

CÍNTIA OLIVEIRA MENESES PALHARES

**HISTÓRIA EVOLUTIVA DE *MELANOPAREIA TORQUATA* (AVES:
MELANOPAREIIDAE) EM AMBIENTES ABERTOS E SECOS DA AMÉRICA DO
SUL: DIVERSIFICAÇÃO VOCAL, MORFOLÓGICA E GENÉTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de Magister Scientiae.

FLORESTAL
MINAS GERAIS - BRASIL
2016

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca da Universidade Federal
de Viçosa - Câmpus Florestal

T

P163h
2016
Palhares, Cíntia Oliveira Meneses, 19-
História evolutiva de *Melanopareia torquata* (Aves:
Melanopareiidae) em ambientes abertos e secos da América do
Sul : diversificação vocal, morfológica e genética / Cíntia
Oliveira Meneses Palhares. – Florestal, MG, 2016.
73f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Leonardo Esteves Lopes.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. *Melanopareia torquata*. 2. Aves - Taxonomia. 3. .
4. Aves - Morfologia. 5. Canto dos pássaros - Análise. Biologia
molecular. Universidade Federal de Viçosa. Outros Órgãos.
Programa de Pós-graduação em Manejo e Conservação de
Ecossistemas Naturais e Agrários. II. Título.

CDD 22. ed. 598.82098

CÍNTIA OLIVEIRA MENESES PALHARES

**HISTÓRIA EVOLUTIVA DE *MELANOPAREIA TORQUATA* (AVES:
MELANOPAREIIDAE) EM AMBIENTES ABERTOS E SECOS DA AMÉRICA DO
SUL: DIVERSIFICAÇÃO VOCAL, MORFOLÓGICA E GENÉTICA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de Magister Scientiae.

APROVADA: ____ / ____ / ____

Guilherme Henrique Silva de Freitas

Marcos Maldonado-Coelho

Anderson Vieira Chaves (Coorientador)

Leonardo Esteves Lopes (Orientador)

“I do not know what I may appear to the world, but to myself I seem to have been only like a boy playing on the sea-shore, and diverting myself in now and then finding a smoother pebble or a prettier shell than ordinary, whilst the great ocean of truth lay all undiscovered before me”.

Isaac Newton

AGRADECIMENTOS

O caminho nem sempre é fácil, mas nunca estive sozinha, e este trabalho resulta da união de esforços de pessoas a quem deixo meus sinceros agradecimentos:

Aos membros da banca examinadora, por terem aceitado o convite e dedicado tempo e conhecimento na avaliação deste trabalho.

A Guilherme Freitas por seu auxílio durante meu primeiro trabalho de campo e ao professor Luiz Pedreira Gonzaga, pelas orientações que foram cruciais na execução da coleta e processamento das gravações.

Ao curso de pós-graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários da Universidade Federal de Viçosa - Campus Florestal.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais, que forneceu a bolsa de mestrado que possibilitou minha dedicação exclusiva à pesquisa.

Ao American Museum of Natural History pela “Collection Study Grants” concedida, que possibilitou minha visita aos museus norte americanos.

À Idea Wild por conceder equipamento de gravação para os trabalhos de campo.

Ao CNPq pela bolsa de produtividade (nº 305401/20149) concedida ao meu orientador e que viabilizou parte dos trabalhos de campo.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela autorização para coleta de espécimes.

Aos curadores, pesquisadores e funcionários das coleções ornitológicas brasileiras, em especial: Luis Fábio Silveira (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo); Marcos Raposo e Daniel Monteiro Figueira (Museu Nacional, Rio de Janeiro); Marcos Rodrigues (Departamento de Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte) e Miguel Ângelo Marini (Coleção Ornitológica Marcelo Bagno, Universidade de Brasília, Brasília).

Aos curadores, pesquisadores e funcionários dos museus norte-americanos: Joel Cracraft, Paul Sweet, Lydia Garetano e Thomas Trombone (American Museum of Natural History, New York); Nate Rice, Jason Weckstein e Vitor Piacentini (Academy of Natural Sciences, Philadelphia); Christina Gebhard (National Museum of Natural History, Washington); James Remsen, Valerie Derouen, Marco Antônio Rego e Gláucia Del-Rio (Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge); Ben Marks e John Bates (The Field Museum, Chicago) e Steve Rogers (Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh).

Aos curadores dos arquivos sonoros: Gregory F. Budney (Macaulay Library), Luiz Pedreira Gonzaga (Arquivo Sonoro Elias Coelho), Luís Felipe Toledo e Simone Dena (Fonoteca Neotropical Jacques Viellard) e a todos que disponibilizaram suas gravações através dos arquivos sonoros do Xeno-Canto e Wikiaves.

Aos pesquisadores que disponibilizaram material para os estudos genéticos: Cristina Miyaki e Luis Fábio Silveira (Universidade de São Paulo, São Paulo) e Frederick Sheldon (Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge).

Àqueles que me auxiliaram durante os trabalhos de campo e laboratório, com sua experiência, conhecimento e boa vontade: Dalila Ferreira, Yuri Dylan, Anderson Vieira Chaves, Guilherme Freitas, Lílian Costa, Bráulio de Freitas Marçal, Marla Mendes Aquino e a toda equipe do LBEM, especialmente ao professor Fabrício Santos quem gentilmente disponibilizou as instalações do laboratório para condução dessa pesquisa.

Àqueles que gentilmente me acolheram nas mais diversas cidades que visitei: João e Tatiana (New Jersey, E.U.A.), Vitor Piacentini (Philadelphia, E.U.A.), João Tonini (Washington, E.U.A.), Marco Antônio Rego e Gláucia Del-Rio (Baton Rouge, E.U.A.), João Capurucho (Chicago, E.U.A.), Tamara Luciane (São João del Rei, MG), Rosivaldo Nogueira e Floracy Pereira (Uberlândia, MG) e Gislene Rodrigues (São Paulo, SP).

Aos meus pais e aos meus irmãos por toda colaboração com a logística, equipamento e conhecimento aplicado neste trabalho.

Ao meu esposo Leonardo Palhares e ao meu amado filho Arthur, por aprenderem ainda que forçadamente, a exercerem a paciência e compreensão, sempre que a leitura, a escrita ou as viagens se tornavam prioridade à nossa vida familiar.

Ao meu coorientador Anderson Vieira Chaves, por todo o empenho e envolvimento nesta pesquisa.

Sobretudo ao meu orientador, quem desde a seleção para o mestrado, me ofereceu muito mais do que orientação, entendendo minhas limitações, me apoiando em todas as minhas dificuldades, compartilhando seu vasto conhecimento, me motivando e contribuindo fundamentalmente em minha formação como ornitóloga. Toda expressão de gratidão seria ainda muito ínfima por toda essa dedicação, confiança e motivação.

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

INTRODUÇÃO 1

MÉTODOS

Coleta de dados em campo 3

Definição dos grupos 5

Análises morfológicas 6

Análises vocais 9

Análises moleculares 12

RESULTADOS

Trabalhos de campo 14

Definição dos grupos 14

Análises morfológicas 17

Análises vocais 32

Análises moleculares..... 42

DISCUSSÃO

Variação morfológica 55

Variação vocal 56

Tratamento taxonômico 57

Evolução e diversificação dos Melanopareiidae 58

Conclusões e perspectivas futuras 60

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 60

RESUMO

PALHARES, Cíntia Oliveira Meneses, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2016. **História evolutiva de *Melanopareia torquata* (Aves: Melanopareiidae) em ambientes abertos e secos da América do Sul: diversificação vocal, morfológica e genética.** Orientador: Leonardo Esteves Lopes. Coorientador: Anderson Vieira Chaves.

Melanopareia torquata, encontrada no leste do Paraguai e em todos os estados brasileiros por onde o Cerrado se estende, apresenta duas subespécies, *M. t. torquata* e *M. t. rufescens*. Esta espécie, juntamente com *M. bitorquata*, a única outra espécie do gênero encontrada no Brasil e que foi recentemente elevada ao *status* de espécie independente, constituem um modelo de interesse ao estudo e compreensão dos padrões de diversificação das savanas Neotropicais. Embora *M. bitorquata* tenha morfologia e limites de distribuição bem definidos, as subespécies de *M. torquata* apresentam grande variação morfológica, comprometendo a delimitação clara de sua distribuição e a sua diagnose. Este estudo pretende, a partir de caracteres morfológicos, vocais e moleculares, reavaliar o *status* taxonômico e limites intra e interespecíficos dessas espécies, além de investigar os padrões geográficos e temporais de diversificação do grupo, avaliando os possíveis processos climáticos, geológicos e biogeográficos associados à sua diversificação. As análises morfológicas não foram eficientes para a delimitação de grupos intraespecíficos em *M. torquata*, devido à já relatada variação clinal e individual das variáveis avaliadas. De forma semelhante, os caracteres bioacústicos são bastante similares entre todos os grupos, não tendo sido eficazes na delimitação dos taxa estudados. A abordagem molecular, por outro lado, apresentou agrupamentos muito divergentes e com grande diversidade genética e estruturação geográfica para todos os clados avaliados e para grupos internos em cada clado. As datações indicaram que o complexo *M. torquata* se originou no início do Plioceno, quando houve a divergência de *M. t. rufescens* e outro clado contendo *M. t. torquata* como irmã de *M. bitorquata*. Embora os dados disponíveis e os métodos utilizados não permitiram chegar a uma delimitação segura da distribuição geográfica de *M. t. torquata* e de *M. t. rufescens*, nem indicar caracteres que possam ser utilizados na diagnose entre elas, as análises moleculares indicaram a existência de três clados igualmente divergentes, com evidência de especiação sem diferenciação morfológica e vocal claras. Esse estudo mostra as complexidades e dificuldades inerentes à tentativa de delimitar grupos taxonômicos, especialmente na América do Sul, que apresenta cenários biogeográfico e evolutivo sabidamente complexos.

ABSTRACT

PALHARES, Cíntia Oliveira Meneses, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, March 2016. **Evolutionary history of *Melanopareia torquata* (Aves: Melanopareidae) in open and dry South American habitats: vocal, morphological and genetic diversification.** Advisor: Leonardo Esteves Lopes. Co-advisor: Anderson Vieira Chaves.

Melanopareia torquata occurs in eastern Paraguay and in all Brazilian states where the Cerrado extends, harboring two subspecies, *M. t. torquata* and *M. t. rufescens*. This species, together with *M. bitorquata*, the only other species in the genus found in Brazil and that has recently been elevated to species *status*, is a model of interest to the study and understanding of the diversification of Neotropical savannas. Although *M. bitorquata* shows well established morphological characters and range limits, the subspecies of *M. torquata* exhibit large morphological variation, hampering a clear delimitation of their range and diagnosis. This study aims to reevaluate, using morphological, vocal and molecular tools, the taxonomic *status* and intra- and interspecific limits of these species, and also to investigate the spatial and temporal patterns of diversification of the group, evaluating the possible climate, geological and biogeographical processes associated with its diversification. Morphological analyses were not useful for the delimitation of intraspecific groups within *M. torquata* due to the already reported clinal variation and large individual variation in the species. Similarly, bioacoustic parameters measured are quite similar between groups, being of little usage to the understanding of distribution and taxonomic limits of the species. The molecular approach, on the other hand, revealed very distinct clusters and great genetic diversity and geographic structure for all three clades evaluated, and also for internal groups in each clade. The complex *M. torquata* originated in early Pliocene, with a divergence between *M. t. rufescens* and the clade containing *M. t. torquata* as sister to *M. bitorquata*. We conclude that, although it was not possible to clearly delimit the geographical distribution of the subspecies of *M. torquata*, or point which characters are useful to diagnose them, the molecular analyses indicated the existence of three equally divergent clades with evidence of speciation without a clear morphological and vocal differentiation. This study shows the complexities and difficulties inherent to every attempt to delimit taxonomic groups, especially in South America, which is well known for their complex biogeographic and evolutionary scenarios.

INTRODUÇÃO

Os debates em biogeografia Neotropical têm se ocupado principalmente em compreender a influência dos eventos climáticos e processos geológicos sobre a riqueza e composição de espécies dessa região (Rull 2006). Estudos sobre a diversificação dos vertebrados apontam que nas áreas abertas e sazonalmente secas da América do Sul os eventos mais importantes se deram durante o Neogeno e Pleistoceno (Prado *et al.* 2012; Werneck *et al.* 2012, 2015), quando esse tipo de habitat e o clima seco predominavam no continente (Bush & Silman 2004). Embora várias hipóteses já tenham sido levantadas a fim de esclarecer quais condições do passado permitiram a evolução do atual grau de diversificação (Werneck 2011; Oswald & Steadman 2015), o conhecimento a respeito dos processos que originaram a diversidade dessas áreas, tais como o Cerrado, continua bastante limitado (Werneck *et al.* 2012; Prado *et al.* 2012).

A compreensão dos processos e dos eventos biogeográficos a eles associados se torna mais factível a partir dos estudos sobre distribuição e relações filogenéticas entre taxa proximamente relacionados. Essa abordagem filogeográfica é muito útil, por exemplo, ao entendimento de padrões de fluxo gênico, tamanho populacional, especiação entre linhagens, hibridização e fragmentação histórica de distribuição (Avice 2000; Hickerson *et al.* 2010).

O gênero *Melanopareia* Reichenbach, 1853, é o único da família Melanopareidae, a qual está posicionada basalmente à superfamília Thamnophiloidea, irmã de Thamnophilidae e Conopophagidae (Moyle *et al.* 2009; Ohlson *et al.* 2013). É atualmente, composto por cinco espécies de distribuição alopátrica, podendo ser encontradas do oeste do Equador ao noroeste da Argentina e leste do Brasil (Dickinson & Christidis 2014, Lopes & Gonzaga 2016), geralmente associadas à ambientes abertos e secos, sendo consideradas inconspícuas, embora não sejam raras (Ridgely & Tudor 1994). São elas:

1) *M. maximiliani* (d'Orbigny, 1835), com três subespécies reconhecidas: a) *M. m. maximiliani*, distribuída pelo oeste da Bolívia; b) *M. m. argentina* (Hellmayr, 1907), pelo centro e sul da Bolívia e noroeste da Argentina; e c) *M. m. pallida* (Nores & Yzurieta, 1980), pelo sudeste da Bolívia, oeste do Paraguai e norte da Argentina.

2) *M. elegans* (Lesson, 1844), com duas subespécies reconhecidas: a) *M. e. elegans*, distribuída pelo oeste do Equador; e b) *M. e. paucalensis* (Taczanowski, 1884), pelo noroeste do Peru.

3) *M. maranonica* Chapman, 1924, espécie monotípica, pelo extremo sul do Equador e norte do Peru.

4) *M. torquata* (zu Wied-Neuwied, 1831), cuja taxonomia e variação morfológica ainda não se encontra plenamente esclarecida, o que se deve em parte à aparente variação clinal apresentada pela espécie e também às variações morfométricas atípicas encontradas nos espécimes obtidos na área de contato entre o Cerrado e a Amazônia (“Amazonian specimens” de Lopes & Gonzaga 2016) (Figura 1). Esta espécie inclui atualmente duas subespécies: a) *M. t. torquata*, descrita tendo por localidade tipo a divisa entre Bahia e Minas Gerais, e que é tradicionalmente reconhecida como ocorrendo no nordeste do Brasil, nos estados da Bahia e Piauí; e b) *M. t. rufescens* Hellmayr, 1924, que tem por localidade tipo Irisanga, São Paulo, e que é tradicionalmente reconhecida como ocorrendo nos estados de Minas Gerais, São Paulo, Goiás e Mato Grosso.

5) *M. bitorquata* (Lafresnaye & d’Orbigny, 1937), distribuiu-se pelo leste da Bolívia e sudoeste do Mato Grosso (Lopes & Gonzaga 2016). Este táxon, tradicionalmente incluído como subespécie de *M. torquata*, foi apenas recentemente elevado ao status de espécie independente por Lopes & Gonzaga (2016) baseado em caracteres morfológicos.

O complexo *Melanopareia torquata*, aqui definido como incluindo *M. torquata* e *M. bitorquata*, constitui um modelo de interesse ao estudo e compreensão dos padrões de diversificação das savanas Neotropicais, pois apresenta ampla distribuição pelas áreas abertas e sazonalmente secas dessa região (Werneck *et al.* 2012), portanto no centro da diagonal seca que atravessa a América do Sul.

Além da abordagem taxonômica, o estudo de Lopes & Gonzaga (2016) também reavaliou a presença de dimorfismo sexual nas espécies e subespécies do complexo *M. torquata*. Embora inexista dimorfismo sexual morfométrico neste complexo (Kanegae *et al.* 2010; Lopes & Gonzaga 2016), Wied (1831) em sua descrição da espécie ressalta que os machos tem máscara facial e colar no peito em um preto mais intenso que as fêmeas. Além disso, Hellmayr (1908) assinala evidente dicromatismo em pelo menos alguns representantes do complexo, destacando a mancha branca interescapular (MBI), que tende a ser mais desenvolvida nos machos, e o colar nugal rufo, que é geralmente interrompido nas fêmeas e completo nos machos (portanto, contrariando Kanegae *et al.* 2010, que não observaram dimorfismo na coloração da plumagem). Além disso, Lopes & Gonzaga (2016) apresentaram observações próprias sobre o padrão de coloração das penas da borda das asas (PPBA), que são pretas e brancas nos machos e marrom-acinzentadas, com bordas geralmente em tons de creme, nas fêmeas. Entretanto, a extensão do dimorfismo sexual parece variar em *M. torquata*, sendo mais marcada nos exemplares ao sul da sua área de distribuição, chegando a desaparecer por completo nos espécimes obtidos mais ao norte (Lopes & Gonzaga 2016).

Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivos principais: (1) reavaliar com base em caracteres morfológicos, moleculares e vocais, o *status* taxonômico e limites intra e interespecíficos em *M. torquata* e *M. bitorquata*; (2) investigar os padrões geográficos e temporais de diversificação do grupo, avaliando os possíveis processos climáticos, geológicos e biogeográficos associados à sua diversificação; (3) reavaliar a presença de dimorfismo sexual morfométrico e de plumagem no complexo *M. torquata*; e (4) investigar os diferentes tipos de vocalização no complexo.

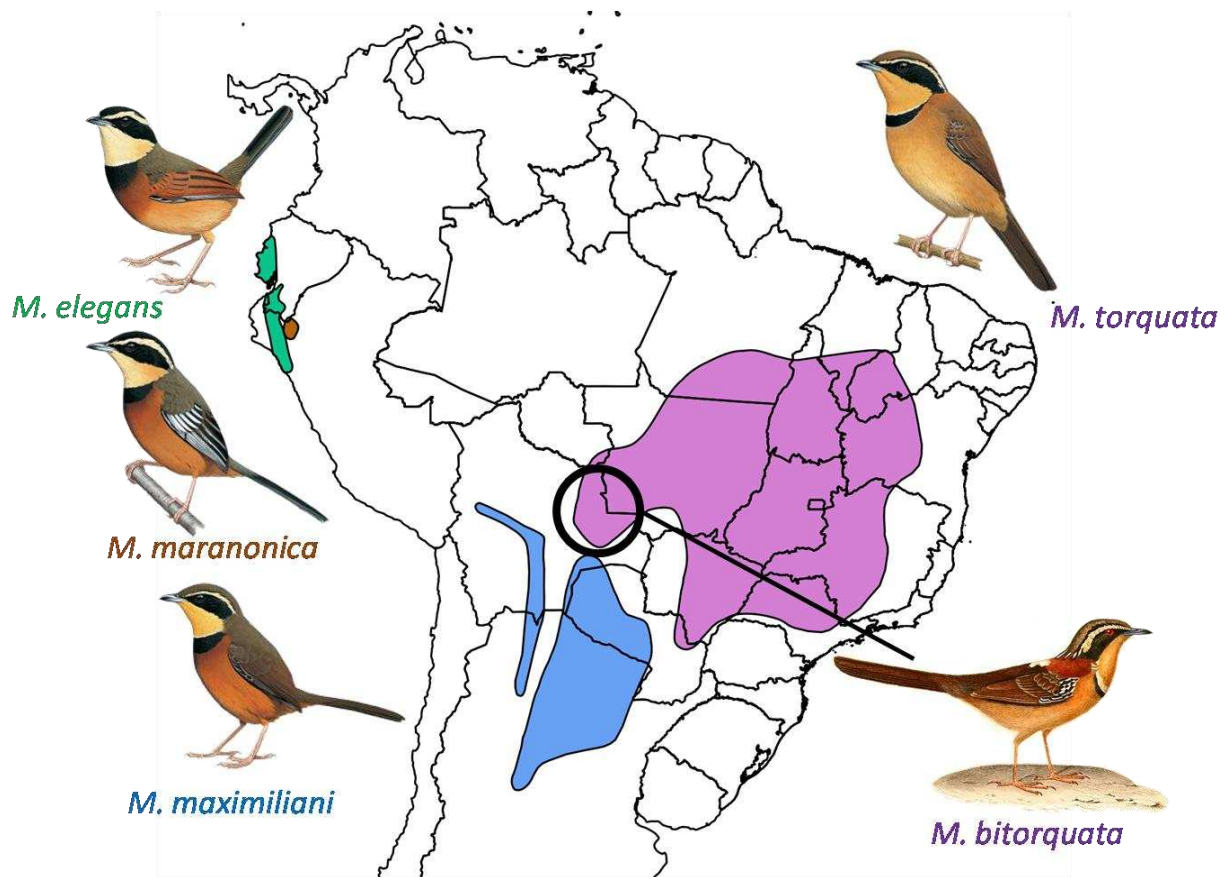


Figura 1. Mapa com a distribuição geográfica das espécies de *Melanopareia*. Distribuição baseada em mapas digitais disponibilizados pela Birdlife International e NatureServe (2015). Ilustrações de Lynx Edicions (Handbook of the birds of the world alive - <http://www.hbw.com>) e d'Orbigny (1835-1847).

MÉTODOS

Coleta de dados em campo

Os trabalhos de campo foram conduzidos entre julho de 2014 e novembro de 2015, em áreas de Cerrado nos estados brasileiros de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, definidas com o objetivo de suprir as lacunas de amostragem verificadas após o

levantamento de espécimes depositados em museus, gravações disponíveis em arquivos sonoros e tecidos em bancos de DNA (ver adiante). O trabalho de campo consistiu na busca ativa pelas espécies do complexo *M. torquata* para registros das vocalizações e localização dos indivíduos para coleta. Os registros acústicos foram feitos em gravador digital portátil Fostex FR-2LE e microfone unidirecional Sennheiser ME 67, documentando, preferencialmente, a vocalização espontânea da espécie. Nas ocasiões em que este tipo de comunicação não ocorreu, foram emitidas, através de equipamento portátil dotado de alto-falante, gravações com vozes da espécie obtidas previamente (*playback*), com o objetivo de obter a resposta e a aproximação dos indivíduos (Bibby *et al.* 1998). Para isso foram utilizadas três gravações principais obtidas nos arquivos sonoros da Wikiaves (WA - <http://www.wikiaves.com.br/>) e Xeno-Canto (XC - <http://www.xeno-canto.org/>), sendo um áudio identificado para cada grupo do complexo *M. torquata* considerando a localidade de registro (WA 42899 - *M. t. torquata*; WA 578211 - *M. t. rufescens*; XC 2367 - *M. bitorquata*) e um áudio com um tipo secundário de vocalização, definido como chamado de alerta (WA 69832). Tão logo os indivíduos eram localizados (visualizados ou ouvidos), eram feitas gravações de cerca de 1 minuto de duração. Em seguida, aproximava-se tanto quanto possível do emissor, com o objetivo de conseguir melhor qualidade de sinal. As gravações digitais foram feitas em formato wav com amostragem de 96 kHz e 24 bits e serão tombadas no Arquivo Sonoro Prof. Elias Coelho da Universidade Federal do Rio de Janeiro. As coletas dos espécimes foram realizadas com carabina de pressão calibre 4,5 mm, com licença emitida pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO), sob o número 46849-1.

Os exemplares coletados foram taxidermizados, etiquetados e tombados no Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte (CCT-UFMG). Durante este processo foram colhidas amostras de tecido do fígado, coração e músculo do peito, a partir das quais foi extraído o DNA utilizado nas análises moleculares. As carcaças dos exemplares taxidermizados foram fixadas em formol a 10% e conservadas em álcool a 70% para futuros estudos morfológicos, e as amostras de tecido foram conservadas em álcool absoluto e também depositadas no Banco de Tecidos e DNA de espécies da fauna brasileira do CCT-UFMG e processados em parceria no Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular (BD-LBEM), Departamento de Biologia Geral da UFMG.

Definição de grupos

A fim de verificar a ocorrência natural de grupos no complexo *M. torquata* sem determinação *a priori*, foram realizadas análises de agrupamentos hierárquicos (Sokal 1966), através de algoritmo de média de pares de grupos não ponderados (UPGMA), utilizando a distância Euclideana, para os dados morfométricos e de vocalização (ver abaixo). Além dessa abordagem, foi utilizada a delimitação de grupos definidos *a priori*, a partir de duas abordagens diferentes.

A primeira abordagem delimita grupos geográfico-morfológicos e segue a hipótese taxonômica de Hellmayr (1924), definindo como área de ocorrência de *M. bitorquata* o extremo oeste do Mato Grosso e Bolívia; *M. t. rufescens* o sul de Minas Gerais, Goiás, Distrito Federal, centro-leste de Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e São Paulo; e *M. t. torquata*, norte de Minas Gerais, Tocantins e todo o nordeste do Brasil. Registros obtidos no noroeste de Mato Grosso e Pará, em áreas de transição entre o Cerrado e Floresta Amazônica, foram considerados em um grupo diferente dos demais, uma vez que os espécimes coletados nestas localidades não foram referidos inequivocamente a nenhuma subespécie por Hellmayr (1924). Essa é a mesma delimitação adotada por Lopes & Gonzaga (2016) quando esses autores testaram a hipótese de Hellmayr em algumas das suas análises taxonômicas.

A outra abordagem foi traçada após obtenção de resultados moleculares preliminares e que resultou na delimitação dos agrupamentos geográfico-genéticos: 1) *M. bitorquata*: Bolívia e extremo oeste do Mato Grosso (grupo 1); 2) *M. t. rufescens*: com dois grupos, sendo um circunscrito ao sul de Minas Gerais e São Paulo (grupo 2), e o outro ao leste do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, centro e sul de Goiás e Distrito Federal (grupo 3) e 3) *M. t. torquata*: com três grupos, sendo um ao norte de Minas Gerais e Bahia (grupo 4), outro em Tocantins, Maranhão, leste do Pará e extremo nordeste do Mato Grosso (grupo 5), e um último com os espécimes “amazônicos”, localizados no Pará e noroeste de Mato Grosso (grupo 6). Uma vez que não existem espécimes ou amostras de DNA disponíveis para o Paraguai, as análises bioacústicas consideraram os áudios obtidos neste país (grupo 7) em separado (Figura 2).

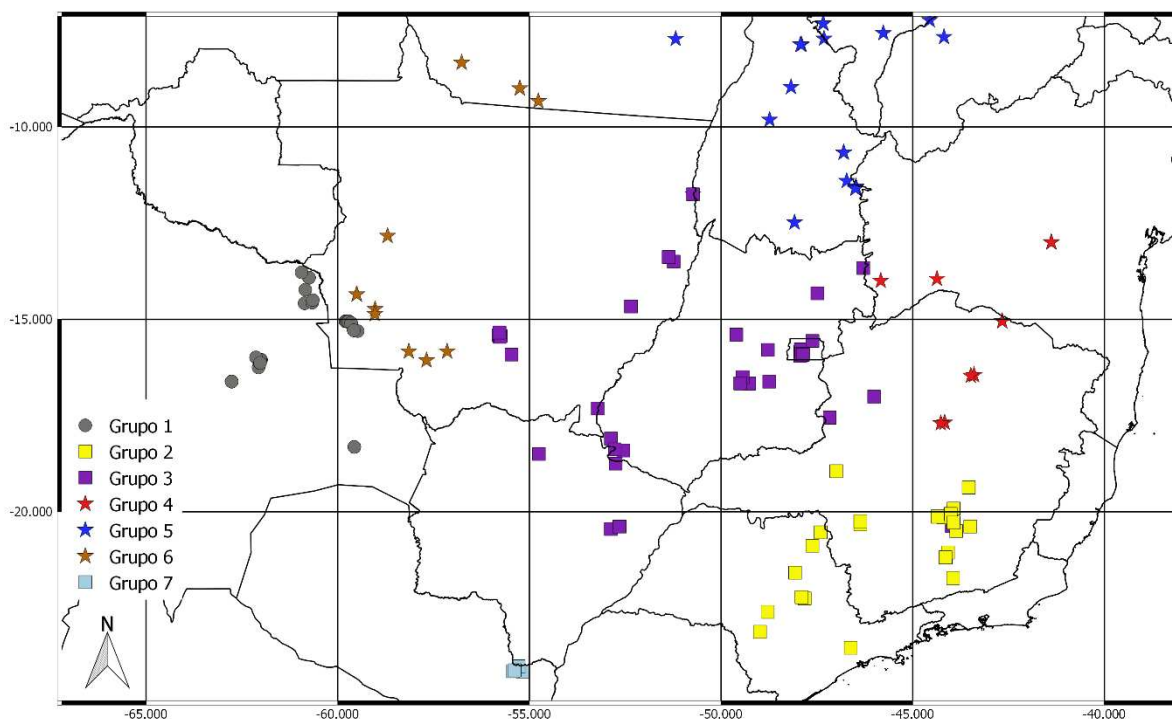


Figura 2. Mapa da distribuição das amostras do complexo *Melanopareia torquata* analisadas neste estudo. Os grupos são representados pelos símbolos e cores: círculo - *M. bitorquata*, em cinza (grupo 1); quadrado - *M. t. rufescens* - do sul de Minas Gerais e São Paulo, em amarelo (grupo 2), do leste do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, centro e sul de Goiás e Distrito Federal, em roxo (grupo 3) e “Paraguaios” em azul claro (grupo 7); estrela - *M. t. torquata* - do norte de Minas Gerais e Bahia, em vermelho (grupo 4); do Tocantins, Maranhão, leste do Pará e extremo nordeste do Mato Grosso, em azul (grupo 5); e “Amazônicos”, localizados no Pará e noroeste de Mato Grosso, em marrom (grupo 6), de acordo com a hipótese geográfico-genética.

