

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM *SPOROPHILA* (AVES: THRAUPIDAE) COM BASE EM EVIDÊNCIAS FENOTÍPICAS, ECOLÓGICAS E GENÉTICAS.

Márcio Repenning

TESE DE DOUTORADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL
Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429
Fone: (51) 3320-3500
CEP 90619-900 Porto Alegre - RS
Brasil

2017

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

FACULDADE DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA EM *SPOROPHILA* (AVES: THRAUPIDAE) COM BASE EM
EVIDÊNCIAS FENOTÍPICAS, ECOLÓGICAS E GENÉTICAS**

Márcio Repenning

Orientadora: Dra. Carla Suertegaray Fontana

TESE DE DOUTORADO

PORTO ALEGRE - RS - BRASIL

2017



AGRADECIMENTOS

A execução desta tese foi possível fundamentalmente pela colaboração de muitas pessoas que me acolheram e ajudaram nos mais longínquos rincões do Brasil e países vizinhos. Sou imensamente grato aos colegas e, agora, amigos que com muito desprendimento doaram seu tempo para tornar minhas atividades de coleta de dados em campo muito bem sucedidas. Obedecendo a cronologia e geografia dos trabalhos de campo, de sul para o norte, quero deixar meu obrigado nominalmente.

Muito obrigado amigos Cristian Marcelo Joenck (Chuí e Santa Vitoria do Palmar), Adriano Borowski (Rio Grande), Adrian Eisen Rupp (Planalto Catarinense, SC). Um especial obrigado ao estimado amigo Tony Bichinski e família (Piraí do Sul, PR). Marcelo Villegas (PR), Valdir Josué Ramos (Unidade Pesquisa e Desenvolvimento, Itararé, SP), Cal Martins e família (Dourados, SP), Mercival R. Francisco (São Carlos, SP), Fabio Schunck e Robson Santos (Mogi das Cruzes, SP), Alessandro Abdala (Sacramento, MG) e Jean (Serra da Canastra, MG), Gustavo B. Malacco (Triangulo Mineiro, MG), Senhor Absolon Nunes (Grande Sertão Veredas, MG), Maristela Benites e Simone Mamede (Campo Grande, MS), Marcos da Silva Cunha (PARNA EMAS, GO), Fidelis Marra Jr. e família (GO). Um super obrigado ao amigo Marcelo Pena Pádua pela grande ajuda nos trabalhos de campo no Mato Grosso. Ao Mario Friedlander (Vila Bela Santíssima Trindade, MT), Senhor Jamil Rodrigues da Costa (Porto Jofre, Pantanal Norte, MT), Carolina Pötter de Castro e Cecílio Pinheiro (PARNA Chapada dos Guimarães, MT), Déborah Rodello e responsáveis pela Fazenda dois Rios (Lagoa da confusão, TO), Guilherme Seu Domingos e Paulo Cesar (Jalapão, TO), Tatiane Colombo e Igor Camacho (RJ); Mauricio Herrera Hurtado e Miguel Angel Justiniano (Santa Cruz de La Sierra, Bolívia), Don Julio (Loreto, Beni, Bolívia), Javier Castroviejo (San Borja, Beni, Bolívia).

À orientadora e amiga Carla S. Fontana por aceitar-me como aluno de doutorado e por sempre ter me oportunizado o crescimento no estudo da ornitologia.

Ao CNPq pelo financiamento concedido no período de 2012 a 2016 e a CAPES por conceder o financiamento para a execução do Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior no segundo semestre de 2015.

Ao Programa de Pós Graduação da Faculdade de Biociências por toda a guarida nas questões formais que envolveram a elaboração da tese. À PROEX pela contribuição financeira para realização de parte das análises.

Aos colegas do Laboratório de Ornitologia de Cornell em especial ao amigo Matt Medler pela ajuda incondicional durante toda minha estada em Ithaca, NY. Também, aos colegas e amigos, Greg Budney, Jay McGowan, Livia Santana e Bronwyn G. Butcher. A Emma Greig, Russell Ligon e Michael S. Pitzrick pelos ensinamentos com as análises acústicas e ao Dr. Irby Lovette que não hesitou em assumir parte relevante dos custos envolvidos com análises moleculares. E, por fim, ao Dr. Mike Webster quem viabilizou formalmente esta oportunidade de realizar parte das análises acústicas no Laboratório de Ornitologia de Cornell.

Ao amigo Vitor Piacentini por hospedar-me em sua casa na Filadélfia facilitando a consultas de espécimes da ANSP.

Ao colega e amigo Leonardo Campagna quem com muito desprendimento viabilizou a inclusão de resultados sobre genética de populações apresentadas nessa tese.

Aos colegas de laboratório em especial ao André Pereira, Thaian W. da Silva e a Daniele Cantelli pela ajuda direta na organização das amostras coletadas.

Agradeço aos curadores Pedro Scherer- Neto (MHNCI), Luis Fabio Silveira (MZUSP), Marcos Raposo (MN), João Pinho (UFMT), Miguel Marini (COMB-UNB), Kathia Rivero (MNKM), Lydia Garetano e Paul Sweet (AMNH), Nathan H. Rice (ANSP), Scott Edwards (MCZ), Ben Marks (FMNH), Gary R. Graves (USNM), Steven W. Cardiff (LSU), que permitiram examinar os espécimes depositados em suas instituições. Ao Charles M. Dardia curador de aves do Cornell Lab. que foi fundamental para o êxito no empréstimo de espécimes. Ao Glayson A. Bencke (MCN), Alexandre Aleixo (MPEG), Miguel Â. Marini (COMB-UNB) e Mario Cohn-Haft (INPA), que me enviaram espécimes para estudo. Também agradeço Ernst Bauernfeind (NMV), Katrina van Grouw e Hein van Grouw (BMNH) pelo envio de fotos e informações detalhadas sobre os espécimes.

Aos professores que compuseram a comissão de qualificação do projeto Sandro L. Bonatto, Betina Blochtein e Giovanni N. Mauricio.

Aos doutores Mario Cohn-Haft, Pedro Ivo Simões e Giovanni N. Mauricio por terem aceitado compor a banca examinadora e pelas sugestões que muito incrementaram na tese.

A Neotropical Grassland Conservancy pelo financiamento via *Christopher Miller Award* e ao Professor Eduardo Eizirik pelo auxílio com recursos para determinadas expedições de campo.

Ao CEMAVE (361788), ICMBio e SISBIO (36881-1) pela concessão das licenças e autorizações para as pesquisas.

Por fim, agradeço imensamente aos meus familiares em especial a minha esposa Rita Paula pelo apoio incondicional e companheirismo nessa longa jornada.

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	10
HISTÓRICO DO PROBLEMA	11

CAPITULO I. Variação populacional e radiação adaptativa em patativas.

1.1 INTRODUÇÃO	18
1.2 MATERIAL E MÉTODOS	22
1.3 RESULTADOS	39
1.4 DISCUSSÃO	73
1.5 CONCLUSÃO	96
1.6 RECOMENDAÇÕES TAXONÔMICAS	97
1.7 TABELAS	99
1.8 ANEXOS	106

CAPITULO II. Variação geográfica em um complexo de caboclinhos: investigando a diversidade críptica em espécies de radiação recente.

2.1 INTRODUÇÃO	128
2.2 MATERIAL E MÉTODOS	132
2.3 RESULTADOS	134
2.4 DISCUSSÃO	158
2.5 CONCLUSÃO	167
2.6 RECOMENDAÇÕES TAXONÔMICAS	167
2.7 TABELAS	169
2.8 ANEXOS	175

CAPITULO III. Reconhecimento espécie-específico em caboclinhos e patativas.

3.1 INTRODUÇÃO	191
3.2 MATERIAL E MÉTODOS	194
3.3 RESULTADOS	198
3.4 DISCUSSÃO	205
3.5 CONCLUSÃO	212
3.7 TABELAS	214
3.8 ANEXOS	217
4.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	218

Resumo

Esta tese revela a diversidade de formas biológicas crípticas dentro de um dos gêneros mais característicos de pássaros de paisagens abertas da região Neotropical, os papa-capins, *Sporophila*, grupo que apresenta uma riqueza de espécies expressiva dentre os Thraupidae, e com evidências de que processos de especiação ainda possam estar em curso. A questão que guia o estudo é como essa diversidade biológica é gerada e mantida nesse gênero de pássaros, caracterizados pela grande capacidade de dispersão e baixa propensão ao isolamento geográfico por barreiras físicas. Utilizando múltiplas ferramentas analíticas, foram estudadas características morfológicas, de vocalização, biogeográficas e moleculares para descrever a extensão das variações intra e interespecíficas e como linhagens podem ser formadas. Como modelo de estudo dois complexos de espécies de *Sporophila* com ampla e concordante distribuição geográfica na América do Sul foram amostrados ao longo de toda sua região de ocorrência, as patativas (*Sporophila plumbea/beltoni*) e os caboclinhos (*Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa*). Os resultados mostram diferenças entre os padrões de radiação ou divergência das linhagens em cada um dos complexos. Patativas representam um pequeno conjunto de espécies incipientes com radiação adaptativa, enquanto que a radiação nos caboclinhos não envolve adaptações morfológicas. Linhagens de caboclinhos divergem em alopatria de suas populações reprodutivas e mudanças nas vocalizações sem a formação de dialetos locais são acompanhadas por mudanças no colorido da plumagem nupcial dos machos. Em ambos os grupos foi possível detectar uma diversidade críptica com diagnose além das espécies tradicionalmente propostas. Linhagens divergentes ou em franco processo de diferenciação foram corroboradas por marcadores genéticos em diferentes níveis de organização. Experimentalmente, foi simulado o contato secundário das populações redefinidas resultando em evidências quantitativas sobre o desenvolvimento de mecanismo de isolamento pré-reprodutivo. Os resultados são confrontados com o conhecimento descrito sobre mecanismos de especiação em aves num cenário de seleção natural e sexual atuante em populações que podem ter se diversificado após isolamento geográfico ou via especiação ecológica. Por fim, sugere-se uma classificação taxonômica útil para representar a diversidade de táxons nos *Sporophila* estudados.

Palavras Chave: variações vocais, especiação ecológica, espécies incipientes, campos, *Sporophila*, radiação adaptativa, seleção sexual.

Abstract

This work reveals the diversity of cryptic forms within the most emblematic birds from the Neotropical grasslands, the Seedeaters, *Sporophila*, a group with rapid diversification rate with evidence of ongoing speciation. The background question of the study is how this biological diversity is generated and maintained in this genus of birds, which are characterized by the great capacity of dispersion and low susceptibility to geographic isolation by physical brakes. Using multiple analytical tools, morphological, vocalization, biogeographic and molecular characteristics were studied to explain the extent of intra and interspecific variations and how lineages can be formed. As study model, two *Sporophila* superspecies with wide and concordant geographic distribution inner South America were sampled throughout of whole range, the Plumbeous Seedeater and Capuchinos. The results show marked dichotomy between the more general patterns of radiation or divergence of the lineages in each of the groups. Plumbeous Seedeater represent a small cluster of incipient species with adaptive radiation, whereas the radiation in Capuchinos does not involve morphological adaptations. Lineages of Capuchinos diverge in allopatric/peripatric from their breeding populations and changes in vocalizations without the formation of local dialects covariate to changes in the color of the breeding plumage of males. In both groups, it was possible to detect a cryptic diagnosable diversity beyond the traditionally current known species. Divergent or differentiated lineages ongoing were corroborated by neutral genetic signals at different sorting levels. Contact of these lineages/taxa was simulated experimentally to test their skill to discriminate heterospecific closely related species provide assortative mate predisposition. The results are confronted with the knowledge about the mechanisms of speciation in birds in a natural and sexual selection scenario among populations that may have diversified after geographic isolation or via ecological speciation. Finally, a taxonomic classification useful to represent the biological diversification in the studied *Sporophila* is suggested.

Key words: songbirds, ecological speciation, neotropical grassland, Seedeaters, assortative mate, incipient species.

Histórico do Problema: *Sporophila* como um grupo monofilético

Os ambientes abertos da América do Sul (Cerrado, Pampa, Chaco, Savana do Beni, etc.) são extremamente ricos em gradientes ambientais oferecendo grande oportunidade para se estudar padrões de variações geográficas em populações de aves típicas de paisagens abertas. O gênero *Sporophila* contempla algumas das espécies mais emblemáticas dessas paisagens oferece oportunidade para compreender mecanismos evolutivos que podem levar a variações geográficas intraespecíficas, isolamentos populacionais e especiação num cenário sem barreiras físicas. A maioria das espécies reconhecidas desse gênero tem o bioma Cerrado como a região central (núcleo) de suas distribuições com limites distribucionais periféricos que podem transgredir os limites deste bioma para áreas abertas de outras formações fisiográficas, como enclaves de campos da Mata Atlântica, campos do Pampa, Pantanal, Chaco, Savana do Beni, eco-região da Savana das Guianas entre outros (Ridgely e Tudor 1989).

Especula-se que o grupo *Sporophila* tenha origem nas regiões planálticas do centro da América do Sul pela grande diversidade de espécies do gênero que ocorrem nessa região. Das 28 espécies, 21 ocorrem no centro-leste do Brasil ao sul do Equador (de Schauensee 1952). Trata-se de um gênero de ampla distribuição com espécies ocorrendo desde o Texas até o centro da Argentina. Têm tamanho diminuto (média de 11 g) e grande capacidade de voo. Habitam preferencialmente paisagens abertas i.e., diferentes formações de campos, savanas e áreas úmidas (de Schauensee, 1952, Sick 1997). Devido aos seus hábitos alimentares especializados em sementes de poáceas e ciperáceas muitas espécies podem apresentar movimentos associados à fenologia dessas plantas e, portanto, grande mobilidade sazonal de suas populações determinado por condições climáticas (Silva 1999). A complexidade inerente a estes deslocamentos permanece insuficientemente conhecida (Silva 1999). Suspeita-se que em várias espécies os movimentos migratórios de certas populações e o sedentarismo em outras parece levar ao isolamento temporal e espacial de populações reprodutivas, ou mesmo apresentar papel importante na redução do fluxo gênico entre as mesmas (Areta 2010, Repenning 2012).

Muitas espécies de *Sporophila* que possuem ampla distribuição apresentam variações morfológicas. Nos casos de *S. angolensis*, *S. americana* e *S. leucoptera*, foram propostas diferentes formas, raças geográficas ou subespécies já no início do século passado (Rising et al. 2011). Grande parte destas proposições subespecíficas

antigas e defasadas foram cunhadas com base em variações morfológicas e colorido dos machos adultos e, no geral, carecem de uma boa série de espécimes representativos de um gradiente geográfico (Hellmayr 1938, Schwartz 1975, Olson 1981, Ouellet 1992, Stiles 1996). Embora relevantes pelo pioneirismo esses estudos pouco têm contribuído para a compreensão da biologia e história evolutiva neste grupo porque não trazem uma delimitação explícita das diferentes formas (subespécies) correlacionada com uma distribuição geográfica organizada dos respectivos táxons. Deste modo pode-se interpretar simplesmente grande parte da informação que se acumulou até hoje sobre variações geográficas dentre os *Sporophila* spp., como sendo variações clinais ou individuais, tal como vemos na literatura mais abrangente produzida com base em compilações (Rising et al. 2011).

Como a maioria dos Oscines (*songbirds*) as espécies deste grupo são eximias cantoras e podem exibir variações regionais no repertório de cantos (dialetos). Indivíduos de *S. plumbea*, por exemplo, podem apresentar variações regionais empiricamente reconhecidas do canto (obs. pessoal), enquanto que para outras espécies, como *S. hypoxantha* e *S. ruficollis* e *S. melanogaster* os elementos do canto são conservados num raio de centenas de quilômetros (Areta e Repenning 2011, Areta et al. 2011, Repenning et al. 2010). Contudo, não existe uma noção razoável sobre extensão ou estabilidade inter-populacional dessas variações regionais no espaço geográfico, bem como o papel funcional dessas mudanças discretas nas vocalizações sobre a estruturação populacional para a maioria das espécies do gênero. Um primeiro estudo com uma cobertura amostral limitada não mostrou uma congruência entre sinais vocais e estruturação genética (Campagna et al. 2011).

Mesmo com o grande avanço nos métodos de investigação sobre dinâmica populacional, na Ornitologia pouco se progrediu nas investigações sobre as variações geográficas, estruturação demográfica e diferenciação de linhagens evolutivas em espécies que apresentam ampla distribuição do gênero *Sporophila* (Ouellet 1992, Rising et al. 2011). Estudos moleculares e sobre evolução das vocalizações, embora incipientes, trazem evidências de que a radiação dentro do gênero *Sporophila* tem uma história recente (Burns et al. 2014), onde diferenciações fenotípicas podem não corresponder com estruturações genéticas (Campagna et al. 2009, Areta e Repenning 2011, Campagna et al. 2011)

Em *Sporophila hypoxantha*, por exemplo, diferentes dialetos regionais são correlacionados a diferenças nos requerimentos de habitat, sem evidências de

diferenças morfológicas (Areta e Repenning 2011), carecendo de uma abordagem molecular para corroborar padrões de estruturação genética nas mesmas populações (*regiolects*). *Sporophila bouvreuil* e *S. pileata* foram recentemente consideradas espécies plenas unicamente pelo critério da diagnose de plumagem dos machos (Machado e Silveira 2008). Num segundo momento um estudo exclusivamente molecular foi capaz de acessar divergências filogenéticas entre esses dois táxons (Campagna et al. 2014). Entretanto, outros elementos importantes de suas histórias de vida, como preferência de habitat e variações vocais, atrelados a uma abordagem de parâmetros moleculares em harmonia poderiam tornar mais claro os limites entre estas duas espécies. Situação equivalente se aplica para espécies supostas de radiações recentes como *S. plumbea* e *S. beltoni*. Concatenar informações de múltiplas linhas de evidência, tais como fenotípicas (dados morfométricos, padrão de plumagens, vocalização), genéticas e ecológicas sem dúvida é a maneira mais adequada para compreender a história evolutiva das espécies deste grupo (Wiens e Penkrot, 2002; Yoder et al. 2005, Cadena e Cuervo 2010), bem como para delimitar linhagens evolutivas (de Queiroz 2011).

Populações naturais geralmente têm dispersão restrita, tendendo a uma distribuição espacial não aleatória dos indivíduos, com respeito a sua similaridade genética e fenotípica, o que pode contribuir para uma estruturação genética espacial (Wring 1943). Na ausência de seleção, indivíduos mais relacionados devem ocorrer mais proximamente uns dos outros o que levaria a uma estruturação genética positiva. A capacidade de dispersão de cada espécie deve ser um atributo chave para gerar diferentes tipos de estruturações demográficas (Bohonack 1999). O mesmo se aplica para populações de uma espécie mediante influência de barreiras físicas ou ecológicas nos padrões de dispersão (Wilson et al. 2010). A influência de características da paisagem sobre o fluxo gênico pode ser avaliada examinando a correlação entre distância genética e a influência de tais características da paisagem. O isolamento genético por distância é o modelo mais testado - equivalente ao modelo nulo - onde a distância genética entre populações simplesmente é correlacionada com distâncias geográficas entre elas (Wright 1943). Contudo, estudos recentes têm mostrado que a estruturação genética é mais intimamente correlacionada com gradientes ecológicos (Cooper 2000, Wilson et al. 2010), barreiras de dispersão (Funk et al. 2005, Perez-Espona et al. 2008) e barreiras reprodutivas (Irwin 2002) do que a simples estimativa de distância geográfica.

Aves, comparativamente a outros grupos de vertebrados, geralmente apresentam rasa estruturação genética populacional (Chrochet 2000) e para aumentar as possibilidades de detectar evidências de divergências populacionais, os desenhos experimentais neste grupo tendem a contemplar amplas áreas geográficas (Brumfield 2005). Baseado nesse paradigma os resultados de trabalhos relacionados às medidas de estruturação genética numa escala mais fina (local), dentro de populações de aves, são limitados e incipientes (Wilson et al. 2010). Por isso a utilização de novos marcadores moleculares para detectar radiações recentes numa escala de tempo e espaço relativamente pequena (Toews et al. 2016) junto com as demais evidências morfológicas e ecológicas deve ser eficiente para o entendimento dos processos de divergências populacionais e especiação dentre as espécies de *Sporophila*.

Partindo do pressuposto que não existem barreiras físicas eficientes para impedir intercruzamento aleatório de indivíduos em *Sporophila* spp., qual seria o mecanismo mais relevante na condução ao isolamento de populações, ou capaz de promover diversificação neste gênero? Sick (1967) propôs que a segregação no uso de habitat é o mecanismo de isolamento mais eficiente (barreira de isolamento) entre espécies/populações proximamente relacionadas do gênero *Sporophila*. Areta (2010) aprimorou esta predição de Sick. No mesmo sentido Wiens e Graham (2005) propuseram que a construção de modelos de nicho ecológico bem fundamentado em covariáveis ambientais (climáticas) que influenciam a diferenciação evolutiva dos organismos pode servir de ferramenta para a delimitação de linhagens independentes ou espécies. Conhecendo a história natural de diferentes espécies de *Sporophila* a proposição de que as linhagens evolutivas são moldadas pela segregação de habitat/nichos ecológicos entre populações proximamente relacionadas parece plenamente aplicável para muitas delas.

O evento de captar e registrar informações do ambiente na fase inicial da vida (*habitat imprinting*) pode ter papel crucial na capacidade de gerar e manter preferência por um determinado habitat/nicho ecológico nas aves (Beltman e Hocco 2005). Pesquisas recentes têm mostrado que populações reprodutivas migratórias e inclusive cada indivíduo de *Sporophila* spp. no sul do Brasil têm uma alta preferência por um determinado habitat (Rovedder 2011, Franz 2012, Repenning 2012). Associado à preferência de habitat ou exploração de novos nichos está o comportamento de filopatria natal. A filopatria em populações de *Sporophila* que migram parece surgir como um elemento em favor do isolamento e merece ser avaliada com cuidado. A migração correlacionada com níveis elevados de filopatria tem sido o pivô da

diferenciação entre populações e espécies de Passeriformes na América do Norte e Europa (Winker 2000, Winker 2010). Estudos envolvendo diferentes sistemas migratórios (longas distâncias) de espécies/populações têm refutado a hipótese que o comportamento migratório e a grande vagilidade dos indivíduos dificultariam o isolamento populacional limitando o surgimento de divergências interpopulacionais (Winker e Pruett 2006, Pruett et al. 2008).

O resultado desses processos interativos, preferência de habitat e filopatria tende a resultar na ocorrência de pareamentos não mais ao acaso entre as populações de uma determinada espécie podendo dar início a divergência na ecologia de um conjunto de indivíduos/populações e contribuindo para o isolamento reprodutivo antes da formação dos pareamentos (*pre-mating breeding isolation*) (Irwin e Price 1999). No entanto, a magnitude das divergências ecológicas entre duas populações, que pode vir a se tornar barreira reprodutiva, por vezes não é necessariamente acompanhada por variações fenotípicas explícitas (Funk et al. 2006). Isso tende a tornar mais complexa as delimitações de populações ou linhagens quando tal isolamento tem uma história recente (McCormeck et al. 2012).

Em aves Oscines (*songbirds*) a seleção sexual tem importante função nos processos que levam ao isolamento reprodutivo entre populações sendo a comunicação sonora, outro elemento central nesse processo (Sick 1979, Alström 2001). Estudos demonstraram que fêmeas dentre diferentes espécies exibem forte tendência de escolherem machos que vocalizam o dialeto de sua área natal, assim promovendo pareamentos ordenados ou não aleatórios (Baptista e Morton 1982, Grant e Grant 2014). A capacidade de aprender o canto, que vem sendo aceita para os *Sporophila* spp. (embora isso nunca tenha sido plenamente comprovado) é considerado o substrato básico para o surgimento de variações geográficas no canto das espécies (Lynch 1996, Catchpole e Slater 2008). A existência destes dialetos (culturalmente aprendidos) podem não ter uma inter-relação direta com características genéticas dos indivíduos (Edwards et al. 2005, Price 2008) podendo dificultar a observação de uma correlação entre variações geográficas nas vocalizações e a estruturação genética destas populações. No entanto alguns autores argumentam que existe a possibilidade de haver algum tipo de predisposição genética nos Oscines, que seja capaz de influenciar os indivíduos no processo de aprendizado vocal (Sick 1979, Baptista 1996, Ramsen 2005, Cadena e Cuervo 2010). Payne (1986) mostrou que a similaridade nos cantos de machos de Passeriformes africanos de paisagens abertas é correspondida por similaridades genéticas dos indivíduos podendo ser plenamente utilizada em análises

filogenéticas. São crescentes os estudos com *songbirds* que mostram como o aprendizado cultural nas vocalizações serve para delimitar e elevar ao patamar de espécie, formas crípticas, ou populações (Alström 2001, Toews e Irwin 2008). Tais proposições fundamentadas no reconhecimento específico mútuo com base nas vocalizações são sustentadas adicionalmente por divergências moleculares, divergências morfológicas sutis e/ou por clara organização geográfica e preferências ecológicas. Assim, sugere-se que a vocalização deva ser uma boa ferramenta para delimitar populações em espécies de *Sporophila* e, inclusive, espécies (Sick 1979).

Objetivos

A grande pergunta que envolve este estudo é: como é gerada e mantida a impressionante diversidade biológica nos *Sporophila*? A partir daí o objetivo geral deste estudo é conhecer a história evolutiva e a extensão das variações geográficas continentais dentro do gênero *Sporophila* utilizando dois complexos de espécies ou super-espécies como modelos de estudos: (1) *Sporophila plumbea/beltoni* e (2) *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Por se tratarem de complexos de espécies com mesma origem filogenética, por compartilhar distribuição geográfica e muitos aspectos de suas histórias de vida estes modelos são ideais para estudar evolução em paralelo. Assim, pretende-se inferir como e quais os principais mecanismos seletivos que levam ao isolamento de populações e a formação de linhagens evolutivas ao longo de áreas abertas do centro da América do Sul.

Como objetivos específicos visou-se:

(1) por meio de diferentes linhas de evidências (diferenciação ecológica, morfológica, vocal e genética) e com base em um conjunto de dados atuais, redefinir (delimitar) as variações populacionais para os dois complexos de espécies supracitados;

(2) aportar evidências diretas (marcadores moleculares) sobre isolamento reprodutivo entre as populações/táxons previamente descritas ou mesmo em relação as novas variações crípticas possíveis de serem descobertas no presente estudo;

(3) avaliar se há congruência (correlação) entre as variações populacionais geográficas comparando a história evolutiva de cada modelo de estudo (complexo de espécies);

(4) testar o papel de diferentes sinais (vozes e plumagem) no reconhecimento espécie específico a partir da redefinição de variações geográficas encontradas neste estudo;

(5) por fim, propor uma reavaliação da taxonomia reunindo os resultados de múltiplas linhas de evidências.

Predições e Hipóteses

Partindo da premissa que os grupos de *Sporophila* sob estudo contemplam aves com grande capacidade de voo (dispersão), não sendo os deslocamentos dos indivíduos afetados por barreiras físicas da paisagem, e, pelo fato de que as variações geográficas previamente apresentadas na literatura não trazem definições biogeográficas explícitas a primeira hipótese a ser testada foi:

Os táxons estudados são politípicos com variações fenotípicas clinais num gradiente geográfico, uma vez que o fluxo gênico entre as populações é mantido alto em decorrência da grande vagilidade dos indivíduos.

Se tratando de espécies de um grupo com radiação muito recente propomos uma segunda hipótese:

As variações/diferenças na morfologia, nas vocalizações e relacionadas à preferência ecológicas determinadas não permitem a detecção de sinais de estruturas genéticas correspondente a uma organização geográfica nos sistemas estudados.

Capítulo I. Variação populacional e radiação adaptativa em patativas

1.1 Introdução

O entendimento dos processos que promovem e mantêm a biodiversidade tem recebido muita atenção em diferentes organismos. Moscas (*Drosophila*), lagartos do Caribe (*Anolis*) e ciclídeos dos grandes lagos da África, aves passeriformes como os *honeycreepers* havaianos (Drepanidinae) e os tentilhões de Galápagos são organismos estudados exaustivamente como modelos de evolução baseados em seleção natural e processos vicariantes (Coyne e Orr 1997, Turner et al. 2001, Grant e Grant 2008, Losos e Schneider 2009, Reding et al. 2009). Sinais comportamentais ou variações morfológicas foram usados tradicionalmente para inferir processos de diferenciação de interpopulacional e de espécies (Mayr e Diamond 2001). Diferentes resultados baseados em dados moleculares têm ora corroborado, ora refutado, aquelas classificações ou hipóteses filogenéticas propostas sobre características fenotípicas (Toews et al. 2016). Ademais, nota-se que modelos clássicos de estudo utilizando Passeriformes para descrever padrões de diversificação biológica compreendem sistemas de ilhas (Amadon 1950, Mayr e Diamond 2001, Grant e Grant 2014). Explorar novos modelos biológicos de estudo no Neotrópico, onde encontramos um terço da diversidade de aves do mundo, pode ser muito útil para revelar quais principais mecanismos em combinação são capazes de gerar e manter a incrível diversidade biológica conhecida de aves continentais.

Sporophila plumbea (patativa) foi por mais de um século considerada uma super espécie com discretas variações na plumagem (Ridgely e Tudor 1989). Sobre os preceitos tradicionais da taxonomia das aves pode-se prever que seria uma única meta-população polimórfica, mais do que entidades biológicas independentes. *Sporophila plumbea* contempla três subespécies descritas; *S. p. colombiana* sem uma diagnose clara, *S. p. whiteleyana* distribuída ao norte do rio Amazonas, principalmente Guianas e Venezuela e *S. p. plumbea* de ocorrência no Cerrado e campos do Brasil central Bolívia e Paraguai. A entidade nominal contemplava duas formas plenamente diagnosticáveis (de Schauensee 1952). A população mais meridional e diferente dentre todas as demais, foi então recentemente descrita como espécie plena, *Sporophila beltoni* (Repenning e Fontana 2013). A partir dessa primeira revisão taxonômica, foi possível observar sutis variações fenotípicas entre espécimes com bico preto, representados por *S. plumbea* nominal, associados a diferentes regiões geográficas e que poderiam realizar movimentos sazonais em diferentes extensões (Figura 1.1). Tais

movimentos são pouco conhecidos. *Sporophila plumbea* forma nominal pode habitar campos limpos, campos arbustivos, beira de brejos e savanas. A espécie possui canto elaborado (mimetismo de vozes) com grande variedade de notas e muitas variações regionais. A morfologia da asa com marcado alongamento das primárias lhe confere grande potencial de voo. Em todas as regiões indivíduos das diferentes populações são intolerantes a degradação e tendem a se extinguirem localmente quando seu habitat é suprimido (Repenning e Fontana 2013).

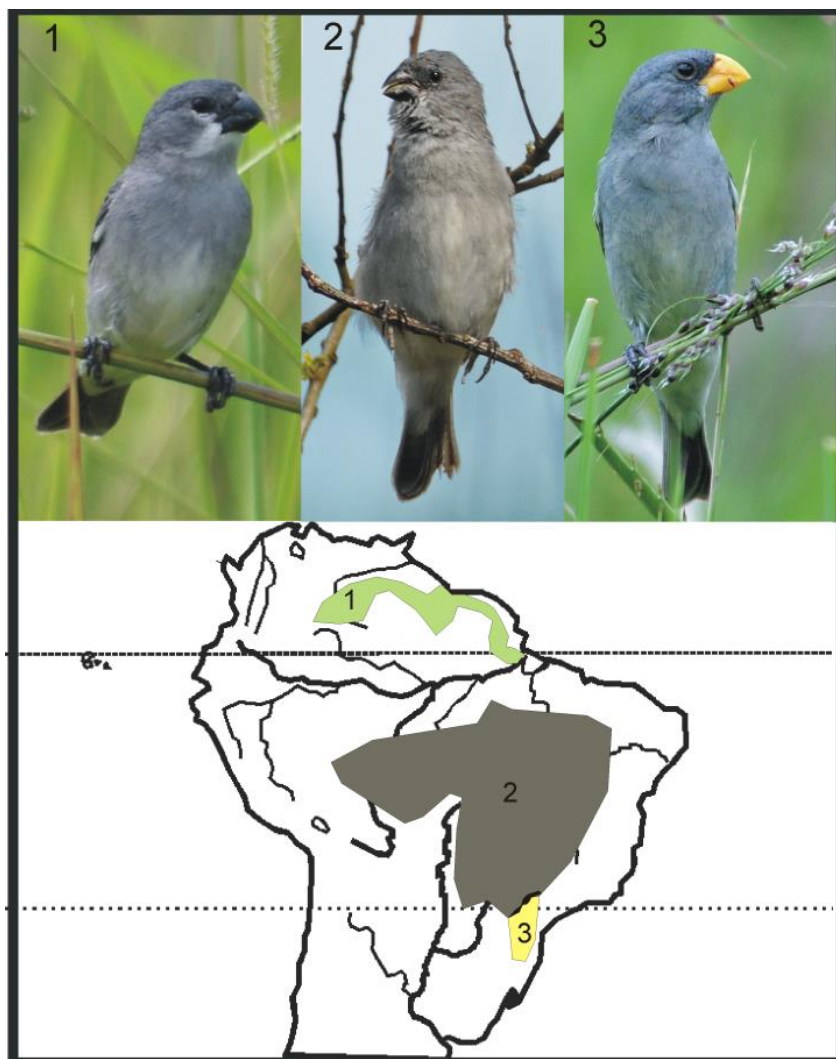


Figura 1.1. Machos de *Sporophila plumbea whiteleyana* (1), *S. p. plumbea* (2) e *Sporophila beltoni* (3) Dentro da distribuição da subespécie nominal (2), típica do Cerrado, há formas/populações com discreta diagnose. Foto 1, por Robson Kzaban. Adaptado de (Ridgely e Tudor 1994 e Rising et al. 2011).

Repenning e Fontana (2013) propõem um esquema qualitativo para determinar preferência de habitat mostrando a frequência na qual cada espécie ocupa determinada classe de habitat, incluindo a zona de contato. Habitats caracterizados pela estrutura e predomínio de espécies vegetais consideradas importantes para a reprodução das

espécies. Padrão similar de segregação ecológica poderia ser inferido para outras populações crípticas dentro do complexo *S. plumbea/beltoni* ao longo das savanas sul americanas? Supostamente sim, mas medidas quantitativas mais precisas seriam necessárias para responder tal questão. Modelos preditivos de distribuição são capazes de projetar a distribuição dos táxons no espaço geográfico refletindo preferências por um ambiente específico (Soberón e Peterson 2005, Phillips 2008, Jimenez-Valverde et al. 2008). Utilizando registros de ocorrência dentro das áreas de reprodução podem ser gerados modelos preditivos de distribuição potencial que caracterizam condições abióticas ótimas para populações com diferentes fenótipos. Esse método de análise mostrou que se pode inferir a presença de barreiras ecológicas (climáticas) para reprodução entre pares de populações/táxons num cenário sem barreiras geográficas. Wiens e Granham 2005 advogam em favor dessa ferramenta de análise como critério útil para delimitar espécies e associar a distribuição de requisitos ecológicos característicos a estimativas de fluxo gênico entre pares populações dependendo da natureza dos padrões de distribuição encontrados.

Adaptação para explorar com maior eficiência o recurso alimentar num determinado hábitat tende a resultar numa diversificação morfológica causada por seleção natural em populações espacialmente segregadas, enquanto padrões de coloração tendem a ser produto de seleção sexual (Lack 1945, Grant e Grant 2014). O complexo *S. plumbea/beltoni* parece representar esses padrões devido à aparente variação no tamanho corporal e do bico, no cinza da plumagem discretamente e na coloração do bico (Repenning e Fontana 2013). No primeiro estudo específico com esse subgrupo foi possível mostrar diferenças fenotípicas significativas comparando indivíduos com bico preto e indivíduos com bico amarelo (Repenning e Fontana 2013). Contudo, discretas variações morfológicas regionais foram surgindo a partir do processo de revisão de indivíduos com diferentes procedências. Uma questão que se impôs foi: tais variações sutis representariam espécies crípticas, ou seriam resultado de variação individual ou extremos de um contínuo ao longo de um gradiente latitudinal? Visando acessar tal resposta buscou-se incrementar a base de dados primários com extenso trabalho de campo contemplando a máxima cobertura geográfica possível para testar o significado dessas variações entre as patativas.

Acompanhando as sutis diferenças morfológicas observadas cresceram as suspeitas sobre diversificação geográfica nas vocalizações das patativas. Transmissão cultural e aprendizado de canto em Passeriformes Oscines têm papel importante em estudos de especiação (Huber et al 2007, Podos et al. 2013). Cantos territoriais em

Oscines mostram grande discrepância entre constância e variabilidade em larga ou curta escala geográfica. Ambas, constância e mudanças representam grande significado biológico (Martens 1996). Estudos tem focado em relativamente poucas espécies com destaque para estudos em cativeiro com *Taeniopyga guttata* e *Sturnus vulgaris*, bem como, *Zonothrichia* e *Melospiza* (Kroodsma 1996). O processo de aprendizado de canto pode variar entre espécies ou mesmo entre grandes grupos dentre os Passeriformes (Lovette et al. 2002, Podos e Warren 2007, Mason et al. 2016). Para o aporte de conhecimento sobre o tema são necessários estudos comparativos incluindo diferentes espécies e grupos taxonômicos. Uma das principais vias para detalhar tipos de aprendizados de canto é investigar o padrão de variação no repertório de vocalizações no espaço geográfico (Lynch e Barker 1994, Martens 1996, Podos e Warren 2007). Dois processos são reconhecidos como promotores de variação espacial e temporal nos cantos de Oscines: (1) pelo processo de imitação podem transmitir seu repertório de elementos vocais de ave para ave (Lynch 1996), (2) por dispersão dos indivíduos que carregam elementos vocais de uma área a outra (Payne 1996). A extensão das variações geográficas e os fatores limitantes relacionados ao processo cultural de transmissão do canto, i.e., predisposição por aprendizado co-específico, bem como fatores particulares da história de vida são fundamentais para determinar o papel das vocalizações quando se busca entender limites interespecíficos em Oscines (Edwards et al. 2005, Remsen 2016). Compilando as diferentes hipóteses sugeridas para explicar o modo como se dá o aprendizado do canto em Oscines, nota-se que um conjunto alternativo de predições quase sempre relaciona similaridade entre o repertório vocal determinado pela distância entre os indivíduos no espaço (Nelson e Marler 1994, Hasselquist 1998, Kroodsma et al. 1999, Peters et al. 2000, Podos e Warren 2007). Os resultados sobre o processo de assimilação das vocalizações e extensão das variações nas vocalizações de indivíduos do complexo *S. plumbea/beltoni* serão utilizados para testar tais predições.

Estudos baseado em abordagens moleculares tem contribuído para entendimento de cenários filogenéticos em *Sporophila* (Lijtmaer et al. 2004, Mason e Burns 2013). Tem sido sugerido que em Thraupidae, *Sporophila* spp. têm uma alta taxa de especiação (Burns et al. 2014). Além disso, muitas espécies atualmente reconhecidas parecem ser resultado de radiações muito recentes e com baixo sinal de estruturação genética (Campagna et al. 2015). Repenning e Fontana (2013) descreveram *Sporophila beltoni* a partir de espécimes anteriormente reconhecidos como *S. plumbea* nominal e especularam a possibilidade de se tratar de espécies irmãs. Entretanto, nenhuma

evidência genética acompanhou o conjunto de dados fenotípicos para sustentar tal hipótese. Este complexo politípico fornece uma interessante oportunidade de desvendar a relação de parentesco entre *S. plumbea* e *S. beltoni* e estudar uma suposta diversidade genética críptica. Sob uma abordagem de reduzida representação genômica (ddRADseq), o qual amostra milhares de marcadores através do genoma (Peterson et al. 2012), foram gerados os primeiros resultados sobre a organização e níveis de diferenciação genéticas entre populações/táxons de fenótipos diagnosticáveis dentro do complexo *S. plumbea/ beltoni*.

Focando no complexo *S. plumbea/beltoni* (patativas) como modelo de estudos objetivou-se: (1) revisar e descrever as variações geográficas e fenotípicas baseados em um extenso conjunto de dados primários atualizados; (2) estimar mediante modelos preditivos de distribuição potencial os limites de ocorrência atual das populações/táxons redefinidos; (3) testar as diferentes hipóteses propostas sobre transmissão cultural em Passeriformes Oscines; (4) avaliar a extensão das diferenças regionais nas vocalizações e inferir como essas variações correspondem aos limites específicos; (5) testar a hipótese de variação clinal num gradiente latitudinal entre as diferentes populações/táxons; (6) investigar a distribuição da variabilidade genética entre as populações/táxons e inferir processos que regulam o fluxo gênico entre cada uma delas. Por fim numa abordagem integrativa considerando as diferentes linhas de evidências e sob um mesmo conjunto de dados concluiu-se propondo uma atual taxonomia para o complexo.

1.2 MÉTODOS

Áreas de Estudo

As amostragens contemplaram o máximo dos morfotipos reconhecidos como sendo do complexo *S. plumbea/beltoni* no espaço geográfico. Foram amostrados de forma sistemática durante três anos (2012-2015) diferentes ambientes abertos sul americanos: os campos de altitude do Rio Grande do Sul, os extremos do bioma Cerrado dentro do Brasil e os Campos Lavrados nos encaves do domínio amazônico no estado de Roraima (Figura 1.1). Amostragens na região de Lomas de Arenas e Pampas de Viru-Viru, Bolívia, foram restritas à gravação da vocalização dos indivíduos.

Número e distribuição espacial de amostras

Cada macho gravado e anilhado em atividade de defesa de território foi considerado uma amostra independente (ver marcação individual). O número de amostras variou conforme a distribuição e abundância, ou densidade, dos indivíduos de cada fenótipo por localidade. Definimos uma localidade como uma região com uma média de 2 km de raio independentemente de apresentarem continuidade ou não no habitat de ocupação potencial de uma determinada população. A distribuição espacial de cada amostra/indivíduo por localidade contemplou as mais variadas escalas de distância, a saber: mínima (0.2-2 km); média (50-100 km) e máxima (que foi variável alcançando até mais de 1.000 km de distância dentro da distribuição de cada população/fenótipo) (Figura 1.1). Complementarmente amostras de vocalizações obtidas em estudos prévios e de longo prazo de MR (2006-2016) foram utilizadas para as análises de transmissão do canto. Amostras estas restritas a região sul do Brasil em três diferentes áreas (Repenning e Fontana 2016). Localidades de espécimes de museus revisados são apresentadas na figura 1.2 com detalhes no anexo 1.1.

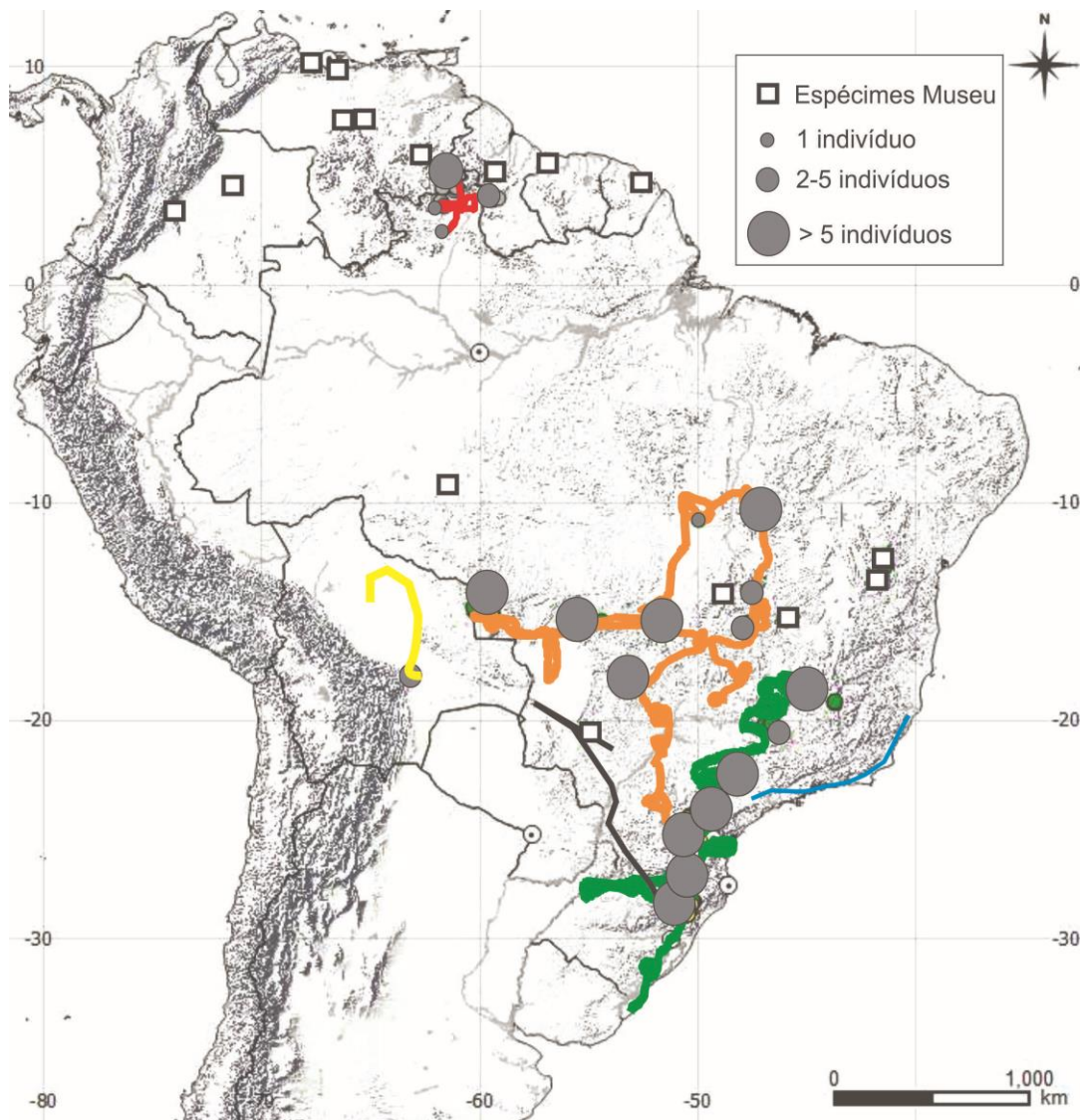


Figura 1.2. Área amostrada durante as estações reprodutivas de 2012 até 2015. As linhas coloridas representam transectos percorridos continuamente nos seguintes períodos e regiões: primeira expedição compreendendo o sul do Rio Grande do Sul até a região da Serra da Canastra, MG (verde); segunda expedição desde o norte do Paraná, passando pelo extremo oeste de Vila Bela da Santíssima Trindade, MT, Região do Araguaia, Jalapão, TO na região norte do Brasil chegando ao Grande Sertão Veredas, MG (laranja); terceira expedição lavrados de Roraima, Caracarái, Pacaraima e limites com Guiana (vermelho); quarta expedição, Bolívia, Lomas de Arena, Pampas de Virú-Virú (Santa Cruz de la Sierra) e Beni (amarelo); quinta expedição compreendendo o leste da região sudeste iniciando em Mogi das Cruzes, SP até Campos de Goytacazes, RJ limites com o ES (azul); sexta expedição desde o planalto médio do RS passando pelo oeste de SC, PR, chegando ao Pantanal Sul e região de Terenos no MS. Localidades de espécimes de museu sobrepostas com localidades amostradas durante o trabalho de campo não são representadas no mapa. Os círculos brancos com pontos representam capitais. Amostras coletadas: morfometria, canto e amostras de sangue.

Modelagem de distribuição potencial

Preferência no uso de habitat é um aspecto reconhecido para o complexo *Sporophila plumbea/beltoni* e tem mostrado papel importante para manter o isolamento

entre espécies com recente radiação no grupo (Sick 1963, Areta 2008, Reppening e Fontana 2016). Assume-se que há certo grau de subjetividade intrínseco à caracterização de um determinado habitat preferido por um táxon ou população, mesmo que empiricamente possa parecer muito evidente essa preferência após muita observação de campo. Quantificar, por exemplo, a fitofisionomia (estrutura, diversidade e densidade de plantas) de cada território reprodutivo estabelecido por um indivíduo e testar se há diferença significativa nesses atributos comparando os ambientes escolhidos por diferentes populações tornou-se secundário no presente estudo. Assim, a preferência de habitat teve um papel complementar nas interpretações e inferências feitas sobre os resultados dos modelos de distribuição potencial, pois os habitats são diretamente influenciados pelo clima (Cody 1985).

Modelos de nicho ecológico são embasados por dados ambientais, predominantemente climáticos, dos locais de ocorrência de um determinado táxon. Os modelos gerados que caracterizam nicho ecológico no espaço ambiental de um táxon servem para prever distribuição geográfica potencial com base nas condições ótimas para a ocorrência das espécies (Elith et al. 2006). Há um consenso sobre a dificuldade de definir de forma consistente o complexo conceito de nicho ecológico (Elith e Leathwick 2009) e o quanto os modelos de nicho ecológico se aproximam do nicho fundamental de um táxon (Hutchinson 1957, Schoener 1989, Giannini et al. 2012). Por isso, foi evitado o uso do termo modelagem de nicho ecológico (*ecological niche modeling*) conforme recomenda Jimenez-Valverde (2008). Foi assumida idéia de modelagem preditiva de distribuição de espécies, porque os modelos, de fato, são capazes de projetar simulações da distribuição das espécies no espaço geográfico por meio de dados relacionados a condições ambientais (abióticos). Além disso, não oferecem uma descrição do nicho das espécies e dados sobre interação intra e interespecíficas, ainda escassos e de difícil interpretação (Araujo e Guisan 2006, Phillips 2006, Jimenez-Valverde 2008, Elith e Leathwick 2009, Junior e Siqueira 2009).

As análises foram embasadas em dados primários (coordenadas geográficas) coletados pelo autor em campo (Anexo 1.1). Os registros geográficos foram criteriosamente selecionados de modo a considerar unicamente os pontos georreferenciados com inequívoca evidência de reprodução de cada indivíduo amostrado. Visando maximizar a acuracidade dos dados foi definido como evidência plena de reprodução, aquelas aves pareadas construindo ninho, com ninho na fase de incubação ou com ninhegos, bem como filhotes com cauda não completamente formada e sendo alimentados pelos adultos no local (i.e. filhotes com até cerca de 30

dias de vida). Isso porque é bem conhecido que filhotes com essas características (idade) permanecem nos domínios do território onde nasceram até pelo menos a obtenção da independência alimentar que ocorre a partir de 40 dias nas espécies estudadas (Franz e Fontana 2013, Repenning e Fontana 2016). Complementarmente, foram considerados, por exemplo, espécimes de coleções examinados e que apresentavam disponibilidade de informações sobre tamanho de gônadas (> 4 mm, maturação sexual). Essa informação de tamanho de gônadas quando cruzada com características de desgaste na plumagem (desgaste máximo) é muito eficiente para determinar com segurança o status reprodutivo de qualquer indivíduo de *Sporophila*. Por último, foram considerados registros geográficos de terceiros (colaboradores) desde que devidamente documentados e com a informação de coordenada geográfica associada.

Para a construção dos mapas de distribuição foram utilizadas modelagens preditivas de distribuição atual para cada táxon/população implementando o programa MAXENT 3.3 (Elith et al. 2011, Philips et. al. 2006). Tal programa estima a distribuição com base em dados de presença, utilizando um algoritmo de máxima entropia. Para as projeções de distribuição atual de cada população foram acessadas 19 variáveis climáticas e uma topográfica obtidas do projeto WorldClim (Hijmans et al., 2005) com resolução de 1 km (~30 arc-segundos). Ao final foram selecionadas sete variáveis climáticas não auto-correlacionadas, a saber: variação diurna de temperatura (Bio 2), isothermalidade (Bio 3), sazonalidade da temperatura (Bio 4), temperatura média do trimestre mais úmido (Bio 8), temperatura média do trimestre mais frio (Bio11), precipitação anual (Bio12), precipitação do trimestre mais quente (Bio18) e precipitação do trimestre mais frio (Bio19). Todas as variáveis tiveram seus limites geográficos cortados para o mapa político da América do Sul e foram consideradas para um ciclo anual completo. A configuração dos parâmetros gerais para as análises foi a seguinte: 1) *random test percentage*: 25; 2) *replicates*: 10; 3) *replicate type*: *crossvalidate*; *maximum iterations* 5000.

O desempenho de cada modelo foi estimado por meio do teste AUC (área sob a curva), onde valores de AUC acima de 0,75 são considerados como de bom desempenho (modelos melhores que o acaso) e definidos como ótimos quando valores de AUC situam-se entre 0,9 e 1,0 (Fielding e Bell 1997, Giannini et al. 2012). A curva ROC (*Relative Operating Characterist*) também foi utilizada para avaliar se o resultado foi superior a um valor de uma classificação aleatória do algoritmo de modelagem (importante para modelos com dados de presença como o de máxima entropia) (Phillips

et al. 2006). Para padronização e melhor apresentação dos mapas, estes foram editados utilizando o programa Quantum GIS versão 2.12.

Morfometria e marcação individual

Para avaliar diferenças morfométricas entre táxons e populações do complexo estudado foram tomadas medidas de espécimes anilhados complementado com peles de museus. Cada espécime (macho) de vida livre determinado como em atividade de reprodução teve seu repertório vocal gravado e posteriormente foi capturado. Cada indivíduo macho capturado foi marcado com uma anilha metálica (fornecidas pelo ICMBio/CEMAVE – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – Centro de Pesquisa para a Conservação das Aves Silvestres) e coloridas, seguindo os procedimentos tradicionais de captura e marcação de aves (Roos 2010). Cada combinação individual teve no máximo duas anilhas em cada tarso-metatarso incluído a anilha metálica, conforme estudos anteriores onde o método foi comprovadamente bem-sucedido (Rovedder 2011, Franz 2011, Repenning 2012).

Logo após a captura, a contenção temporária do espécime foi feita com saco próprio para pássaros, ou seja, confeccionados com tecido de algodão, opaco e nas dimensões de 25 x 30 cm nos moldes referidos pelo CEMAVE (Roos 2010). Todo o procedimento de manipulação foi efetuado no mesmo local da captura, portanto imediatamente após a captura. O tempo médio aproximado entre a captura, contenção, manuseio, repouso e a liberação de cada ave foi em média de 25 minutos. De cada indivíduo capturado foram obtidas as seguintes medidas morfométricas: tamanho do crânio, cúlmen exposto, narina ponta (borda distal da narina), largura e altura do bico, corda da asa, primeira rêmige secundária, cauda e comprimento total, mensurado com auxílio de paquímetro e régua (precisão 0,1 mm). Também, foi mensurada a massa corporal utilizando balança do tipo *Pesola Swiss Micro 20060*, de precisão 0,5g (Anexo 1.2).

Análises estatísticas e definições

Variações morfométricas ao longo de gradientes geográficos e ecológicos podem fornecer evidências de mudanças adaptativas. Quando em zonas de contato diferenças na morfologia externa entre populações podem esclarecer questões sobre reprodução cruzada entre as mesmas e permitir complementar inferências feitas sobre introgressão genética (Cadena e Cuervo 2010). Para examinar a existência de diferenças estatísticas nos diferentes parâmetros morfométricos entre os táxons e populações do complexo *S. plumbea/beltoni* foi utilizado o teste One-Way ANOVA paramétrico. Seguindo da

aplicação do teste Tukey-Kramer HSD *ad posteriori* com significância de (α) 0,01 para examinar quais pares de táxons/populações diferem entre si. Os grupos foram definidos com base nos morfotipos delimitados por um padrão geográfico de distribuição. Complementarmente pares de parâmetros da morfologia externa que apresentaram diferenças significativas foram submetidos a análises gráficas (*scatterplots*), pois representam padrões de variação no espaço bidimensional. Esse conjunto de análises foi feito usando o programa SPSS versão 17 (SPSS 2015).

Visando acessar múltiplas características da morfologia externa comparando os táxons ou populações foi utilizado um conjunto de sete variáveis não correlacionadas. Para tanto, as variáveis representando cada indivíduo projetadas no espaço multidimensional, mediante análises de componentes principais, foram reduzidas a dois eixos. Essa análise multivariada foi realizada no programa estatístico MINITAB 17 (Minitab 2010). Tais análises quantitativas somadas a outras evidências embasaram as novas delimitações de populações divergentes.

Para avaliação de medidas morfológicas foram utilizados exemplares de vida livre e de museus. Para comparação da massa corporal foram considerados apenas espécimes pesados em trabalho de campo. Foram desconsiderados, portanto, os valores de massa constante em etiquetas de espécimes de museu. Para a comparação de medidas de asas (maior rêmige primária e primeira secundária) e cauda foram considerados apenas machos em plumagem final. Uma vez que é reconhecido que machos em plumagem formativa (primeiro ciclo de vida) *sensu* Wolf et al. (2010), retém penas de voo de jovem, as quais apresentam diferenças significativas no comprimento (Repenning 2012). Para medidas com alta correlação positiva como cúlmen, cúlmen exposto e narina ponta foi considerado apenas uma dessas medidas (cúlmen exposto) para representar o comprimento do bico. Isso porque esse parâmetro pode ser tomado de espécimes vivos e de museus sem variações atribuíveis ao método.

Diferentes populações podem apresentar histórias de vida independentes. É reconhecido que táxons ou populações do complexo *S. plumbea/beltoni* migram ou dispersam em diferente extensão e exploram distintos habitats e espécies de gramíneas (sementes) (Repenning e Fontana 2013) o que pode levar a desvios alométricos no tamanho de estruturas morfológicas produto de pressões adaptativas (Baldwin et al. 2010). Buscando investigar variações na adaptação funcional associadas ao poder de voo ou dieta calculamos o índice da forma da asa e o volume do bico (mm³). O índice *hand-wing* (*Hand Wing Index*) foi calculado usando a fórmula: $100 \times [(P - S)/P]$, onde

P = a distância da junta carpal até a ponta da maior rêmige primária e S = compreende a medida desde a junta carpal até a ponta da primeira rêmige secundária (Anexo 1.2). Esse índice de forma da asa representa a proporção de aspecto da asa (Claramunt et al. 2012). O volume que representa a interação de três medidas do bico, foi calculado utilizando a fórmula de pirâmide triangular irregular, ver detalhes no anexo 1.2.

Vocalizações

Equipamento e Gravações

Para as gravações foi utilizado um gravador digital Tascam Teac Profissional DR680 com um microfone externo Sennheiser ME62 - mono acoplado a uma Parábola Telinga Pro-Universal (54,7cm/15,5cm) ou Sennheiser ME67. Os arquivos digitais foram gravados em 96kHz *sample rate*, 24-bit *signed*, tipo Wave. As gravações obtidas durante estudo de longo prazo (mais antigas) foram feitas com os gravadores Sony TCM D50 (cassete) e PCM D50 com microfone externo Sennheiser ME66. Todas as gravações foram feitas por MR. As gravações analógicas foram digitalizadas utilizando programa RAVEN versão 1.4, com 48 kHz *sample rate* e 16-24-bit *signed*, tipo Wave. Os espectrogramas foram gerados com os seguintes parâmetros: *discrete Fourier transform* DFT = 512 amostras e resolução de frequência = 188 Hz; resolução temporal = 2.1 ms e *frame overlap* = 50% RAVEN Pro 1.5 (Bioacoustics Research Program 2004).

Os machos de patativas durante o período reprodutivo cantam ao longo de todo o dia se mantendo ativos mesmo nas horas mais quentes do dia. Os mesmos costumam cantar expostos num circuito de poleiros dentro de seu território. Por isso, as gravações foram feitas em qualquer período do dia. Cada macho territorial teve seu repertório vocal gravado da forma mais completa possível (chamados e cantos) com técnicas de gravação padronizadas em relação à distância da origem do macho cantor (~7 à 15m) e respeitando um contexto comportamental padronizado (i.e. vocalizações espontâneas e num segundo momento sob mínimo estímulo de *playback*).

Análises acústicas

Os arquivos utilizados nas análises quantitativas não foram submetidos a nenhum tipo de edição ou filtro. As análises das gravações digitalizadas foram baseadas nos espectrogramas gerados com o programa RAVEN Pro 1.5. Para a seleção individualizada das sílabas ou elementos de cada indivíduo gravado construímos detectores automáticos (*Band Limiter Energy Detector*, *BLED*) com a seguinte

configuração: frequência mínima 1076 Hz, máxima 6696 Hz, duração mínima 0,0243 s, máxima 0,855 s e separação mínima 0,0087 em *Target Signal Parameters*. Os demais parâmetros seguiram a configuração *default* do programa RAVEN Pro 1.5. Esse detector se mostrou muito eficiente na seleção de notas das patativas. Logo após uma primeira interação do detector foi realizada uma inspeção visual com o objetivo de certificar que notas hetero-específicas não foram incorporadas na seleção. Esse procedimento foi seguido para cada indivíduo.

Classificação das sílabas

Para cada espécime foram caracterizadas as frases ou complexo de notas/sílabas (canto) e vozes de contato ou alarme (chamados). Sílabas diagnosticáveis visualmente foram rotuladas diretamente na tabela gerada após a utilização dos *BLEDs*. Para aquelas sílabas com maior dificuldade de serem discriminadas via inspeção visual foi utilizada a ferramenta de *Cross-Correlation analysis* (RAVENPro 1.5). Tal análise se mostra eficiente para medir semelhança entre elementos vocais curtos no tempo e com arquivos gravados com bom contraste entre sinal e ruído (Bioacoustics Research Program 2004). Valores de correlação entre pares de sílabas acima de 0,7 foram considerados para assumir que tais sílabas representam o mesmo elemento vocal. Reconhecidamente a definição de unidades dos sons pode ser dificultada pela característica de continuidade ou descontinuidade de cada elemento vocal típico em Oscines (Lynch 1996). Por isso foi utilizada uma análise de correlação cruzada para ajudar a diminuir a subjetividade sobre limites discretos de cada elemento vocal (Horn e Falls 1996).

Aquisição e transmissão cultural de sílabas, variação no tempo

Um processo fundamental para se compreender a função dos cantos no reconhecimento espécie específico em Oscines diz respeito à forma como são transmitidos e mantidos no tempo os elementos vocais mais básicos (i.e. notas, sílabas ou “*themes*”) dentro e entre populações (Lynch 1996, Catchpole e Slater 2008). Para avaliar como sílabas do canto são mantidas nas populações de patativas ao longo dos anos, bem como para entender como tais elementos podem ser transmitidos de um indivíduo a outro, foi realizada uma comparação qualitativa baseada numa cuidadosa inspeção visual dos espectrogramas. Essas análises se limitaram a população de *S. beltoni* mais meridionais da distribuição (cinco localidades no RS e SC) no complexo estudado e só foi possível devido a um estudo de longo prazo conduzido nessas populações (2006-2016). Tal estudo pretérito possibilitou a acumulação de grande

quantidade de gravações de indivíduos marcados individualmente em diferentes temporadas reprodutivas.

