatoo (*Cacatua galerita*) and the Galah (*C. roseicapilla*) in croplands in northeast New South Wales. M.S. thesis, University of New England, Armidale, Australia.
- NOTTEBOHM, F. 1970. The ontogeny of bird song. *Science*, v.167, p.950–956.

- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. 1995. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*, v. 52, n. 2, p. 141-194.
- ORFILA, R. N. 1938. Los psittaciformes argentinos. *El Hornero*, v.6, n.2, p.197-225.
- PALMER, R. S. 1972. Patterns of molting, p. 65–102. In: D. S. Farner and J. R. King (Eds.), *Avian biology*. Vol. 2. New York, Academic Press.
- PARK, T. J. & DOOLING, R. J. 1985. Perception of species-specific contact calls by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Journal of Comparative Psychology*, v.99, p.391-402.
- PARK, T. J. & DOOLING, R. J. 1986. Perception of degraded vocalizations by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Learning and Behavior*, v.14, p.359-364.
- PATTEN, M. A. 2015. Subspecies and the philosophy of science. *The Auk*, v. 132, n. 2, p. 481-485.
- PAYNE, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. *Current Ornithology*, v.3, p.87-126.
- PAYNTER Jr, R. 1989. *Ornithological gazetteer of Paraguay*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 61p.
- PAYNTER Jr, R. A. & TRAYLOR, M. A. 1991. *Ornithological gazetteer of Brazil*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 708p.
- PAYNTER Jr, R. 1992. *Ornithological gazetteer of Bolivia*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 186p.
- PAYNTER Jr, R. 1993. *Ornithological gazetteer of Argentina*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology, 1045p.
- PEPPERBERG, I. 1999. *The Alex studies: Cognitive and communicative abilities of grey parrots*. Cambridge: Harvard University Press.
- PETERS, J. 1937. *Checklist of birds of the world III*. Cambridge. Harvard University Press, XIII+ 311p.
- PIACENTINI, V. Q.; ALEIXO, A.; AGNE, C. E.; MAURÍCIO, G. N.; PACHECO, J. F.; BRAVO, G. A.; BRITO, G. R. R.; NAKA, L. N.; OLMOS, F.; POSSO, S.; SILVEIRA, L. F.; BETINI, G. S.; CARRANO, E.; FRANZ, I.; LEES, A. C.; LIMA, L. M.; PILO, D.; SCHUNCK, F.; AMARAL, F. A.; BENCKE, G. A.; COHN-HAFT, M.; FIGUEIREDO, L. F. A.; STRAUBE, F. C. & CESARI, E. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee/Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.23, n.2, p.91- 298.
- PINTO, O. M. 1938. *Catálogo das aves do Brasil e lista dos exemplares que as representam no Museu Paulista*. São Paulo, Museu Paulista, XVIII+ 566p.

- PINTO, O. M. O. 1978. *Novo catálogo das aves do Brasil*. Primeira Parte. São Paulo, Empresa Gráfica Revistados Tribunais, 446p.
- POLITI, N.; & RIVERA, L. O. 2005. Abundance and distribution of parrots along the elevational gradient of Calilegua National Park, Argentina. *Ornitologia Neotropical*, v. 16, p. 43-52.
- POSADA, D. & CRANDALL, K. A. 2001. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in ecology & evolution*, v. 16, n. 1, p. 37-45.
- PRADO, D. E. & GIBBS, P. E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, p. 902-927.
- PRAGER, E. M. & WILSON, A. C. 1975. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v.72, p.200–204.
- PRANCE, G. T. 1974. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica*, v. 3, p. 5-28.
- PRICE T. D. & BOUVIER, M. M. 2002. The evolution of F-1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution*, v.56, p.2083–2089.
- PRIMMER, C. R., BORGE, T., LINDELL, J., & SAERTRE, G. P. 2002. Single-nucleotide polymorphism characterization in species with limited available sequence information: high nucleotide diversity revealed in the avian genome. *Molecular Ecology*, v. 11, n.3, p. 603-612.
- PRYS-JONES, R. P. 1982. Molt and weight of some landbirds on Dominica, West Indies. *Journal of Field Ornithology*, v.53, p.352–362.
- de QUEIROZ, K. 1998. *The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations*, p. 57–75. In: Howard, D. J. & Berlocher, S.H. (Eds.). *Endless forms: species and speciation*. New York, Oxford University Press, XXXIII+471p.
- de QUEIROZ, K. 2005 A unified species concept and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of California Academic Sciences* v.56, p.196-215.
- RAMBAUT, A. 2007. FigTree v1.4.0, a graphical viewer of phylogenetic trees.
- RAMBAUT A. & DRUMMOND A. J. 2007. Tracer v1.6. Available from: URL <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- RAMOS-ONSINS, S. E. & ROZAS, J. 2002. Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular biology and evolution*, v. 19, n. 12, p. 2092-2100.