Análises morfológicas

Foram analisados 118 espécimes (Apêndice 1) depositados nas seguintes coleções brasileiras e norte-americanas: American Museum of Natural History, Nova York, E.U.A. (AMNH); Academy of Natural Science of Philadelphia, Philadelphia, E.U.A. (ANSP); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, E.U.A. (CM), Coleção Ornitológica Marcelo Bagno da Universidade de Brasília, Brasília (COMB); coleção de aves do CCT-UFMG, Belo Horizonte (DZUFMG); The Field Museum, Chicago, E.U.A. (FMNH); Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, E.U.A. (LSUMNS); Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (MNRJ); Museu de Zoologia da

Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP); e Smithsonian Institution National Museum of Natural History, Washington D.C., E.U.A. (UNMS). As coordenadas geográficas das localidades de coleta dos espécimes foram obtidas, sempre que possível, a partir de anotações das etiquetas dos exemplares, ou a partir de *Gazetteers* especializados (Paynter & Traylor 1991; Paynter 1992).

As mensurações morfométricas (cúlmén total, comprimento da asa fechada, comprimento da cauda, comprimento do tarso, altura e largura de bico) foram realizadas seguindo Eck *et al.* (2011), com uso de paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. Também foram obtidas as medidas de comprimento total e peso, quando disponíveis nas etiquetas dos exemplares. Foi utilizado um catálogo de cores (Munsell 2000) como referência, sendo sempre apresentados os nomes das cores, livremente traduzidos, seguidos da sua notação padrão.

As análises de variação geográfica dos padrões de coloração de plumagem foram feitas por inspeção visual, com a plotagem em mapas do estado observado para cada caráter analisado nos espécimes estudados. Os caracteres analisados foram a continuidade do colar nugal (registrados como completo ou incompleto), a extensão do PPBA (registrado como extenso, intermediário ou discreto), a presença ou ausência da MBI, e a coloração das penas do píleo, dorso, rêmiges, retrizes, máscara facial e ventre (Figura 3).

Neste estudo, o dimorfismo sexual da espécie, inclusive o de tamanho, foi reavaliado em maiores detalhes em relação ao já realizado por outros autores (Kanegae *et al.* 2010, Lopes & Gonzaga 2016), desta vez utilizando de um maior tamanho amostral. Isso porque as medidas morfométricas em aves por vezes variam entre os sexos apenas de maneira discreta (Kushlan 1977; Faria *et al.* 2007; Murphy 2007). Para as medidas morfométricas, inicialmente, os pressupostos das estatísticas paramétricas foram investigados com o teste de Shapiro-Wilk para distribuição normal, e teste de Levene para a homogeneidade de variâncias. Foram utilizadas as transformações logarítmica e *box-cox* para aproximar à distribuição normal. Então, foi feita a comparação das médias entre machos e fêmeas, através do teste t de Student (Sokal & Rohlf 1995), a fim de verificar se há diferenças significativas entre eles.

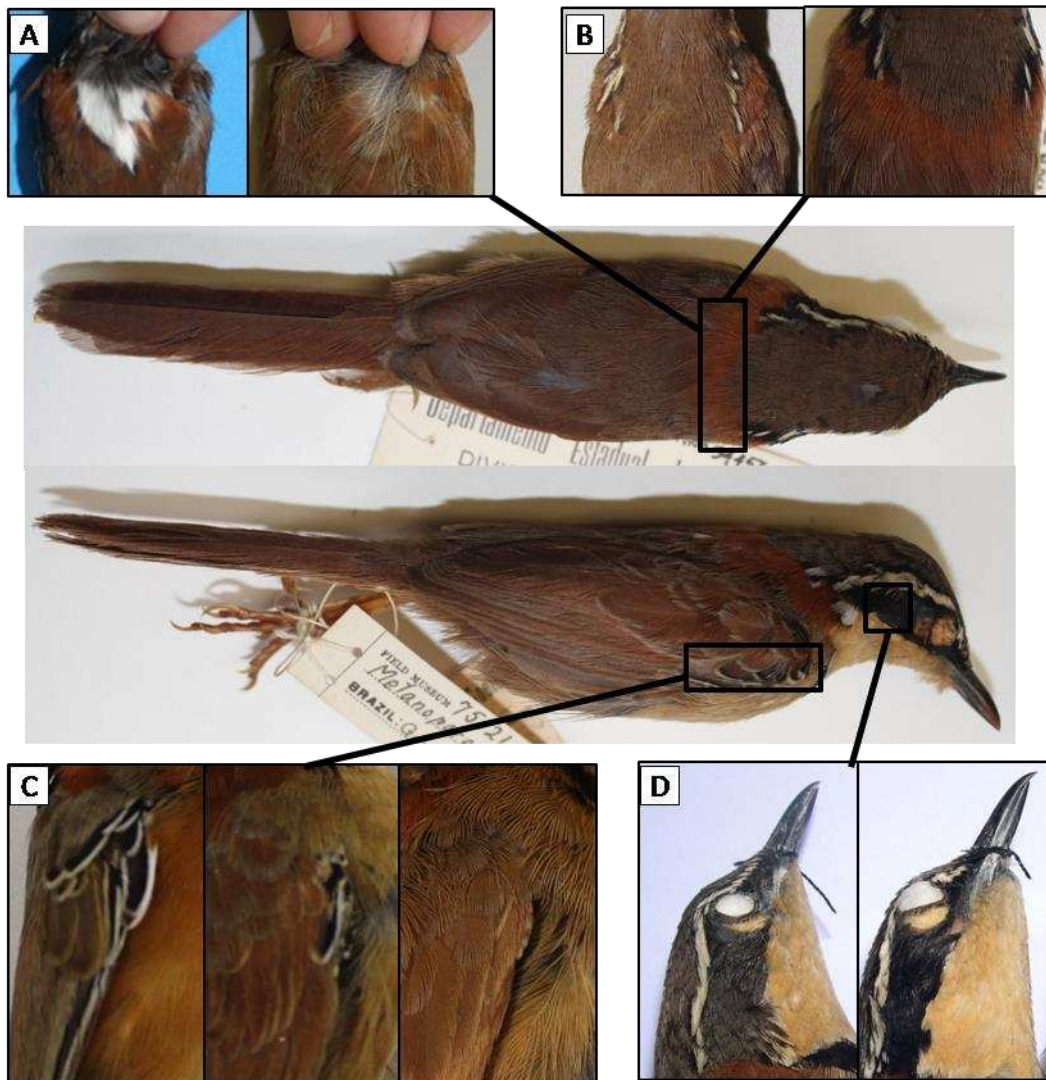


Figura 3. Vista dorsal (FMNH 344562) e lateral (FMNH 75121) de espécime de *Melanopareia torquata*. Em detalhes, os caracteres de plumagem avaliados neste estudo: A - Mancha branca interescapular (MBI): presente (MNRJ 47894) (esquerda) ou ausente (MZUSP 83287) (direita); B - Continuidade do colar nugal: incompleto (MZUSP 16239) (esquerda) ou completo (FMNH 344562) (direita); C - Extensão do padrão de coloração das penas da borda das asas (PPBA): extenso (MZUSP 78064) (esquerda), intermediário (MZUSP 79621) (meio) ou discreto (MZUSP 1253) (direita); e D - Coloração da máscara facial: fuliginosa (COMB 2417) (esquerda) ou preta (COMB 2354) (direita).

Nas comparações entre os taxa/ grupos, cada variável morfométrica foi comparada por análise de variância de um fator (ANOVA) e, quando significativa, a comparação posterior par-a-par foi feita pelo teste de Tukey. Para as variáveis que não atenderam os pressupostos das análises paramétricas (ANOVA e teste t), e não puderam ser normalizados pelas transformações, foi utilizado o teste de Kruskal-Wallis e Mann-Whitney (*post-hoc*) (Sokal &

Rohlf 1995). Posteriormente, as tendências de agrupamento foram avaliadas através de análise de componentes principais (PCA) (Sokal & Rohlf 1995) com o objetivo de reduzir a multidimensionalidade dos conjuntos de variáveis morfológicas em poucos eixos explicativos e independentes, além de permitir a visualização de tendências de agrupamentos sem definição *a priori* dos grupos. Para utilização das variáveis de diferentes grandezas, foi utilizada a matriz de correlação (recomendada por Rising & Somers 1989) como abordagem alternativa à matriz padrão de variância-covariância e que implica na normalização de todas as variáveis, dividindo-as pelos respectivos desvios padrão (Hammer 2014). Os valores ausentes foram computados por imputação iterativa; através da qual, uma PCA inicial, com os valores ausentes substituídos pelas médias, é utilizada para se computar os valores ausentes a partir de regressões, com repetição desse processo até atingir a convergência (Hammer 2014). As variáveis peso e comprimento total foram excluídas da PCA por estarem faltantes em mais de 50% dos indivíduos analisados. Por fim, foi avaliado, através de regressão linear, com cálculo do coeficiente de correlação de Pearson (r) (Sokal & Rohlf 1995), se as variações morfométricas seguem gradientes latitudinais ou longitudinais, com o objetivo de testar a hipótese de Lopes & Gonzaga (2016) de que *M. torquata* apresenta variação clinal no seu tamanho corporal. Todos os testes estatísticos foram conduzidos com o programa livre PAST v.2.17c (Hammer *et al.* 2001), utilizando configurações padrões e considerando nível de significância (α) de 0,05.

Análises vocais

Além das gravações obtidas em campo (gravações identificadas com as iniciais COM), foram também utilizadas gravações disponibilizadas pelos seguintes arquivos sonoros: Macaulay Library of Natural Sounds da Cornell Lab of Ornithology (MLNS, macaulaylibrary.org/), Xeno-Canto (XC, www.xeno-canto.org), Wikiaves (WA, www.wikiaves.com.br), Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard, Campinas, SP (FNJV, www2.ib.unicamp.br/fnjv/) e Arquivo Sonoro Elias Coelho, Rio de Janeiro, RJ (ASEC, www.ceo.org.br/estudos/elias_coelho.htm). Também foram utilizadas gravações cedidas por outros pesquisadores a partir de seus acervos pessoais (veja agradecimentos).

Foram gerados espectrogramas (representações gráficas do sinal sonoro que mostram a intensidade (dB) das frequências sonoras ao longo do tempo) dos arquivos sonoros, através do programa Raven Pro v. 1.5 Beta (Bioacoustics Research Program 2011) com as configurações padrões: função de janela Hann, tamanho de 512 amostras, filtro 3 dB de largura de banda de

244 Hz, tamanho de célula de 2,67 ms x 188 Hz, com sobreposição de 50%, permitindo a seleção visual para mensuração de parâmetros métricos das vocalizações.

Foram reunidos 232 áudios de 195 indivíduos, que foram ouvidos e triados através de critérios de qualidade e tamanho da vocalização registrada, sendo excluídos todos os áudios com níveis de ruído capazes de comprometer as análises e/ou cantos com menos de 15 notas (uma vez que as mensurações foram feitas a partir da décima nota). Essa triagem inicial resultou em um total de 78 áudios de 66 indivíduos (13 de *M. bitorquata* e 53 de *M. torquata*) com qualidade suficiente para a análise (Apêndice 2). Devido à grande variação de equipamentos e configurações de gravação utilizados na obtenção dos áudios (cedidos ou obtidos a partir dos arquivos sonoros), os arquivos foram convertidos com o programa livre Audacity versão 2.1.0 (disponível em <http://web.audacityteam.org/>) para a taxa de amostragem de 48 kHz e 16 bits em formato wav, com o objetivo de uniformizar as amostras. Os áudios foram classificados de acordo com sua estrutura e o contexto de emissão, a fim de selecionar apenas vocalizações homólogas para comparações (Wenzel 1992). Dessa forma, foram definidos três tipos distintos de vocalização: 1 - Chamado de alerta (Kanegae *et al.* 2010); 2 - Chamado curto – assim nomeado neste estudo, por sua estrutura, uma vez que ainda não apresenta descrição na literatura; 3 - Canto (Sick 1997; Gwynne *et al.* 2010).

As mensurações foram feitas no harmônico fundamental (Figura 4) (Bornschein *et al.* 2007, Moscicki *et al.* 2010, Maurício *et al.* 2014), a partir da décima nota, considerando as observações de Bornschein *et al.* (2007) para os representantes do gênero *Scytalopus* e as observações deste estudo que identificaram nos áudios de *Melanopareia* avaliados, que a partir deste ponto são atingidos o ritmo e excitação uniformes na emissão da vocalização. Posteriormente foram calculadas as médias para cada parâmetro mensurado, resultando em um valor médio para cada indivíduo.

Foram medidos parâmetros temporais (duração e primeiro quartil de máxima amplitude sonora) e espectrais (maior e menor frequência e pico de frequência) em cada nota, e a partir deles foram calculados outros parâmetros, tais como número de notas por segundo, número de notas por série (considerando as séries formadas a partir da primeira nota que segue de um intervalo acima de 1,45 segundos), intervalo entre notas (pausas de até 1,45 segundos), intervalo entre séries (pausas maiores que 1,45 segundos) e período (medida entre o início de uma nota e o início da nota seguinte) (Kroodsma, 1984; Isler *et al.* 1988; Bornschein 2007; Maurício *et al.* 2014).

Todos os áudios selecionados foram utilizados para as análises dos grupos, independente deles terem sido obtidos com ou sem *playback*, o que pode representar uma

fonte de vieses. Contudo, isso foi feito, em virtude do pequeno tamanho amostral e da falta de informação expressa a respeito do uso desta técnica em um número considerável de áudios (ausentes em 21,8%).

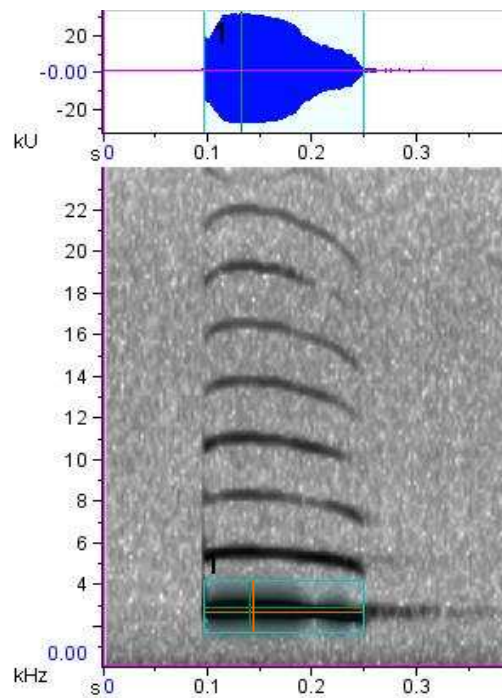


Figura 4. Exemplo de seleção de uma nota (caixa em azul) do canto de *Melanopareia torquata* (ASEC 10585, Vale do Mucugê - BA) a partir do oscilograma (acima), representando a intensidade do som (kU) ao longo do tempo (s), e do espectrograma (abaixo), representando a frequência do som (kHz) ao longo do tempo (s). Linhas verdes correspondem às regiões de pico de energia, enquanto as linhas alaranjadas correspondem aos 1º quartil de tempo (vertical) e frequência (horizontal).

Para cada variável, foram conduzidas comparações entre os grupos, a partir dos parâmetros vocais medidos, por análises de variância de um fator (ANOVA) e teste de Tukey, *a posteriori* para comparações pareadas entre os grupos; ou teste de Kruskal-Wallis e teste Mann-Whitney (*post-hoc*), para os conjuntos de dados que não atenderam as pressuposições para ANOVA; além de análises de PCA e regressão linear seguindo os procedimentos descritos para as variáveis morfométricas.

Análises moleculares

Foram reunidas 80 amostras de tecido a partir dos esforços próprios de campo, banco de sequências de DNA (GenBank) e bancos de tecido: Laboratório de Genética e Evolução Molecular de Aves, São Paulo, São Paulo (LGEMA); Laboratório de Zoologia da Universidade Federal do Piauí, Teresina, Piauí (LZUFPI); Laboratório de Biodiversidade e Evolução Molecular, Belo Horizonte, Minas Gerais (LBEM) e Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, Louisiana, E.U.A. (LSUMNS); além dos tecidos obtidos a partir da podoteca de exemplares de museu. Os indivíduos amostrados são provenientes de 35 localidades do Cerrado.

Para a extração do DNA foi utilizado o protocolo de fenol-clorofórmio-álcool isoamílico (Sambrook *et al.* 1989), com a utilização dos genes mitocondriais: NADH desidrogenase, subunidade 2 (ND2) e citocromo b (Cytb) como marcadores, sendo este último marcador utilizado em um *subset* com apenas oito indivíduos (amostragem das cinco espécies de *Melanopareia* e das duas espécies utilizadas como grupo externo). Foram utilizados os primers específicos para a amplificação do gene ND2: H6313 e L5216 (Sorenson 2003) e do gene Cytb: L14841 (Kocher *et al.* 1989) e H16065 (Lougheed *et al.* 2000) em reações de PCR seguindo o procedimento: 94°C por 2 minutos, 35 ciclos de 94°C por 30 segundos, 52°C por 40 segundos, 72°C por 2 minutos e uma extensão final de 10 minutos a 72°C, para amplificação de ND2 e, para Cytb: 94°C por 2 minutos, 35 ciclos de 94°C por 30 segundos, 50°C por 45 segundos, 72°C por 1 minuto e uma extensão final de 10 minutos a 72°C. As amplificações foram conduzidas em 12,5 µl de solução contendo 0,5 U de Taq Polymerase (Phoneutria®), 1 x *buffer* com 1,5 mM MgCl₂, 200 µM de cada primer, e 2 µl de DNA genômico (~40 ng). Após a amplificação, os produtos da PCR foram submetidos a uma corrida em gel de agarose a 1% ancorados por brometo de etídeo, utilizando um controle negativo (Produto de PCR sem DNA adicionado). Apenas os produtos do PCR cuja corrida no gel resultou em uma banda simples e bem definida seguiram para reação de sequenciamento.

Os produtos da amplificação foram purificados por precipitação em PEG 8000 (20% polietilenoglicol, 2,5 M NaCl) e dissolvidos em água Mili-Q. A reação de sequenciamento foi realizada em volume total de 10 µl, sendo 4 µl do mix de sequenciamento (BigDye Terminator v.1.1/3.1), 10 a 40 ng de Template, 3,2 pmol de cada primer e água deionizada, com a desnaturação a 96°C por 1 minuto, 25 ciclos de 96°C por 10 segundos, 50°C por 5 segundos, 60°C por 4 minutos, posteriormente 4°C estendidos até o término da purificação realizada no sequenciador ABI3130x1 (Applied Biosystems, USA). Os eletroferogramas das

sequências de alta qualidade foram verificadas manualmente com o programa SeqScape v.2.6. Os alinhamentos das sequências de consenso para todos os indivíduos e espécies foram construídos usando o programa Muscle v.3.6 (Edgar 2004) usando as configurações padrões disponíveis no programa MEGA v.6 (Tamura *et al.* 2011). As relações filogenéticas foram estimadas por inferência bayesiana no programa MrBayes v.3.2.1 (Ronquist *et al.* 2011).

Através do programa BEAST v.1.8.2 (Drummond *et al.* 2012) estimou-se o tempo de divergência entre o clados e foram feitas análises comparativas das topologias das árvores filogenéticas obtidas com o MrBayes. Foram utilizadas duas abordagens para datação. Na primeira, foi utilizado o modelo de relógio molecular com aplicação de taxa molecular de 2,0% Myr⁻¹ conforme Weir & Schluter (2008) recomendam para DNA mitocondrial. Na segunda, as datações foram feitas a partir do ponto de calibração externa com Conopophagidae, com o tempo médio de 41,7 Ma e intervalos de confiança de 47,5 - 36 Ma estimado entre Conopophagidae e Melanopareiidae, seguindo os mesmos passos de Ohlson *et al.* (2013).

A distribuição hierárquica da diversidade genética pela Análise de Variância Molecular (AMOVA) (Excoffier *et al.* 1992) foi estimada a partir do programa Arlequin v3.2 (Excoffier *et al.* 1992; 2005), e os programas DnaSP v.5 (Rozas *et al.* 2003) e o Arlequin também foram utilizados para cálculos de diversidade haplotípica (h), número médio de diferenças nucleotídicas (k), diversidade de nucleotídeos (π), número de substituições (S), composição de nucleotídeos, frequência dos haplótipos, testes de neutralidade de Tajima D e Fu, sendo utilizado o modelo de distância de pares (p).

Foi construído um gráfico de rede dos haplótipos pelo algoritmo de *median-joining* (MJ) (Bandelt *et al.* 1999) para inferir as relações filogenética entre haplótipos e sua possível correlação geográfica.

O número de populações e a localização de seus limites geográficos foram estimados a partir do programa GENELAND v.3.1.4 (distribuído através do programa estatístico R), com o modelo espacial correlacionado à frequência de haplótipos e cálculos realizados através do algoritmo da Cadeia de Markov Monte Carlo (MCMC) (Guillot *et al.* 2005 a; b; Guillot *et al.* 2008; Guillot 2008) para definição de *clusters* populacionais de cada um dos clados divergentes encontrados nas reconstruções filogenéticas. Posteriormente, também foram estimados parâmetros populacionais desses *clusters* com os programas Arlequin v.3.2 e DnaSP v.5.

RESULTADOS

Trabalhos de campo

Os esforços conjuntos do grupo de pesquisa envolvido na elaboração dessa dissertação resultaram na coleta de 35 exemplares (29,7 % do total de espécimes e 43,8% dos tecidos analisados) em quatro estados brasileiros (Tabela 1), bem como na obtenção de 23 áudios (29,5% do total analisado).

Tabela 1. Localidades onde foram realizados trabalhos de campo para registro de vocalização e coleta de exemplares do complexo *Melanopareia torquata*.

| ID | Localidade | UF |
|----|---|----|
| 1 | Park Way, Brasília | DF |
| 2 | Entorno do Parque Nacional das Emas, Chapadão do Céu | GO |
| 3 | Rio Verde | GO |
| 4 | Conceição do Ibitipoca, Lima Duarte | MG |
| 5 | Entorno do Parque Nacional da Serra da Canastra, Sacramento | MG |
| 6 | São João del-Rei | MG |
| 7 | Serra do Cipó | MG |
| 8 | Pequi | MG |
| 9 | Entorno da Reserva Municipal do Pombo, Águas Claras | MS |
| 10 | Campo Grande | MS |
| 11 | Chapada dos Guimarães | MT |
| 12 | Chapada dos Parecis, Nova Lacerda | MT |
| 13 | Chapada dos Parecis, Pontes e Lacerda | MT |
| 14 | Serra das Araras, Mirassol D'Oeste | MT |
| 15 | Vila Bela da Santíssima Trindade | MT |

Definição de grupos

As análises de agrupamentos hierárquicos para verificação de grupos naturais resultaram em dendrogramas (Figuras 5 e 6) que não apresentaram delimitações claras (*e.g.* dispendo em braços distantes amostras de áudios de um mesmo indivíduo) e, por isso, a delimitação de grupos em *M. torquata* foi feita a partir das duas abordagens distintas que consideraram agrupamentos *a priori*.

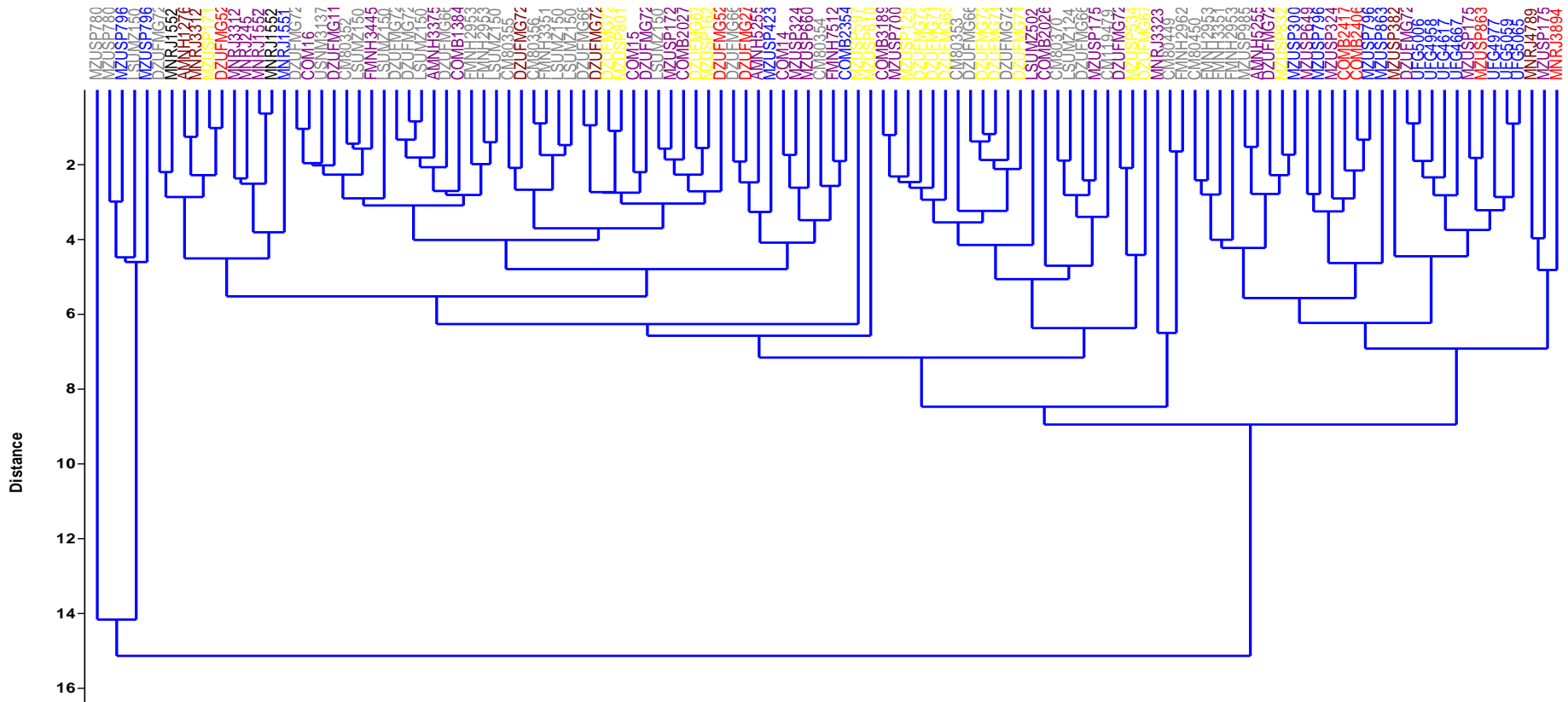


Figura 5. Dendrograma resultante da análise de agrupamentos através de algoritmo de média de pares de grupos não ponderados (UPGMA), utilizando a distância Euclideana, para os dados morfométricos (comprimento da asa, cauda, tarso, cúlmen total, altura do bico, largura do bico, comprimento total e peso). Os números correspondem ao número de identificação do espécime, com as cores identificando os grupos: *M. bitorquata*, em cinza (grupo 1); *M. t. rufescens* - sul de Minas Gerais e São Paulo, em amarelo (grupo 2); leste do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, centro e sul de Goiás e Distrito Federal, em roxo (grupo 3) e *M. t. torquata* - norte de Minas Gerais e Bahia, em vermelho (grupo 4); Tocantins, Maranhão, leste do Pará e extremo nordeste do Mato Grosso, em azul (grupo 5); e “amazônicos”, em marrom (grupo 6).