Repertório de sílabas

O repertório de sílabas de canto e chamados de contato foi definido por indivíduo, localidade e por população ou táxon, respectivamente. O repertório de sílabas do canto territorial de cada indivíduo de patativa tende a se estabilizar após quatro a sete frases emitidas por um indivíduo (Figura 1.3). O repertório de chamados de contato por indivíduo tendeu a se estabilizar após a manifestação de 5 a 12 chamados de contato por indivíduo (Figura 1.4). Portanto, as gravações tiveram uma média de cantos e chamados muito superior ao número necessário para se obter uma estabilidade no repertório de cada indivíduo.

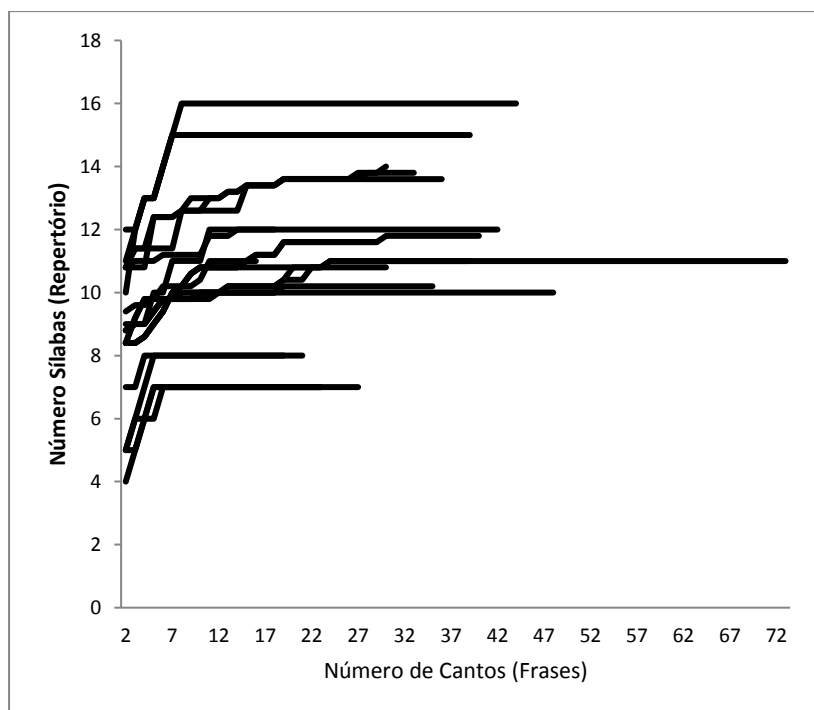


Figura 1.3. Curva cumulativa mostrando como novas sílabas surgem no repertório a cada novo canto de defesa de território ou frase analisado. Cada linha preta representa um macho territorial diferente (n = 33).

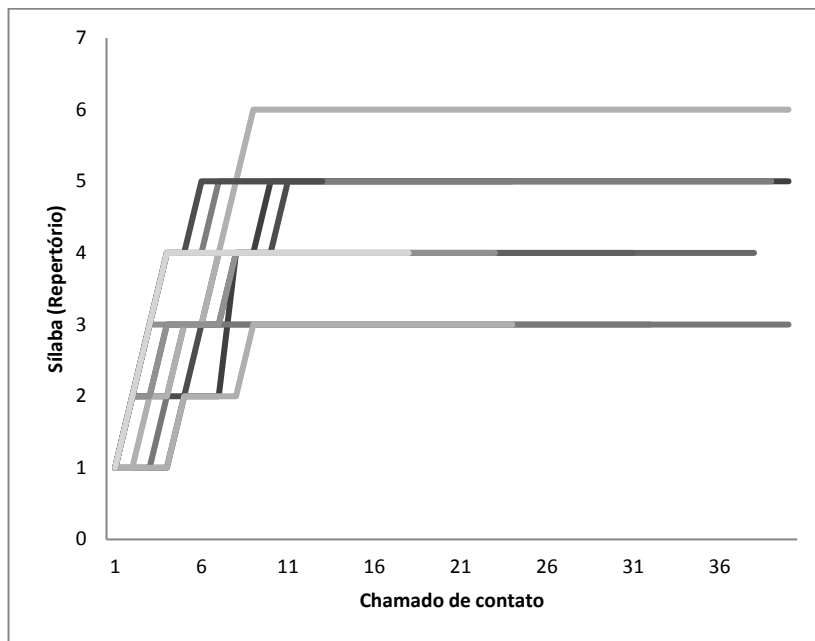


Figura 1.4. Curva cumulativa mostrando como novas notas sílabas surgem no repertório a cada novo chamado de contato analisado. Cada linha em tons de cinza representa um macho territorial diferente (n = 24).

Variação Geográfica

Foram considerados para as análises todos os indivíduos com ao menos quatro frases do canto territorial gravado e/ou aqueles indivíduos com um mínimo de 10 chamados de contato gravados com boa qualidade. Numa primeira etapa foi utilizada uma média de quatro cantos por indivíduos (min. 3, máx. 7 frases) visando compreender a extensão nas diferenças intra-individual comparativamente as variações entre indivíduos em relação ao repertório de sílabas. Após conhecer que as variações intra-individuais são significativamente menores do que inter-individuais, mesmo dentro de uma mesma localidade, foi selecionada uma frase do canto para representar cada indivíduo nas análises de similaridade de canto.

As análises multivariadas utilizadas para acessar semelhança e divergência de cantos e repertório de chamados de contatos entre pares de indivíduos foram feitas com base em matrizes construídas não apenas com valores de presença e ausência de determinado elemento vocal. Tendo em vista a alta complexidade inerente aos cantos das patativas foi utilizada para a construção das matrizes uma medida que representa quantitativamente o formato de cada sílaba. A ferramenta utilizada para extrair os valores de frequência (eixo Y) através do tempo (eixo X) e amplitude (eixo Z = escala de cinza no espectrograma) foi o Contorno de Frequência Percentil 50% (Hz). Essa ferramenta captura os valores em cada célula do espectrograma considerando a linha média de cada elemento com a maior energia do som, ou seja, mais escuro (Figuras

1.5-1.6). Essa análise, portanto, é focado no elemento (nota, sílaba) que carrega maior energia evitando medidas de elementos harmônicos.

Embora reconhecida à importância funcional das características estruturais dos cantos em aves representadas pelo conjunto de medidas tradicionais (alta, baixa e pico de frequência, canto e sílaba *bandwidth*; número e taxa de repetição de notas, etc.) utilizadas em estudos sobre adaptação e diferenciação vocal em aves (Podos e Warren 2007, Cadena e Cuervo 2010, Zolliger et al. 2012, Podos et al. 2013, Greig e Webster 2013). Este método de análise quantitativa pode mostrar-se pouco eficiente para acessar as diferenças no repertório vocais de táxons com estrutura de canto muito conservada ou resolver questões relacionadas ao repertório vocal e como ele varia no espaço geográfico (Greig et al. 2013). Estudos incluindo espécies irmãs de *Sporophila* utilizando análises de componentes principais baseado nessas clássicas medidas de parâmetros físicos do som, se mostraram ineficazes para separar tais cantos diagnosticáveis visualmente (Campagna et al. 2011). Isso porque seus cantos são relativamente conservados em relação a estrutura e frequência das notas (Areta 2010). Adicionalmente, experimentos clássicos como o de Brémond (1976) evidenciaram que o formato de cada nota ou sílaba dentro do canto em Passeriformes pode ser um sinal funcional com papel mais importante no reconhecimento espécie-específico, do que sintaxe ou características estruturais do canto (Catchpole e Slater 2008).

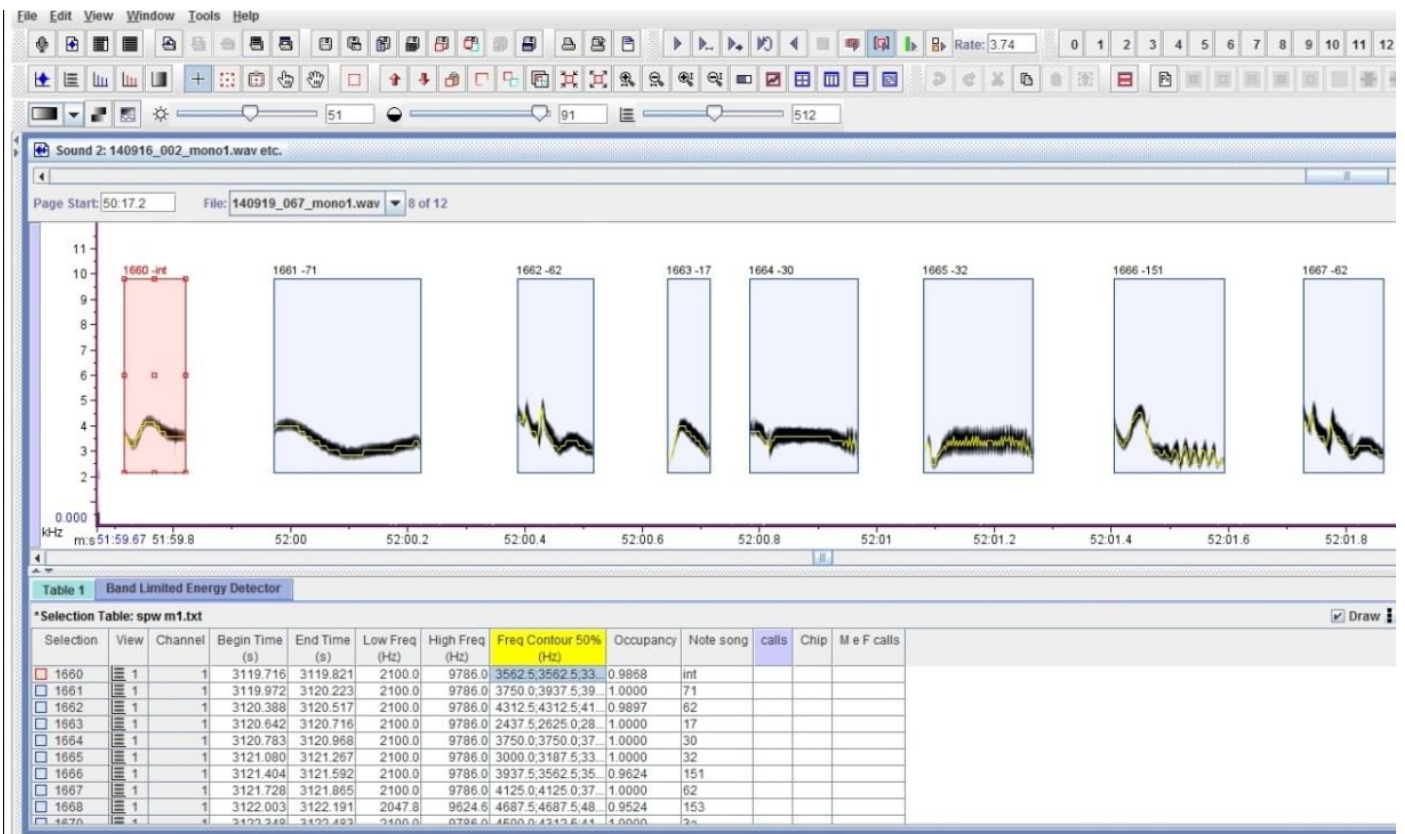


Figura 1.5. Ferramenta Contorno de Frequência Percentil 50% (Hz) representado pela linha amarela dentro de cada sílaba selecionada (Programa RAVEN Pro 1.5). Cada célula da tabela resultante possui um conjunto sequencial de valores de frequência (Hz).

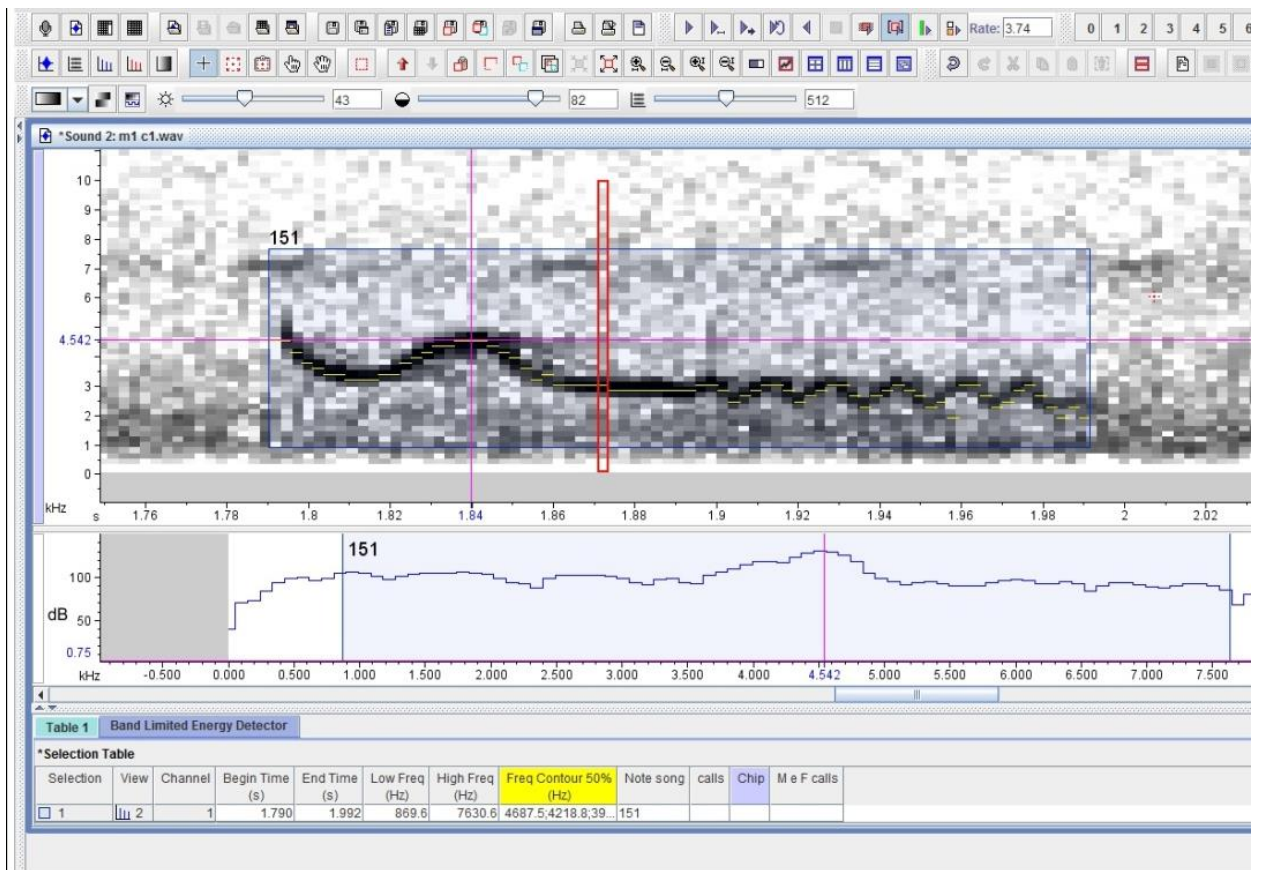


Figura 1.6. Representação aproximada mostrando que o espectrograma é uma matriz de células discretas. O polígono vermelho indica uma coluna representando uma fração de tempo (2.1 ms) com múltiplas células cada uma com um valores de frequência (Hz). O gradiente de intensidade de cinza corresponde a distribuição da energia do som (dB) dentro do espectro. A ferramenta de contorno de frequência 50% (traços amarelos) considera as células mais escuras (com maior energia dB) para capturar o valor de frequência (Hz) na tabela.

Análises estatísticas

Para determinar padrões de variações geográficas relacionados à “similaridade” ou dissimilaridade no repertório de cada macho territorial foram comparados pares de indivíduos entre si. Este primeiro passo resultou em uma matriz com valores de dissimilaridade gerados pela análise multivariada com o estimador de Distância Euclidiana usando o programa estatístico SPSS versão 17 (SPSS 2015). Num segundo passo foi comparada a matriz de dissimilaridade dos cantos com uma matriz de distância geográfica em km entre os respectivos machos territoriais gravados. Foi utilizado o teste de Mantel para verificar a possível correlação entre separação espacial e diferenças nos repertórios de pares de machos territoriais. Para tanto, foram considerados todos os intervalos de distâncias entre pares de indivíduo.

Foi avaliada a relação entre distância geográfica e divergência no canto territorial de indivíduos par a par. Numa primeira análise foram considerados todos os indivíduos na mais ampla distância geográfica observada entre os machos amostrados (até 3.900 km latitude e 2.100 longitude). Posteriormente, foi realizada uma análise entre separação espacial e extensão na diferença dos cantos. Essa análise se limitou a menor escala geográfica (local ou regional) que considerou pares de machos com territórios reprodutivos distantes até 5 km.

Amostragem e Análises moleculares

Coleta de material genético: de cada indivíduo gravado, anilhado e fotografado foi coletado 30 µl de sangue em papel filtro e armazenado a seco ou em álcool 96% (Bull et al. 2010) por meio do procedimento do corte da extremidade da unha do hálux (Braga et al. 2010). Foi coletado tecido de indivíduos coletados ou que acidentalmente foram a óbito e que foram depositados na Coleção Ornitológica do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS.

Foram reunidos 73 indivíduos machos do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*: *Sporophila plumbea* nominal (29), *Sporophila plumbea* (população alopátrica mais meridional (11), *Sporophila p. whiteleyana* (8), *Sporophila beltoni* (25). Estas amostras compreenderam quase toda a distribuição geográfica do complexo estudado chegando aos limites latitudinais e longitudinais (Figura 1.1). Detalhes sobre o conjunto de amostras utilizadas neste estudo estão no anexo 1.1. O protocolo molecular (ddRadSeq) que fornece as primeiras evidências de agrupamentos genéticos nesse complexo de *Sporophila* são detalhadas no anexo 1.3.

Conceito de espécie: uma breve reflexão

Especiação é um processo e não um evento (Grant e Grant 2008). Portanto o tempo condiciona etapas a esse processo que podem ser classificadas com alguma subjetividade, arbitrariedade (Ramsen 2016). O produto final do processo de diferenciação no tempo não é imperativo que vai ser convertido em especiação. Outros cenários, certo modo estáveis, podem ser estabelecidos a partir da diversificação dos organismos na linha do tempo, tais como clinas, polimorfismo e zonas híbridas num contato secundário (Lovette e Fitzpatrick 2016).

Sob diferentes conceitos de espécie - especialmente os conceitos filogenético e o biológico de espécie – as conclusões taxonômicas baseadas nos resultados certamente podem tomar caminhos diferentes ao se aplicar cada um desses conceitos às populações

em estudo. A polarização de idéias e o desacordo histórico entre os dois principais (maiores rivais) conceitos de espécies sugeridos, precisa ser superado. Embora pareça claro que o conceito biológico de espécie prevalece entre os ornitólogos (Remsen et al. 2014). O conceito biológico de espécie, cunhado pelo ornitólogo E. Mayr que trabalhou fortemente questões evolutivas nas décadas de 40 até 60, inicialmente parece direto e pragmático - definição formal (BSC): conjunto de indivíduos intercruzantes capaz de gerar descendentes férteis (Mayr 1982). Entretanto há algumas limitações inatas nessa proposta como a capacidade operacional de aplicação do conceito ou, que algumas limitações seriam resultantes de interpretações muito restritivas do BSC (Jonhson 1999). O intercruzamento e a geração de descendentes férteis se tornam imune de teste, por exemplo, se introduzirmos o elemento geográfico. Isto é, populações alopátricas nunca poderão ser postas a prova de sua capacidade de intercruzamento porque naturalmente elas estão espacialmente segregadas. Mesmo que experimentos simulando contato secundário possam fornecer alguma evidências quantificáveis a cerca disso (Grant e Grant 2014). Análises moleculares de populações (alopátricas ou não) permitem a determinação quantitativa explícita de níveis de divergência trazendo concordância de evidências sobre o estatus de espécie (Young et al.1994). Outra fragilidade refere-se à alta capacidade de retenção da habilidade de intercruzar, caso particularmente comum em aves. Isto pode levar a equivocada interpretação da história de parentesco (filogenético) uma vez que temos casos clássicos de hibridação de táxons não irmãos ou não proximamente relacionados. Embora, o elemento fundamental de qualquer espécie biológica esteja na independência genética, que assim permite a evolução sob trajetória distinta de todas as outras espécies. Tal independência genética (monofilia recíproca) não necessita ser completa (Patten 2010), uma vez que espécies separadas por milhões de anos podem reter a habilidade de intercruzar (Jonhson 1999). Grant 1992, afirmou que mais de 10% das aves conhecidas estão engajadas em processos de intercruzamento (hibridação) com híbridos viáveis. Portanto, capacidade de hibridação não deve conferir automaticamente co-especificidade mesmo sobre o BSC. O significado da hibridação e compatibilidade reprodutiva é o ponto mais questionável do BSC.

Por sua vez, o conceito filogenético de espécie (PSC) cunhado por J. Cracraft (1983) é definido como: espécie é o menor conjunto/agrupamento de indivíduos diagnosticável com padrão parental de ancestralidade e descendência. O PSC abandona o uso de subespécie como tratamento infra-específico. Uma crítica recorrente ao PSC em relação à operacionalidade é a aplicabilidade do método filogenético. Teoricamente

para assumir a independência evolutiva entre pares de populações faz-se necessário a aplicação de um teste de hipótese filogenética. Há ainda casos como, por exemplo, o de *Buteo swainsoni* e *B. galapagoensis* (Bollmer et al. 2006) em que parece não haver o compartilhamento de ancestralidade e descendência entre as duas espécies reconhecidas. Neste caso para a manutenção das duas espécies como plenas, baseado no teste de hipótese filogenética com evidências moleculares, não pode ser aplicado, ou não é o mais ajustado para explicar esse caso de especiação. Interessante é destacar que no PSC se mantém o elemento da diagnosticabilidade. Ou seja, uma forte dependência da capacidade sensorial humana. Remsen (2005) interpreta que o uso da diagnose inequívoca envolve arbitrariedade e decisões não biológicas. De fato, todos os conceitos de espécie têm em sua essência explícita ou implicitamente o aspecto da capacidade de diagnose ou de diferenciação. Portanto, uma questão que surge de imediato é: se nós não reconhecemos pela aparência (Watson 2005) não é uma espécie? Mesmo que os organismos tenham a capacidade de reconhecimento mútuo entre si. Continuaremos a ignorar que duas populações possam ser tratadas como espécies distintas simplesmente porque não temos capacidade sensorial de perceber eles como duas linhagens evolutivas distintas? Ao deparar-se com o tema conceito de espécie essas reflexões são sempre inevitáveis.

Definições limitadas (restritivas) de espécies são incompatíveis com a complexidade na especiação das aves por que tais definições podem nunca acomodar todas as possíveis interações de populações naturais (Johnson et al. 1999). Concluímos que a única definição de espécies que pode se aproximar da realidade evolucionária precisa ser muito mais generalista e inclusiva do que as oferecidas até aqui. Um ampliado e modernizado conceito de espécie é eminentemente aplicável as aves porque esta nova formulação pode incorporar a essência dos principais conceitos (e.g. ESC, RSC, CSC, PSC, e CPC) sem abandonar a validade geral do existente BSC (Remsen 2005). O *Comprehensive Biologic Species Concept* (CBSC) traz a seguinte definição: uma espécie é um sistema de populações que representam um grupo essencialmente monofilético, geneticamente coesivo, e genealogicamente concordante com linhagem de indivíduos que compartilham um sistema comum de fertilização através do tempo e espaço, e que representam uma trajetória evolucionária independente com essencial, mas não necessariamente completo isolamento reprodutivo em tais sistemas (espécie relacionada). A releitura de todos os conceitos para dar origem a um conceito universalizado e amplo também foi exercitado por de Queiroz (2011), onde a essência de linhagem evolutiva fica evidente, assim como a capacidade humana no

reconhecimento de tais linhagens. Segundo de Queiroz, espécie é uma linhagem de meta-populações, sub-populações, grupos de indivíduos (não necessariamente uma população fechada), com curso evolutivo próprio e que mantém sua integridade frente à outra linhagem. Importante destacar é que esta abordagem não menciona mais reprodução sexuada, hibridação, manutenção de indivíduos férteis. Aspectos comuns aos conceitos mais clássicos propostos até hoje. De fato o isolamento reprodutivo intrínseco não assume a propriedade central para uma espécie (de Queiroz 2007; Sangster 2014). Portanto, nesta tese assume-se o conceito de espécie mais amplo (*e.g.* conceito compreensivo de espécie) e capaz de acomodar adequadamente variados padrões de divergências populacionais encontrados tendo claro sempre que especiação é um processo. Finalmente a questão que fica é: sob um conceito síntese de espécie como o CBSC (*Comprehensive Biologic Species Concept*) quais serão as implicações taxonômicas mediante novos resultados sobre as populações investigadas? As decisões taxonômicas serão norteadas aqui por esse conceito pluralista.

1.3 Resultados

Modelando a distribuição potencial das patativas

Foram compilados 268 registros de ocorrência considerando somente os registros com evidências de reprodução de cada indivíduo. Numa segunda etapa esses registros foram selecionados visando eliminar registros de uma mesma localidade (presenças duplicadas) resultando em 103 registros os quais foram utilizados para rodar as análises no MAXENT. As figuras 1.7 a 1.11 apresentam os resultados de modelos ecológicos de nicho potencial para o presente considerando cada uma das quatro populações pré-determinadas com base nos resultados das análises genéticas, acústicas e morfológicas apresentadas a seguir. Os suportes para cada um dos modelos de máxima entropia foram considerados ótimos com valores de AUC distribuídos entre 0,901 – 0,998. Por isso, a precisão dos modelos de distribuição baseados na predição da ocorrência de condições favoráveis para a reprodução de cada população pode ser considerada melhor que o acaso.

Todos os mapas mostraram maior detalhamento do que os limites da área de distribuição inferida para cada táxon na literatura tradicional que sempre apresenta um polígono abrangente para representar a distribuição das mesmas. Os resultados dos modelos de distribuição mostram que cada população ocorre em diferentes ambientes

com quase nenhuma sobreposição geográfica. A população mais central na distribuição geral do complexo estudado mostra uma área muito ampla e espalhada com condições ideais para reprodução, enquanto as três demais populações/táxons periféricos podem reproduzir em condições ótimas em áreas mais restritas. A seguir o resultado do modelo de distribuição é caracterizado para cada população.

Para *Sporophila beltoni* o mapa resultante da modelagem mostrou destacada congruência com a distribuição até então conhecida. É possível observar a distribuição potencial para a espécie com uma área aparentemente contínua na porção sul e com curtas áreas descontínuas em direção ao norte, até de sua área de reprodução. Cabe destacar a forte predição de uma área com condições ambientais ótimas para a reprodução da espécie na grande região de Curitiba, mesmo sem existir nenhuma coordenada nessa área na base de dados (Figura 1.7).

Para a população denominada como *Sporophila plumbea* “sul” o mapa mostra uma área geográfica com condições ideais para a reprodução bastante restrita. As áreas potencialmente adequadas para a reprodução deste grupo distribuem-se nas porções mais altas dos campos gerais do nordeste do estado do Paraná adentrando o extremo sul do estado de São Paulo na grande região de Itararé. O desempenho do modelo para essa estimativa foi máximo com valor de AUC 0.998 (Figura 1.8).

O mapa de distribuição potencial da subespécie nominal *S. p. plumbea* aponta uma zona geográfica intermediária do complexo estudado. Foi o modelo preditivo que incluiu a maior área geográfica com condições ambientais ótimas para reprodução de uma população correspondendo a distribuição do Bioma Cerrado indicando também áreas abertas da região dos Llanos del Mojos, na Bolívia. Contudo, o mapa mostra muitos pontos de descontinuidade geográfica nessa grande mancha que contempla grande parte do Brasil Central e seu entorno imediato (Figura 1.9).

Para *Sporophila p. whiteleyana* o mapa de distribuição potencial mostra áreas descontínuas no extremo norte da América do Sul. Há forte predição de uma área com condições ambientais ótimas para a reprodução dessa subespécie para região dos Lavrados ao norte do estado de Roraima (norte do rio Amazonas) em direção a Grande Savana Venezuelana. Adicionalmente, uma ampla zona com discreto valor de predição para ocorrência da subespécie é indicada pelo modelo para grande região da foz do rio Amazonas. Entretanto, não foi possível compilar nenhum registro confirmado de reprodução de nenhuma população nestas savanas (Figura 1.10).

A figura 1.11 ajuda na comparação das estimativas de distribuição potencial entre dois táxons que podem ocorrer em parapatria. Os mapas de distribuição mostram uma abrupta substituição de áreas geográficas que apresentam as melhores condições ambientais para reprodução de cada uma das populações. Onde uma população tem alta probabilidade de ocorrer durante a reprodução tende a ser reciprocamente substituída pela área de alta probabilidade de ocorrência da população de outra espécie. Exceto a zona de parapatria mencionada nenhuma localidade de ocorrência de uma das quatro populações/espécies esteve presente dentro da área na qual o modelo preditivo indicou como de ocorrência de outra população.

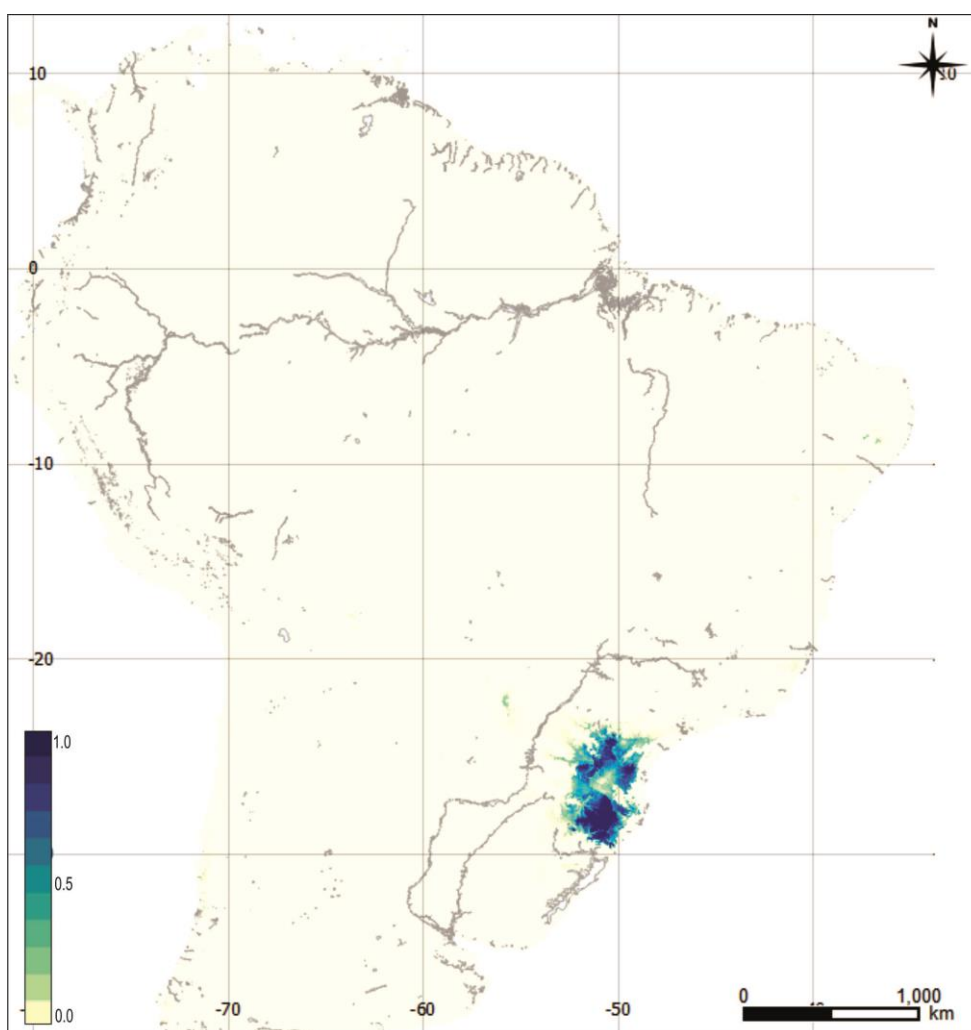


Figura 1.7. Resultado do modelo de distribuição potencial de *Sporophila beltoni*. Modelo baseado na distribuição da espécie durante a atividade de reprodução dos indivíduos, gerado com o algoritmo MAXENT a partir de nove covariáveis climáticas. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade, baixa (cor claro) e alta (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para prever a distribuição potencial da espécie. Valor de AUC 0,997.

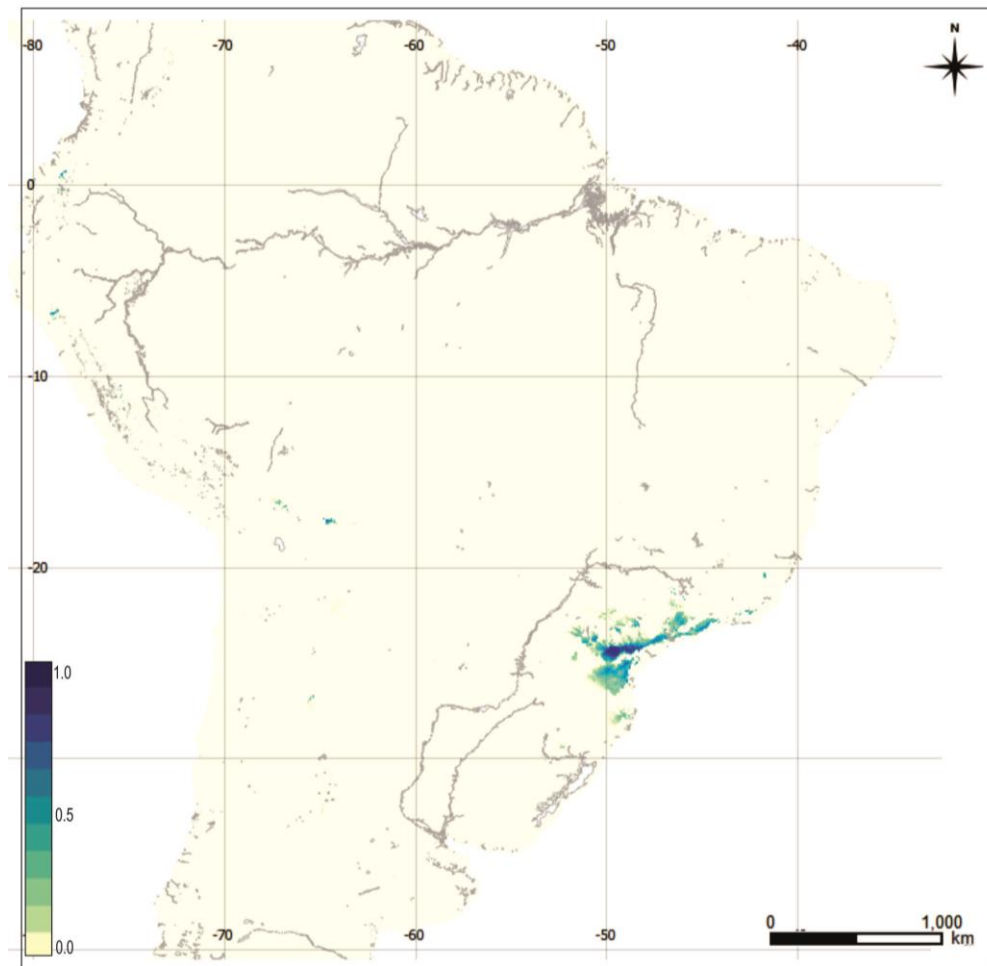


Figura 1.8. Resultado do modelo de distribuição potencial de *Sporophila plumbea* “sul”. Modelo baseado na distribuição da população durante a atividade de reprodução dos indivíduos, gerado com o algoritmo MAXENT a partir de nove covariáveis climáticas. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade, baixa (cor claro) e alta (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para prever a distribuição potencial da espécie. Valor de AUC 0,998.

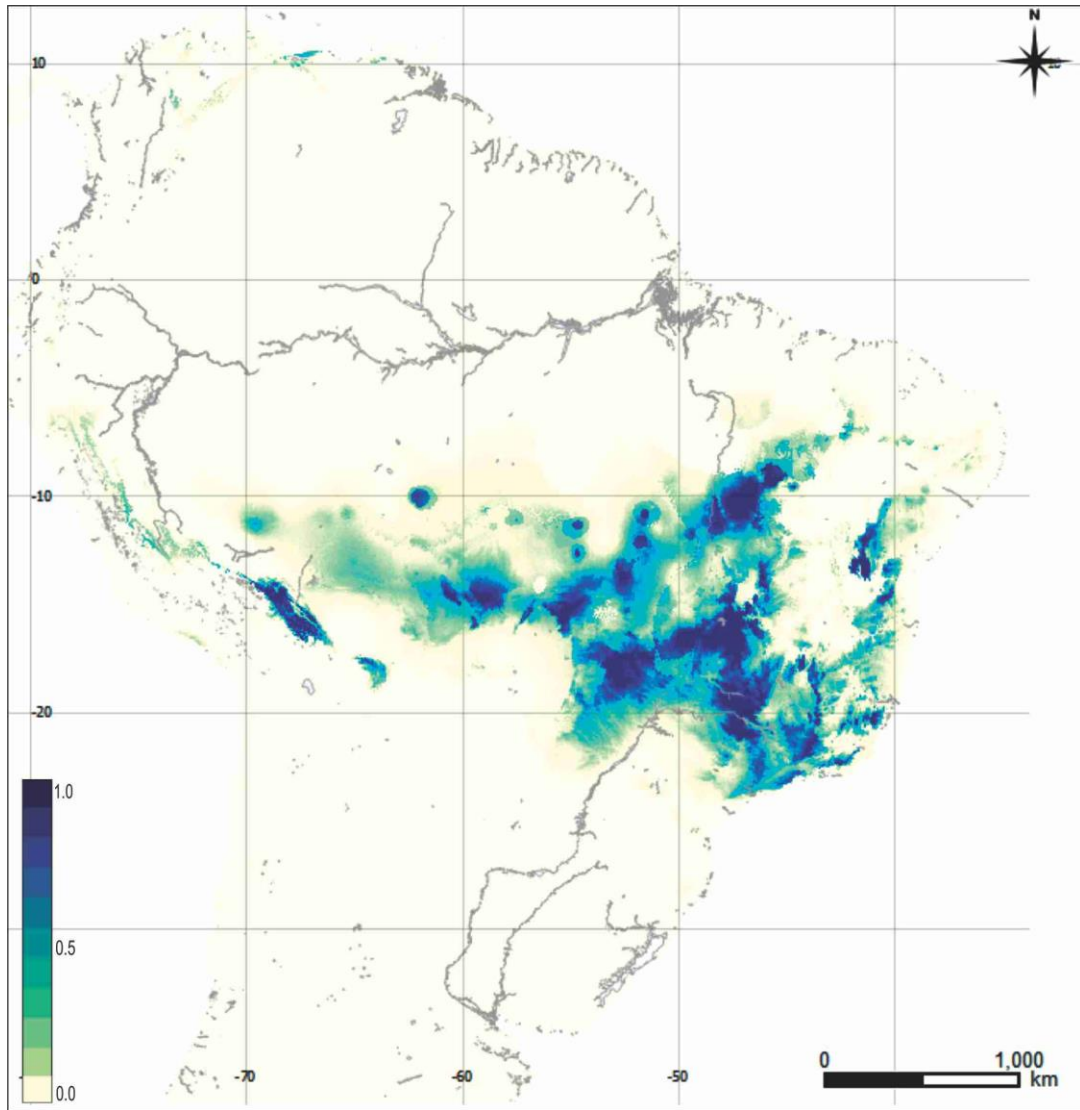


Figura 1.9. Resultado do modelo de distribuição potencial de *Sporophila plumbea plumbea*. Modelo baseado na distribuição da subespécie nominal durante a atividade de reprodução dos indivíduos, gerado com o algoritmo MAXENT a partir de nove covariáveis climáticas. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade, baixa (cor claro) e alta (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para inferir a distribuição potencial da espécie. Valor de AUC 0,948.

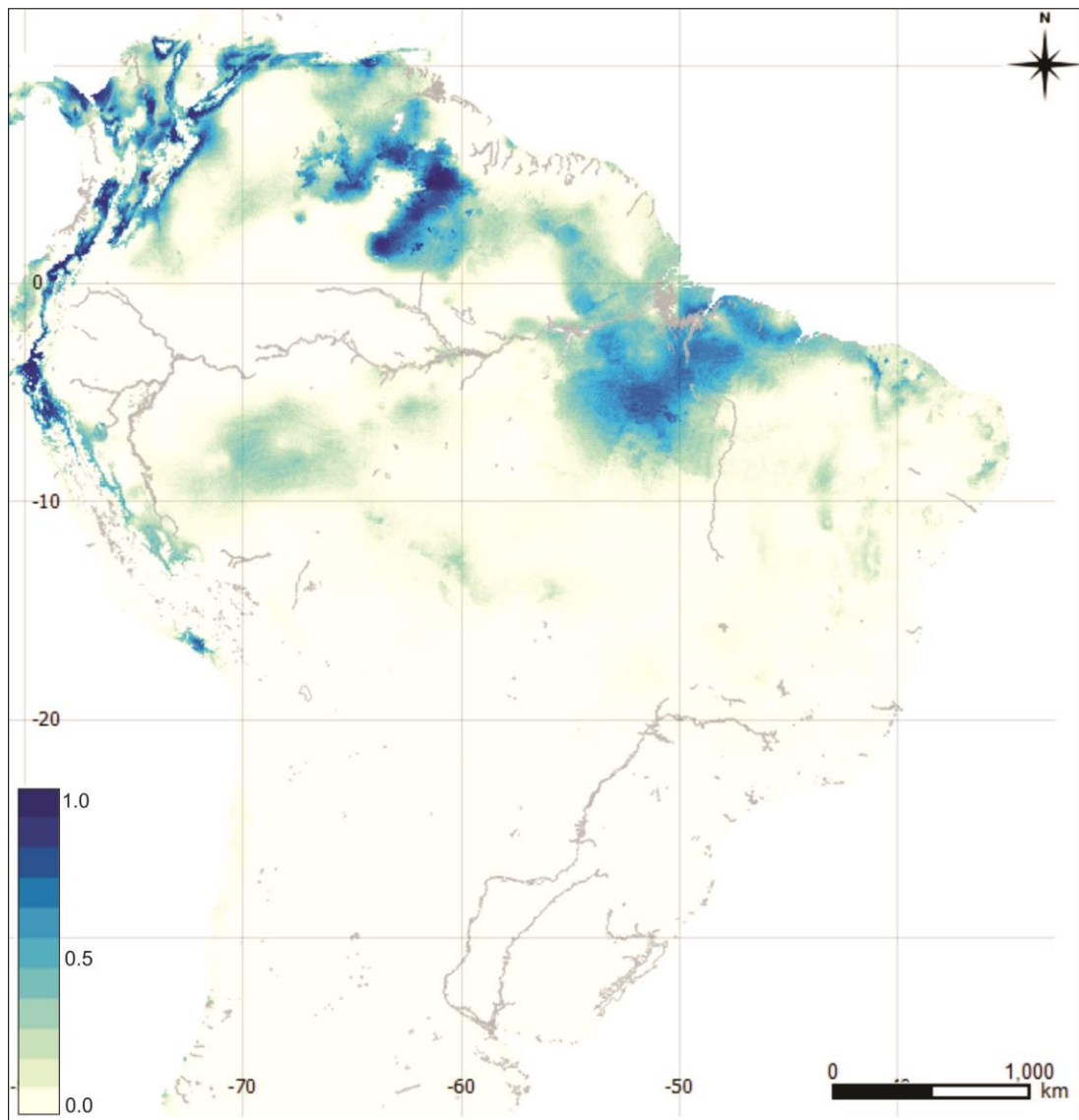


Figura 1.10. Resultado do modelo de distribuição potencial de *Sporophila plumbea whiteleyana*. Modelo baseado na distribuição da subespécie nominal durante a atividade de reprodução dos indivíduos, gerado com o algoritmo MAXENT a partir de nove covariáveis climáticas. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade, baixa (cor claro) e alta (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para prever a distribuição potencial da espécie. Valor de AUC 0,901.

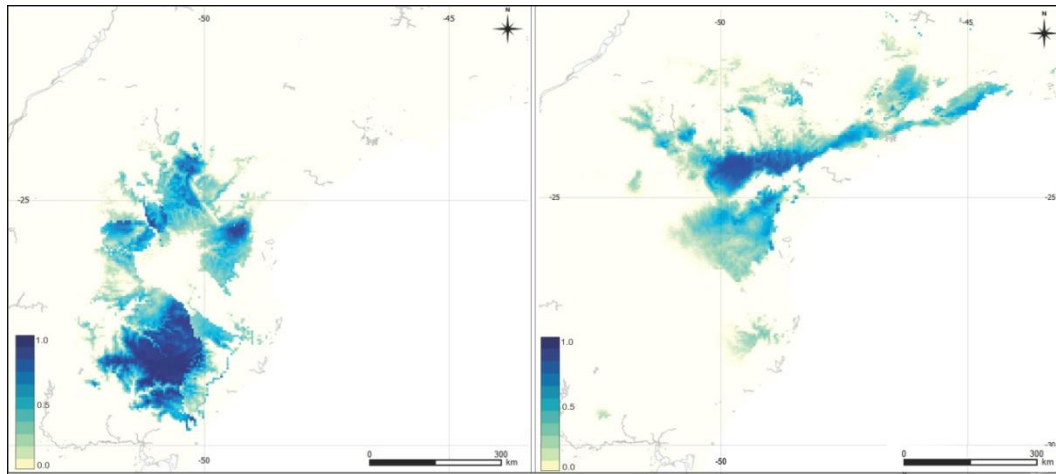


Figura 1.11. Resultado comparativo entre o modelo de distribuição potencial de dois táxons do complexo *Sporophila plumbea* / *S. beltoni*. Modelo baseado na distribuição da população meridional de *Sporophila plumbea* e de *Sporophila beltoni* durante a atividade de reprodução dos indivíduos, gerados com o algoritmo MAXENT a partir de nove covariáveis climáticas. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade, baixa (cor claro) e alta (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para prever a distribuição potencial da espécie. *Sporophila plumbea* “sul” valor de AUC 0.998 e *Sporophila beltoni* valor de AUC 0.997.

Variações Morfológicas

Os resultados apresentados representam a maior cobertura geográfica e a maior quantidade de indivíduos examinados do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. A análise de variância preliminarmente mostrou que as suspeitas de variações populacionais dentro de *Sporophila beltoni* não foram corroboradas comparando as características morfológicas entre um conjunto de indivíduos do Norte (n=24) e outro do Sul (n=99) da distribuição. Nenhuma variável morfológica apresentou diferença significativa nas médias. Por isso, os resultados apresentados mostram *Sporophila beltoni* como uma população única baseado nos parâmetros morfológicos. Por outro lado, em *Sporophila plumbea* três grupos ou morfotipos podem ser visualizados com base nas variações morfológicas avaliadas. As tabelas (1.1 a 1.3) mostram a estatística descritiva e as comparações entre características morfológicas de pares de populações/espécie (ANOVA, teste de Tukey HSD).

Uma representação de diferentes características morfológicas comparando as médias de cada variável mostra que há uma tendência de variação gradativa nas dimensões do corpo entre as populações. Os indivíduos com maior tamanho corporal são da espécie *Sporophila beltoni* com distribuição mais meridional e os de menor tamanho corporal são representados por indivíduos da população *S. plumbea*

whiteleyana que ocorre no extremo norte da distribuição do complexo. O mesmo padrão não se repete comparando as médias de parâmetros associados a dimensões do bico, tais como, altura, largura e comprimento do bico. O volume em mm³, que representa a interação entre três principais medidas do bico supracitadas, pode variar de forma independente das dimensões corporais (Figura 1.12).

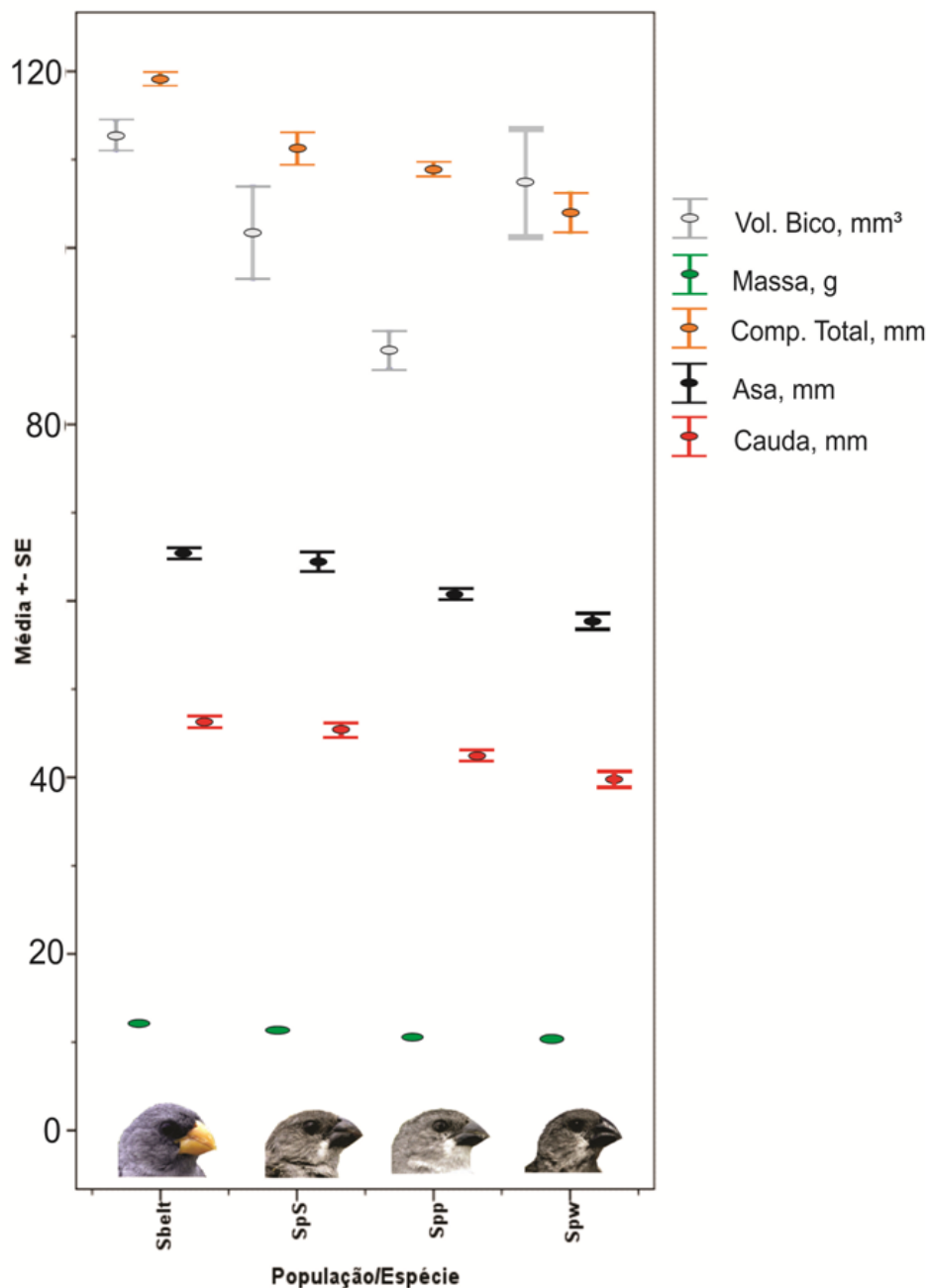


Figura 1.12. Média ± SE das variáveis obtidas apenas de espécimes capturados em campo considerando as quatro populações/espécies proximamente relacionadas no complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. O volume em mm³ representa um conjunto das três principais dimensões do bico: altura, largura e culmen: *Sporophila plumbea* população “sul” (SpS), *Sporophila p. plumbea* (Spp), *Sporophila p. whiteleyana* (SpW), *Sporophila beltoni* (Sbelt). O número amostral para cada valor médio da variável por população é apresentado na tabela 1.1. A figura 1.15 ilustra complementarmente os resultados gráficos.

Variação morfométrica multivariada

Os resultados considerando sete medidas morfológicas mostram que três das quatro populações/espécies podem ser separadas no espaço dimensional de dois eixos e a população *S. plumbea* “sul” apresentou sobreposição parcial no espaço com *S. beltoni* (Figura 1.13). Assim, uma população tendeu a ter maior sobreposição com outra espécie do que com as demais populações/táxons avaliadas dentro de sua espécie.

A diferenciação entre as três populações dentro de *S. plumbea* teve como resultado a separação de três populações sobre o espaço de duas dimensões (Figura 1.14). Duas das três populações avaliadas nesta análise mostram uma separação completa ao reduzir todas as sete medidas morfológicas em dois eixos de componentes principais.

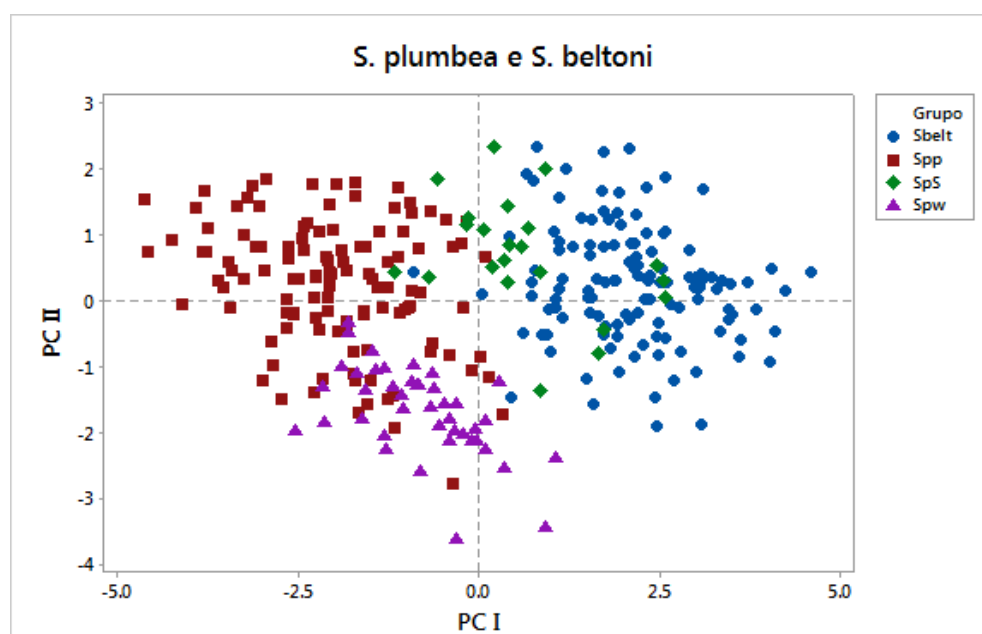


Figura 1.13. Relação morfológica entre todas as populações dentro do complexo *Sporophila plumbea/beltoni* projetando sete variáveis mensuradas em dois eixos de componentes principais. O primeiro eixo mostra 74,5% da variação e é representado principalmente pela morfometria do bico, enquanto o segundo eixo mostra 15,8% da variação e é representado principalmente pelas medidas de tamanho de asa e cauda. Os nomes dos grupos representam as populações/espécies: *Sporophila plumbea* população “sul” (SpS, n=22), *Sporophila p. plumbea* (Spp, n=119), *Sporophila p. whiteleyana* (SpW, n=48), *Sporophila beltoni* (Sbelt, n=123). As sete variáveis consideradas são apresentadas na tabela 1.4. A figura 1.15 ilustra complementarmente os resultados gráficos.

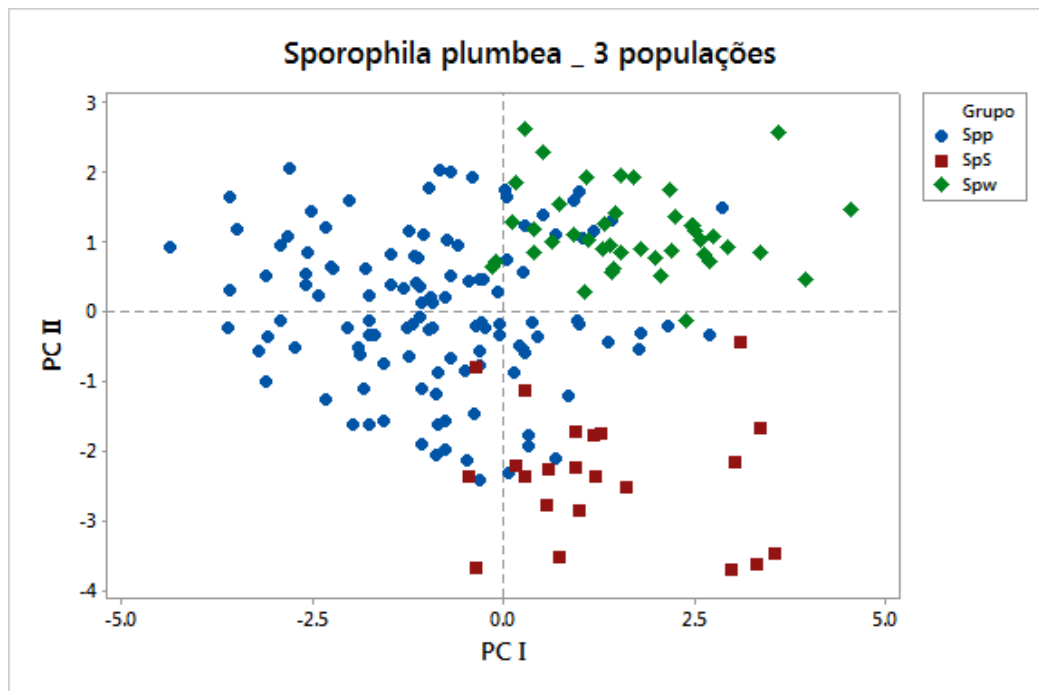


Figura 1.14. Relação morfológica intra-específica entre três populações de *Sporophila plumbea* projetando sete variáveis mensuradas em dois eixos de componentes principais. O primeiro eixo corresponde a 45% da variação e é representado principalmente pela morfometria do bico, enquanto o segundo eixo corresponde a 23,5% da variação e é representado principalmente pelas medidas de tamanho de asa e cauda. Os nomes dos grupos representam as populações: *Sporophila plumbea* população “sul” (SpS, n=22), *Sporophila p. plumbea* (Spp, n=119), *Sporophila p. whiteleyana* (SpW, n=48). As sete variáveis consideradas na análise são apresentadas na tabela 1.5. A figura 1.15 ilustra complementarmente os resultados gráficos.

A tabela 1.3 destaca os valores de importância das características morfológicas associadas a cada escore de componente principal. As características relacionadas às dimensões do bico estão associadas à separação de agrupamentos de pontos entre *S. p. plumbea* de bico menos robusto em relação a ambas as populações com bicos maiores, i.e., *S. plumbea* “sul” e *S. p. whiteleyana*. Por outro lado, as duas populações com bico mais robusto divergem por características morfológicas inter-relacionadas aos elementos de proporções do corpo, i.e., tamanho de cauda, de asa e o índice de *hand-wing* (HWI). Os dois primeiros componentes principais combinados explicam 68,5% da variação. Essas características relacionadas à morfometria podem ser melhor compreendidas a seguir quando se apresenta a extensão das variações observadas entre pares de variáveis para cada população/espécie.

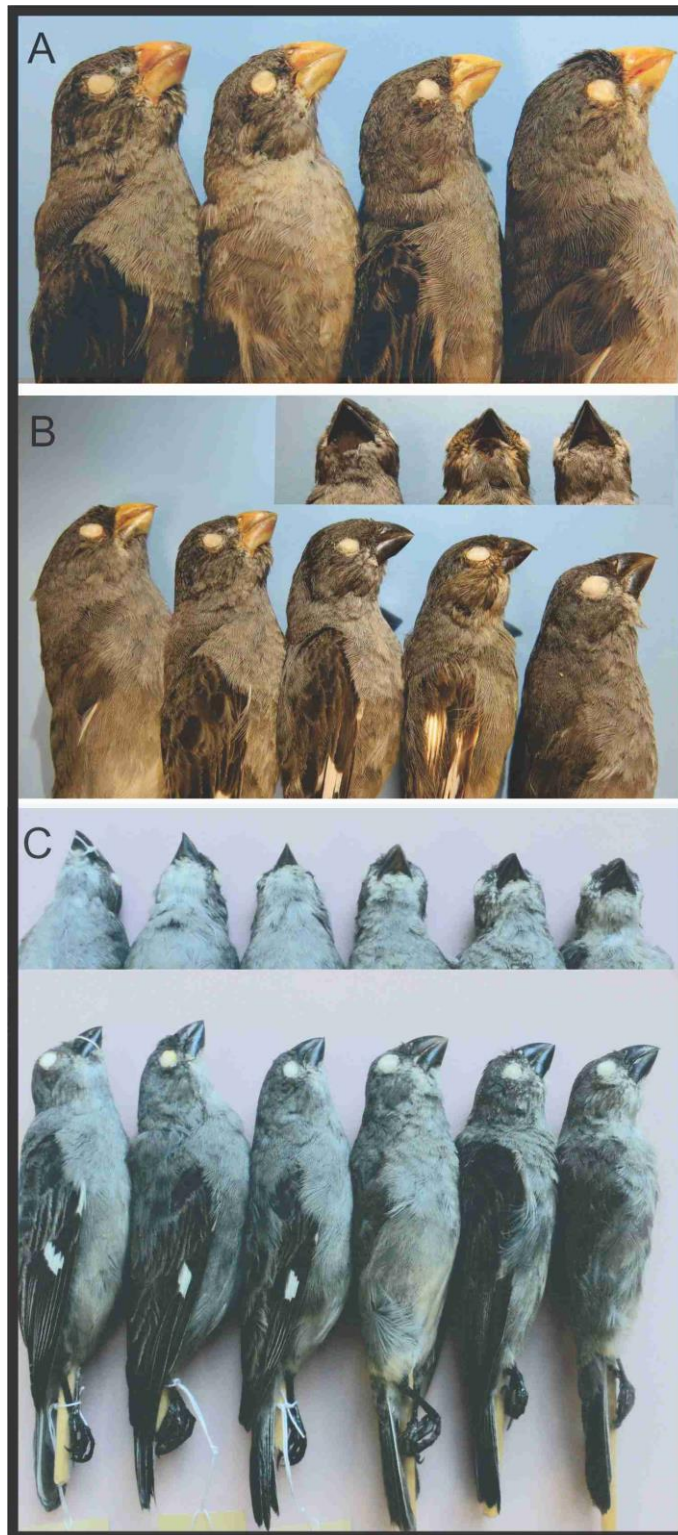


Figura 1.15. Prancha ilustrando variações morfológicas dos bicos no complexo *S. plumbea/beltoni*. A, *Sporophila beltoni*, machos representando todas as regiões desde o extremo sul até o extremo norte da distribuição das espécies. Note que o tamanho do bico varia discretamente. B, da esquerda para direita *S. beltoni*, RS e PR; *S. plumbea* “sul”, PR; *S. p. plumbea*, MT; *S. p. whiteleyana*, RR; a figura ilustra uma clara variação no tamanho dos bicos entre cada população/táxon. C, três machos a esquerda são *S. p. plumbea* do TO norte da distribuição e três machos da direita são *S. p. whiteleyana* de RR. Destaque para maior diferença visual entre indivíduos das duas populações do que a discreta variação observada internamente em cada uma delas.