- RANDLER, C. 2004. Frequency of bird hybrids: does delectability make all the difference? *Journal of Ornithology*, v. 145, p.123–128.
- RAPOSO, M. A. 2001. Taxonomia alfa de aves neotropicais. p.249-260 In: Albuquerque, J. L. B.; Cândido J. F.; Jr., Straube, F. C. & Roos A. L. *Ornitologia e conservação: da ciência às estratégias*. Tubarão: Editora Unisul. 341p.
- REDFORD, K. H. & FONSECA, G. A. 1986. The Role of Gallery Forests in the Zoogeography of the Cerrado's Non-volant Mammalian Fauna. *Biotropica*, v. 18, p. 126-135.
- REICHENOW, A. 1882. Conspectus Psittacorum: Systematische Urbersicht aller bekannten Papageienarten. *Journal für Ornithologie*, v. 29, n.4, p.337-398.
- REICHENOW, A. 1913. *Die vögel: handbuch der systematischen ornithologie*. F. Enke.
- REISER, O. 1910. Liste der Vögelarten welche auf der von der Kaiser. Akademie der Wissenschaften 1903 nach Nordostbrasilien entsendeten Expedition unter Leitung des Herrn Hofrates Dr. F. Steindachner gesammelt wurden. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften*, Wien, 76, p. 55-110.
- REMSEN, J. V., CADENA, C. D., JARAMILLO, A., NORES, M., PACHECO, J. F., PÉREZ-EMÁN, J., ROBBINS, M. B., STILES, F. G., STOLTZ, D. F. & ZIMMER, K. J. 2017. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Version [10/07/2017]. Disponível em: <<http://museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>> [Acesso em 10/07/2017].
- RIBAS, C. C.; GABAN-LIMA, R.; MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography*, v. 32, n. 8, p. 1409-1427.
- RIBAS, C. C., MOYLE, R. G., MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2007. The assembly of montane biotas: linking Andean tectonics and climatic oscillations to independent regimes of diversification in *Pionus* parrots. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 274, n. 1624, p. 2399-2408.
- RIBAS, C. C., ALEIXO, A., NOGUEIRA, A. C., MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v.279, p.681–689.
- RIBAS, C. C.; ALEIXO, A.; NOGUEIRA, C. R.; MIYAKI, C. Y. & CRACRAFT, J. 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, p. 681–689.
- RIBOT, R. F., BERG, M. L., BUCHANAN, K. L., KOMDEUR, J., JOSEPH, L. & BENNETT, A. T. 2009. Does the ring species concept predict vocal variation in the crimson rosella, *Platycercus elegans*, complex? *Animal Behaviour*, v.77, n.3, p.581-593.