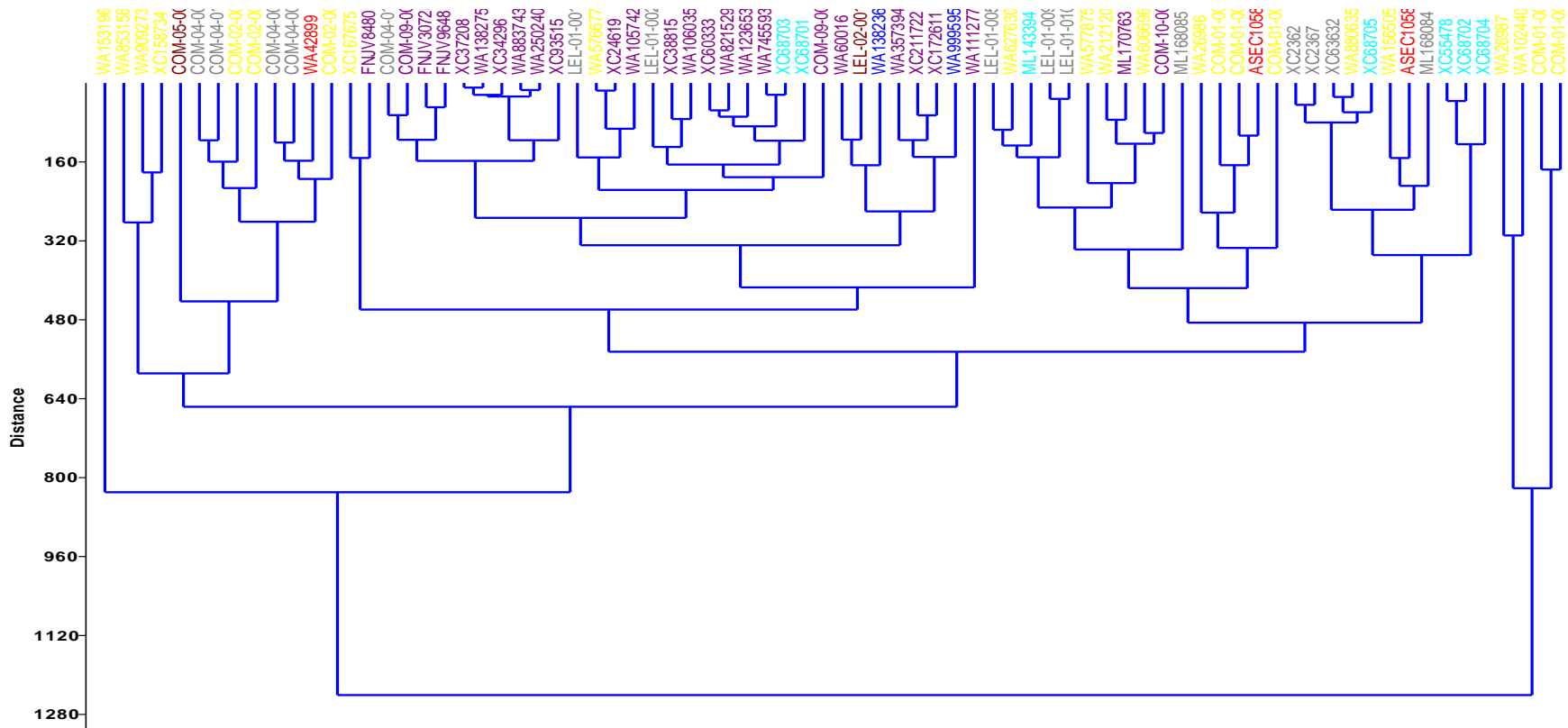


Figura 6. Dendrograma resultante da análise de agrupamentos através de algoritmo de média de pares de grupos não ponderados (UPGMA), utilizando a distância Euclideana, para os dados de vocalização (duração de notas, intervalo entre notas, intervalo entre séries, período, primeiro quartil de tempo, pico de frequência, menor frequência e maior frequência). Os códigos correspondem à identificação do áudio, com as cores identificando os grupos: *M. bitorquata*, em cinza (grupo 1); *M. t. rufescens* - sul de Minas Gerais e São Paulo, em amarelo (grupo 2); leste do Mato Grosso, centro e sul de Goiás e Distrito Federal, em roxo (grupo 3) e *M. t. torquata* - norte de Minas Gerais e Bahia, em vermelho (grupo 4); Tocantins, Maranhão, leste do Pará e extremo nordeste do Mato Grosso, em azul (grupo 5); “amazônicos”, em marrom (grupo 6) e; “paraguaios”, em azul claro (grupo 7).

Análises morfológicas

Plumagem

O estudo da plumagem falhou em encontrar qualquer dicromatismo sexual observável em *M. bitorquata*. Entretanto, algumas diferenças cromáticas evidentes puderam ser verificadas entre os sexos de alguns dos grupos de *M. torquata*.

No grupo geográfico-morfológico, o dicromatismo no PPBA e na MBI, foi verificado apenas no grupo de *M. t. rufescens*, com algumas raras exceções nos espécimes provenientes do Brasil Central. O PPBA foi útil para a diagnose das fêmeas desse grupo (100% das fêmeas com borda da asa marrom e creme, $n = 13$), já para os machos a diagnose não foi tão clara, pois um número considerável de machos (36,7%, $n = 30$) não se enquadraram no padrão branco e preto relatado por Lopes & Gonzaga (2016). No entanto, ao considerar os grupos geográfico-genéticos, encontramos para o grupo 2 (*M. t. rufescens* do sul de MG e SP), diagnose considerável também para os machos (81,8%, $n = 11$). A MBI foi útil na sexagem dos espécimes, estando presente em 86,2% dos machos ($n=29$) e ausente em 76,9% das fêmeas ($n = 13$). A integridade do colar nugal não foi eficiente na diagnose dos sexos, estando completo em 83,3% dos machos ($n = 24$) e em 72,7% das fêmeas ($n = 11$) (Tabela 2).

Nos grupos geográfico-morfológicos de *M. t. torquata*, o colar nugal é completo em machos e fêmeas em 100% ($n = 17$) dos indivíduos avaliados. Da mesma forma ambos os sexos apresentam o PPBA preto e branco, com exceção de um único indivíduo ($n = 13$) cujas bordas das asas não apresentam padrão contrastante, tendo sido indicado como macho, na etiqueta, embora a coloração da máscara facial indique se tratar de uma fêmea (ver abaixo). Há variações na manifestação da MBI que está presente em 75% ($n = 12$) dos machos e em 50% ($n = 4$) das fêmeas.

Os indivíduos “amazônicos” apresentam colar nugal completo, MBI presente e PPBA preto e branco em todos os indivíduos. Portanto, nenhum dos caracteres isoladamente foi 100% eficaz na sexagem dos indivíduos de nenhum dos grupos delimitados neste estudo.

O presente estudo identificou que a coloração das penas da máscara facial de *M. torquata* é uma característica sexualmente dimórfica, sendo esta completamente negra nos machos (2.5YR 2,5/1), enquanto que nas fêmeas ela se apresenta ligeiramente mais desbotada e fuliginosa, apresentando tons enegrecidos (10YR 2/1), acinzentados (2.5Y 3/2; 5YR 3/1, 10YR 3/2; 10YR 3/3), marrons (5YR 3/2; 7.5YR 2.5/3; 7.5YR 3/3; 7.5YR 3/4) ou mesmo marrom-amarelados (10YR 3/6). Esse padrão não é aplicável à *M. bitorquata*, onde ambos os sexos apresentam a máscara facial totalmente negra.

Grande variação de plumagem, tanto geográfica quanto individual, foi encontrada,

com tonalidades intermediárias para os caracteres, comprometendo uma delimitação de grupos tendo como base o conjunto de caracteres analisados. Para cada caráter estudado foram encontrados de dois a quatro estados (ver detalhamento abaixo), os quais apresentaram distribuições geográficas distintas, quando analisados individualmente (Figura 7).

- Padrão de coloração das penas da borda das asas:

Estado de caráter 01: Extenso, com manchas pretas e brancas se estendendo desde as coberteiras marginais da asa até a borda das coberteiras das rêmiges primárias.

Estado de caráter 02: Intermediário, com manchas pretas restritas, no máximo, até as penas da álula.

Estado de caráter 03: Discreto, coloração geral amarronzada, com ou sem manchas creme.

- Coloração de píleo, rêmiges e retrizes:

Estado de caráter 01 (tons oliváceos): Marrom-acinzentado-muito-escuro (2.5Y 3/2) ou marrom-oliva-escuro (2.5Y 3/3).

Estado de caráter 02 (tons amarronzados): Marrom-escuro (10YR 3/3, 7.5YR 3/3 e 7.5YR 3/4); marrom-muito-escuro (7.5YR 2.5/2 e 7.5YR 2.5/3) e marrom (7.5YR 4/2).

Estado de caráter 03 (tons acanelados): Vermelho-amarelado (5YR 4/6); marrom-escuro-avermelhado (5YR 3/2, 5YR 3/3 e 5YR 3/4); marrom (7.5YR 4/3 e 7.5YR 4/4); marrom-forte (7.5YR 4/6); e marrom-escuro-amarelado (10YR 3/4 e 10YR 3/6).

Estado de caráter 04 (tons acinzentados): Cinza-escuro (7.5YR 4/1); cinza-muito-escuro (10YR 3/1); marrom-muito-escuro-acinzentado (10YR 3/2) e marrom-escuro-acinzentado (10YR 4/2 e 2.5Y 4/2).

Tabela 2. Padrões de coloração de plumagem no complexo *Melanopareia torquata* obtidos através da análise de plumagem de indivíduos adultos, na abordagem geográfico-morfológica. Números entre parênteses correspondem ao número de exemplares avaliados em cada grupo. Cada estado de caráter é indicado na tabela conforme as seguintes notações: Colar nugal: 0 - completo, 1 - incompleto; mancha branca interescapular (MBI): 0 – ausente, 1 - presente; padrão de coloração das penas da borda das asas (PPBA): 0 - discreto, 1 - intermediário, 2 - extenso; Coloração de píleo, rêmiges e retrizes: 1 - Cinza muito escuro (10YR 4/2); 2 - Cinza escuro (7.5YR 4/1); 3 - Marrom (7.5YR 4/2, 4/3 e 4/4); 4 - Marrom acinzentado muito escuro (2.5Y 3/2); 5 - Marrom escuro (7.5YR 3/3 e 3/4, 10YR 3/3); 6 - Marrom escuro acinzentado (2.5Y 4/2, 10YR 4/2); 7 - Marrom escuro avermelhado (5YR 3/2, 3/3 e 3/4); 8 - Marrom escuro amarelado (10YR 3/4 e 3/6); 9 - Marrom forte (7.5YR 4/6); 10 - Marrom muito escuro (7.5 YR 2.5/2 e 2.5/3); 11 - Marrom muito escuro acinzentado (10YR 3/2); 12 - Marrom oliva escuro (2.5Y 3/3); 13 - Vermelho amarelado (5YR 4/6). A tabela indica o número de exemplares identificados para cada padrão encontrado. Espécimes não sexados, ou cuja condição da pele não permitiu a avaliação segura da variável (por problemas na preparação ou falta de penas na região avaliada), não foram incluídos na avaliação da variável comprometida.

| Grupo | Sexo | Caracter | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|------|-------------|----|-----|----|------|----|----|--------------------|----|----|---|---|---|----|----|-----------------------|---|---|----|----|---|---|---|------------------------|----|----|----|---|---|---|----|----|----|
| | | Colar nugal | | MBI | | PPBA | | | Coloração do Píleo | | | | | | | | Coloração das Rêmiges | | | | | | | | Coloração das Retrizes | | | | | | | | | |
| Estado de caráter | | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 10 | 11 | 12 | 2 | 3 | 4 | 5 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 3 | 5 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 13 |
| <i>M. bitorquata</i> (38) | F | 5 | 5 | 0 | 10 | 2 | 3 | 5 | | 10 | | | | | | | | | | 7 | | | | 1 | 2 | | 10 | | | | | | | |
| | M | 10 | 16 | 0 | 26 | 0 | 0 | 28 | | 21 | | 1 | | | | | 4 | | 2 | 1 | 19 | | | | 2 | | | 22 | | 2 | | | | 2 |
| <i>M. t. rufescens</i> (43) | F | 3 | 8 | 10 | 3 | 13 | 0 | 0 | | 1 | 3 | | 3 | | 2 | | 1 | | | 8 | 1 | 1 | | | | 1 | 7 | 1 | | | 1 | | | |
| | M | 4 | 20 | 4 | 25 | 11 | 18 | 1 | | 5 | 11 | | 3 | 3 | 4 | 1 | | | | 15 | 3 | 1 | | 8 | | | 14 | 4 | 3 | | 6 | | | |
| <i>M. t. torquata</i> (21) | F | 0 | 4 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | | | | 5 | | | | | | | | 3 | | | 1 | | | | 2 | | | 1 | | | 1 | |
| | M | 0 | 13 | 3 | 9 | 1 | 12 | 0 | 1 | | | 4 | | | | 2 | | | 1 | | 7 | 1 | | 1 | | | 6 | 1 | | 1 | | | 2 | |
| “Amazônica” (6) | F | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | | | | | 1 | | 1 | | | | | 1 | | 1 | | | | | | | 1 | | 1 | | | |
| | M | 1 | 3 | 0 | 4 | 0 | 3 | 1 | | | 1 | | | | | 1 | 2 | 1 | | | 2 | | | | 1 | | | 2 | 1 | | | 1 | | |

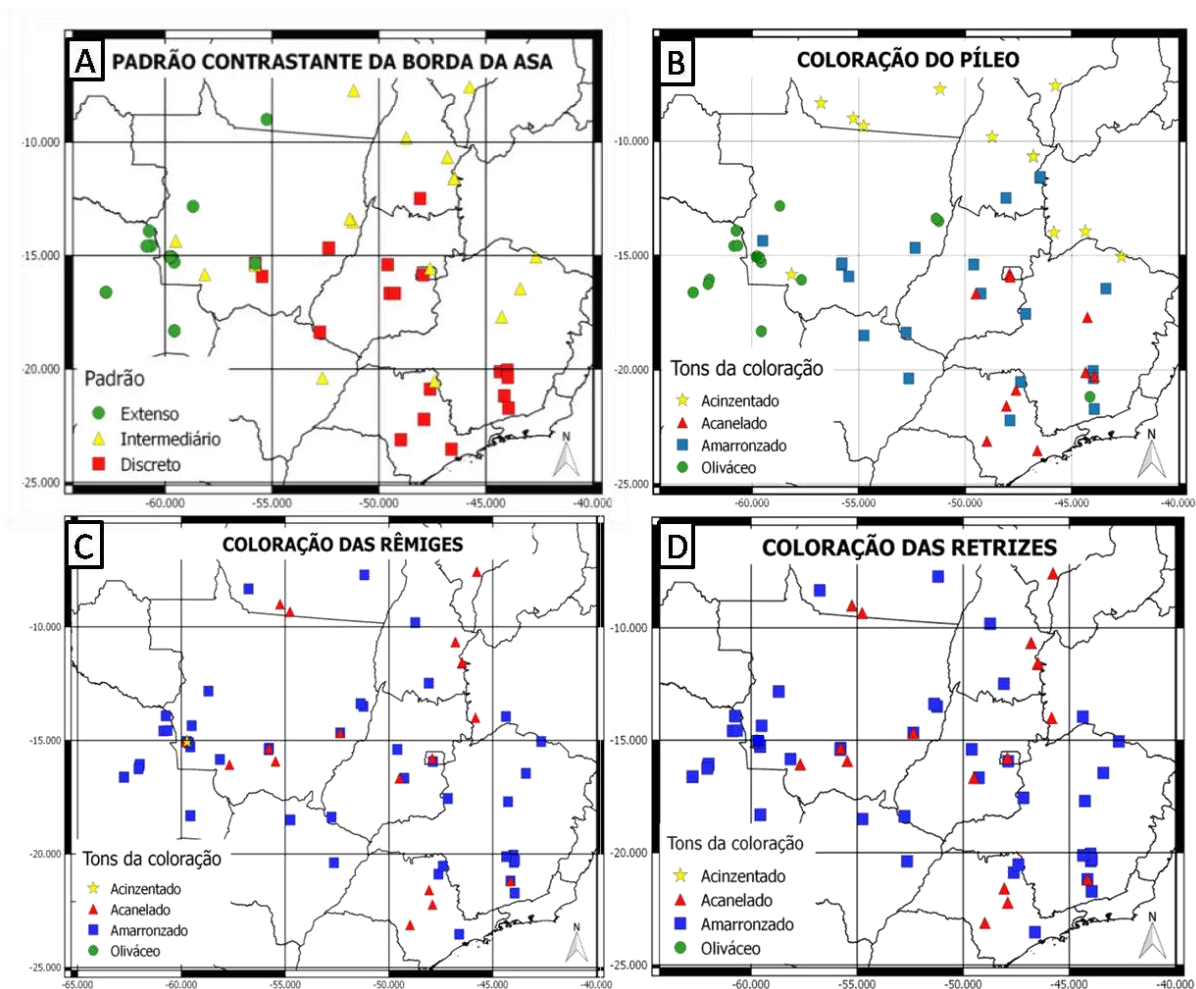


Figura 7. Mapas de distribuição de espécimes machos do complexo *Melanopareia torquata* de acordo com os diferentes estados dos quatro caracteres de coloração de plumagem analisados. (A) Padrão de coloração das penas da borda das asas. (B) Coloração do píleo. (C) Coloração das rêmiges. (D) Coloração das retrizes.

A variação geográfica de coloração nas fêmeas não foi objeto de estudo detalhado, pois estas representaram uma parcela muito pequena (25%) dos exemplares disponíveis.

Além dos caracteres apresentados, foi avaliada a coloração do ventre, que, apesar de ser um caracter diagnóstico de *M. bitorquata*, é um parâmetro extremamente variável em *M. torquata* com variações individuais e nenhum padrão identificado capaz de diferenciar os grupos. Nos grupos geográfico-morfológicos, observou-se em *M. t. torquata* coloração que vai do amarelo (10YR 7/6), amarelo-amarronzado (10YR 6/6) ao marrom-amarelado (10YR 5/6). Em *M. t. rufescens* foram encontradas além de todas as colorações identificadas em *M. t. torquata*, também outras que vão do amarelo (10YR 5/8) ao marrom (10YR4/3) e marrom-

amarelado (10YR 5/8); alguns indivíduos apresentam coloração marrom-avermelhada (7.5YR 5/8).

Quando avaliados em conjunto não foi observada congruência entre os padrões geográficos de variação nos caracteres de coloração de plumagem e a distribuição dos grupos conforme a hipótese geográfico-morfológica e a hipótese geográfico-genética. Apesar disso, verificou-se a ocorrência de alguns padrões na distribuição do estado de dois dos caracteres tomados isoladamente: PPBA (Figura 7A) e coloração do píleo (Figura 7B). Para o primeiro, identifica-se um grupo no extremo oeste do Mato Grosso, Bolívia, noroeste do Mato Grosso e Pará, com padrão extenso; outro grupo em Tocantins, Maranhão, sudeste do Pará e norte de Minas Gerais, com padrão intermediário e um terceiro grupo ao longo da porção centro sul do Mato Grosso, Goiás, sul de Minas Gerais e São Paulo apresentando o padrão discreto. Para o segundo estado de caráter avaliado, observa-se um grupo com píleo em tons oliváceos, distribuídos pela Bolívia e oeste do Mato Grosso; um grupo com píleo em tons acinzentados pelo sul e sudeste do Pará, norte do Tocantins e Maranhão; outro grupo com píleo em tons avermelhados no Distrito Federal, São Paulo e norte de Minas Gerais; e um grupo em tons amarronzados amplamente distribuídos pelo sul de Mato Grosso, sul de Tocantins, Goiás e sul de Minas Gerais. A coloração das rêmiges se manifesta na tonalidade amarronzada por quase toda a distribuição dos taxa, embora haja alguns extremos pontuais em Tocantins, Distrito Federal e sul do Mato Grosso. O mesmo acontece com as retrizes, que são em geral, amarronzadas, apresentando coloração avermelhada em Tocantins, Maranhão, sul do Pará, sul do Mato Grosso e sul de São Paulo. Mesmo para os caracteres que apresentaram pouca sobreposição, há manifestação de até dois estados de caráter em regiões geográficas próximas, ou até em uma mesma localidade como ocorre com o PPBA dos espécimes obtidos na Chapada dos Guimarães - MT e Brasília - DF.

Através da análise de plumagem em *M. torquata*, pôde-se delimitar um grupo relativamente homogêneo que compreende os espécimes do Tocantins e Maranhão, condizente com a delimitação a partir dos resultados moleculares, para os quais se verificou a presença do PPBA intermediário em machos e fêmeas. Todos os indivíduos analisados apresentavam escamação no dorso, e rêmiges e retrizes nas cores marrom-escuro-avermelhado (5YR 4/6), marrom-escuro (7.5YR 3/4) ou marrom-forte (7.5YR 4/6). O píleo é normalmente marrom-escuro-acinzentado (2.5Y 4/2 ou 10YR 4/2), com alguns indivíduos (COMB 2406 ♂, MZUSP 79620 ♂ e MZUSP 79618 ♀) apresentando algumas penas rufas na base e acinzentadas nas extremidades. Alguns indivíduos apresentam o vexilo interno das retrizes ligeiramente mais escuros (7.5YR 4/2) em relação ao vexilo externo (e.g. COMB

2406 ♂, MZUSP 86383 e quatro exemplares depositados no MZUSP e ainda não tombados, com os números de coleta UFG 4958 ♂, 4977 ♀, 5059 ♀, 5065 ♂).

Os poucos indivíduos coletados no norte de Minas Gerais (n = 3) e na Bahia (n = 2) são muito variáveis, não seguindo um padrão uniforme, pois alguns (40%) apresentam o dorso escamado (*e.g.* DZUFMG2779 ♂, 5282 ♂), enquanto que outros (60%) o apresentam desprovido de escamações (*e.g.* DZUFMG 5253 ♂). O píleo é marrom-escuro (7.5YR 3/4) ou marrom-escuro-avermelhado (5YR 3/2) em alguns (*e.g.* DZUFMG2779 ♂, 5253 ♂) e marrom-escuro-acinzentado (2.5Y 4/2) em outros (DZUFMG 5282 ♂ e MZUSP 83287♀). O MBI é ausente ou muito pequeno (DZUFMG 5253 ♂). O PPBA, quando presente, é intermediário (restrito à região das coberteiras da quilha da álula). As rémiges são marrons em tons mais acinzentados e as retrizes são marrom-escuras (7.5YR 3/4), exceto em DZUFMG 5282 ♂, cujas rémiges e retrizes são marrom-forte (7.5YR 4/6), ainda mais acaneladas que a dos indivíduos do Maranhão e Tocantins.

No grupo de indivíduos do centro-sul de MG e SP (n = 15), verificou-se que as peles da região mais ao sul, coletadas entre os anos de 1900 a 1965, apresentavam pigmentação excessivamente avermelhadas quando comparadas às dos espécimes da porção mais norte da distribuição deste grupo, e mesmo em relação ao espécime recém coletado em Itirapina (MZUSP 81049 ♂), que é atípico. Este indivíduo apresenta plumagem do píleo e dorso marrom-escuro-acinzentado (10YR 4/2), mais semelhante ao grupo MA e TO, exceto pela ausência de escamação no dorso. As rémiges são marrom-escuras (10YR 3/3), as retrizes são marrom-escura-amareladas (10YR 3/6) e a MBI está presente, ainda que pequena e dispersa. O PPBA segue conforme observado no grupo anterior (norte de MG e BA). Nos demais espécimes, entretanto, observa-se MBI mais extensa, com muitas penas brancas (exceto em MZUSP 8018 ♂ e MZUSP 1253♀ e 16239♀). O dimorfismo do colar (completo nos machos e interrompido nas fêmeas) e do PPBA, embora não seja aplicável à subespécie como um todo, tal qual delimitada pela hipótese geográfico-morfológica, é aplicável a este grupo, que corresponde à delimitação geográfico-genética.

Entre os indivíduos do Brasil Central, agrupados pela hipótese geográfico-genética (leste do MT, sul de GO, MS e DF), há semelhanças entre os indivíduos do sudoeste de GO e os espécimes do centro-sul de MG (*e.g.* DZUFMG 7172♂), divergindo apenas no tom mais escuro no marrom das retrizes (7.5YR 2.5/3) deste grupo. Este grupo apresenta colar nugal completo e a MBI é quase ausente, com poucas penas brancas. A borda das asas é preta, mas apenas na região do primeiro dígito. Mesmo dentro deste grupo há grande variação nos padrões de plumagem (*e.g.* o indivíduo de Coxim - MS assemelha-se mais com os espécimes

do leste do MT e menos com o de Água Clara - MS), com alguns indivíduos apresentando escamação no dorso, contudo, píleo marrom-escuro (10YR 3/3), diferente do grupo MA/TO, a cauda e asas também são marrom-escuras (7.5YR 3/4 e 10YR 3/3, respectivamente). A MBI é pequena, presente em poucas penas, em alguns indivíduos, porém extensa em outros (COM-14♂ e COM-15♂). Os espécimes do grupo do Brasil central distribuídos mais ao norte, especialmente os da bacia do Rio Araguaia (MZUSP 17569♀, 17570 ♂ e 17571 ♂), se assemelham muito com os do grupo MA/TO, exceto pelas retrizes e rêmiges mais escuras (7.5YR 3/4). Na fêmea MZUSP 17569 o colar nugal é completo e o MBI é ausente. As bordas das asas apresentam poucas penas pretas, predominando as cores marrom e creme. A grande variação de plumagem do grupo é evidenciada pela comparação de dois espécimes machos coletados no Rio das Mortes (MZUSP 32434 ♂, 32436 ♂), e que apresentam plumagem bem distinta, sendo observadas caudas e asas marrom-escuro-avermelhadas (5YR 3/4) no primeiro, e marrom-escuras (7.5YR 3/4) no segundo, que também apresenta dorso escamado.

O grupo “amazônico” também apresenta grande variação individual de plumagem. O macho DZUFMG 7207 apresenta MBI semelhante ao encontrado em *M. bitorquata* (com pigmentação branca desde a base das penas e estendendo-se aos dois vexilos), diferente do normalmente observado em *M. torquata*, no qual o padrão branco inicia-se na metade das penas, que tem a base cinza e concentra-se apenas no vexilo interno (e.g. DZUFMG 7208 ♂). Os espécimes do PA apresentam sutil escamação no dorso e píleo marrom-escuro-acinzentado (10YR 3/2), lembrando os indivíduos do MA/TO, embora possuam as retrizes marrom-escuras (7.5YR 3/4). Machos e fêmeas apresentam colar nugal completo e MBI restrita a poucas penas, como encontrado em *M. torquata*.

Portanto, embora seja possível identificar padrões geográficos gerais na variação da coloração da plumagem, definir os seus limites de distribuição é uma tarefa complexa e que encontra obstáculos na baixa amostragem disponível e nas áreas de lacunas de coleta.

Morfometria

Com raras exceções, não foram detectadas diferenças significativas de tamanho entre os sexos dos representantes de *Melanopareia* estudados. Dentre as variáveis medidas, apenas o comprimento do tarso e cúlmen total de *M. t. rufescens* apresentaram diferenças significativas, com machos apresentando menor comprimento de tarso ($t = 2,4226$; $p = 0,02$) e maior cúlmen total ($t = -2,1552$; $p = 0,04$) que as fêmeas (Tabela 3).

Diferenças significativas de tamanho foram encontrados entre alguns dos taxa analisados segundo os grupos determinados pela hipótese geográfico-morfológica.

Melanopareia t. torquata apresentou maior comprimento total e de cauda em relação aos outros dois taxa avaliados. *Melanopareia bitorquata* apresentou maior cúlmen total e peso em relação aos demais taxa. Este táxon também apresentou maior comprimento de tarso em relação ao grupo “Amazônico”. Quando comparados separadamente, os machos de *M. bitorquata* apresentam maior tarso em relação à *M. t. rufescens* e as fêmeas de *M. t. torquata* menor tarso em relação ao grupo “Amazônico”. O grupo “Amazônico” apresentou menor largura de bico, na comparação entre machos. Medidas de asa e altura de bico não foram eficientes na distinção de nenhum dos grupos (Tabelas 3 e 4). O dimorfismo morfométrico não foi testado para a segunda abordagem taxonômica devido ao reduzido número de representantes de ambos os sexos em alguns grupos.

A PCA a partir das variáveis morfométricas (asa, cauda, tarso, cúlmen total, altura do bico e largura do bico) dos espécimes do complexo *M. torquata*, gerou dois eixos principais que juntos explicam 51,5% da variação dos dados (PC1: $e = 1,74$; 29,0%; PC2: $e = 1,35$; 22,5%). A dispersão dos indivíduos pelos componentes 1 e 2 mostra grande sobreposição entre a maioria dos grupos, em ambas as abordagens (Figuras 8 e 9).

O PC1 teve maior correlação positiva com as medidas de cúlmen total (0,801) e tarso (0,723), enquanto que o PC2 teve maior correlação positiva com as medidas de asa (0,665) e altura do bico (0,642) (Tabela 5).