Variação morfológica pareada

Análises de regressão podem ser usadas para avaliar se pares de características morfológicas podem variar de forma isométrica ou alométrica entre espécies ou populações. Enfocando as comparações em grupos de variáveis que melhor explicam as variações morfológicas entre pares de populações/espécies os resultados mostraram dois tipos de variações relacionadas.

A primeira é que as diferentes dimensões do bico tendem a variar em função uma de outra principalmente para altura do bico em relação ao comprimento do mesmo. A figura 1.16A apresenta a regressão da altura do bico em função do comprimento do bico. O volume do bico e o tamanho do crânio também variaram de forma correlacionada as medidas de altura e comprimento do bico. A segunda mostra que as retas de regressão de quatro populações/espécies evidenciam que medidas de tamanho do corpo tendem a variar uma em função da outra dentro de cada população. A figura 1.16B mostra a relação positiva de cauda em função da asa. Outras medidas como massa corporal, tarso e comprimento total mostraram padrão de variação de correlação positiva quando pareados com comprimento as medidas de asa e cauda. Dimensões do bico e o tamanho corporal tendem a variar de forma isométrica dentro de cada população do complexo *S. plumbea/beltoni*.

As figuras 1.17 a 1.19 evidenciam que dimensões do bico não se relacionam de forma direta e proporcional com as medidas que representam a variação no tamanho do corpo entre três populações de *Sporophila plumbea*. Os pontos dispersos não se acomodam sobre uma reta de regressão linear. Assim, tamanho do bico varia de forma alométrica entre as populações de *S. plumbea* avaliadas. A figura 1.19 resume dois conjuntos de medidas que podem ser associados a certo tipo de seleção adaptativa e mostram um complexo padrão de variação não ajustado a nenhuma curva de função.

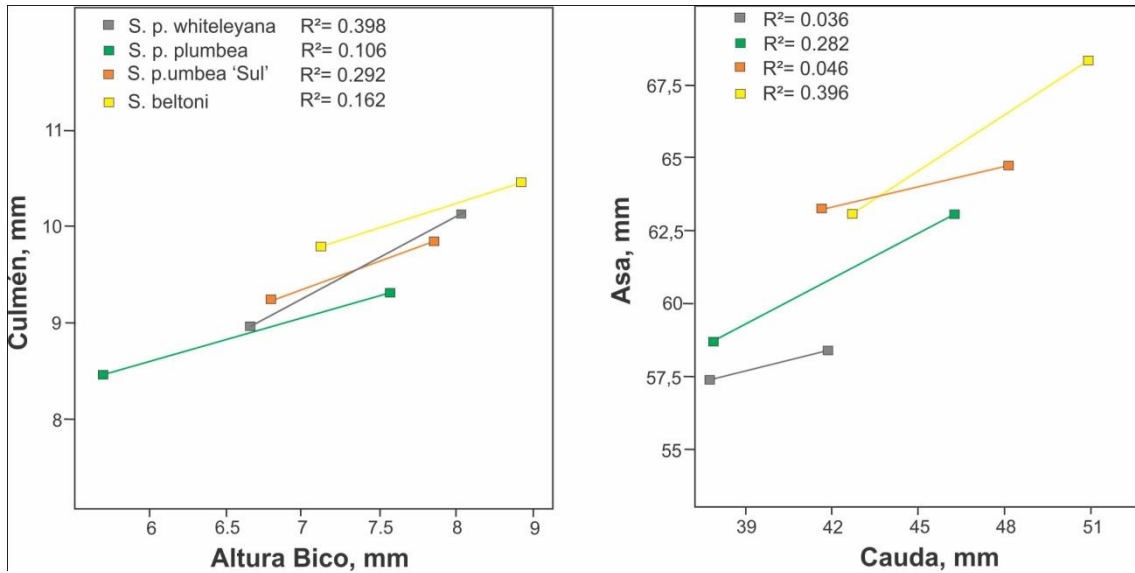


Figura 1.16. Síntese de análise estatística mostrando a regressão de quatro variáveis representando características morfométricas avaliadas par a par para quatro populações do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Os símbolos mostram os valores limites para cada função de regressão linear que resume a distribuição observada dos pontos dispersos no gráfico (312 indivíduos).

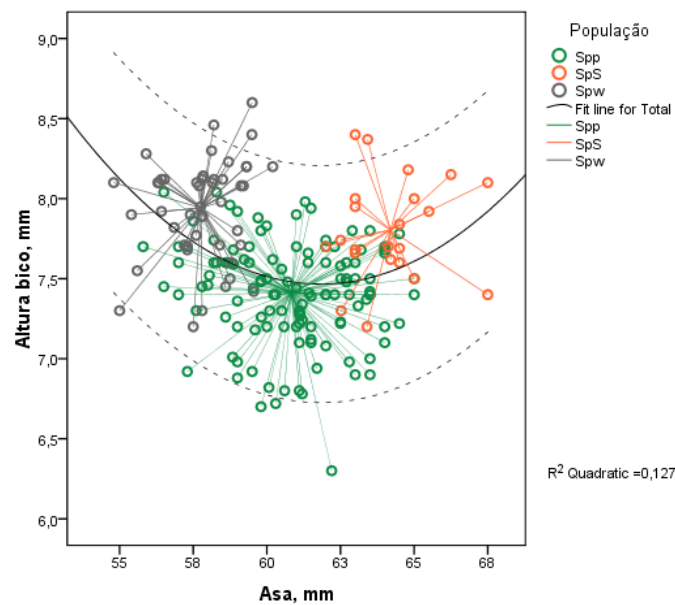


Figura 1.17. Distribuição dos pontos mostrando o padrão de variação de uma característica do bico relacionada a variação de uma medida de característica do tamanho do corporal, a asa. A curva que mais se ajusta para explicar a variação dessas características morfológicas nas três populações de *Sporophila plumbea* foi à representada pela função quadrática, $R^2= 0,127$; $P<0.001$. Os círculos representam a distribuição observada, os traços que unem os círculos convergem para uma medida central para cada população avaliada e a linha tracejada é o intervalo de confiança de 95% dos indivíduos.

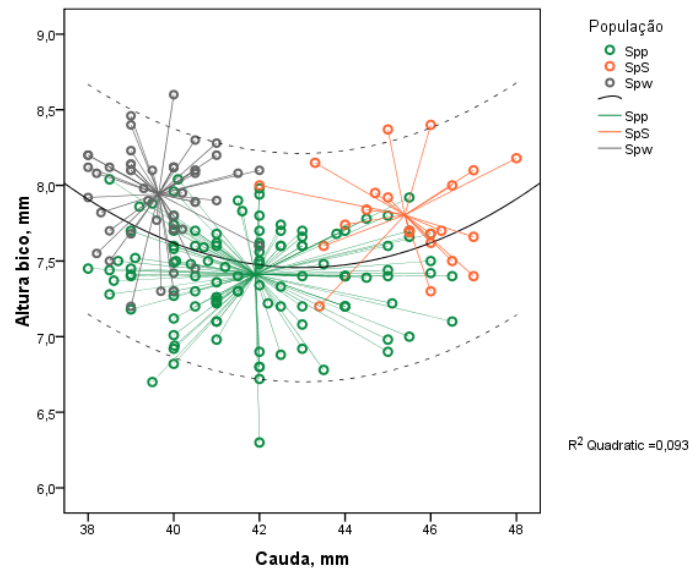


Figura 1.18. Distribuição dos pontos mostrando o padrão de variação de uma característica do bico relacionada à variação de uma medida de característica do tamanho do corporal, a cauda. A curva que melhor explica a variação observada dessas características morfológicas nas três populações de *Sporophila plumbea* foi representada pela função quadrática, $R^2=0.093$; $P<0.0001$. Os círculos representam a distribuição observada, os traços que unem os círculos convergem para uma medida central para cada população avaliada e a linha tracejada é o intervalo de confiança de 95%.

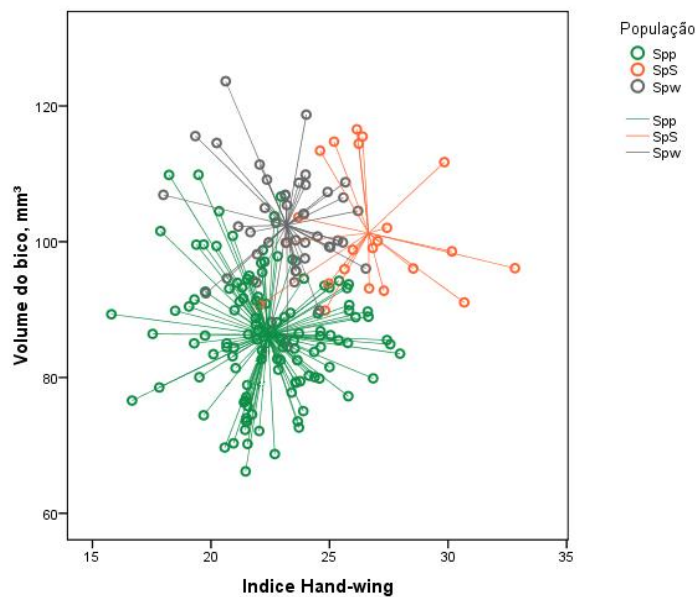


Figura 1.19. Distribuição sobre dois eixos mostrando o padrão de variação no volume do bico (conjunto de três medidas do bico) relacionada à variação no índice 'hand-wing' (baseado em medidas da asa). A variação observada em três populações de *Sporophila plumbea* é pouco explicada por uma função quadrática, $R^2=0.047$; $P=0.01$. Os círculos representam a distribuição observada, os traços que unem os círculos convergem para uma medida central para cada população avaliada.

Morfologia Adaptativa ou Funcional

As variações nas dimensões dos bicos no complexo *S. plumbea/beltoni* ficaram bem evidenciadas nos resultados mostrados até aqui. Outro resultado potencialmente

relacionado a um processo adaptativo ou de morfologia funcional são as diferenças nas proporções das primárias em relação às secundárias (projeção das primárias). Diferentes populações mostram significativas diferenças entre médias no HWI (Figura 1.20). As duas populações que migram longas distâncias (*Sporophila beltoni* e *S. plumbea* “sul”) apresentam médias nos HWI significativamente maiores do que as populações que supostamente são sedentárias ou fazem apenas movimentos regionais pós-reprodução (*S. plumbea* e *S. p. whiteleyana*).

A despeito das diferenças na extensão da migração entre as entidades que migram (obs. pessoal) não há diferença significativa nas médias de HWI. O mesmo ocorre quando avaliamos as duas populações sedentárias. Embora estas duas populações apresentem médias no HWI um pouco divergente, estas não representam diferenças significativas.

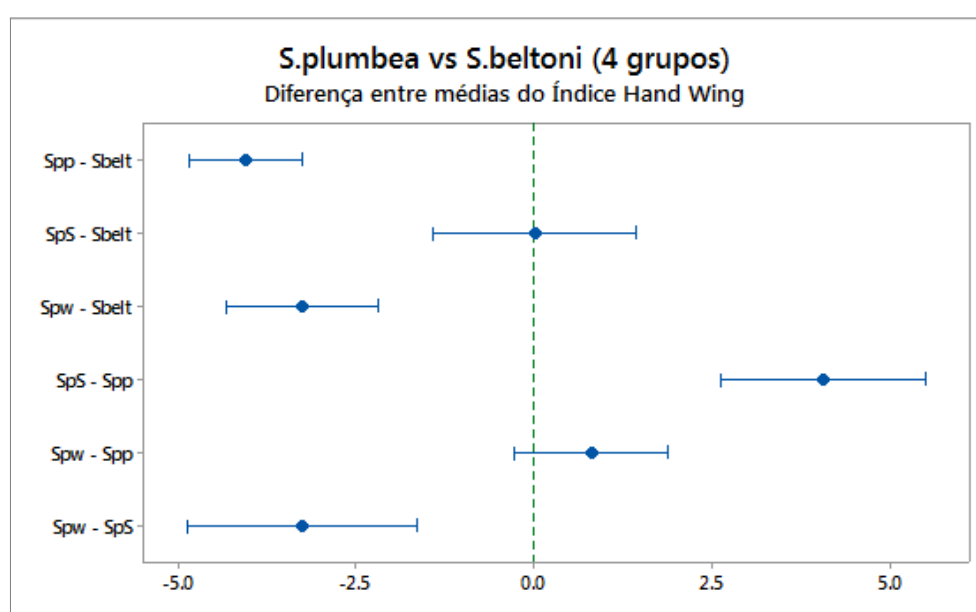


Figura 1.20. Diferenças entre médias do Índice de Hand-Wing comparando machos adultos do complexo *Sporophila plumbea/beltoni* considerando como quatro populações determinadas, *S. p. plumbea* (Spp), *S. plumbea* “sul” (SpS) e *S. p. whiteleyana* (Spw) e *S. beltoni* (Sbelt). Intervalos sem sobreposição ao zero correspondem a médias significativamente diferentes para ANOVA teste de Tukey, intervalo de confiança de 95%.

Repertório vocal

Os cantos de *Sporophila plumbea/beltoni* podem ser complexos em sua organização e estrutura. Combinam padrões únicos de notas ou grupo de notas concatenadas (sílabas, elementos) para formar o seu canto territorial que é repetido a intervalos constantes e mostrando pouca variação entre um canto e outro. Alguns elementos do canto podem ser considerados exclusivos de patativas, ao passo que

muitos elementos retidos no canto territorial podem ser facilmente reconhecidos como notas tipicamente de outras aves que co-habitam o mesmo espaço geográfico. Esses elementos incorporados ao canto de defesa de território contemplam sons de uma grande variedade de aves, mais frequentemente de Passeriformes Oscines, mas também Suboscines e, até mesmo, não Passeriformes (Repenning 2012).

Esse processo de aquisição de elementos vocais heterospecíficos confere grande variação no repertório vocal dentro desse subgrupo. Tal complexidade tende a aumentar quando indivíduos das diferentes regiões ao longo de toda a distribuição são amostrados. Mesmo que os machos tenham a capacidade de incorporar sons de outras espécies (capacidade de mimetizar elementos vocais), o modo como isso ocorre não se mostrou aleatório e suscetível a mudança rápida como, por exemplo, de uma geração a outra ou mesmo de um indivíduo a outro numa transmissão horizontal (entre membros de uma mesma geração).

Aquisição e transmissão cultural de sílabas no canto territorial

Os resultados de quase uma década estudando sistematicamente a biologia reprodutiva e gravando indivíduos de *Sporophila beltoni* em diferentes localidades de reprodução permitiram compreender e inferir como ocorre o processo de transmissão e aquisição do canto entre machos da espécie. Há evidências de que a transmissão cultural de elementos do canto ocorre do pai social para seu filho macho (Figura 1.21). Ninhegos marcados que sobreviveram e foram encontrados defendendo território nas suas localidades natais compartilham mais notas ou elementos de seus cantos com os seus pais sociais do que com qualquer outro macho com território vizinho. Baseado numa inspeção visual foi possível notar que os cantos dos filhotes mostraram-se quase idênticos aos cantos dos seus pais sociais. Para maior detalhe dessa relação comportamental de pai social e filhote ver Repenning e Fontana (2016).

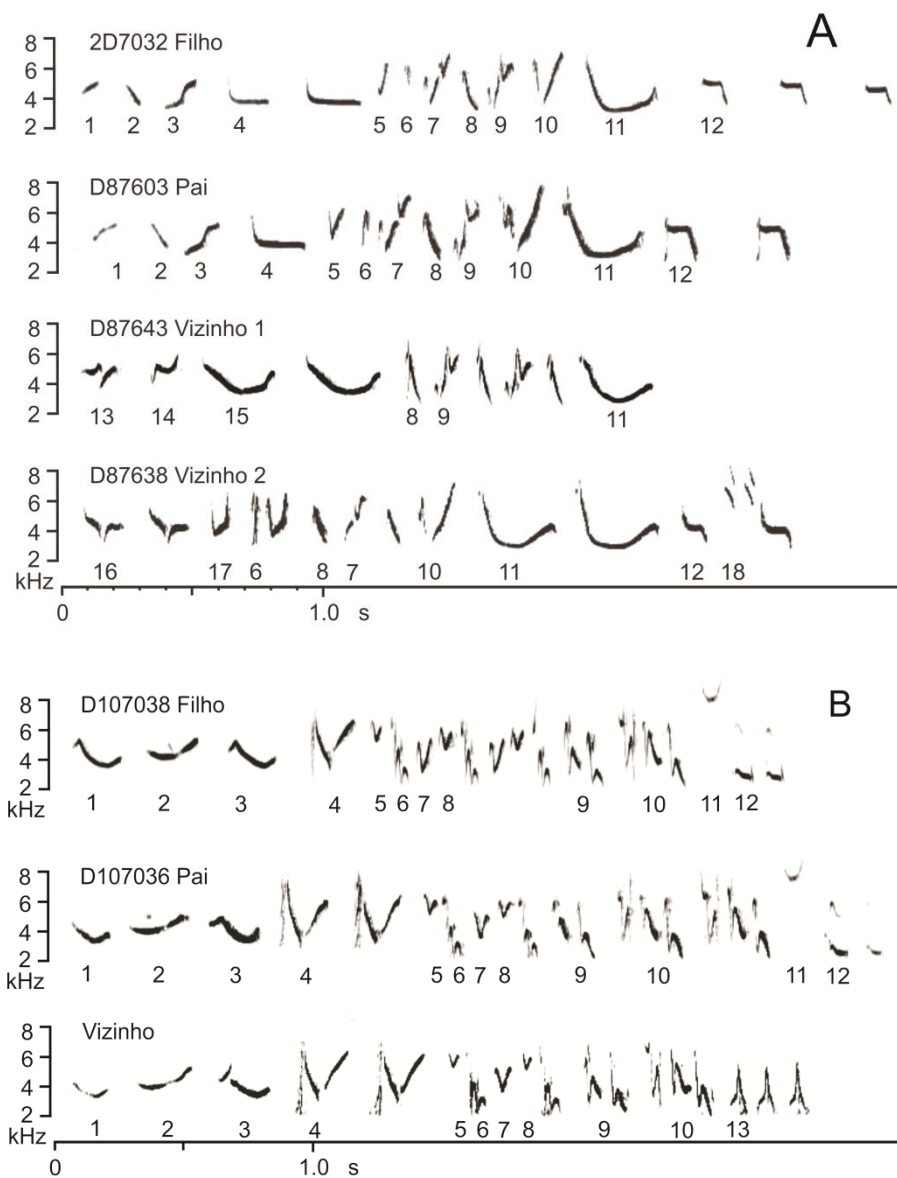


Figura 1.21. Espectrogramas evidenciando a aquisição/transmissão de elementos notas no canto territorial de pai para filho. A, filho (2D7032) gravado em 13.I.2010 ainda com plumagem formativa (pardo) emitindo cantos territoriais a 1,1 km em linha reta do local onde nasceu (em 10.XII.2008) no vale do rio Lava Tudo, Lages, SC. Esse indivíduo jovem estava pareado com uma fêmea que incubava dois ovos. Seu pai social D87603 foi gravado em 15.XII.2008 em plumagem definitiva (cinza com bico amarelo), e se encarregava dos cuidados parentais junto com uma fêmea. Vizinho 1, D87643 gravado em 16.XII.2008, um macho em plumagem formativa e defendendo um território contíguo ao do Pai Social D87603. Vizinho 2, D87638 gravado em 16.XII.2008, um macho adulto em plumagem definitiva com território distante cerca de 600 m em linha reta do território do pai social D87603. Os números abaixo representam a classificação visual de cada elemento do canto (sílabas ou notas) em cada um dos conjuntos de dados independentemente. B, filho (D107038) gravado em 2.XII.2012 emitindo cantos territoriais no mesmo território onde nasceu em 12.XII.2009, no vale do rio Tainhas, Jaquirana, RS. Pai social D107036 gravado em 22.XII.2009, um macho adulto em plumagem definitiva que fora observado atendendo ninhegos junto com a fêmea, este não foi mais encontrado no período reprodutivo de 2012. Vizinho, não marcado, fora gravado em 22.XII.2009, um macho em plumagem definitiva defendendo um território contíguo ao do Pai Social D107036.

Os resultados de quase dez anos de monitoramento com marcação individual mostram que o canto territorial dos machos sexualmente maduros se mantém estável ano após ano, ou seja, novos elementos não são incorporados ao canto territorial. Cabe destacar também que cada macho apresentou sempre apenas um único e típico canto territorial (*song type*). A figura 1.22 mostra claramente essa constância no canto territorial ao longo de sete anos para um macho gravado sistematicamente desde 2007 até 2014 no mesmo território reprodutivo.

Um padrão muito semelhante de estabilidade nos elementos dos cantos foi observado quando avaliados visualmente os cantos de diferentes machos em anos sucessivos que ocuparam um mesmo território. Esse padrão de estabilidade temporal foi bem evidenciado nas populações de *Sporophila beltoni* e *S. p. plumbea* “sul”. Alternativamente também encontramos nas três populações de *S. plumbea* que determinados notas ou sílabas, supostamente mimetizadas em eventos independentes de outras espécies, estão presentes em quase todas as localidades amostradas. Essas sendo, portanto, notas ou sílabas constantes numa ampla distribuição geográfica (Figura 1.24).

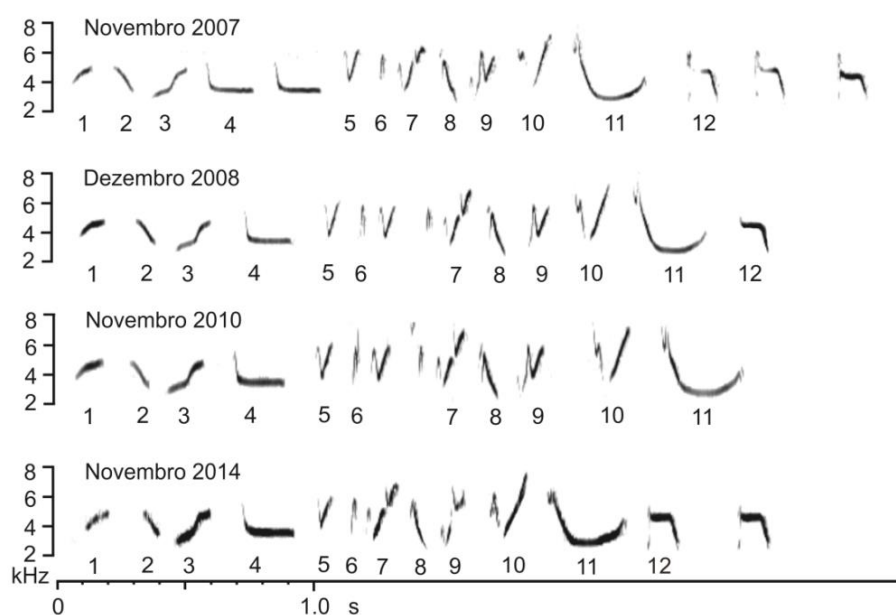


Figura 1.22. Canto territorial de um macho (D87603) de *Sporophila beltoni* ao longo de sucessivas estações reprodutivas no vale do rio Lava Tudo, Lages, SC. A sintaxe e o formato de cada nota são em grande parte mantidos entre subseqüentes estações reprodutivas. No ano de 2007 o individuo tinha uma idade estimada de ao menos três anos baseado no padrão de ciclo de muda conhecido, uma vez que o mesmo se encontrava em plumagem definitiva.

Variações geográficas no canto ou variações populacionais

Foram analisados os cantos de 223 indivíduos gravados resultando na seleção 11.451 cantos e 127.126 notas (chamados de contato) ao longo dos extremos geográficos (3.900 km Sul-Norte e 2.100 km Oeste - Leste) da distribuição do complexo *S. plumbea/beltoni* foi possível acessar a extensão das variações espaciais nos cantos territoriais (Figura 1.23). A tabela 1.6 resume a amostragem de gravações das espécies estudadas. Na análise de agrupamento por Distancia Euclidiana foram recuperados agrupamentos de indivíduos que correspondem às diferentes populações/táxons predefinidos. Em uma segunda análise, restrita apenas aos 73 indivíduos machos, o resultado seguiu exatamente o mesmo padrão de agrupamento baseado na dissimilaridade de cantos observados para o total de machos analisados (Figuras 1.23 e 1.24). Estes 73 machos representam aqueles indivíduos que foram utilizados para análises de similaridade genética. Apenas 4% dos machos ficaram fora de qualquer dos quatro agrupamentos recuperados na análise de dissimilaridade entre os cantos.

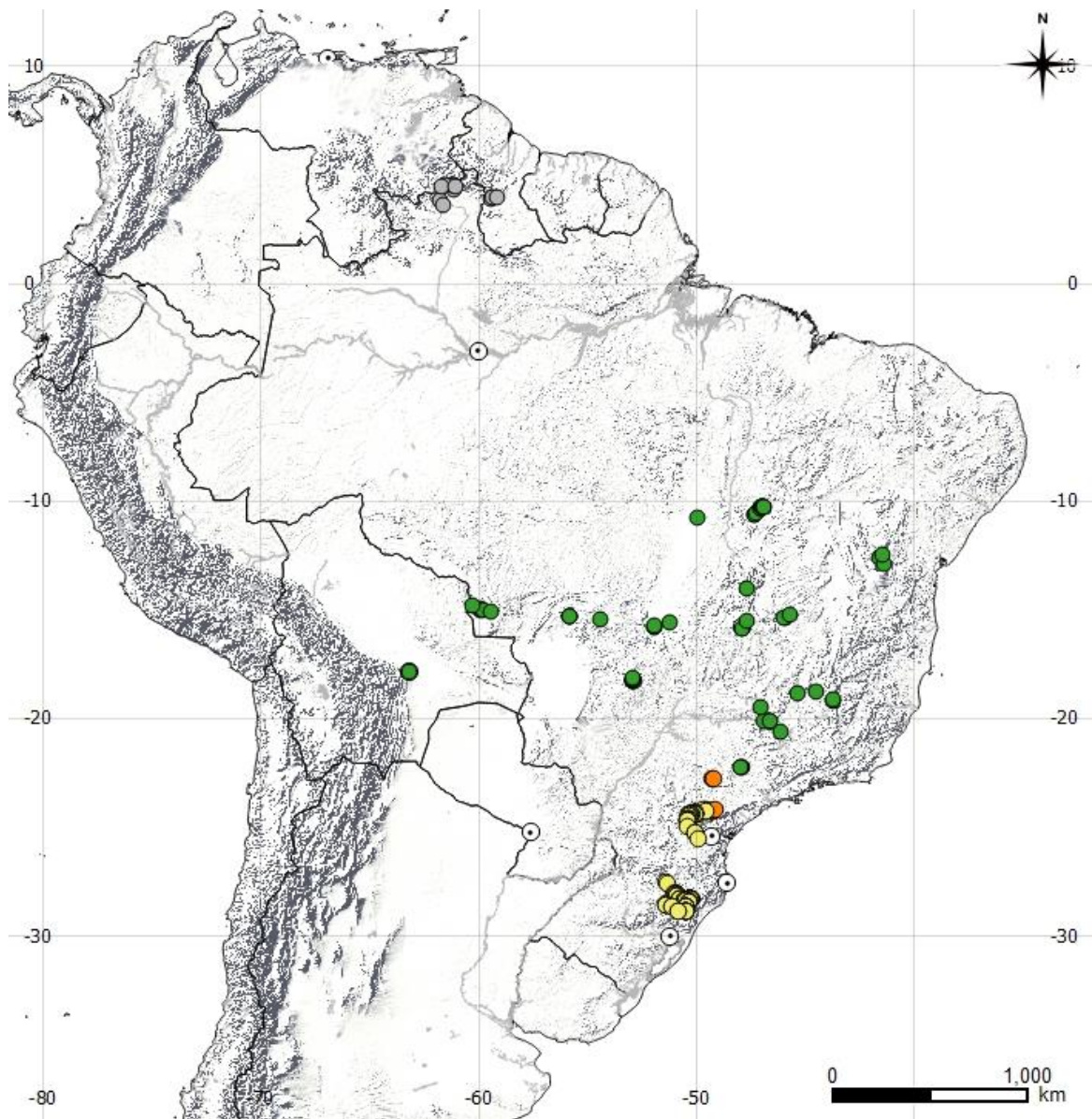


Figura 1.23. Mapa com as localidades de indivíduos de *Sporophila plumbea/beltoni* que tiveram seu repertório vocal gravados. A coloração das localidades esta diretamente relacionada com as populações/táxons denominados nas figuras que apresentam resultados sobre dissimilaridade de cantos e chamados. *Sporophila beltoni* (amarelo), *Sporophila p. plumbea* “sul” (laranja), *S. p. plumbea* (verde), *S. p. whiteleyana* (cinza).

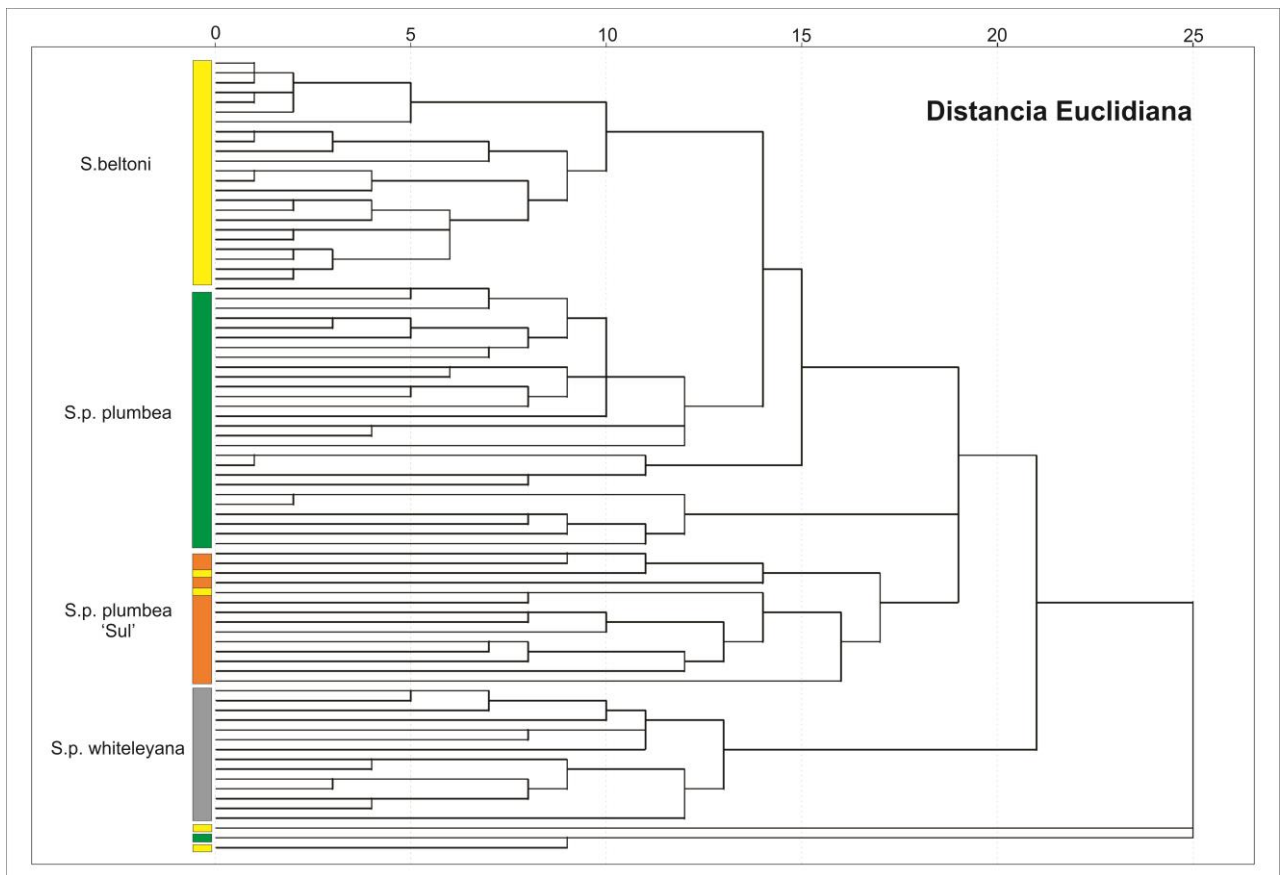


Figura 1.24. Análise de similaridade dos cantos de 73 espécimes do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Matriz síntese com os cantos de cada espécime, construída com base no formato (contorno de frequência vs. tempo) de cada elemento do canto (nota ou sílaba).

Escala geográfica das variações

Considerando o padrão de escala geográfica mais amplo possível no complexo foi gerada uma matriz de dissimilaridade de cantos com 73 indivíduos machos territoriais. Os resultados do teste de Mantel para a matriz de distancia geográfica confrontada com a matriz de dissimilaridade de cantos territoriais foi significativo ($r = 0,259, P < 0,0001$). Complementarmente, a figura 1.25 mostra como os cantos variam em função da distância geográfica considerando aqueles indivíduos que contemplam a distribuição geográfica mais ampla amostrada para o complexo.

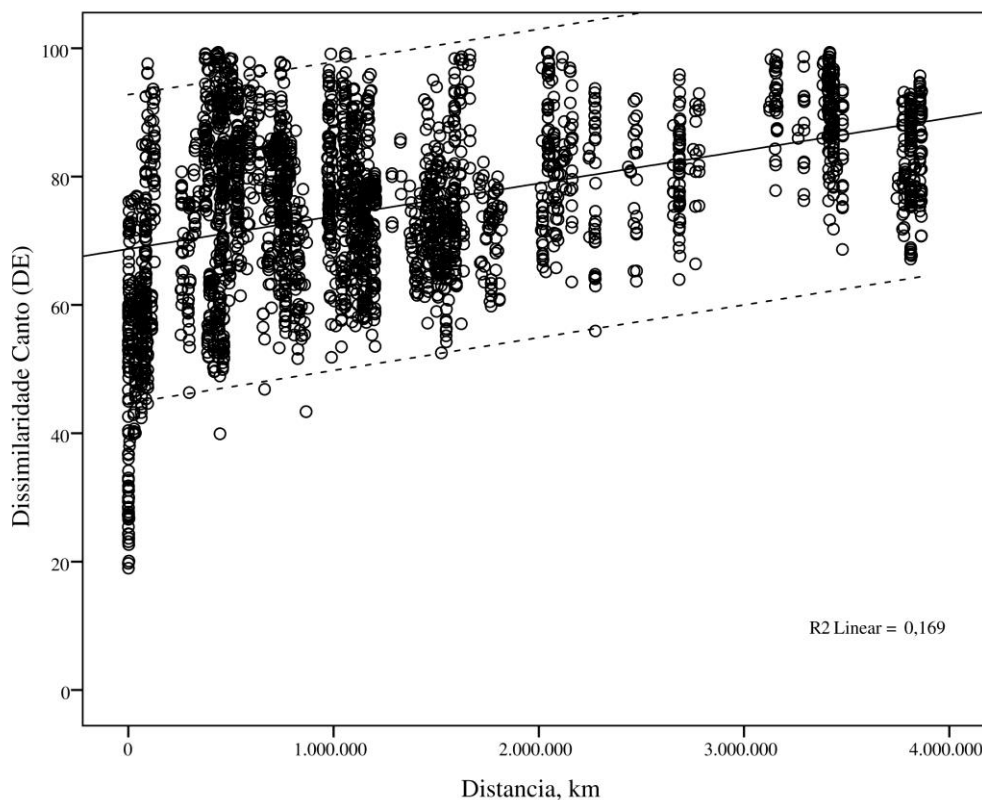


Figura 1.25. Dissimilaridade dos cantos territoriais no complexo *S. plumbea/beltoni* variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade baseado em Distância Euclidiana (DE) para 73 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por três cantos extraídos aleatoriamente das análises feitas inicialmente para escalas populacionais separadamente. A dissimilaridade aumenta continuamente em função da distância geográfica $R^2 = 0,169$, $P < 0,0001$.

Varição intra-populacional

Além de ser possível identificar agrupamentos por semelhança quantitativa dos cantos em nível populacional ou interespecífico (regional), ficou evidente que há variação acentuada entre os cantos de uma localidade a outra. Dentro de todas as quatro populações/táxons a variação nos cantos mostra mínima divergência em escalas de distância muito curtas. Esse padrão na variação dos cantos em escala local é demonstrado na Figura 1.26 Assim, a substituição de notas do canto de um indivíduo a outro é muito discreta dentro de uma mesma localidade e pode ser gradual e discreta de uma localidade a outra. Algumas notas ou sílabas (elementos) podem ser compartilhadas por machos de diferentes localidades dentro de cada população (Anexos 1.4 a 1.7). Há um padrão de compartilhamento de sílabas, este evidenciado mesmo entre localidades muito distantes dentro da distribuição do táxon *Sporophila p. plumbea*. Neste último, observou-se a presença de 14% (6/41) dos machos com canto territorial totalmente diferente (estrangeiro) desafiando machos territoriais locais. Nenhum desses machos estrangeiros foi observado pareado com fêmeas, todavia. Em

Sporophila beltoni um indivíduo mostrou canto completamente divergente de qualquer agrupamento por localidade, este representado quase completamente de sílabas heteroespecíficas de *Sicalis citrina* “mimetizadas”.

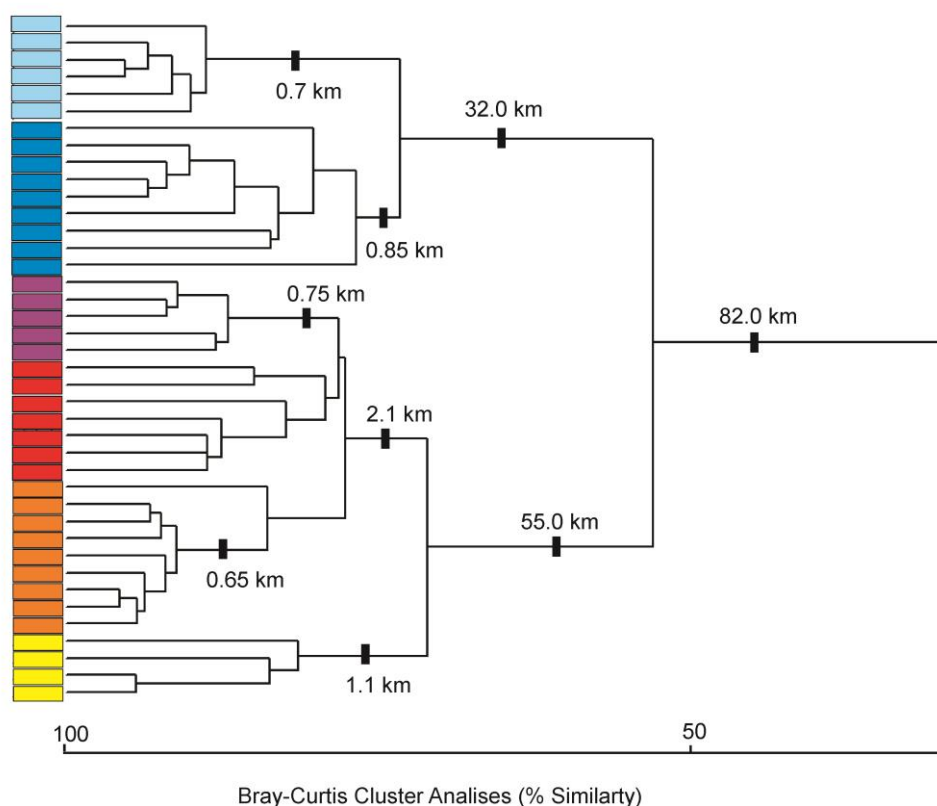


Figura 1.26. Análise de similaridade baseado no canto territorial entre indivíduos de *Sporophila beltoni* no extremo sul da distribuição. Cada cor no terminal representa um indivíduo por localidade. Cada distância em km representa a máxima distância entre um par de indivíduos dentro de tal agrupamento. Mesmo padrão pode ser reportado em diferentes localidades em diferentes populações/táxons estudados.

Os resultados do teste de Mantel para as matrizes de distância geográfica confrontadas com as matrizes de dissimilaridade de cantos territoriais foi significativo para um valor de $P < 0,0001$ ($r = 0,564$; $r = 0,410$; $r = 0,513$, representando *S. beltoni*, *S. p. plumbea* e *S. p. whiteleyana*), respectivamente. Há, portanto, associação entre dissimilaridade dos cantos territoriais e a distância geográfica dos indivíduos mostrados dentro de cada população/táxon analisado individualmente. As figuras 1.27-1.29 mostram como os cantos variam em função da distância geográfica numa escala de centenas de quilômetros.

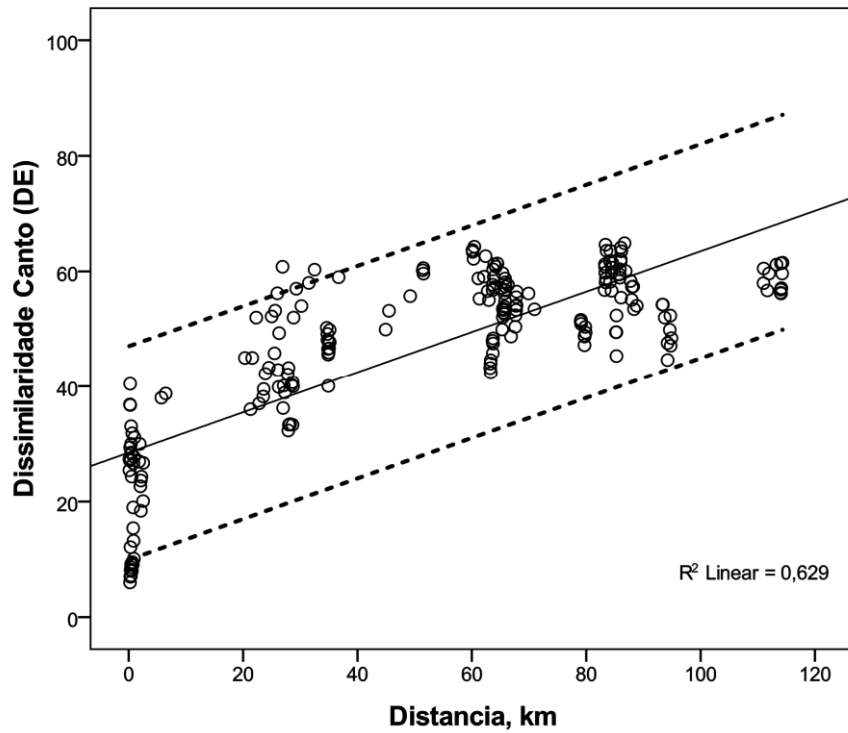


Figura 1.27. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila beltoni* variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade baseado na análise de Distância Euclidiana (DE) para 47 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por três cantos (extraídos de uma média de seis cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 15 elementos/sílabas. A dissimilaridade aumenta rapidamente em função da distância geográfica ($R^2 = 0,629$, $P < 0,0001$).

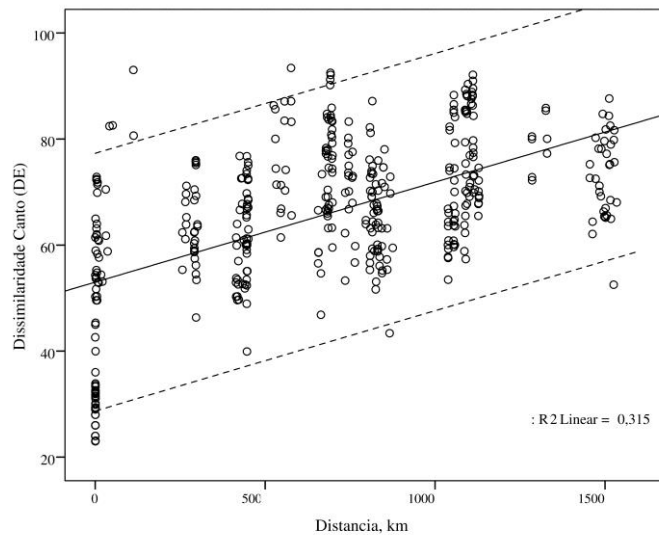


Figura 1.28. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila p. plumbea* variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade baseado na análise de Distância Euclidiana (DE) para 29 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por três cantos (extraídos de uma média de seis cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 15 elementos/sílabas. A dissimilaridade aumenta rapidamente em função da distância geográfica ($R^2 = 0,315$, $P < 0,0001$).

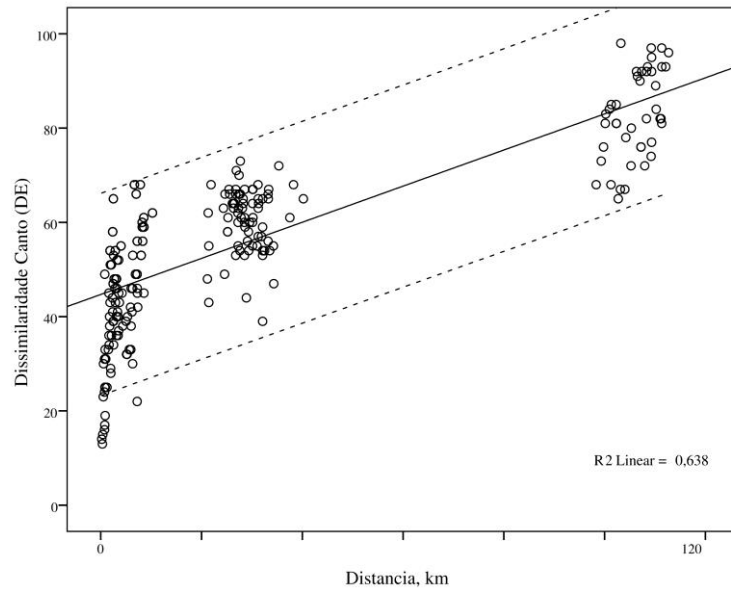


Figura 1.29. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila p. whiteleyana* variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade baseado na análise de Distância Euclidiana (DE) para 13 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por três cantos (extraídos de uma média de seis cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 15 elementos/sílabas. A dissimilaridade aumenta rapidamente em função da distância geográfica ($R^2 = 0,638$, $P < 0,0001$).

Varição micro-geográfica

Na mesma linha das análises quantitativas que relacionam variação nas similaridades ou dissimilaridades de cantos entre machos territoriais em relação a distancia geográfica dentro de cada uma das populações/táxons foi analisado qual padrão ocorreria numa escala geográfica mínima 2 – 5 km. Há variação significativa nos cantos em função da distância geográfica numa escala menor do que cinco quilômetros (figura 1.30). Esses resultados mostram que há diferença sutil no padrão de variação dos cantos em relação à distância geográfica nas diferentes sub-regiões avaliadas.

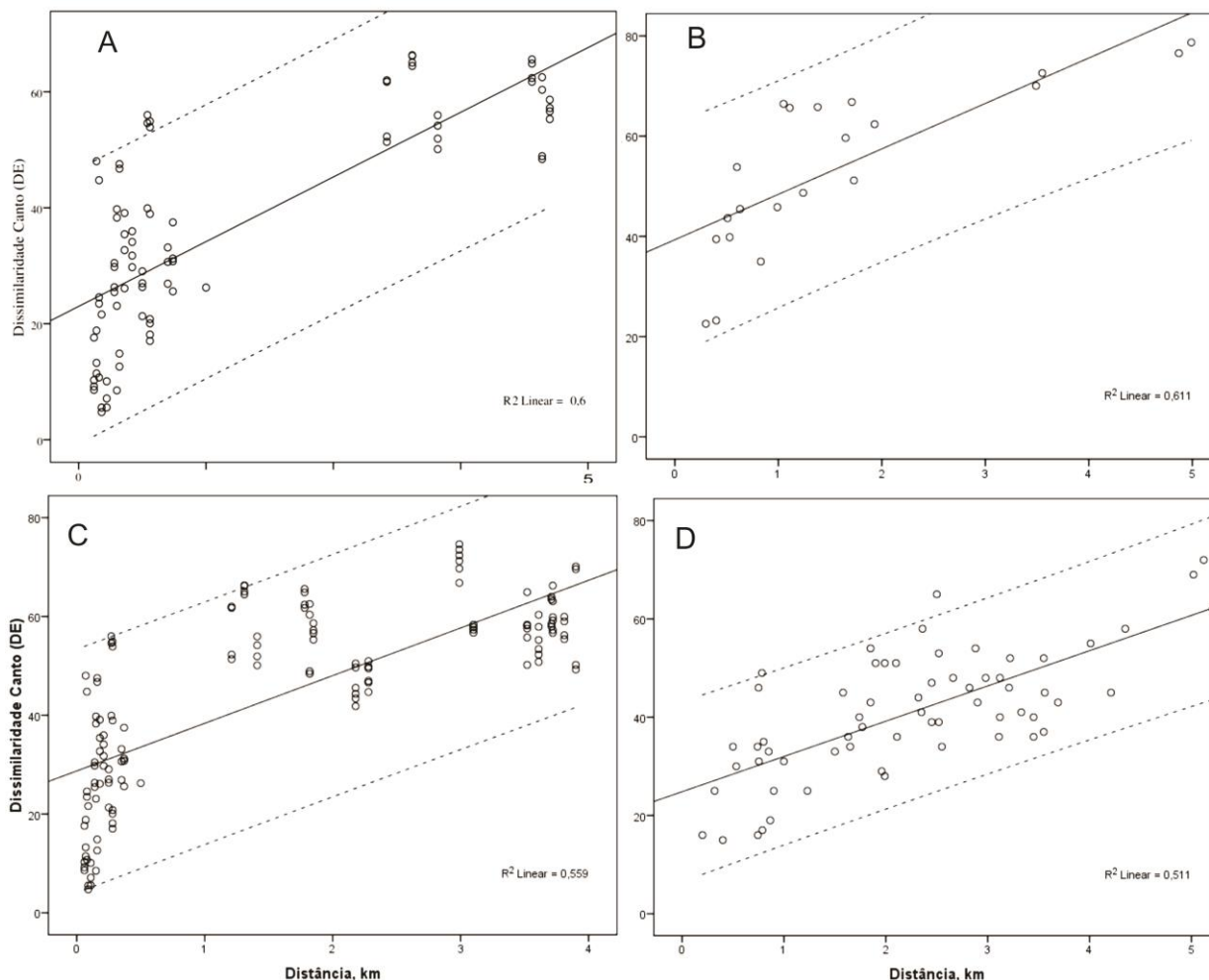


Figura 1.30. Dissimilaridade dos cantos territoriais variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade baseado na análise de Distância Euclidiana (DE). *Sporophila beltoni*, n = 19, localidade de Jaquirana, RS (A); *Sporophila p. plumbea* “sul”, n = 7, Piraí do Sul, PR (B); *Sporophila p. plumbea*, n = 20, localidade Jalapão, TO (C); *Sporophila p. whiteleyana*, n = 9, localidade de Pacaraima, RR (D). Cada indivíduo foi representado por uma média de três cantos, cada um deles com uma média de 15 elementos/sílabas. A dissimilaridade aumenta rapidamente em função da distância geográfica ($P < 0,0001$).

Variação geográfica dos chamados de contato

A diversidade de chamados de contato variou entre as populações/táxons. *Sporophila p. plumbea* apresenta o maior número de chamados classificados (33), seguida por *Sporophila p. whiteleyana* (21), *S. p. plumbea* “sul” (14). *Sporophila beltoni* mostrou a menor diversidade de chamados (13). Não há uma associação entre número de indivíduos gravados e a diversidade de chamados de contatos caracterizados em cada população. A figura 1.31 representa a diversidade dos chamados de contato considerando todos os indivíduos que foram gravados ao longo da distribuição geográfica do complexo *Sporophila plumbea/beltoni* (Figura 1.23). A análise de dissimilaridade entre os chamados de contato de *Sporophila p. whiteleyana* e *Sporophila beltoni* mostraram agrupamentos com as menores diferenças

intraespecíficas, do que com outros indivíduos de outra população do complexo. Desconsiderando os indivíduos de uma suposta zona de contato secundário (ver item a seguir). *Sporophila p. plumbea* apresentou maior diversidade de chamados de contato compartilhados com indivíduos da população *S. p. plumbea* “sul” (Figura 1.32).

A dissimilaridade entre chamados de contato dos indivíduos não mostrou associação com a proximidade geográfica dentro de uma mesma população. Na análise multivariada com distância euclidiana foi possível notar que indivíduos dos extremos da distribuição podem se agrupar mais proximamente do que dois indivíduos de uma mesma localidade (mínima distância) par a par. Alguns agrupamentos, gerados mediante análise de dissimilaridade entre os chamados de cada indivíduo, correspondem razoavelmente bem aos limites fenotípicos encontrados para cada população/táxon. Indivíduos de fenótipos semelhantes podem pertencer a diferentes agrupamentos baseados em chamados (Figura 1.32).

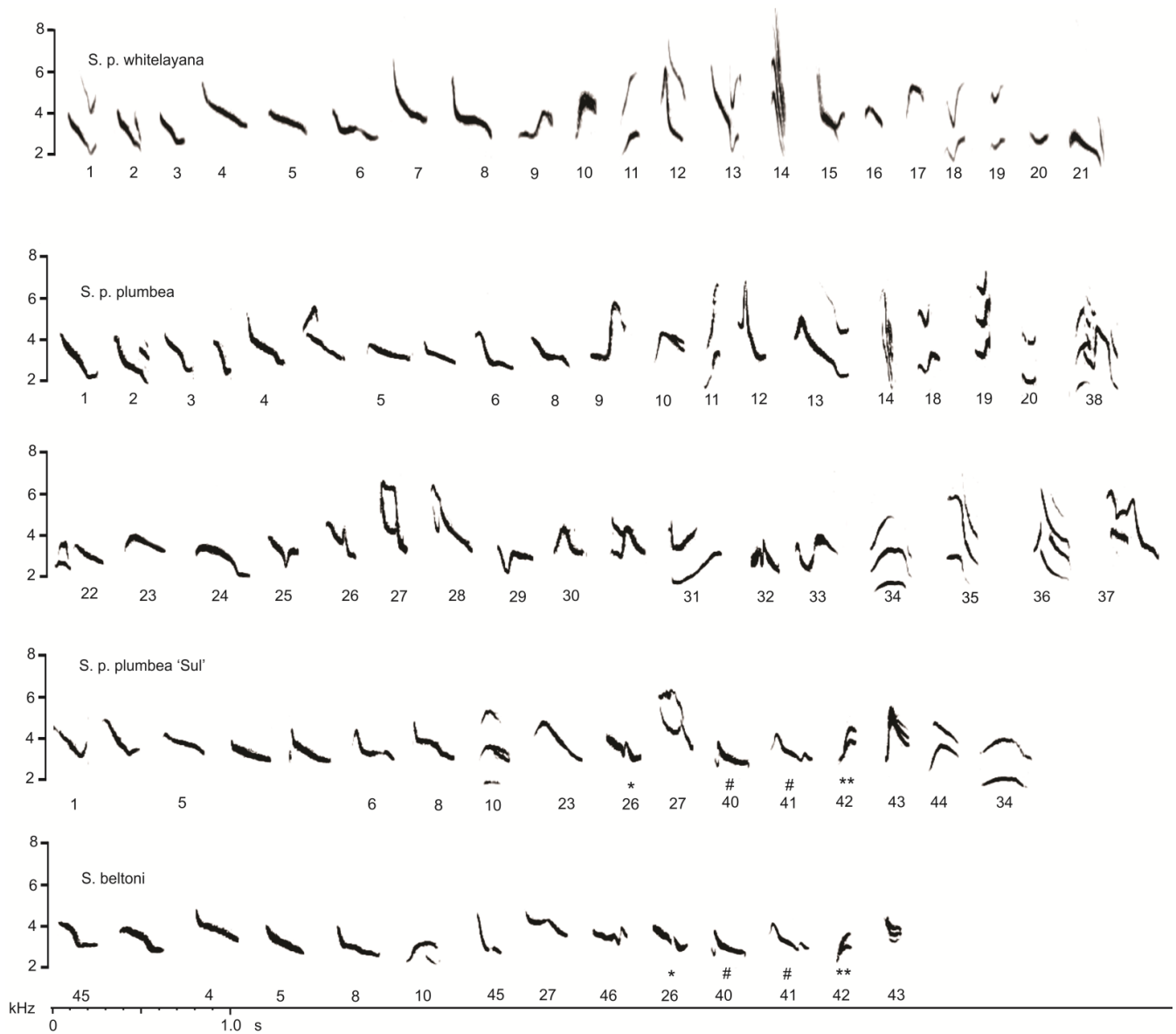


Figura 1.31. Diversidade dos tipos de chamados de contato emitidos pelas diferentes populações (táxons) do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Notas (35 a 38) exclusivas dos indivíduos (n = 21) registrados no Jalapão, TO. Notas exclusivas observadas na zona de contato entre *S. beltoni* e *S. p. plumbea* “sul” onde indivíduos das duas espécies podem ocorrer em simpatria (#). Nota característica de *S. plumbea* observada em indivíduos de *S. beltoni* na zona de contato entre as espécies (*). Nota característica de *S. beltoni* observadas em indivíduos de *S. plumbea* na zona de contato entre as espécies (**). Isso revela que pode haver introgressão de características das vozes entre as duas espécies.

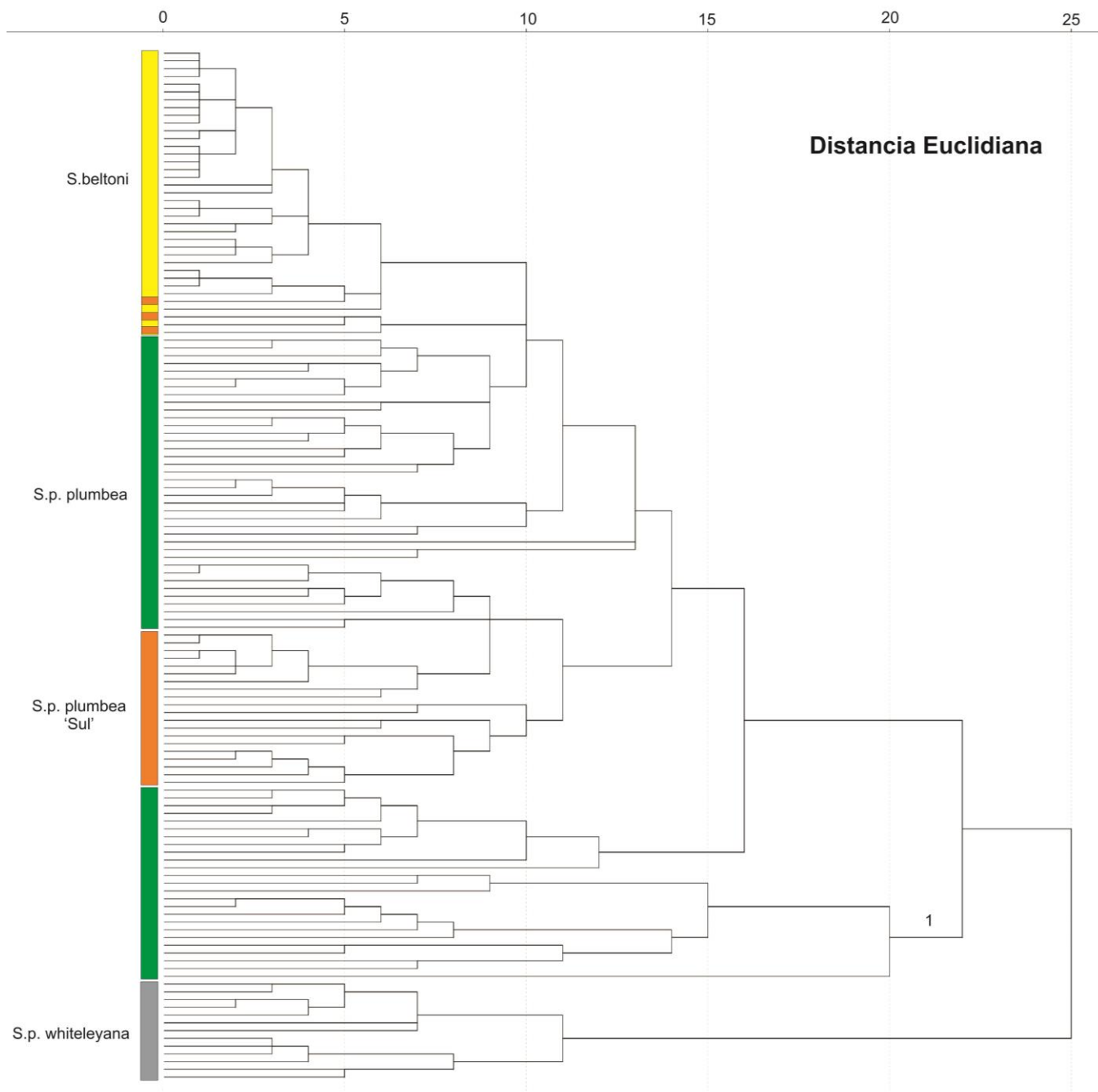


Figura 1.32. Análise de dissimilaridade dos chamados de 132 espécimes (terminais) do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Matriz síntese com os chamados de contato de cada espécime construída com base no formato (contorno de frequência 50% vs. tempo) de cada nota. (1) Ramo que agrupa os indivíduos da localidade do Jalapão, TO, que mostra um conjunto de notas não compartilhadas com indivíduos de outras localidades.

Zona de contato, introgressão de elementos das vocalizações

Duas localidades podem ser identificadas como zonas de contatos ou zona com potencial de hibridação dentro da estreita zona de parapatria entre *Sporophila p. plumbea* “sul” e *Sporophila beltoni*. Estas áreas situam-se na região dos campos gerais do Paraná. Nessas duas áreas foram gravados sete indivíduos que compreendem o

fenótipo de *S. beltoni* e seis indivíduos atribuíveis *S. p. plumbea* “sul”, com elementos vocais compartilhados.