- ROCHA, A. V.; RIVERA, L. O.; MARTINEZ, J.; PRESTES, N. P. & CAPARROZ, R. 2014. Biogeography of speciation of two sister species of neotropical *Amazona* (Aves, Psittaciformes) based on mitochondrial sequence data. *PloS one*, v.9, n.9, p.1-10.
- RODRIGUES, P.; LOPES, R. J.; DROVETSKI, S. V.; REIS, S.; RAMOS, J. A. & da CUNHA, R. T. 2013. Phylogeography and genetic diversity of the Robin (*Erithacus rubecula*) in the Azores Islands: Evidence of a recent colonisation. *Journal of ornithology*, v.154, n.4, p.889-900.
- RONQUIST, F., TESLENKO, M., VAN DER MARK, P., AYRES, D. L., DARLING, A., HOHNA, S. *et al.* 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, v. 61, n. 3, p. 539–542.
- ROWLEY, I. 1990. Behavioural ecology of the Galah, *Eolophus roseicapillus*, in the wheatbelt of Western Australia. Surrey Beatty & Sons Pty Limited.
- RULL, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the tertiary-quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, v. 15, p. 4257–4259.
- SALINAS-MELGOZA, A.; WRIGHT, T. F. 2012. Evidence for vocal learning and limited dispersal as dual mechanisms for dialect maintenance in a parrot. *PloS one*, v. 7, n. 11, p. 1-7.
- SALISBURY, C. L.; SEDDON, N.; COONEY, C. R. & TOBIAS, J. A. 2012. The latitudinal gradient in diversification in dispersal constraints: ecological specialization drives diversification tropical birds. *Ecology Letters*, v. 15, p. 847–855.
- SALVADORI, T. 1891. *Catalogue of the Psittaci, or Parrots, in the collection of the British Museum*, vol. 20. London, XVII + 658p.
- SALVADORI, T. 1895. Viaggio del dott. Alfredo Borelli nella Repubblica Argentina e nel Paraguay. Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Torino, v. 10, p.1-24.
- SALVADORI, T. 1906. Notes on the Parrots (Part VI.). *Ibis*, v. 48, n. 4, p. 642-659.
- SANGSTER, G. 2013. The application of species criteria in avian taxonomy and its implications for the debate over species concepts. *Biological Reviews*, v.88.
- SANTOS, S. S.; da FONSECA-NETO, F. P.; PACHECO, J. F.; PARRINI, R. & SERPA, G. A. 2009. Primeiros registros de *Phylloscartes roquettei* Sneath, 1928, na Bahia, nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v. 17, n. 3-4, p. 3-4.
- SAUNDERS, D. A. 1983. Vocal repertoire and individual vocal recognition in the Short-billed White-tailed Black Cockatoo, *Calyptorhynchus funereus latirostris*. *Australian Wildlife Research*, v. 10, p.527–536.
- SCHIRTZINGER, E. E., TAVARES, E. S., GONZALES, L. A., EBERHARD, J. R., MIYAKI, C. Y., SANCHEZ, J. J., HERNANDEZ, A., MUELLER, H., GRAVES, G. R., FLEISCHER, R. C. & WRIGHT, T. F. 2012. Multiple independent origins of

- mitochondrial control region duplications in the order Psittaciformes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.64, p.342–356.
- SCHLEGEL, H. 1864. Muséum d'histoire Naturelle des Pays-bas: 26 (Psittaci). *Rev Méth critique des collec depose dans cet établis*, p.1-84.
- SCHODDE, R., REMSEN Jr, J. V., SCHIRTZINGER, E. E., JOSEPH, L. & WRIGHT, T. F. 2013. Higher classification of New World parrots (Psittaciformes; Arinae), with diagnoses of tribes. *Zootaxa*, v. 3691, n.5, p. 591-596.
- SCHWEIZER, M., SEEHAUSEN, O. & HERTWIG, S. T. 2011. Macroevolutionary patterns in the diversification of parrots: effects of climate change, geological events and key innovations. *Journal of Biogeography*, v.38, p.2176–2194.
- SCLATER, P. L. 1862. *Catalogue of a collection of American birds*. London, N. Trubner and Company.
- SCLATER, P. L. & SALVIN, O. 1873. *Nomenclator avium neotropicalium: sive avium quae in regione neotropica hucusque repertae sunt nomina systematice disposita adjecta sua cuique speciei patria accedunt generum et specierum novarum diagnoses*. London, Sumptibus Auctorum, 213p.
- SHORT, L. L. 1975. A zoogeographical analysis of the South American Chaco avifauna. *Bulletin of the American Museum Natural History*, v.154, p.163-352.
- SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds, a study in molecular evolution*. New Haven & London: Yale University Press, 976p.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira, 912p.
- SILVA, J. M. C. 1994. Can avian distribution patterns in northern Argentina be related to gallery-forest expansion-retraction caused by Quaternary climatic changes? *The Auk*, v. 111, n. 2, p. 495-499.
- SILVA, J. D. 1996. Distribution of Amazonian and Atlantic birds in gallery forests of the Cerrado region, South America. *Ornitologia Neotropical*, v.7, n.1, p.1-18.
- SILVA, J. M. C. & BATES, J. M. 2002. Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. *BioScience*, v. 52, n. 3, p. 225-234.
- SILVA, J. M. C.; SOUZA, M. A., BIEBER, A. G. D. & CARLOS, C. J. 2003. Aves da Caatinga: status, uso do habitat e sensibilidade. *Ecologia e conservação da Caatinga*, 237p.
- SILVA, L. F. 2015. Análise biogeográfica das florestas pré-Andinas e atlânticas a partir da modelagem de distribuição potencial de espécies arbóreas com distribuição disjunta. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais.