Tabela 3. Medidas morfométricas de machos e fêmeas dos grupos do complexo *Melanopareia torquata* delimitados de acordo com a hipótese geográfico-morfológica; valores de média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de exemplares examinados (n) são apresentados. Medidas lineares expressas em milímetros e peso em gramas. Médias seguidas de mesma letra, nas linhas não diferem entre si pelo Teste de Tukey. O asterisco indica que machos e fêmeas de uma mesma subespécie apresentaram diferenças significativas pelo teste t. ($p < 0,05$).

| Caracteres | Sexo | <i>M. bitorquata</i> | | | | | <i>M. t. torquata</i> | | | | | <i>M. t. rufescens</i> | | | | | “Amazônicas” | | | | |
|-------------------|------|----------------------|------|----|------|------|-----------------------|------|----|------|------|------------------------|------|----|------|------|----------------|------|---|------|------|
| | | Média | DP | n | Min. | Max. | Média | DP | n | Min. | Max. | Média | DP | n | Min. | Max. | Média | DP | n | Min. | Max. |
| Asa | ♂ | 54,4 | 2,90 | 26 | 51,0 | 65,5 | 52,2 | 1,74 | 14 | 49,5 | 55,0 | 52,9 | 1,84 | 32 | 49,5 | 57,0 | 52,5 | 1,47 | 4 | 51,0 | 54,5 |
| | ♀ | 53,8 | 1,15 | 11 | 52,0 | 55,5 | 53,0 | 2,34 | 5 | 49,9 | 55,0 | 53,0 | 2,77 | 14 | 49,4 | 59,0 | 52,3 | 2,47 | 2 | 50,5 | 54,0 |
| Cauda | ♂ | 63,6 AB | 4,41 | 25 | 57,5 | 77,5 | 68,1 B | 3,75 | 14 | 62,5 | 75,5 | 62,2 A | 4,25 | 30 | 53,5 | 72,0 | 63,5 AB | 3,12 | 3 | 61,0 | 67,0 |
| | ♀ | 62,9 A | 2,43 | 11 | 58,5 | 66,5 | 71,3 B | 1,74 | 5 | 67,1 | 78,0 | 63,3 A | 4,22 | 12 | 55,5 | 68,5 | 65,5 AB | 2,12 | 2 | 64,0 | 67,0 |
| Tarso | ♂ | 20,2 B | 0,50 | 26 | 19,5 | 21,3 | 19,8 AB | 0,74 | 14 | 18,2 | 20,9 | 19,2 A* | 0,92 | 31 | 16,6 | 21,1 | 19,4 AB | 1,39 | 4 | 18,0 | 21,1 |
| | ♀ | 20,1 AB | 0,68 | 11 | 18,6 | 21,3 | 20,4 B | 1,19 | 5 | 19,5 | 22,4 | 19,9 AB | 1,03 | 13 | 18,0 | 21,4 | 18,4 A | 0,85 | 2 | 17,8 | 19,0 |
| Cúlmen total | ♂ | 15,4 B | 0,73 | 26 | 13,8 | 17,0 | 14,9 AB | 0,79 | 13 | 13,0 | 15,8 | 14,4 A* | 0,85 | 31 | 12,6 | 16,2 | 14,1 A | 1,02 | 4 | 13,0 | 15,4 |
| | ♀ | 15,2 | 0,92 | 11 | 13,4 | 16,4 | 14,7 | 0,83 | 5 | 13,4 | 15,6 | 13,9 | 0,74 | 14 | 11,8 | 14,7 | 14,1 | 0,07 | 2 | 14,0 | 14,1 |
| Altura do bico | ♂ | 4,1 | 0,32 | 26 | 3,4 | 4,9 | 4,0 | 0,30 | 12 | 3,6 | 4,5 | 4,1 | 0,44 | 32 | 3,4 | 5,0 | 3,6 | 0,32 | 3 | 3,4 | 4,0 |
| | ♀ | 4,0 | 0,28 | 11 | 3,5 | 4,4 | 4,1 | 0,26 | 5 | 3,5 | 4,1 | 4,1 | 0,35 | 13 | 3,6 | 4,6 | 4,15 | 0,21 | 2 | 4,0 | 4,3 |
| Largura do bico | ♂ | 8,9 B | 0,55 | 26 | 7,3 | 9,7 | 8,6 B | 0,83 | 13 | 7,1 | 10,0 | 7,9 AB | 0,84 | 32 | 5,0 | 9,8 | 7,3 A | 2,40 | 3 | 4,5 | 8,0 |
| | ♀ | 8,4 | 1,01 | 11 | 6,4 | 9,5 | 8,5 | 1,06 | 5 | 6,6 | 9,3 | 7,4 | 1,69 | 13 | 4,0 | 9,5 | 7,5 | 3,54 | 2 | 5,0 | 10,0 |
| Comprimento total | ♂ | 13,9 A | 0,97 | 11 | 11,7 | 15,4 | 15,4 B | 0,33 | 9 | 14,7 | 15,9 | 13,8 A | 0,48 | 14 | 13,3 | 14,7 | | | | | |
| | ♀ | 14,5 | 1,27 | 2 | 13,6 | 15,4 | 15,6 | 0,15 | 3 | 15,5 | 15,8 | 14,3 | 0,93 | 6 | 13,2 | 15,7 | | | | | |
| Peso | ♂ | 17,6 B | 1,92 | 15 | 14,0 | 23,0 | 16,2 A | 1,50 | 10 | 13,0 | 18,0 | 15,3 A | 1,54 | 8 | 12,0 | 17,0 | | | | | |
| | ♀ | 18,3 B | 1,28 | 7 | 16,5 | 20,0 | 15,3 A | 0,58 | 3 | 15,0 | 16,0 | 15,8 A | 1,44 | 5 | 14,5 | 18,0 | | | | | |

Tabela 4. Medidas morfométricas dos grupos delimitados de acordo com a hipótese geográfico-morfológica; valores de média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de exemplares examinados (n) são apresentados. Medidas lineares expressas em milímetros e peso em gramas. Médias seguidas de mesma letra, nas colunas não diferem entre si pelo Teste de Tukey com $p < 0,05$.

| Caracteres | Asa | Cauda | Tarso | Cúlmen total | Altura do bico | Largura do bico | Comp. total | Peso | |
|------------------------|--------------|-------|-------|--------------|----------------|-----------------|-------------|--------------|-------|
| <i>M. bitorquata</i> | Média | 54,3 | 63,4A | 20,1B | 15,4B | 4,0 | 8,7B | 14,0A | 17,8B |
| | DP | 2,50 | 3,88 | 0,55 | 0,78 | 0,31 | 0,74 | 0,99 | 1,74 |
| | n | 37 | 36 | 37 | 37 | 37 | 37 | 13 | 22 |
| | Min. | 51,0 | 57,5 | 18,6 | 13,4 | 3,4 | 6,4 | 11,7 | 14,0 |
| | Máx. | 65,5 | 77,5 | 21,3 | 17,0 | 4,9 | 9,7 | 15,4 | 23,0 |
| <i>M. t. torquata</i> | Média | 53,0 | 62,5A | 19,4AB | 14,2A | 4,0 | 7,7A | 14,0A | 15,5A |
| | DP | 2,13 | 4,22 | 1,00 | 0,85 | 0,25 | 1,15 | 0,66 | 1,46 |
| | n | 46 | 42 | 44 | 45 | 17 | 45 | 20 | 13 |
| | Min. | 49,4 | 61,0 | 16,6 | 11,8 | 3,5 | 4,0 | 13,2 | 12,0 |
| | Máx. | 59,0 | 67,0 | 21,4 | 16,2 | 4,5 | 9,8 | 15,7 | 18,0 |
| <i>M. t. rufescens</i> | Média | 52,4 | 69,0B | 19,9AB | 14,8AB | 4,1 | 8,6B | 15,5B | 16,0 |
| | DP | 1,88 | 4,10 | 0,89 | 0,78 | 0,41 | 0,87 | 0,31 | 1,37 |
| | n | 19 | 19 | 19 | 18 | 45 | 18 | 12 | 13 |
| | Min. | 49,5 | 62,5 | 18,2 | 13,0 | 3,4 | 6,6 | 14,7 | 13,0 |
| | Máx. | 55,0 | 78,0 | 22,4 | 15,8 | 5,0 | 10,0 | 15,9 | 18,0 |
| “Amazônicas” | Média | 52,4 | 64,3A | 19,03A | 14,1A | 3,84 | 7,4A | | |
| | DP | 1,60 | 2,68 | 1,24 | 0,79 | 0,38 | 2,45 | | |
| | n | 6 | 5 | 6 | 6 | 5 | 5 | Não avaliado | |
| | Min. | 50,5 | 61,0 | 17,8 | 13,0 | 3,4 | 4,5 | | |
| | Máx. | 54,5 | 67,0 | 21,1 | 15,4 | 4,3 | 10,0 | | |

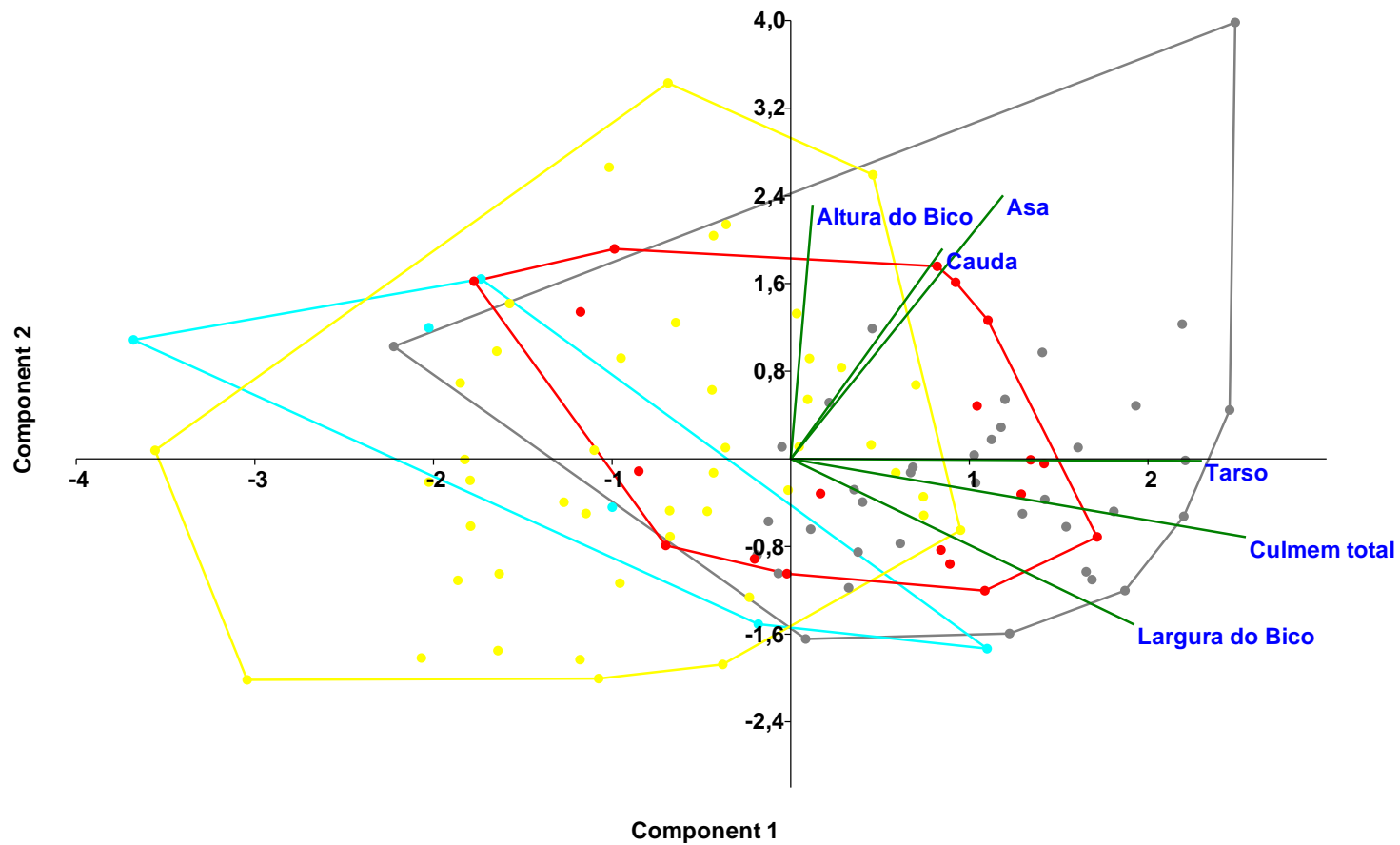


Figura 8. Análise de componentes principais das medidas morfométricas (comprimento da asa, comprimento da cauda, comprimento do tarso, comprimento do cúlmen total, largura do bico e altura do bico) de *M. bitorquata* (cinza), *M. t. rufescens* (amarelo) e *M. t. torquata* (vermelho), com os indivíduos do grupo “amazônico” analisados separadamente (azul claro). Plotados no plano dos componentes 1 e 2, conforme a hipótese geográfico-morfológica. Linhas verdes correspondem ao *biplot* de correlação para cada uma das variáveis.

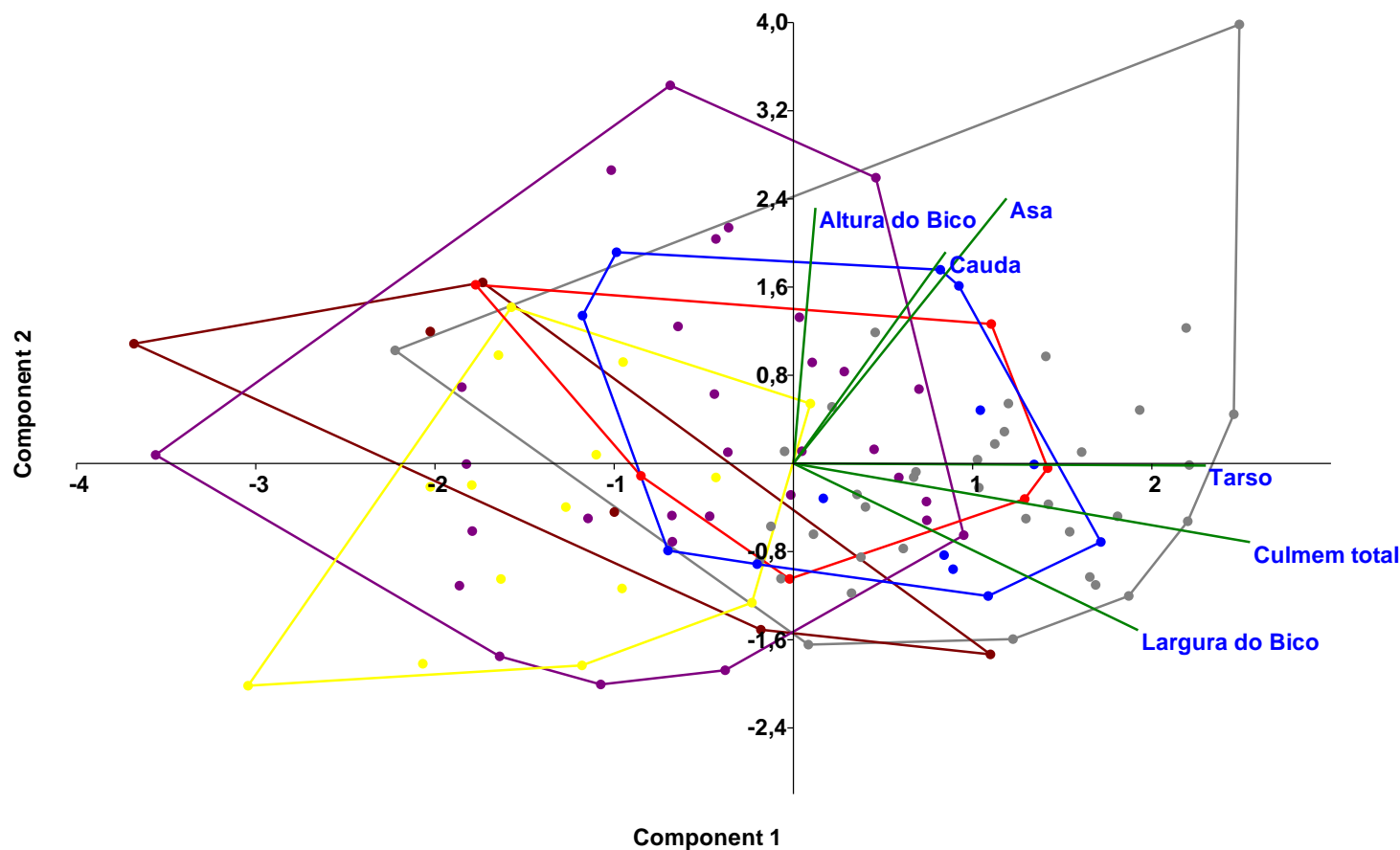


Figura 9. Análise de componentes principais das medidas morfométricas (comprimento da asa, comprimento da cauda, comprimento do tarso, comprimento do cúlmen total, largura do bico e altura do bico) de *Melanopareia bitorquata* (cinza); *M. t. rufescens* de SP e sul de MG (amarelo); *M. t. rufescens* do leste do MT, centro e sul de GO e DF (roxo); *M. t. torquata* do norte de MG e sul da BA (vermelho); *M. t. torquata* do TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (azul); e *M. t. torquata* do PA e noroeste do MT (marrom); conforme hipótese geográfico-genética.

Tabela 5. Coeficientes de correlação entre as variáveis e os eixos gerados pela PCA a partir das medidas morfométricas de espécimes do complexo *M. torquata*.

| Caracteres | PC1 | PC2 |
|-----------------|-------|--------|
| Asa | 0,374 | 0,665 |
| Cauda | 0,267 | 0,531 |
| Tarso | 0,723 | -0,005 |
| Cúlmen total | 0,801 | -0,198 |
| Altura do bico | 0,039 | 0,642 |
| Largura do bico | 0,604 | -0,419 |

A regressão linear das medidas morfométricas indicou correlação significativa e negativa entre o comprimento da cauda ($r = -0,623$) e o comprimento do cúlmen total ($r = -0,356$) com a latitude (Tabela 6, Figura 10). Nenhuma das variáveis teve correlação com a longitude.

Tabela 6. Valores de correlação obtidos a partir da análise de regressão linear das medidas morfométricas dos grupos de *Melanopareia torquata* (não foi incluído *M. bitorquata*), em relação à latitude e longitude (em graus decimais), apresentando o valor do coeficiente de correlação de Pearson (r) e o valor de p associado. Valores em negrito indicam $p < 0,05$.

| Caracteres | Latitude | | Longitude | |
|------------------------|----------|------------------|-----------|-------|
| | r | p | r | p |
| Asa | 0,103 | 0,394 | 0,069 | 0,569 |
| Cauda | -0,623 | <0,001 | 0,001 | 0,991 |
| Tarso | -0,215 | 0,076 | -0,171 | 0,160 |
| Cúlmen total | -0,356 | 0,003 | 0,001 | 0,988 |
| Altura do bico | 0,119 | 0,337 | 0,103 | 0,406 |
| Largura do bico | -0,110 | 0,262 | -0,148 | 0,230 |

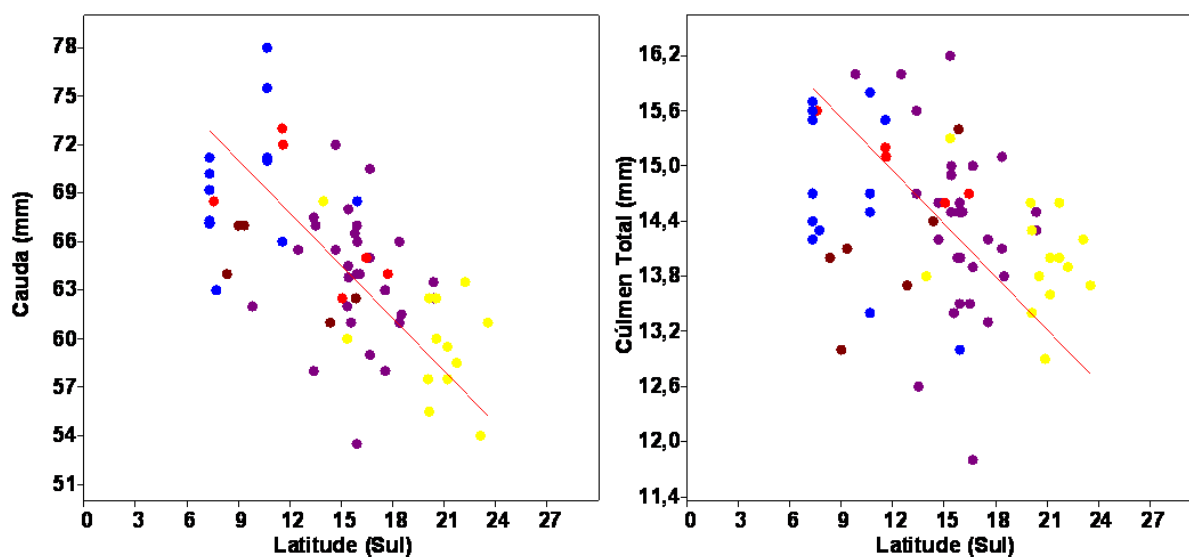


Figura 10. Valores das medidas morfométricas de cauda (à esquerda) e cúlmén total (à direita) dos espécimes de *Melanopareia torquata* em relação à latitude, representados por pontos cujas cores se referem a *M. t. rufescens*: Grupo 02 - SP e sul de MG (amarelo); Grupo 03 - leste do MT, centro e sul de GO e DF (roxo) e *M. t. torquata*: Grupo 04 - norte de MG e sul da BA (vermelho); Grupo 05 - TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (azul); Grupo 06 (“Amazônicos”) - PA e noroeste do MT (marrom); conforme hipótese geográfico-morfológica.

Para a segunda abordagem, com a delimitação dos grupos conforme a hipótese geográfico-genética, não foram encontradas diferenças significativas para as medidas de altura do bico. *M. bitorquata* (grupo 1) apresentou maior média em relação aos grupos “amazônicos” (grupo 6) e de *M. t. torquata* do TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (grupo 5) e de *M. t. rufescens* de SP e sul de MG (grupo 2). O grupo 5 (*M. t. torquata*) apresentou a maior média de cauda em relação aos demais, sendo que o grupo 2 (*M. t. rufescens*) apresentou a cauda mais curta, sem diferenças significativas, no entanto, com o grupo 1 (*M. bitorquata*). *M. bitorquata* (grupo 1) junto à *M. t. torquata* (grupo 5) apresentaram os maiores tarsos em relação aos grupos 2 (*M. t. rufescens*) e 6 (*M. t. torquata* “amazônicos”). Estes dois últimos (grupos 2 e 6) apresentam também, os menores comprimentos de cúlmén total em relação aos demais grupos. Os grupos 1 (*M. bitorquata*), 4 e 5 (*M. t. torquata*) apresentaram maior largura de bico em relação aos grupos 2, 3 (*M. t. rufescens*) e 6 (*M. t. torquata* “amazônicos”). Os grupos 4 e 5 (*M. t. torquata*) apresentaram maior comprimento em relação aos demais grupos. Os grupos 1 (*M. bitorquata*) e 4 (*M. t.*

torquata) apresentaram maiores médias de peso em relação aos grupos 5 (*M. t. torquata*) e 2 (*M. t. rufescens*) (Tabela 7).

Tabela 7. Medidas morfométricas de espécimes de *Melanopareia torquata* delimitados conforme hipótese geográfico-genética: 1 - *M. bitorquata*; 2 - *M. t. rufescens* de SP e sul de MG; 3 - *M. t. rufescens* de leste do MT, centro e sul de GO e DF; 4 - *M. t. torquata* do norte de MG e sul da BA; 5 - *M. t. torquata* do TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT; 6 - *M. t. torquata* do PA e noroeste do MT (“Amazônicos”). Valores de média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de exemplares examinados para cada caractere (n). Letras identificam médias cujas variações são significativas entre os grupos (P<0,05).

| Caracteres | Asa | Cauda | Tarso | Cúlmén total | Alt. do bico | Largura do bico | Comp. total | Peso | |
|------------|-----------|-----------|-----------|--------------|--------------|-----------------|------------------|-----------|-----------|
| 1 | Média | 54,3A | 63,4BC | 20,1A | 15,4A | 4,0 | 8,7 ^a | 14,0B | 17,8A |
| | DP | 2,50 | 3,88 | 0,55 | 0,78 | 0,31 | 0,74 | 0,99 | 1,74 |
| | n | 37 | 36 | 37 | 37 | 37 | 37 | 13 | 22 |
| | Min./Máx. | 51,0/65,5 | 57,5/77,5 | 18,6/21,3 | 13,4/17,0 | 3,4/4,9 | 6,4/9,7 | 11,7/15,4 | 14,0/23,0 |
| 2 | Média | 52,2B | 59,9C | 19,0B | 14,0B | 4,1 | 7,9B | 13,8B | 15,2B |
| | DP | 2,17 | 3,63 | 0,66 | 0,59 | 0,40 | 0,71 | 0,51 | 1,56 |
| | n | 15 | 14 | 15 | 14 | 14 | 14 | 10 | 8 |
| | Min./Máx. | 49,4/57,0 | 54,0/68,5 | 18,0/21,1 | 12,9/15,3 | 3,4/5,0 | 7,0/9,1 | 13,2/14,7 | 12,0/17,0 |
| 3 | Média | 53,3AB | 63,9B | 19,6AB | 14,3A | 4,1 | 7,7B | 14,2B | 16,0AB |
| | DP | 2,06 | 3,92 | 1,09 | 0,94 | 0,42 | 1,31 | 0,76 | 1,25 |
| | n | 31 | 28 | 29 | 31 | 31 | 31 | 10 | 5 |
| | Min./Máx. | 50,0/59,0 | 53,5/72,0 | 16,6/21,4 | 11,8/16,8 | 3,6/5,0 | 4,0/9,8 | 13,3/15,7 | 15,0/18,0 |
| 4 | Média | 53,2AB | 67,5AB | 19,7AB | 15,0A | 4,0 | 8,7A | 15,1A | 17,2A |
| | DP | 1,57 | 4,36 | 0,64 | 0,40 | 0,30 | 1,05 | 0,38 | 1,18 |
| | n | 6 | 6 | 6 | 5 | 5 | 5 | 3 | 4 |
| | Min./Máx. | 50,5/55,0 | 62,5/73,0 | 18,8/20,5 | 14,6/15,6 | 3,5/4,3 | 7,1/9,8 | 14,7/15,4 | 15,5/18,0 |
| 5 | Média | 52,1B | 69,6A | 20,0A | 14,7A | 4,0 | 8,6A | 15,6A | 15,4B |
| | DP | 1,96 | 3,96 | 0,98 | 0,89 | 0,24 | 0,84 | 0,21 | 1,13 |
| | n | 13 | 13 | 13 | 13 | 12 | 13 | 9 | 9 |
| | Min./Máx. | 49,5/55,0 | 63,0/78,0 | 18,2/22,4 | 13,0/15,8 | 3,6/4,5 | 6,6/10,0 | 15,2/15,9 | 13,0/17,0 |
| 6 | Média | 52,4B | 64,3B | 19,0B | 14,1B | 3,8 | 7,4B | 14,0B | |
| | DP | 1,59 | 2,68 | 1,24 | 0,79 | 0,38 | 2,45 | 0,07 | Não |
| | n | 6 | 5 | 6 | 6 | 5 | 5 | 2 | avaliado |
| | Min./Máx. | 50,5/54,5 | 61,0/67,0 | 17,8/21,1 | 13,0/15,4 | 3,4/4,3 | 4,5/10,0 | 13,9/14,0 | |

Análises vocais

Dentre os áudios obtidos e analisados, foram encontrados três tipos distintos de vocalização, que foram denominados como canto, chamado de alerta e chamado curto.

O chamado de alerta (n = 4 chamados) (Figura 11A) é composto por uma série de 20 a 31 sílabas (média = 23,70; DP = 3,38) com duração média de 0,007 s (DP = 0,003), intervalo de, em média, 0,09 s (DP = 0,45) e média de frequência de 2287,7 Hz (DP = 86,3), formando notas de cerca de 0,42 s de duração (DP = 0,08), com intervalo entre notas com 2,17 s de duração (DP = 1,00) e pico de frequência de 2289,8 Hz (DP = 59,2).

O chamado curto (Figura 11B) foi um registro ainda menos comum que o chamado de alerta (n = 2), caracterizado por uma série de notas muito curtas (média = 0,02 s; DP = 0,007), emitidas em intervalos de duração variada (média = 0,45 s; DP = 0,24), com frequência de 2250 a 2437,5 Hz (média = 2330,4 Hz; DP = 60,6), registrado para as localidades de Chapada dos Guimarães - MT e São João del-Rei - MG.

A vocalização mais comum de *M. torquata* e *M. bitorquata* é o canto, sendo executado pelos indivíduos geralmente empoleirados em arbustos ou no solo, entre as gramíneas. No espectrograma (Figura 11C-E) verifica-se que as notas apresentam estrutura harmônica, com até 8 harmônicos visíveis nos áudios de melhor qualidade. A maior parte da energia é concentrada no harmônico fundamental, sendo a intensidade dos demais harmônicos variáveis entre indivíduos, podendo variar mesmo ao longo de uma mesma sequência de vocalização.

Observou-se que os áudios obtidos para a localidade de Vale do Mucugê - BA apresentam as notas com o primeiro harmônico mais energético, seguinte ao harmônico fundamental, diferindo da maioria dos áudios obtidos nas demais localidades, para os quais se tem a frequência fundamental, seguida pelo quarto harmônico, em ordem decrescente de energia. Essa característica aparece também em algumas notas das vocalizações de indivíduos de outras localidades, mesmo quando há predominância do padrão de distribuição de energia na frequência fundamental e quarto harmônico.

A análise de variância dos parâmetros temporais, embora tenha indicado diferenças entre os grupos, não foi eficaz na delimitação de todos os taxa estudados (Tabela 8). *Melanopareia bitorquata* (grupo 1) apresentou notas mais curtas em relação à *M. t. rufescens* (grupo 2), sendo que o “amazônico” (grupo 4) apresentou média ainda menor, embora o número de amostras seja muito pequeno para ser considerado; também apresentou menor média de intervalo entre notas em relação às demais e, conseqüentemente, menor média de período em relação à *M. t. rufescens* (grupo 2) e ao grupo “amazônico” (grupo 4). *Melanopareia t. rufescens* (grupo 2) apresentou maior média de intervalo entre notas em

relação à *M. t. torquata* (grupo 3) e ao grupo “paraguaio” (grupo 5), sendo que estes não diferem entre si nem com o grupo “amazônico” (grupo 4). *Melanopareia t. torquata* (grupo 3) junto ao “amazônico” (grupo 4) apresentaram as menores médias para intervalo entre séries em relação aos demais grupos. A análise dos parâmetros espectrais indicou o grupo “paraguaio” (grupo 5) com menores médias para menor frequência e o grupo “amazônico” com menor média para maior frequência, ainda que represente uma amostragem muito pequena e os demais grupos não difiram entre si. As maiores médias para pico de frequência foram identificadas nos grupos de *M. bitorquata* (grupo 1) e “amazônicos” (grupo 4) em relação à *M. t. rufescens* (grupo 2) e “paraguaios” (grupo 5). A análise do primeiro quartil de tempo não foi eficiente na diferenciação de nenhum dos grupos, pela estatística frequentista.

Na abordagem geográfico-genética, a análise de variâncias indicou que *M. bitorquata* (grupo 1) e *M. t. torquata* (grupo 5) juntas apresentam as menores médias para duração de notas. *Melanopareia bitorquata* (grupo 1) também apresentou menor período em relação aos demais grupos e, juntamente com os grupos *M. t. torquata* (4 e 5) as menores médias para intervalo entre notas. Os grupos de *M. t. torquata* do norte de MG e sul da BA (grupo 4) e o grupo “Amazônico” (grupo 6) apresentaram as menores médias para intervalo entre séries. O grupo “Paraguaio” junto ao grupo de *M. t. rufescens* de SP e sul de MG apresentaram menores médias para menor frequência em relação a todos os demais. Os grupos de *M. t. torquata* do TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (grupo 5) junto ao grupo “amazônico” apresentaram as menores médias para maior frequência. As medidas de primeiro quartil de tempo não foram eficientes na diferenciação de nenhum grupo (Tabela 9).