Tanto nas análises relacionadas aos cantos territoriais quanto aos chamados de contato há troca de notas ou sílabas nessas duas localidades estudadas. Indivíduos representando os fenótipos puros de cada espécie em territórios contíguos emitiram cantos territoriais com repertórios quase idênticos (Figuras 1.24 e 1.33). Numa análise restringida à zona de contato entre *S. beltoni* e *S. p. plumbea* “sul” seguindo para áreas gradativamente mais distantes fica evidente que indivíduos em territórios vizinhos na zona híbrida mostram menor divergência nos elementos de seus cantos do que em relação a indivíduos das respectivas espécies fora da zona de contato (Figura 1.33). O processo de introgressão de caracteres fenotípicos entre dois táxons nestas localidades torna-se mais evidente numa avaliação dos chamados de contato (Figura 1.32). Chamados de contato típicos de *S. p. plumbea* “sul” foram emitidos por indivíduos com fenótipos de *S. beltoni*. O mesmo ocorreu no sentido contrário.

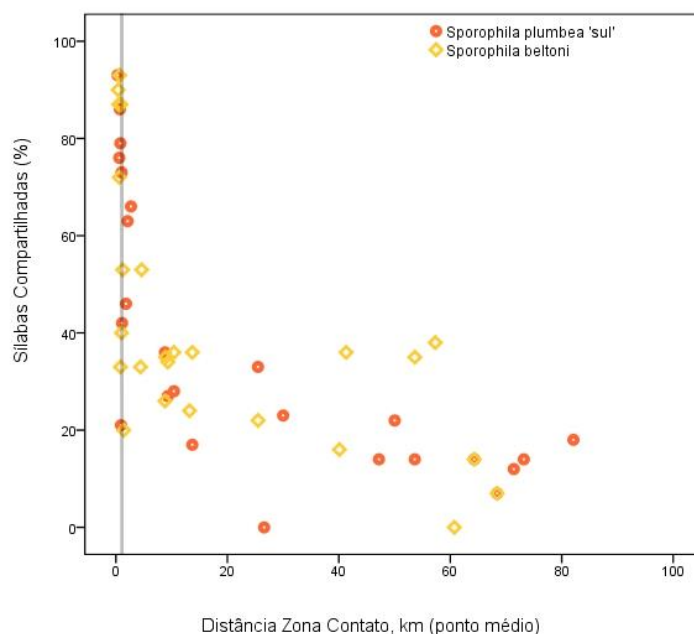


Figura 1.33. Proporção de sílabas do canto compartilhada por indivíduos a partir de duas zonas de contato (áreas de simpatria e peripatria) identificadas entre *Sporophila plumbea* “sul” (n = 32) e *Sporophila beltoni* (n = 27) nos Campos Gerais do Paraná. A linha sombreada indica o raio de no máximo 1 km de distância entre o ponto central das zonas de contato.

Estrutura populacional

Análise de componentes principais (CP) revelou que a subespécie reconhecida *S. p. whiteleyana* é geneticamente divergente em relação aos três demais táxons (Figura 1.34). Uma segunda análise CP sugere que há baixo nível de diferenciação genética entre os três demais grupos contemplados, a saber, *Sporophila beltoni*, *S. p. plumbea* e uma população diagnóstica *Sporophila p. plumbea* “sul” (Figura 1.35).

Análises da estimativa do número de agrupamentos genéticos (K) baseado em todas as amostras sem informações pré-determinadas de suas origens geográficas mostram que os valores de *likelihood* tendem a decair a partir de $K = 4$. Também mostra que os máximos valores estão entre $K=2$ e $K=4$, onde o modelo de $K= 2$ foi o melhor suportado (Figura 1.36). Para acessar o padrão de segregação na estrutura dos grupos a proporção de segregação individual é mostrada nas figuras 1.38 e 1.39.

Comparando as mudanças nos escores *likelihood* entre diferentes configurações dos parâmetros de K, foi identificado $K = 2$ como o modelo melhor ajustado ao conjunto de dados. Essa análise de genética de populações resultado do STRUCTURE baseado em 4.056 SNPs diferenciados mostra clara segregação de *S. p. whiteleyana* em relação aos outros três táxons/populações definidos *a priori* (Figura 1.37). Para um modelo com $K = 4$ limitado às quatro populações definidas *a priori* corroborando um padrão de diferenciação similar entre o agrupamento *S. p. whiteleyana* em relação aos demais (Figura 1.38). Um modelo com $K = 2$ foi rodado excluindo a subespécie *S. p. whiteleyana*, buscando melhorar a resolução entre os agrupamentos restantes, o qual sugeriu baixa estruturação genética. *Sporophila p. plumbea* “sul” mostrou-se mais semelhante a *S. beltoni* do que *S. p. plumbea* nominal (Figura 1.39).

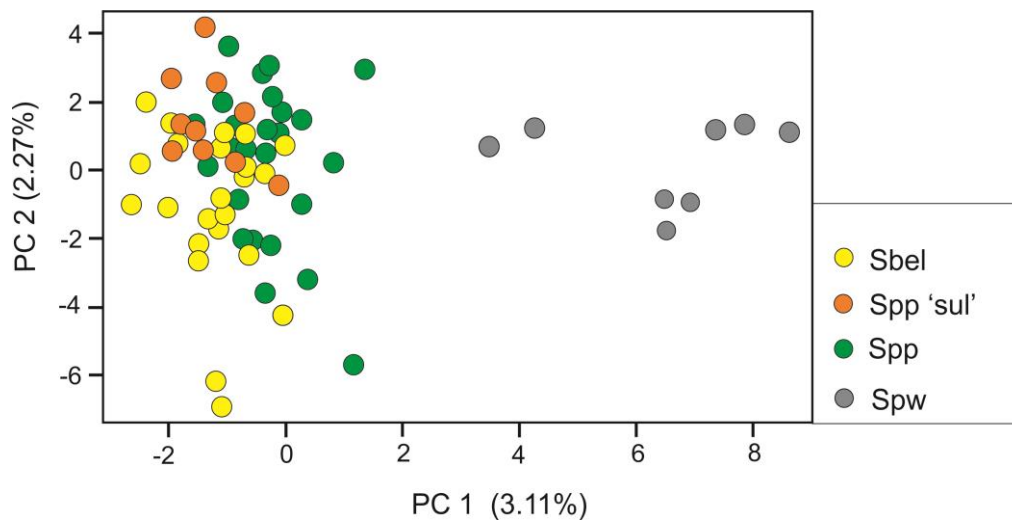


Figura 1.34. Relação genética entre quatro populações/táxons (73 indivíduos) representados em dois eixos de componentes principais. *Sporophila beltoni* (Sbel), *Sporophila p. plumbea* “sul” (Spp “sul”), *S. p. plumbea* (Spp), *S. p. whiteleyana* (Spw). *Sporophila p. whiteleyana* difere das demais populações/táxons. Baseado em 4.039 SNPs diferenciados.

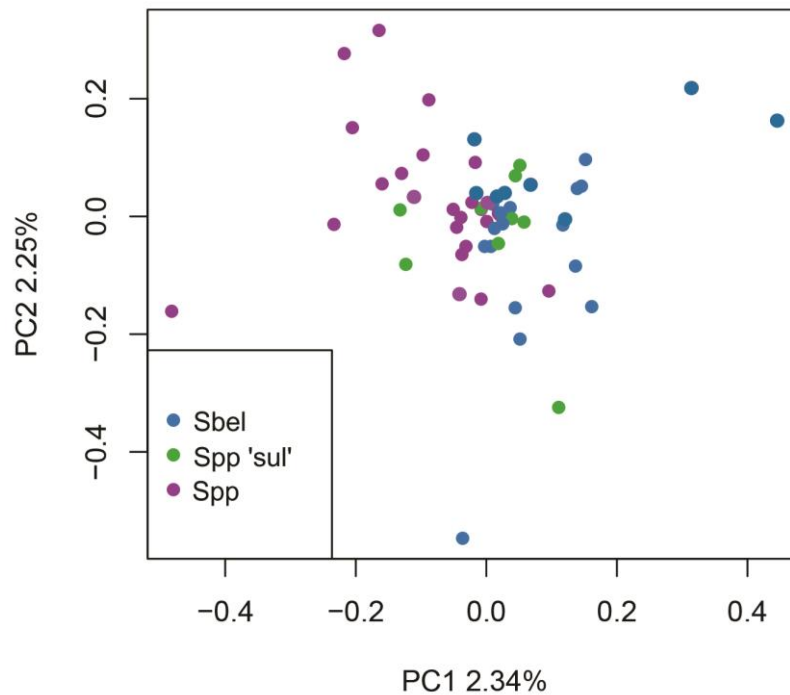


Figura 1.35. Relação genética entre 65 indivíduos representados em dois eixos numa análise de componentes principais, indicando fraca estruturação populacional entre as espécies reconhecidas *Sporophila beltoni* (Sbel), *S. p. plumbea* (Spp) e uma população diagnóstica *Sporophila p. plumbea* “sul” (Spp “sul”). Baseado em 3.866 SNPs.

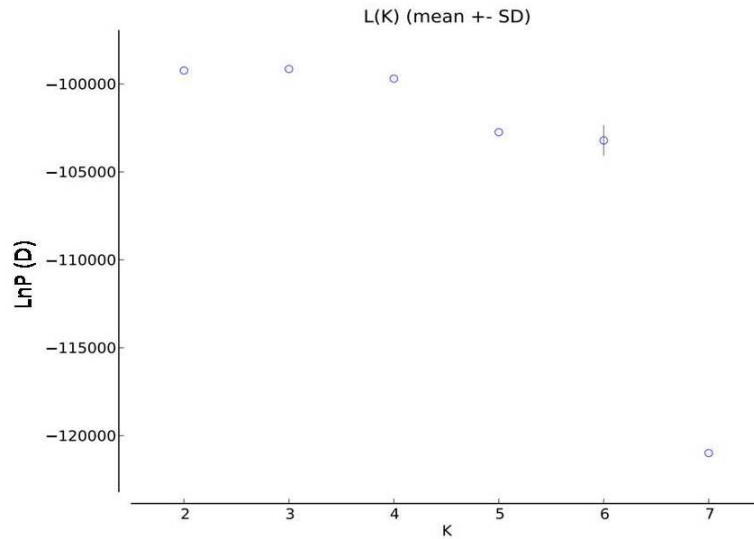


Figura 1.36. Estimativa do número de agrupamentos genéticos (K) no complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Média de estimativa de Log Probabilidade dos valores (LnP - D) analisados no STRUCTURE com valores (*a priori*) de K para uma distribuição de 1 a 7.

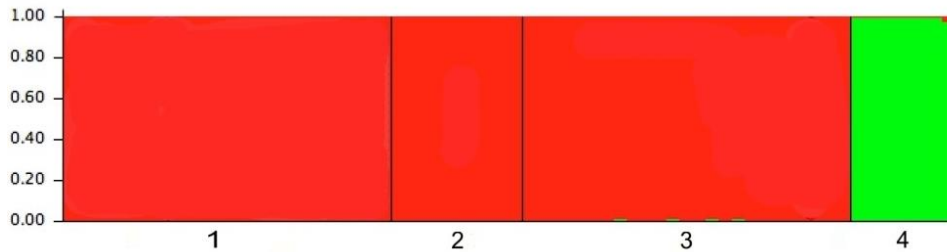


Figura 1.37. Estimativa da estrutura genética de quatro populações do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Análise mostra falta de agrupamento populacional entre os grupos/táxons 1, 2 e 3, bem como, a segregação dos indivíduos do táxon 4. *Structure plot* baseado em 4.039 SNPs diferenciados para um modelo com $K = 2$, o modelo melhor ajustado aos dados. Os códigos de populações/táxons são: *Sporophila beltoni* (1), *S. p. plumbea* “sul” (2), *S. p. plumbea* (3) e *S. p. whiteleyana* (4).

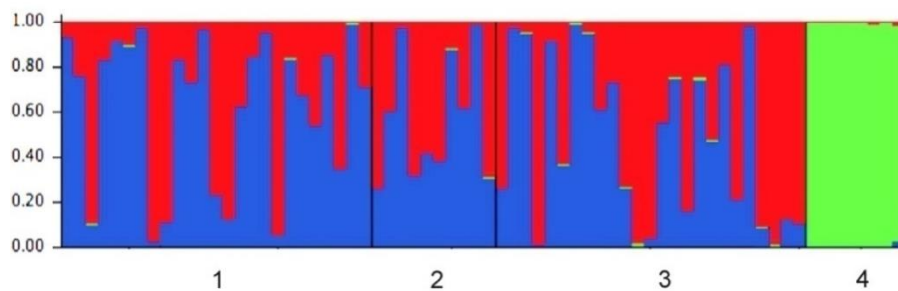


Figura 1.38. Estimativa da estrutura genética de quatro populações do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. *Structure plot* baseado em 4.039 SNPs diferenciados para um modelo com $K = 4$ restringido a quatro populações definidas *a priori*. Cada indivíduo representa uma barra vertical (coluna) dividida em um ou mais segmentos. Os códigos de populações/táxons são: *Sporophila beltoni* (1), *Sporophila p. plumbea* “sul” (2), *S. p. plumbea* (3) e *S. p. whiteleyana* (4). *Sporophila p. whiteleyana* difere significativamente das demais populações.

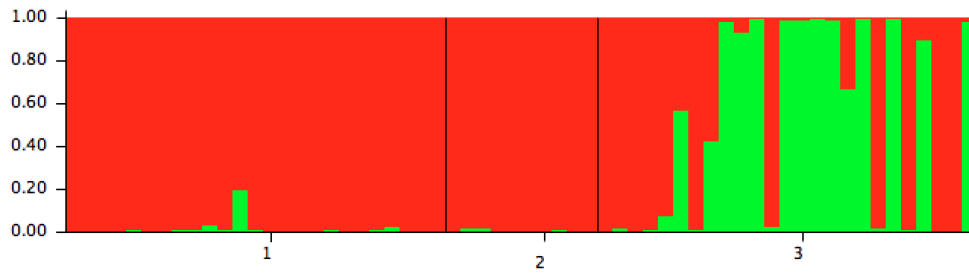


Figura 1.39. Estimativa da estrutura genética de três populações do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. *Structure plot* baseado em 3623 SNPs diferenciados para um modelo com $K = 2$ restringido a três populações definidas *a priori*. Cada indivíduo representa uma barra vertical (coluna) dividida em um ou mais segmentos. Os códigos de populações/táxons são: *Sporophila beltoni* (1), *Sporophila p. plumbea* “sul” (2), *S. p. plumbea* (3). A análise mostra que há baixo nível de diferenciação genética entre os três grupos contemplados.

1.4 Discussão

Modelando a distribuição potencial de populações divergentes

A distribuição geográfica de táxons inferida por meio de modelos preditivos de distribuição potencial tem sido utilizada com sucesso (Marini et al. 2010, Giannini et al. 2012, Radosavljevic e Anderson 2014). Para aquelas espécies que realizam movimentos migratórios sazonais esse tipo de abordagem pode sofrer limitações principalmente pela falta de disponibilidade de bases de dados com suficiente informação que permitam classificar quais indivíduos migram e em qual momento (Joseph e Stockwell 2000). Essas informações são fundamentais para se atingir bons desempenhos de modelos capazes de inferir áreas de reprodução quando a mesma área geográfica apresenta variação climática sazonalmente (Nakazawa et al. 2004). Nossos resultados permitem assumir com alto grau de confiança os mapas de predição das áreas de reprodução entre as diferentes populações/espécies porque as análises contaram apenas com informações primárias e inequívocas em relação ao estatus reprodutivo em cada ponto geográfico considerado.

As áreas de distribuição previstas ou inferidas pelos modelos de máxima entropia para as populações espécies do complexo *S. plumbea/beltoni* revelam um alto refinamento quando comparado aos mapas tradicionais (Ridgely e Tudor 1989, Belton 1994), o que de certa forma pode ser um resultado esperado. Há dois motivos para isso: O primeiro é limitação dos registros para localidades com confirmação de nidificação e o segundo é que o método para a proposição de mapas tradicionais de distribuição tende a superestimar as áreas de ocorrência, pois se utilizam da união dos pontos de ocorrência extremos conhecidos para determinado táxon (Odum e Kuenzler 1955). Dessa forma tende-se ignorar que dentro de uma área geográfica delimitada possa haver diferentes tipos de habitats. Logo, se um táxon requer específicas condições para subsistir ele não estará presente em toda área delimitada.

Devido à escala que são apresentadas as áreas de reprodução de cada população/espécie avaliada pode-se inferir que *S. p. plumbea* com distribuição limitada as formações do bioma Cerrado parece reproduzir em um mosaico de áreas e não de forma contínua. Isso de fato ocorre porque seus habitats de reprodução, as savanas abertas e os campos sujos do Cerrado, estão distribuídos de forma naturalmente descontínua e, não raro, se fazem presentes no alto de amplos platôs. Neste contexto é possível sugerir que dentro do bioma Cerrado este táxon tende a preferir zonas mais elevadas para reproduzir, embora possa ser registrado em muitas áreas de menor elevação ao longo de todo ano (Willis e Oniki 1990, Kirwan e Areta 2009). Ou seja,

após a reprodução ao menos parte dos indivíduos deve se dispersar em busca de sementes tornando-se menos restritivos quanto ao habitat nesse período.

Mesmo para *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” que apresentam restrita área de ocorrência durante a reprodução o resultado do modelo preditivo foi capaz de excluir algumas áreas tipicamente florestais ou de campos de relva rala característicos dos topos do planalto meridional onde sabidamente esses táxons não ocorrem (Repenning e Fontana 2013). Adicionalmente, a alta predição da área de ocorrência de *S. beltoni* para a região da atual cidade de Curitiba sem que nenhum ponto geográfico histórico tenha sido inserido na base de dados para rodar a análise explícita a precisão do modelo. Pois, registros históricos do naturalista Natterer documentam a ocorrência desta espécie recém descrita para essa região a cerca de dois séculos atrás (Hellmayr 1938). População essa reconhecida como localmente extinta (Repenning e Fontana 2013).

Modelos preditivos de distribuição são capazes de projetar a distribuição dos táxons no espaço geográfico com base em coordenadas geográficas conhecidas refletindo preferências por um ambiente específico (Soberón e Peterson 2005, Phillips 2008, Jimenez-Valverde et al. 2008). Esse tipo de abordagem, contudo, não é capaz de recuperar interações bióticas como capacidade de dispersão ou outras interações bióticas (Soberón 2010). Dispersão acaba não sendo um elemento determinante para caracterizar o padrão de distribuição dos táxons de *S. plumbea/beltoni* porque todas as populações conhecidas apresentam alta vagilidade. Portanto, essa organização geográfica de cada população representada nos mapas de distribuição preditiva como pode ter se estabelecido como consequência de um processo de seleção de habitat a partir da experiência natal (habitat *imprinting*) (Davis e Stump 2004, Beltman e Haccou 2005).

Dois táxons com grande semelhança fenotípica *S. p. plumbea* e *S. p. whiteleyana* tiveram modelos preditivos de distribuição alopátricos. O primeiro táxon com ocorrência sobrepondo as formações do bioma Cerrado *sensu stricto* incluindo encaves no sistema de influência amazônica (Aleixo e Poletto 2007). O segundo táxon teve predição de ocorrência associado a eco-região da Savana das Guianas (Capobianco et al. 2001) ao norte da hiléia, ambientes abertos estes, reconhecidos como campos do Rio Branco ou lavrados (Barbosa et al. 2007). Embora possa refletir um evento vicariante na história dessas duas áreas fisiográficas (Carneiro-Filho 1991, Silva e Bates 2002) o resultado do modelo de distribuição preditiva deste par de *Sporophila* representa também as diferenças bioclimáticas estabelecidas entre estas formações divergentes no que tange a fito-ecologia e biota (Ratter et al. 2003). A consequência

desse processo é que cada um desses táxons proximamente relacionados deve ter acumulado sutis divergências adaptativas durante suas histórias de vida para se perpetuarem com sucesso em condições ecológicas divergentes (Funk et al. 2006).

Sporophila beltoni e a população meridional de *S. plumbea* apresentam substituição no espaço geográfico refletindo uma tendência de segregação por altitude na zona de contato. Esse resultado encontrado corrobora a proposição empírica de que a seleção de habitat num gradiente de altitude tem um papel chave para manutenção da independência entre essas entidades quando ocorrem numa mesma região (Repenning e Fontana 2013). Como se tratam de táxons com grande capacidade de dispersão parecem manter sua organização geográfica e identidade fenotípica devido a falta de significativo intercâmbio nos seus requerimentos ecológicos (Templeton 1989, Nosil et al. 2009). Os mapas de predição representaram em detalhes os limites dos nichos climáticos respeitado por ambos os táxons e pode ser expresso como uma representação de barreiras ecológicas entre os mesmos. *Sporophila plumbea* “sul” reproduz nos campos hidromórficos das porções mais altas (900-1200 m a.n.m.) do planalto sul de São Paulo e nordeste do Paraná (Tannus 2007), ao passo que *S. beltoni* reproduz em campos secos e arbustivos nas baixadas do segundo planalto paranaense (700 – 900 m a.n.m.) (Repenning e Fontana 2013). Essas sensíveis variações no tipo de habitat são diretamente influenciadas pela combinação de características orográficas, aspectos edáficos e clima (Leite 1995).

Esse resultado de segregação altitudinal apresentado é obviamente mais discreto do que os padrões mais acentuados observados em zoneamentos climáticos de montanhas do neotrópico (Fjeldså e Krabbe 1990, Remsen e Graves 1995). Nesse contexto o par de população/espécie potencialmente concorrente tende a não transgredir o tênue limite nos seus nichos térmicos associado a divergências na autoecologia de cada uma delas ao longo da zona de parapatría. Isso pode ser inferido ou servir de explicação, pois táxons proximamente relacionados exibem maior conservadorismo evolutivo em seus nichos térmicos do que pares de espécies/populações em zonas temperadas (Cadena et al. 2011).

Por fim, técnicas de modelagem de distribuição mostraram-se uma importante ferramenta para se compreender diversos aspectos sobre a distribuição atual das populações/espécies do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. Esse tipo de análise permitiu ter a clara noção da extensão dos limites das populações reprodutivas ficando claro que cada população de patativa não ocorre de forma amplamente

distribuída ao longo de todo o mapa de distribuição proposto tradicionalmente. Isso pode ser uma evidência direta que nesse complexo há claras barreiras ecológicas para a reprodução que é refletida no uso seletivo do habitat, pois os indivíduos têm capacidades plenas de permear pelas diferentes regiões geográficas.

Entendendo as variações morfológicas

Os primeiros taxonomistas classificaram espécies de *Sporophila* baseados no colorido da plumagem de machos adultos. O refinamento das classificações intra-específicas nesse grupo, sumarizado no conceito de subespécies, foi focado no tamanho, proporção entre características morfológicas, bem como nas características sutis da plumagem (Sharpe 1888, Hellmayr 1938, de Schauensee 1952). De modo geral o tratamento de superespécie para as patativas cinzentas sugeria se tratar de única espécie monomórfica (Sick 1997). Não há dúvidas que tais classificações antigas necessitavam de renovadas análises quantitativas para entendermos a extensão nas variações fenotípicas entre populações divergentes. Os resultados encontrados, de fato, são úteis para caracterizar e determinar variações em espécies de *Sporophila* (patativas) como adaptativas no cenário de uma ampla distribuição geográfica e de distintos gradientes ecológicos.

O complexo *S. plumbea/beltoni* apresenta sutil variação na coloração da plumagem. Contudo, os resultados sobre variações morfológicas (forma e tamanho) mostram que é possível separar grupos com características fenotípicas únicas entre populações e entre espécies. As análises multivariadas avaliando dimensões de tamanho do corpo e proporções do bico evidenciam claramente isso quando consideradas simultaneamente. Quando associado variações no padrão da plumagem e coloração de partes nuas com as diferenças morfométricas se torna mais claro que o acúmulo de diferenças fenotípicas deve ter sido condicionado por pressões ecológicas adaptativas em acordo com algum grau de seleção sexual. Mesmo que tais diferenças se imponham de forma assimétrica dentre as diferentes populações diagnosticadas.

Em extensas regiões continentais tamanho do corpo em vertebrados pode variar regularmente com a latitude, bem como com a altitude. Em geral o tamanho do corpo aumenta com o aumento da latitude, portanto, com o decréscimo da temperatura. James (1970) aprimorando a regra de Bergmann sugere que a variação no tamanho do corpo co-varia em função da combinação de fatores climáticos (temperatura e umidade relativa) propondo que tamanho corporal menor estaria associado a condições quentes e úmidas, e, maior, com condições frias e áridas (Yom-Tov e Geffen 2006). Tendências

regulares como predizem tais regras nos ajudam a identificar fatores que podem ser responsáveis pelas variações no tamanho médio entre populações. Os resultados sobre as variações morfológicas apresentadas aqui sugerem uma tendência de variação latitudinal nas dimensões do corpo, uma vez que os indivíduos proporcionalmente maiores correspondem às populações meridionais e os menores ao extremo norte da distribuição junto à linha do equador.

Estruturas da morfologia podem variar proporcionalmente em função do tamanho do corpo. Avaliando a variação no tamanho de asa e cauda em função de massa corporal ou comprimento total fica claro que essas características variam de forma isométrica uma em relação à outra, entre as populações de patativas. Os coeficientes associados à inclinação da reta entre pares de variáveis evidenciam isso. Diferentes populações de *Sporophila plumbea* e *S. beltoni* mostram mesmo padrão de variação isométrica nas proporções do corpo, portanto. O mesmo padrão de variação isométrica é observado nas análises das dimensões do bico e do crânio entre si. Contudo, variação alométrica pode ser verificada quando foram pareadas variáveis de dimensões do bico contra características de tamanho do corpo. Na população *S. p. whiteleyana* a dispersão dos pontos relacionados a medidas do bico não se ajustam sobre a reta com medidas que representam a variação no tamanho do corpo comparado-se as outras duas populações de *S. plumbea*. Em *S. p. whiteleyana* o bico aumenta de forma desmedida em função do tamanho corporal, podendo esta ser diagnosticada como uma população com o menor tamanho nas características corporais e com bico tão robusto quanto à população mais meridional, *S. plumbea* “sul”.

Sporophila p. plumbea apresentou a maior variação na dispersão dos pontos no espaço de comparação entre uma variável de tamanho do corpo em relação a dimensões do bico evidenciando maior variação individual dentro desta população. Entretanto, *S. plumbea* nominal apresenta bico pouco robusto e este padrão pode ser atribuído basicamente à altura do bico que é significativamente menor que nas demais populações. Esta população, portanto, pode ser caracterizada como de tamanho intermediário as outras duas populações, porém com bico menos robusto que todas as demais.

As variações observadas no tamanho do corpo associadas a um gradiente geográfico pode sugerir algum grau de adaptação. O interessante resultado comparando três populações de *Sporophila plumbea* mostra o desvio de valores de dimensões do bico em função dos valores de estruturas morfológicas e tamanho do corpo e por essa

razão remetem fortemente a exigência de modificação adaptativa de uma estrutura independente do tamanho do corpo. Realmente a variação nas dimensões do bico entre as populações de *Sporophila plumbea* empiricamente poderia ser associada a diferenças na disponibilidade de sementes de capins já que a composição florística entre as áreas de ocorrência de cada população é diferente (Eiten 1972, Eiten 1992, Leite 1994). Mais remotamente, “deslocamento” nas dimensões do bico poderia ser produto de uma adaptação associada à termorregulação (Greenberg et al. 2012). Contudo é possível que variações no tamanho do bico sejam produto do processo de exclusão competitiva entre espécies com nicho trófico semelhante (Fjeldså 1983, Milesi et al. 2008).

Sporophila beltoni, *S. p. plumbea* “sul” reproduzem em simpatria/sintopia com *S. caerulescens* (bico menor) nos campos do sul do Bioma Mata Atlântica, onde esta completamente ausente *Sporophila leucoptera* (bico robusto) (Repenning et al. 2010). Da mesma forma *S. p. whiteleyana* no extremo norte da distribuição reproduz em sintopia com *S. nigricollis* (espécie irmã e com bico de mesmas dimensões de *S. caerulescens*) igualmente na ausência de *S. leucoptera*. Por outro lado, a população *S. p. plumbea* com ocorrência fortemente associado ao domínio do bioma Cerrado reproduz quase sempre na ausência de *S. caerulescens/nigricollis* e freqüentemente em simpatria/sintopia com *S. leucoptera* de bico mais robusto. Por esse motivo *S. plumbea* nominal é quem apresenta maior sobreposição no volume e formato do bico em comparação as espécies alopátricas *Sporophila caerulescens* e *S. nigricollis* conforme exemplificado na figura 1.40.

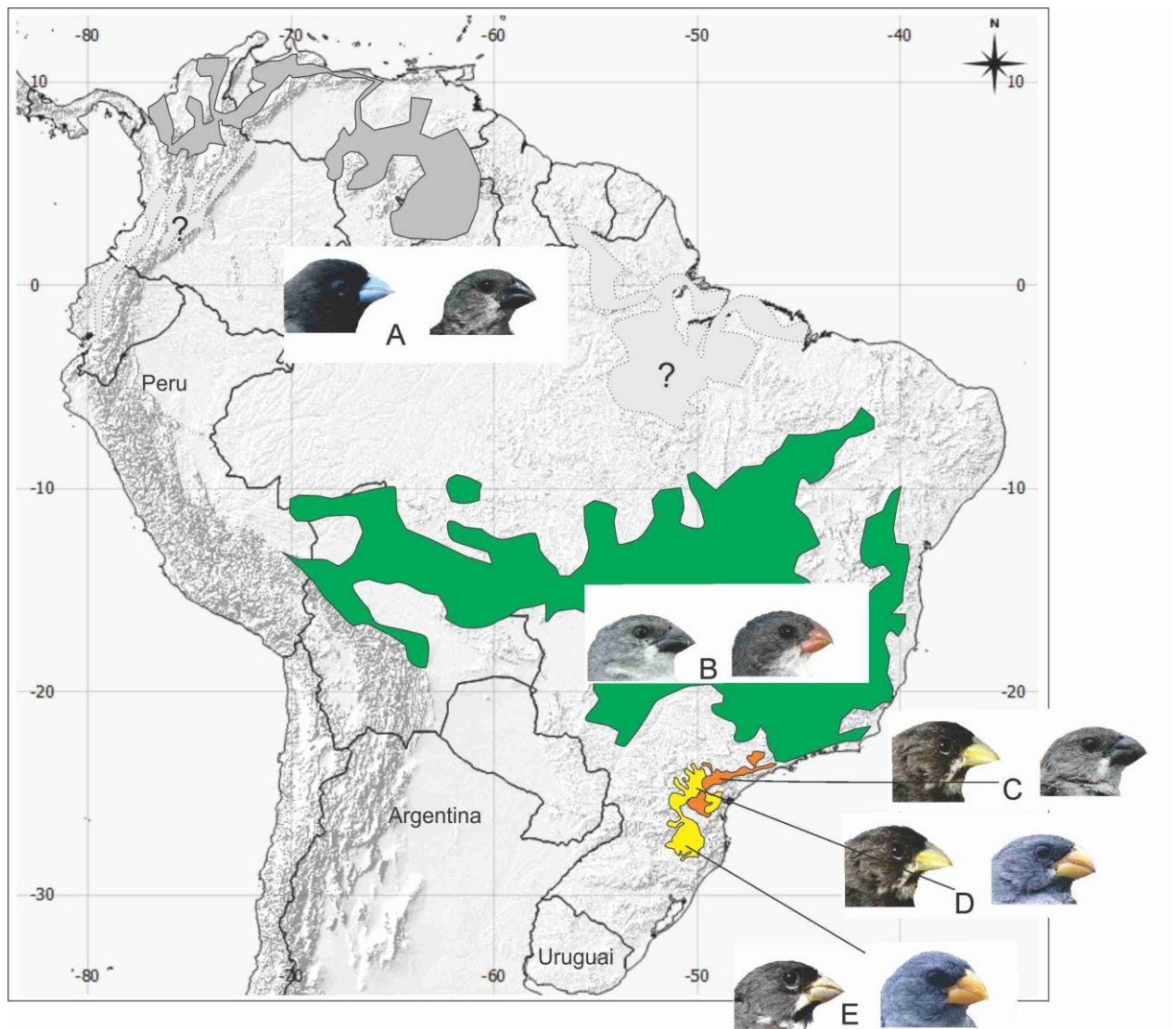


Figura 1.40. Esquema comparando a proporção de bicos entre espécies *Sporophila* com nichos tróficos semelhantes que reproduzem em sintopia. Em cada par de ilustrações a espécie à direita representa aquela de bico mais robusto. *Sporophila nigricollis* vs. *S. p. whiteleyana* (A). No quadro (B) *S. p. plumbea* representa a espécie com bico menos robusto, na ausência de *S. caerulescens/nigricollis* e na presença de *S. leucoptera*. *Sporophila caerulescens* vs. *S. p. plumbea* “sul” e *S. beltoni*, norte do Paraná e Sul de São Paulo (C e D). *Sporophila caerulescens* vs. *S. beltoni* no extremo sul da distribuição de *S. beltoni*.

Seleção natural é um dos fatores que promove variações geográficas. Variações bióticas no ambiente tendem a alterar pressões seletivas de uma área a outra, uma vez que o tipo de recurso e competição são interações ecológicas que fornecem as evidências mais conhecidas e que direcionam o surgimento de variações geográficas entre populações (Price 2008). Além das evidências diretas de variação adaptativa mostradas para as populações no complexo *S. plumbea/beltoni* relacionadas às dimensões do bico, outro tipo de variação adaptativa ou funcional foi detectado. Os resultados encontrados mostram diferenças significativas encontradas avaliando o

índice de “hand-wing” (HWI) comparando as populações/espécies migrantes de longa distância e aquelas que realizam apenas supostos movimentos locais.

Este índice da forma relativa da asa permite uma comparação de proporções e consequentemente possibilita inferir de forma objetiva a capacidade de dispersão ou eficiência de voo entre as populações (Claramunt et al. 2012, Baldwin et al. 2010). Mesmo que o tamanho corporal apresente variação isométrica com o tamanho da asa entre as populações/espécies estudadas, as duas populações com maiores valores médios significativamente no HWI foram justamente aquelas que podem ser considerados migrantes de longa distância (Repenning e Fontana 2013, obs. pessoal). O comportamento migratório pode ter contribuído para a fixação de uma modificação alométrica na proporção das rêmiges primárias em relação às rêmiges secundárias. Isso sugere uma adaptação morfológica para uma pressão de seleção criada pelo próprio comportamento migratório em resposta a mudanças em condições sazonais no ambiente (Baldwin et al. 2010). Uma verificação em detalhes da projeção das primárias permite assim uma avaliação objetiva na determinação de populações do complexo *S. plumbea/beltoni*.

Um dos processos promotores de variações geográficas é conhecido como plasticidade fenotípica (James 1983). Mais comum, entretanto, são tais variações associadas aos fatores genéticos. Em aves, no entanto, há evidências que o processo de seleção natural tem papel chave na promoção de variação geográfica relacionado com parâmetros genéticos (Pruet et al. 2007, Price 2008). Plasticidade fenotípica explicaria melhor variações geográficas contínuas ou clinais observadas em populações ou espécies irmãs (Mason e Taylor 2014). Variações morfométricas entre populações ou espécies aparentadas nos Passeriformes são conhecidas como componente herdado (Grant e Grant 1989). Especificamente, diferente pressão seletiva junto com alta herança genética de características morfológicas em *Geospiza* pode implicar em mudanças significativas na trajetória desta característica mesmo num curto espaço de tempo de algumas décadas (Grant e Grant 2014). A natureza das variações morfológicas atribuídas ao complexo estudado aqui parecem corresponder aquelas descritas para *Geospiza*. Nesse contexto cabe a ressalva que os resultados encontrados sobre a variação morfológica em *S. plumbea/beltoni* podem representar em algum nível um cenário de seleção natural ainda em curso ou não plenamente estabilizado.

Repertório vocal

Cada macho territorial de *S. plumbea/beltoni* canta apenas um tipo de canto com ligeiras variações deste mesmo canto dependendo do contexto comportamental. Normalmente em situações de duelo físico entre machos, nos momentos que precedem a cópula ou em situações de alerta a predadores os machos tendem a concatenar cantos e inserir elementos incomuns. O canto territorial deste grupo de *Sporophila* se limita as variações de elementos/sílabas dentro do único tipo de canto emitido. Esse padrão difere do que se conhece para maioria dos Oscines que possuem mais de um tipo de canto (distintos *song types*) de cada indivíduo como *Cistothorus*, *Melospiza* e *Haemorhous* (*Carpodacus*), (Kroodsma e Canady 1985, Marler e Sherman 1985, Bitterbaum e Baptista 1979). Em quase um terço de todos os Oscines estudados cada macho canta um único tipo de canto (Beecher e Brenowitz 2005).

Os elementos que compõem os cantos territoriais estudados podem ser considerados como constantes em cada indivíduo com algumas pequenas alterações na sintaxe em cada frase (canto) emitida. Isso permitiria considerar discretas categorias no tipo de canto ou uma reinterpretação de um canto com a mesma função (Baptista e Kroodsma 2001). Contudo, visando diminuir a complexidade no entendimento das variações, assumem-se essas pequenas mudanças de sintaxe como incapazes de produzir diferenças funcionais para cada canto. A diversidade de elementos classificados via inspeção visual aumentou à medida que o canto de novos indivíduos foi examinado. Esse incremento de elementos que compõem os cantos é ainda mais ampliado quando os indivíduos incorporados provêm de outras localidades. Variação no espaço geográfico é um dos motivos básicos que promove aumento no repertório de sílabas do canto de espécies ou populações que possuem predisposição em aprender o canto (Mulligan 1966, Baptista 1996). A extensão na variação dos cantos é discutida a seguir.

Dois grupos de elementos ou sílabas que compõem o canto neste grupo podem ser diferenciados. O primeiro compreende as sílabas do canto que conferem certa estabilidade nos cantos. São aqueles definidos como exclusivos de *S. plumbea/beltoni*. Geralmente sílabas da porção introdutória do canto de anúncio ou territorialidade e que poderiam ser consideradas inatas de cada espécie de patativa, ou ao menos propagadas coespecificamente. O segundo que confere maior variação dos cantos entre indivíduos são as notas incorporadas e estocadas como produto da cópia de sons de outras aves no seu repertório, processo conhecido como mimetismo de vozes da paisagem (Lynch e Baker 1994, Lynch 1996, Baptista e Kroodsma 2001). Como esse processo pode depender de diferentes fatores (Podos e Warren 2007, Podos et al. 2009), uma tentativa

de explicá-lo em *S. plumbea/beltoni* seria por meio de erro durante a tentativa de copiar determinadas sílabas co-específicas. Num segundo momento a fixação dessas sílabas mal copiadas ao longo do tempo numa população dependeria da seleção positiva no processo de pareamento e/ou dependeria da sobrevivência do indivíduo que “errou” a cópia (Lynch 1996). Num terceiro momento a expansão deste elemento fixado pode ser distribuída a outros locais ou populações via dispersão (Payne 1983).

A diferença no tamanho do repertório de elementos dos cantos entre as populações parece mostrar uma tendência que populações com distribuição geográfica mais ampla carregam maior riqueza de elementos no canto entre os indivíduos. *Sporophila beltoni*, por exemplo, com distribuição periférica menor e descontínua apresenta menor repertório de elementos que *S. p. plumbea*. Isso corrobora com resultado de outros estudos que mostraram que populações periféricas e com menor densidade de indivíduos carregam menor número de elementos/notas (“*themes* ou *meme*”) como resultado de nova colonização proporcionando poucos modelos possíveis de serem imitados pelos machos jovens (Baptista 1996). Sempre considerando que o canto deva ser transmitido, como em outros Oscines, pelo mecanismo de aprendizado e imitação de um indivíduo a outro (Marler e Tamura 1964). Em paralelo, evidências indiretas sugerem que alta filopatria pode contribuir para limitar a diversificação do repertório de sílabas (Ewert e Kroodsma 1994).

Transmissão cultural do canto

É razoável sugerir que os sons heteroespecíficos mimetizados pelas patativas são justamente aqueles mais barulhentos e emitidos com maior persistência na paisagem acústica de uma localidade (MR dados não publicados). Alternativamente, alguns elementos mimetizados estão presentes em indivíduos numa ampla cobertura geográfica, como por exemplo, notas características de *Synallaxis albescens*, *Elaenia flavogaster*, *Colaptes campestris*, *Myiophobus fasciatus* e *Emberizoides herbicola*, entre outros (ver anexo 1.4 a 1.7). Numa escala geográfica ampla esses elementos podem ser mimetizados e mantidos nos cantos das diferentes populações por meio de eventos independentes e supostamente análogos. Ou seja, diferentes populações distantes geograficamente incorporam notas heteroespecíficas sem seus cantos sem necessidade de eventos de dispersão. Uma evidência que apóia essa proposição é que as diferenças observadas nas notas entre as diferentes subespécies mimetizadas são fielmente reproduzidas nos cantos de *S. plumbea/beltoni* (obs. pessoal).

A capacidade de mimetizar sons heteroespecíficos e tal processo ser promotor de variação no repertório de elementos entre indivíduos, não parece um mecanismo suscetível às mudanças rápidas como, por exemplo, de uma geração a outra ou mesmo de um indivíduo a outro numa transmissão horizontal (entre indivíduos de uma mesma geração). Os resultados apresentados para *S. beltoni* trazem evidências diretas de que a transmissão do canto ocorre do pai social para o respectivo filho. Esse resultado revela porque os cantos nesse grupo de Oscines apresentam certa estabilidade no tempo numa mesma localidade. Alta filopatria e sobrevivência anual dos machos seriam fatores favoráveis a manutenção do repertório do canto constante ano após ano numa mesma área de reprodução (Repenning 2012). Por isso, podemos considerar que nesse caso o aprendizado do canto é fortemente associado ao território natal. Nelson (1997) sugere que o canto nos adultos não muda com o passar dos anos devido à predisposição de assimilação e cópia dos elementos do canto co-específico limitado as primeiras fases da vida. O cuidado parental pós-ninhego nas patativas é sabidamente dependente do gênero dos pais (Repenning e Fontana 2016). O que facilita a compreensão dos resultados de aprendizado vocal dependente de uma linhagem paternal, uma vez que os filhotes machos recebem total atenção dos pais sociais durante toda a fase de dependência alimentar, cerca de 50 dias (Repenning e Fontana 2016).

Em aves com capacidade de aprendizado vocal a transmissão cultural do canto pode se dar de três formas básicas, vertical, horizontal ou oblíqua. A transmissão oblíqua (entre membros de uma geração para membros da geração seguinte que não são descendentes diretos) é sugerida como o modo de transmissão mais frequente entre Oscines (Lynch 1996). Isso confere potencialmente rápidas mudanças e muita variação entre indivíduos e por esse motivo basicamente caracteres vocais são menos utilizados na taxonomia de Passeriformes Oscines (Irwin et al. 2001). O aprendizado de canto poderia ainda inibir o isolamento reprodutivo entre espécies irmãs com mínima divergência num possível contato secundário (Slabbekoorn e Smith 2002). A soma de evidências, reunidas para *Sporophila beltoni* e estendida para as populações de *S. plumbea*, permite concluir que a principal forma de transmissão nas suas vocalizações é vertical, sugerindo que esse processo reflita uma relação de parentesco (se o nível de fecundação extra-par for baixo) porque a herança cultural dos cantos nesse sistema é produto de uma transmissão familiar (Repenning dados não publicados, Putland et al. 2006, Price 2008). Esse sistema de transmissão menos comum aos Oscines é muito

semelhante ao mecanismo de transmissão nas vocalizações demonstrado para *Geospiza* (Grant 1986, Gibbs 1990, Grant e Grant 1996).

Variações geográficas no canto

Diferentes investigações sobre variações geográficas nos cantos enfocam sua extensão espacial (Price 2008). Alguns destes levando em consideração a proporção de sílabas/elementos compartilhados entre machos (Bitterbaum e Baptista 1979). Numa primeira etapa, o resultado da análise que visou avaliar relação entre semelhança do canto ao longo do gradiente geográfico considerando as distâncias mais extremas entre os indivíduos amostrados permitiu explicar que o padrão de variação no canto dependente significativamente de uma organização geográfica. Payne (1996) destaca que resultados de muitos estudos sobre variação geográfica e formação dos dialetos podem ser interpretados como variações dos cantos no tempo quando estes estudos não são acompanhados pelo monitoramento de indivíduos marcados e com gravações em anos consecutivos. Por isso, tamanha a importância das informações obtidas neste estudo que investigou variações em diferentes anos do canto de indivíduos marcados.

Foi possível verificar que os cantos mudam em função da distância geográfica considerando indivíduos das quatro populações/espécies apresentados aqui. Entretanto, a distribuição dos pontos observados no gráfico de divergência dos cantos considerando todas as distâncias entre pares de indivíduos possíveis mostra que grandes diferenças no repertório ocorrem em todas as classes de distância geográfica. Ou seja, foi possível notar que há certo número de cantos com alta dissimilaridade comparados par a par, mesmo em distâncias geográficas consideradas pequenas (menos que 2 km, *sensu* Podos e Warren 2007). Isso ocorre, pois em algumas localidades amostradas da população *S. p. plumbea*, por exemplo, indivíduos com canto estrangeiro aparecem com frequência. O mesmo, entretanto, não foi comum de observar nas localidades amostradas das outras três populações/espécies, talvez, pelo menor tamanho populacional das mesmas.

Cabe destacar algumas características da história de vida de *S. p. plumbea* como população que apresenta mais ampla distribuição geográfica (supostamente maior população), largas extensão de habitat contínuo entre localidades e padrão de dispersão entre localidades pós-reprodução (obs. pessoal). Essas características apresentadas podem também ajudar a explicar o porquê que nessa mesma população há compartilhamento de elementos no canto entre indivíduos de localidades distantes mais de uma centena de quilômetros. A fidelidade ao sítio de reprodução em baixas

proporções foi confirmada para a população *S. p. plumbea* onde 3 dos 19 machos (PARNA Emas) e 2/14 machos (PARNA Serra da Canastra), respectivamente. Essa proporção se mostra muito menor que aquela reconhecida para machos de *S. beltoni* que pode superar 70% (Repenning 2012). Estudos já mostraram que populações sedentárias ou de pouca mobilidade comparadas às migratórias apresentam marcada diferenças na extensão das variações geográficas nos cantos (Ewert e Kroodsma 1994, Podos e Warren 2007).

Qualquer indivíduo macho distante mais de 10 km de outro tende a apresentar grandes diferenças em seus cantos. Entretanto, é importante destacar que foi possível notar em algumas populações (e.g. *S. p. plumbea* e *S. beltoni*) semelhança nos cantos entre localidades, e não exclusivamente dentro de uma mesma localidade. Assim, os dialetos das patativas podem ser classificados predominantemente como micro-geográficos ou pequenos dialetos (Baptista e Kroodsma 2001, Podos e Warren 2007). Isso se deve a estabilidade espacial entre cantos de grande semelhança mantidos entre machos com territórios estabelecidos de forma contígua (vizinhos) até 2 km ou de 2 a 5 km.

Compreender a evolução em direção ao tipo de dialeto revelado para este subgrupo de *Sporophila* depende do entendimento de múltiplos processos na sua história de vida. As evidências de transmissão do canto do pai social para o filho (vertical) durante as primeiras semanas de vida apóiam a predição de aprendizado associado a sua localidade natal, mesmo que não haja confirmação de que seu canto é cristalizado completamente antes de dispersar. Portanto, pode ser classificada como “aprendizado pré-dispersão”, equivalente a categoria ‘*close-ended song learning*’ (Beecher e Brenowitz 2005). Embora neste grupo a dispersão possa ser potencialmente alta pela grande capacidade de voo, a fidelidade aos sítios de reprodução pelos machos mantém os dialetos espacialmente organizados (Repenning 2012). O conjunto de evidências reunidas para explicar a organização geográfica fina se opõe, por exemplo, ao modelo utilizado para explicar esse processo no gênero *Thachycineta*, onde há evidências de aprendizado pós-dispersão e ausência de fidelidade aos territórios natais (Taft et al. 2011).

A certa estabilidade dos dialetos ao longo do tempo é outro aspecto que se explica pela forma de transmissão do canto por si só, lembrando que evidências associadas ao cuidado parental mostram que o pai social é o único tutor para o jovem no início de sua vida (Repenning e Fontana 2016). Outras características ecológicas como

sobrevivência de machos adultos e tamanho da estação reprodutiva estariam correlacionadas com esta estabilidade nos cantos por localidade (Repenning 2012). A ontogenia do canto é sempre mencionada como uma das características capazes de influenciar as variações geográficas nos cantos (Slabbekoorn e Smith 2002). Gravações de indivíduos juvenis exercitando canto ainda na área natal (~60 dias de vida) mostraram que nesta idade os mesmos não apresentavam nenhuma nota definida capaz de ser identificada (*subsongs*). Esta é uma evidência indireta que o canto nas patativas depende do processo de memorização e repetição para chegar ao canto final (“cristalizado”) (Catchpole e Slater 2008). Por fim, quantificar a variação temporal no canto é necessário para caracterizar melhor como ocorre à ontogenia do canto nas patativas estudadas aqui. O fato é que machos em sua primeira temporada reprodutiva já apresentam cantos territoriais bem definidos (obs. pessoal).

Reunindo as múltiplas características envolvidas no processo de formação dos dialetos numa escala espacial curta de *S. plumbea/beltoni* há concordância com algumas predições propostas para explicar a hipótese de adaptação local na evolução dos dialetos em aves (Nottebohm 1969), não corroborando com a hipótese de adaptação social proposta para explicar a evolução dos dialetos com foco no papel do canto no reconhecimento entre indivíduos (Payne 1981). Dispersão limitada e contato restrito entre localidades restringida facilitariam a evolução dos dialetos de forma não funcional, i.e., sem pressão seletiva. Predições essas formuladas para a hipótese de “epifenômeno” para explicar a evolução dos dialetos: “se o canto é aprendido e a dispersão após o aprendizado é limitada (incluindo-se aqui filopatria alta, por exemplo) alguma organização no tempo e no espaço parece inevitável” (Slater 1989). Ao menos para as populações/táxons migrantes de longa distância como *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” as evidências apresentadas corroboram em parte com essa hipótese porque as localidades com habitat disponível para a reprodução são espacialmente descontínuas e a filopatria aos sítios de reprodução é alta (Repenning 2012, obs. pessoal). Estudos recentes sobre a evolução dos dialetos gradativamente têm corroborado esta terceira hipótese (Podos e Warren 2007).

O padrão de dialetos em escala micro-geográfica difere entre espécies, mesmo até entre espécies irmãs ou entre populações (Kroodsma 1999, Nelson 1999). Porque Oscines com capacidade de aprender possuem diferentes padrões de variações geográficas? Esta é uma questão extensivamente feita com múltiplas possíveis respostas (Kroodsma 1996). A acentuada variação do canto em pequenas escalas geográficas revelada para *S. plumbea/beltoni* corrobora primariamente com estudos

que apontam este padrão de comunicação no reconhecimento entre machos territoriais vizinhos (Ratcliffe e Grant 1985, Byers 1995, Searcy 1997). Estudos buscando entender a função da acentuada variação no canto dos machos apontam que fêmeas teriam um papel importante na promoção de cantos mais longos e complexos, produto da seleção sexual (Neubauer 1999). Searcy e Yasukawa (1996) listaram uma série de evidências apoiando a associação entre características do canto correlacionadas com seleção sexual. Na teoria de seleção sexual sempre se atribui um papel funcional das vocalizações nesse processo, mas se deve abrir o pensamento para múltiplas características comportamentais que podem ser usadas para impressionar (atrair) o sexo oposto. De alguma forma seleção sexual ocorre em todas as espécies, mas a seleção de um parceiro em algumas espécies pode não depender exclusivamente da vocalização (Baptista e Kroodsma 2001).

Embora demonstrada à formação de dialetos micro-regionais, agrupamentos discretos entre localidades foram recuperados mediante as análises multivariadas de dissimilaridade. Algumas sílabas ou conjunto de elementos são constantes entre machos de diferentes localidades gradativamente próximas. Estas seriam notas ou componentes do canto correlacionados com seleção de parceiros co-específicos (Li e Sun 2016). Experimentos com *Serinus* sp., o qual tem canto de estrutura e complexidade semelhante ao das patativas forneceu evidências que apenas determinados componentes do canto desencadearam respostas reprodutivas em fêmeas (Kreutzer et al. 1996). Sílabas ou elementos que se mantêm constantes nos cantos entre diferentes regiões estariam relacionados à estabilidade necessária para que qualquer fêmea possa discriminar que aquele macho é co-específico evitando pareamentos aleatórios (Baptista e Kroodsma 2001, Martens et al. 2006). Propensão para mudança ou constância no repertório dos cantos podem carregar grande significado biológico (Martens 1996).

Teorias relacionadas à seleção sexual em favor da formação de dialetos sustentam que fêmeas devem possuir vantagens adaptativas quando elas são hábeis para escolher machos de sua região natal em detrimento de outras regiões (Marler e Tamura 1962, Nottebohm 1969). Nesse processo a prole teria vantagem no ‘fitness’ expressado por adaptações às condições locais. Assumindo o canto como um sinal determinante no pareamento a divergência por localidade resulta de seleção para marcar com eficiência a localidade natal de cada indivíduo. Uma interpretação mais elaborada é que dialetos servem como marcadores para “complexo de genes co-adaptados” e que dialetos vizinhos representam zonas de contato secundário entre populações parcialmente

isoladas (Baker 1982, Backer e Thompson 1985). Para isso fazer sentido os machos devem aprender nos primeiros dias de vida o dialeto antes de dispersar de sua localidade natal (Payne 1981). No mesmo sentido, as fêmeas devem apresentar capacidade de aprender e fixar o canto de seus parentes “*imprinting*” para poder discriminar o canto de sua localidade natal no processo de escolha de seu par (Bischof e Clayton 1991, Grant e Grant 2014). Os resultados apresentados aqui corroboram esse modelo.

Variação geográfica dos chamados de contato

Os resultados apresentados para esse grupo de *Sporophila* relacionados ao repertório de chamados, não apresentam nenhuma relação direta com os cantos territoriais, uma vez que os cantos não contemplam sílabas isoladamente utilizadas como voz de contato entre indivíduos co-específicos. A maioria dos estudos envolvendo vocalizações de aves tende a focar nos cantos e menos nas vocalizações mais elementares como os chamados de contato social. Os chamados em geral tendem a ser mais simples que os cantos, não raro podem servir de elementos básicos para formação dos cantos em determinadas espécies (Baptista 1996).

A quantidade de chamados de contato variou entre as populações/espécies. Um mesmo indivíduo pode emitir mais de uma dezena de tipos de chamados de contato sequencialmente sem sair do mesmo poleiro; aparentemente todos esses chamados podem ter semelhante função no contexto social. Esse tipo de vocalização é emitido principalmente quando macho e fêmea encontram-se forrageando sem contato visual, quando alarmados pela eminência de algum predador ou mesmo do observador, entre outros contextos comportamentais. A observação do comportamento social dessas patativas sugere que chamados de contato são idênticos entre machos e fêmeas e parecem funcionar como reforço no processo de selar a unidade dos pareamentos a cada período reprodutivo.

Os resultados encontrados de como os chamados de contato variam geograficamente incrementam o entendimento desses padrões em relação a estudos iniciais sobre a taxonomia no grupo (Repenning e Fontana 2013). Dois aspectos se mostram claros. Um que cada população/espécie apresenta sílabas distintas e outra é que os chamados de contato mantêm uma estabilidade dentro de cada população não variando em função da distância geográfica numa mesma população. Portanto, os chamados de contato podem ser considerados constantes dentro de cada população diferente do que ocorre com os cantos territoriais. A menor diversidade de sílabas

associadas a chamados sociais em *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” poderia ser explicada pela demografia dessas populações/espécies, que são geograficamente periféricas, e de restrita distribuição e conseqüente menor tamanho populacional do que *S. p. plumbea* e *S. p. whiteleyana*.

Os chamados parecem menos suscetíveis ao processo de transmissão entre os indivíduos mediante o aprendizado ou cópia. Supostamente, os chamados possuem um elemento inato mais acentuado surgindo da maturação de “*begging calls*” (Martens 1996). Longo tempo de observação do comportamento reprodutivo e desenvolvimento de filhotes permitem identificar esse processo. Machos e fêmeas, por exemplo, com 50 dias de vida já apresentam chamados de contato iguais aos adultos (obs. pessoal). Nas patativas que representam um modelo clássico de Oscines onde o canto é transmitido culturalmente, parte dos chamados de contato podem ser considerados não aprendidos. Assim servindo para melhor determinar mudanças de unidades evolutivas via herança inata. Algo semelhante ao que ocorre em *Troglodytes haemalis* onde diferentes populações ou espécies proximamente relacionadas apresentam marcada diferenças nos chamados de contato (Garret e Dunn 1998).

Por outro lado, alguns resultados evidenciaram que ao menos parte dos chamados registrados e analisados nas diferentes populações pode derivar de aprendizado também. Na localidade do Jalapão, TO, porção norte da distribuição de *Sporophila p. plumbea*, alguns chamados de contato estruturalmente mais complexos (com mais elementos) apareceram na maioria dos indivíduos. Isso ocorreu pontualmente entre indivíduos de algumas outras localidades estudadas. Essas diferenças discretas observadas entre algumas localidades podem ser explicadas pela diferença na capacidade de aprender entre diferentes populações (Kroodsma e Canady 1985).

Zona de contato, evidências de introgressão de elementos das vocalizações

O grande mérito em estudos realizados em zonas de contato (zonas de hibridação) é a percepção que se pode fornecer sobre acumulação de isolamento reprodutivo entre dois táxons de recente divergência. Encontradas estas zonas de contato entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” se progrediu no entendimento de como fatores ecológicos e do comportamento social pode interagir com isolamento reprodutivo pré-pareamento. Os resultados sugerem introgressão de elementos vocais entre essas duas espécies parentais envolvidas.

A análise de semelhança entre os cantos mostrou que parte dos machos territoriais assimilam sílabas ou elementos do canto que são característicos de ambas as espécies ao longo da zona de contato. Nessa zona, indivíduos com fenótipos puros de ambos os táxons cantaram cantos territoriais muito similares ou quase idênticos a ponto de formar um micro-dialeto, produto da convergência de sílabas em seus cantos. Isso não seria muito surpreendente se nesse grupo estudado fosse comum o processo de transmissão cultural do canto ocorrendo deliberadamente de forma horizontal ou oblíqua como forma mais comum sugerida entre os Oscines (Lynch 1996). Porém, foi discutido na seção anterior que o principal modo de transmissão do canto nesse grupo ocorre do pai social para seu filho. Portanto, surgem duas possibilidades para a convergência de elementos nos cantos das espécies parentais dentro da zona de contato. A primeira seria por cumulativos erros no processo de cópia das sílabas do pai tutor, e o segundo poderia ser em decorrência da incidência de fecundação extra-par envolvendo machos heteroespecíficos (*interbreeding*). Sendo assim a primeira proposição não envolveria troca de genes entre os táxons, ao passo que no segundo processo sim. Como os territórios reprodutivos nessa região podem ser contíguos ou muito próximos nenhuma dessas possibilidades devem ser refutadas ou ter menor grau de importância.

A grande novidade encontrada é o fato de que a introgressão de sílabas de uma espécie à outra se deu nos dois sentidos entre indivíduos de fenótipo puros numa frequência maior que os considerados híbridos com base na mistura de fenótipos morfológicos. Assumindo que ao menos alguns chamados de contato derivam de “*begging calls*” e, que, portanto, seriam mais restritos ao processo de transmissão por aprendizado, a introgressão de chamados de contato observado corrobora com a proposição de o intercruzamento heteroespecíficos. Com isso surgem fortes evidências que *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” podem hibridizar estabelecendo fluxo gênico em alguma extensão. Embora esta hipótese tenha sido apontada em estudos pretéritos baseado na observação de indivíduos com traços supostamente intermediários do fenótipo de ambos os táxons (Repenning e Fontana 2013), as evidências eram muito escassas.

De imediato uma nova questão se impõe: seria a introgressão nas vocalizações mais frequentes do que em características fenotípicas? Os resultados apresentados aqui sugerem que sim. Isso porque a proporção de indivíduos que compartilha elementos de vocalização se mostra maior que a de indivíduos com características de plumagem consideradas intermediárias. Numa via, introgressão em sílabas dos chamados de

contato e características da plumagem parece produto direto de hibridação, enquanto noutra via, a convergência de sinais heteroespecíficos do canto territorial entre as espécies pode surgir também como resultado de falha no processo de transmissão cultural mediante aprendizado (Payne et al. 2000, Slagslov et al. 2002). Com isso, concluí-se que a introgressão entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” é heterogênea em relação aos diferentes sinais fenotípicos de forma geral. Sabe-se que a convergência de sinais fenotípicos heteroespecífico entre dois táxons em simpatria pode ser produto de hibridação ou, no caso dos Oscines, pode ser transmitido por aprendizado e, assim vir a favorecer uma hibridação futura (Price 2008).

Apresentamos aqui fortes evidências vocais de hibridação entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” em duas localidades definidas como zona de contato ou de sintopia. Entretanto a estabilidade dos fenótipos parentais, bem como, a raridade de fenótipos intermediários (supostos híbridos) sugere que devam ocorrer mecanismos de seleção contra a hibridação (Grant e Grant 1992, Servidio 2004, Byers e Kroodsma 2008). Seleção sexual contra os fenótipos híbridos resulta geralmente em estreitas zonas de hibridação e a produção de poucos indivíduos híbridos caracteriza a ocorrência de pareamentos não aleatórios (Price 2008, ver capítulo 3). Fatores ecológicos associados à seleção de um habitat ótimo por parte das espécies parentais (fenótipos puros) podem atuar contra os híbridos deprimindo seu *fitness* (Podos et al. 2013). Quando o habitat preferido ocupado pelas espécies parentais não apresenta uma mudança gradual através da zona de contato acaba por restringir a probabilidade de produção de híbridos. Os resultados apresentados aqui sobre distribuição potencial mostraram abrupta substituição de áreas com ambiente potencialmente ótimo para cada um dos táxons estudados concordando com tal proposição. Mais remotamente é possível que tenha evoluído algum mecanismo de isolamento pós pareamentos (Brelsford e Irwin 2009).

Outro aspecto que pode restringir a produção de híbridos diz respeito à competição entre machos territoriais. A manutenção da divergência fenotípica pode ser mais favorecida do que a convergência como resultado da competição entre machos heteroespecíficos; se eles competem por territórios na zona de contato e se uma espécie é dominante sobre a outra. Isso é demonstrado por experimentos onde uma espécie apresenta reduzida agressividade em relação à outra, o que pode contribuir para a divergência gradativa entre as mesmas quando em simpatria, uma vez que a relação de submissão e dominância tende a diminuir o intercruzamento das espécies parentais (Alatalo et al. 1994, Saetre et al. 1994).