- SILVEIRA, L. F. & OLMOS, F. 2007. Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécies, conservação e o que falta descobrir. *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.15, n.2, p.289-296.
- SILVEIRA, L. F.; BRETTAS, E. P. 2015. *Terra Papagalli*. São Paulo, Marte. 376p.
- SITES, Jr J. W. & MARSHALL, J. C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v.35, p.199-227.
- SMITH, E. T. 1960. Review of *Pionus maximiliani* (Kuhl). *Fieldiana, Zoology*, v. 39, n. 34, p. 379-385.
- SMITH, G. A. 1975. Systematics of parrots. *Ibis*, v.117, p.18–68.
- SMITH, T. B., WAYNE, R. K., GIRMAN, D. J. & BRUFORD, M. W. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, v.276, n.5320, p.1855-1857.
- SMITH, B. T. & KLICKA, J. 2010. The profound influence of the Late Pliocene Panamanian uplift on the exchange, diversification, and distribution of New World birds. *Ecography*, v. 33, n. 2, p. 333-342.
- SMITH, B. T.; BRYSON, R. W.; HOUSTON, D. & KLICKA, J. 2012. An asymmetry in niche conservatism contributes to the latitudinal species diversity gradient in New World vertebrates. *Ecology Letters*, v. 15, p. 1318–1325.
- SMITH, B. T., RIBAS, C. C., WHITNEY, B. M., HERNÁNDEZ-BAÑOS, B. E. & KLICKA, J. 2013. Identifying biases at different spatial and temporal scales of diversification: a case study in the neotropical parrotlet genus *Forpus*. *Molecular Ecology*, v. 22, n. 2, p. 483-494.
- SMITHE, F. B. 1975. *Naturalist's color guide*. New York, American Museum of Natural History. 229p.
- SNOW, D. W. & SNOW, B. K. 1964. Breeding seasons and annual cycles of Trinidad landbirds. *Zoologica*, v.49, p.1–39.
- SORENSEN, M. D., AST, J. C., DIMCHEFF, D. E., YURI, T., & MINDELL, D. P. 1999. Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 12, n. 2, p. 105-114.
- SOUANCÉ, C. 1856. Travaux inédits: catalogue des perroquets de la collection du Prince Masséna, duc de Rivoli et observations sur quelques espèces nouvelles ou peu connues de Psittacidés. *Revue et Magasin de Zoologie*, v. 8, n. 2, p. 152-158.
- SOUANCÉ, C. DE. 1857. *Iconographie des Perroquets non figurés dans les publications de Levaillant et de M. Bourjot Saint-Hilaire*. Paris, P. Bertrand.
- SPIX, J. B. 1824. *Avium species novae, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis suscepto collegit et descripsit...* Tomus I Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii [= Munique]. p.42.