A PCA a partir das variáveis bioacústicas gerou quatro eixos principais com autovalores maiores que um, que explicam juntos 76,0% da variação dos dados (PC1: $e = 2,20$; 27,52%; PC2: $e = 1,58$; 19,7%; PC3: $e = 1,23$; 15,4%; PC4: $e = 1,06$ e 13,3%) (Figuras 12 e 13). O PC1 apresentou maior correlação positiva com período (0,88) e negativa com a menor frequência (-0,61); o PC2 mostrou maior correlação positiva com o pico de frequência (0,68) e correlação negativa, com o primeiro quartil de tempo (-0,69); o PC3 apresentou correlação positiva com a menor frequência (0,57) e negativa com a maior frequência (-0,59) e o PC4, correlação positiva com maior frequência (0,70) e negativa com duração de notas (-0,42) (Tabela 10). Contudo, a dispersão dos dados pelos eixos dos componentes 1 e 2 exibiram grande sobreposição, não evidenciando nenhum padrão entre os grupos na abordagem geográfico-morfológica (Figura 12) e a distinção apenas entre *M. t. torquata* do norte de MG e sul da BA (grupo 4) e o grupo 7 dos “paraguaios”, na abordagem geográfico-genética (Figura 13).

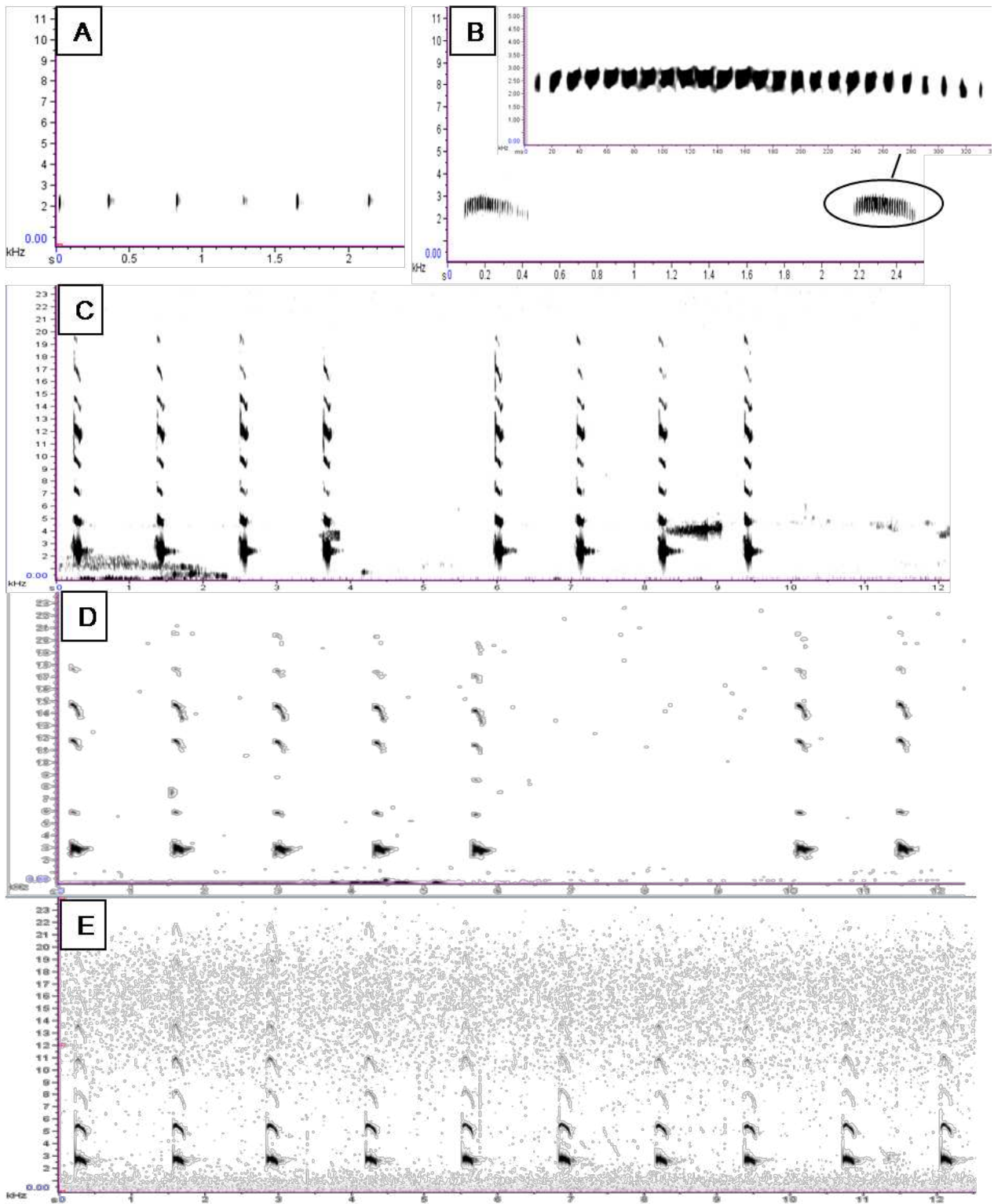


Figura 11. Sonogramas de gravações das vocalizações de diferentes representantes de *Melanopareia*. **A** - Chamado tipo 1 de *Melanopareia torquata* (WA1823932, São João del-Rei - MG); **B** - Chamado tipo 2 de *Melanopareia torquata* (XC252347, Guiné - BA), com detalhe da nota no canto superior; **C** - Canto de *M. bitorquata* (WA2028071, Vila Bela da Santíssima Trindade - MT); **D** - Canto de *M. t. rufescens* (WA2035946, São João del-Rei - MG); **E** - Canto de *M. t. torquata* (ASEC10583, Vale do Mucugê - BA).

Tabela 8. Medidas das variáveis bioacústicas do canto dos grupos do complexo *Melanopareia torquata*, delimitados nos seguintes grupos, conforme hipótese geográfico-morfológica: *M. bitorquata* (1), *M. t. rufescens* (2), *M. t. torquata* (3), “Amazônicos” (4), Paraguaio (5); valores de média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de áudios analisados para cada grupo. Medidas temporais em segundos e espectrais em Hz. Letras identificam médias cujas variações foram significativas entre os grupos. $P < 0,05$.

| Variável | Grupo | Média | DP | n | Min. | Max |
|-------------------------------|-------|------------------|--------|----|---------|---------|
| Duração de Notas (s) | 1 | 0,11 B | 0,02 | 15 | 0,09 | 0,13 |
| | 2 | 0,14 A | 0,03 | 49 | 0,08 | 0,23 |
| | 3 | 0,12 AB | 0,02 | 5 | 0,09 | 0,15 |
| | 4 | 0,07 C | 0,02 | 2 | 0,06 | 0,08 |
| | 5 | 0,13 AB | 0,05 | 7 | 0,10 | 0,22 |
| Período (s) | 1 | 1,05 B | 0,15 | 15 | 0,89 | 1,41 |
| | 2 | 1,32 A | 0,22 | 49 | 0,56 | 1,90 |
| | 3 | 1,21 AB | 0,10 | 5 | 1,11 | 1,33 |
| | 4 | 1,27 AB | 0,18 | 2 | 1,14 | 1,39 |
| | 5 | 1,31 A | 0,21 | 7 | 1,06 | 1,58 |
| Intervalo entre notas (s) | 1 | 0,94 C | 0,15 | 15 | 0,78 | 1,31 |
| | 2 | 1,20 A | 0,30 | 49 | 0,43 | 2,51 |
| | 3 | 1,09 B | 0,09 | 5 | 1,00 | 1,19 |
| | 4 | 1,19 AB | 0,20 | 2 | 1,05 | 1,33 |
| | 5 | 1,17 B | 0,19 | 7 | 0,95 | 1,47 |
| Intervalo entre séries (s) | 1 | 3,27 A | 1,49 | 15 | 2,01 | 7,97 |
| | 2 | 3,49 A | 0,95 | 49 | 2,52 | 6,61 |
| | 3 | 2,47 B | 0,64 | 5 | 1,74 | 3,19 |
| | 4 | 2,46 B | 0,38 | 2 | 2,19 | 2,72 |
| | 5 | 3,46 A | 1,07 | 7 | 2,11 | 5,00 |
| Primeiro quartil de tempo (s) | 1 | 0,26 | 0,07 | 15 | 0,18 | 0,44 |
| | 2 | 0,25 | 0,06 | 49 | 0,13 | 0,41 |
| | 3 | 0,24 | 0,05 | 5 | 0,17 | 0,30 |
| | 4 | 0,32 | 0,16 | 2 | 0,21 | 0,43 |
| | 5 | 0,28 | 0,08 | 7 | 0,18 | 0,39 |
| Menor | 1 | 2132,74 A | 203,07 | 15 | 1781,41 | 2506,78 |

| | | | | | | |
|------------------------------|---|-------------------|--------|----|---------|---------|
| frequência (Hz) | 2 | 2018,63 AB | 243,92 | 49 | 1415,29 | 259724 |
| | 3 | 2156,11 A | 91,78 | 5 | 1997,38 | 2219,26 |
| | 4 | 2296,95 A | 192,53 | 2 | 2160,81 | 2433,08 |
| | 5 | 1922,27 B | 61,43 | 7 | 1835,15 | 1977,12 |
| | 1 | 3180,84 A | 152,88 | 15 | 2844,02 | 3471,54 |
| Maior frequência (Hz) | 2 | 3134,94 A | 362,67 | 49 | 2775,74 | 4146,84 |
| | 3 | 3096,26 A | 393,03 | 5 | 2679,40 | 3454,41 |
| | 4 | 2845,93 B | 41,29 | 2 | 2816,74 | 2875,12 |
| | 5 | 3316,09 A | 286,79 | 7 | 2968,13 | 3598,78 |
| | 1 | 2513,23 A | 194,69 | 15 | 2253,50 | 2788,27 |
| Pico de Frequência (s) | 2 | 2420,08 B | 202,56 | 49 | 2250,00 | 2896,34 |
| | 3 | 2481,18 AB | 222,17 | 5 | 2254,50 | 2706,34 |
| | 4 | 2532,89 A | 125,16 | 2 | 2444,39 | 2621,39 |
| | 5 | 2296,46 B | 107,36 | 7 | 2252,00 | 2539,74 |

Tabela 9. Medidas das variáveis bioacústicas da vocalização do complexo *Melanopareia torquata*, delimitados nos seguintes grupos, conforme hipótese geográfico-genética: *M. bitorquata* (1); *M. t. rufescens* de SP e sul de MG (2); *M. t. rufescens* do leste do MT, centro e sul de GO e DF (3); *M. t. torquata* do norte de MG e sul da BA (4); *M. t. torquata* do TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (5); *M. t. torquata* do PA e noroeste do MT - “Amazônicos” (6); “Paraguaios” (7). Valores de média, desvio padrão (DP), mínimo e máximo e número de áudios analisados para cada grupo (n). Medidas temporais em segundos e espectrais em Hz. Letras identificam médias cujas variações são significativas entre os grupos ($P < 0,05$).

| Variável | Grupo | Média | DP | n | Min. | Max |
|----------------------------|-------|---------------|------|----|------|------|
| Duração de Notas (s) | 1 | 0,11 B | 0,02 | 15 | 0,09 | 0,13 |
| | 2 | 0,14 A | 0,01 | 23 | 0,11 | 0,17 |
| | 3 | 0,14 A | 0,03 | 26 | 0,08 | 0,23 |
| | 4 | 0,13 A | 0,02 | 3 | 0,11 | 0,15 |
| | 5 | 0,10 B | 0,01 | 2 | 0,09 | 0,11 |
| | 6 | 0,07 C | 0,02 | 2 | 0,06 | 0,08 |
| | 7 | 0,13 A | 0,05 | 7 | 0,10 | 0,22 |

| | | | | | | |
|-------------|---|-------------------|--------|----|---------|---------|
| | 1 | 1,05 B | 0,15 | 15 | 0,89 | 1,41 |
| | 2 | 1,26 A | 0,23 | 23 | 0,56 | 1,72 |
| | 3 | 1,36 A | 0,21 | 26 | 0,93 | 1,90 |
| Período (s) | 4 | 1,21 A | 0,12 | 3 | 1,11 | 1,33 |
| | 5 | 1,22 A | 0,12 | 2 | 1,14 | 1,30 |
| | 6 | 1,27 A | 0,18 | 2 | 1,14 | 1,39 |
| | 7 | 1,31 A | 0,21 | 7 | 1,06 | 1,58 |
| <hr/> | | | | | | |
| | 1 | 0,94 B | 0,15 | 15 | 0,78 | 1,31 |
| | 2 | 1,18 A | 0,40 | 23 | 0,43 | 2,51 |
| Intervalo | 3 | 1,21 A | 0,19 | 26 | 0,81 | 1,62 |
| entre notas | 4 | 1,07 B | 0,09 | 3 | 1,00 | 1,18 |
| (s) | 5 | 1,12 B | 0,10 | 2 | 1,04 | 1,19 |
| | 6 | 1,19 A | 0,20 | 2 | 1,05 | 1,33 |
| | 7 | 1,17 A | 0,19 | 7 | 0,95 | 1,47 |
| <hr/> | | | | | | |
| | 1 | 3,27 A | 1,49 | 15 | 2,01 | 7,97 |
| | 2 | 3,58 A | 0,95 | 23 | 2,84 | 6,01 |
| Intervalo | 3 | 3,43 A | 0,97 | 26 | 2,52 | 6,61 |
| entre | 4 | 2,38 B | 0,74 | 3 | 1,74 | 3,19 |
| séries (s) | 5 | 2,83 A | 0,09 | 2 | 2,76 | 2,89 |
| | 6 | 2,46 B | 0,34 | 2 | 2,19 | 2,72 |
| | 7 | 3,46 A | 1,07 | 7 | 2,11 | 5,00 |
| <hr/> | | | | | | |
| | 1 | 0,26 | 0,07 | 15 | 0,18 | 0,45 |
| | 2 | 0,25 | 0,05 | 23 | 0,17 | 0,34 |
| Primeiro | 3 | 0,25 | 0,07 | 26 | 0,13 | 0,41 |
| quartil de | 4 | 0,20 | 0,02 | 3 | 0,17 | 0,21 |
| tempo (s) | 5 | 0,29 | 0,02 | 2 | 0,28 | 0,30 |
| | 6 | 0,32 | 0,16 | 2 | 0,21 | 0,43 |
| | 7 | 0,28 | 0,08 | 7 | 0,18 | 0,39 |
| <hr/> | | | | | | |
| | 1 | 2132,74 AB | 203,07 | 15 | 1781,41 | 2506,78 |
| Menor | 2 | 2050,56 AB | 334,07 | 23 | 1415,29 | 2597,24 |
| frequência | 3 | 1990,39 BC | 119,40 | 26 | 1695,88 | 2214,64 |
| (Hz) | 4 | 2145,30 A | 128,10 | 3 | 1997,38 | 2219,26 |
| | 5 | 2172,33 A | 0,00 | 2 | 2172,33 | 2172,33 |

| | | | | | | |
|------------|---|-------------------|--------|----|---------|---------|
| | 6 | 2296,95 A | 192,53 | 2 | 2160,81 | 2433,08 |
| | 7 | 1922,27 C | 61,43 | 7 | 1835,15 | 1977,12 |
| | 1 | 3180,84 A | 152,88 | 15 | 2844,02 | 3471,54 |
| | 2 | 3384,91 A | 381,67 | 23 | 2997,03 | 4146,84 |
| Maior | 3 | 2913,82 B | 236,54 | 26 | 2775,74 | 3082,83 |
| frequência | 4 | 3374,17 A | 138,98 | 3 | 3213,69 | 3454,41 |
| (Hz) | 5 | 2679,45 C | 0,07 | 2 | 2679,40 | 2679,50 |
| | 6 | 2845,93 BC | 41,29 | 2 | 2816,74 | 2875,12 |
| | 7 | 3316,09 A | 286,78 | 7 | 2968,13 | 3598,78 |
| | 1 | 2513,23 A | 194,69 | 15 | 2253,50 | 2788,27 |
| Pico de | 2 | 2514,57 A | 237,78 | 23 | 2252,00 | 2896,34 |
| Frequência | 3 | 2336,49 B | 116,37 | 26 | 2250,00 | 2654,31 |
| (s) | 4 | 2555,68 A | 254,36 | 3 | 2262,0 | 2706,34 |
| | 5 | 2369,43 AB | 162,53 | 2 | 2254,50 | 2621,39 |
| | 6 | 2532,89 A | 125,16 | 2 | 2444,39 | 2621,39 |
| | 7 | 2296,46 B | 107,36 | 7 | 2252,00 | 2539,74 |

Tabela 10. Coeficiente de correlação entre as variáveis e os eixos gerados pela PCA a partir das medidas bioacústicas de cantos de indivíduos do complexo *Melanopareia torquata*.

| Parâmetros | PC1 | PC2 | PC3 | PC4 |
|---------------------------|--------|--------|--------|--------|
| Duração das notas | 0,501 | 0,362 | -0,307 | -0,420 |
| Pico de frequência | -0,358 | 0,677 | 0,229 | 0,328 |
| Primeiro quartil de tempo | -0,016 | -0,686 | 0,295 | 0,431 |
| Período | 0,879 | 0,132 | 0,334 | 0,065 |
| Intervalo entre notas | 0,776 | 0,211 | 0,425 | 0,293 |
| Intervalo entre séries | -0,273 | 0,621 | 0,204 | -0,024 |
| Menor frequência | -0,609 | 0,084 | 0,569 | -0,110 |
| Maior frequência | -0,033 | 0,256 | -0,585 | 0,700 |

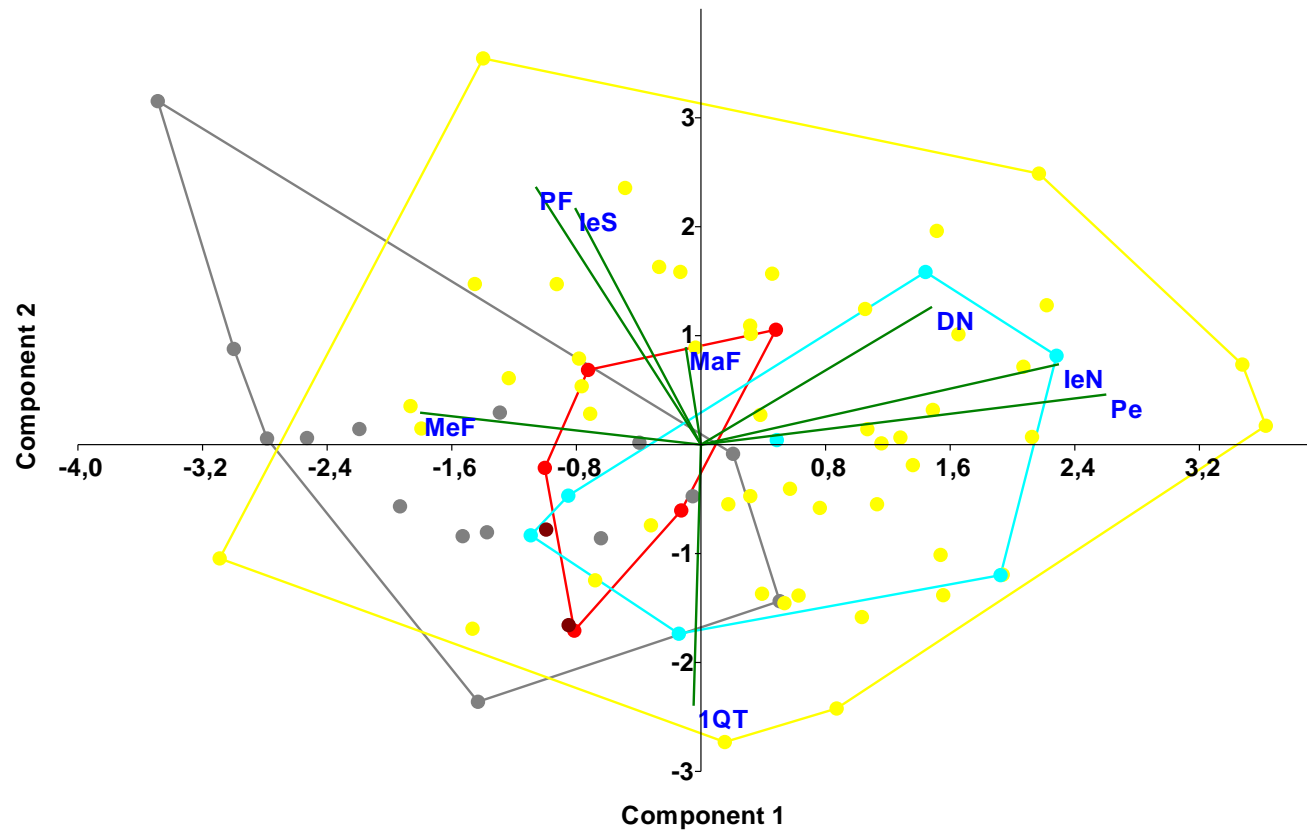


Figura 12. Análise dos componentes principais do canto de indivíduos do complexo *Melanopareia torquata*. As cores representam grupos: *M. bitorquata* (cinza); *M. t. rufescens* (amarelo); *M. t. torquata* (vermelho) e Paraguai (azul claro); delimitados conforme hipótese geográfico-morfológica e plotados no plano dos componentes 1 e 2. Linhas verdes correspondem ao *biplot* de correlação para cada uma das variáveis. DN = duração de notas; Pe = período; IeN = intervalo entre notas; IeS = intervalo entre séries; 1QT = primeiro quartil de tempo; PF = pico de frequência; MeF = menor frequência; MaF = maior frequência.

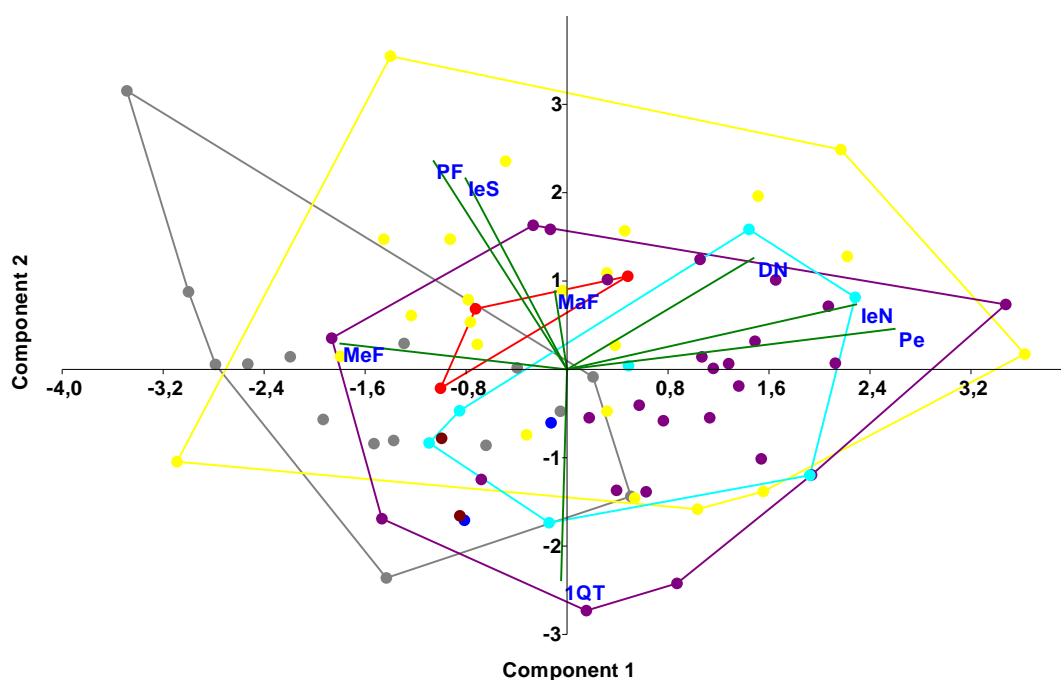


Figura 13. Análise dos componentes principais da vocalização de indivíduos do complexo *Melanopareia torquata*. As cores representam os grupos delimitados conforme a hipótese geográfico-genética: *M. bitorquata*- grupo 1 (cinza); *M. t. rufescens* - grupo 2 - SP e sul de MG (amarelo); grupo 3 - leste de MT, GO e MS (roxo); *M. t. torquata*- grupo 4 - norte de MG e sul da BA (vermelho); grupo 5 - TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (azul escuro); “Amazônicos” - grupo 6 (marrom) e; “Paraguaios” - grupo 7 (azul claro), plotados no plano dos componentes 1 e 2. Linhas verdes correspondem ao *biplot* de correlação para cada uma das variáveis. DN = duração de notas; Pe = período; IeN = intervalo entre notas; IeS = intervalo entre séries; 1QT = primeiro quartil de tempo; PF = pico de frequência; MeF = menor frequência; MaF = maior frequência.

A regressão linear das medidas bioacústicas do canto de indivíduos do complexo *M. torquata* (*M. bitorquata* e *M. torquata*) indicou correlação da latitude apenas com as medidas de maior frequência ($r = 0,22$), enquanto a longitude tem correlação negativa e significativa com as medidas de duração de nota ($-0,29$) (Figura 14). A análise incluindo apenas as subespécies de *M. torquata* mostra que as variáveis pico de frequência e maior frequência correlacionam-se com a latitude ($r = -0,359$ e $r = -0,346$, respectivamente), não havendo nenhum parâmetro correlacionado à longitude (Tabela 11, Figura 15).

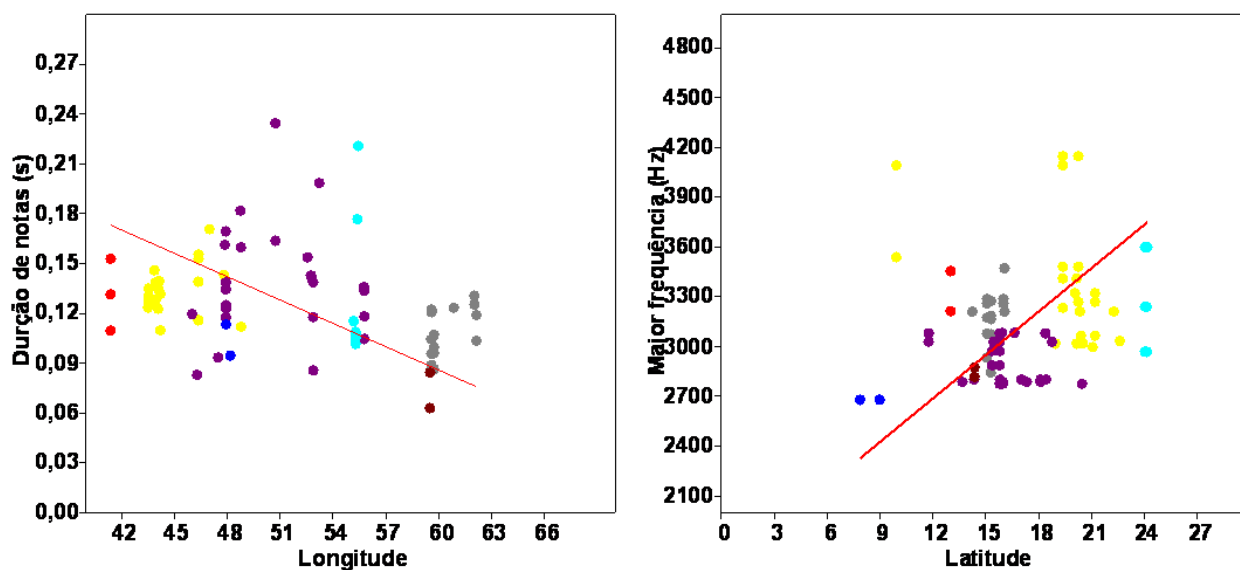


Figura 14. Valores das medidas bioacústicas de duração de notas em relação à longitude (à esquerda) e maior frequência em relação à latitude (à direita), representados por pontos cujas cores se referem a *M. bitorquata* - grupo 1 (cinza); *M. t. rufescens* - grupo 2 - SP e sul de MG (amarelo); grupo 3 - leste de MT, GO e MS (roxo); *M. t. torquata*- grupo 4 - norte de MG e sul da BA (vermelho); grupo 5 - TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (azul escuro); “Amazônicos” - grupo 6 (marrom) e; “Paraguaios” - grupo 7 (azul claro).