A despeito desse conjunto de possibilidades não exclusivas que podem atuar contra a produção de híbridos, ou contra a expansão da zona híbrida, entre tais táxons, a manifestação de fenótipos misturados pode depender de uma configuração genotípica específica quando em heterozigose. Isto é, indivíduos com fenótipos tidos como puros podem carregar genótipos de ambas as espécies parentais (heterozigóticos) e não expressar características intermediárias por conta da dominância de determinados alelos, o que deve ocorrer sempre em híbridos de F1 (Rohwer e Wood 1998). Não se sabe, no entanto, se há dominância genética da coloração do bico ou plumagem de *S. plumbea* “sul” vs. *S. beltoni*. Por essa razão a proporção observada de indivíduos com fenótipo híbrido seria menor do que supostos indivíduos com introgressão genética (este estudo). Nesse cenário mistura fenotípica torna-se mais rara porque dependeria da produção de híbridos da segunda geração em diante (Rohwer e Wood 1998).

Há casos de aumento de similaridade dos sons em simpatria, os quais em *songbirds* é relativamente simples de alcançar via aprendizado. Em espécies que hibridizam machos de uma espécie frequentemente cantam cantos ou frases que pertencem à outra espécie (Dobkin 1979, Helbig et al. 1985, Haavie et al. 2004). Cantores mistos presumivelmente copiam de adultos co-específicos e similares heteroespecíficos defendendo território contra cada um deles bem como de outros cantores mistos (Emlen et al. 1975, Haavie et al. 2004). Interpretando os resultados obtidos, machos de *S. plumbea* “sul” ou *S. beltoni* com parcial compartilhamento de notas em relação aos cantos do centro da zona de contato poderiam ser considerados cantores mistos. Tais indivíduos poderiam ter facilitado a comunicação durante interações com qualquer das espécies parentais. Contudo, em *Geospiza*, machos que cantam sílabas heteroespecíficas como resultado de falha na transmissão via pai social (aprendizado co-específico) são os machos mais envolvidos em pareamentos heteroespecíficos, com uma relação inversa à qualidade do território (Grant e Grant 1997).

Estruturação genética

Nossos resultados das análises moleculares revelam uma primeira contribuição para o entendimento da dinâmica evolutiva das patativas. A maioria dos complexos de espécies proximamente relacionadas ou populações de aves estudadas atenderam a uma progressão gradual em relação às estratégias de análises moleculares (Lijtmaer et al. 2004, Campagna et al. 2015). Neste caso especificamente pulou-se a utilização dos tradicionais marcadores moleculares como mtDNA ou microsátélites, portanto,

partindo de métodos e análises com incrementado poder de resolução para análises em nível populacional e estruturação genéticas e aplicadas com outros congêneres (Campagna et al. 2015, Toews et al. 2016). Abordagens analíticas similares têm sido utilizadas para inferir limites de espécies e diferenciação genômica em sistemas de rápida radiação entre espécies (Keller et al. 2012; Wagner et al. 2012).

O cenário gerado a partir de milhares de SNPs mostrou que o complexo *S. plumbea/beltoni* suporta a existência de duas populações gênicas quando consideramos as amostras que representam indivíduos dos quatro grupos pré-definidos ao longo da ampla cobertura geográfica. Os resultados baseados nas análises de sequenciamento mediante ddRADseq permitiu diferenciar geneticamente a subespécie alopátrica *S. p. whiteleyana* das demais populações previamente determinadas neste estudo. Embora *S. p. whiteleyana* apresente diferenças vocais e na morfologia esta população alopátrica não acumulou diferenciação significativa na coloração da plumagem e partes nuas.

Isso corrobora com estudos que mostram que populações de aves em alopatria podem reter sinais sexuais mais conservados do que pares de populações em simpatria ou parapatria que tendem a divergir rapidamente se houver seleção sobre tais sinais (Edwards et al. 2005). Um estudo desenvolvido com *Fidecula* descreve esse padrão (Saetre et al. 1997). Barreiras ao fluxo gênico são determinantes para gerar tal divergência genética observada em *S. p. whiteleyana*. Além do processo vicariante que aparentemente resultou na segregação espacial de *Spw* em relação às demais populações, discutimos com base nas figuras 1.41 e 1.42 a marcada segregação temporal associada à fenologia reprodutiva no ciclo de vida dessa subespécie. Concluimos que o isolamento geográfico de *S. p. whiteleyana* conferiu um intervalo de tempo suficiente para que se fixassem características singulares da história de vida da mesma. Por exemplo, a reprodução correspondente ao período das chuvas (período de disponibilidade de sementes) que é invertido nas savanas ao norte da linha do equador (Campos Lavrados) em relação ao sul (Cerrado) (ver figura 1.41, Barbosa et al. 2007).

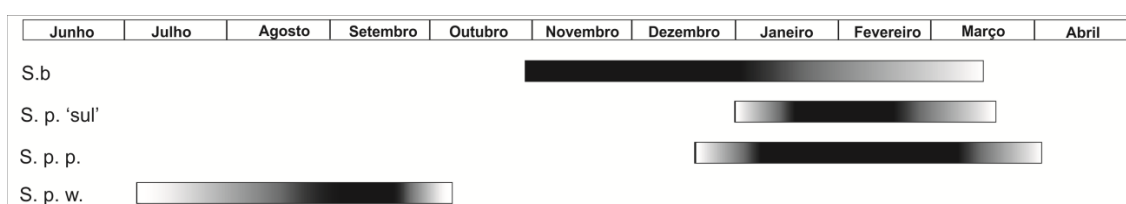


Figura 1.41. Diagrama de barras mostrando fenologia reprodutiva dos diferentes táxons/populações do complexo *Sporophila plumbea/beltoni*. *Sporophila beltoni* (S.b), *Sporophila plumbea* "sul" (S.p. "sul"), *Sporophila p. plumbea* (S.p.p.), *Sporophila p.*

whiteleyana (S.p.w.). O gradiente de cinza representa a proporção de ninhos ativos ao longo de um ciclo anual onde a porção mais escura soma maior quantidade de ninhos ativos. Exclusão temporal na fenologia reprodutiva com uma barreira ao fluxo gênico.

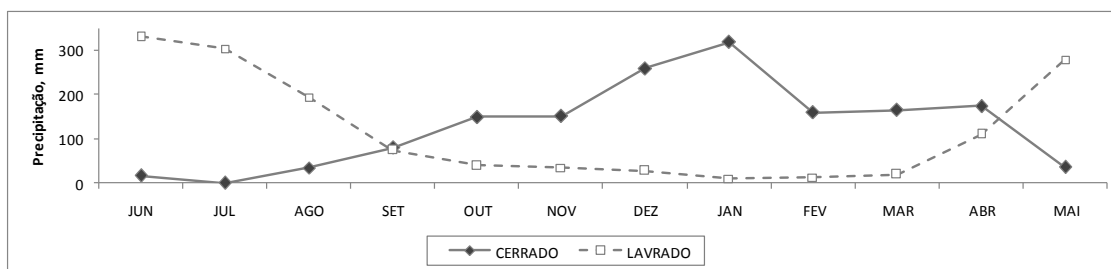


Figura 1.42. Precipitação mensal nos domínios do Cerrado e Lavrados. Adaptado de Cianciaruso e Batalha 2009 e Barbosa et al. 2007, respectivamente.

Também, os resultados sugerem uma baixa diferenciação genética entre as duas espécies atualmente conhecidas, *S. p. plumbea* e *S. beltoni*. Apesar das diferenças diagnósticas marcantes no fenótipo de *S. p. plumbea* e *S. beltoni*, essas patativas mostram baixa diferenciação genética com base nos dados de seqüenciamento ddRADseq. O mais intrigante é o fato de a população reprodutiva meridional denominada informalmente como *S. p. plumbea* “sul”, marginalmente alopátrica a *S. plumbea* nominal e, ao qual, se parece mais, tende a se aproximar geneticamente de *S. beltoni*. O padrão de isolamento por distância geográfica surge como uma explicação que se ajusta a estes resultados sugerindo que a estruturação populacional é fraca. Num primeiro momento este padrão pode ser consequência da origem extremamente recente e especiação em curso direcionada por força seletiva ecológica e/ou sexual (Marthinsen et al. 2008). Ambos, seleção ecológica e sexual podem promover rápida diferenciação fenotípica entre populações que sobrepõem suas áreas de ocorrência (Rasen et al. 2004, Edwards et al. 2005, Nosil et al. 2009).

Estudos com mesma abordagem molecular em espécies congêneres de radiação específica recente mostraram pouca diferenciação genética, sendo dois motivos atribuídos a esse fator, a grande população ancestral e a incompleta organização das linhagens evolutivas atualmente reconhecidas (Campagna et al. 2015). Particularmente, *Sporophila beltoni* e *S. plumbea* “sul” que ocorrem numa estreita zona de parapatria, podem ser enquadradas no padrão de especiação seguido por contato secundário. Por se tratarem de populações aparentemente pequenas mesmo que as taxas de hibridação pareçam baixas é possível que esteja em curso um processo de introgressão genética nas poucas zonas de contato conhecidas. Isso seria consistente

com as evidências de introgressão principalmente nos elementos vocais expostos anteriormente abordados. Padrões similares de baixa, ou mesmo a falta de estruturação molecular entre espécies sob recente radiação, supostamente potencializado via introgressão entre populações, após terem divergido morfológicamente, são bem conhecidos para os Tentilhões de Galápagos em processos contemporâneos (Grant e Grant 2008). Estudos clássicos esses que assumem evento pretérito de especiação iniciado em alopatria entre os táxons (Grant e Grant 2009).

Em aves táxons proximamente relacionados podem ser fortemente diferenciadas em apenas um pequeno número de *loci* influenciados por seleção ecológica ou sexual (Edwards et al. 2005). Após caracterizar as diferenças morfológicas significativas e propor a ocorrência de seleção adaptativa divergente entre as quatro populações de patativas, esperava-se recuperar heterogeneidade genômica mais acentuada que a encontrada com o atual conjunto de dados. Contudo, deve-se ter em conta que mais de três mil SNPs analisados são apenas uma pequena representação do genoma das patativas, e uma cobertura mais densa do genoma pode ser necessária para detectar loci sobre pressões seletivas (Michel et al. 2010, Tiffin e Ross-Ibarra 2014, Toews 2016, Taylor e Campagna 2016).

Processos de hibridação de populações podem ter fortes implicações no contexto da biologia da conservação (Toews et al. 2016). Quando táxons relacionados começam a hibridizar extensivamente tendem a comprometer a independência dos mesmos devido a mistura genética capaz de reverter a especiação (Seehausen 2006). Grant e Grant (2014) mostraram que dois táxons com completa falta de sobreposição em dimensões morfométricas, em condições consideradas naturais, passaram a se sobrepor progressivamente nessas medidas no intervalo de quase três décadas de hibridação. A convergência de características de uma espécie em direção a outra a partir de um contato secundário pode por em dúvida o estatus de duas espécies com base no conceito biológico de espécie (de Queiroz 1998). Notadamente este é o caso de um processo de especiação reversa documentado numa escala de tempo breve.

No caso das patativas *S. p.* “sul” e *S. beltoni* que ainda mantém uma forte diferenciação fenotípica a evidência de falta de diferenciação genética segundo nossos resultados pode ser acentuada pelo processo de hibridação. Não temos uma objetiva documentação dos processos históricos envolvendo essas duas populações ao longo da zona de contato, mas seguramente ambientes ótimos para a reprodução de cada uma delas há meio século eram mais comuns (Repenning e Fontana 2013). Ou seja, a perda

de habitat promovida por causas antrópicas resultou em drástica perda de habitat de ambas as populações o que pode ter promovido a intensificação do contato entre as mesmas (obs. pessoal). Concomitantemente, a ação de capturadores de aves ao longo de muitas décadas retirando sistematicamente os machos reprodutivos das populações naturais foi outra força que pode ter acelerado o processo de hibridação, uma vez que fêmeas na ausência de machos coespecíficos estariam mais suscetíveis ao intercruzamento uma vez que são táxons com comportamento de corte semelhante o que pode facilitar esse processo (Grant e Grant 2008). Suposições estas que devem ser cuidadosamente consideradas.

1.5 Conclusão

A diversificação nas populações de patativas ocorre num cenário de radiação adaptativa principalmente sobre a morfologia do bico. Adaptação morfológica que pode ser produto de competição com outros congêneres em situação de simpatria/sintopia.

Seleção direcional em favor dos fenótipos puros é um mecanismo eficiente para manutenção da independência entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” nas zonas de parapatria. Uma vez que as evidências moleculares e vocais sugerem permeabilidade no fluxo gênico e introgressão de elementos do canto entre essas duas populações.

Modelos de distribuição potencial corroboram as predições de que *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” possuem habitats reprodutivos ótimos segregados e condicionados pelo clima ao longo da zona de contato.

S. p. whiteleyana se trata de uma população divergente podendo o fluxo gênico ter sido interrompido de forma eficiente pela Hiléia Amazônica como uma barreira geográfica ou pela evolução de características fisiológicas únicas que permitem a sua reprodução num ciclo anual invertido comparativamente.

A proposição de uma hipótese filogenética holística para tentar explicar relação de parentesco entre as populações de patativas a luz de todas as novas evidências apresentadas pode ser representada pela figura 1.43.

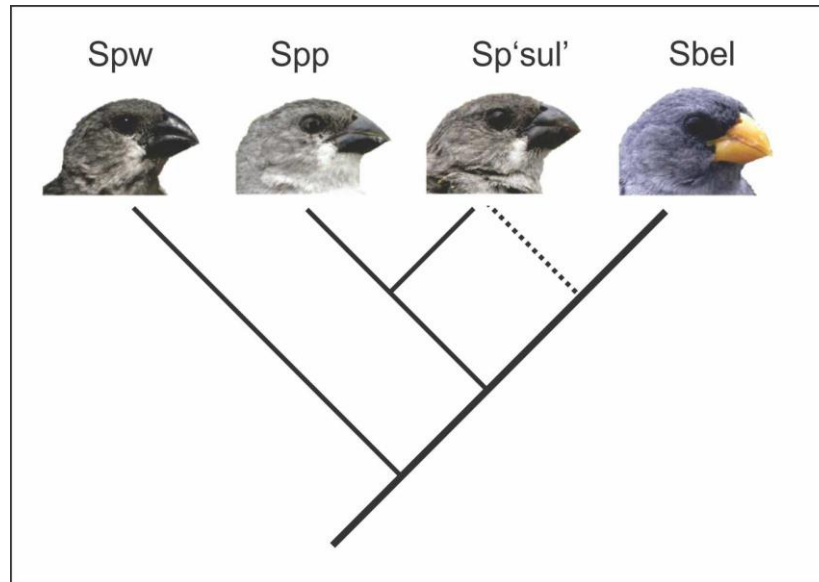


Figura 1.43. Hipótese de relação filogenética entre quatro morfotipos (populações/espécies) de patativas considerando evidências fenotípicas e moleculares. *Sporophila p. whiteleyana* (Spw.), *Sporophila p. plumbea* (Spp.), *Sporophila plumbea* “sul” (Sp"sul") e *Sporophila beltoni* (Sbel).

1.6 Recomendações Taxonômicas

Baseado nas primeiras evidências moleculares geradas para as patativas a idéia de que *Sporophila beltoni* pode ser considerado a espécie de *Sporophila* mais proximamente relacionada à *S. plumbea* é reforçada, embora não conclusiva pois não é apresentado uma análise filogenética de fato. Mesmo com o aumento da amostragem ao longo da zona de contato a diagnose plena pode ser feita com base em fenótipo externo entre os dois táxons mais meridionais. Embora haja evidências de hibridação ou introgressão de caracteres vocais entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul” o processo de seleção contra os híbridos parece regular e promover a manutenção da independência uma da outra.

Por outro lado, *S. whiteleyana* representa uma entidade diagnosticável pela morfologia combinando medidas corporais, com vocalização divergente, e com evidências genéticas sugerindo restrição ao fluxo gênico de qualquer outra população. Embora tenha retido o padrão de colorido da plumagem mais semelhante a *S. plumbea* nominal.

Reunindo esse conjunto de evidências sob a perspectiva do mais plural e integrador conceito de espécie *Comprehensive Biologic Species Concept* (CBSC) propõem-se o que o complexo de patativas contempla quatro espécies diagnosticáveis,

S. beltoni, *S. plumbea*, *S. plumbea* “sul” e *S. whiteleyana* as quais possuem diferentes níveis de segregação genética entre cada uma delas. *Sporophila plumbea* nominal compreenderia, portanto, duas unidades evolutivas com histórias independentes, (1) uma população sedentária ou que realiza deslocamentos locais, típica do Cerrado *sensu strictu*, com tamanho médio intermediário e bico diminuto e (2) população, migratória e discretamente mais robusta que reproduz nos campos hidromórficos nas porções mais altas do segundo planalto Paranaense e sul de São Paulo.

O nome *S. plumbea colombiana* (Sharpe 1888), com localidade tipo Bogotá está inserida na distribuição potencial resultante do modelo de máxima entropia. Mediante ao exame de fotografia dos Topótipos e sem pretensão de ser definitivo, portanto, este táxon poderia num primeiro momento ficar em sinonímia com *S. whiteleyana*. Embora seja recomendável uma revisão mais exaustiva incluindo novas amostragens com vocalizações e análises moleculares de espécimes procedentes de Bogotá e entorno.

1.7 Tabelas

Tabela 1.1. Estatística descritiva para 11 caracteres morfométricos (mm) de machos adultos ao longo da distribuição geográfica de *Sporophila plumbea* com resultados agrupados em três populações. Três populações determinadas, *Sporophila p. plumbea* (Spp), *Sporophila plumbea* Sul (extremo sul da distribuição - SpS) e *Sporophila plumbea whiteleyana* (extremo norte da distribuição - Spw) e *Sporophila beltoni* (Sbelt). Erro padrão (SE), desvio padrão (SD), intervalo de confiança (IC) com limite inferior (LI) e limite superior (LS), Índice de Hand-Wing (HWI).

Variáveis		N	Média	SD	SE	95% IC Média		Min.	Max
						LI	LS		
Culmén, mm	SpS	22	9.518	0.360	0.077	9.358	9.677	8.98	10.24
	Spp	119	9.020	0.454	0.042	8.938	9.103	7.26	10.00
	Spw	48	9.592	0.403	0.058	9.475	9.709	8.80	10.72
	Sbelt	123	10.058	0.346	0.031	9.996	10.120	9.22	11.01
	Total	312	9.552	0.607	0.034	9.485	9.620	7.26	11.01
Altura bico, mm	SpS	22	7.805	0.321	0.068	7.662	7.947	7.20	8.40
	Spp	119	7.411	0.322	0.030	7.352	7.469	6.30	8.04
	Spw	48	7.943	0.313	0.045	7.852	8.033	7.20	8.60
	Sbelt	123	8.159	0.272	0.025	8.110	8.207	7.60	8.94
	Total	312	7.815	0.449	0.025	7.765	7.865	6.30	8.94
Largura bico, mm	SpS	22	8.065	0.318	0.068	7.924	8.205	7.64	8.92
	Spp	119	7.732	0.316	0.029	7.674	7.789	6.86	8.90
	Spw	48	7.909	0.242	0.035	7.838	7.979	7.20	8.38
	Sbelt	123	8.270	0.274	0.025	8.221	8.319	7.55	9.00
	Total	312	7.995	0.375	0.021	7.953	8.037	6.86	9.00
Volume bico, mm ³	SpS	22	101.268	8.990	1.917	97.282	105.254	89.86	116.56
	Spp	119	86.318	8.883	0.814	84.705	87.930	66.18	109.86
	Spw	48	100.673	9.604	1.386	97.884	103.462	77.09	123.64
	Sbelt	123	113.271	8.867	0.799	111.688	114.853	89.33	132.67
	Total	312	100.206	14.886	0.843	98.548	101.864	66.18	132.67
Asa (corda), mm	SpS	22	64.069	1.613	0.344	63.353	64.784	62.00	67.50
	Spp	119	60.828	2.103	0.193	60.447	61.210	55.80	65.00
	Spw	48	57.827	1.356	0.196	57.433	58.220	54.80	61.00
	Sbelt	123	65.284	1.725	0.156	64.976	65.592	59.50	68.50
	Total	312	62.352	3.310	0.187	61.983	62.720	54.80	68.50
Cauda, mm	SpS	22	45.393	1.483	0.316	44.736	46.051	42.00	48.00
	Spp	119	41.900	2.069	0.190	41.524	42.275	38.00	46.50
	Spw	48	39.648	1.048	0.151	39.344	39.952	38.00	42.00

Variáveis	N	Média	SD	SE	95% IC Média		Min.	Max	
					LI	LS			
	Sbelt	123	46.089	1.815	0.164	45.765	46.413	41.00	51.00
	Total	312	43.451	3.066	0.174	43.110	43.793	38.00	51.00
HWI	SpS	22	26.642	2.563	0.546	25.506	27.779	22.05	32.82
	Spp	119	22.399	2.331	0.214	21.975	22.822	15.80	27.97
	Spw	48	23.075	1.873	0.270	22.531	23.619	17.99	26.53
	Sbelt	123	26.453	2.632	0.237	25.983	26.922	20.31	31.86
	Total	312	24.400	3.095	0.175	24.055	24.745	15.80	32.82
Massa, g	SpS	19	11.505	0.360	0.083	11.331	11.678	10.80	12.20
	Spp	71	10.602	0.514	0.061	10.480	10.724	9.40	11.62
	Spw	13	10.360	0.440	0.122	10.094	10.626	9.61	11.01
	Sbelt	110	12.030	0.629	0.060	11.911	12.149	10.20	13.90
	Total	213	11.405	0.894	0.061	11.284	11.526	9.40	13.90
Crânio, mm	SpS	15	23.112	0.483	0.125	22.845	23.379	22.10	23.68
	Spp	87	22.422	0.590	0.063	22.296	22.548	21.15	23.70
	Spw	41	22.476	0.679	0.106	22.261	22.690	20.09	23.50
	Sbelt	26	23.274	0.513	0.101	23.067	23.481	22.10	24.20
	Total	169	22.627	0.678	0.052	22.524	22.730	20.09	24.20
Tarso, mm	SpS	22	14.035	0.293	0.063	13.904	14.165	13.52	14.70
	Spp	118	13.805	0.413	0.038	13.730	13.881	12.77	14.70
	Spw	48	13.593	0.346	0.050	13.493	13.694	12.82	14.22
	Sbelt	122	14.365	0.451	0.041	14.285	14.446	13.30	15.60
	Total	310	14.009	0.511	0.029	13.952	14.066	12.77	15.60
Razão Cauda-Asa	SpS	22	0.717	0.027	0.006	0.705	0.729	.67	.77
	Spp	119	0.677	0.094	0.009	0.661	0.694	.00	.77
	Spw	48	0.685	0.022	0.003	0.679	0.691	.64	.73
	Sbelt	123	0.706	0.022	0.002	0.702	0.710	.65	.76
	Total	312	0.693	0.062	0.004	0.686	0.700	.00	.77
Comprimento Total, mm	SpS	13	111.29	3.273	0.908	109.315	113.270	106.00	116.80
	Spp	77	108.93	2.881	0.328	108.272	109.580	102.00	116.00
	Spw	44	104.70	3.256	0.491	103.711	105.691	94.60	109.00
	Sbelt	108	118.96	2.944	0.283	118.400	119.523	111.00	126.50
	Total	242	112.76	6.542	0.421	111.935	113.592	94.60	126.50

Tabela 1.2. Teste ANOVA paramétrica com nível de significância na diferença das médias (α) de 0.01 para três populações de *Sporophila plumbea* e *Sporophila beltoni*. HWI: Índice de Hand-Wing (ver Métodos).

Comparação entre populações	Variância	Média ² _{ANOVA}	F	α
Culmen	2.88	21.74	135.99	0.000
Altura bico	1.02	11.58	127.19	0.000
Largura bico	0.67	6.00	71.67	0.000
Volume do bico, mm ³	0.11	14660.83	181.10	0.000
Asa	5.63	793.84	238.31	0.000
Cauda	6.80	639.80	196.18	0.000
HWI	2.83	396.57	68.26	0.000
Tarso	2.32	9.57	56.33	0.000
Massa	2.23	34.38	108.38	0.000
Comprimento total	0.33	2723.95	302.61	0.000
Crânio	1.05	6.34	17.96	0.000
Razão cauda-asa	2.61	0.02	5.92	0.002

Tabela 1.3. Teste de Tukey HSD para 11 diferentes variáveis (mm) de machos adultos ao longo da distribuição geográfica de *Sporophila plumbea* resultante do teste ANOVA paramétrica com nível de significância na diferença das médias (α) de 0.05 para três populações determinadas, *Sporophila p. plumbea* (SpS), *Sporophila plumbea* Sul (extremo sul da distribuição - SpS) e *Sporophila plumbea whiteleyana* (extremo norte da distribuição - Spw) e *Sporophila beltoni* (Sbelt). A e B: definem as populações comparadas, diferença média entre A e B (MD), erro padrão (SE), intervalo de confiança (IC) com limite inferior (LI) e limite superior (LS), Índice de Hand-Wing (HWI).

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC	
						LI	LS
Culmén, mm	SpS	Spp	.49731*	0.093	0.000	0.258	0.737
	SpS	Spw	-0.074	0.103	0.889	-0.340	0.192
	SpS	Sbelt	-.54016*	0.093	0.000	-0.779	-0.301
	Spp	Spw	-.57145*	0.068	0.000	-0.748	-0.395
	Spp	Sbelt	-1.03747*	0.051	0.000	-1.170	-0.905
	Spw	Sbelt	-.46601*	0.068	0.000	-0.642	-0.290
Altura bico, mm	SpS	Spp	.39379*	0.070	0.000	0.213	0.575
	SpS	Spw	-0.138	0.078	0.287	-0.339	0.063
	SpS	Sbelt	-.35407*	0.070	0.000	-0.535	-0.174
	Spp	Spw	-.53174*	0.052	0.000	-0.665	-0.398
	Spp	Sbelt	-.74786*	0.039	0.000	-0.848	-0.648
Largura bico, mm	Spw	Sbelt	-.21612*	0.051	0.000	-0.349	-0.083
	SpS	Spp	.33270*	0.067	0.000	0.159	0.506
	SpS	Spw	0.156	0.075	0.158	-0.037	0.348
	SpS	Sbelt	-.20554*	0.067	0.013	-0.379	-0.032
	Spp	SpS	-.33270*	0.067	0.000	-0.506	-0.159
	Spp	Spw	-.17690*	0.049	0.002	-0.305	-0.049
Volume bico, mm	Spw	Sbelt	-.36133*	0.049	0.000	-0.489	-0.234
	SpS	Spp	14.95037*	2.088	0.000	9.557	20.344
	SpS	Spw	0.595	2.317	0.994	-5.389	6.579
	SpS	Sbelt	-12.00247*	2.083	0.000	-17.382	-6.622
	Spp	Spw	-14.35531*	1.538	0.000	-18.329	-10.381
Asa (corda), mm	Spp	Sbelt	-26.95284*	1.157	0.000	-29.941	-23.964
	Spw	Sbelt	-12.59753*	1.531	0.000	-16.553	-8.642
	SpS	Spp	3.24015*	0.424	0.000	2.146	4.334
	SpS	Spw	6.24197*	0.470	0.000	5.028	7.456
	SpS	Sbelt	-1.21551*	0.422	0.022	-2.307	-0.124
	Spp	Spw	3.00182*	0.312	0.000	2.196	3.808
Cauda, mm	Spp	Sbelt	-4.45566*	0.235	0.000	-5.062	-3.849
	Spw	Sbelt	-7.45748*	0.311	0.000	-8.260	-6.655
	SpS	Spp	3.49343*	0.419	0.000	2.411	4.576
	SpS	Spw	5.74527*	0.465	0.000	4.544	6.946
	SpS	Sbelt	-0.696	0.418	0.345	-1.775	0.384
	Spp	Spw	2.25183*	0.309	0.000	1.454	3.049
HWI	Spp	Sbelt	-4.18903*	0.232	0.000	-4.789	-3.589
	Spw	Sbelt	-6.44086*	0.307	0.000	-7.235	-5.647
	SpS	Spp	4.24362*	0.559	0.000	2.799	5.689
	SpS	Spw	3.56727*	0.621	0.000	1.964	5.170
	SpS	Sbelt	0.190	0.558	0.986	-1.252	1.631

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC	
						LI	LS
	Spp	Spw	-0.676	0.412	0.357	-1.741	0.388
	Spp	Sbelt	-4.05386*	0.310	0.000	-4.854	-3.253
	Spw	Sbelt	-3.37752*	0.410	0.000	-4.437	-2.318
Massa, g	SpS	Spp	.90277*	0.145	0.000	0.526	1.279
	SpS	Spw	1.14474*	0.203	0.000	0.620	1.670
	SpS	Sbelt	-.52517*	0.140	0.001	-0.888	-0.163
	Spp	Spw	0.242	0.170	0.486	-0.198	0.682
	Spp	Sbelt	-1.42794*	0.086	0.000	-1.650	-1.206
	Spw	Sbelt	-1.66991*	0.165	0.000	-2.098	-1.242
Crânio, mm	SpS	Spp	.68993*	0.166	0.000	0.259	1.121
	SpS	Spw	.63615*	0.179	0.003	0.171	1.101
	SpS	Sbelt	-0.162	0.193	0.834	-0.662	0.338
	Spp	Spw	-0.054	0.113	0.964	-0.346	0.238
	Spp	Sbelt	-.85216*	0.133	0.000	-1.197	-0.508
	Spw	Sbelt	-.79838*	0.149	0.000	-1.185	-0.412
Tarso, mm	SpS	Spp	0.229	0.096	0.080	-0.018	0.476
	SpS	Spw	.44121*	0.106	0.000	0.167	0.715
	SpS	Sbelt	-.33086*	0.095	0.003	-0.577	-0.084
	Spp	Spw	.21209*	0.071	0.015	0.030	0.394
	Spp	Sbelt	-.55999*	0.053	0.000	-0.697	-0.423
	Spw	Sbelt	-.77208*	0.070	0.000	-0.953	-0.591
Razão Cauda-Asa	SpS	Spp	.03934*	0.014	0.028	0.003	0.076
	SpS	Spw	0.032	0.016	0.175	-0.008	0.072
	SpS	Sbelt	0.011	0.014	0.868	-0.025	0.047
	Spp	Spw	-0.008	0.010	0.886	-0.034	0.019
	Spp	Sbelt	-.02854*	0.008	0.002	-0.049	-0.008
	Spw	Sbelt	-0.021	0.010	0.176	-0.048	0.006
Comprimento total, mm	SpS	Spp	2.37	0.90	0.04	-0.46	5.20
	SpS	Spw	6.59140*	0.95	0.00	3.61	9.57
	SpS	Sbelt	-7.66964*	0.88	0.00	-10.44	-4.90
	Spp	Spw	4.22494*	0.57	0.00	2.44	6.01
	Spp	Sbelt	-10.03610*	0.45	0.00	-11.44	-8.63
	Spw	Sbelt	-14.26104*	0.54	0.00	-15.95	-12.57

Tabela 1.4. Análise de Componentes Principais baseado numa matriz de Correlação considerando sete variáveis morfométricas de machos de *Sporophila plumbea* (três populações) e *Sporophila beltoni* (N = 314). Os valores em negrito mostram os valores de maior contribuição de cada variável em cada componente principal.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Culmén, mm	0.4058	-0.2771	0.0510	0.5054	-0.6091	0.0907	0.3482
Altura bico, mm	0.3909	-0.3465	-0.2065	0.1940	0.7297	-0.1053	0.3212
Largura bico, mm	0.4005	-0.1999	0.2264	-0.8092	-0.1323	0.0893	0.2610
Cauda, mm	0.3497	0.4797	0.3986	0.0890	0.0249	-0.6929	0.0107
Asa, mm	0.3367	0.5542	0.2010	0.1307	0.2031	0.6934	0.0043
HWI	0.2938	0.3682	-0.8389	-0.1610	-0.1921	-0.1071	-0.0011
Volume bico, mm ³	0.4474	-0.3007	0.0196	0.0342	-0.0129	0.0200	-0.8410
Variância (%)	74.61	15.72	4.87	3.79	0.62	0.37	0.03

Tabela 1.5 Análise de Componentes Principais baseado numa matriz de Correlação considerando sete variáveis morfométricas de machos de *Sporophila plumbea* (três populações) (N = 189). Os valores em negrito mostram os valores de maior contribuição de cada variável em cada componente principal.

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
Culmen, mm	0.4891	-0.0082	0.1125	0.3396	-0.7047	0.0534	-0.3650
Altura bico, mm	0.4766	0.0822	-0.2084	0.3971	0.6650	-0.0418	-0.3480
Largura bico, mm	0.4371	-0.1871	0.2660	-0.7685	0.1259	0.1685	-0.2614
Cauda, mm	-0.0218	-0.6423	0.3226	0.1257	0.0656	-0.6798	-0.0244
Asa, mm	-0.1394	-0.6423	0.0617	0.2622	0.0929	0.6976	0.0133
HWI	0.0933	-0.3623	-0.8736	-0.2164	-0.1799	-0.1323	-0.0093
Volume bico, mm ³	0.5603	-0.0411	0.0450	0.0715	0.0070	0.0266	0.8225
Variância (%)	44.90	23.36	16.45	6.42	5.54	3.22	0.11

Tabela 1.6. Resumo da base de dados utilizados nas análises das vocalizações do complexo *Sporophila plumbea /beltoni*. Numero total de indivíduos gravados pelo autor 223.

		Gravação (min.)	Canto	Notas
<i>S. beltoni</i>	N	75	69	75
	Mínimo	2	10	22
	Máximo	28.4	132	1986
	Média	9.49	51.9	640.9
	Total	655.4	3582	46567
<i>S. plumbea</i> "sul"	N	37	35	37
	Mínimo	1.57	0	23
	Máximo	77.33	323	3345
	Média	21.56	104.6	760.1
	Total	754.9	3663	26605
<i>S. p. plumbea</i>	N	79	76	79
	Mínimo	2.13	5	75
	Máximo	47.01	143	4453
	Média	11.93	56.09	651.0
	Total	693.3	3217	39392
<i>S. p. whiteleyana</i>	N	20	16	20
	Mínimo	2.37	3	138
	Máximo	40	133	3303
	Média	18.09	61.81	910.1
	Total	289.5	989	14562
Total		2393.23	11451	127126

1.8 Anexos

Anexo 1.1. Tabela com todos os espécimes examinados nesse estudo, incluindo indivíduos anilhados e peles de museus. A figura 1. 2 complementa algumas localidades não representadas por registros nessa tabela. Espécimes adicionais utilizados para as análises morfométricas estão listados em Repenning e Fontana (2013).

MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
AMNH	319136	11.03.1930	<i>Sporophila beltoni</i>	M	PARANÁ	PR
E74222		25.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	M	ITARARÉ	SP
E74267		15.12.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	M	PIRAÍ DO SUL	PR
E74272		13.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	BOM JESUS	RS
E74224		25.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	M	ITARARÉ	SP
E74270		16.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	ITUIM	RS
E74271		16.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	ITUIM	RS
		17.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	I	ITUIM	RS
E74273		11.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	JAQUIRANA	RS
E74274		10.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	JAQUIRANA	RS
E74275		2.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	JAQUIRANA	RS
E74276		2.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	JAQUIRANA	RS
E74277		1.12.2012	<i>Sporophila beltoni</i>	M	JAQUIRANA	RS
E74249		31.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74250		31.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74251		31.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74252		31.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74253		30.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74260		18.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74237		24.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	F	ITARARÉ	SP
E74247		06.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74248		06.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74261		16.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74267		13.1.2013	<i>Sporophila beltoni</i>		PIRAÍ DO SUL	PR
E74240		20.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	M	ITARARÉ	SP
E74245		15.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	N	SENGÉS	PR
E74246		15.2.2013	<i>Sporophila beltoni</i>	F	SENGÉS	PR
CATIVO		00.01.2014	<i>Sporophila beltoni</i>	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D144292		00.01.2014	<i>Sporophila beltoni</i>	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D144328		5.2.2015	<i>Sporophila beltoni</i>	M	CRÍÚVA	RS
D144299		5.2.2015	<i>Sporophila beltoni</i>	M	CRÍÚVA	RS
AMNH	431382	19.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431380	03.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431381	03.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431387	12.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M?	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431379	03.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431385	12.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	431384	12.11.1931	<i>Sporophila plumbea</i>	M	RIO TOCANTINS	TO
AMNH	32541	00.09.1883	<i>Sporophila plumbea</i>	M	CHAPADA, MT	MT
AMNH	32539	20.03.1883	<i>Sporophila plumbea</i>	M	CHAPADA, MT	MT
AMNH	3254?	30.06.1885	<i>Sporophila plumbea</i>	M	CHAPADA, MT	MT

MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
AMNH	514493		Sporophila plumbea	M	ESPÍRITO SANTO	ES
AMNH	514494		Sporophila plumbea	F?	ESPÍRITO SANTO	ES
AMNH	321172	20.05.1931	Sporophila plumbea	M	S. L. DE LA SIERRA	PARAGUAI
AMNH	321171	08.05.1931	Sporophila plumbea	M	S. L. DE LA SIERRA	PARAGUAI
AMNH	32585		Sporophila plumbea	F		
AMNH	32560		Sporophila plumbea	F		
AMNH	32562		Sporophila plumbea	F		
MCZ	178124	15.01.1932	Sporophila plumbea	M	MINAS GERAIS	BRAZIL
MCZ	178123	15.01.1932	Sporophila plumbea	M	MINAS GERAIS	BRAZIL
MCZ	262746	31.05.1964	Sporophila plumbea	M	GOIAS	BRAZIL
MCZ	154698	22.06.1939	Sporophila plumbea	M	MS	BRAZIL
FM	335362	26.09.1985	Sporophila plumbea	M	SANTA CRUZ	BOLIVIA
FM	335363	24.05.1985	Sporophila plumbea	M	SANTA CRUZ	BOLIVIA
LSU	85648	2.7.1977	Sporophila plumbea	M	DEP. MADRE DE DIOS	PERU
LSU	151399	5.10.1989	Sporophila plumbea	M	DPT SANTA CRUZ	BOLIVIA
LSU	151397	01.07.1989	Sporophila plumbea	M	DPT SANTA CRUZ	BOLIVIA
LSU	151401	11.10.1989	Sporophila plumbea	M	DPT SANTA CRUZ	BOLIVIA
LSU	34831	29.6.1963	Sporophila plumbea	M	DISTRITO FEDERAL	BRAZIL
MUZUSP	90291		Sporophila plumbea			
MUZUSP	90290		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84078		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84077		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84076		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84075		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84074		Sporophila plumbea			
MUZUSP	84073		Sporophila plumbea			
MUZUSP	82315		Sporophila plumbea			
MUZUSP	77569		Sporophila plumbea			
MUZUSP	38427		Sporophila plumbea			
MUZUSP	74428		Sporophila plumbea		E.E.URUCUI UMA	
D107081		2.3.2013	Sporophila plumbea	M	DOURADO	SP
D107082		2.3.2013	Sporophila plumbea	I	DOURADO	SP
D107083		2.3.2013	Sporophila plumbea	I	DOURADO	SP
E74219		2.3.2013	Sporophila plumbea		DOURADO	SP
E74220		2.3.2013	Sporophila plumbea	M	DOURADO	SP
E74233		24.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74234		24.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74235		24.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	
E74236		24.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74238		24.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74239		20.2.2012	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74241		20.2.2012	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74242		20.2.2012	Sporophila plumbea	I	ITARARÉ	SP
E74243		20.2.2012	Sporophila plumbea	F	ITARARÉ	SP
E74244		19.2.2012	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
C71297		14.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74254		28.1.2012	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74255		30.1.2012	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR

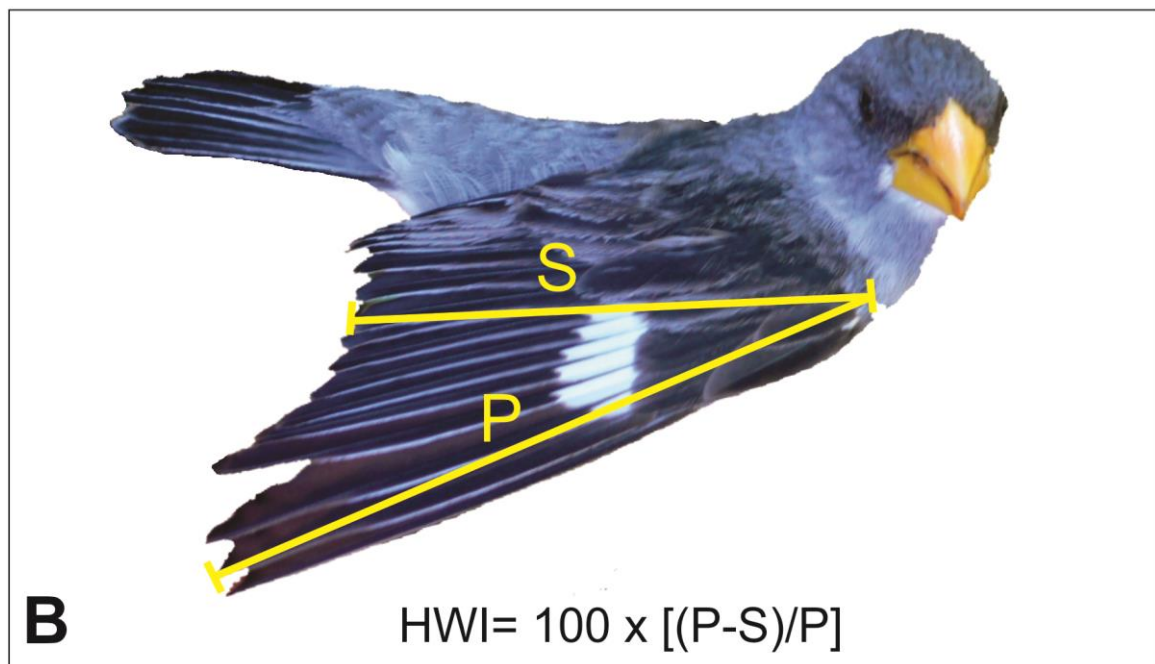
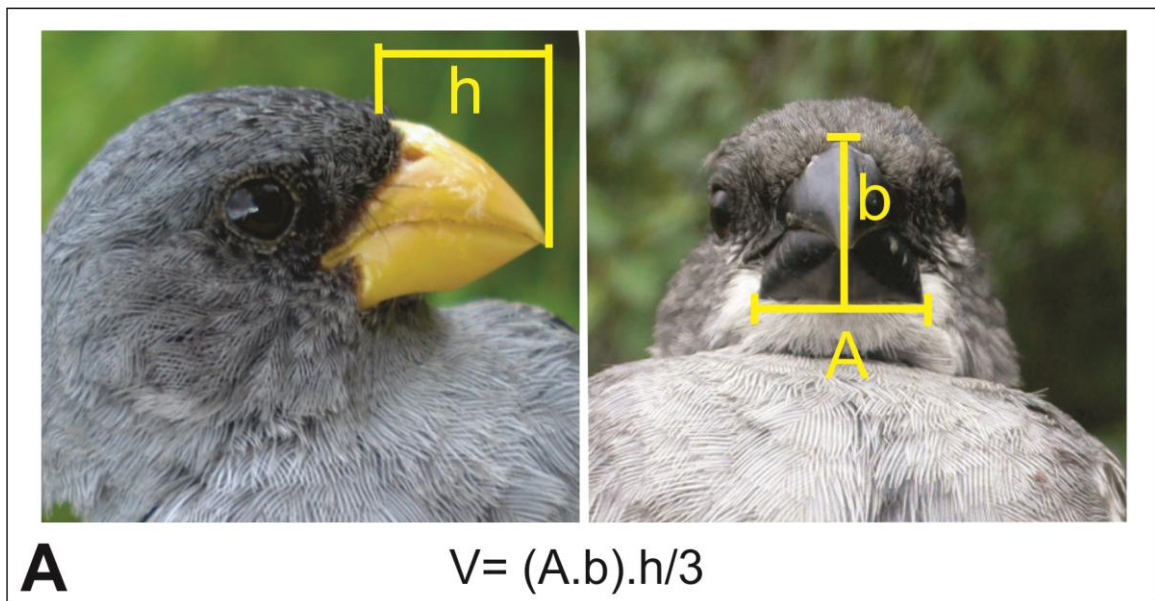
MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
E74256		24.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74257		21.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74262		16.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74263		16.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74264		14.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74265		14.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74266		14.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
D107086		10.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
D107087		10.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
D107088		11.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
D107089		11.3.2013	Sporophila plumbea	I	SACRAMENTO	MG
D107090		11.3.2013	Sporophila plumbea	I	SACRAMENTO	MG
D107098		14.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
D107100		14.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
E74201		17.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
E74202		17.3.2013	Sporophila plumbea	F	SACRAMENTO	MG
E74203		17.3.2013	Sporophila plumbea	SA	SACRAMENTO	MG
E74205		15.3.2013	Sporophila plumbea	F	SACRAMENTO	MG
E74206		14.3.2013	Sporophila plumbea	F	SACRAMENTO	MG
E74207		9.3.2013	Sporophila plumbea	F	SACRAMENTO	MG
E74208		9.3.2013	Sporophila plumbea		SACRAMENTO	MG
E74295		17.3.2013	Sporophila plumbea	I	SACRAMENTO	MG
D10705		10.3.2013	Sporophila plumbea	F	SACRAMENTO	MG
D107059			Sporophila plumbea		SACRAMENTO	MG
D107091		12.3.2013	Sporophila plumbea	M	SACRAMENTO	MG
E74221		25.2.2013	Sporophila plumbea	M?	ITARARÉ	SP
E74223		25.2.2013	Sporophila plumbea	I	ITARARÉ	SP
E74225		25.2.2013	Sporophila plumbea	M	ITARARÉ	SP
E74226		25.2.2013	Sporophila plumbea	F	ITARARÉ	SP
E74227		25.2.2013	Sporophila plumbea		ITARARÉ	SP
E74228		24.2.2013	Sporophila plumbea	I	ITARARÉ	SP
E74229		24.2.2013	Sporophila plumbea	M?	ITARARÉ	SP
E74230		24.2.2013	Sporophila plumbea	M?	ITARARÉ	SP
E74231		24.2.2013	Sporophila plumbea	F?	ITARARÉ	SP
E74232		24.2.2013	Sporophila plumbea	F?	ITARARÉ	SP
D107053		18.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74258		21.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
E74259		21.1.2013	Sporophila plumbea		PIRAÍ DO SUL	PR
D144302		20.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144303		20.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144304		21.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144305		21.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144306		21.12.2013	Sporophila plumbea	F	PARNA EMAS	GO
D144307		21.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144308		22.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144309		22.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144310		23.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144311		24.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO

MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
D144312		24.12.2013	Sporophila plumbea	M	FRENTE PARNA EMAS	GO
D144313		24.12.2013	Sporophila plumbea	M	FRENTE PARNA EMAS	GO
D144314		26.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144315		27.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144316		27.12.2013	Sporophila plumbea	M	PARNA EMAS	GO
D144318		16.01.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144319		16.01.2014	Sporophila plumbea	F	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144320		17.1.2014	Sporophila plumbea	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144321		17.1.2014	Sporophila plumbea	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144322		17.1.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144323		19.1.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144324		22.1.2014	Sporophila plumbea	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144325		24.1.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144326		26.1.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144327		27.1.2014	Sporophila plumbea	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144330		6.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144331		6.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144332		6.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144333		7.2.2014	Sporophila plumbea		CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144334		8.2.2014	Sporophila plumbea		CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144329		9.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144335		8.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144336		8.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
D144337		9.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
		9.2.2014	Sporophila plumbea	M	CHAPADA DOS GUIMARÃES	MT
		11.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAIANA	MT
D144338		12.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAIANA	MT
D144339		12.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAIANA	MT
		14.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAIANA	MT
D144340		15.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAIANA	MT
D144345		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144346		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144347		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144348		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144349		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144350		1.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
		1.03.2014	Sporophila plumbea		LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144351		3.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144256		3.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144257		3.03.2014	Sporophila plumbea	F	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144261		4.03.2014	Sporophila plumbea	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
D144266		8.03.2014	Sporophila plumbea	M	PONTE ALTA DO TO	TO
D144267		7.03.2014	Sporophila plumbea	M	PONTE ALTA DO TO	TO
D144265		7.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO
D144267		8.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO
D144268		8.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO

MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
D144269		9.03.2014	Sporophila plumbea	F		TO
D144270		9.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO
D144271		9.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO
D144272		9.03.2014	Sporophila plumbea	M	ESEC SERRA GERAL, RIO NOVO 3	TO
D144273		9.03.2014	Sporophila plumbea	M	ESEC SERRA GERAL, RIO NOVO 1	TO
D144274		9.03.2014	Sporophila plumbea	M	ESEC SERRA GERAL, RIO NOVO 2	TO
D144275		10.03.2014	Sporophila plumbea	M	CAMPO LIMPO	TO
D144276		10.03.2014	Sporophila plumbea	M	CAMPO LIMPO	TO
D144277		10.03.2014	Sporophila plumbea	M	CAMPO LIMPO	TO
D144278		10.03.2014	Sporophila plumbea	M		TO
D144279		10.03.2014	Sporophila plumbea	I		TO
D144282		12.03.2014	Sporophila plumbea	M	BREJO COMPRIDO	TO
D144283		12.03.2014	Sporophila plumbea	F	BREJO COMPRIDO	TO
D144284		17.03.2014	Sporophila plumbea	M	GRANDE SERTÃO VEREDAS	MG
D144285		17.03.2014	Sporophila plumbea	I	GRANDE SERTÃO VEREDAS	MG
D144286		18.03.2014	Sporophila plumbea	M	GRANDE SERTÃO VEREDAS	MG
D144341		20.2.2014	Sporophila plumbea	M	ARAGUAPAZ	GO
AMNH	460017	26.03.1950	Sporophila whiteleyana	M	ZANDERY SURINAM	SURINAME
AMNH	514497	02.02.1898	Sporophila whiteleyana	M	ALTAGRACIA ORINOCO	VENEZUELA
AMNH	514499	25.04.1898	Sporophila whiteleyana	M	QUIRIBANA DE CAICARA	VENEZUELA
AMNH	31368"3"4	05.10.1920	Sporophila whiteleyana	M	VIC. PARAMARIBO	SURINAMI
AMNH	324047	01.03.1938	Sporophila whiteleyana	M	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	324045	28.02.1938	Sporophila whiteleyana	M	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	324048	05.03.1938	Sporophila whiteleyana	M	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	324049	27.02.1938	Sporophila whiteleyana	M	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	78473	16.12.1901	Sporophila whiteleyana	M	MARIPA	VENEZUELA
AMNH	78474	17.02.1902	Sporophila whiteleyana	M	MARIPA	VENEZUELA
AMNH	75644	23.04.1901	Sporophila whiteleyana	M	MARIPA	VENEZUELA
AMNH	514495	01.12.1898	Sporophila whiteleyana	M	ALTAGRACIA ORINOCO	
AMNH	514501	19.06.1883	Sporophila whiteleyana	M	RORAIMA BRITSH GUIANA	
AMNH	514500	31.10.1889	Sporophila whiteleyana	M	RORAIMA BRITSH GUIANA	
AMNH	514498	02.02.1898	Sporophila whiteleyana	M	ALTAGRACIA ORINOCO	
AMNH	41300		Sporophila whiteleyana	M	CAYENNE	GUIANA FRANCESA
AMNH	514505	25.11.1883	Sporophila whiteleyana	M	RORAIMA BRITSH GUIANA	
AMNH	514502	09.06.1883	Sporophila whiteleyana	M	RORAIMA BRITSH GUIANA	
AMNH	514496	12.01.1898	Sporophila whiteleyana	M	ALTAGRACIA ORINOCO	VENEZUELA
AMNH	324050	10.03.1938	Sporophila whiteleyana	F?	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	514506	14.11.1883	Sporophila whiteleyana	F?	RORAIMA BRITSH GUIANA	VENEZUELA
AMNH	324080	05.03.1938	Sporophila whiteleyana	F?	MT. AUYAN-TEPUI	VENEZUELA
AMNH	514504	23.11.1883	Sporophila whiteleyana	M?	RORAIMA BRITSH GUIANA	VENEZUELA
AMNH	514503	09.06.1883	Sporophila whiteleyana	F?	RORAIMA BRITSH GUIANA	VENEZUELA
MCZ	93878	29.05.1919	Sporophila whiteleyana	M	CARABOBO	VENEZUELA

MUSEU/ ANILHA	NÚMERO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCAL	EST/PAÍS
MCZ	199930	08.08.1921	Sporophila whiteleyana	M		SURINAM
MCZ	144987	08.08.1921	Sporophila whiteleyana	M		SURINAM
FM	223901	28.05.1919	Sporophila whiteleyana	M	CARABOBO	VENEZUELA
FM	223904	20.01.1910	Sporophila whiteleyana	M	CAURA DIST/ "BOLIVAR"	VENEZUELA
FM	223902	20.01.1910	Sporophila whiteleyana	M	CAURA DIST/ "BOLIVAR"	VENEZUELA
FM	217607	20.01.1910	Sporophila whiteleyana	M	CAURA DIST/ "BOLIVAR"	VENEZUELA
FM	2239903	20.01.1910	Sporophila whiteleyana	F	CAURA DIST/ "BOLIVAR"	VENEZUELA
FM	291829	01.12.1975	Sporophila whiteleyana	M	META	COLOMBIA
FM	249352	14.06.1957	Sporophila whiteleyana	M	META	COLOMBIA
FM	298216	25.06.1976	Sporophila whiteleyana	M	META	COLOMBIA
LSU	175532	02.08.2004	Sporophila whiteleyana	M	IRENG RIVER, 17 KM SSW KARASABAI	GUYANA
ANSP	53624	21.2.1890	Sporophila whiteleyana	M	BRITISH GUIANA	GUYANA
ANSP	53623	12.05.1980	Sporophila whiteleyana	M	BRITISH GUIANA	GUYANA
ANSP	53622	9.04.1890	Sporophila whiteleyana	M	BRITISH GUIANA	GUYANA
ANSP	189266	1.08.1997	Sporophila whiteleyana	M	GUYANA	GUYANA
ANSP	53625	3.12.1883	Sporophila whiteleyana	F	BRITISH GUIANA	GUYANA
MUZUSP	79066	21.01.2007	Sporophila whiteleyana	M		
MUZUSP	73448	19.3.1992	Sporophila whiteleyana	M		
MUZUSP	73449		Sporophila whiteleyana	M		
MUZUSP	82481		Sporophila whiteleyana	M		
MUZUSP	82480		Sporophila whiteleyana	M		
MUZUSP	82482		Sporophila whiteleyana	f		
D144293		16.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR
C100724		16.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR
MCP	4294	17.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
C100718		17.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
MCP	4292	17.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
D144294		18.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
MCP	4295	18.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
D144295		19.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
MCP	4297	19.9.2014	Sporophila whiteleyana	M	PACARAIMA	RR
C100720		20.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR
C100721		20.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR
C100723		20.9.2014	Sporophila whiteleyana	F	PACARAIMA	RR
C100726		21.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR
C100727		21.9.2014	Sporophila whiteleyana	i	PACARAIMA	RR

Anexo 1.2. Volume do bico em mm³ (V), baseado no cálculo do volume da pirâmide triangular irregular (A). O índice hand-wing (*Hand Wing Index = HWI*), onde P, é a distância da junta carpal até a ponta da maior rêmige primária e S, é a medida desde a junta carpal até a ponta da primeira rêmige secundária (Claramunt et al. 2012) (B).



Anexo 1.3. Métodos Moleculares de Laboratório: Protocolo ddRADSeq

Protocolo Molecular. DNA genômico foi isolado usando extrações com fenol-cloroformo seguido pela precipitação com etanol ou DNEasykit para amostra de sangue e tecido (Qiagen, CA, USA). Foram gerados sítios de restrição *double-digest* associados a marcadores de DNA (ddRADtags) seguindo o protocolo definido por Peterson et al. (2012) e seguindo os passos descritos em (Campagna et al. 2015). Foram construídas bibliotecas de reduzida representação do DNA genômico digerido. Para cada indivíduo, usamos c. 500 ng de DNA genômico que foi digerido com SbfI High Fidelity e MspI (New England Biolabs, MA, EUA), e ligado aos adaptadores P1/P2. Os adaptadores P1 incluíram *barcodes* alinhados (5 a 7 pb) para "multiplexação". Informações sobre as seqüências desses adaptadores estão descritas em detalhes em Peterson et al. (2012). Amostras com *barcodes* P1 exclusivos foram agrupados em diferentes grupos de indexação pós-digestão/conexão e foram purificados utilizando 1,5 x Agencourt AMPure XP *beads* (BeckmanCoulter, CA, EUA). Foram selecionados fragmentos de 400 e 700 pb utilizando Blue Pippin (Sage Science, MA, EUA). Os *primers* Illumina TruSeq foram incorporados nas bibliotecas, usando diferentes *primers* de indexação para cada grupo indexado, mediante um baixo número de ciclos PCR com Phusion High-Fidelity DNA Polymerase (New England Biolabs). Realizou-se uma última purificação 0,7 x AMPure *clean-up* para eliminar fragmentos menores de 200 pb e foram visualizadas as bibliotecas num gel de agarose 1% para determinar a distribuição do tamanho dos fragmentos. Ao final, os grupos de indexação foram combinados em concentração molar equivalente. As bibliotecas foram seqüenciadas em uma *lane* do Illumina HiSeq 2500 no Cornell University Institute for Biotechnology, para obtenção de *single-end* de 100 pb.

Filtragem e controle de qualidade. Foram aparadas nas extremidades 3' todas as seqüências de 100 pb usando FASTXToolkit (http://hannonlab.cshl.edu/fastx_toolkit/) e subseqüentemente foram eliminadas as seqüências (FASTX QualityFilter) se seus escores de qualidade *Phred* onde mais de 5% das bases tiveram escore abaixo de 20 (99,9% de acuracidade). O restante das seqüências de 94 pb foram "demultiplexadas" utilizando o programa PROCESS_RADTAGS da versão STACKS 1.19 (Catchen et al., 2011), e filtragem de bioinformática foi aplicada através da retenção de leituras que satisfizes as seguintes condições: (1) passaram pelo filtro Illumina; (2) continham uma região SbfI RAD intacta local; (3) continham um dos exclusivos *barcodes* atribuídos a cada amostra (não foram permitidos desajustes); e (4) não continham as seqüências de adaptador

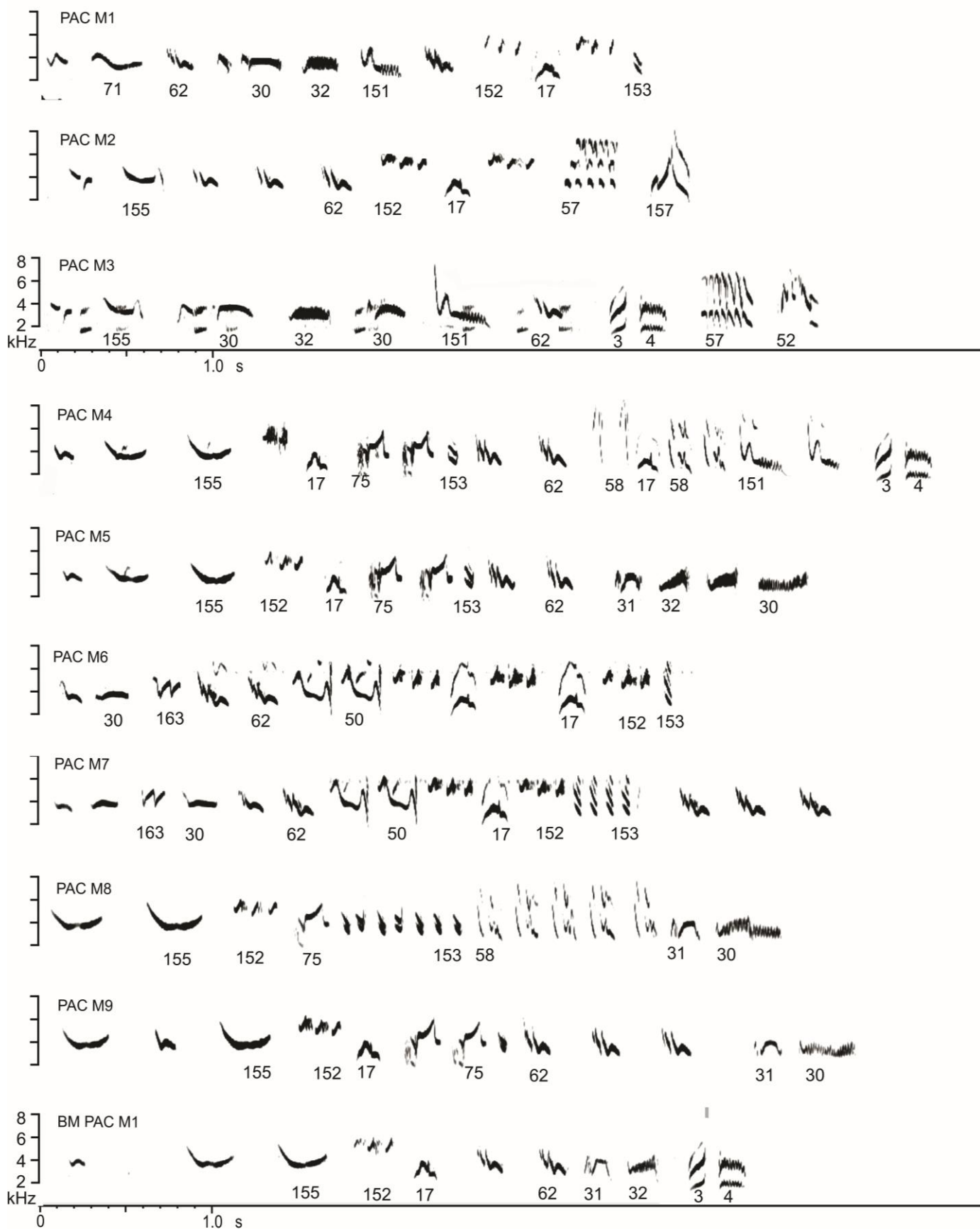
adicionado a extremidade 3' da biblioteca (indexação adaptadores indexados Illumina; *reads* discrepantes também foram descartadas). Finalmente, porque os *barcodes* alinhados variaram de 5 a 7 pb, todas as seqüências foram aparadas na sua extremidade 3' para o comprimento das seqüências mais curtas. Após filtragem e "demultiplexagem", mantivemos uma média de $1,5 \pm 1,1$ milhões de *reads* filtradas de 87 pb por indivíduo (mais longos *barcodes* alinhados).