- SPSS statistics for windows, version 24.0. IBM Corporation. New York, Armonk.
- STAMATAKIS, A. 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, v. 30, p. 1312–1313.
- STEPHENS, J. F. 1826. *General zoology, or systematic natural history*, v.14. London, G. Kearsley.
- STEPHENS, M.; SMITH, N. J. & DONNELLY, P. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics*, v.68, p.978–989.
- SWAINSON, W. 1837. *On the natural history and classification of birds*, v.2. London, Longman. p. 301.
- TAJIMA, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, v.123, n.3, p.585-595.
- TELL, M. 1983. Breeding the siy parrot. *Avicultural Magazine*, v.89, n.1, p.27-29.
- TOBIAS, J. A., SEDDON, N., SPOTTISWOODE, C. N., PILGRIM, J. D., FISHPOOL, L. D., & COLLAR, N. J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, v. 152, n. 4, p. 724-746.
- TOKITA, M., KIYOSHI, T. & ARMSTRONG, K. N. 2007 Evolution of craniofacial novelty in parrots through developmental modularity and heterochrony. *Evolution and Development*, v.9, p.590–601.
- TRICART, J. 1974. Existence de periodes seche sau Quaternaire en Amazonie et dans les regions voisines. *Rev. Geomorph. Dynam.*, v. 4, p. 145-158.
- TRUJILLO-ARIAS, N.; DANTAS, G. P.; ARBELÁEZ-CORTÉS, E.; NAOKI, K.; GÓMEZ, M. I.; SANTOS, F. R.; MIYAKI, C. Y.; ALEIXO, A.; TUBARO, P. L. & CABANNE, G. S. 2017. The niche and phylogeography of a passerine reveal the history of biological diversification between the Andean and the Atlantic forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.112, p.107-121.
- VAN DER HAMMER, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, v. 1, p. 3-26.
- VAN DER HAMMER, T. 1983. *The palaeoecology and palaeogeography of savannas*. pp. 19-35. In: Tropical savannas, F. Bourliere (Ed.). Amsterdam, Elsevier.
- VAN PERLO, B. 2009. *A field guide to the birds of Brazil*. Oxford University Press, 496p.
- VANZOLINI, P. E. & WILLIAMS, E. E. 1970. South America anoles, the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysophelis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, v. 19, p.291-298.

- VERHEYEN, R. 1956. Analyse du potential morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. *Bulletin du Institute Royale des Sciences Naturelles Belgique*, v.32, n.55, p. 1–54.
- VIELLIARD, J. M. E. 1990. Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero *Scytalopus*. *Ararajuba*, v.1, p.5-18.
- VIELLIARD, J. M. E. 1994. Bioacoustics and phylogeny among *Amazona* Parrots. *In: Proceedings of the International Ornithological Congress*, v. 21, p. 634.
- VUILLEUMIER, B. B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, v. 173, p. 771-780.
- WAGLER, J. G. 1932. Monographia Psittacorum. *Abh. K. Bayer. Akad. Wiss. München*, p. 459-750.
- WALLACE, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 20, p.107-110.
- WEIR, J. T. & SCHLUTER, D. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, v. 17, n. 10, p. 2321-2328.
- WETMORE, A. 1926. Observations on the Birds of Argentina, Paraguay, Uruguay and Chile. *U.S. National Museum Bulletin*, v.133, p.1-448.
- WHITMORE, T. C. & PRANCE, G. T. 1987. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. New York, Oxford University Press.
- WIED, M. A. P. 1832. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien, Landes-Industrie-Comptoirs v.4, p. 240-247.
- WIENS, J. J.; PYRON, R. A.; MOEN, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, v. 14, p. 643–652.
- WINKER, K. 2009. Reuniting genotype and phenotype in biodiversity research. *Bioscience*, v.59, p.657–665.
- WOLF, L. L. 1969. Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. *Condor*, v.71, p.212–219.
- WRIGHT, T. F. 1996. Regional dialects in the contact call of a parrot. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, v.263, p.867–872.
- WRIGHT, T. F. & WILKINSON, G. S. 2001. Population genetic structure and vocal dialects in an amazon parrot. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 268, n. 1467, p. 609-616.
- WRIGHT, T. F., SCHIRTZINGER, E. E., MATSUMOTO, T., EBERHARD, J. R., GRAVES, G. R., SANCHEZ, J. J. *et al.* 2008. A multilocus molecular phylogeny of the parrots

(Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution*, v. 25, n. 10, p. 2141-2156.

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

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

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

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