Tabela 11. Valores da regressão linear das medidas bioacústicas obtidas a partir do canto de *Melanopareia bitorquata* e *M. torquata*, em relação à latitude e longitude (em graus decimais), apresentando o valor do coeficiente de correlação de Pearson (r) e o valor de p associados. Valores em negrito indicam $p < 0,05$.

| | <i>M. bitorquata</i> e <i>M. torquata</i> | | | | <i>M. torquata</i> | | | |
|--------------------------------------|---|--------------|-----------|--------------|--------------------|-------|-----------|--------------|
| | Latitude | | Longitude | | Latitude | | Longitude | |
| | r | p | r | p | R | p | r | p |
| Duração de nota (s) | 0,120 | 0,261 | -0,290 | 0,010 | 0,041 | 0,747 | -0,081 | 0,525 |
| Período (s) | 0,081 | 0,483 | -0,209 | 0,069 | -0,049 | 0,703 | 0,202 | 0,116 |
| Intervalo entre notas (s) | 0,088 | 0,455 | -0,211 | 0,071 | -0,010 | 0,941 | 0,095 | 0,472 |
| Intervalo entre séries (s) | 0,206 | 0,139 | -0,041 | 0,777 | 0,289 | 0,078 | -0,031 | 0,853 |
| Primeiro quartil de tempo (s) | -0,030 | 0,791 | 0,155 | 0,174 | -0,027 | 0,832 | 0,195 | 0,126 |
| Pico de frequência (Hz) | -0,010 | 0,928 | -0,950 | 0,408 | 0,051 | 0,692 | -0,359 | 0,004 |
| Menor frequência (Hz) | -0,101 | 0,375 | 0,059 | 0,606 | -0,058 | 0,653 | -0,096 | 0,454 |
| Maior frequência (Hz) | 0,215 | 0,059 | -0,190 | 0,096 | 0,236 | 0,063 | -0,346 | 0,005 |

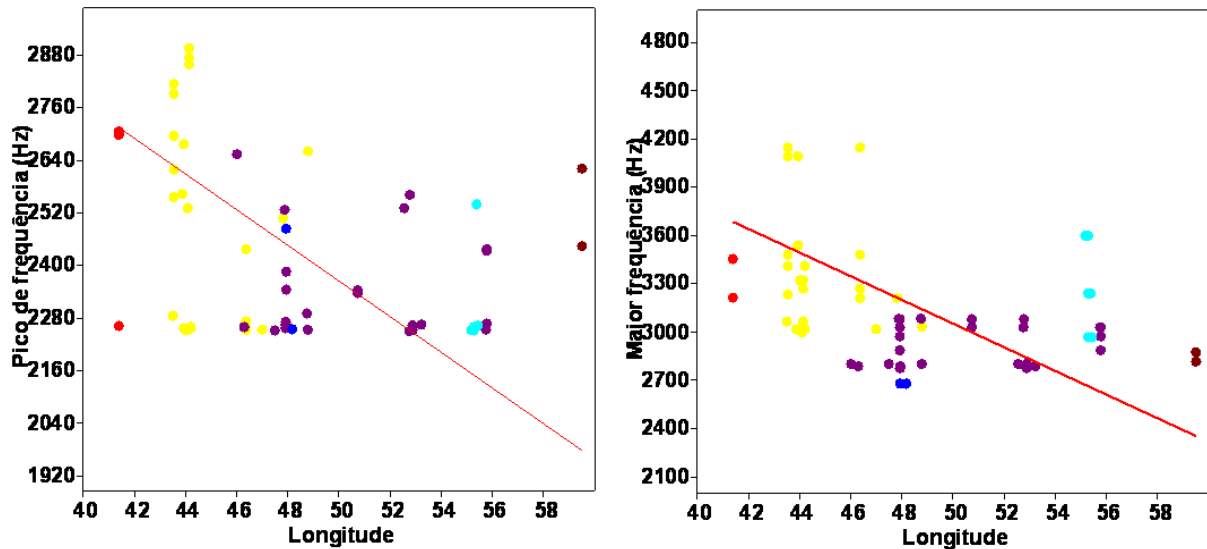


Figura 15. Valores das medidas bioacústicas de duração de notas em relação à longitude (à esquerda) e maior frequência em relação à latitude (à direita), representados por pontos cujas cores se referem a *M. t. rufescens* - grupo 2 - SP e sul de MG (amarelo); grupo 3 - leste de MT, GO e MS (roxo); *M. t. torquata*- grupo 4 - norte de MG e sul da BA (vermelho); grupo 5 - TO, MA, leste do PA e extremo nordeste do MT (azul escuro); “Amazônicos” - grupo 6 (marrom) e; “Paraguaios” - grupo 7 (azul claro).

Todos os taxa aqui estudados apresentaram vocalizações extremamente similares, não sendo possível, portanto, utilizar de caracteres vocais para a delimitação dos agrupamentos evidenciados pelas análises moleculares e/ou morfológicas.

Análises Moleculares

Reconstruções filogenéticas e datação

Foram geradas sequências de 804 pb do gene ND2 para 51 indivíduos e sequências com 979 pb de Cytb para 8 indivíduos (Apêndice 3). A obtenção de sequências a partir da podoteca de espécimes de museu não foi bem sucedida para dois de três exemplares, provavelmente pelo estado de degradação do DNA deste material.

As árvores obtidas a partir de inferência bayesiana exibiram boa resolução e relacionamentos bem suportados (probabilidade posterior de 1,0 pelo Cytb e maior que 0,74 pelo ND2) para os clados, inclusive para agrupamentos dentro dos taxa (probabilidade posterior maior que 0,7 pelo ND2). Ambos os genes exibem topologias semelhantes, embora, devido a algumas amostras terem falhado nas reações de amplificação, a árvore obtida para Cytb (Figura 16) não apresenta o clado de *M. t. rufescens* e a árvore de ND2 (Figura 17) não

apresenta *M. maximiliani*, que é a espécie mais próxima do clado formado por *M. torquata* e *M. bitorquata*, conforme sugerido pelo Cytb.

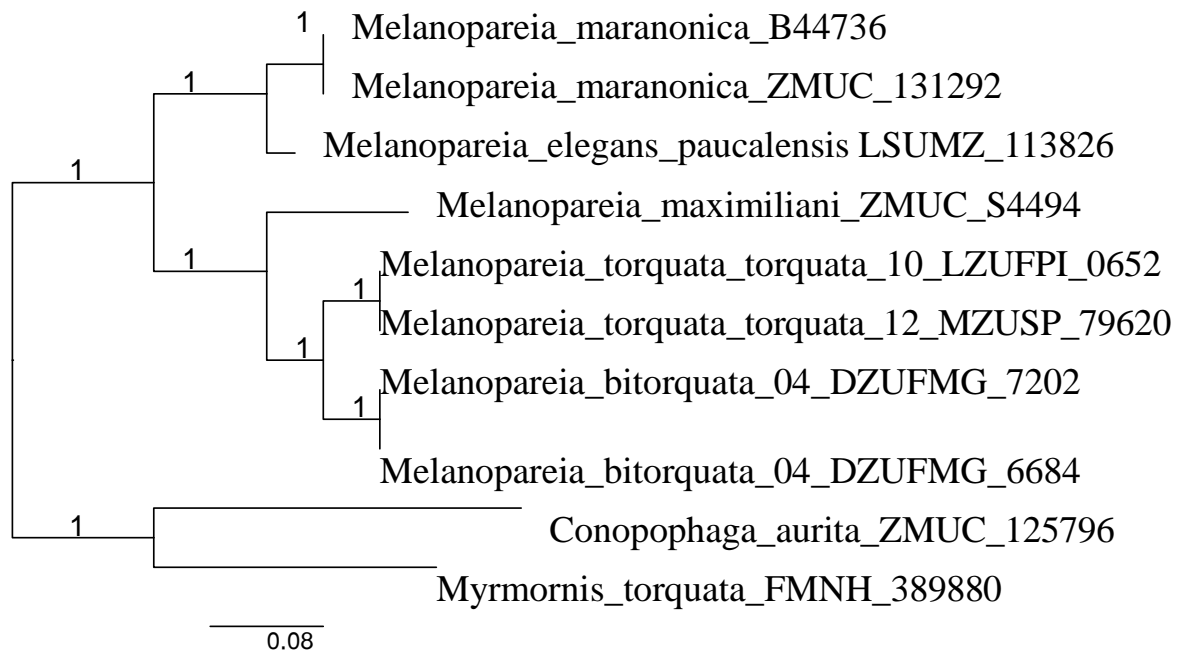


Figura 16. Árvore consenso bayesiana para relações filogenéticas de *Melanopareia* spp. para o gene mitocondrial Cytb. Os números em cada nó indicam a probabilidade posterior. Não foram incluídas sequências de *M. t. rufescens*.

A topologia obtida para o gene ND2 reúne as linhagens do complexo *M. torquata* em um grupo monofilético, estando *M. t. rufescens* em uma porção mais basal. O suporte do clado formado por *M. bitorquata* e *M. t. torquata*, entretanto, apresenta um valor de probabilidade posterior médio (0,74). As linhagens internas a estes dois cladogramas são bem suportadas (probabilidade posterior maior que 0,81 em *M. bitorquata* e maior que 0,90 em *M. t. torquata*), e sugere uma linhagem mais basal em *M. t. torquata*, representada por um indivíduo do norte de MG (DZUFMG 5282) em relação ao clado interno; sendo que este apresenta o grupo “Amazônico” (DZUFMG 7207, 7208 e LFP 602) como clado mais basal em relação à população do TO, MA e PI (Figura 18).

Os Melanopareiidae divergiram dos Conopophagidae há cerca de 41,65 Ma, no Mioceno Inferior a Médio, com origem do gênero *Melanopareia* há 16,8 Ma e diversificação dentro do complexo *Melanopareia torquata* ocorrendo nos últimos 4,0 Ma, no início do Plioceno. No final do Plioceno (cerca de 2,87 Ma) surgiu o clado que se divergiu, posteriormente originando *M. t. torquata* há cerca de 1,3 Ma e *M. bitorquata* há 0,23 Ma. *Melanopareia t. rufescens* teve origem há cerca de 0,55 Ma como grupo irmão daquele que

abriga os dois outros taxa do complexo (Tabela 13). Através das árvores bayesianas com tempos de divergência geradas (Figuras 19 e 20) observa-se o surgimento de várias linhagens com diversificação mais recente, dentro de cada um dos taxa admitidos na classificação atual.

Tabela 12. Comparação de tempo de divergência dos clados de *Melanopareia* obtidas por datação a partir de calibração externa (Ohlson *et al.* 2013) e com relógio molecular (Weir & Schluter 2008), com taxa de 2,0% Ma⁻¹. Intervalo de confiança de 95%.

| Nós | Tempo de Divergência (Ma) | | | |
|-----|-----------------------------|-------------|------------------------|--------------|
| | Ohlson <i>et al.</i> (2013) | IC (Ma) | Weir & Schluter (2008) | IC (Ma) |
| A | 41,65 | (47 – 41) | 45,20 | (58 – 27) |
| B | 16,79 | (32 – 5,2) | 18,48 | (30,8 – 7,5) |
| C | 3,96 | (8,1 – 2,1) | 4,43 | (7 – 2,5) |
| D | 2,87 | (6 – 2) | 3,29 | (5,1 – 2) |
| E | 1,30 | (2,5 - 1) | 1,47 | (3 - 1) |
| F | 0,55 | (2 - 0,2) | 0,62 | (1,8 - 0,2) |
| G | 0,23 | (0,4 - 0,1) | 0,25 | (0,3 - 0,1) |

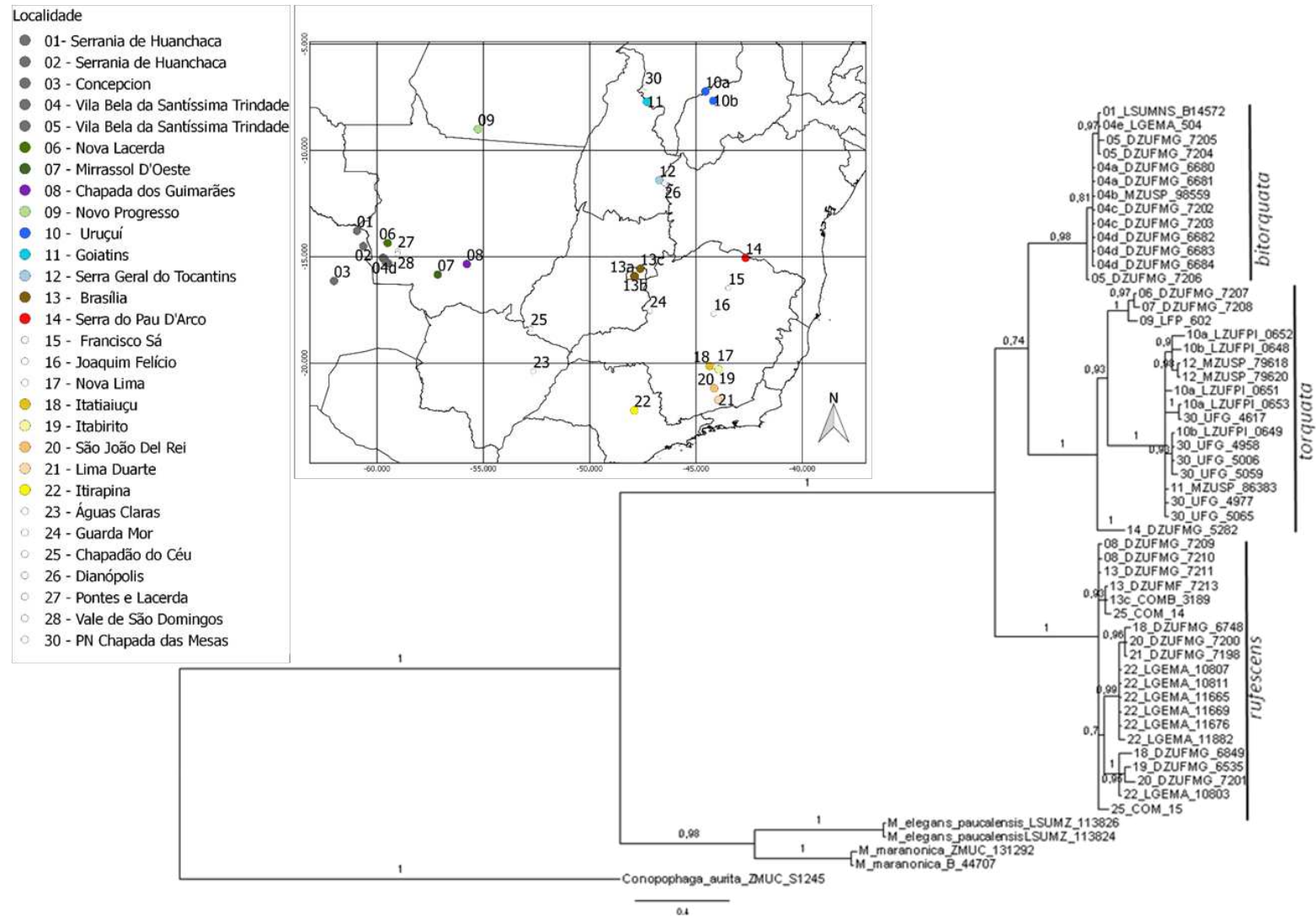


Figura 17. Relações filogenéticas de Melanopareiidae por inferência bayesiana para o gene mitocondrial ND2. Os números em cada nó indicam a probabilidade posterior. Os números iniciais da identificação das amostras indicam a localidade conforme numeração do mapa.

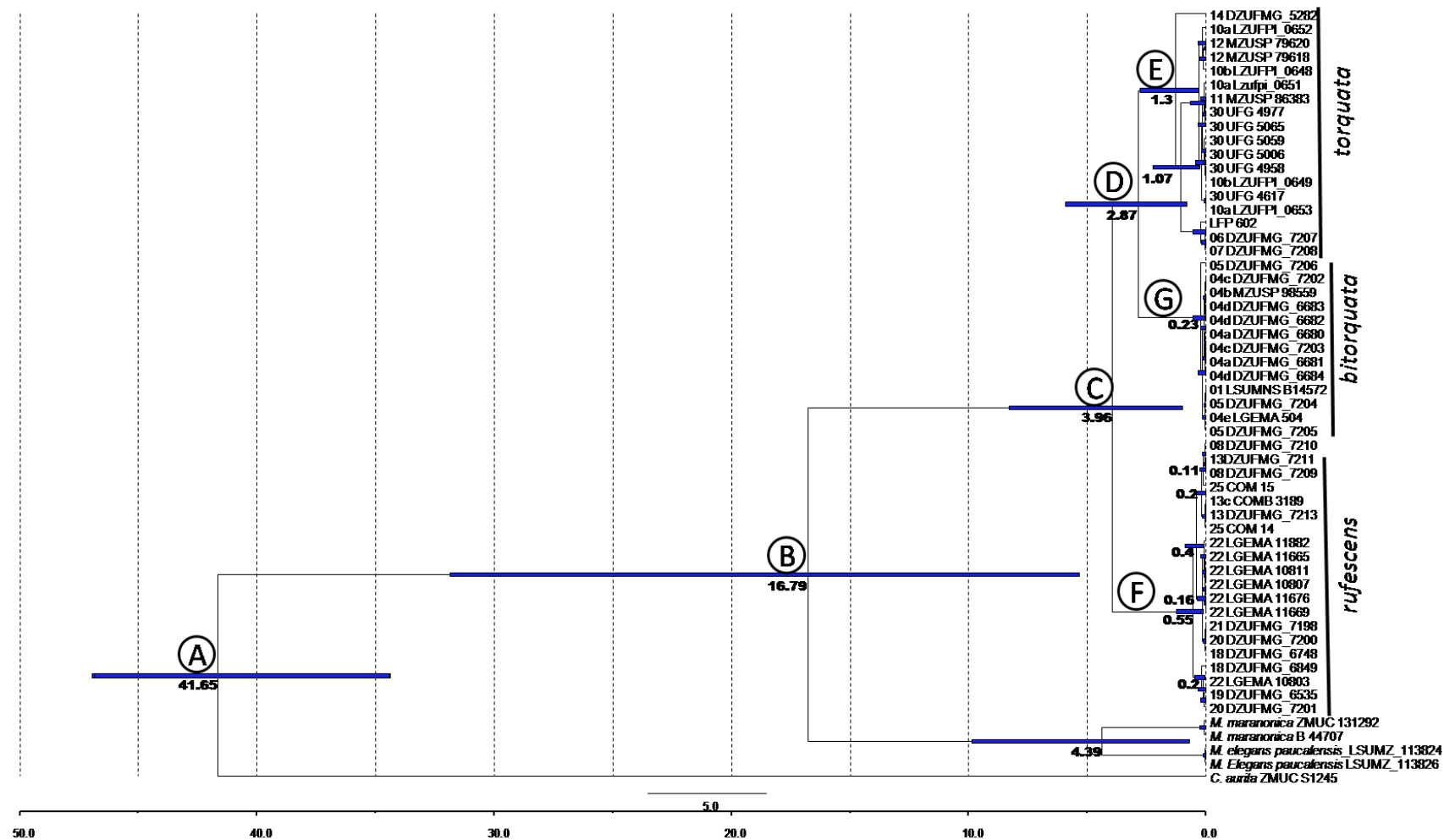


Figura 18. Árvore consenso bayesiana com tempos de divergências e relações filogenéticas dentro de *Melanopareia* obtida para o gene ND2 com o programa BEAST e calibração externa (Ohlson *et al.*2013). As barras azuis representam o tempo de divergência com intervalo de confiança de 95%. Os números iniciais da identificação das amostras indicam a localidade conforme numeração do mapa da Figura 17.

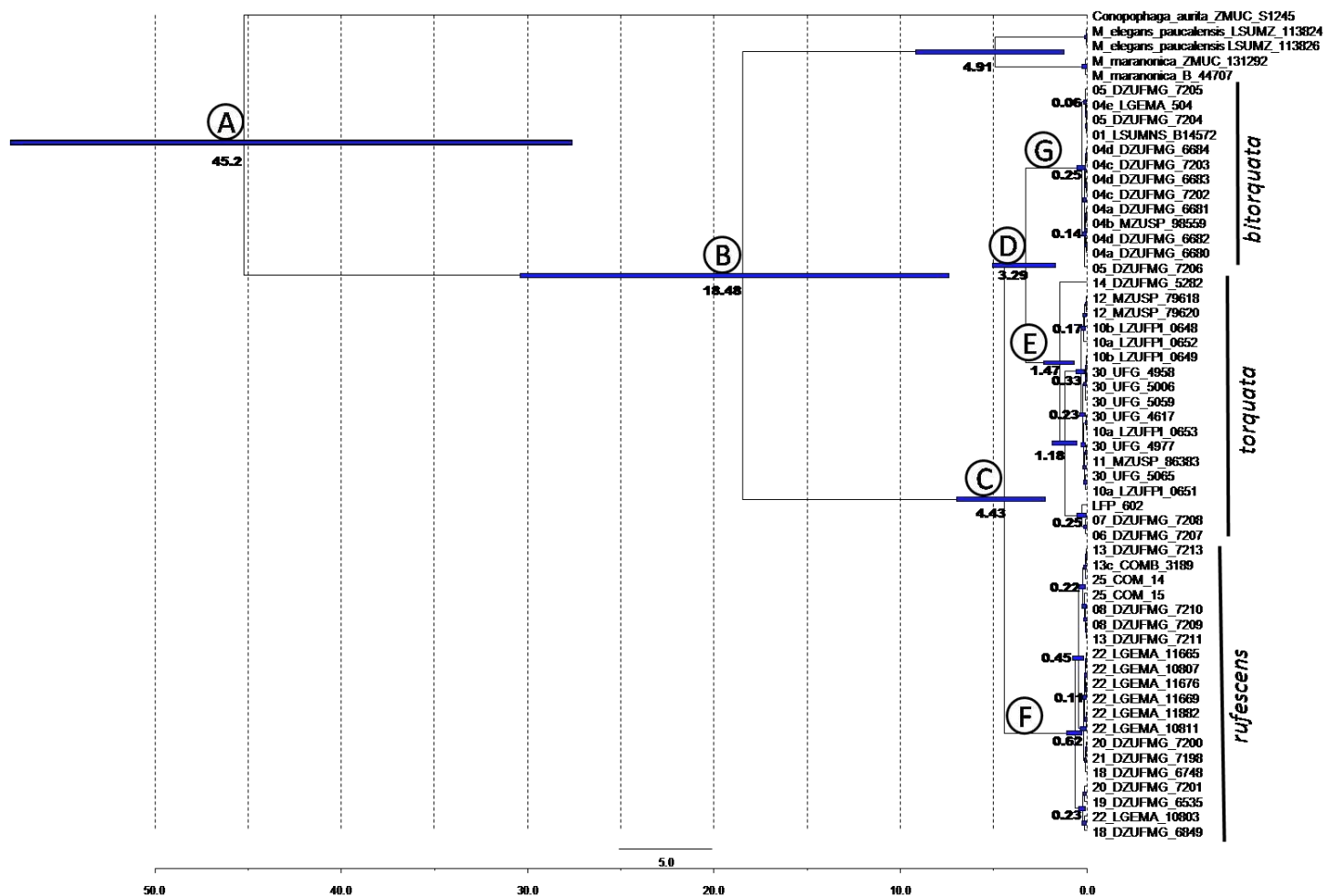


Figura 19. Árvore bayesiana com tempos de divergências e relações filogenéticas de *Melanopareia* spp. obtida para o gene ND2 com o programa BEAST e calibração com relógio molecular 2.0% Myr-1 para o mtDNA conforme Weir & Schluter (2008). As barras azuis representam o tempo de divergência com intervalo de confiança de 95%. Os números iniciais da identificação das amostras indicam a localidade conforme numeração do mapa da Figura 17.

Diversidade genética e estrutura filogeográfica

Foram encontrados 28 haplótipos a partir de 117 substituições em 112 sítios polimórficos. A diversidade genética para o complexo *M. torquata* como um todo foi de $0,350 \pm 0,172$ (Tabela 13).

A rede de haplótipos indicou três agrupamentos principais (Figura 20) com grandes divergências entre si, havendo a formação de subgrupos em dois dos três *clusters*. Os haplótipos mais frequentes foram H2 (n = 8) e H24 (n = 5), sendo que cada um deles foi observado em apenas um dos municípios amostrados: Vila Bela da Santíssima Trindade - MT e Itirapina - SP, respectivamente, que correspondem também às localidades com maior amostragem (23,5% e 13,7% de todas as amostras, respectivamente).

A divisão dos indivíduos dentro dos limites das subespécies geográficas (conforme grupos geográfico-genéticos) apresentou ϕ_{ST} de 89,31%, indicando boa estruturação da diversidade genética. Não há compartilhamento de haplótipos entre as subespécies e os valores não são significativos quanto à expansão populacional pelos resultados de neutralidade seletiva, para nenhuma das três subespécies.

Os cálculos do AMOVA com base nos grupos inferidos a partir da estrutura da rede de haplótipos indicam alta estruturação genética formando três subgrupos em cada um dos três clados nomeados (*M. bitorquata*, *M. t. torquata* e *M. t. rufescens*) com ϕ_{ST} igual a 87,68%, 75,24% e 55,71%, respectivamente. Foi encontrada estruturação similar através da simulação com modelo espacial para o qual *M. bitorquata* se estrutura em duas populações com ϕ_{ST} de 19,01% (Figura 21); *M. t. torquata* em três populações com ϕ_{ST} de 70,68% (Figura 22) e *M. t. rufescens* também em três populações com ϕ_{ST} de 43,75% (Figura 23). Nesta simulação verifica-se valor significativo para expansão populacional para o grupo de *M. t. rufescens* de SP, pelo teste de neutralidade seletiva Tajima D (-1,55311; P:0,03300) (Tabela 13).

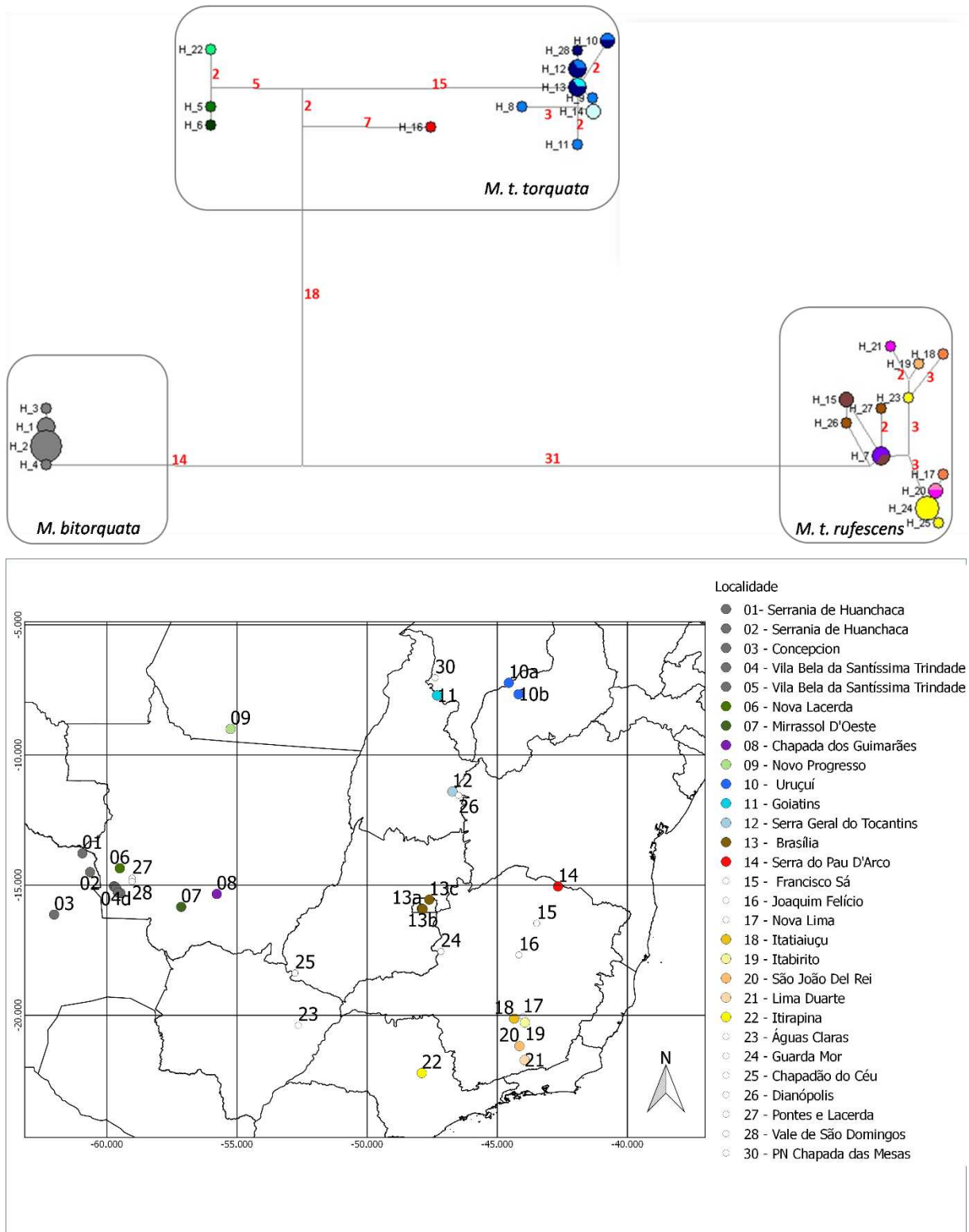


Figura 20. Representação da rede de haplótipos baseada em 804 pb de ND2 do complexo *Melanopareia torquata*. Os números em vermelho indicam a quantidade de substituições entre os haplótipos. As cores representam os haplótipos e o mapa indica o local de cada amostra.