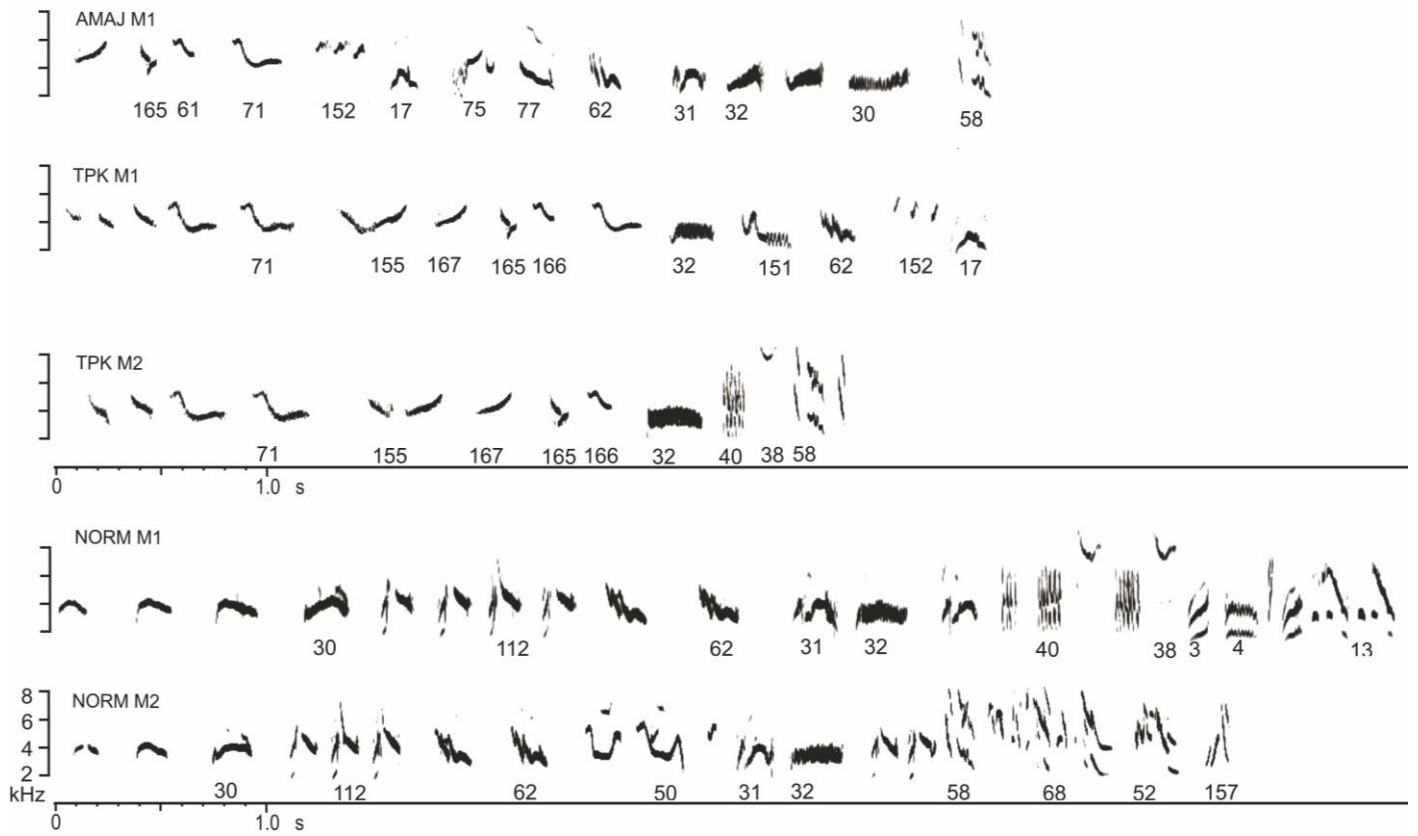
Montagem (assembly) referenced-based. Foi usado como referencia para as montagens (*assembly*) *referenced-based* a espécie congênere *Sporophila hypoxantha* (Campagna et al. 2016) construída usando o *pipeline pstacks / cstacks / sstacks*, controlado pelo programa REF_MAP. Seqüências foram alinhadas com as montagens (*assembly*) de *S. hypoxantha* no BOWTIE2 versão 2.2.2 (Langmead et al., 2009). O *pipeline* de bioinformática utilizado para a montagem (*assembly*) *referenced-based* foi eficiente para ligar *indels* e também teve a vantagem de usar menores limiares de similaridade para construir loci ($n = 3$, não requer um parâmetro M). A montagem (*assembly*) *referenced-based* produziu 46.050 loci.

Exportação de loci. As estimativas pareadas de divergência entre espécies foram calculadas a partir de haplótipos e SNPs de 80% dos indivíduos (filtrando amostras com dados faltantes) usando o programa 'POPULATIONS' *Stacks bioinformatic pipeline*.

Análises de populações. Foi utilizado a versão STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) para atribuir indivíduos a agrupamentos genéticos. Implementou-se o modelo de mistura ancestral e freqüências de alelos correlacionadas, explorando valores de $K = 1$ a 6 (realizando 10 iterações por K valor). Cada corrida consistiu de 500 000 gerações seguindo um *burn-in* 200 000. O valor de K mais provável foi determinada seguindo os métodos descritos por Evanno et al. (2005) e implementado em STRUCTURE HARVESTER Versão 0.6.94 (Earl e von Holdt 2012). Diferentes interações a partir do valor ideal de K foram combinadas no CLUMPP versão 1.1.2 (Jakobsson e Rosenberg 2007) e exibidos graficamente usando DISTRUCT versão 1.1 (Rosenberg 2004). STRUCTURE foi rodado usando um único SNP de cada RAD lócus, para evitar a inclusão de SNPs proximamente correlacionados. Por fim, as análises de componentes principais (PCA) baseadas em diferenciados SNPs foram realizadas para as patativas. *Para os caboclinhos foram considerados todos os SNPs representando aproximadamente 10 vezes mais dados do que para as patativas. Analises estas realizadas no programa R (R CoreTeam 2015).

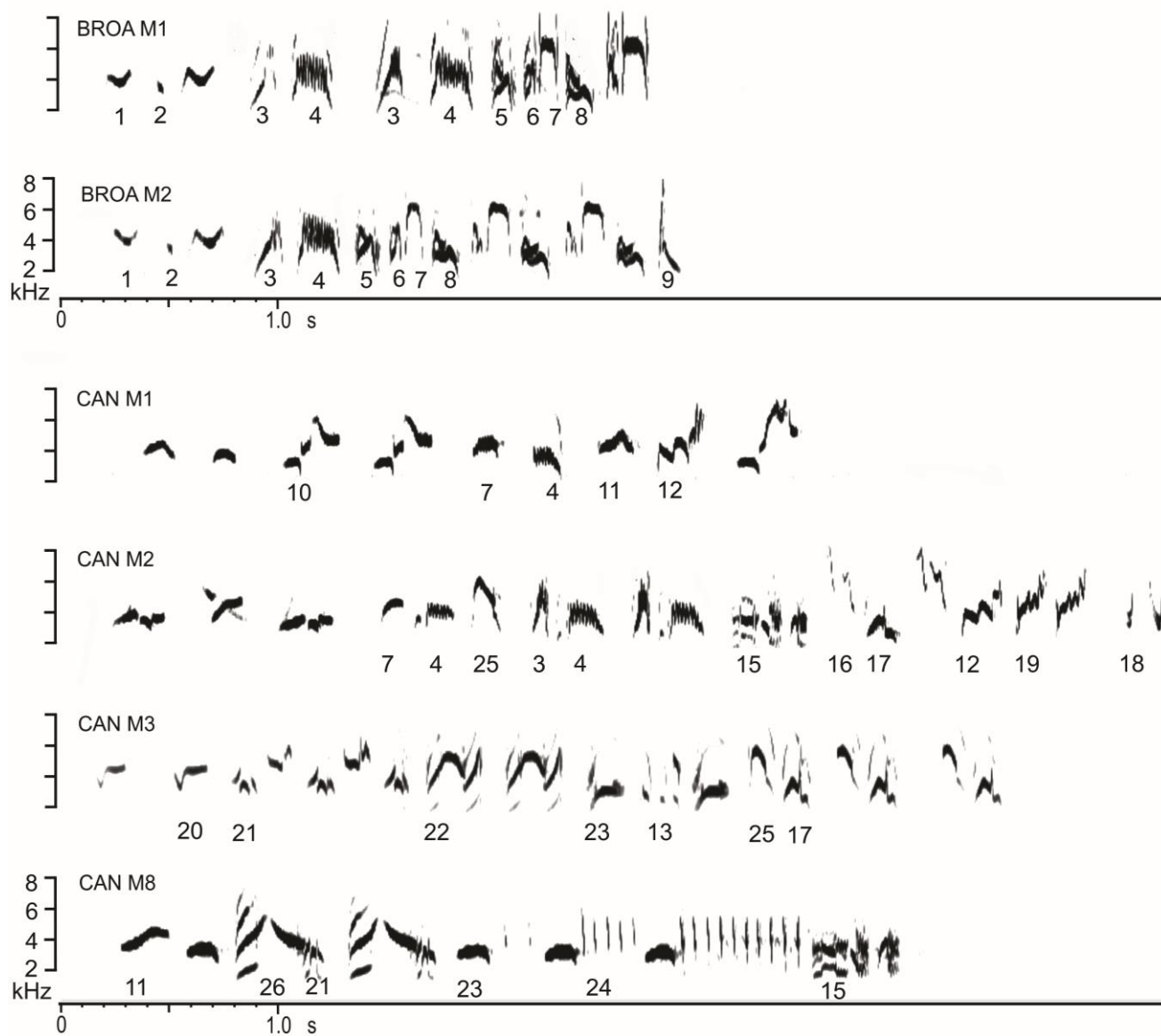
Anexo 1.4. Prancha de cantos *Sporophila plumbea whiteleyana*.





Localidades: Pacaraima (PAC), Boca da Mata, Pacaraima (BM PAC), Amajari (AMAJ), Serra do Tepequém (TPK); acesso à Normandia (NORM).

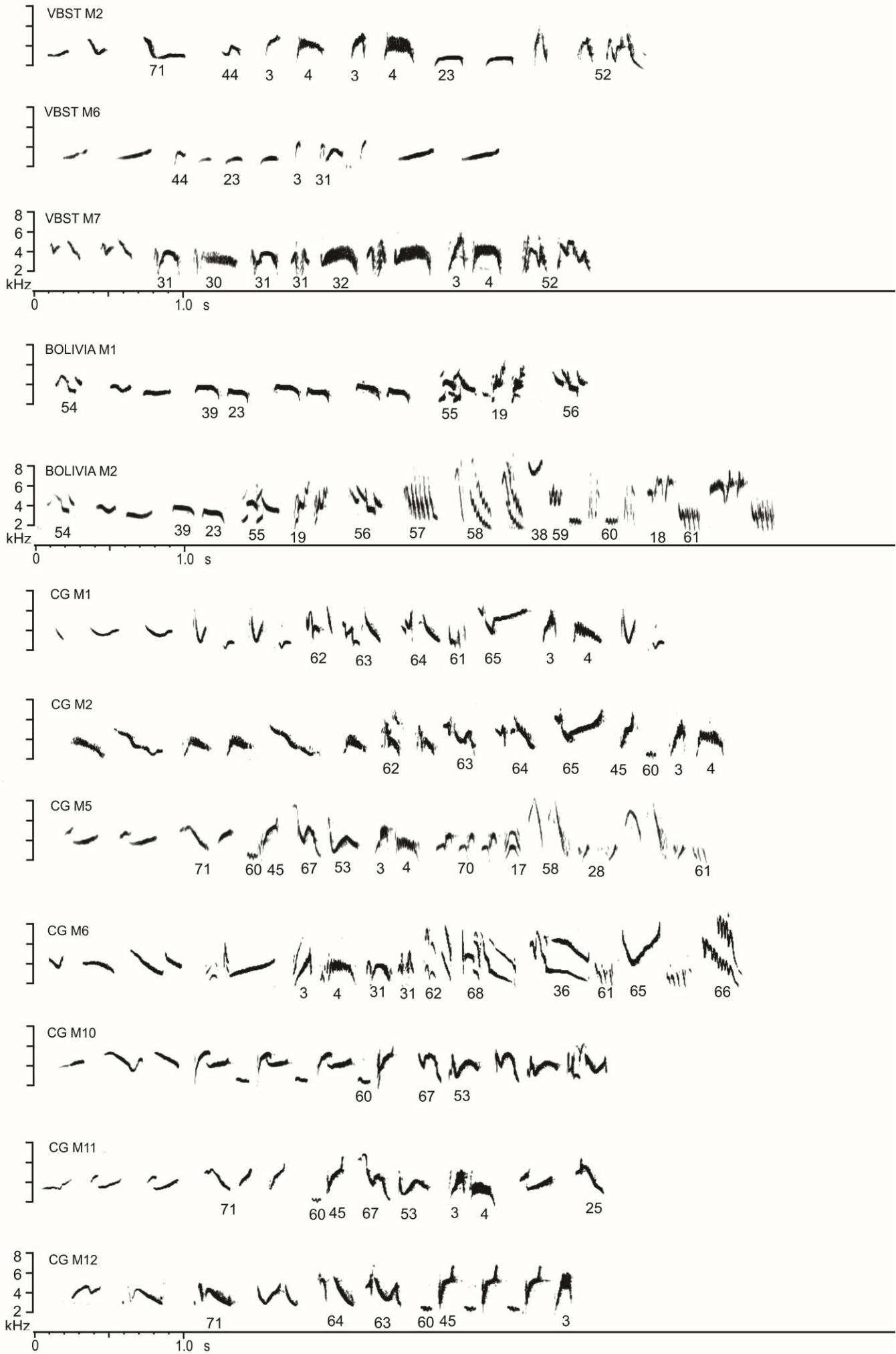
Anexo 1.5. Prancha de cantos *Sporophila plumbea plumbea*



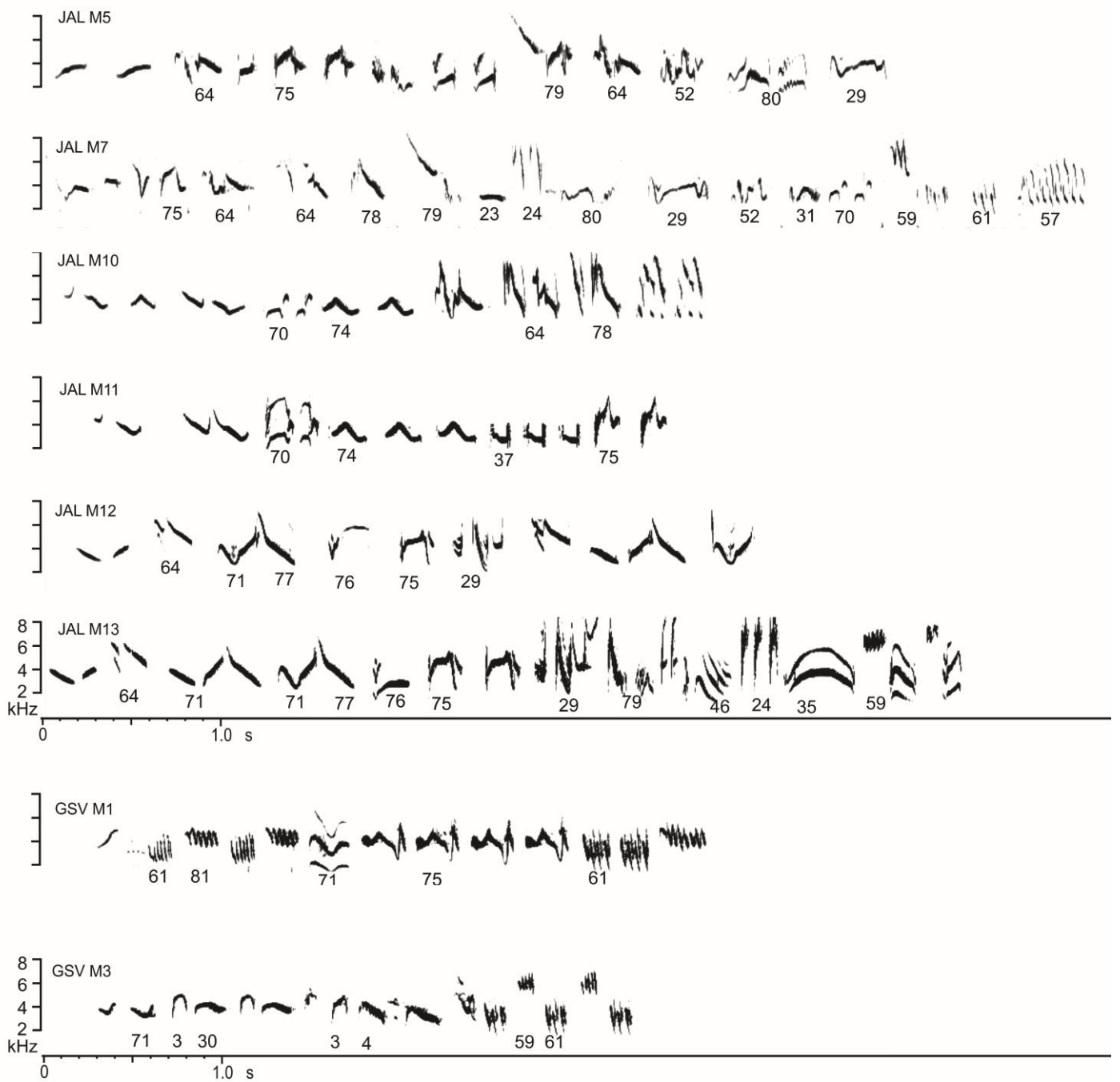
Localidades: Barragem do Broa, Broa, SP (BROA), Serra da Canastra, MG (CAN).



Localidades: Parque Nacional das Emas e Chapadão do Céu (EMAS).

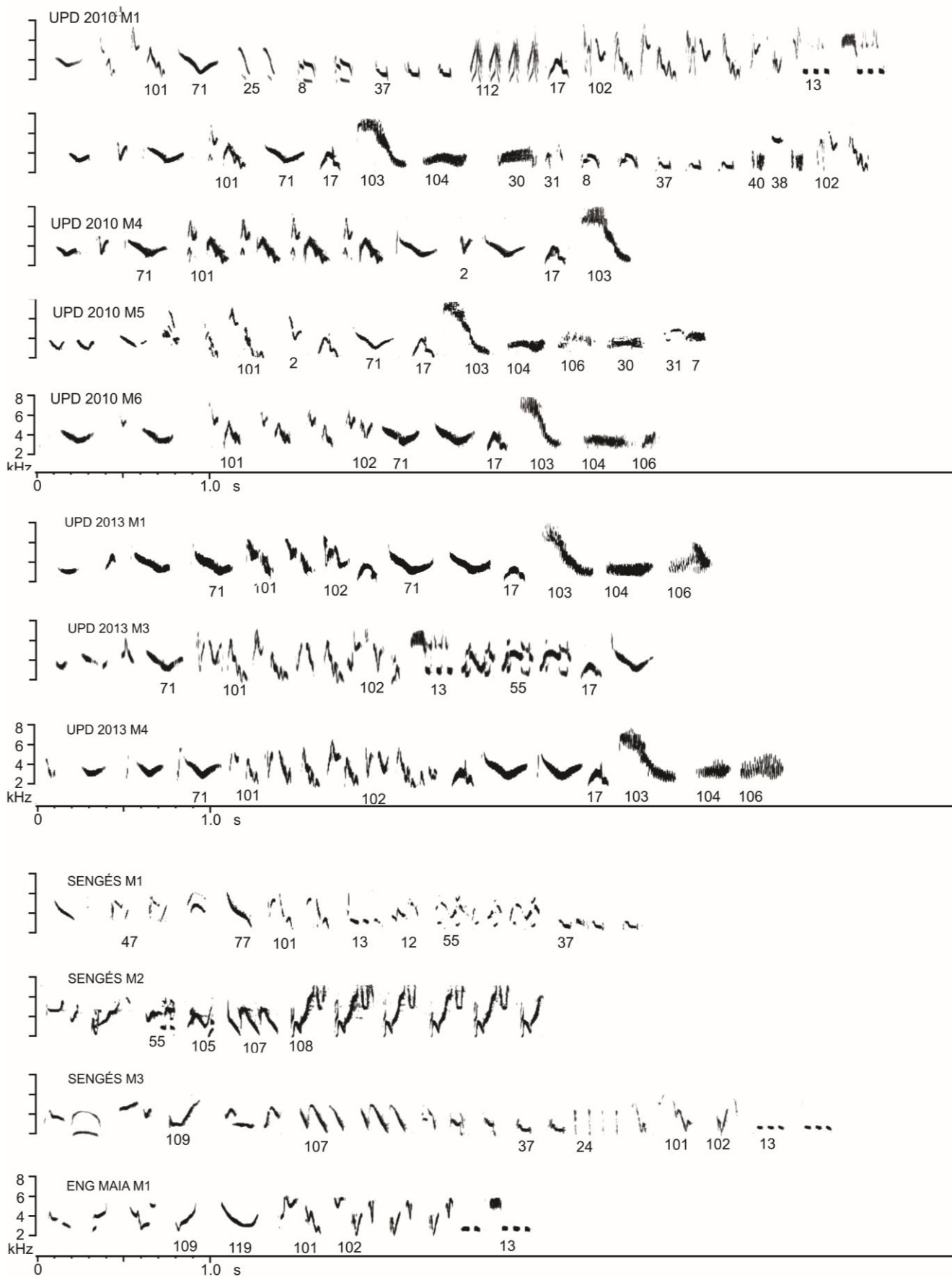


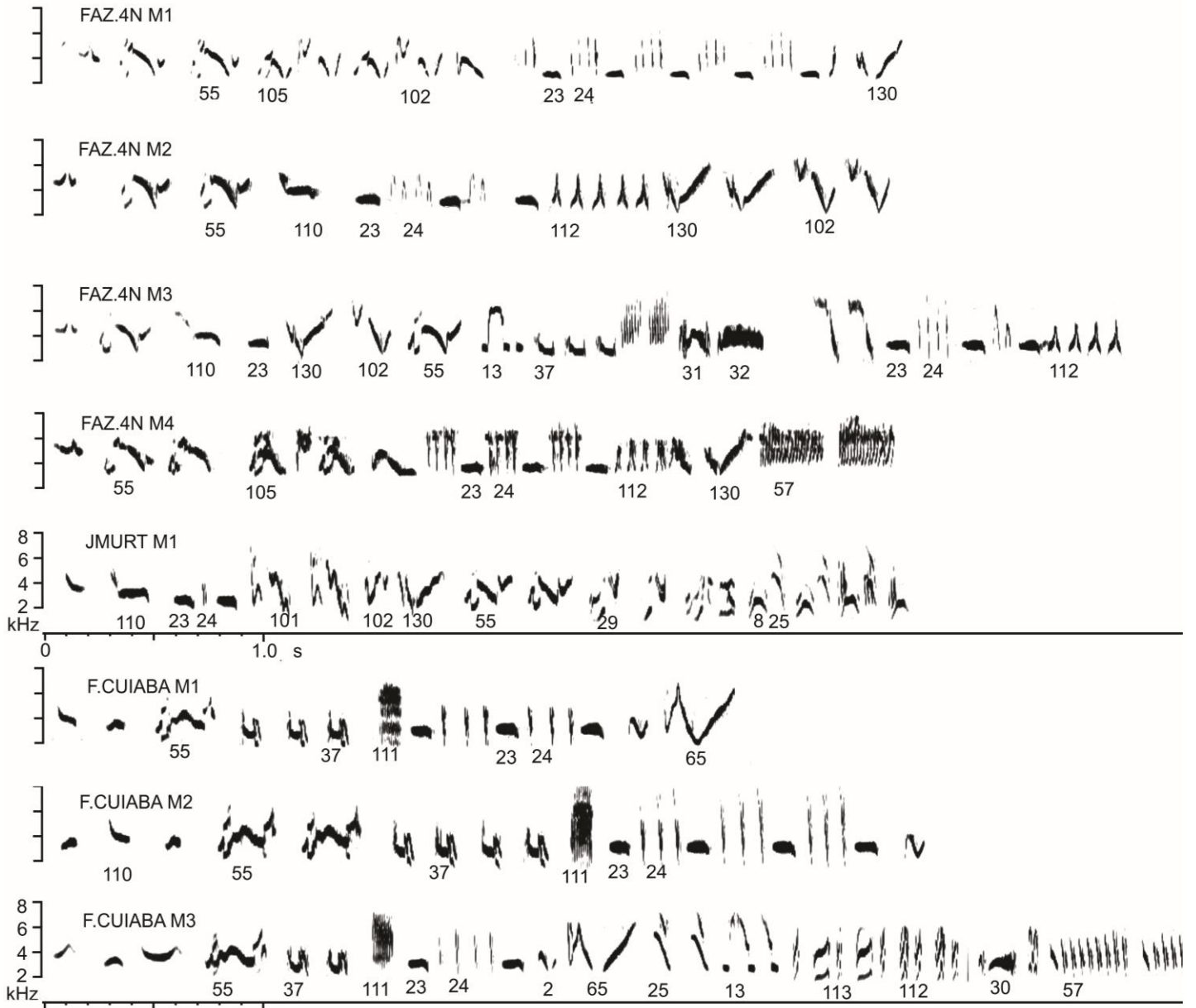




Localidades: Vila Bela da Santíssima Trindade, MT (VBST), Lomas de Arena, Bolívia (BOLIVIA), Parque Nacional Chapada dos Guimarães (CG), Araguaiana, MT (ARAG), Araguapaz, GO (ARAG PAZ), Jalapão, TO (JAL), Parque Nacional Grande Sertão Veredas, MG (GSV).

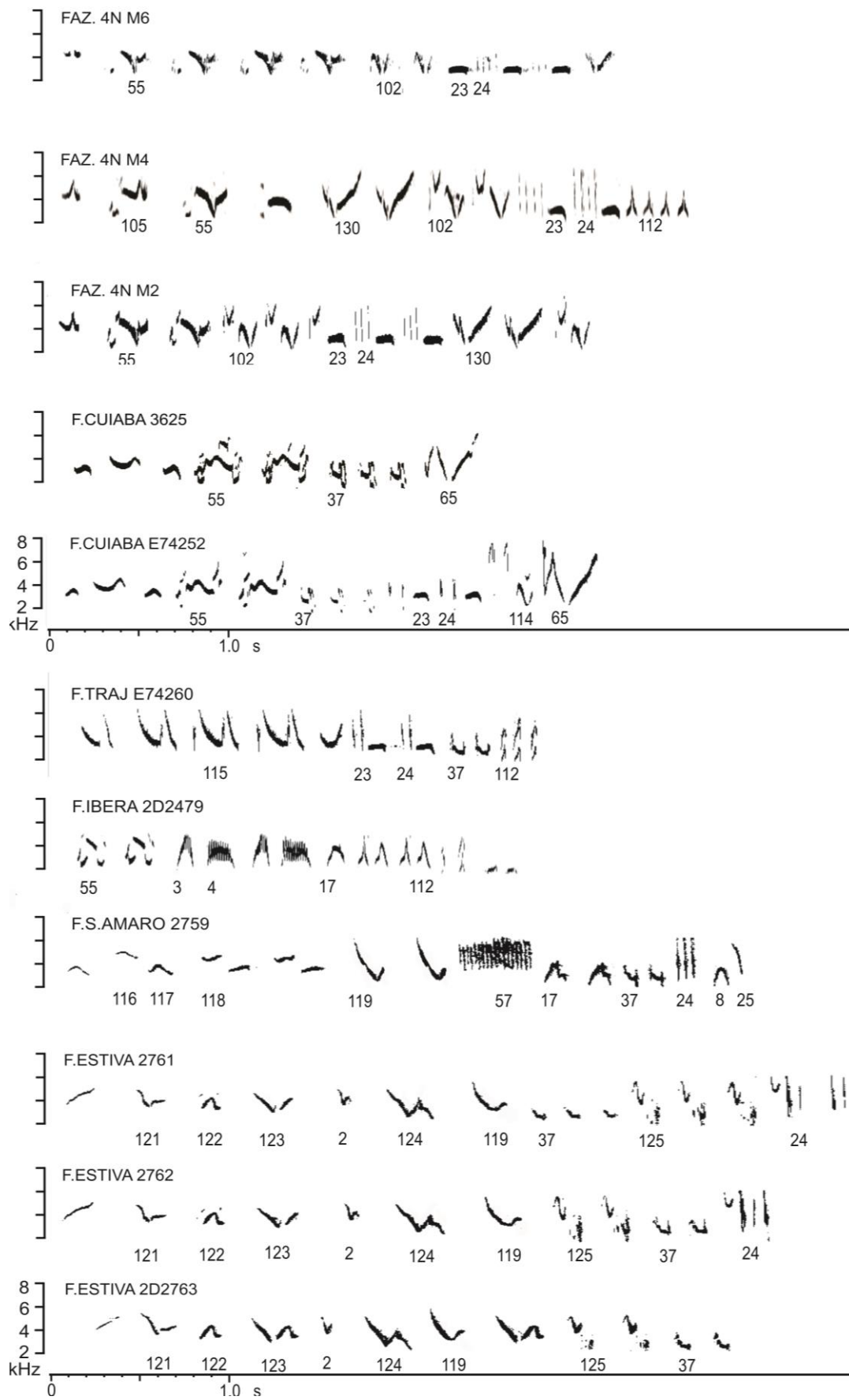
Anexo 1.6. Prancha de cantos *Sporophila plumbea* “sul”.

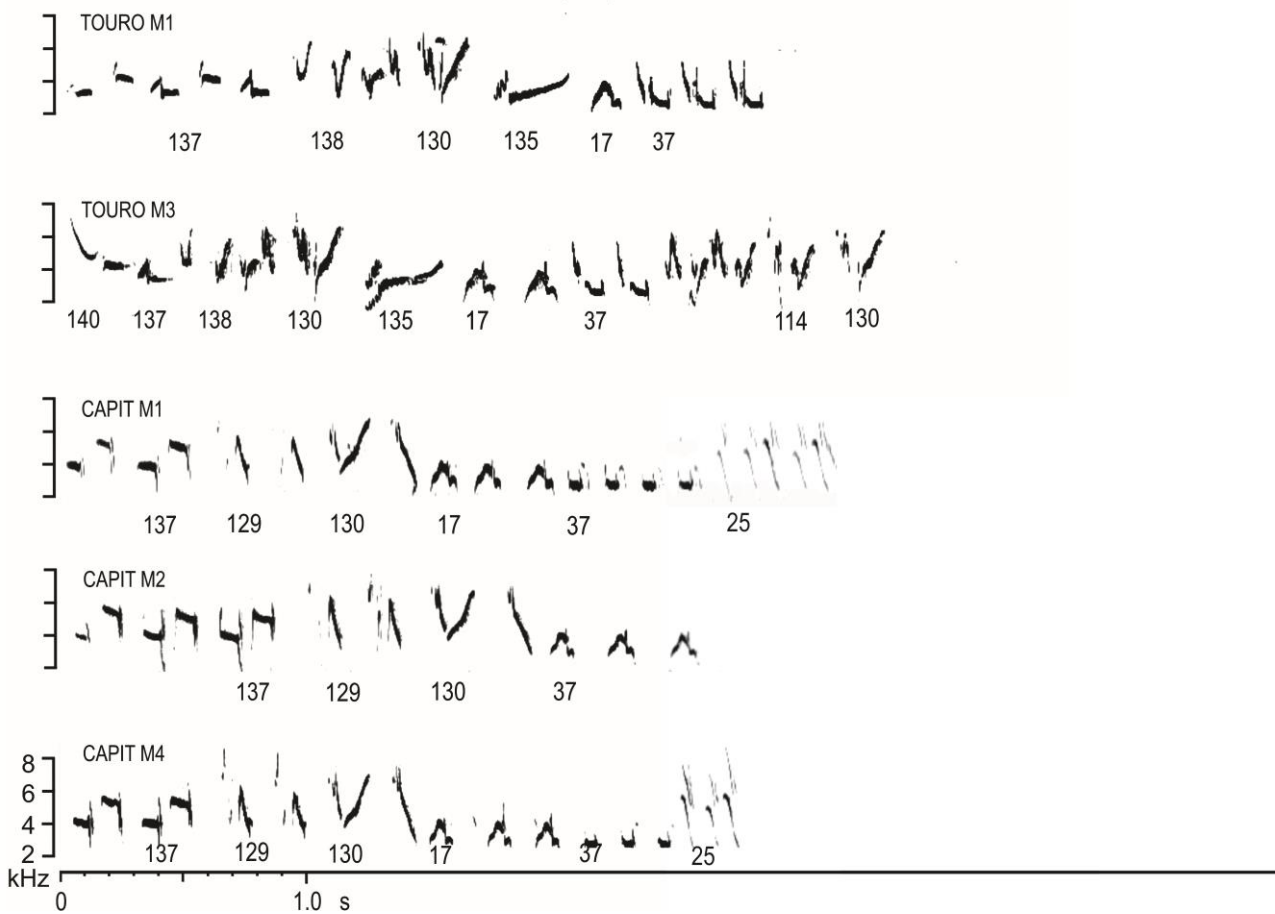
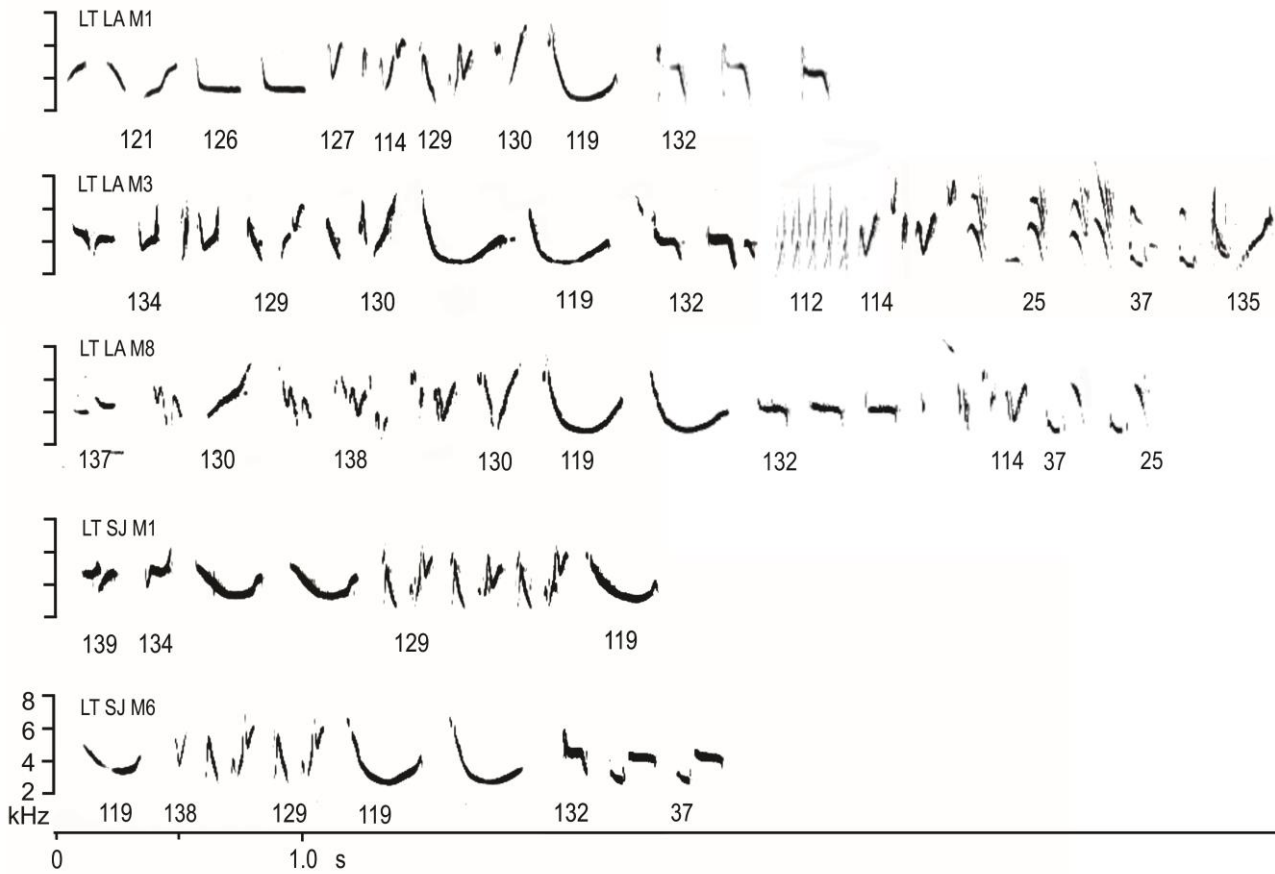


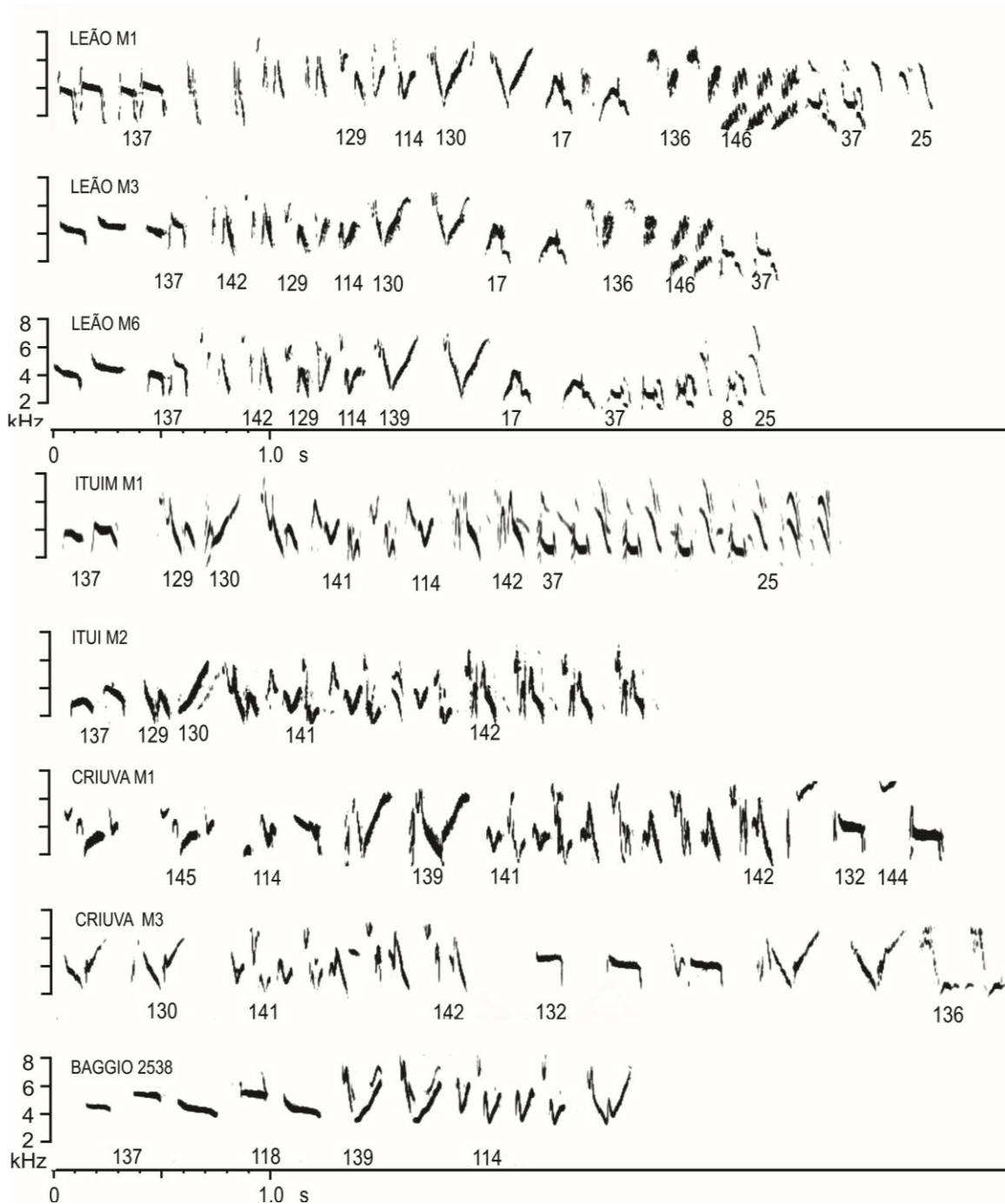


Localidades: Unidade de Pesquisa e Desenvolvimento, Itararé, SP (UPD), Sengés, PR (SENGÉS); Engenheiro Maia, SP (ENG MAIA) Fazenda 4N, Piraí do Sul, PR (4N), Joaquim Murtinho, PR (JMURT) Fazenda Cuiabá, Piraí do Sul, PR (F.CUIABA).

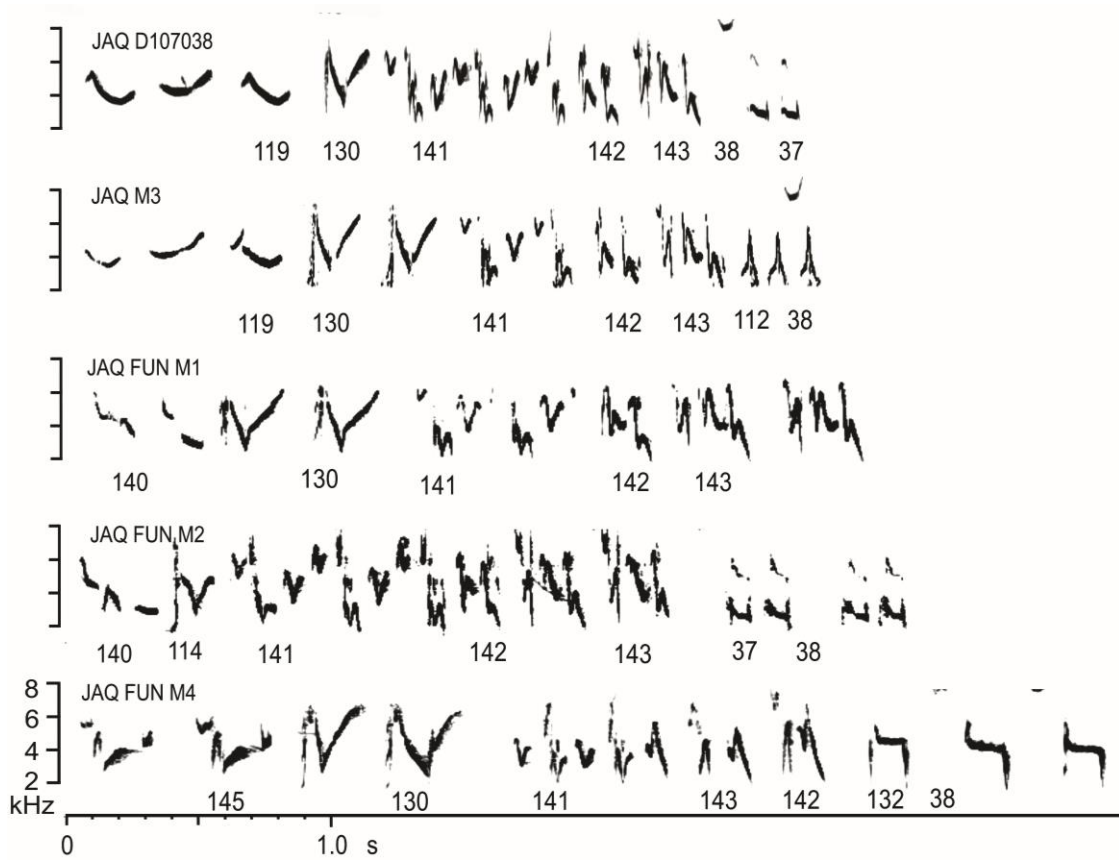
Anexo 1.7. Prancha de cantos *Sporophila beltoni*.







Localidades: Fazenda 4N, Pirai do Sul, PR (4N), Fazenda Cuiabá, Pirai do Sul, PR (F.CUIABA). Fazenda Iberá, Tibagi, PR (F.IBERA), Fazenda Trajano, Pirai do Sul, PR (F.TRAJ), Fazenda Santo Amaro, Tibagi (S. AMARO), Fazenda Estiva, Tibagi, PR (F. ESTIVA), Vale do Rio Lava Tudo, Lages, SC (LT LA), Vale do Rio Lava Tudo, São Joaquim, SC (LT SJ), Vale do Rio dos Touros, Bom Jesus, RS (TOURO), Vila da Capitulina, Vacaria, RS (CAPIT), Vale do Rio Leão, Vacaria, RS (LEAO), Vila Ituim, RS (ITUIM), Criuva, Caxias do Sul, RS (CRIUVA), Cachoeira dos Baggio, Bom Jesus, RS (BAGGIO).



Localidades: Jaquirana, RS (JAQ e JAQ FUN)

Capítulo II. Variação geográfica em um complexo de caboclinhos: investigando a diversidade críptica em espécies de radiação recente

2.1 Introdução

Os caboclinhos ou “capuchinos” representam as menores espécies e compõem um grupo particular de espécies proximamente relacionadas dentro de *Sporophila*. As espécies foram historicamente definidas com base no colorido dos machos que é bastante variado (de Schauensee 1952). As fêmeas são muito similares, visualmente indistinguíveis (Benites et al. 2010). São espécies que diferem muito discretamente em sua morfologia e possuem ampla distribuição geográfica (Sick 1997, Areta 2010). Esse conjunto de espécies tem sido o foco central de estudos sobre ecologia e evolução de pássaros neotropicais na última década (Areta 2010, Machado 2008, Campagna et al. 2015). Trata-se de um grupo monofilético, embora relações internas entre as espécies careçam de uma hipótese filogenética com nível de resolução consistente. Evidências moleculares têm esbarrado nas limitações dos marcadores moleculares mesmo com o acelerado crescimento nessa área, (Lijtamaer et al. 2004, Campagna et al. 2009, Campagna et al. 2012, Campagna et al. 2015) e propostas baseadas em padrões de distribuição, vocalização e coloração da plumagem de machos adultos isoladamente promovem um avanço pequeno na tentativa de reconstruir a relação de parentesco dos caboclinhos (Ridgely e Tudor 1989, Areta 2010).

A aparente falta de correspondência entre métodos moleculares, morfológicos e de história natural pode ter diferentes motivos. Hibridação com diferentes níveis de introgressão entre espécies surge como um fator importante e capaz de embaralhar os sinais genéticos úteis para definir linhagens evolutivas (Toews et al. 2016.). Espécies com radiação recente, ou em curso, podem ainda não ter estabelecido uma organização completa entre as linhagens compartilhando características genéticas ancestrais, o que parece ocorrer com os caboclinhos (Campagna et al. 2015). Por outro lado, grupos de aves com rápida radiação podem ter como produto plumagens ou morfologias convergentes entre linhagens não relacionadas umas com as outras podendo, portanto, tais semelhanças não expressarem uma relação de parentesco (Lovette e Bermingham 1999, Price 2008). Mesmo se tratando de Oscines que empiricamente podem ter o canto como produto de transmissão cultural (Areta e Repenning 2011), suas vocalizações podem carregar sinais filogenéticos (Mason et al. 2016) e a voz é a linha de evidência

menos explorada em estudos com os caboclinhos. De fato, tem sido explorado de forma qualitativa e incipiente em estudos envolvendo a sistemática do grupo (Areta 2008, Areta 2010, Repenning et al. 2010, Areta e Repenning 2011, Areta 2012). Um estudo trazendo informações quantitativas comparando o canto entre diferentes espécie de caboclinhos mostrou pouca diferenciação significativa nos parâmetros relativos à estrutura do canto de diferentes espécies (Campagna et al. 2013).

A complexidade que envolve a diversificação dos caboclinhos intriga e desafia os ornitólogos e esse grupo vem se tornando modelo de estudos sobre evolução. Com o advento do uso de análises de reduzida representação genômica (ddRADseq), as quais amostram milhares de marcadores através do genoma (Lerner e Fleischer 2010, Peterson et al. 2012) e que representa uma vantagem sobre os marcadores moleculares tradicionais como microssatélites, apostava-se que a diversificação genética dos caboclinhos poderia ser mapeada. Contudo, estudos progressivos usando as técnicas mais modernas de análises moleculares vêm mostrando que resolver o quebra-cabeça envolvendo diversificação e relação de parentesco entre as espécies de caboclinhos, principalmente os chamados Caboclinhos do Sul (8 espécies), tem sido tarefa árdua (Campagna et al. 2013). Uma linha de estudos moleculares parece estar chegando ao seu limite para tentar encontrar onde estão as diferenças genéticas dentro do genoma das diferentes espécies de caboclinhos (Campagna et al. 2017.).

Paralelamente, tem se progredido no conhecimento acerca da história natural e principalmente sobre a sistemática dos caboclinhos. Distintas formas de plumagens anteriormente desconhecidas da literatura têm sido formalmente descritas (Areta 2008, Areta et al. 2011, Repenning et al. 2011). Mais do que formas aberrantes, Areta (2010) propõe uma hipótese para explicar como toda essa diversidade de formas está estabelecida no grupo, bem como o potencial que este fenômeno tem para dar início a processos de divergência e especiação. Subespécies têm sido elevadas a condição de espécie (Machado 2008, Campagna et al. 2013) e até mesmo novas espécies de caboclinhos têm sido encontradas e descritas (Di Giacomo e Kopuchian 2016).

Estudos envolvendo a sistemática e diversificação dos caboclinhos parece suscetível a um forte viés histórico das classificações mais tradicionais. Explicar a diversificação das espécies tal com elas estão nomeadas é recorrente e um aparente paradoxo se revela nesse contexto: como pode existir tanta organização geográfica

entre as diferentes formas de plumagens e ausência de estruturação genética nas mesmas. Com ausência de barreira pós zigótica (Sick 1963, Short 1969), híbridos na natureza (obs. pessoal) poderiam estar sendo subestimados? Faria sentido considerar as oito espécies de Caboclinhos do Sul como um único *pool* genético e não as considerar espécies plenas sob o conceito biológico de espécies? Campagna et al. (2012) usando simulações com base em modelos bayesianos de migração e isolamento chegaram a resultados consistentes de fluxo gênico entre as espécies de caboclinhos desse grupo entre espécies com distribuição meridional. A sugestão de que tempo insuficiente transcorreu para que seja possível detectar uma organização estocástica via marcadores moleculares neutros pode ser a resposta definitiva para o problema relacionado às discordâncias entre diferentes evidências usadas para reconhecer as espécies de caboclinhos (Pruett et al. 2008).

Nesse cenário aparentemente controverso que cerca o conhecimento sobre os caboclinhos outras questões surgem para compor o universo de hipóteses ao redor do tema. Quais fatores causam divergência entre as linhagens de caboclinhos e como eles operam para manter as diferentes formas? Estaria a diversidade dos caboclinhos fielmente retratada nas classificações atuais? Quais implicações o reconhecimento de novas linhagens crípticas poderia ter no entendimento sobre os modelos de diversificação propostos atualmente para os caboclinhos? Para tentar acessar essas respostas o foco do estudo foi limitado a um complexo de espécies de caboclinhos observando sua classificação atual. *Sporophila bouvreuil*, *S. pileata* e *S. nigrorufa* são três espécies consideradas como mais aparentadas dentro dos caboclinhos seguindo a hipótese filogenética mais “holística” proposta por Areta (Grupo D) (Areta 2010, pag. 145). A super-espécie *Sporophila bouvreuil* contemplava quatro subespécies formalmente descritas: *Sporophila b. saturata*, a qual foi refutada como um táxon válido e *S. b. pileata*, que foi elevada a espécie plena (Machado e Silveira 2011); a subespécie nominal e *S. b. crypta* que aparecem como duas entidades diagnosticáveis, porém sem argumentos suficientes para serem tratadas como espécies plenas. *Sporophila nigrorufa* considerada espécie plena desde sua descrição é alopátrica às demais formas e tem uma relação de parentesco maior com *S. bouvreuil* nominal do que com *S. pileata* (Areta 2010). Ocorrem no Cerrado do Brasil Central e oeste, com populações reprodutivas nos campos do bioma Mata Atlântica, no Pampa e áreas da Caatinga e tem populações presumivelmente isoladas no Suriname (Figura 2.1).

Habitam savanas abertas no cerrado, campos secos e úmidos e beira de brejos. O complexo conta com populações migratórias e residentes (Machado e Silveira 2010). Existe muita variação no colorido dos machos (Machado e Silveira 2011) e estudos detalhados sobre a variação nos seus cantos são incipientes e baseados em avaliações qualitativas sobre o repertório vocal (Areta 2010). O tipo de canto e as demais vocalizações que envolvem este conjunto de espécies/populações podem ser considerados complexos.

O complexo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa* será utilizado como modelo de estudos considerando diferentes linhas de evidências para: (1) revisar e descrever a extensão nas variações geográficas crípticas baseadas em um extenso conjunto de dados primários atualizados (morfologia, vocalização e molecular); (2) estimar mediante modelos preditivos de distribuição potencial os limites de ocorrência atual das populações/táxons redefinidos neste estudo; (3) avaliar a extensão das diferenças regionais nas vocalizações e inferir como essas variações correspondem aos limites específicos; (4) investigar a organização genética entre as populações/táxons e inferir processos que regulam a permeabilidade gênica entre cada uma delas. Por fim propor uma classificação taxonômica para o complexo com base em uma abordagem integrativa considerando as diferentes linhas de evidências e o mesmo conjunto de dados.

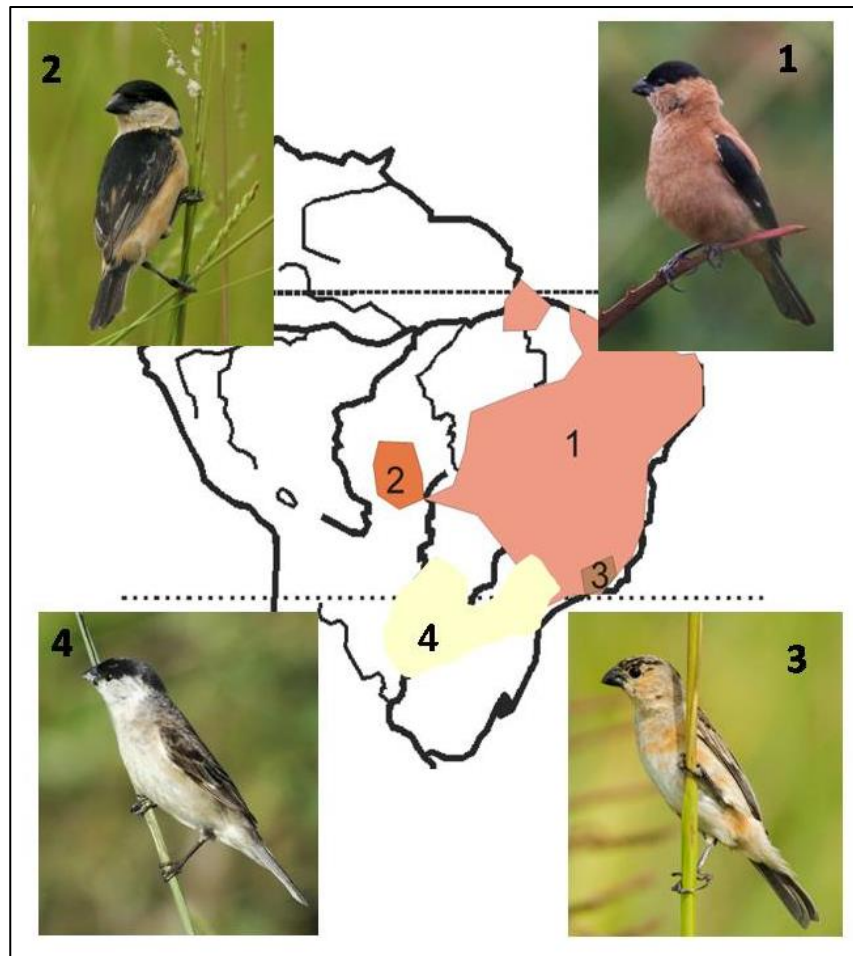


Figura 2.1. Distribuição atual reportada para machos de *Sporophila bouvreuil bouvreuil* (1), *S. nigrorufa* (2), *S. b. crypta* (3) e *S. pileata* (4) ilustrando a variação de colorações dentro do complexo. O mapa mostra a distribuição aproximada dos táxons. Adaptado de Machado (2008), Areta (2010), e Rising et al. (2011).

2.2 Material e Métodos

Visando evitar a réplica de informações sobre os métodos gerais serão destacados neste capítulo apenas os procedimentos metodológicos que apresentaram diferenças significativas em relação ao capítulo 1.

Áreas de estudo, número e distribuição espacial de amostras

As localidades amostradas estão espacialmente representadas na figura 2.1 e são discriminadas no anexo 2.1. Amostras adicionais em localidades com a presença de caboclinhos do complexo estudado foram obtidas de áreas do oeste do Rio Grande do Sul até a fronteira com a Argentina.

Modelos de distribuição potencial

Os modelos de máxima entropia (MAXENT) para inferir distribuição potencial atual dos caboclinhos foram analisados com base no conjunto de pontos georeferenciados predominantemente coletados pelo autor em campo e complementados por dados de museus (Anexo 2.1). Apenas para uma das populações (*S. bouvreuil*, população do Nordeste) foram consideradas coordenadas inferidas a partir de registros da base de dados Wikiaves (<http://www.wikiaves.com.br/>).

Variação no padrão da plumagem

As análises sobre o padrão de coloração da plumagem foram limitadas a comparações via inspeção visual entre indivíduos machos, determinados como em plumagem definitiva e em reprodução incluindo espécimes examinados em vida livre e séries de museus. O catálogo de cor de Smithe (1975) foi utilizado apenas como referência para definição qualitativa em espécimes de museu. Blocos de coloração dorsal observados comparativamente foram, capuz (píleo), nuca, costas (manto), uropígio (incluindo as coberteiras supra-caudais) e ventralmente, garganta, peito, ventre, flancos e coberteira infra caudais.

Aquisição e transmissão cultural de sílabas, variação no tempo

Foi utilizado um conjunto de dados distinto para inferir como esse processo ocorre nos caboclinhos. As informações sobre aquisição cultural do canto foram baseadas em observações qualitativas do desenvolvimento de caboclinhos nascidos em cativeiro sem a presença de um macho para servir de tutor. Variação dos cantos através do tempo foi compilada de outros estudos com caboclinhos que apresentaram essa informação (Areta et al. 2011, Repenning et al. 2010, Areta e Repenning 2011).

Repertório de sílabas

O repertório de sílabas de canto foi definido por indivíduo, localidade e por população ou táxon, respectivamente. O repertório de sílabas do canto territorial de cada indivíduo de caboclinho se estabiliza após três frases completas emitidas por indivíduos em média. Uma curva de acumulação de sílabas classificadas foi gerada preliminarmente às análises finais de dissimilaridade do canto entre os indivíduos de caboclinhos.

Análises estatísticas

Para determinar padrões de variações geográficas no canto sobre o espaço geográfico foram plotados os valores de dissimilaridade entre cantos de cada indivíduo considerando a distância geográfica. Não foram feitas análises estratificadas por diferentes escalas de distância como no capítulo 1.

Amostragem e Análises moleculares

Foram reunidos 75 indivíduos machos de seis populações definidas: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (10); *Sporophila bouvreuil crypta* (5); *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (9); *Sporophila nigrorufa* (14); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (27), *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (10). Estas amostras representam quase toda a distribuição geográfica do complexo estudado chegando aos limites latitudinais e longitudinais. Detalhes sobre o conjunto de amostras utilizadas estão no anexo 2.1.

2.3 Resultados

Modelando a distribuição potencial dos caboclinhos

Foram compilados 275 registros de ocorrência considerando somente os registros com evidências de reprodução de cada indivíduo. Numa segunda etapa esses registros foram selecionados visando eliminar registros de uma mesma localidade (presenças duplicadas) resultando em 211 registros os quais foram utilizadas as análises no MAXENT. A figura 2.2 (A-F) apresenta os resultados de modelos ecológicos de nicho potencial considerando cada uma das seis populações pré-determinadas. Os suportes para cada um dos modelos de máxima entropia foram considerados ótimos com valores de AUC distribuídos entre 0,913 – 0,999. Por isso, a precisão dos modelos de distribuição baseados na predição da ocorrência de condições favoráveis para a reprodução de cada população pode ser considerada melhor que o acaso. Apesar das similaridades no hábitat reprodutivo observado em relação à estrutura da vegetação os modelos baseados nos parâmetros climáticos foram suficientemente capazes de detectar diferenças ambientais regionais. Diferenças estas que supostamente condicionam sutis variações no habitat reprodutivo ótimo para cada população/espécie.

Todos os mapas mostraram maior detalhamento do que os limites da área de distribuição inferida para cada táxon na literatura tradicional mesmo se considerado somente as espécies *latu sensu*. Os resultados dos modelos de distribuição mostram que cada população ocorre em diferentes regiões com pouca ou nenhuma sobreposição geográfica. A exceção foi o mapa de distribuição da subespécie *S. b. crypta* que se sobrepõe em grande proporção com a população mais ocidental de *S. bouvreuil* ao longo de uma faixa litorânea do sudeste brasileiro, praticamente no nível do mar. Uma considerável extensão na sobreposição pode ser observada ainda entre o mapa de distribuição gerado para a população de *S. pileata* do norte (SpN) e *S. bouvreuil* população do Nordeste (SbNE). Para esse par de populações, localidades de suposta simpatria são inferidas para o norte de São Paulo e sul de Minas Gerais.

Os resultados encontrados mostram que a depressão do rio Araguaia e seu entorno imediato apresenta condições ótimas para reprodução de uma população de *Sporophila bouvreuil*. Esta população é alopátrica a todas as demais populações de caboclinhos avaliadas aqui. O mapa de distribuição preditiva, entretanto, indica uma baixa probabilidade de ocorrência de zonas de reprodução parapátricas ou peripátricas com SpN, no extremo sul de sua distribuição, ou com *S. bouvreuil* população do Nordeste (SbNE), na porção oriental de sua distribuição, aproximadamente na tríplice fronteira entre Tocantins, Goiás e Bahia (Figura 2.2 A, B e F). A população de distribuição mais ampla e fragmentada foi SbNE que parece ter maior plasticidade quanto a tipos climáticos representados na sua área de reprodução. Esta população tem como área núcleo de sua reprodução o nordeste e sudeste do Brasil incluindo, em grande parte, ambientes úmidos associados às formações florestais dentro do Bioma Mata Atlântica, bem como áreas úmidas da Caatinga chegando à zona costeira do litoral nordeste (Figura 2.2 B). Em diferentes pontos de sul a norte parece haver uma permeabilidade (corredor) de condições ambientais capaz de conectar as áreas mais montanhosas interiorizadas do Sudeste em direção ao litoral.

Os resultados mostram uma completa segregação de *S. nigrorufa* de qualquer outra população de caboclinho estudado. Esta foi à população de menor distribuição e restrição a um ambiente ótimo para reprodução (Figura 2.2 C). Por outro lado, o mapa atribuído a subespécie reconhecida como *S. b. crypta*, reconhecidamente restrita aos cordões litorâneos do Rio de Janeiro e Espírito Santo, mostra uma área geográfica bastante restrita com condições ideais para a reprodução desta população. Esse

resultado a partir do modelo de distribuição potencial prediz a ocorrência de áreas sub-ótimas para a reprodução bem mais ao sul de sua distribuição, onde de fato *S. b. crypta* não ocorre (Figura 2.2 D).

Foi encontrado um padrão descontínuo de distribuição entre as duas populações diagnosticadas de *S. pileata*. Uma linha imaginária representada pelo estado de Santa Catarina se impôs como um espaço não ótimo para reprodução de qualquer das populações de *S. pileata*. Pela porção oeste há uma completa separação geográfica onde a população *S. pileata* “sul” (SpS) reproduziria até no limite sul do Paraguai. Por sua vez *S. pileata* “norte” (SpN) reproduz até no máximo o limite leste nordeste do Paraguai com o Brasil (Figura 2.2 E-F). Em resumo, SpN tem a reprodução limitada às regiões mais elevadas do segundo planalto paranaense seguindo pelas regiões planálticas e com predomínio de uma matriz de campo ou savanas, correspondendo em grande parte com a distribuição do Cerrado na sua porção sul. Por outro lado, SpS reproduz nos campos do planalto meridional sul, marginalmente chegando para leste até o planalto das araucárias e para oeste até o nordeste da Argentina, pontualmente.

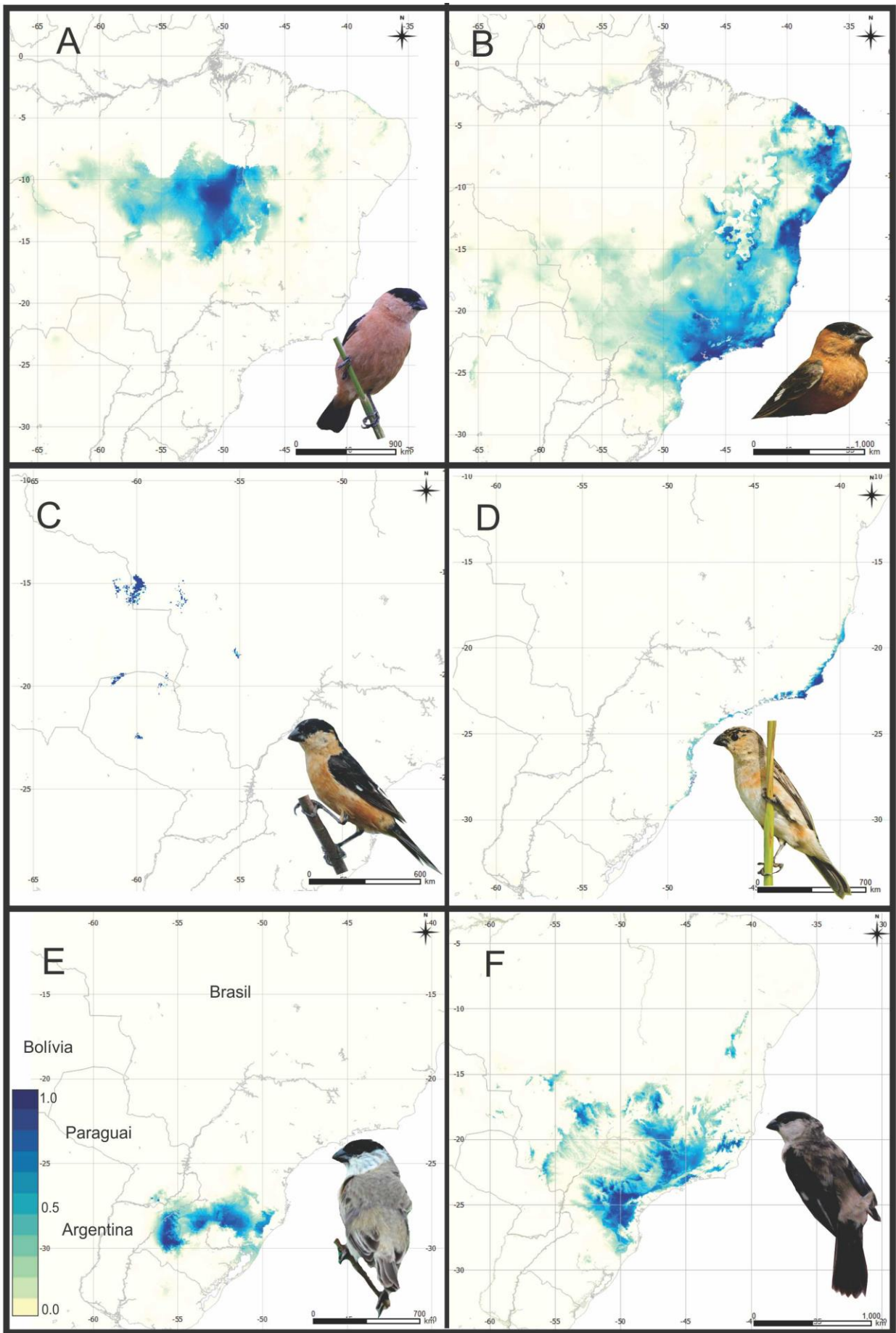


Figura 2.2. Resultado comparativo entre o modelo de distribuição potencial de seis populações (morfortipos) do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Modelo baseado na distribuição de indivíduos durante a atividade de reprodução. A barra de cor representa a probabilidade de maior adequação ao nicho (região geográfica) dentro de cada pixel sobre o limiar de sensibilidade-especificidade; baixa probabilidade (cor clara) e alta probabilidade (azul escuro). A coloração creme representa regiões abaixo dos limiares mínimos para predizer a distribuição potencial da espécie. Os Valores de AUC foram: 0,951 em *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (A); 0,913 em *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (B); 0,999 em *Sporophila nigrorufa* (C); 0,999 em *Sporophila bouvreuil crypta* (D); 0,998 em *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (E); 0,993 em *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (F).

Variações Morfométricas

Os resultados representam a maior cobertura geográfica e maior quantidade de indivíduos examinados do complexo de caboclinhos incluindo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa*, reunidos num estudo. A análise de variância comparando machos de populações par a par, mostrou que, no geral, variáveis morfométricas não apresentaram diferenças significativas nas médias e suas variações. As tabelas (2.1 a 2.3) mostram a estatística descritiva e as comparações entre características morfológicas de pares de populações/espécie (teste de Tukey HSD, ANOVA).

Os resultados considerando sete medidas morfológicas mostram que nenhuma espécie ou subespécie tradicionalmente reconhecida pode ser claramente separada uma da outra (Figura 2.3). Numa segunda avaliação considerando seis populações/táxons estratificados pelo padrão de coloração de machos adultos também não há uma clara diagnose morfológica em relação às populações avaliadas (Figura 2.4).

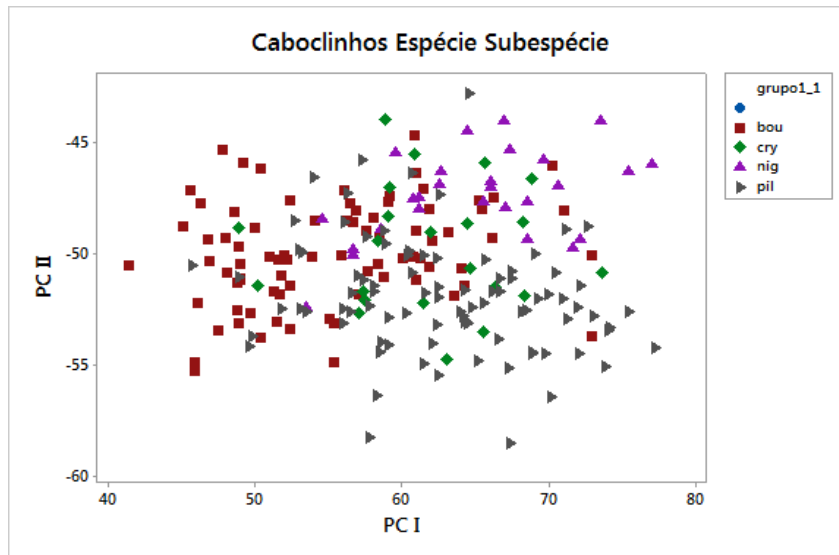


Figura 2.3. Representação espacial (PCA, dois eixos) da Relação morfológica entre as espécies e subespécies tradicionalmente reconhecidas na atualidade do grupo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Os nomes dos táxons representam as espécies e subespécies: *Sporophila bouvreuil* (bou, n=22), *Sporophila bouvreuil crypta* (cry, n=119), *Sporophila nigrorufa* (nig, n=48), *Sporophila pileata* (pil, n=123).

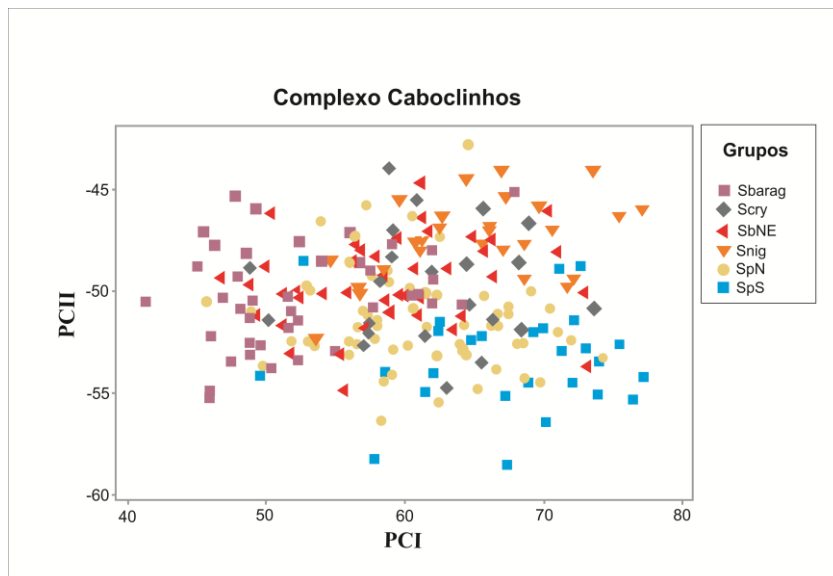


Figura 2.4. Representação espacial (PCA, dois eixos) da relação morfológica entre seis populações/espécies do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* diagnosticadas pelo fenótipo de machos adultos e sua distribuição geográfica. Os nomes dos grupos representam as populações: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (Sbarag); *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (SbNE); *Sporophila nigrorufa* (Snig); *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry); *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (SpS); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (SpN).

Morfologia Adaptativa ou Funcional

Observando mais atentamente os resultados relacionados às variações morfológicas entre as populações destacam-se as diferenças encontradas nas proporções das primárias em relação às secundárias (projeção das primárias). Diferentes populações mostram significativas diferenças entre médias no índice Hand-wing (HWI) (Figura 2.5). As três populações que podem ser consideradas como migrantes (*S. pileata* “sul”, *S. pileata* “norte” e *S. bouvreuil* população do Nordeste), apresentam médias nos HWI significativamente maiores do que as populações que supostamente são sedentárias ou fazem apenas movimentos regionais pós-reprodução (*S. nigrorufa*, *S. b. crypta* e *S. bouvreuil* população do vale do Araguaia). Diferenças na extensão da migração entre as entidades que migram podem refletir as diferenças significativas nas médias de HWI. O único par de entidades consideradas migratórias foi encontrado para o par de população mais meridional (SpS) comparado ao táxon mais setentrional (SpNE). Quando avaliamos as três populações sedentárias não foram encontradas diferenças significativas no HWI (Figura 2.5).

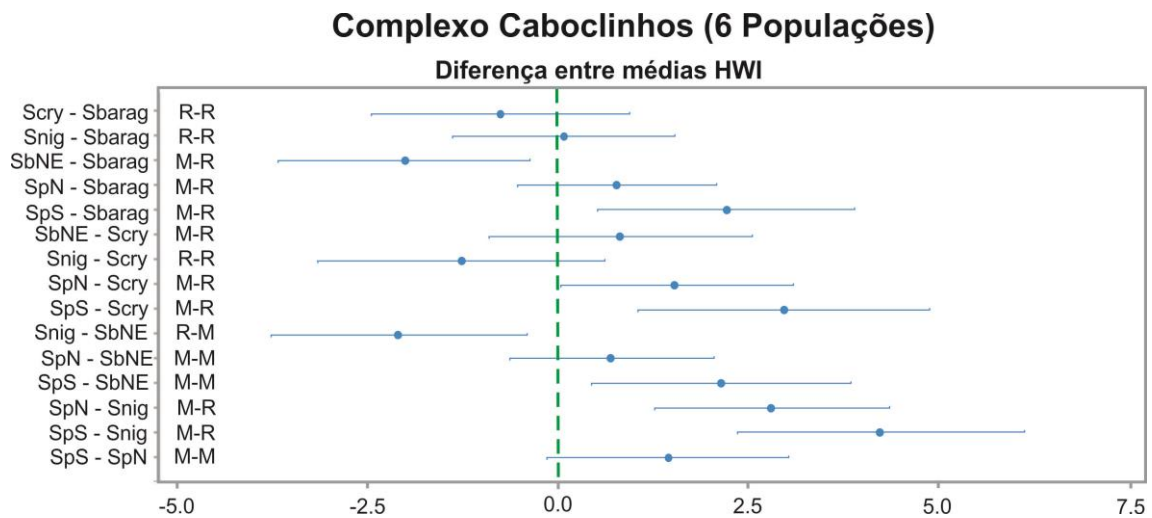


Figura 2.5. Diferenças entre médias do Índice de *Hand-Wing* (HWI) comparando a morfologia das asas de machos adultos do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* considerando seis populações diagnósticas: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (Sbarag); *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (SbNE); *Sporophila nigrorufa* (Snig); *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry); *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (SpS); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (SpN). Intervalos sem sobreposição ao zero correspondem a médias significativamente diferentes para ANOVA teste de Tukey, 95% intervalo de confiança. População migratória (M) sedentária ou residente (R).

Variações no padrão de plumagem de seis populações

Reconhecendo ausência de divergências na morfologia dentre todas as populações estudadas de caboclinhos a comparação direta entre o padrão de colorido de machos em plumagem final é determinante para acessar a diagnose fenotípica no grupo. Cabe enfatizar que o exame visual comparando as variações no colorido dos machos adultos em plumagem final e em plena atividade de reprodução são suficientes para descrever qualitativamente os limites gerais entre cada população. Aqui descartamos as variações associadas a diferenças de plumagem determinadas por idade e sazonalidade que sabidamente ocorrem em diferentes extensões nas populações/táxons estudados.

Sporophila pileata “sul”: pode ser considerada uma população com discreto polimorfismo. Como características diagnósticas no padrão de coloração destacam-se: a garganta e bochecha brancas; peito, ventre e flancos pardo-amarelados claros, desenhando um limite entre este bloco de penas com a garganta. Em alguns poucos machos o cinza claro da garganta pode alcançar um padrão mais homogêneo no centro do peito e ventre. A nuca pelo geral é parda-olivácea, ou grisalha devido a influência de penas brancas numa extensão da bochecha (auriculares), mescladas com a parte terminal do capuz (que pode variar em extensão). Costas são pardo-oliváceas claras podendo chegar a um cinza-oliváceo. Uropígio é pardo-oliváceo claro, com a fina linha de penas coberteiras margeando as retrizes, igualmente pardo-oliváceas (Figura 2.6 A). As retrizes são cinza escuro.

Um morfotipo de cor claramente distinta aparece na proporção aproximada de 7% da população. Esse ocorre em diferentes localidades dentro dos extremos da distribuição de *S. pileata* “sul” totalizando 14 registros compilados e com documentação. Esse morfotipo de cor retém o mesmo padrão de coloração geral da plumagem descrita acima. A principal característica que define esses indivíduos é a coloração completa e densa do capuz (píleo) cinza azulado ao invés de preto. Esse morfotipo de plumagem não é reconhecido em nenhuma publicação e sistematicamente tem sido confundido com machos em plumagem formativa de *S. palustris* (Figura 2.6 B).

Sporophila pileata “norte”: é a população estudada com maior polimorfismo. Dentro de uma mesma localidade podem ser verificados muitos padrões distintos de machos em plumagem definitiva. Como características diagnósticas no padrão de coloração destacam-se: garganta e bochecha, peito, ventre e flancos sem limites definidos entre esses blocos ou regiões do corpo rosado (tons salmão), branco acinzentado ou tendendo ao ocre (Figura 2.7 A). Dorsalmente mostram um padrão muito complexo de coloração. A nuca, costas e uropígio podem mudar do cinza claro, rosa, marrom alaranjado (ocre), variando com penas pretas ou por vezes com o colorido homogêneo principalmente no uropígio (sempre colorido). Alguns indivíduos podem apresentar densidade de preto acentuado nas costas lembrando, por exemplo, um *S. nigrorufa* (Figura 2. 7 B). Merece destaque que o uropígio nos machos em plumagem definitiva é sempre colorido e com a fina linha de penas coberteiras pretas margeando as retrizes (Figura 2.7 A). As retrizes são pretas.

Um morfotipo de cor claramente distinta aparece na proporção aproximada de 2% na população. Esse ocorre em diferentes localidades dentro dos extremos da distribuição de *S. pileata* “norte” totalizando três registros compilados e com documentação. Esse morfotipo apresenta o padrão geral de coloração da plumagem definitiva dos machos rosa/marrom-alaranjada. A principal característica que define esses indivíduos é a coloração completa e densa do capuz (píleo) cinza azulada no lugar de preto e as costas, que podem ser acinzentadas em alguns indivíduos. Uma fina linha de penas coberteiras cinza margeando as retrizes é também muito característica (Figura 2.7 C).

Sporophila b. bouvreuil (vale do rio Araguaia): táxon (população) monomórfico aparentemente sem variação no colorido geral da plumagem. Dorsalmente, costas e uropígio são marrons rosadas escuras homogênea se sem estrias ou penas pretas. Garganta, bochechas e peito e ventre são rosa amarronzado (Figura 2.8 A).

Sporophila b. bouvreuil (Nordeste): População com polimorfismo evidente. Dorsalmente, as costas e o uropígio são marrons alaranjado (ferrugíneo), homogêneo ou com estrias ou manchas pretas. A garganta, bochechas e peito e ventre são laranja amarronzado (Figura 2. 8 B). Indivíduos com colorido da plumagem marrom puro carregado representam um morfotipo que aparece numa proporção baixa na população. Indivíduos com esse padrão foram descritos sob o nome de *Sporophila saturata*.

Sporophila b. crypta: mais que uma simples retenção de características de juvenil ou de fêmea, machos em plumagem definitiva apresentam características próprias e diferentes das demais populações de *S. bouvreuil*. Machos em plumagem definitiva podem apresentar variações na extensão de manchas coloridas (pintas pretas no píleo ou marrons nas costas ou peito). Mesmo os indivíduos com máxima extensão de manchas coloridas na plumagem mostram que sempre são retidas manchas pardo-amareladas na plumagem e por isso podem ser diagnosticados como machos em plumagem final de qualquer outro caboclinho (Figura 2. 9 D). Merece destaque que machos em plumagem final reproduzindo têm como principal característica diagnóstica uma faixa larga na altura do peito difusa e mais escura que a coloração geral do ventre (Figura 2. 9). Isso pode ser claramente observado no holótipo (MNRJ 30090).

Sporophila nigrorufa: plumagem sem polimorfismo aparente com discreta variação na saturação do laranja amarronzado do ventre e uropígio. Apenas indivíduos em plumagem formativa podem apresentar alguma sobreposição com variações dentro de *S. pileata* “norte” e *S. bouvreuil* população do Nordeste (Figura 2.10).

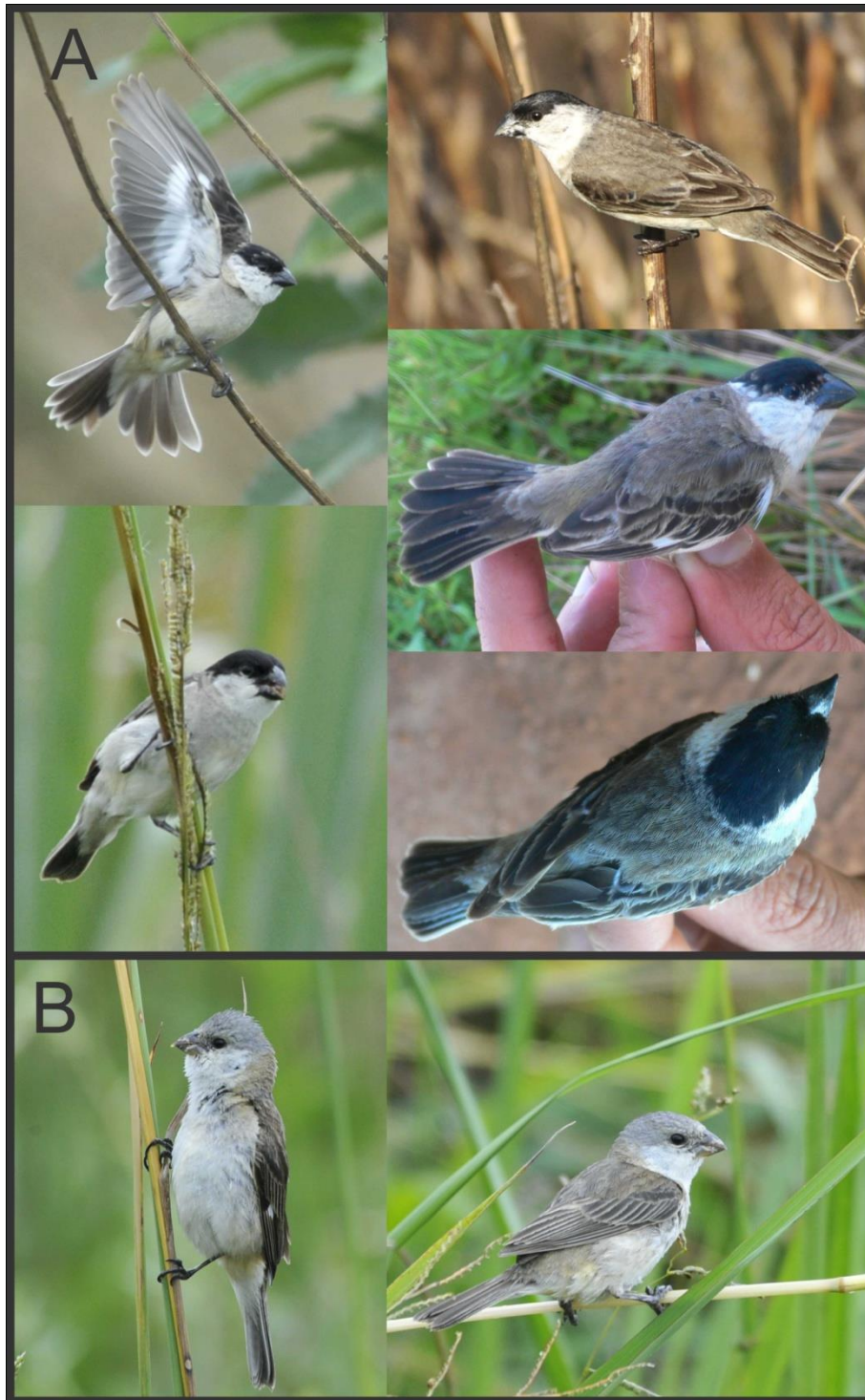


Figura 2.6. Prancha ilustrando variações no padrão de coloração da população mais meridional de *Sporophila pileata*. Colorido de machos em plumagem definitivo representado por indivíduos dos extremos da distribuição amostrada (A). Morfotipo alternativo de coloração na plumagem de machos que ocorre distribuído aleatoriamente ao longo de todo espaço geográfico da população meridional (B).

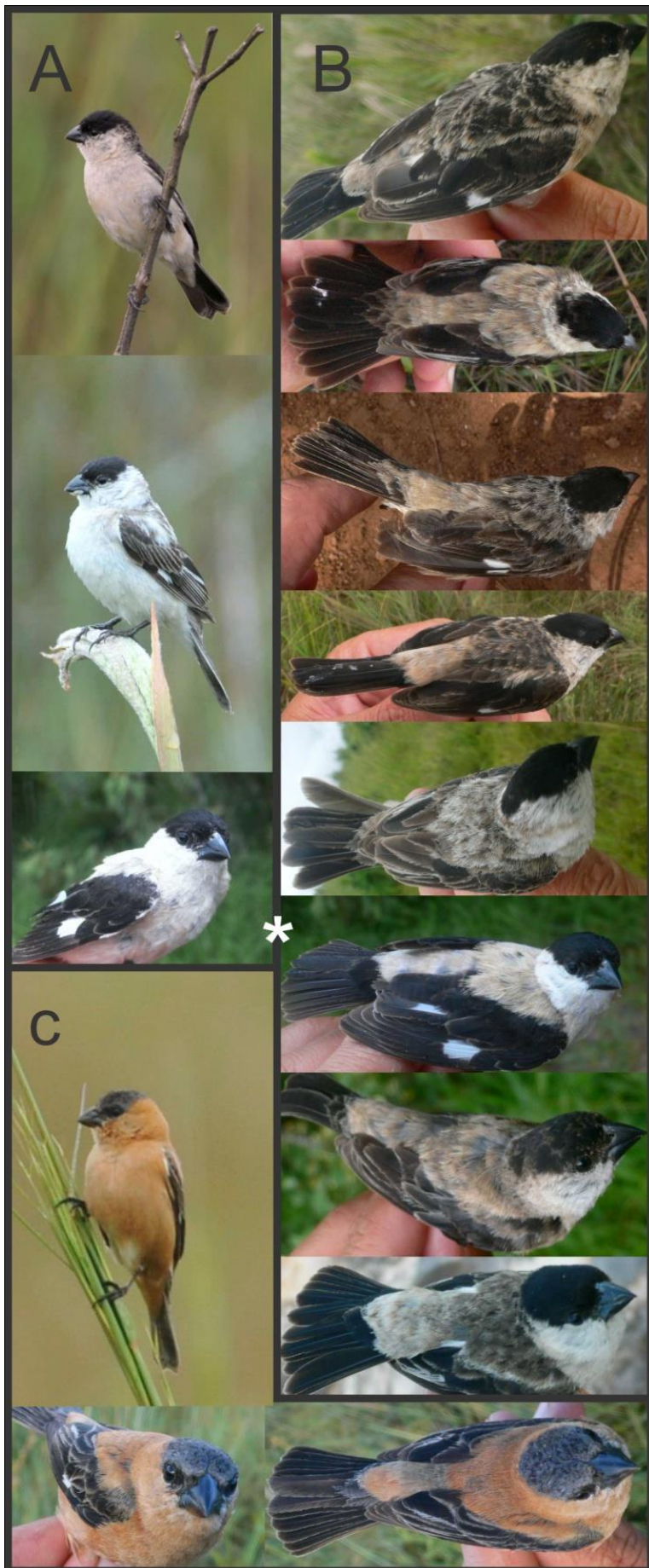


Figura 2.7. Prancha ilustrando variações no padrão de coloração da população mais setentrional de *Sporophila pileta*. Polimorfismo no colorido de machos em plumagem definitiva representado por indivíduos dos extremos da distribuição amostrada, vista ventral (A) e dorsal (B). Morfotipo alternativo de coloração na plumagem de machos que ocorre distribuído aleatoriamente dentro do espaço geográfico da população setentrional (C). Forma de plumagem predito no modelo interativo de plumagem e reconhecido sobre o nome de *Sporophila pileta* “andorinha” (Areta 2010).

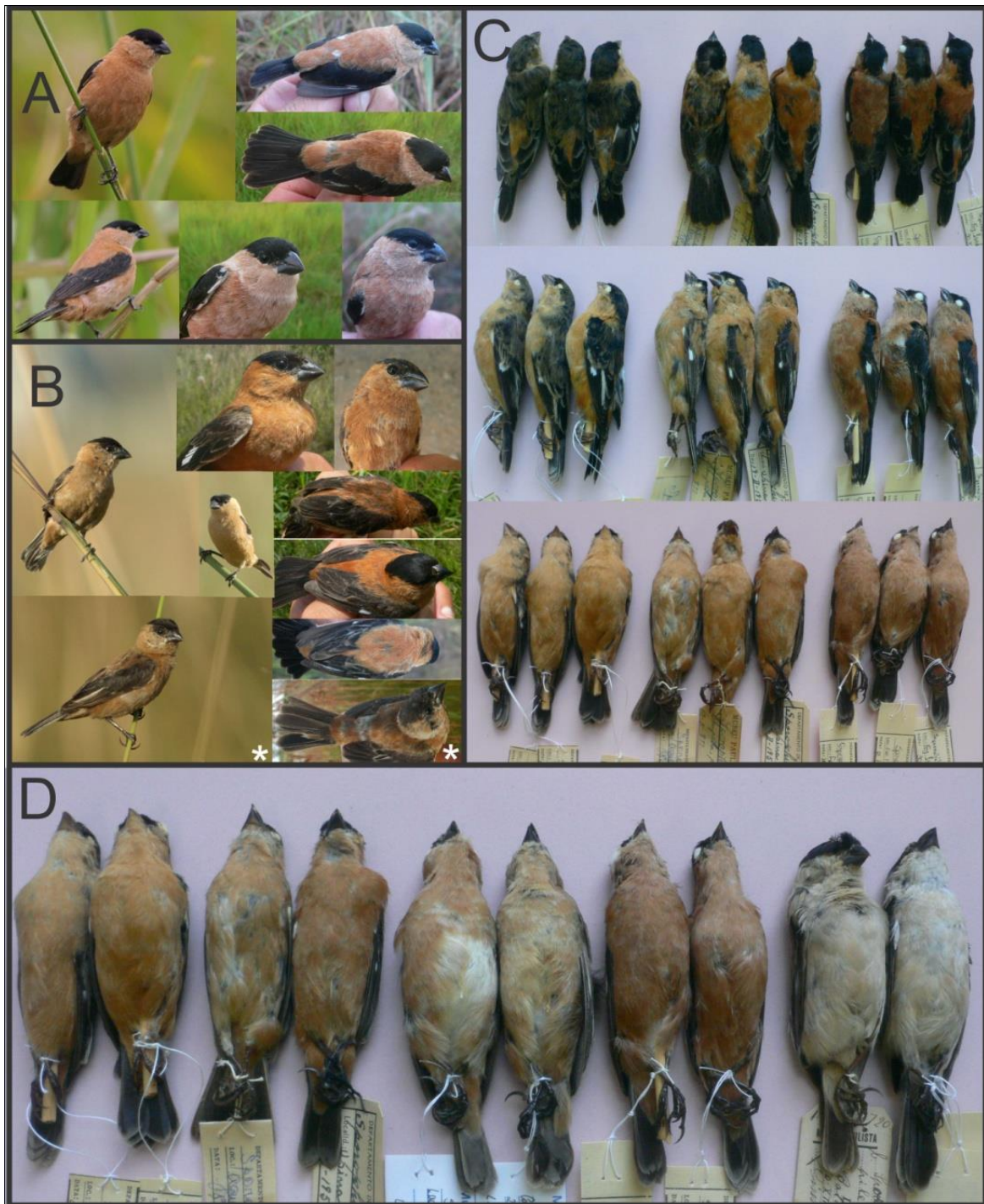


Figura 2.8. Prancha ilustrando variações no padrão de coloração de duas populações de *Sporophila bouvreuil*. Machos em plumagem definitiva procedentes da depressão do rio Araguaia (A). Machos em plumagem definitiva procedentes de diferentes áreas da distribuição (B). Indivíduo com marrom muito intenso equivalente ao espécime tipo que representa o nome *saturata* (*). Representação comparativa de três populações táxons evidenciando a variação discreta desde o rosa amarronzado até o laranja amarronzado, da direita para esquerda: *S. bouvreuil* região do Araguaia, *S. bouvreuil* Nordeste e *S. nigrorufa* (C). Variação de cor em machos em plumagem definitiva de cinco populações, da direita para esquerda: *S. pileata* “norte”, *S. bouvreuil* região do rio Araguaia, *S. crypta*, *S. bouvreuil* Nordeste e *S. nigrorufa* (D).

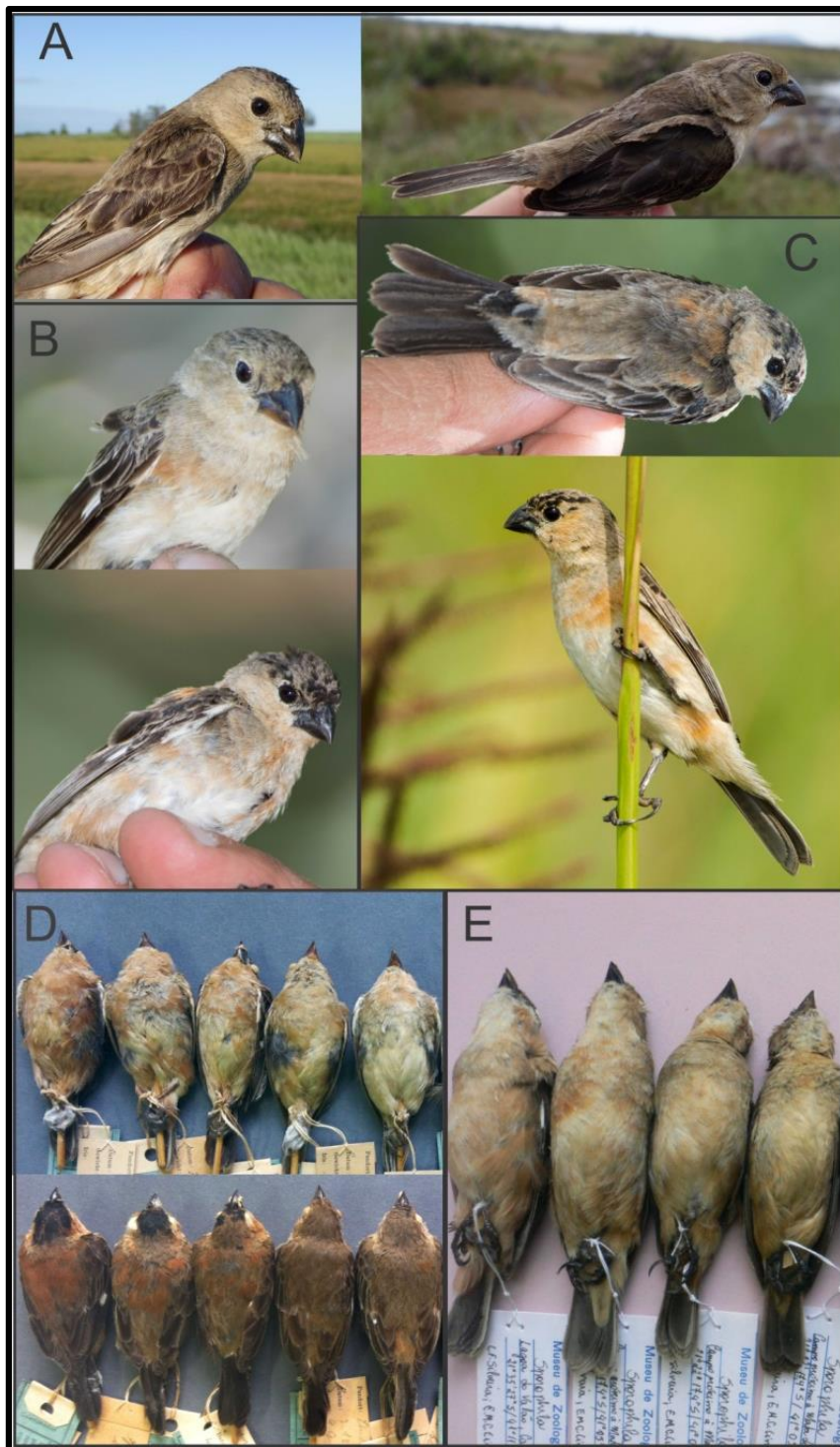


Figura 2.9. Variações no padrão de coloração da população de *Sporophila b. crypta*. Colorido de machos em plumagem formativa representado por indivíduos em plena atividade reprodutiva (A). Colorido em diferente extensão de machos em plumagem definitiva representado por indivíduos dos extremos da distribuição amostrada (B e C). Variação na extensão do colorido de machos em plumagem definitiva, série do MN (D) e série do MUZUSP (E). Considerando todos os indivíduos observados em campo ou espécimes de museu revisados nenhum alcança a homogeneidade no colorido de machos em plumagem definitivo de *S. bouvreuil* das demais populações.



Figura 2.10. Padrão de coloração da população de *Sporophila nigrorufa*. Colorido de machos em plumagem formativa representado por indivíduos em plena atividade reprodutiva (A). Colorido em diferente extensão de machos em plumagem definitiva representado por indivíduos de uma mesma localidade (B).

Repertório vocal

Os cantos dos caboclinhos do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata /nigrorufa* podem ser complexos em sua estrutura com notas variando no padrão de frequência de cada uma. Pelo geral são representados por notas ou grupo de notas únicas (sílabas, elementos) para formar o seu canto territorial que é repetido a intervalos constantes. Quase não há variação entre um canto e outro de um mesmo indivíduo. Os elementos

do canto podem ser considerados exclusivos de cada espécie ou população dentre os caboclinhos estudados aqui. Não foi detectado o mecanismo de aquisição de elementos ou sílabas tipicamente de outras aves que coabitam o mesmo espaço geográfico. Portanto, os cantos se mostraram muito estereotipados sem a plasticidade para mimetizar elementos heteroespecíficos. Por se tratar de um grupo de Oscines assume-se que o canto deriva de um processo de aprendizado ou transmissão cultural de um indivíduo a outro. Por que então o canto desse grupo de caboclinhos estudados é tão limitado a variações no repertório? Parece que os machos possuem um mecanismo de bloqueio sobre a capacidade de incorporar elementos de outras espécies.

Aquisição e transmissão cultural de sílabas no canto territorial

Algumas informações qualitativas que sugerem respostas para a questão relacionada à aquisição e transmissão de sílabas no canto vêm da observação do repertório vocal de indivíduos nascidos em cativeiro. Em paralelo dois machos de caboclinhos foram criados na ausência de canto de machos. O monitoramento dos indivíduos desde o primeiro dia de vida até pelo menos 11 meses de vida evidenciaram que o canto se forma gradualmente. O canto parte de notas completamente disformes estruturalmente (com muita entropia) e que começam a surgir com menos de um mês de vida até atingir o padrão de notas bem estereotipadas (canto cristalizado) aproximadamente no nono mês de vida. Esses indivíduos cantaram quase o mesmo repertório de notas de seus pais sem que tenham sido estimulados pelo canto dos mesmos (obs. pessoal). Embora preliminares essas evidências sugerem que parte do mecanismo de transmissão do canto tenha uma forte regulação genética. Tais cantos foram apresentados para populações silvestres da mesma espécie e, supostamente, da mesma região geográfica. O resultado foi que os machos silvestres envolvidos nas atividades de defesa territorial responderam imediatamente à essas vocalizações (obs. pessoal). Portanto, indivíduos de caboclinhos podem de forma inata produzir vocalizações reconhecidas por indivíduos co-específicos.

Variações geográficas no canto ou variações populacionais

Foram analisados os cantos de 143 indivíduos gravados resultando na seleção 4.890 cantos ao longo dos extremos geográficos da distribuição do complexo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa* (Figura 2.11). Apenas a população denominada aqui de *S. bouvreuil* NE foi representada com vocalizações de apenas parte de sua distribuição. Com esse conjunto de dados foi possível acessar a extensão das variações espaciais nos cantos territoriais de cada população (Figura 2.12). Na análise de agrupamentos com base em Distância Euclidiana foram recuperados agrupamentos dos cantos das diferentes populações predefinidas, refletindo uma organização geográfica e de clara diagnose sendo que apenas um indivíduo apresentou conflito entre fenótipo e voz. Um macho adulto de *S. bouvreuil* gravado em Mogi das Cruzes, São Paulo, mostrou menor dissimilaridade em seu canto com aquele típico de *S. pileata* população norte. Similarmente um segundo indivíduo com fenótipo de *S. bouvreuil* NE gravado na mesma localidade teve um de seus cantos agrupados com *S. pileata* norte e outro agrupado junto com indivíduos de cantos homotípicos (Figura 2.12). Esse indivíduo em particular parecia ser bilíngue, ou seja, cantava dois tipos de cantos.

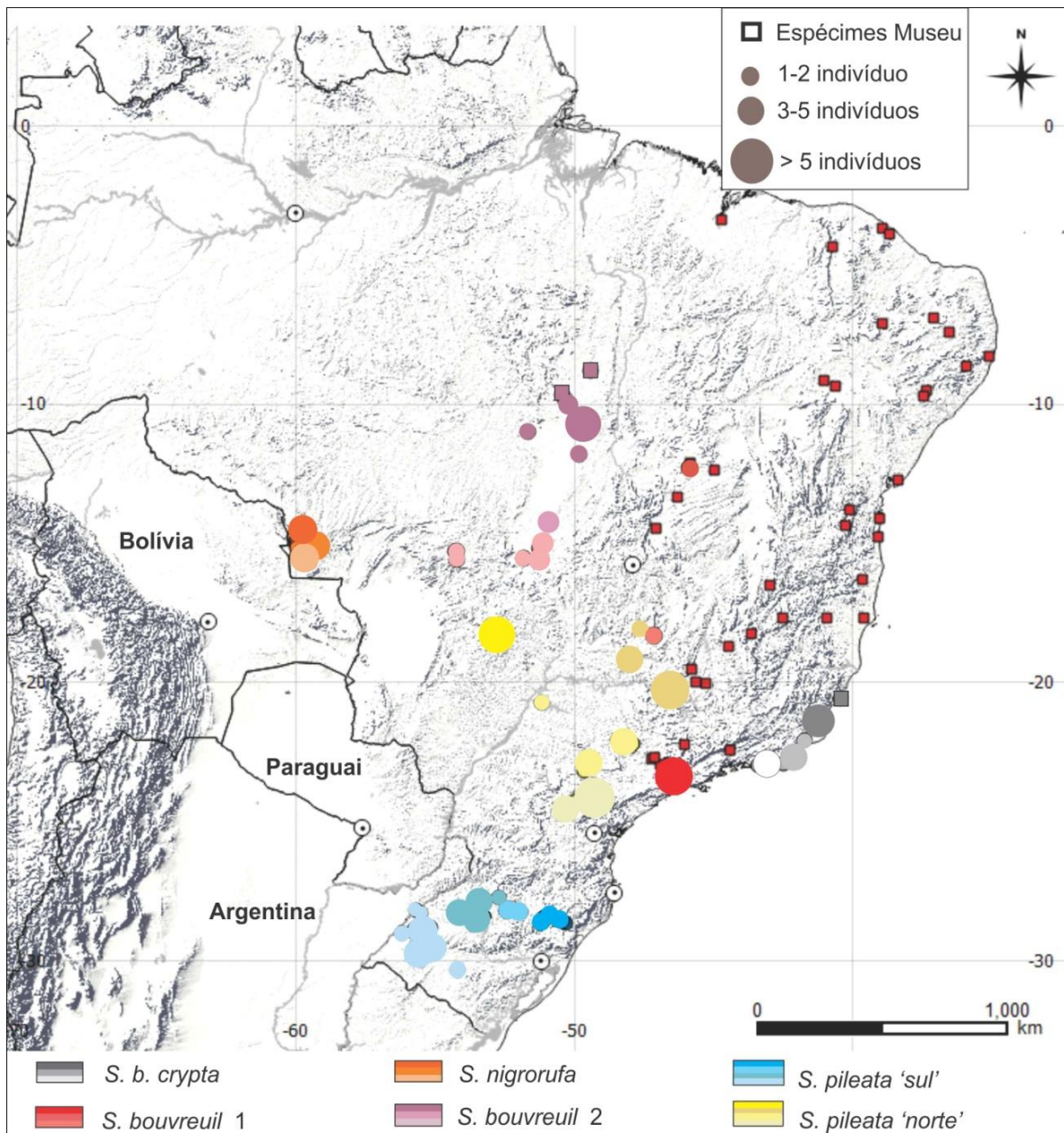


Figura 2.11. Mapa com as localidades de indivíduos de *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* que tiveram seu repertório vocal gravado (círculos). A coloração das localidades está diretamente relacionada com as populações denominadas na figura 2.11 que apresenta os resultados sobre dissimilaridades de cantos. A escala de cores definida dentro de cada população representa um gradiente de distância entre os extremos geográficos amostrados.



Figura 2.12. Análise de similaridade dos cantos de 143 indivíduos do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa*. A matriz síntese com os cantos de cada espécime foi construída com base no formato (contorno de frequência vs. tempo) de cada elemento do canto (nota ou sílaba). Cada indivíduo foi representado por uma média de dois cantos e cada canto foi representado por uma média de 10 elementos/sílabas. A escala de cores definida dentro de cada população representa um gradiente de distância entre os extremos geográficos amostrados. O asterisco é fenótipo de *S. bouvreuil* NE.

Escala geográfica das variações

Os resultados encontrados mostram muito baixa variação entre os cantos de uma localidade a outra dentro de cada população diagnóstica. Os cantos não diferem significativamente em função do espaço geográfico em *Sporophila pileata*, populações sul e norte e *S. nigrorufa* (Figuras 2.13 – 2.15 e Anexos 2.2 - 2.4). Os cantos dos machos podem variar discretamente em função da distância geográfica em *Sporophila*

bouvreuil (população da depressão do rio Araguaia). Cantos de indivíduos mais distantes tendem a ser sutilmente mais dissimilares que cantos de indivíduos com territórios reprodutivos mais próximos no espaço geográfico (Figura 2.16). Nessa população em específico, notas ou sílabas (elementos) podem ser compartilhadas por machos de diferentes localidades (Anexos 2.5). Em particular *S. b. crypta* mostrou um padrão peculiar na variação do repertório de canto em função da distância geográfica. Embora, represente uma população com limitada extensão na distribuição geográfica apresenta um padrão onde a substituição de notas do canto de um indivíduo a outro é muito discreta dentro de uma mesma localidade e pode ser gradual de uma localidade a outra. Algumas sílabas ou elementos, como trinados da porção inicial do canto, podem ser estruturalmente semelhantes e conservados comparando indivíduos provenientes de extremos da distribuição (Figuras 2.17, Anexo 2.6). Nesta última população evidências sugerem a possibilidade de existência de uma estruturação geográfica numa escala muito limitada (micro-geográfica). Por fim, não foi analisada a variação dos cantos em função do espaço geográfico para a população *S. bouvreuil* (população NE) devido a descontinuidade irregular entre as classes de distância geográfica. Apenas apresentamos seu espectrogramas (Anexo 2.7).

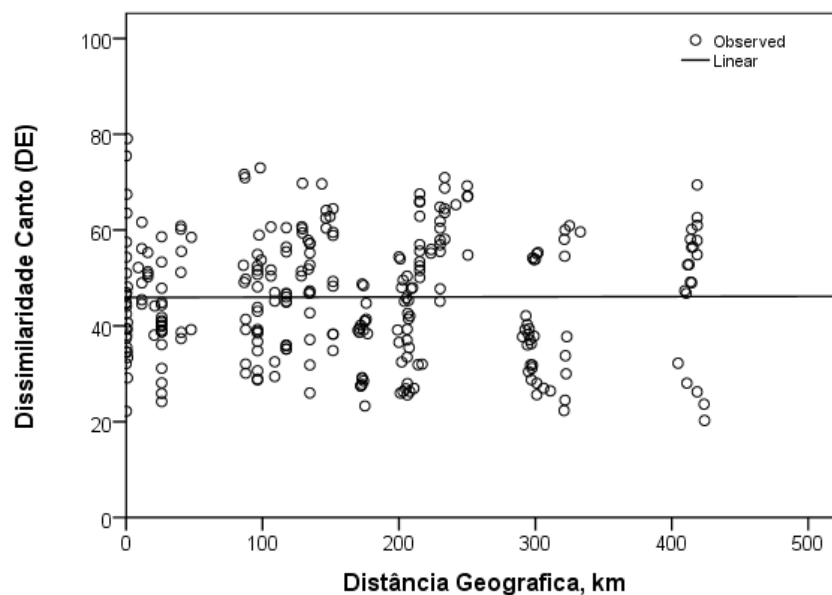


Figura 2.13. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila pileata* “sul” em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade com base em Distância Euclidiana (DE) para 27 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por um canto (extraído de uma média de três cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 11 elementos/sílabas.

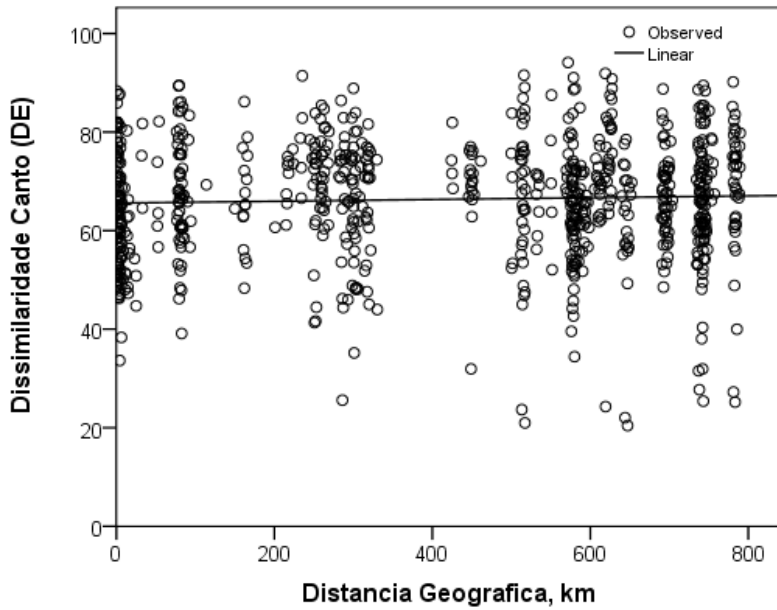


Figura 2.14. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila pileata* “norte” em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade com base em Distância Euclidiana (DE) para 47 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por um canto (extraídos de uma média de três cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 10 elementos/sílabas.

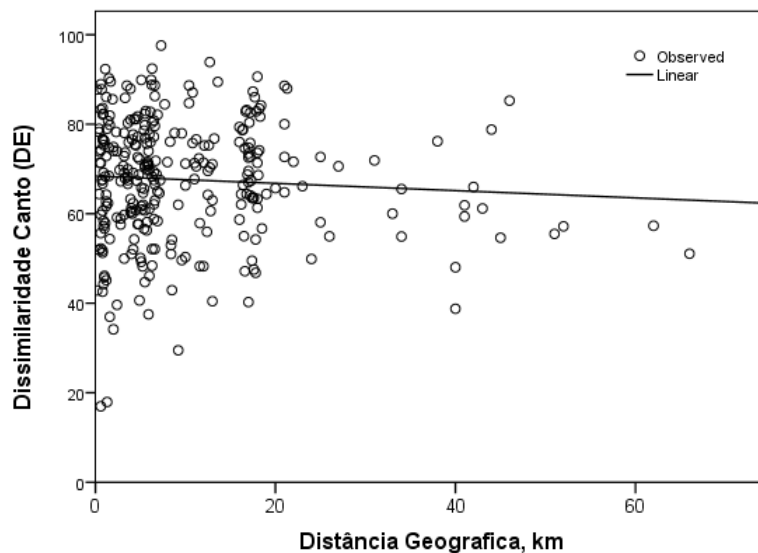


Figura 2.15. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila nigrorufa* em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade com base em Distância Euclidiana (DE) para 26 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por um canto (extraído de uma média de três cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 10 elementos/sílabas.

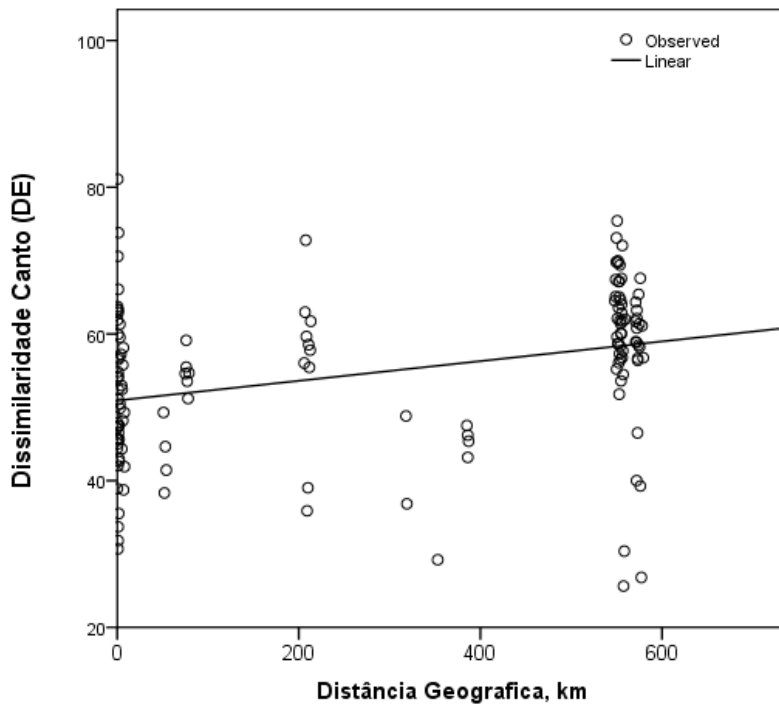


Figura 2.16. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila bouvreuil* “população da depressão do rio Araguaia” variando discretamente em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade com base em Distância Euclidiana (DE) para 17 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por um canto (extraídos de uma média de três cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 10 elementos/sílabas.

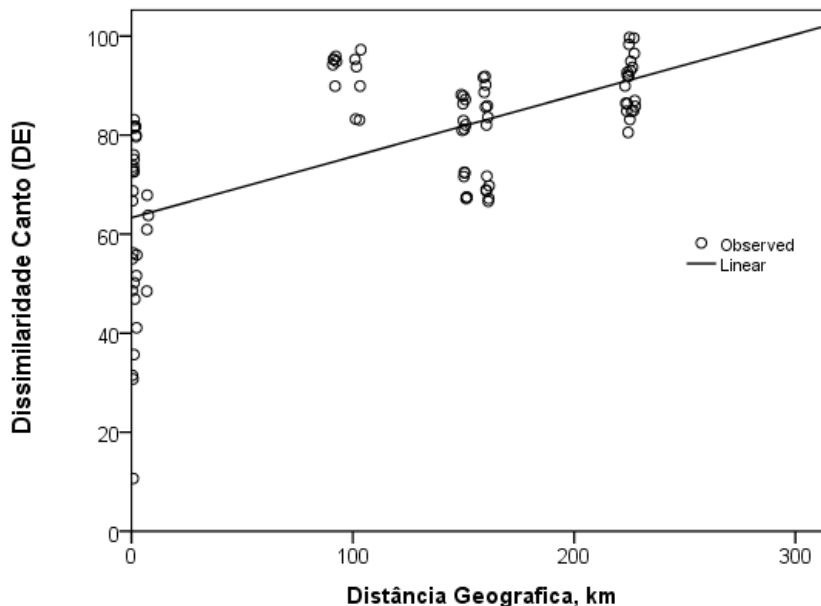


Figura 2.17. Dissimilaridade dos cantos territoriais em *Sporophila b. crypta* variando em função da distância geográfica (km). Cada ponto representa um valor de dissimilaridade com base em Distância Euclidiana (DE) para 14 indivíduos. Cada indivíduo foi representado por um canto (extraídos de uma média de três cantos nas análises preliminares), cada um deles com uma média de 10 elementos/sílabas.

Evidências moleculares de estruturação populacional

Análise de componentes principais (CP) baseada em 30.494 SNPs permite interpretar que diferentes agrupamentos podem ser determinados geneticamente. Além de recuperar agrupamentos de indivíduos atribuídos as três espécies reconhecidas atualmente, os resultados encontrados mostram que é possível definir agrupamentos infra específicos. A espécie reconhecida *S. nigrorufa* e a subespécie *S. b. crypta* são geneticamente divergentes em relação as quatro demais populações e é possível recuperar agrupamentos divergentes entre *S. pileata* população sul e norte, menos claramente observado entre *S. bouvreuil* população da depressão do rio Araguaia e *S. bouvreuil* NE com menor nível de diferenciação genética (Figura 2.18).

Análises da estimativa do número de agrupamentos genéticos (K) baseadas em todas as amostras sem informações pré-determinadas de suas origens geográficas mostram quase o mesmo padrão de agrupamento dos indivíduos para valores de K entre três e sete. Análise de genética de populações, resultado do STRUCTURE, baseada em 30.494 SNPs, mostra segregação entre quatro das seis populações definidas *a priori* para um modelo com $K = 6$ e 7 onde cada indivíduo representa uma barra vertical. Com esse resultado é possível entender melhor que dentro de *S. bouvreuil* há, ao menos, dois agrupamentos melhor definidos, não exatamente refletindo o mesmo padrão de segregação entre indivíduos mostrados por meio de CP (Figuras 2.18). Por outro lado, há apenas uma baixa tendência de estruturação entre os indivíduos atribuídos a espécie *S. pileata* (Figura 2.19).

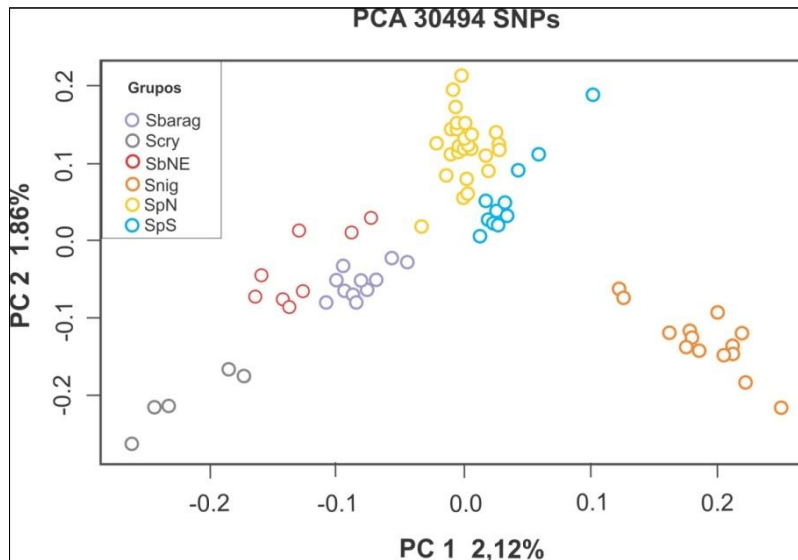


Figura 2.18. Representação gráfica (PCA) da relação genética entre seis populações de três táxons (76 indivíduos). *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (Sbarag); *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (SbNE); *Sporophila nigrorufa* (Snig); *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry); *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (SpS); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (SpN).

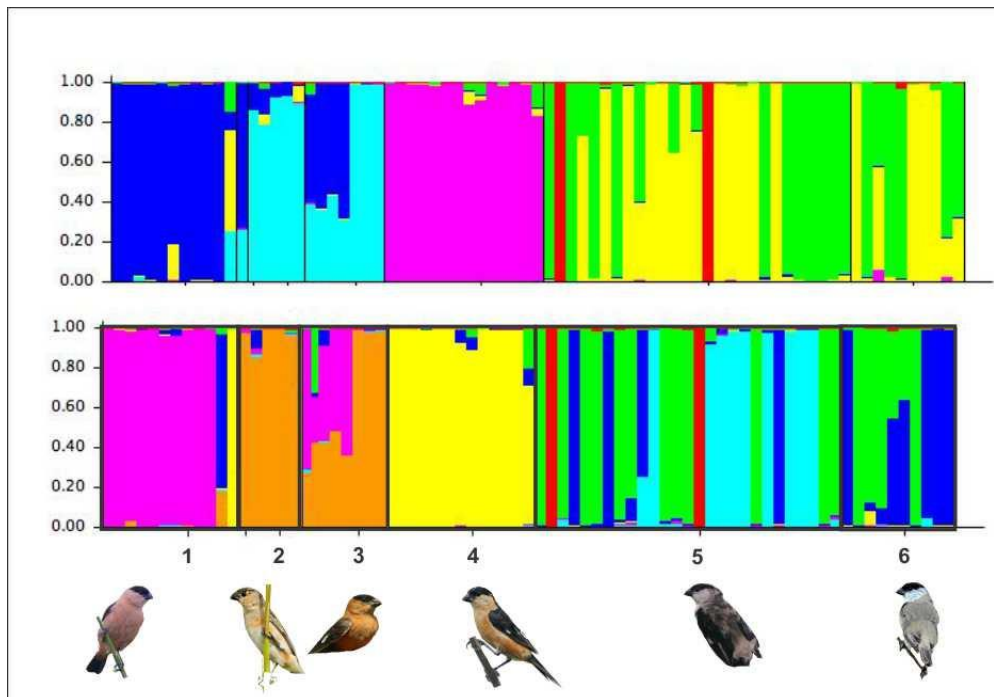


Figura 2.19. Estimativa da estrutura genética para seis populações do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa*. *Structure plot* baseado em 30.494 diferenciados SNPs para um modelo com $K=6$ e 7 , acima e abaixo, respectivamente. Os códigos de populações/táxons são: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (1); *Sporophila bouvreuil crypta* (2); *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (3); *Sporophila nigrorufa* (4); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (5), *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (6).

2.4 Discussão

Modelando a distribuição potencial de caboclinhos

Devido a ampla distribuição geográfica assumida com base literatura corrente não seria surpresa os resultados mostrarem grande sobreposição entre a distribuição preditiva, considerando as diferentes populações diagnósticas. Entretanto os resultados permitem assumir com alto grau de confiança que há baixa proporção de áreas com ótimas condições climáticas para a reprodução de cada entidade em sobreposição. De fato, as análises que contaram apenas com informações primárias e inequívocas em relação ao estatus reprodutivo em cada ponto geográfico considerado tem consistência para assumir o resultado de tais modelos como assertivo. Merece ser destacada que a população denominada SbNE, cuja base de dados foi representada em sua maioria por dados secundários, foi a que apresentou menores valores de AUC e distribuição geográfica potencialmente muito mais ampla se comparada às demais. Machado (2008) concluiu que há uma população que pode reproduzir dentro dos domínios amazônicos baseado em revisão de espécimes de museu. Aqui não foram incluídos registros dessa formação para as análises de modelos de máxima entropia por falta de evidências a respeito do estatus reprodutivo dos indivíduos revisados com ocorrência nesta ampla região.