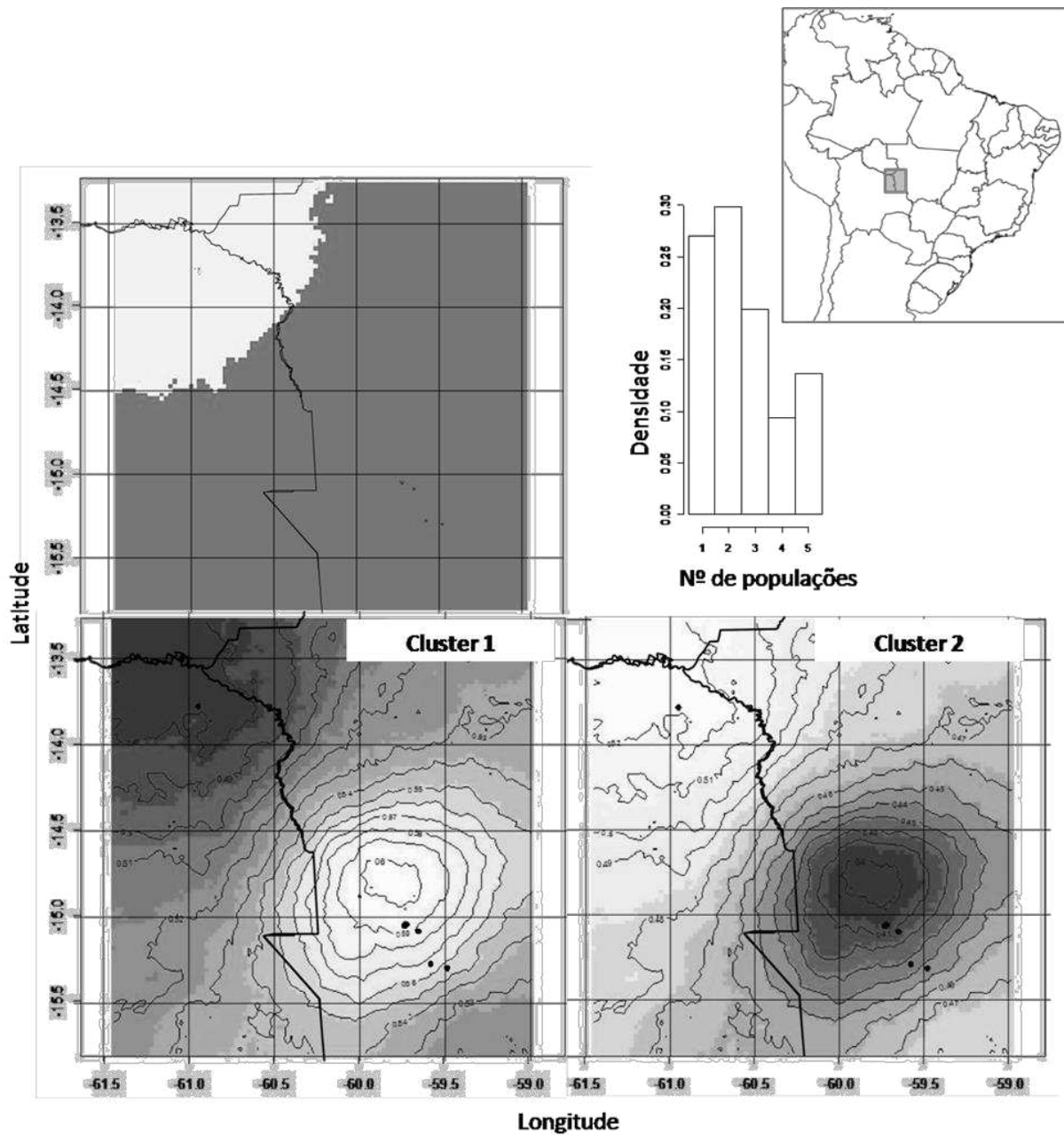


Figura 21. Divisão das localidades das amostras de *M. bitorquata* em duas populações pelo modelo espacial correlacionado à frequência de haplótipos. Figuras na posição inferior mostram a probabilidade dos agrupamentos pertencerem a uma mesma população, sendo a maior probabilidade representada com a cor branca, e o cinza escuro, indica a menor probabilidade. O gráfico de barras representa o número de populações mais prováveis depois da simulação MCMC. As amostras são representadas pelos pontos pretos nos gráficos.

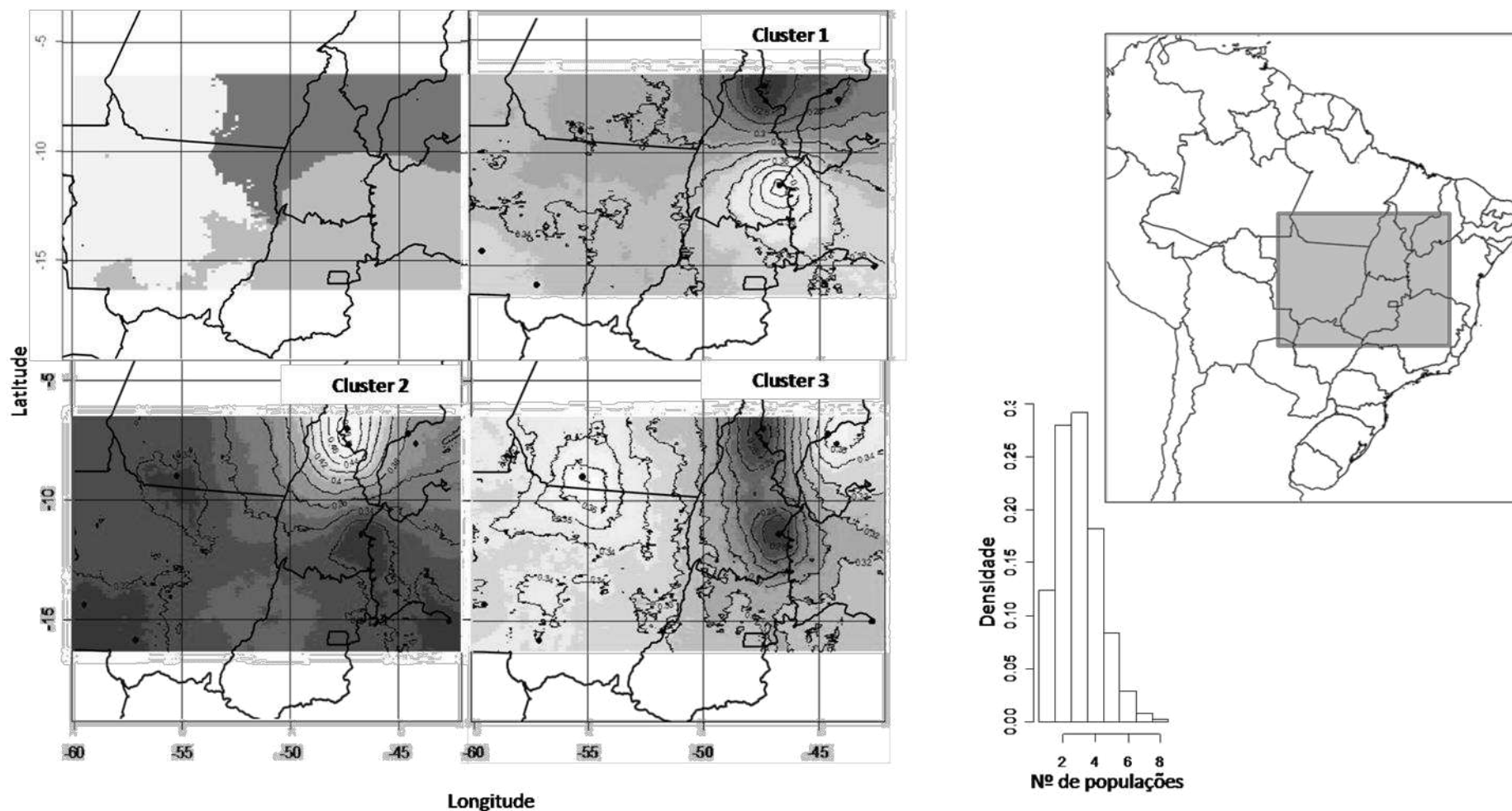


Figura 22. Divisão das localidades das amostras de *M. t. torquata* em três populações pelo modelo espacial correlacionado à frequência de haplótipos. Figuras na posição inferior e superior à direita, mostram a probabilidade dos agrupamentos pertencerem a uma mesma população, sendo a maior probabilidade representada com a cor branca até o cinza escuro, que indica a menor probabilidade. O gráfico de barras representa o número de populações mais prováveis depois da simulação MCMC. As amostras são representadas pelos pontos pretos nos gráficos.

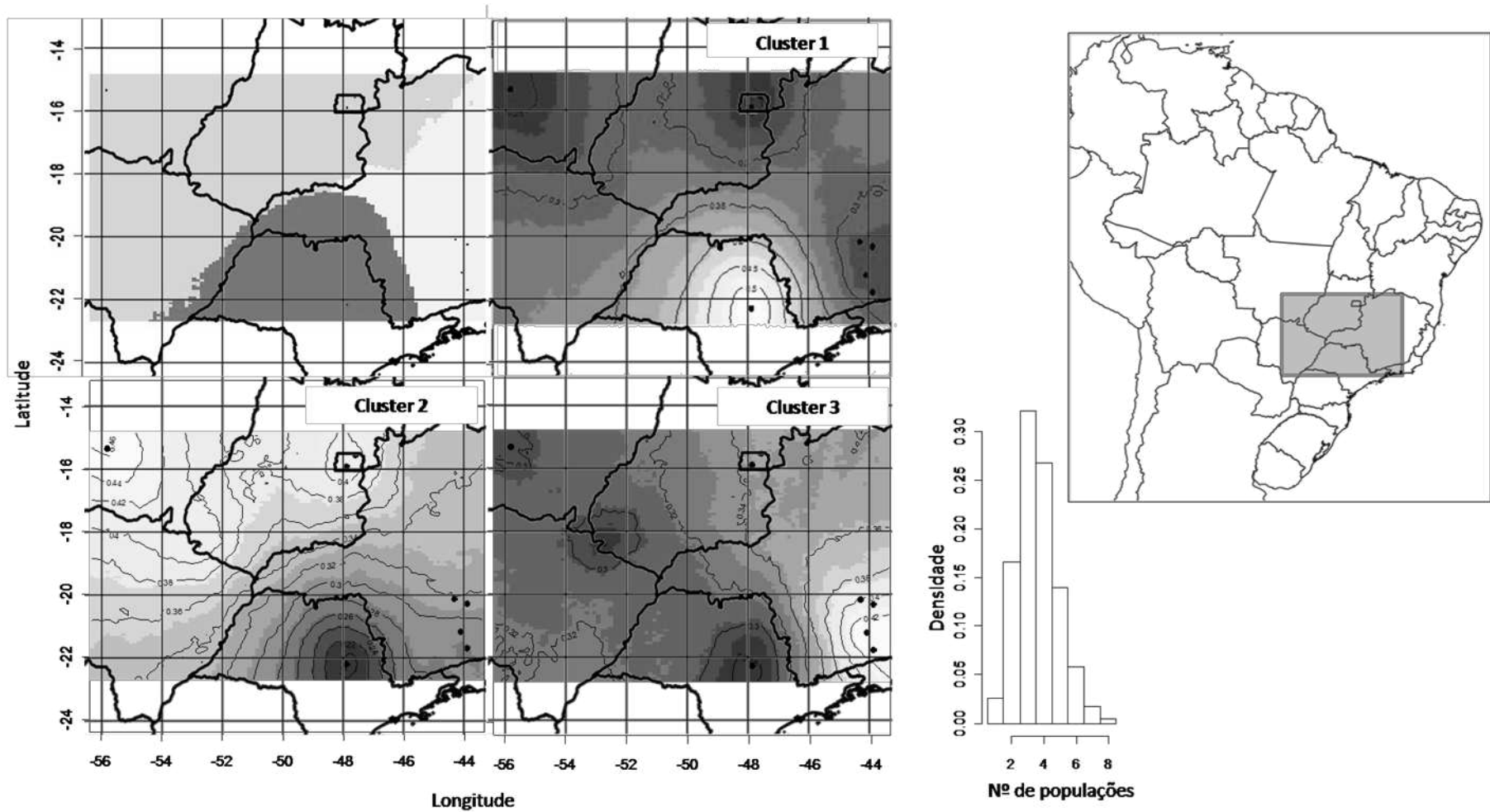


Figura 23. Divisão das localidades das amostras de *M. t. rufescens* em três populações pelo modelo espacial correlacionado à frequência de haplótipos. Figuras na posição inferior e superior à direita, mostram a probabilidade dos agrupamentos pertencerem a uma mesma população, sendo a maior probabilidade representada com a cor branca até o cinza escuro, que indica a menor probabilidade. O gráfico de barras representa o número de populações mais prováveis depois da simulação MCMC. As amostras são representadas pelos pontos pretos nos gráficos.

Tabela 13. Índice de diversidade e estatísticas-F e teste de neutralidade seletiva (D de Tajima e Fs de Fu). N: número de indivíduos; H: número de haplótipos; h: diversidade haplotípica; k: número médio de diferenças nucleotídicas; π : diversidade nucleotídica; S: número de sítios polimórficos; ts: número de transições; tv: número de transversões; ϕ ST: índice populacional específico.

| Grupos | N | Índices de Diversidade | | | | | ts | tv | ϕ ST | Testes de Neutralidade | |
|--|----|------------------------|---------------|-----------------|---------------|----|----|----|-----------|------------------------|-----------------------|
| | | H | h | k | π | S | | | | D | Fu's Fs |
| Táxon - ϕST : 0,89308 | | | | | | | | | | | |
| <i>M. bitorquata</i> | 13 | 4 | 0,603 ± 0,130 | 0,769 ± 0,600 | 0,007 ± 0,006 | 3 | 3 | 0 | 0,89866 | -0,64598 (P: 0,25300) | -1,07932 (P: 0,09900) |
| <i>M. t. torquata</i> | 18 | 12 | 0,947 ± 0,033 | 10,850 ± 5,178 | 0,097 ± 0,052 | 46 | 41 | 5 | 0,88779 | -0,77473 (P: 0,22900) | -0,45962 (P: 0,42000) |
| <i>M. t. rufescens</i> | 20 | 12 | 0,921 ± 0,042 | 4,837 ± 2,463 | 0,043 ± 0,025 | 19 | 17 | 2 | 0,89423 | -0,36627 (P: 0,39100) | -2,81622 (P: 0,08600) |
| Geneland <i>M. bitorquata</i> - ϕST : 0,19008 | | | | | | | | | | | |
| <i>cluster 1</i> | 12 | 4 | 0,561 ± 0,154 | 0,742 ± 0,589 | 0,247 ± 0,221 | 3 | 3 | 0 | 0,15352 | -0,82879 (P: 0,17500) | -1,25599 (P: 0,07900) |
| <i>cluster 2</i> | 1 | 1 | 1,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0 | 0 | 0 | 0,62879 | N.A. | N.A. |
| Geneland <i>M. t. torquata</i> - ϕST : 0,70679 | | | | | | | | | | | |
| <i>cluster 1</i> | 3 | 2 | 0,667 ± 0,314 | 17,333 ± 10,711 | 0,377 ± 0,290 | 26 | 23 | 3 | 0,58240 | -0,00000 (P: 0,07900) | 5,17175 (P: 0,97300) |
| <i>cluster 2</i> | 12 | 7 | 0,894 ± 0,063 | 2,863 ± 1,619 | 0,062 ± 0,040 | 12 | 11 | 1 | 0,72889 | -1,17351 (P: 0,12600) | -1,49213 (P: 0,15500) |
| <i>cluster 3</i> | 3 | 3 | 1,000 ± 0,272 | 2,667 ± 1,919 | 0,058 ± 0,052 | 4 | 3 | 1 | 0,74279 | -0,00000 (P: 0,81000) | -0,34093 (P: 0,17500) |
| Geneland <i>M. t. rufescens</i> - ϕST : 0,43753 | | | | | | | | | | | |
| <i>cluster 1</i> | 7 | 3 | 0,524 ± 0,209 | 2,000 ± 1,276 | 0,105 ± 0,077 | 7 | 7 | 0 | 0,46764 | -1,55311 (P: 0,03300) | 1,32063 (P: 0,78100) |
| <i>cluster 2</i> | 7 | 4 | 0,810 ± 0,130 | 1,429 ± 0,985 | 0,075 ± 0,059 | 4 | 4 | 0 | 0,48320 | -0,59756 (P: 0,31700) | -0,77979 (P: 0,16700) |
| <i>cluster 3</i> | 6 | 5 | 0,933 ± 0,122 | 6,533 ± 3,600 | 0,344 ± 0,219 | 13 | 11 | 2 | 0,34911 | 0,90194 (P: 0,77900) | 0,10795 (P: 0,41900) |
| Network <i>M. bitorquata</i> - ϕST : 0,55705 | | | | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | | |
|--|-----------|-----------|----------------------|------------------------|----------------------|------------|------------|-----------|---------|-----------------------------|-----------------------------|
| <i>b1</i> | 1 | 1 | 1,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0 | 0 | 0 | 0,68792 | N.A. | N.A. |
| <i>b2</i> | 8 | 1 | 0,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0 | 0 | 0 | 0,68792 | N.A. | N.A. |
| <i>b3</i> | 4 | 3 | 0,833 ± 0,222 | 1,500 ± 1,121 | 0,500 ± 0,446 | 3 | 0 | 3 | 0,26258 | -0,75445 (P: 0,13600) | -0,28768 (P: 0,22100) |
| Network <i>M. t. torquata</i> - φST : 0,87676 | | | | | | | | | | | |
| <i>t1</i> | 3 | 3 | 1,000 ± 0,272 | 2,667 ± 1,919 | 0,058 ± 0,052 | 4 | 3 | 1 | 0,88668 | -0,00000 (P: 0,85600) | -0,34093 (P: 0,12700) |
| <i>t2</i> | 14 | 8 | 0,912 ± 0,049 | 2,934 ± 1,634 | 0,0638 ± 0,040 | 13 | 12 | 1 | 0,87194 | -1,13419 (P: 0,11500) | -2,00672 (P: 0,10000) |
| <i>t3</i> | 1 | 1 | 1,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0,000 ± 0,000 | 0 | 0 | 0 | 0,91436 | N.A. | N.A. |
| Network <i>M. t. rufescens</i> -φST : 0,75240 | | | | | | | | | | | |
| <i>r1</i> | 7 | 4 | 0,810 ± 0,130 | 1,429 ± 0,985 | 0,075 ± 0,059 | 4 | 4 | 0 | 0,75619 | -0,59756 (P: 0,34100) | -0,77979 (P: 0,16200) |
| <i>r2</i> | 4 | 4 | 1,000 ± 0,179 | 3,667 ± 2,333 | 0,192 ± 0,147 | 7 | 5 | 2 | 0,71233 | -0,38921 (P: 0,47700) | -0,94634 (P: 0,12000) |
| <i>r3</i> | 9 | 4 | 0,694 ± 0,147 | 0,944 ± 0,710 | 0,050 ± 0,042 | 2 | 1 | 3 | 0,76726 | -0,55157 (P: 0,32800) | -1,15682 (P: 0,07000) |
| Total | 51 | 28 | 0,958 ± 0,015 | 39,237 ± 17.330 | 0,350 ± 0,172 | 112 | 105 | 11 | | 2,04988 (P: 0,91200) | 3,02814 (P: 0,95900) |

DISCUSSÃO

Variação morfológica

O presente estudo corroborou a presença de um evidente dimorfismo sexual de plumagem, com os machos apresentando máscara facial completamente negra, enquanto as fêmeas apresentam-na em tons desbotados e fuliginosos, conforme descrito por Wied (1831) sendo essa uma característica aplicável para sexagem em campo e nos espécimes depositados em museu sem identificação do sexo para as subespécies de *M. torquata*. Em *M. t. rufescens*, especialmente no grupo do sul de MG e SP, verificou-se ainda, outros caracteres de dimorfismo, como o PPBA (marrom e creme nas fêmeas, enegrecido com manchas brancas nos machos) e a presença e extensão da MBI (menos extenso ou ausente nas fêmeas), corroborando os estudos de Lopes & Gonzaga (2016).

Kanegae *et al.* (2010) relacionaram a presença da MBI ao comportamento territorial de *M. torquata*, concluindo que machos com maior MBI eram também mais agressivos. É possível, portanto, que as variações na manifestação desta característica entre machos e fêmeas possa estar relacionada à seleção sexual, onde machos com mancha mais extensa ou mais velhos, têm maior sucesso reprodutivo que os demais, tal como ocorre em *Thamnophilidae* (Zimmer *et al.* 1997; Zimmer 1999; Hau *et al.* 2004) e em outros grupos. *Passer domesticus*, por exemplo, apresenta em relação à máscara facial um padrão semelhante, onde machos mais velhos, apresentam máscara mais extensa, sendo um mecanismo indicador da idade para a escolha da fêmea (Nakagawa & Burke 2008). Apesar disso, foi verificado uma extensa MBI em um indivíduo não sexado (COMB 3189) cuja plumagem retia algumas supostas características juvenis, tais como presença de estrias longitudinais marrom-muito-pálidas (10YR 8/2) na porção central de algumas penas da nuca (veja Lopes & Gonzaga 2016 para uma breve descrição dos juvenis da espécie), fato que merece maior estudo, uma vez que os padrões de sucessão de plumagem ainda não foram estudados para esta espécie. Além dos fatores etários, artefatos causados durante a preparação das peles (*e.g.* perda de penas na região avaliada, estilo de preparação) podem ter contribuído com as variações na manifestação dos padrões de dimorfismo identificados.

A extensa e complexa variação geográfica nos padrões de coloração de plumagem exibida por *M. torquata* impossibilita a diagnose das suas unidades evolutivas apontadas pelas análises moleculares, ao passo que a diagnose de *M. bitorquata* é facilmente alcançada tendo como base caracteres de plumagem, conforme também constatado por Lopes & Gonzaga

(2016).

Embora os dados genéticos demonstrem clara delimitação entre os três taxa aqui estudados, há grande sobreposição das variáveis morfométricas entre eles. Uma variação clinal de tamanho, já sugerida por Lopes & Gonzaga (2016), foi em parte confirmada pela correlação do tamanho da cauda com a latitude. Também foi observada uma aparente clina na coloração de plumagem, que varia de forma distinta em cada caractere avaliado (píleo, rêmiges, retrizes e na presença de escamação no dorso) e dentro de cada um dos taxa.

Dessa maneira, não foi possível a partir das técnicas aqui utilizadas delimitar com base na morfologia as subespécies atualmente incluídas em *M. torquata*, ou mesmo das unidades evolutivas indicadas pelos resultados moleculares. A diagnose possível em *M. bitorquata* pode evidenciar uma tendência da plumagem em evoluir rapidamente (Hackett & Rosemberg 1990; Burns 1998; Loughheed *et al.* 2000), demonstrando que os caracteres de plumagem, neste caso, apresentam taxas de evolução diferentes das observadas nos marcadores moleculares utilizados, sendo, portanto, homoplásticos e inapropriados para inferências filogenéticas (Chu 1998).

Variação vocal

A vocalização mais comum em *M. torquata* e *M. bitorquata* é o canto, percebido auditivamente como uma sequência monossilábica, de longo alcance e emitida espaçadamente em séries (Sick 1997) de número variável de notas. É descrita por Gwynne *et al.* (2010) como ‘uma série monótona de notas “ti” cortantes, mas melódicas’. O chamado de alerta é caracterizado como um ‘pirrr’ discreto, emitido em pares, normalmente em resposta ao canto típico do parceiro (Kanegae *et al.* 2010), ou em proximidade do ninho, durante a alimentação do ninhego (como na gravação WA1565122) ou de juvenis (Lopes *et al.* 2013). A vocalização denominada, neste estudo, como chamado curto, não conta com descrição em estudos anteriores, e o contexto de sua emissão não foi estabelecido, permanecendo para ser investigado.

Os Suboscines, em geral, apresentam vocalizações bem conservadas ao longo de sua distribuição (*e.g.* Kroodsma 1984), com algumas poucas exceções (Kroodsma *et al.* 2013). Isso foi observado no complexo de taxa aqui estudado que apresenta padrão geral de canto com pouca variação, ainda que se trate de três taxa bem definidos, pela abordagem molecular, com grande distância entre si. A análise de agrupamento UPGMA apontou maior divergência entre cantos de um mesmo indivíduo que entre grupos, pelo que se entende que um estudo

com maior número de gravações (especialmente para *M. t. torquata*, para o qual este estudo contou apenas com poucas vozes), obtidas através de métodos (*e.g.* sem o uso de *playback*) e qualidade padronizados, com registro do contexto de sua emissão, podem ser importantes para a eliminação de potenciais vieses e para o reconhecimento de homologia entre as vocalizações e a fim de relacionar as variações individuais e aquelas que podem caracterizar os taxa.

Além disso, as condições de obtenção e digitalização dos áudios podem influenciar vários aspectos destas análises, como a influência dos equipamentos na representação da estrutura harmônica das notas, como é o caso da parábola (utilizada no registro de áudio do indivíduo do Vale do Mucugê - BA, apresentado na Figura 12E). Ainda, foi observado que os áudios digitalizados em MP3 perdem as maiores frequências, o que foi contornado com a análise no harmônico fundamental. Portanto, com o material disponível para análise vocal, não é possível identificar os limites dos taxa, não tendo sido, portanto, essa técnica eficaz em diagnosticar unidades evolutivas ou correlacionada à reconstrução do processo evolutivo da espécie (Raposo & Hofling 2003).

Ao contrário do que ocorre na morfometria, as variações nos caracteres de vocalização têm alguma correlação com a longitude, sendo que, somente maior frequência, tem correlação também com a latitude. Analisando as relações filogenéticas do grupo, pode-se atribuir as similaridades entre algumas variáveis temporais do canto de *M. bitorquata* (grupo 1) e *M. t. torquata* (grupo 6 - Pará e sudoeste do MT) à divergência relativamente mais recente e à proximidade entre os grupos. Apesar disso, houve grande sobreposição de médias entre as variáveis estudadas.

Tratamento taxonômico

A revisão mais recente realizada por Lopes & Gonzaga (2016) em *M. torquata* dividiu o grupo em duas espécies com base em caracteres morfológicos, não foi plenamente corroborado pelas análises moleculares através da topologia do gene ND2, que apresenta a separação entre *M. t. torquata* e *M. bitorquata* com um suporte médio (0,74) e datação de 2,87 a 3,29 milhões de anos e revelaram um inesperado grau de divergência genética entre as duas subespécies de *M. torquata*, que não encontra correspondência na diferenciação morfológica e vocal observada. Dessa maneira, as análises moleculares aqui conduzidas revelaram que o tratamento taxonômico de *M. torquata* como espécie politípica, incluindo o táxon *rufescens* como subespécie, não é o mais acertado, considerando o critério de monofilia do conceito filogenético de espécies (McKittrick & Zink 1988) empregado neste estudo, pois ele resulta no

reconhecimento de uma espécie parafilética, tendo em vista que *M. t. torquata* é táxon irmão de *M. bitorquata*, e não de *M. t. rufescens*. Portanto, entende-se que *M. t. torquata* e *M. t. rufescens* devem ser elevadas aos *status* de espécies independentes, ainda que a morfologia e a bioacústica, ao menos a partir das técnicas aqui utilizadas, não sejam capazes de prover uma diagnose adequada e, conseqüentemente, de delimitar de maneira acurada a distribuição geográfica das espécies, o que as caracteriza como espécies morfologicamente e vocalmente crípticas.

A proposta de reconhecimento de espécies plenas sem diagnose morfológica e vocal não é uma prática comum em ornitologia e, mesmo tendo o apoio de modernas análises moleculares e reconstruções filogenéticas, certamente será objeto de críticas pelos taxonomistas mais ortodoxos. Por outro lado, o reconhecimento de subespécies com diagnose meramente morfológica falha e com limites de distribuição obscuros, tem sido prática recorrente em ornitologia ao longo de décadas (Zink 2004; Remsen 2010). Portanto, com o auxílio das modernas técnicas moleculares, que têm revelado uma surpreendente biodiversidade críptica em aves, é chegado o momento de se rever o paradigma taxonômico vigente, reconhecendo a complexidade dos processos evolutivos e biogeográficos, que por vezes não encontram eco na diferenciação morfológica e vocal (Olsson *et al.* 2005).

Evolução e diversificação dos Melanopareiidae

As análises aqui conduzidas confirmam a família Melanopareiidae como um grupo monofilético, tanto para o gene Cytb, quando para ND2. A árvore bayesiana para o gene Cytb aponta *M. elegans* e *M. maranonica* como espécies irmãs, e *M. maximiliani* como irmã de *M. torquata*/*M. bitorquata*. A topologia do gene ND2 também apresenta *M. elegans* como irmã de *M. maranonica* com forte suporte, sendo o clado composto por estas duas espécies irmão do clado que inclui *M. bitorquata* e *M. torquata*.

Os três taxa estudados apresentam alta diversidade genética encontrada, estando separados por um grande número de mutações, e com grande estruturação geográfica para algumas populações de cada linhagem, embora a delimitação pelos caracteres morfológicos e vocais não indiquem os mesmos agrupamentos. Cada um desses taxa ainda abriga unidades evolutivas bem suportadas pelas análises bayesianas para o gene ND2, e estruturadas pela rede haplotípica em três populações no ramo de *M. t. torquata* e de pelo menos outras três em *M. t. rufescens*.

A divergência inicial que originou o gênero *Melanopareia*, no Mioceno Inferior a Médio (há cerca de 16,8 Ma), quando o continente sul-americano passava pela expansão das áreas sazonalmente secas da diagonal de formações abertas, iniciada no Oligoceno-Mioceno, que favoreceu à diversificação das espécies melhor adaptadas a estes ambientes (Fiaschi *et al.* 2016). Além disso, a divergência entre o complexo *M. torquata* e as espécies do ocidente do continente (*M. elegans/M. maranonica*) corresponde ao momento em que a região do Chaco sofria o isolamento de grandes áreas pelas inundações causadas pelas introgressões marinhas no Mioceno Médio e Tardio (Ruskin *et al.* 2011) e também pelos sistemas lacustre-pluviais, como o Sistema Pebas e Acre, que ocasionaram disjunção de populações dos Andes e da Amazônia Oriental. No início do Plioceno (~3,96 Ma), durante o soergimento do platô do Brasil central (Uba *et al.* 2006), a partir das populações ancestrais do complexo *M. torquata* originou-se o clado de *M. t. rufescens* e outro que daria origem, ainda no final do Plioceno (~2,87 Ma) às linhagens ancestrais de *M. t. torquata* e *M. bitorquata*, quando a expansão das áreas abertas e o aumento da frequência do fogo (Beerling & Osborne 2006) podem ter promovido a diferenciação entre um grupo que se expandiu pelo Cerrado e outro que ficou restrito aos Campos de Muruduns do extremo oeste de sua distribuição, formando o clado de *M. bitorquata*. A origem e diversificação dos clados deste complexo, há cerca de 4 Ma, corresponde também à época de estabelecimento, expansão e diversificação de linhagens das plantas com mecanismo fotossintético C4, uma vez que estas estão também associadas à origem dos biomas savânicos como elementos dominantes das formações campestres (Fiaschi *et al.* 2016). A partir do Pleistoceno, houve divergência, dentro do clado *M. t. torquata* surgindo o grupo do norte de MG e, em outro ramo, o clado atualmente distribuído por MA, PI, TO e o grupo amazônico (PA e MT), sendo que estes dois grupos divergiram nos últimos 1,07 Ma. Em *M. t. rufescens* é possível identificar alguns grupos que se diversificaram há 550 mil anos. Ainda, a diversificação das linhagens atuais de *M. bitorquata* se deu há cerca de 250 mil anos atrás.

O compartilhamento de haplótipos observado apenas nas populações geograficamente próximas para cada grupo é um indício de fluxo gênico histórico no Pleistoceno, em *M. bitorquata* entre as populações da Bolívia e de Vila Bela da Santíssima Trindade; em *M. t. torquata* entre as populações do MA, PI, TO; e em *M. t. rufescens* nas populações do sudeste do Brasil. Assim, é plausível propor que a estrutura genética de muitas populações, ou mesmo o fluxo gênico entre algumas delas, seja resultante da transição em algumas áreas de ambientes de áreas abertas para áreas florestais (e seus possíveis refúgios para populações

locais) que ocorreram de forma cíclica durante o período do Pleistoceno na América do Sul (Werneck *et al.* 2012, 2015).

Conclusões e Perspectivas

Este estudo ressalta a importância da utilização de múltiplas abordagens taxonômicas, neste caso vocais, morfológicas e moleculares. As divergências entre os resultados obtidos por meio das abordagens utilizadas neste estudo denotam a complexidade e dificuldade inerentes a qualquer proposta de delimitação de espécies na América do Sul com cenários biogeográficos e evolutivos sabidamente complexos.

A sexagem com base em caráter de plumagem (máscara facial) para os indivíduos de *M. torquata* corroborado nesse estudo, tende a operacionalizar essa atividade nos trabalhos em campo e em museus.

As análises de diversificação de Melanopareiidae, realizadas neste trabalho, provêm um cenário para evolução dos ambientes secos e abertos da América do Sul, com padrões temporais e espaciais que tem potencial de refletir a história evolutiva influenciada por vários eventos independentes como o soergimento dos Andes, as introgressões marinhas e o estabelecimento da vegetação dominante destes ambientes.

Estão sendo produzidas ainda sequências de outros marcadores (ODC, Myo, G3PDH e BF7), cujas tentativas não foram bem-sucedidas para todos os taxa em estudo até a data de conclusão deste trabalho. A geração e análise destas sequências auxiliarão na compreensão das relações entre as populações de *M. torquata*. Além disso, ainda há sequências de *M. maximiliani* e *M. torquata* a serem incluídas na topologia do gene ND2 e Cytb.

Dados de morfologia foram coletados também para as demais espécies do gênero e serão aplicados em estudos taxonômicos futuros com todos os grupos de Melanopareiidae, com o potencial de servir como modelo para compreensão da história evolutiva dos ambientes abertos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Avice, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bandelt, H. J.; Forster, P. & Röhl, A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16:37-48.

- Beerling, D. J. & Osborne, C. P. 2006. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12:2023-2031.
- Bibby, C.; Jones, M. & Marsden, S. 1998. *Expedition Field Techniques Bird Surveys*. Expedition Advisory Centre, London.
- BirdLife International and NatureServe. 2015. Bird species distribution maps of the world. BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.
- Bornschein, M. R.; Maurício, G. N.; Belmonte-Lopes, R.; Mata, H. & Bonatto, S. L. 2007. Diamantina Tapaculo, a new *Scytalopus* endemic to the Chapada Diamantina, northeastern Brazil (Passeriformes: Rhinocryptidae). *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15:151-174.
- Burns, K. J. 1998. Molecular phylogenetics of the genus *Piranga*: implications for biogeography and the evolution of morphological and behavior. *The Auk*, 115:621-634.
- Bush, M. B. & Silman, M. R. 2004. Observations on Late Pleistocene cooling and precipitation in the lowland Neotropics. *Journal of Quaternary Science*, 19:677-684.
- Chu, P. C. 1998. A phylogeny of the gulls (Aves: Larine) inferred from osteological and integumentary characters. *Cladistics*, 14:1-43.
- Dickinson, E. C. & Christidis, L. 2014. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World, 4th ed., vol. 2, Passerines*. Aves Press, Eastbourne, 752 pp.
- d'Orbigny, A. 1835-1847. *Voyage dans l'Amérique Méridionale, vol. 4, pt. 3, Oiseaux*. P. Bertrand, Paris, França.
- Drummond, A. J.; Suchard, M. A.; Xie, D. & Rambaut. A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29:1969-1973.
- Eck, S.; Fiebig, J.; Fiedler, W.; Heynen, I.; Nicolai, B.; Töpfer, T.; van den Elzen, R.; Winkler, R. & Woog, F. 2011. *Measuring birds*. Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, Minden, 118 pp.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32:1792-1797.
- Excoffier, L.; Laval, G. & Schneider, S. 2005. Arlequin Ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 1:47-50.
- Excoffier, L.; Smouse, P. E. & Quattro, J. M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, 131:479-491.

- Faria, L. P.; Carrara, L. A. & Rodrigues, M. 2007. Dimorfismo sexual de tamanho no furacão *Hylocryptus rectirostris* (Wied) (Aves, Furnariidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 24:207-212.
- Fiaschi, P.; Pirani, J. R.; Heiden, G. & Antonelli, A. 2016. Biogeografia da Flora da América do Sul. Pp. 215-226. In: Claudio J.B. de Carvalho & Eduardo A.B. Almeida. (Org.). *Biogeografia da América do Sul: análise de tempo, espaço e forma*. 2 ed. Rio de Janeiro: Roca.
- Guillot, G. 2008. Inference of structure in subdivided populations at low levels of genetic differentiation. The correlated allele frequencies model revisited. *Bioinformatics*, 24:2222-2228.
- Guillot, G.; Estoup, A.; Mortier, F. & Cosson, J. F. 2005 a. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics*, 170:1261-1280.
- Guillot, G.; Mortier, F. & Estoup, A. 2005 b. Geneland: A program for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes*, 5:712-715.
- Guillot, G.; Santos, F. & Estoup, A. 2008. Analysing georeferenced population genetics data with Geneland: a new algorithm to deal with null alleles and a friendly graphical user interface. *Bioinformatics*, 24:1406-1407.
- Gwynne, J. A.; Ridgely, R. S.; Tudor, G. & Argel, M. 2010. *Aves do Brasil: Pantanal & Cerrado*. Editora Horizonte, São Paulo, 322p.
- Hackett, S. J. & Rosenberg, K. V. 1990. Comparison of phenotypic and genetic differentiation in South American antwrens (Formicariidae). *The Auk*, 107:473-489.
- Hammer, Ø. 2014. *PAST PAleontological STatistics Version 3.04, Reference Manual*. Oslo: Øyvind Hammer, Natural History Museum, University of Oslo.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: PAleontological STatistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:1-9.
- Hau, M.; Stoddard, S. T. & Soma, K. K. 2004. Territorial aggression and hormones during the non-breeding season in a tropical bird. *Hormones and Behavior*, 45:40-49.
- Hellmayr, C. E. 1908. An account of the birds collected by Mons. G. A. Baer in the state of Goyaz, Brazil. *Novitates Zoologicae*, 15:13-102.
- Hellmayr, C. E. 1924. Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands in Field Museum of Natural History, part III, Pteroptochidae, Conopophagidae and Formicariidae. *Field Museum of Natural History Publications, Zoological Series*, 13:1-369.
- Hickerson, M. J.; Carstens, B. C.; Cavender-Bares, J.; Crandall, K. A.; Grahan, C. H.; Johnson, J. B.; Rissler, L.; Victoriano, P. F. & Yoder, A. D. 2010. Phylogeography's past,

- present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54:291-301.
- Isler, M. L.; Isler, P. R. & Whitney, B. M. 1988. Use of vocalization to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *The Auk*, 115:577-590.
- Kanegae, M. F.; Telles, M.; Lucena, S. A. & Motta-Junior, J. C. 2010. Behavioural and morphological observations of the Collared Crescentchest (*Melanopareia torquata*) in a Cerrado area of south-eastern Brazil. *Emu*, 110:142-145.
- Kocher, T. D.; Thomas, W. K.; Meyer, A.; Edwards, S. V.; Paabo, S.; Villablanca, F. X. & Wilson, A. C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86:6196-6200.
- Krabbe, N. K. & Schulenberg, T. S. 2016. Tapaculos (*Rhynchocryptidae*). 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/56987>. Acesso em 10 de julho de 2016.
- Kroodsma, D. E. 1984. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. *The Auk*, 101:13-24.
- Kroodsma, D. E.; Hamilton, D.; Sánchez, J. E.; Byers, B. E.; Fandiño-Mariño, H.; Stemple, D. W.; Trainer, J. M. & Powell, G. V. N. 2013. Behavioral evidence for song learning in the suboscine bellbirds (*Procnias* spp.; Cotingidae). *The Wilson Journal of Ornithology*, 125: 1–14.
- Kushlan, J. A. 1977. Sexual dimorphism in the White Ibis. *The Wilson Bulletin*, 89:92-98.
- Lopes, L. E. & Gonzaga, L. P. *Melanopareia bitorquata* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837) is a distinct species: an appraisal of the morphological variation in the Collared Crescentchest *Melanopareia torquata* (zu Wied-Neuwied, 1831) (Aves: Melanopareidae). *Zootaxa*. No prelo.
- Lopes, L. E.; Peixoto, H. J. C. & Hoffmann, D. 2013. Notas sobre a biologia reprodutiva de aves brasileiras. *Atualidades Ornitológicas On-line*, 171:33-49.
- Lougheed, S. C.; Gibbs, H. L.; Prior, K. A. & Weatherhead, P. J. 2000. A comparison of RAPD versus microsatellite DNA markers in population studies of the massasauga rattlesnake. *Journal of Heredity*, 91:458-463.
- Maurício, G. N.; Belmonte-Lopes, R. Pacheco, J. F. Silveira, L. F.; Whitney, B. M. & Bornschein, M. R. 2014. Taxonomy of “Mouse-colored Tapaculos” (II): an endangered

- new species from the montane Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil (Passeriformes: Rhinocryptidae: *Scytalopus*). *The Auk*, 131:643-659.
- McKittrick, M. E. & Zink, R. M. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor*, 90:1-14.
- Moscicki, M. K.; Hoeschele, M. & Sturdy, C. B. 2010. Note types and coding in parid vocalizations: the *chick-a-dee* call of the Mexican Chickadee *Poecile sclateri*. *Acta Ornithologica*, 45:147-160.
- Moyle, R. G.; Chesser, R. T.; Brumfield, R. T.; Tello, J. G.; Marchese, D. J. & Cracraft, J. 2009. Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics*, 25:1-20.
- Munsell. 2000. *Munsell soil color charts*. Gretag Macbeth, New York, USA, 9 pp.
- Murphy, M. T. 2007. A cautionary tale: cryptical sexual size dimorphism in a socially monogamous passerine. *The Auk*, 124:515-525.
- Nakagawa, S. & Burke, T. 2008. The mask of seniority? A neglected age indicator in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 39:222-225.
- Ohlson, J. I.; Irestedt, M.; Ericson, P. G. & Fjeldså, J. 2013. Phylogeny and classification of the New World suboscines (Aves, Passeriformes). *Zootaxa*, 3613:1-35.
- Olsson, U.; Alström, P.; Ericson, P. G. P. & Sundberg, P. 2005. Non-monophyletic taxa cryptic species - evidence from a molecular phylogeny of leaf-warblers (*Phylloscopus*, Aves). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 36:261-276.
- Oswald, J. A. & Steadman, D. W. 2015. The changing diversity and distribution of dry forest passerine birds in northwestern Peru since the last ice age. *The Auk*, 132:836-862.
- Paynter, R.A., Jr. 1992. *Ornithological gazetteer of Bolivia*, 2nd ed. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, USA, vi + 185 pp.
- Paynter, R.A., Jr. & Traylor, M.A., Jr. 1991. *Ornithological gazetteer of Brazil*, 2 vols. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, USA, vii + 788 pp.
- Prado, C. P. A.; Haddad, C. F. B. & Zamudio; K. R. 2012. Cryptic lineages and Pleistocene population expands in a Brazilian Cerrado frog. *Molecular Ecology*, 21:921-941.
- Raposo, M. A. & Höfling, E. 2003. Overestimation of vocal characters in suboscine taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. *Lundiana*, 4:35-42.
- Remsen, J. V. 2010. Subspecies as a meaningful taxonomic rank in avian classification. *Ornithological Monographs*, 67: 62-78.
- Ridgely, R. S. & Tudor, G. 1994. *The birds of South America, vol 2, the suboscine passerines*. University of Texas Press, Austin, E.U.A.

- Rising, J. D. & Somers, K. M. 1989. The measurement of overall body size in birds. *The Auk*, 106:666–674.
- Ronquist, F.; Teslenko, M.; Van Der Mark, P.; Ayres, D. L.; Darling, A.; Höhna, S.; Larget, B.; Liu, L.; Suchard, M. A. & Huelsenbeck, J. P. 2011. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61:539-542
- Rozas, J., Sánchez-Delbarrio, J.C., Messeguer, X. & Rozas, R. 2003. DnaSP, DNA polymorphism analysis by the coalescent and other methods. *Bioinformatics*, 19: 2496-2497.
- Rull, V. 2006. Quaternary speciation in the Neotropics. *Molecular Ecology*, 15:4257-4259.
- Ruskin, B. G.; Dávila, F. M.; Hoke, G. D.; Jordan, T. E.; Astini, R. A. & Alonso, R. 2011. Stable isotope composition of middle Miocene carbonates of the Frontal Cordillera and Sierras Pampeanas: did the Paranaense seaway flood western and central Argentina? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 308:293-303.
- Sambrook, J.; Fritsch, E. F. & Mariatis, T. 1989. *Molecular cloning: a laboratory manual*. CSHL Press, New York, British Museum, London.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia Brasileira*. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil, 862 pp.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, New York, E.U.A., xix + 887 pp.
- Sokal, R. R. 1966. Numerical taxonomy. *Scientific American*, 215:106-116.
- Sorenson, M. D. 2003. Avian mtDNA Primers. <http://people.bu.edu/msoren/Bird.mt.Primers.pdf>
- Tamura, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M. & Kumar, S. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28:2731-2739.
- Uba, C. E.; Heubeck, C. & Hulka, C. 2006. Evolution of the late Cenozoic Chaco foreland basin, Southern Bolivia. *Basin Research*, 18:145-170.
- Weir, J. T. & Schluter, D. 2008. Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, 17:2321-2328.
- Werneck, M.D.S.; Sobral, M.E.G.; Rocha, C.T.V.; Landau, E.C. & Stehmann, J.R. 2011. Distribution and endemism of angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza & Conservação*, 9:188-193.

- Werneck, F. P.; Gamble, T.; Colli, G. R.; Rodrigues, M. T. & Sites, Jr. J.W. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American ‘dry diagonal’: integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 66:3014-34.
- Werneck, F. P.; Leite, R. N.; Geurgas, S. R. & Rodrigues, M. T. 2015. Biogeographic history and cryptic diversity of saxicolous Tropicuridae lizards endemic to the semiarid Caatinga.
- Wenzel, J. W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23:361-381.
- Wied, M., Prinz zu. 1830-1831. *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien, vol. 3*. Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar, Alemanha.
- Zimmer, K. J. 1999. Behavior and vocalizations of the Caura and the Yapacana Antbirds. *The Wilson Bulletin*, 111:195-209.
- Zimmer, J. K.; Whittaker, A. & Stotz, D. F. 1997. Vocalizations, behavior and distribution of the Rio Branco Antbird. *The Wilson Bulletin*, 109:663-678.
- Zink, R. M. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 271:561-564.

Apêndice 1. Espécimes de *Melanopareia* spp. estudados. As iniciais COM e UFG indicam a numeração de campo de espécimes que ainda serão tombados nas coleções da Universidade Federal de Minas Gerais e no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, respectivamente.

Melanopareia torquata

BRASIL. Localidade não especificada (2 indivíduos não sexados - MNRJ 15522, 15523). BAHIA: 30 Km NE da Cabeceira do Rio Arrojado, Correntina (1 não sexado - MNRJ 38940); Área do Francês, Caribe/Cocos (1 não sexado - MZUSP 83287). DISTRITO FEDERAL: Estação Ecológica de Águas Emendadas, Brasília (1 não sexado - COMB 3189); Brasília (1♀ - MNRJ 33124); Fundação Zoobotânica, Brasília (1♂ - MNRJ sem número); Jardim Botânico de Brasília (1♂ - COMB 1384); Park Way, Quadra 25, Brasília (1♀ - DZUFMG 7212; 2♂ DZUFMG 7211, 7213); Reserva Ecológica do IBGE, Brasília (1♀ - MNRJ 33237). GOIÁS: Bela Vista (1♂ - FMNH 344562); Chapadão do Céu (2♂ - COM14, 15); Fazenda Esperança (1♂ - AMNH 525585; 1♀ - AMNH 525586); Goiânia: (1♀ - LSUMZ 50243; 1♂ - MZUSP 66058); Goianira (1♀ - MZUSP 70041); Rio São Miguel (1♂ - FMNH 75121); Trindade (1♂ - MZUSP 64905). MARANHÃO: Chapada das Mesas (1 não sexado - UFG 4958; 2♀ - UFG 4977, 5059; 4♂ - UFG 4617, 4667, 5006, 5065); Sambaíba (1 não sexado - MZUSP 86363). MATO GROSSO: Cáceres (1♀ - MNRJ 15525); Chapada [dos Guimarães]: (3♂ - AMNH 33751; DZUFMG 7209, 7210); Chapada dos Parecis, Nova Lacerda (1♂ - DZUFMG 7207); Lagoa do Aldeamento, Rio Cristalino (1♂ - MZUSP 17570); Matto Grosso (1 não sexado - MNRJ 15513); Palmeiras (1♂ - MZUSP 30072); Rio das Mortes, margem esquerda, 5º ponto, Bandeira Anhanguera (1♂ - MZUSP 17571; 1♀ - MZUSP 17569); Rio do Calor (1♂ - AMNH 127647); Xavantina, Rio das Mortes (2♂ - MZUSP 32434, 32436). MATO GROSSO DO SUL: Fazenda Recreio, Coxim (1♀ - MZUSP 17223), Entornos da Reserva Municipal do Pombo, Águas Claras (1 não sexado - COM 16). MINAS GERAIS: 13 Km a SE da sede municipal de São João del-Rei (2♂ - DZUFMG 7200, 7201); Chapada do Catuni, Francisco Sá (1♂ - DZUFMG 2779); Conceição do Ibitipoca, Lima Duarte (2♂ - DZUFMG 7198, 7199); Parque Estadual da Serra do Rola Moça, Nova Lima (1♂ - DZUFMG 7172); Pedra Grande, Serra Azul, Itatiaiuçu (1♂ - DZUFMG 6749; 1♀ - DZUFMG 6748); Próximo à Cooperativa Oeste Mineiro, Guarda-Mor (2♀ - COMB 2026, 2027); Serra de Belo Vale, Belo Vale (1♂ - DZUFMG 1165); Serra do Cabral, Joaquim Felício (1♂ - DZUFMG 5253); Serra do Pau D'Arco, Santo Antônio do Retiro (1♂ - DZUFMG 5282); Várzea do Lopes, Serra da Moeda, Itabirito (1 não sexado - DZUFMG 6535). PARÁ: Alto [Rio] Cururu (1♀ -

MNRJ33123); [Serra do] Cachimbo (1♀ - MZUSP 38283; 1♂ - MNRJ 47894); Gorotire, Rio Fresco, São Felix do Xingu (1♂ - MZUSP 42368). SÃO PAULO: Batatais (1♂ - MZUSP 1717); Emas, São Paulo (1♂ - MZUSP 59751); Estação Ecológica de Itirapina, Itirapina (1♂ - MZUSP 81049); Fazenda Santa Tereza, Avaré (1♂ - MZUSP 53453); Franca (1♂ - MZUSP 8018; 1♀ - MZUSP 16239); Rincão (1 não sexado - MZUSP 1253). TOCANTINS: Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins (2♂ - MZUSP 79619, 79620; 2♀ - MZUSP 79618, 7621); Fazenda Nova Iguaçu, Dianópolis (2 não sexados- COMB 2406, 2417; 1♂ - COMB 2354).

Melanopareia bitorquata

BOLIVIA. SANTA CRUZ: Concepcion (1♀ - FMNH 335137); Estancia las Madres, 8 km N Concepcion (1♀ - FMNH 335138); Provincia Ñuflo de Chavez, 8 km by road W Concepción (1♀ - LSUMZ 124231); Provincia Velasco, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 30km E Aserradero Moira (1♂ - LSUMZ 150851); Río Quizer, north Chiquitos (7 ♂ - CM 80353, 80355, 80370, 80449, 80450, 119479; USNM 313725; 3♀ - CM 80352, 80354, 80356); Santiago de Chiquitos (4 ♂ - FMNH 295365, 295366, 295367, 296201; 1♀ - FMNH 295368); Serranía de Huanchaca, 21 km SE Catarata Arco Iris (1 não sexado - LSUMZ 150847; 2 ♂ - LSUMZ 150844, 150848; 2♀ - LSUMZ 150845, 15084); Serranía de Huanchaca, 25 km SE Catarata Arco Iris (1♀ - LSUMZ 150849); Serranía de Huanchaca, 45 km E Florida (1♂ - LSUMZ 150850). **BRASIL.** MATO GROSSO: Pontes e Lacerda (2♂ - MZUSP 78064, 78065); Rodovia MT-246, 25 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade (4♂ - DZUFMG 6680, 6681, 7202, 7203); 27 km a leste da sede municipal de Vila Bela da Santíssima Trindade (2♂ - DZUFMG 7204, 7206; 1♀ - 7205); Rodovia MT-246, 35 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade (3♂ - DZUFMG 6682, 6683, 6684), Vila Bela da Santíssima Trindade (1 não sexado - MZUSP 98559).

Apêndice 2. Gravações examinadas de *Melanopareia* spp.

Melanopareia torquata

BRASIL. BAHIA: Mucugê (1 - WA 42899); Vale do Mucugê (2 - ASEC10584, 10586). DISTRITO FEDERAL: Brasília (5 - WA 250240, 357394, 745593, 821529, 1236539); Fazenda Água Limpa (2 - FNJV 9648, 30725); Jardim Botânico (1 - ML 170763). GOIÁS: Chapadão do Céu (2 - COM 10-001, WA 60016); Cocalzinho de Goiás (1 - WA 1382751); Parque Nacional das Emas (3 - FNJV 8480, XC 34296, 37208); Pousada dos Anões, Alto Paraíso do Goiás (1 - XC 93515); Leopoldo de Bulhões (1 - XC 38815); Serra Geral (1 - XC 211722). MINAS GERAIS: Belo Horizonte (3 - WA 26986, 26987, XC 158734); Brasilândia de Minas (1 - WA 1112773); Brumadinho (2 - WA 576677, 1565058), Congonhas (1 - WA 212120); Ouro Preto (1 - WA853156); Patrocínio (1 - XC 167675); Prados (1 - WA 606696); São João del-Rei/Tiradentes (3 - COM 02-002, 02-003, 02-004); São Roque de Minas (3 - WA 1024401, 1531962, 909273); Serra do Cipó (5 - COM 01-001, 01-002, 01-003, 01-004, 01-005); Vargem Bonita (1 - WA 880635). MATO GROSSO: Alto Araguaia (3 - WA 1057423, 1060357, XC 172611); Chapada dos Parecis (2 - COM 05-001, LEL 02-001); Chapada dos Guimarães (4 - COM 09-006, 09-007, XC 24619, 60333); Mirassol D'Oeste (5 - COM 04-001, 04-002, 04-004, 04-010, 04-012). MATO GROSSO DO SUL: Água Clara (1 - WA 883743). SÃO PAULO: Itirapina (1 - WA 627630); Lençóis Paulista (1 - WA 577875). TOCANTINS: Palmerante (1 - WA 138236); Pedro Afonso (1 - WA 999595). **PARAGUAI.** CANINDEYÚ: Aguará Ñu (4 - XC 68702, 68703, 68704, 68705); LAGUNITA: Parque Nacional Mbaracayu (1 - XC 68701).

Melanopareia bitorquata

BOLÍVIA.HUANCHACA: Noel Kempff Mercado National Park (1 - XC 63632); SANTA CRUZ: Estancia Las Madres (ML 168084, 168085, XC 2362, 2367).**BRASIL.** MATO GROSSO: Vila Bela da Santíssima Trindade (5 - LEL - 01-001, 01-002, 01-005, 01-009, 01-010).

Apêndice 3. Identificação das amostras e genes sequenciados de *Melanopareia* spp e de *Conopophaga aurita*.

| Localidade/ Fonte | Identificação da amostra | Táxon | Sequências | |
|--|--------------------------|-------------------------|------------|------|
| | | | ND2 | Cytb |
| Rio Cristalino, Mato Grosso, Brasil | ZMUC S1245 | <i>C. aurita</i> | x | |
| Serrania de Huanchaca, 21 Km SE Catarata Arco Iris, Santa Cruz, Bolívia | LSUMNS B-14572 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Las Pampas, Km 885 Pan-American Hwy., 11 road km N Olmos, Lambayeque, Peru | LSUMZ B-5246 | <i>M. elegans</i> | x | x |
| Chito/ Balsas roadfork, southeast of Zumba, Zamora-Chichipe, Ecuador | ZMUC 131292 | <i>M. maranonica</i> | | x |
| 25 km N of Mizque, Cochabamba, Bolivia | ZMUC S494 | <i>M. maximiliani</i> | | x |
| Rodovia MT-24, 25 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 6680 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Rodovia MT-24, 25 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 6681 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso, Brasil | MZUSP 98559 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Rodovia MT-24, 25 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 7202 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | x |
| Rodovia MT-24, 25 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 7203 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Rodovia MT-24, 35 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 6682 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Rodovia MT-24, 35 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 6683 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |

| | | | | |
|--|-------------|-------------------------|---|---|
| Rodovia MT-24, 35 km a leste da sede municipal, Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Brasil | DZUFMG 6684 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | x |
| Pontes e Lacerda e Vila Bela da Santíssima Trindade | LGEMA 504 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| 27 km a oeste da sede municipal, Pontes e Lacerda, MT, Brasil | DZUFMG 7204 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| 27 km a oeste da sede municipal, Pontes e Lacerda, MT, Brasil | DZUFMG 7205 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| 27 km a oeste da sede municipal, Pontes e Lacerda, MT, Brasil | DZUFMG 7206 | <i>M. t. bitorquata</i> | x | |
| Chapada dos Parecis, MT-473 a 16 km a NE da sede municipal, Nova Lacerda, MT, Brasil | DZUFMG 7207 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Próximo à Serra das Araras, 35 km a leste da sede municipal, Mirassol D'Oeste, MT, Brasil | DZUFMG 7208 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Entornos do P. N. Chapada dos Guimarães, próximo à entrada Mirante Cidade das Pedras, MT, Brasil | DZUFMG 7209 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Entornos do P. N. Chapada dos Guimarães, próximo à entrada Mirante Cidade das Pedras, MT, Brasil | DZUFMG 7210 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Vale do Rio Pratinha, Uruçuí, PI, Brasil | LZUFPI 0652 | <i>M. t. torquata</i> | x | x |
| Vale do Rio Pratinha, Uruçuí, PI, Brasil | LZUFPI 0651 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Vale do Rio Pratinha, Uruçuí, PI, Brasil | LZUFPI 0653 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Faz. União, Uruçuí, PI, Brasil | LZUFPI 0648 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Faz. União, Uruçuí, PI, Brasil | LZUFPI 0649 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Margem do Rio Tocantins, Goiantins, TO, Brasil | MZUSP 86383 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| ESEC Serra Geral do Tocantins, TO, Brasil | MZUSP 79618 | <i>M. t. torquata</i> | x | |

| | | | | |
|---|-------------|------------------------|---|---|
| ESEC Serra Geral do Tocantins, TO, Brasil | MZUSP 79620 | <i>M. t. torquata</i> | x | x |
| Park Way, Quadra 25, Brasília, DF, Brasil | DZUFMG 7213 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Park Way, Quadra 25, Brasília, DF, Brasil | DZUFMG 7211 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| ESECAE (Estação Ecológica de Águas Emendadas), Brasília, DF, Brasil | COMB 3189 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Serra do Pau D'Arco, Santo Antônio do Retiro, MG, Brasil | DZUFMG 5282 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Pedra Grande, Serra Azul, Itatiaiuçu, MG, Brasil | DZUFMG 6748 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Pedra Grande, Serra Azul, Itatiaiuçu, MG, Brasil | DZUFMG 6749 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Várzea do Lopes, Serra da Moeda, Itabirito, MG, Brasil | DZUFMG 6535 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| 13 km a SE da sede municipal de São João del-Rei, MG, Brasil | DZUFMG 7200 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| 13 km a SE da sede municipal de São João del-Rei, MG, Brasil | DZUFMG 7201 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Conceição do Ibitipoca, Lima Duarte, MG, Brasil | DZUFMG 7198 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 10803 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 10807 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 10811 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 11665 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 11669 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 11676 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Estação Ecológica de Itirapina, SP, Brasil | LGEMA 11682 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Próximo ao PN das Emas, Chapadão do Céu, GO, Brasil | COM 14 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Próximo ao PN das Emas, Chapadão do Céu, GO, Brasil | COM 15 | <i>M. t. rufescens</i> | x | |
| Serra do Cachimbo, Novo Progresso, AM, Brasil | LFP-602 | <i>M. t. torquata</i> | x | |

| | | | | |
|--|----------|-----------------------|---|---|
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 4617 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 4958 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 4977 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 5006 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 5059 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Parque Nacional da Chapada das Mesas, MA, Brasil | UFG 5065 | <i>M. t. torquata</i> | x | |
| Junction of rios Tabacomás and Chinchip, Las Juntas, Cajamarca Department, Peru | B-44736 | <i>M. maranonica</i> | | x |
| Junction of rios Tabacomás and Chinchip, Las Juntas, Cajamarca Department, Peru | B-44707 | <i>M. maranonica</i> | x | |
| Pan-American Hwy, 11 road km from Olmos, Las Pampas, Lambayeque Department, Peru | B-5158 | <i>M. elegans</i> | x | |