Um resultado bastante importante diz respeito a segregação espacial entre áreas de reprodução de duas populações alopátricas de *S. pileata*. Os modelos de máxima entropia revelam um alto grau de refinamento quando comparados aos mapas tradicionais (Ridgely e Tudor 1989, Belton 1994, Machado 2008). Além disso, discordam de mapas sugeridos por Areta (2010) o qual sugere uma população mais a sudoeste e outra mais a leste na distribuição do táxon, sugerindo a conexão entre indivíduos que reproduzem no RS com indivíduos do Paraná e São Paulo. De fato, esse padrão de distribuição determinado para *S. pileata* em Areta (2010), não parece representar o padrão de conexão biogeográfica destas populações. A segregação no eixo norte sul predita pelo modelo corresponde exatamente com a interiorização das formações florestais atlânticas que cobriam o interior do estado de Santa Catarina, Misiones, no Nordeste da Argentina e Paraguai (Nores 1989). *Sporophila pileata* “sul”, portanto tem como área de reprodução núcleo o planalto médio do RS e pontualmente os campos de cima da serra do RS adentrando, a leste, o território argentino e chegando ao extremo sul do Paraguai. Enquanto *Sporophila pileata* “norte”

reproduz associada à porção sul do bioma Cerrado desde os campos gerais do Paraná, seguindo pelo interior de São Paulo, regiões planálticas de Minas Gerais (Serra da Canastra e Triangulo Mineiro) chegando ao Mato Grosso do Sul.

Cabe enfatizar que algumas áreas apontadas pelo modelo como de moderado potencial para a ocorrência de indivíduos de *S. pileata*, tanto da população sul quanto norte, sabidamente não conta com a presença de indivíduos em reprodução da mesma. Na porção mais alta dos campos de cima da serra do RS e SC, por exemplo, outros dois caboclinhos *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* dominam os habitats disponíveis para reprodução (Repenning et al. 2010). Este mesmo padrão pode ser replicado para os campos da região de Água Doce, SC e Palmas, PR onde apenas *S. melanogaster* e *S. hypoxantha* reproduzem. Esse tipo de modelagem não é capaz de recuperar interações bióticas, por exemplo, (Soberón2010). Portanto, talvez, uma modelagem considerando dados de ausência confirmada associados a dados de presença poderiam ajudar a detalhar ainda mais a distribuição das populações de *S. pileata*.

O resultado do modelo de distribuição potencial prediz que *S. b. crypta* reproduz em condições ótimas numa área muito limitada dos campos e brejos dos cordões litorâneos do Rio de Janeiro sul/centro do Espírito Santo. Região esta um pouco mais ampla em direção ao norte do que aquelas áreas sugeridas na literatura (Sick 1967, Machado 2008). Algumas áreas limitadas à faixa costeira são preditas pelo resultado dos modelos de máxima entropia em direção ao sul do Brasil, contudo a espécie não ocorre ao sul do Rio de Janeiro, aparentemente devido alguma barreira geográfica. Uma vez que se trata de uma população sedentária e porque ao sul de sua reprodução pelo litoral nenhuma outra espécie de caboclinho ocorre (Sick 1997, Rising et al. 2011).

A população *S. bouvreuil* NE foi a única que apresentou completa sobreposição de áreas preditas como ótimas para a reprodução em relação a outra população. Esta última se caracteriza pela população de distribuição mais ampla e fragmentada e parece ter maior plasticidade quanto a tipos climáticos representados na sua área de reprodução. Esta população tem como área núcleo de sua reprodução o nordeste e sudeste do Brasil, incluindo em grande parte ambientes úmidos associados ao Bioma Mata Atlântica, bem como, áreas úmidas da Caatinga chegando a zona costeira do litoral nordeste. Em diferentes pontos de sul a norte parece haver uma permeabilidade (corredor) de condições ambientais capaz de conectar as áreas mais montanhosas interiorizadas do sudeste/nordeste em direção ao litoral (Lima 2012). Contudo parece não haver uma ampla zona onde de fato *S. crypta* e SbNE apresentam intergradação.

Na realidade determinar se há uma zona de parapatria estabelecida e a sua extensão é importante considerando essas duas populações diagnósticas para interpretar independência biogeográfica recíproca. Consultando a base de dados recentes gerados na plataforma Wikiaves nota-se que a região de Camaçari, BA, parece ser o limite norte para *S. crypta*, corroborando perfeitamente com o modelo predito pelos resultados. Nessa região o táxon supostamente ocorre em simpatria com indivíduos atribuíveis ao fenótipo SbNE. Há carência de informações detalhadas sobre localidades onde essa população reproduz regularmente para inferir o limite sul (ao longo do litoral) de SbNE.

Outra espécie/população de distribuição muito restrita reconhecida é *S. nigrorufa* (Kirwan e Areta 2009, Areta 2010, Rising et al. 2011). O resultado do modelo de máxima entropia encontrado corrobora com a distribuição tradicionalmente proposta para o táxon. Esse resultado surpreende, pois se trata de um caboclinho que reproduz em campos tropicais do centro da América do Sul sob condições climáticas que poderiam ser representadas de forma equivalente em outras diferentes regiões. Apesar disso, nenhuma localidade tida como ótima para a reprodução de *S. nigrorufa* revelada aqui se sobrepõe a qualquer outra área de reprodução de qualquer população de caboclinhos. De fato, *S. nigrorufa* está bem isolada das demais populações de *S. bouvreuil* e foi sugerida como a espécie mais proximamente relacionada a esta por Areta (2010).

Os mapas resultantes da modelagem de distribuição potencial indicam que condições ótimas para a reprodução de uma das populações de *Sporophila bouvreuil* estão confinadas a depressão do rio Araguaia. Esta população diagnóstica se segrega geograficamente, em grande parte pela serra geral do Tocantins, da população mais oriental, SbNE. Uma conexão menos provável desta população de *S. bouvreuil* da região do Araguaia com SbNE poderia se dar exatamente seguindo a drenagem do rio Araguaia em direção ao norte. Esse resultado concorda com o padrão biogeográfico observado para muitas espécies ou populações de aves com distribuição restrita a depressão do rio Araguaia, por exemplo, *Neochen jubata*, *Certhiaxis* sp., *Cercomacra ferdinandi*, *Sicalis colombiana*, *Paroaria baeri*, *Sporophila c. collaris*. Nesse cenário biogeográfico faz sentido ter uma população de caboclinho restrita à depressão do rio Araguaia.

Por fim, técnicas de modelagem de distribuição ajudaram a desvendar segregação geográfica atual entre populações diagnósticas dentro do complexo de caboclinhos investigados. Esse tipo de análise permitiu ter a clara noção da extensão dos limites das

populações reprodutivas ficando claro que apesar da aparente homogeneidade no tipo de ambientes utilizado pelas diferentes populações de caboclinhos para reprodução as mesmas não ocorrem de forma amplamente distribuída e com amplas áreas de sobreposição ao longo de todo o mapa de distribuição proposto tradicionalmente para o complexo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Isso pode ser uma evidência direta que nesse complexo há claras barreiras ecológicas para a reprodução que é refletida no uso seletivo do habitat, pois os indivíduos têm grande poder de voo podendo vagar por diferentes regiões geográficas.

Entendendo as variações de plumagem e morfológicas

Toda a classificação dos táxons atribuídos as diferentes espécies de caboclinho foi sempre baseado no colorido da plumagem de machos adultos (de Schauensee 1952). A classificação ou mesmo a proposição de novos táxons que se seguiu foi baseada em características sutis da plumagem (de Schauensee 1952, Sick 1967, Narosky 1973). Avaliações atuais revisando a taxonomia de diferentes espécies ou grupo de espécies dentro dos caboclinhos têm mostrado que quase não há diferenças significativas nessas, mesmo entre aquelas espécies muito distantes geograficamente (Areta et al. 2008, Machado 2008, Areta 2010). Isso parece refletir um componente relacionado à utilização de amostras com muita descontinuidade no espaço geográfico, uma característica desses estudos de revisão citados. Os resultados apresentados aqui revelaram que quando uma cobertura geográfica regular e extensa compõe a base de dados o cenário sobre as variações populacionais traz novidades. A diversidade críptica organizada geograficamente em concordância com fenótipo externo abordado neste trabalho permite avançar no entendimento sobre as forças que conduzem a divergência de linhagens incipientes deste grupo de caboclinhos.

Os resultados encontrados sobre a morfologia das diferentes espécies reconhecidas ou populações diagnosticadas dentro do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* também não revelaram diferenças significativas para serem usados como características diagnósticas. Isso reforça que nos caboclinhos a formação de linhagens evolutivas, ou espécies, não é acompanhada por uma radiação adaptativa clássica, pois, a variação nos parâmetros morfométricos dentro das populações/espécies é maior do que entre elas. Assim, dois motivos levariam a predizer variações morfológicas nesse grupo: primeiro, a avaliação de indivíduos num amplo

gradiente latitudinal é o que remete a algum grau de adaptação e, segundo, uma suposta variação nas dimensões do bico entre as populações poderia ser associada a capacidade de usar diferentes tipos de sementes de capins.

Um único parâmetro que revelou diferenças significativas entre a média de pares de populações foi o índice *hand-wing* comparando as populações/espécies migrantes de longa distância e aquelas que realizam apenas movimentos locais. Este índice de forma relativa da asa permite uma comparação proporcional e conseqüentemente possibilita inferir de forma objetiva capacidade de dispersão ou eficiência de voo entre as populações (Baldwin et al. 2010, Claramunt et al. 2012). Isso permitiu confirmar que as populações de caboclinhos avaliadas e determinadas como migrantes apresentaram sempre valores médios significativamente maiores do que as populações determinadas como sedentárias. Esse parâmetro de morfologia funcional surge como ferramenta importante para diagnosticar diferenças entre populações crípticas e com diferentes estatus de migração. Variações geográficas adaptativas podem ter como agente promotor a plasticidade fenotípica (James 1983) ou usualmente envolver componentes genéticos. A maioria das aves, no entanto, traz evidências diretas que o processo de seleção natural tem papel chave na promoção de variação geográfica relacionada com parâmetros genéticos (Pruet et al. 2007, Price 2008). Assim, diferenças entre pares de populações no índice *hand-wing* podem ajudar na interpretação e diagnose quando são reveladas diferenças em outras linhas de evidências entre os caboclinhos, por exemplo, vocalizações, padrão de distribuição, ou mesmo molecular.

Repertório vocal

Machos territoriais desse complexo de caboclinhos cantam apenas um tipo de canto quase sem variações deste mesmo canto independente do contexto comportamental. Em cerca de um terço de todos os Oscines já estudados, cada macho canta um único tipo de canto (Beecher e Brenowitz 2005). Os elementos que compõem os cantos territoriais nos táxons estudados podem ser considerados como constantes em cada indivíduo. Variação no espaço geográfico é um dos motivos básicos que promove aumento no repertório de sílabas do canto de espécies ou populações que possuem predisposição em aprender o canto (Mulligan 1966, Baptista 1996). Contudo,

no caso dos caboclinhos os cantos tendem a não variar no espaço geográfico com exceção de *S. crypta*.

A falta de variação discreta no repertório dos cantos territoriais, a partir dos resultados encontrados, fornece a mais forte evidência para diagnosticar de forma inequívoca cada população. Em quatro das seis populações diagnosticadas pelo canto não há elementos vocais intermediários, o que sugere um isolamento destas populações entre si com maior eficiência, ou por um tempo mais prolongado. As quatro populações em questão são: *S. pileata* “sul”, *S. pileata* “norte”, *S. nigrorufa* e *S. bouvreuil*, população do vale do rio Araguaia. Embora tenha sido possível recuperar agrupamentos de indivíduos considerando *S. bouvreuil* (Araguaia), *S. bouvreuil* NE e *S. crypta*, estas populações compartilham sílabas muito semelhantes (supostamente homólogas) em diferentes extensões, sugerindo maior afinidade entre elas do que em relação às demais.

Esses resultados são os primeiros que fornecem medidas quantitativas capazes de revelar diferenças significativas entre cantos de diferentes populações dentro dos caboclinhos. Estudos recentes mostram a formação de dialetos regionais nos caboclinhos (*regiolects*) mediante análises de inspeção visual (Areta 2010, Areta e Repenning 2011). Método este que dificulta o entendimento de variações graduais nos cantos quando mudanças abruptas ocorrem eliminando a presença de elementos intermediários entre os cantos das mesmas. Também, investigações focadas nos tradicionais parâmetros de estrutura das vocalizações não foram eficientes em acessar a diferença nas vocalizações de espécies proximamente relacionadas (Campagna et al. 2011). Isso se dá basicamente porque estruturalmente o canto entre os caboclinhos é constante (Porzio et al. *in prep.*), variando principalmente no repertório associado ao formato de cada sílaba do canto.

Os caboclinhos como típicos Oscines apresentariam a possibilidade de adquirir suas vocalizações via transmissão cultural (Areta et al. 2009). Algumas evidências sugerem isso como a observação de machos imaturos exercitando cantos ainda não cristalizados (Areta 2010, este estudo). Todavia, cabe destacar que as informações aportadas sobre a produção de cantos co-específicos por indivíduos que cresceram sem a figura de um pai tutor são evidências diretas sobre a existência de um mecanismo inato envolvido no desenvolvimento dos cantos dos caboclinhos. O fato de muitos

elementos/sílabas dos cantos territoriais serem os mesmos usados como chamados de contato ajudam a entender esse mecanismo de inviabilização na plasticidade dos cantos. Evidências de variações das vocalizações no tempo (*cronolects*) são argumentos em favor da capacidade em algum grau para o aprendizado de canto ocorrendo nos caboclinhos (Areta 2008, Areta e Repenning 2011). Por outro lado a manutenção de elementos presumivelmente homólogos ao longo do tempo sugere que tais mudanças temporais observadas sejam discretas e graduais, condicionadas, portanto, pela dinâmica demográfica de cada população, como em *S. melanogaster* (Repenning et al. 2010) e, logicamente, por processos de seleção sexual associado ao canto (capítulo 3). Estes argumentos são ainda mais suportados para aquelas populações onde há ausência de variação dos cantos no espaço geográfico (Podos e Warren 2007, Taft et al. 2011).

Assumindo que uma parcela de transmissão inata está envolvida na produção dos cantos dos caboclinhos estudados, a detecção de divergências entre as vocalizações de diferentes populações sem elementos intermediários evidencia forte isolamento entre tais populações. Mapear as variações nos cantos dos caboclinhos sob uma base de dados que represente bem a cobertura geográfica de cada população surge como uma linha de evidência crucial para descrever a organização geográfica entre táxons/populações crípticas no fenótipo e dinâmicas no espaço. A nítida divergência nas vocalizações encontradas aqui sem dúvida foi a chave para entender e caracterizar as unidades fenotípicas, pois as mudanças na voz foram sempre acompanhadas de mudanças no fenótipo, embora em diferente extensão.

Estruturação genética

Frente ao novo cenário sobre a possibilidade de organização genética dentre os caboclinhos, as análises cobrindo um expressivo número de *loci* (Toews et al. 2016), considerando cerca de 30K SNPs, recuperaram marcada divergência quando se observam as entidades em nível específico tal como são reconhecidas atualmente. Mais que isso, as evidências apresentadas em combinação permitem diagnosticar unidades genéticas em nível infra-específico. Abordagem analítica similar tem sido utilizada para inferir limites de espécies e diferenciação genômica em sistemas de rápida radiação entre espécies (Keller et al. 2012, Nosil e Feder 2012, Wagner et al. 2012). Portanto, esse pode ser considerado o resultado mais expressivo obtido, mudando o

paradigma sobre a impossibilidade de diferenciação molecular entre as espécies de caboclinhos com distribuição meridional na América do Sul (Campagna et al. 2015). A partir destas evidências de estruturação genética apresentadas se impõem um novo cenário para caracterizar a história demográfica e organização geográfica de entidades evolutivas neste grupo particular de *Sporophila* spp., surgindo como um ponto de partida para desvendar o duro desafio de reconstruir a filogenia dos mesmos.

Em mais de 10 anos de estudos objetivando estabelecer as relações filogenéticas e a demografia dos caboclinhos pouco se progrediu. Tais estudos obedeceram a uma progressão gradual em relação às estratégias de análises moleculares mais tradicionais, com base em marcadores neutros, chegando a era das análises moleculares incluindo todo o genoma e buscando variação nos genes suscetíveis a seleção (Lijtmaer et al. 2004, Campagna et al. 2009, Campagna et al. 2011, Campagna et al. 2015, Campagna et al. *in pres.*). Os principais argumentos para a falha em detectar monofilia recíproca em nível específico são rápida radiação, produto do polimorfismo ancestral e organização incompleta das linhagens envolvidas (Campagna et al. 2011, 2015). Tais incongruências podem surgir como produto de processos biológicos, mas também poderiam ser consequência de artefatos metodológicos (Remsen 2005).

A partir de milhares de SNPs recuperou-se a existência de cinco populações gênicas considerando as análises de componentes principais em consonância com os resultados preliminares das análises de estrutura de agrupamento de indivíduos. Os resultados baseados nas análises de sequenciamento mediante ddRADseq permitiu diferenciar geneticamente a subespécie alopátrica/parapátrica *S. crypta* quase na mesma extensão da diferenciação observada para *S. nigrorufa*. Esta última espécie completamente alopátrica (em relação a outras espécies de caboclinhos) foi recuperada numa politomia junto com outras espécies de caboclinhos do chamado grupo do Sul em estudos anteriores mediante marcadores neutros (Lijtmaer et al. 2004, Campagna et al. 2011). Além do padrão de distribuição geográfica único, esses dois táxons apresentaram divergências vocais e distinção no padrão de coloração na plumagem definitiva dos machos significativas, as quais são evidências complementares que ajudam a compreender os agrupamentos genéticos.

Sporophila bouvreuil e *Sporophila pileata* foram recuperadas como outros dois agrupamentos genéticos a parte. A separação desses dois táxons como espécies foi

recentemente confirmada combinando análises sobre o padrão de plumagem, distribuição geográfica com evidências moleculares (Machado e Silveira 2010, 2011, Campagna et al. 2013). Alternativamente, os resultados sugerem uma discreta organização infra-específica em cada uma das respectivas espécies. Estimativas de estrutura populacional revelaram que a população de *S. bouvreuil* que reproduz confinada a depressão do rio Araguaia pode ser considerada uma unidade genética com pouca mistura com relação aos demais agrupamentos do grupo *bouvreuil*. Isto corroborado discretamente pela coloração na plumagem e pela divergência em relação às vocalizações comparado as outras duas linhagens de *S. bouvreuil*. Apesar das diferenças diagnósticas marcantes no fenótipo de *S. pileata* sul e norte os resultados evidenciam baixa diferenciação genética com base nos dados de sequenciamento ddRADseq. O padrão de isolamento por distância geográfica surge como uma explicação que se ajusta a estes resultados sugerindo que a estruturação populacional é fraca. Num primeiro momento este padrão pode ser consequência da origem mais recente destas linhagens num cenário de especiação em alopatria ou peripatria com certa vazão ao fluxo gênico num sistema de diversificação em arco (*ring species*), e direcionada por seleção sexual (Irwin 2000, Marthinsen et al. 2008, Martins et al. 2016).

Em aves, táxons irmãos podem ser fortemente diferenciados em apenas um pequeno número de *loci* influenciados por seleção ecológica ou sexual (Edwards et al. 2005). Após caracterizar as diferenças fenotípicas sem radiação adaptativa evidente e determinar a organização geográfica das diferentes populações reprodutivas, esperava-se recuperar tal heterogeneidade genômica no atual conjunto de dados, capaz de recuperar linhagens genéticas. Além disso, merece destaque que mais de 30 mil SNPs analisados é apenas uma representação de parte do genoma dos caboclinhos, e uma cobertura mais densa do genoma pode ser necessária para detectar *loci* sobre pressões seletivas (Michel et al. 2010, Toews et al. 2016, Taylor e Campagna 2016).

2.5 Conclusão

Como principais definições foi possível concluir que; (1) variações fenotípicas nas populações ocorrem numa escala geográfica ampla e as mudanças tendem a ser abruptas de uma população para outra; (2) mudanças nas vocalizações associadas a distribuição geográfica das populações reprodutivas predizem mudanças discretas no padrão de

plumagem; (3) sob múltiplas linhas de evidência em conjunto é possível diagnosticar as populações de caboclinhos estudados e determinar que ao menos as seis linhagens identificadas representam um processo de divergência em pleno curso e aparentemente sob diferentes níveis de diferenciação dentro desse processo de radiação.

2.6 Recomendações Taxonômicas e Nomenclatura

Revisões taxonômicas considerando os táxons enfocados aqui apresentaram resultados conservadores, sugerindo a separação como espécies independentes somente *S. bouvreuil* e *S. pileata* (Machado 2008). Num segundo momento uma abordagem molecular independente confirmou esta sugestão de forma complementar (Campagna et al. 2013). A presente investigação constitui a primeira análise quantitativa e objetiva de atributos fenotípicos concatenadas com as linhas de evidências genéticas e comportamentais sobre uma mesma base de dados. O nível de diferenciação entre as seis populações diagnosticadas anotando concordâncias e discordância entre todas as linhas de evidências permitiu sugerir seis linhagens com caminhos evolutivos independentes.

Sob a perspectiva do mais plural e integrador conceito de espécie *Comprehensive Biologic Species Concept* (CBSC) uma recomendação seria promover a subespécie *S. b. crypta* (Sick 1967) a espécie plena. Esse táxon mantém sua identidade diagnosticável observando a plumagem final de machos, que por um mecanismo de retenção de características de juvenil, ou de fêmea. Assim apresentando um padrão único de plumagem (Sick 1967, Areta 2009), vocalização divergente das demais populações e parece isolada geograficamente e com evidências de estruturação molecular incipiente.

O nome *Sporophila bouvreuil* (Müller, 1776) se aplica para a população que neste estudo foi designada como *Sporophila bouvreuil* população do Nordeste (SbNE – machos adultos marrons alaranjados).

A população confinada à depressão do rio Araguaia também pode representar uma espécie incipiente, uma vez que pode ser diagnosticável com base no padrão de coloração da plumagem definitiva dos machos (marrom rosado), apresenta diferenciação vocal e distribuição potencial sugerindo uma população espacialmente segregada das demais com, talvez, uma estreita zona de parapatria. Foram encontrados

sinais de estruturação genética nesta linhagem também. Este seria um táxon correspondente ao nome *Sporophila aurantia* (Pelzeln 1870) a partir de uma série de espécimes que procedem do rio Araguaia, Goiás, determinadas sob esse nome (Hellmayr 1938). Embora estes espécimes não tenham sido revisados aqui.

Com base no refinamento da informação sobre a extensão das variações geográficas e fenotípicas dentro de *Sporophila pileata* recomenda-se a separação deste táxon em duas espécies. Uma espécie com distribuição mais setentrional representando a espécie nominal e uma espécie meridional supostamente sem nome. Ambas as entidades são alopátricas ou, no máximo, tem estreita zona de contato no extremo oeste da distribuição de ambas. O nome subespecífico *Sporophila pileata paraguayensis* (Chubb, 1910), atribuído a um indivíduo procedente de Sapucaí, Paraguai, provavelmente estaria incluído na variação do táxon nominal *S. pileata*. *Sporophila alaudina* (Burmeister, 1856), com localidade tipo para Montevideú, foi considerada um erro, assim devendo este nome ser descartado. Um nome para esse táxon precisa ser fornecido.

2.7 Tabelas

Tabela 2.1. Estatística descritiva para 10 caracteres morfométricos de machos ao longo da distribuição geográfica do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* com resultados estratificados em seis populações: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (Sbarag); *Sporophila bouvreuil* população do nordeste (SbNE); *Sporophila nigrorufa* (Snig); *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry); *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (SpS); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (SpN), respectivamente. Erro padrão (SE), desvio padrão (SD), intervalo de confiança (IC) com limite inferior (LI) e limite superior (LS), Índice de Hand-Wing (HWI).

Variáveis		N	Média	SD	SE	95% IC Média		Min	Max
						LI	LS		
Culmen exposto, mm	SpS	26	8.41	0.47	0.09	8.22	8.60	7.10	9.20
	SpN	67	8.24	0.35	0.04	8.16	8.33	7.50	9.20
	SbNE	53	8.01	0.44	0.06	7.89	8.13	7.00	8.98
	Scry	24	8.26	0.35	0.07	8.11	8.41	7.60	8.92
	Sbarag	46	7.81	0.43	0.06	7.68	7.94	7.17	8.80
	Snig	27	8.38	0.49	0.10	8.18	8.57	7.42	9.10
	Total	243	8.14	0.46	0.03	8.09	8.20	7.00	9.20
Altura Bico, mm	SpS	26	6.52	0.24	0.05	6.43	6.62	6.20	7.10
	SpN	64	6.36	0.34	0.04	6.28	6.45	5.10	7.00
	SbNE	48	6.25	0.30	0.04	6.16	6.33	5.48	6.97
	Scry	25	6.33	0.35	0.07	6.19	6.48	5.40	6.90
	Sbarag	42	5.87	0.41	0.06	5.74	6.00	5.20	7.70
	Snig	27	6.51	0.35	0.07	6.37	6.65	5.80	7.60
	Total	232	6.28	0.40	0.03	6.23	6.33	5.10	7.70
Largura Bico, mm	SpS	26	6.85	0.46	0.09	6.66	7.03	5.40	7.90
	SpN	67	6.44	0.31	0.04	6.36	6.52	5.52	7.00
	SbNE	54	6.49	0.34	0.05	6.39	6.58	5.70	7.30
	Scry	25	6.56	0.30	0.06	6.43	6.68	5.84	7.02
	Sbarag	45	6.20	0.30	0.05	6.11	6.29	5.20	6.68
	Snig	27	6.70	0.26	0.05	6.60	6.81	6.30	7.30
	Total	244	6.49	0.38	0.02	6.44	6.54	5.20	7.90
Retriz, mm	SpS	26	39.39	1.26	0.25	38.88	39.90	37.00	41.50
	SpN	69	37.94	1.77	0.21	37.51	38.36	33.50	41.50
	SbNE	53	36.57	1.46	0.20	36.17	36.97	33.50	39.90
	Scry	25	37.72	1.94	0.39	36.92	38.53	34.00	40.50
	Sbarag	46	37.25	1.59	0.23	36.78	37.72	33.50	41.50
	Snig	27	36.71	1.43	0.28	36.14	37.27	34.00	39.50
	Total	246	37.51	1.80	0.11	37.29	37.74	33.50	41.50
Asa, mm	SpS	26	54.14	1.39	0.27	53.58	54.70	51.60	57.50
	SpN	69	53.10	1.74	0.21	52.68	53.52	49.25	57.00
	SbNE	54	52.04	1.44	0.20	51.64	52.43	49.30	55.09
	Scry	25	53.20	1.45	0.29	52.60	53.80	50.88	56.10
	Sbarag	46	51.91	1.37	0.20	51.50	52.31	48.90	54.22
	Snig	27	50.55	0.96	0.19	50.17	50.94	48.00	52.27

Variáveis		N	Média	SD	SE	95% IC Média		Min	Max
						LI	LS		
HWI	Total	247	52.49	1.76	0.11	52.27	52.71	48.00	57.50
	SpS	26	23.65	2.56	0.50	22.62	24.68	18.52	29.63
	SpN	69	22.22	2.24	0.27	21.68	22.75	12.50	26.59
	SbNE	54	21.26	2.19	0.30	20.66	21.86	16.29	26.20
	Scry	25	20.70	2.64	0.53	19.61	21.79	14.90	27.51
	Sbarag	46	21.45	2.30	0.34	20.77	22.14	16.27	26.42
	Snig	27	19.43	2.10	0.41	18.59	20.26	15.69	24.35
	Total	247	21.56	2.53	0.16	21.24	21.87	12.50	29.63
Volume bico, mm ³	SpS	26	62.72	6.96	1.37	59.90	65.53	45.46	72.89
	SpN	65	55.04	11.49	1.43	52.19	57.88	0.00	69.83
	SbNE	47	54.40	6.39	0.93	52.52	56.27	42.78	68.69
	Scry	23	57.67	5.86	1.22	55.14	60.21	44.48	69.23
	Sbarag	42	47.49	5.71	0.88	45.71	49.27	37.15	59.89
	Snig	27	61.01	6.28	1.21	58.53	63.50	49.47	73.08
	Total	230	55.36	9.28	0.61	54.15	56.57	0.00	73.08
Massa, g	SpS	17	8.68	0.54	0.13	8.40	8.96	7.60	9.50
	SpN	51	8.19	0.51	0.07	8.04	8.33	7.20	9.80
	SbNE	12	8.36	0.54	0.16	8.01	8.70	7.80	9.30
	Scry	23	9.02	0.48	0.10	8.81	9.22	8.10	10.00
	Sbarag	43	7.87	0.53	0.08	7.71	8.04	6.70	9.00
	Snig	25	8.00	0.94	0.19	7.61	8.39	6.00	9.80
	Total	171	8.25	0.70	0.05	8.15	8.36	6.00	10.00
Comprimento total, mm	SpS	25	98.17	3.10	0.62	96.89	99.45	92.00	103.00
	SpN	67	98.25	2.58	0.32	97.62	98.88	91.00	105.00
	SbNE	44	97.81	2.67	0.40	97.00	98.62	91.50	103.00
	Scry	25	102.02	5.94	1.19	99.57	104.48	92.00	110.00
	Sbarag	41	98.40	3.54	0.55	97.29	99.52	93.00	108.00
	Snig	27	98.72	3.40	0.65	97.38	100.07	94.00	107.00
	Total	229	98.65	3.60	0.24	98.18	99.12	91.00	110.00
Tarso, mm	SpS	26	13.60	0.50	0.10	13.39	13.80	12.50	15.00
	SpN	68	13.26	0.38	0.05	13.17	13.36	12.40	14.30
	SbNE	48	13.54	0.55	0.08	13.37	13.70	12.30	14.81
	Scry	24	14.38	0.53	0.11	14.15	14.60	13.00	15.46
	Sbarag	44	13.36	0.28	0.04	13.27	13.44	12.78	13.90
	Snig	27	13.38	0.44	0.09	13.21	13.56	12.50	14.40
	Total	237	13.50	0.54	0.04	13.43	13.57	12.30	15.46

Tabela 2.2. Teste de Tukey HSD para 10 caracteres morfométricos de machos ao longo da distribuição geográfica do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa* resultante do teste ANOVA paramétrica com nível de significância na diferença das médias (α) de 0.05 para com resultados estratificados em seis populações: *Sporophila bouvreuil* população do vale do rio Araguaia (Sbarag); *Sporophila bouvreuil* população do nordeste (SbNE); *Sporophila nigrorufa* (Snig); *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry); *Sporophila pileata* população do sul da distribuição (SpS); *Sporophila pileata* população do norte da distribuição (SpN), respectivamente. A e B: definem as populações comparadas, diferença média entre A e B (MD), erro padrão (SE), intervalo de confiança (IC) com limite inferior (LI) e limite superior (LS), Índice de Hand-Wing (HWI).

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC	
						LI	LS
Culmen, mm	SpS	SpN	0.166	0.097	0.524	-0.163	0.495
	SpS	SbNE	,40130*	0.100	0.001	0.060	0.742
	SpS	Scry	0.146	0.118	0.820	-0.257	0.549
	SpS	Sbarag	,59711*	0.103	0.000	0.248	0.946
	SpS	Snig	0.031	0.115	1.000	-0.361	0.422
	SpN	SbNE	0.236	0.077	0.029	-0.026	0.497
	SpN	Scry	-0.020	0.099	1.000	-0.358	0.319
	SpN	Sbarag	,43154*	0.080	0.000	0.159	0.704
	SpN	Snig	-0.135	0.095	0.718	-0.459	0.190
	SbNE	Scry	-0.255	0.103	0.134	-0.606	0.095
	SbNE	Sbarag	0.196	0.084	0.189	-0.091	0.483
	SbNE	Snig	-,37060*	0.099	0.003	-0.707	-0.034
	Scry	Sbarag	,45118*	0.105	0.000	0.093	0.810
	Scry	Snig	-0.115	0.117	0.923	-0.515	0.284
	Sbarag	Snig	-,56641*	0.101	0.000	-0.912	-0.221
	Altura Bico, mm	SpS	SpN	0.162	0.079	0.321	-0.108
SpS		SbNE	0.279	0.083	0.011	-0.004	0.562
SpS		Scry	0.192	0.096	0.341	-0.134	0.517
SpS		Sbarag	,65485*	0.085	0.000	0.365	0.945
SpS		Snig	0.013	0.094	1.000	-0.306	0.332
SpN		SbNE	0.117	0.065	0.467	-0.105	0.339
SpN		Scry	0.030	0.080	0.999	-0.244	0.304
SpN		Sbarag	,49274*	0.068	0.000	0.262	0.723
SpN		Snig	-0.149	0.078	0.403	-0.416	0.118
SbNE		Scry	-0.088	0.084	0.903	-0.374	0.199
SbNE		Sbarag	,37545*	0.072	0.000	0.130	0.621
SbNE		Snig	-0.266	0.082	0.017	-0.546	0.013
Scry		Sbarag	,46304*	0.086	0.000	0.170	0.757
Scry		Snig	-0.179	0.095	0.413	-0.501	0.144
Sbarag		Snig	-,64172*	0.084	0.000	-0.928	-0.355
Largura Bico, mm		SpS	SpN	,40443*	0.077	0.000	0.144
	SpS	SbNE	,35984*	0.079	0.000	0.090	0.629

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC		
						LI	LS	
Retriz, mm	SpS	Scry	0.290	0.093	0.025	-0.026	0.606	
	SpS	Sbarag	,64799*	0.082	0.000	0.370	0.926	
	SpS	Snig	0.145	0.091	0.607	-0.165	0.455	
	SpN	SbNE	-0.045	0.061	0.977	-0.251	0.162	
	SpN	Scry	-0.115	0.078	0.680	-0.379	0.150	
	SpN	Sbarag	,24357*	0.064	0.002	0.026	0.461	
	SpN	Snig	-,25977*	0.076	0.009	-0.517	-0.002	
	SbNE	Scry	-0.070	0.080	0.952	-0.343	0.203	
	SbNE	Sbarag	,28815*	0.067	0.000	0.060	0.516	
	SbNE	Snig	-0.215	0.078	0.069	-0.481	0.051	
	Scry	Sbarag	,35822*	0.083	0.000	0.077	0.640	
	Scry	Snig	-0.145	0.092	0.615	-0.458	0.168	
	Sbarag	Snig	-,50333*	0.081	0.000	-0.778	-0.229	
	SpS	SpN	1,45107*	0.370	0.002	0.191	2.711	
	SpS	SbNE	2,81676*	0.385	0.000	1.506	4.128	
	SpS	Scry	1,66446*	0.451	0.004	0.131	3.198	
	SpS	Sbarag	2,13803*	0.395	0.000	0.795	3.481	
	SpS	Snig	2,68328*	0.442	0.000	1.179	4.188	
	SpN	SbNE	1,36569*	0.294	0.000	0.366	2.366	
	SpN	Scry	0.213	0.375	0.993	-1.065	1.491	
	SpN	Sbarag	0.687	0.306	0.222	-0.355	1.729	
	SpN	Snig	1.232	0.365	0.011	-0.011	2.475	
	SbNE	Scry	-1.152	0.390	0.040	-2.481	0.176	
	SbNE	Sbarag	-0.679	0.324	0.294	-1.782	0.425	
	SbNE	Snig	-0.133	0.380	0.999	-1.428	1.161	
	Scry	Sbarag	0.474	0.400	0.844	-0.887	1.834	
	Scry	Snig	1.019	0.446	0.205	-0.501	2.538	
	Sbarag	Snig	0.545	0.390	0.728	-0.782	1.873	
	Asa, mm	SpS	SpN	1.039	0.339	0.029	-0.116	2.193
		SpS	SbNE	2,10205*	0.352	0.000	0.904	3.300
		SpS	Scry	0.943	0.413	0.204	-0.462	2.349
		SpS	Sbarag	2,23473*	0.362	0.000	1.004	3.466
SpS		Snig	3,58557*	0.405	0.000	2.207	4.964	
SpN		SbNE	1,06312*	0.268	0.001	0.152	1.975	
SpN		Scry	-0.096	0.344	1.000	-1.267	1.075	
SpN		Sbarag	1,19580*	0.281	0.000	0.241	2.151	
SpN		Snig	2,54663*	0.335	0.000	1.408	3.686	
SbNE		Scry	-1.159	0.357	0.016	-2.373	0.055	
SbNE		Sbarag	0.133	0.296	0.998	-0.874	1.139	
SbNE		Snig	1,48352*	0.347	0.000	0.301	2.666	
Scry		Sbarag	1,29155*	0.366	0.007	0.045	2.538	
Scry		Snig	2,64239*	0.409	0.000	1.250	4.035	
Sbarag		Snig	1,35084*	0.357	0.003	0.135	2.567	

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC	
						LI	LS
HWI	SpS	SpN	1.435	0.530	0.078	-0.370	3.240
	SpS	SbNE	2,38798*	0.550	0.000	0.516	4.260
	SpS	Scry	2,95118*	0.645	0.000	0.754	5.148
	SpS	Sbarag	2,19734*	0.565	0.002	0.273	4.122
	SpS	Snig	4,22446*	0.633	0.000	2.069	6.380
	SpN	SbNE	0.953	0.419	0.208	-0.472	2.378
	SpN	Scry	1.516	0.538	0.058	-0.315	3.348
	SpN	Sbarag	0.763	0.439	0.508	-0.730	2.256
	SpN	Snig	2,78973*	0.523	0.000	1.009	4.570
	SbNE	Scry	0.563	0.557	0.914	-1.334	2.461
	SbNE	Sbarag	-0.191	0.462	0.998	-1.764	1.383
	SbNE	Snig	1.836	0.543	0.011	-0.012	3.685
	Scry	Sbarag	-0.754	0.573	0.776	-2.703	1.195
	Scry	Snig	1.273	0.640	0.351	-0.904	3.450
	Sbarag	Snig	2,02712*	0.559	0.005	0.125	3.929
Volume bico, mm ³	SpS	SpN	7,67992*	1.877	0.001	1.284	14.076
	SpS	SbNE	8,31819*	1.977	0.001	1.582	15.055
	SpS	Scry	5.042	2.316	0.252	-2.847	12.932
	SpS	Sbarag	15,22690*	2.019	0.000	8.349	22.105
	SpS	Snig	1.702	2.223	0.973	-5.871	9.276
	SpN	SbNE	0.638	1.549	0.998	-4.639	5.916
	SpN	Scry	-2.638	1.963	0.760	-9.325	4.050
	SpN	Sbarag	7,54698*	1.602	0.000	2.090	13.004
	SpN	Snig	-5.978	1.852	0.018	-12.288	0.333
	SbNE	Scry	-3.276	2.059	0.605	-10.290	3.738
	SbNE	Sbarag	6,90871*	1.718	0.001	1.056	12.761
	SbNE	Snig	-6.616	1.954	0.011	-13.272	0.040
	Scry	Sbarag	10,18451*	2.098	0.000	3.035	17.334
	Scry	Snig	-3.340	2.296	0.693	-11.161	4.481
	Sbarag	Snig	-	1.996	0.000	-20.323	-6.726
Massa, g	SpS	SpN	13,52450*	0.491	0.168	-0.083	1.065
	SpS	SbNE	0.318	0.226	0.722	-0.455	1.091
	SpS	Scry	-0.339	0.192	0.489	-0.995	0.317
	SpS	Sbarag	,80205*	0.172	0.000	0.215	1.390
	SpS	Snig	,68047*	0.188	0.005	0.036	1.325
	SpN	SbNE	-0.173	0.192	0.946	-0.831	0.485
	SpN	Scry	-,82953*	0.150	0.000	-1.345	-0.314
	SpN	Sbarag	0.311	0.124	0.127	-0.113	0.736
	SpN	Snig	0.190	0.146	0.786	-0.311	0.690
	SbNE	Scry	-0.657	0.213	0.029	-1.387	0.073
	SbNE	Sbarag	0.484	0.196	0.138	-0.186	1.153
	SbNE	Snig	0.362	0.210	0.519	-0.358	1.082

Variáveis	A	B	MD	SE	α	IC	
						LI	LS
Comprimento total, mm	Scry	Sbarag	1,14080*	0.155	0.000	0.611	1.671
	Scry	Snig	1,01922*	0.173	0.000	0.427	1.612
	Sbarag	Snig	-0.122	0.151	0.966	-0.637	0.394
	SpS	SpN	-0.079	0.805	1.000	-2.820	2.663
	SpS	SbNE	0.358	0.860	0.998	-2.572	3.287
	SpS	Scry	-3,85400*	0.971	0.001	-7.162	-0.546
	SpS	Sbarag	-0.237	0.871	1.000	-3.205	2.731
	SpS	Snig	-0.554	0.953	0.992	-3.801	2.692
	SpN	SbNE	0.436	0.666	0.987	-1.834	2.706
	SpN	Scry	-3,77543*	0.805	0.000	-6.517	-1.034
	SpN	Sbarag	-0.158	0.681	1.000	-2.478	2.161
	SpN	Snig	-0.476	0.783	0.990	-3.142	2.191
	SbNE	Scry	-4,21155*	0.860	0.000	-7.141	-1.282
	SbNE	Sbarag	-0.594	0.745	0.968	-3.134	1.945
Tarso, mm	SbNE	Snig	-0.912	0.839	0.886	-3.771	1.948
	Scry	Sbarag	3,61712*	0.871	0.001	0.649	6.585
	Scry	Snig	3,29978*	0.953	0.008	0.053	6.546
	Sbarag	Snig	-0.317	0.851	0.999	-3.216	2.582
	SpS	SpN	0.332	0.102	0.017	-0.016	0.680
	SpS	SbNE	0.061	0.108	0.993	-0.306	0.429
	SpS	Scry	-,78051*	0.125	0.000	-1.208	-0.353
	SpS	Sbarag	0.237	0.110	0.259	-0.136	0.611
	SpS	Snig	0.215	0.122	0.492	-0.200	0.629
	SpN	SbNE	-0.271	0.084	0.017	-0.555	0.014
	SpN	Scry	-1,11240*	0.105	0.000	-1.471	-0.754
	SpN	Sbarag	-0.095	0.086	0.880	-0.387	0.197
	SpN	Snig	-0.117	0.101	0.854	-0.461	0.226
	SbNE	Scry	-,84167*	0.111	0.000	-1.219	-0.464
SbNE	Sbarag	0.176	0.093	0.402	-0.139	0.491	
SbNE	Snig	0.154	0.107	0.703	-0.210	0.517	
Scry	Sbarag	1,01780*	0.112	0.000	0.635	1.401	
Scry	Snig	,99519*	0.124	0.000	0.572	1.419	
Sbarag	Snig	-0.023	0.108	1.000	-0.392	0.346	

2.8 Anexos

Anexo 2.1. Tabela com todos os espécimes examinados nesse estudo, incluindo indivíduos anilhados e peles de museus. Apenas os registros provenientes da base de dados Wikiaves não são listados.

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
MN	27109	2.12.1939	<i>Sporophila b. crypta</i>		LINHARES, LAGÔA	ES
MN	27108	2.11.0000	<i>Sporophila b. crypta</i>		LINHARES	ES
MN	27110		<i>Sporophila b. crypta</i>			ES
MN	27421		<i>Sporophila b. crypta</i>		FAZ EUROPA, LINHARES	ES
MN	27724		<i>Sporophila b. crypta</i>		FAZ EUROPA, LINHARES	ES
MN	26457	7.12.1939	<i>Sporophila b. crypta</i>		LINHARES, LAGOA	ES
AMNH	801478	03.12.1965	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	RIO DE JANEIRO	RJ
AMNH	801479	07.12.1965	<i>Sporophila b. crypta</i>	F	RIO DE JANEIRO	RJ
MN	31061	21.11.1965	<i>Sporophila b. crypta</i>		ITAGUAÍ	RJ
MN	31060	21.11.1965	<i>Sporophila b. crypta</i>		ITAGUAÍ	RJ
MN	27083	7.12.1939	<i>Sporophila b. crypta</i>		LINHARES, LAGOA	RJ
MUZUSP	78842	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78843	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78844	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78845	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78846	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78847	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78849	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78848	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78850	13.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78851	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78852	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78853	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78854	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78855	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	F	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	78856	15.10.2007	<i>Sporophila b. crypta</i>	F	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
D144296		13.12.2014	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	MARICA	RJ
D144297		13.12.2014	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	MARICA	RJ

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
C100729		14.12.2014	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	ARMAÇÃO DOS BUZIOS	RJ
MCP 4368		16.12.2014	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MCP 4367		16.12.2014	<i>Sporophila b. crypta</i>	M	CAMPOS DOS GOYTACAZES	RJ
MUZUSP	28140	14.10.1942	<i>Sporophila b. crypta</i> cf.	F	GUARAPARI	ES
MUZUSP	28139	14.10.1942	<i>Sporophila b. crypta</i> cf.	F	GUARAPARI	ES
C100730		19.2.2015	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	MOGI DAS CRUZES	SP
C100738		21.2.2015	<i>Sporophila bouvreuil</i> .	M	MOGI DAS CRUZES	SP
MUZUSP	39333	2.5.1957	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	ENGENHO RIACHÃO, AMBRANGULO	AL
MUZUSP	39332	27.2.1957	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	USINA SINIMBU	AL
MUZUSP	39331	19.2.1957	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	USINA SINIMBU	AL
MUZUSP	39330	14.2.1957	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	USINA SINIMBU	AL
MUZUSP	39329	8.2.1957	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	USINA SINIMBU	AL
MUZUSP	37750	12.10.1951	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	RIO LARGO	AL
MUZUSP	37751	31.10.1951	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	ALAGOAS	AL
MUZUSP	14340	24.1.1933	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	ILHA DA BIMBARRA	BA
MUZUSP	11340	12.11.1933	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	COMPEBAS, PROXA MADRE DE DEUS	BA
MUZUSP	14342	12.2.1933	<i>Sporophila bouvreuil</i>	F	BHAIA	BA
MCP		15.03.2014	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	RODA VELHA	BA
AMNH	244844	27.03.1927	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	JUAZEIRO	BA
AMNH	41274		<i>Sporophila bouvreuil</i>	M		BA
FM	63600	4.09.1923	<i>Sporophila bouvreuil</i>	F	MARANHÃO	BRASIL
FM	63599	3.09.1923	<i>Sporophila bouvreuil</i>	F	MARANHÃO	BRASIL
MCZ	169595	12.11.1933	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	BAHIA, RECONCAVO	BRASIL
MCZ	169595	31.01.1933	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	PRÓXIMO A MADRE DEUS, BAHIA	BRASIL
MCZ	73545		<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	BAHIA	BRASIL
ANSP	9823		<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	PARÁ	BRASIL
ANSP	9822		<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	?	BRASIL
ANSP	53633		<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	?	BRASIL
MUZUSP	42122	18.8.1958	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	ITAPIOCA	CE
MUZUSP	42123	20.8.1958	<i>Sporophila bouvreuil</i>	F	ITAPIOCA	CE
AMNH	244827	11.12.1926	<i>Sporophila bouvreuil</i>	M	QUIXADA	CE

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
AMNH	514673	04.09.1839	Sporophila bouvreuil	M		ES
AMNH	514672	13.08.1879	Sporophila bouvreuil	M		ES
MUZUSP	85414	28.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	MUNICÍPIO OU RIO PEIXE, 18 KM LESTE RIO ARAGUAIA	GO
MUZUSP	85413	28.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	MUNICÍPIO OU RIO PEIXE, 18 KM LESTE RIO ARAGUAIA	GO
MUZUSP	85415	28.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	MUNICÍPIO OU RIO PEIXE, 18 KM LESTE RIO ARAGUAIA	GO
C100700		18.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
C100698		18.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
C100699		18.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
C100697		19.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
C100693		19.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
C100694		19.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
COLETA		18.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	BRITÂNIA	GO
ANSP	9824		Sporophila bouvreuil	M	CAYENNE	GUYANNA FRANCESA
ANSP	10747		Sporophila bouvreuil	M	CAYENNE	GUYANNA FRANCESA
MN	14741		Sporophila bouvreuil		SÃO BENTO	MA
MUZUSP	6816	8.2.1907	Sporophila bouvreuil	M	MARANHÃO	MA
AMNH	514670	02.03.1907	Sporophila bouvreuil	M	BOA VISTA	MA
AMNH	244830	14.03.1926	Sporophila bouvreuil	M	PARISES ROSÁRIOS	MA
AMNH	244829	14.03.1926	Sporophila bouvreuil	M	PARISES ROSÁRIOS	MA
C100715		21.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	COROMANDEL	MG
MUZUSP	35334	5.9.1944	Sporophila bouvreuil	M	MOLHA SACO, CERCA DE 65 KM DE PINDAIBA A SÃO DOMINGOS,	MT
MUZUSP	85409	25.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	BARRA DO GARÇAS	MT
MUZUSP	82693	18.5.2008	Sporophila bouvreuil	I	S. F. DO ARAGUAIA	MT
MCP		14.2.2014	Sporophila bouvreuil	F	ARAGUAIANA	MT
AMNH	128869	28.11.1911	Sporophila bouvreuil	F	MARAJÓ	PA
MN	44085		Sporophila bouvreuil		FAZ. MARIA PÃNA ILHA DO MARAJÓ, MUNICÍPIO COCHOEIRA DO ARARI	PA
MN	17773		Sporophila bouvreuil		FLOR DO PRADO, ANATIPURÚ (QUATIPURÚ)	PA
MN	44083		Sporophila bouvreuil		FAZ. MARIA PÃNA ILHA DO MARAJÓ, MUNICÍPIO COCHOEIRA DO ARARI	PA

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
MUZUSP	82318	18.1.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	90293	9.9.2010	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84101	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	90292	9.9.2010	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84100	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84099	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84098	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84097	1.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84096	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84095	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84094	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84093	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84092	1.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84091	1.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MUZUSP	84090	3.9.2009	Sporophila bouvreuil	M	SANTANA DO ARAGUAIA	PA
MN	24774		Sporophila bouvreuil		ENGENHO MURIBARA, SÃO LOURENÇO PERNAMBUCO	PE
MN	24918		Sporophila bouvreuil		ENGENHO PIRAJÁ, MERCÊS	PE
MUZUSP	18610	31.12.1938	Sporophila bouvreuil	M	ITAMARACÁ	PE
MUZUSP	18611	13.12.1938	Sporophila bouvreuil	M	ZAPERA, FAZENDA A. BENTO	PE
MUZUSP	18612	3.1.1939	Sporophila bouvreuil	M	ITAMARACÁ	PE
MUZUSP	63487	8.6.1971	Sporophila bouvreuil	M	ÁGUA AZUL, VICENZA	PE
MUZUSP	18609	3.1.1939	Sporophila bouvreuil	F	PERNAMBUCO	PE
MUZUSP	34286	12.9.1950	Sporophila bouvreuil	I	VITÓRIA	PE
AMNH	244826	05.02.1927	Sporophila bouvreuil	F	GUARANHUNS	PE
AMNH	244825	05.02.1926	Sporophila bouvreuil	M	GARANHUNS	PE
AMNH	244823	05.03.1926	Sporophila bouvreuil	M	PALMARES	PE
AMNH	244824	05.03.1927	Sporophila bouvreuil	M	PALMARES	PE
MUZUSP	79445	12.1.2008	Sporophila bouvreuil	M	MOGI DAS CRUZES	SP
MUZUSP	77830	24.2.2007	Sporophila bouvreuil	M	MOGI DAS CRUZES	SP
MUZUSP	77829	24.2.2007	Sporophila bouvreuil	M	MOGI DAS CRUZES	SP
MUZUSP	77828	24.2.2007	Sporophila bouvreuil	M	MOGI DAS CRUZES	SP
MUZUSP	698	31.1.1919	Sporophila bouvreuil	M	VILLA EMA	SP

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
MUZUSP	3098	28.12.1896	Sporophila bouvreuil	M	SP	SP
MUZUSP	76112	28.03.2002	Sporophila bouvreuil	M	FAZ. ROMA MARG DIREITA DO RIO TOCANTINS	TO
MUZUSP	85412	30.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
MUZUSP	85411	30.10.2009	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
MUZUSP	85410	2.11.2009	Sporophila bouvreuil	M	ARAGUACEMA	TO
COLETA		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100710		3.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100711		3.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100712		3.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100725		4.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100713		4.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100714		4.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100695		26.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
		26.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100696		27.2.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100701		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100702		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100703		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100704		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100705		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100706		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100707		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100708		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
C100709		1.03.2014	Sporophila bouvreuil	M	LAGOA DA CONFUSÃO	TO
AMNH	128864	29.12.1912	Sporophila bouvreuil	F	ARUMANBUBA PAR. DE ALMERIUM	
AMNH	128868	13.11.1901	Sporophila bouvreuil	M	SANTA MARIA MEXIANA	PA
ANSP	9821		Sporophila bouvreuil	M		BRASIL
MN	31459		Sporophila bouvreuil		JEQUITINHONHA	MG
MUZUSP	40600	13.8.1957	Sporophila bouvreuil	M	MARANGUAPE	
D144317		02.01.2014	Sporophila nigrorufa	M	PIRACANJUBA	GO
D144288		21.03.2014	Sporophila nigrorufa	M	COROMANDEL	MG

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
MUZUSP	78114	28.7.1997	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	MT	MT
MUZUSP	78117	28.7.1997	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	MT	MT
MUZUSP	78116	28.7.1997	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	MT	MT
MUZUSP	78115	28.7.1997	<i>Sporophila nigrorufa</i>	F	MT	MT
		12.2.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	ARAGUAIANA	MT
C100663		14.01.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100664		14.01.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100665		16.01.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	F	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100666		17.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100667		19.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100669		20.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100670		20.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100671		21.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100672		21.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100673		22.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100674		22.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100675		22.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA S. T. / PONTES E LACERDA	MT
C100676		23.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA S. T. / PONTES E LACERDA	MT
C100677		23.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA S. T. / PONTES E LACERDA	MT
C100679		23.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA S. T. / PONTES E LACERDA	MT
C100680		24.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA S. T. / PONTES E LACERDA	MT
C100681		24.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100682		25.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100683		26.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT

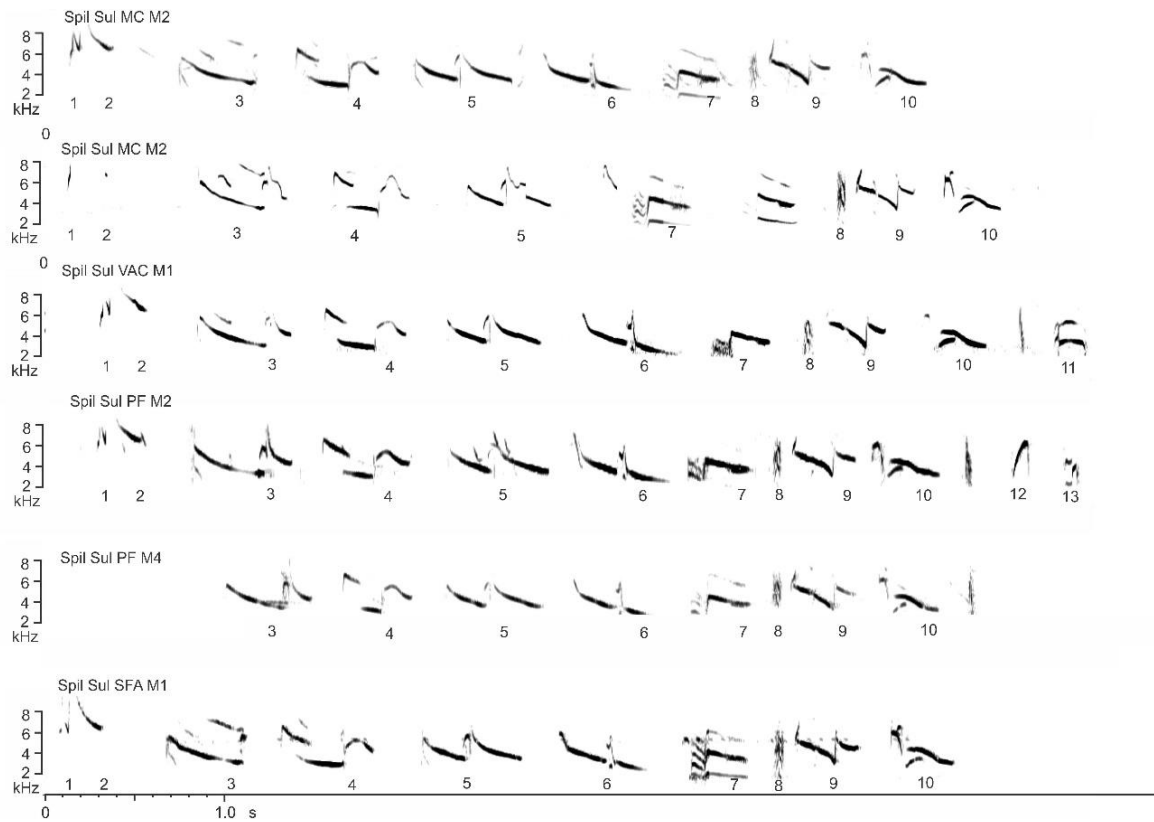
MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
C100684		26.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100685		26.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100686		27.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
D144328		27.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100686		27.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	F	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100688		29.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
COLETA		29.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	M	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100689		30.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100690		30.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100691		30.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
C100692		30.1.2014	<i>Sporophila nigrorufa</i>	I	VILA BELA DA SANTÍSSIMA TRINDADE	MT
AMNH	199127	29.10.1967	<i>Sporophila pileata</i>	M	CORRIENTES	ARGENTINA
C100653		20.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100654		22.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100655		23.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100656		24.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	FRENTE PARNA EMAS	GO
C100657		24.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	FRENTE PARNA EMAS	GO
COLETA		24.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	FRENTE PARNA EMAS	GO
C100658		26.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100659		26.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100661		28.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100662		28.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PARNA EMAS	GO
C100716		21.03.2014	<i>Sporophila pileata</i>	M	COROMANDEL	MG
C100717		24.03.2014	<i>Sporophila pileata</i>	M	UBERABA	MG
D107085		9.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	SACRAMENTO	MG
D107092		12.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	SACRAMENTO	MG
D107093		12.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	SACRAMENTO	MG

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
D107094		12.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
D107095		12.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
D107096		14.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
D107097		14.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
D107099		14.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
MCP 4384		18.3.2013	Sporophila pileata	M	SACRAMENTO	MG
MUZUSP	13326	11.9.1930	Sporophila pileata	F	PORTO ESPERANÇA	MT
AMNH	320651	28.11.1930	Sporophila pileata	M	ESTÂNCIA DO COAGNAZÚ	PARAGUAI
AMNH	320202	20.10.1930	Sporophila pileata	M	LESTE DE VILA RICA, COLÔNIA INDEPENDÊNCIA	PARAGUAI
AMNH	320203	23.10.1930	Sporophila pileata	M	LESTE DE VILA RICA, COLÔNIA INDEPENDÊNCIA	PARAGUAI
AMNH	320206	24.10.1930	Sporophila pileata	M	LESTE DE VILA RICA, COLÔNIA INDEPENDÊNCIA	PARAGUAI
AMNH	320204	24.10.1930	Sporophila pileata	M	LESTE DE VILA RICA, COLÔNIA INDEPENDÊNCIA	PARAGUAI
AMNH	320205	24.10.1930	Sporophila pileata	M	LESTE DE VILA RICA, COLÔNIA INDEPENDÊNCIA	PARAGUAI
C71299		16.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107055		20.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107056		21.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107058			Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107063		25.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107064		25.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107065		25.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107067		28.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107068		28.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107069		6.2.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107070		6.2.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
C71295		13.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
C71296		14.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
D107066		25.1.2013	Sporophila pileata	M	PIRAÍ DO SUL	PR
AMNH	822161	30.01.1973	Sporophila pileata	M	SÃO BORJA	RS
AMNH	315894	20.02.1929	Sporophila pileata	M	NONOAI, PASSO DA ESTRADA	RS
C71276		30.12.2012	Sporophila pileata	M	CRUZ ALTA	RS

MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
C71277		30.12.2012	Sporophila pileata	M	CRUZ ALTA	RS
C71278		30.12.2012	Sporophila pileata	M	CRUZ ALTA	RS
C71264		21.12.2012	Sporophila pileata	M	LAGOA VERMELHA/ P FUNDO	RS
C71265		22.12.2012	Sporophila pileata	M	PASSO FUNDO	RS
C71266		22.12.2012	Sporophila pileata	M	PASSO FUNDO	RS
C71267		22.12.2012	Sporophila pileata	M	PASSO FUNDO	RS
C71268		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
C71269		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
C71270		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
C71271		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
C71272		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
C71273		23.12.2012	Sporophila pileata	M	SANTA B. DO SUL	RS
MCP		26.3.2012	Sporophila pileata	M	SÃO FRANCISCO DE ASSIS	RS
MCP		26.3.2012	Sporophila pileata	M	SÃO FRANCISCO DE ASSIS	RS
C71274		26.3.2012	Sporophila pileata	M	SÃO FRANCISCO DE ASSIS	RS
C71275		26.3.2012	Sporophila pileata	M	SÃO FRANCISCO DE ASSIS	RS
C71258		17.12.2012	Sporophila pileata	M	VACARIA	RS
C71259		18.12.2012	Sporophila pileata	M	VACARIA	RS
C71260		19.12.2012	Sporophila pileata	M	VACARIA	RS
FM	123655	25.01.1941	Sporophila pileata	M	SÃO PAULO	SP
FM	123656	3.02.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
FM	123654	24.01.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
FM	123657	1.2.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
MUZUSP	1720	10.12.00	Sporophila pileata	M	SÃO PAULO	SP
MUZUSP	10686	19.3.1926	Sporophila pileata	M	ITATIBA	SP
MUZUSP	26292	1.2.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
MUZUSP	26293	1.2.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
MUZUSP	26294	24.1.1941	Sporophila pileata	M	MUNICIPIO DE LINS	SP
MUZUSP	26295	13.2.1941	Sporophila pileata	F	MUNICIPIO DE LINS	SP
MUZUSP	26296	15.2.1941	Sporophila pileata	M	BARRA DO RIO DOURADO	SP
MUZUSP	26297	25.1.1941	Sporophila pileata	M	BARRA DO RIO DOURADO	SP
MUZUSP	54127	11.11.1963	Sporophila pileata	M	AVARÉ	SP

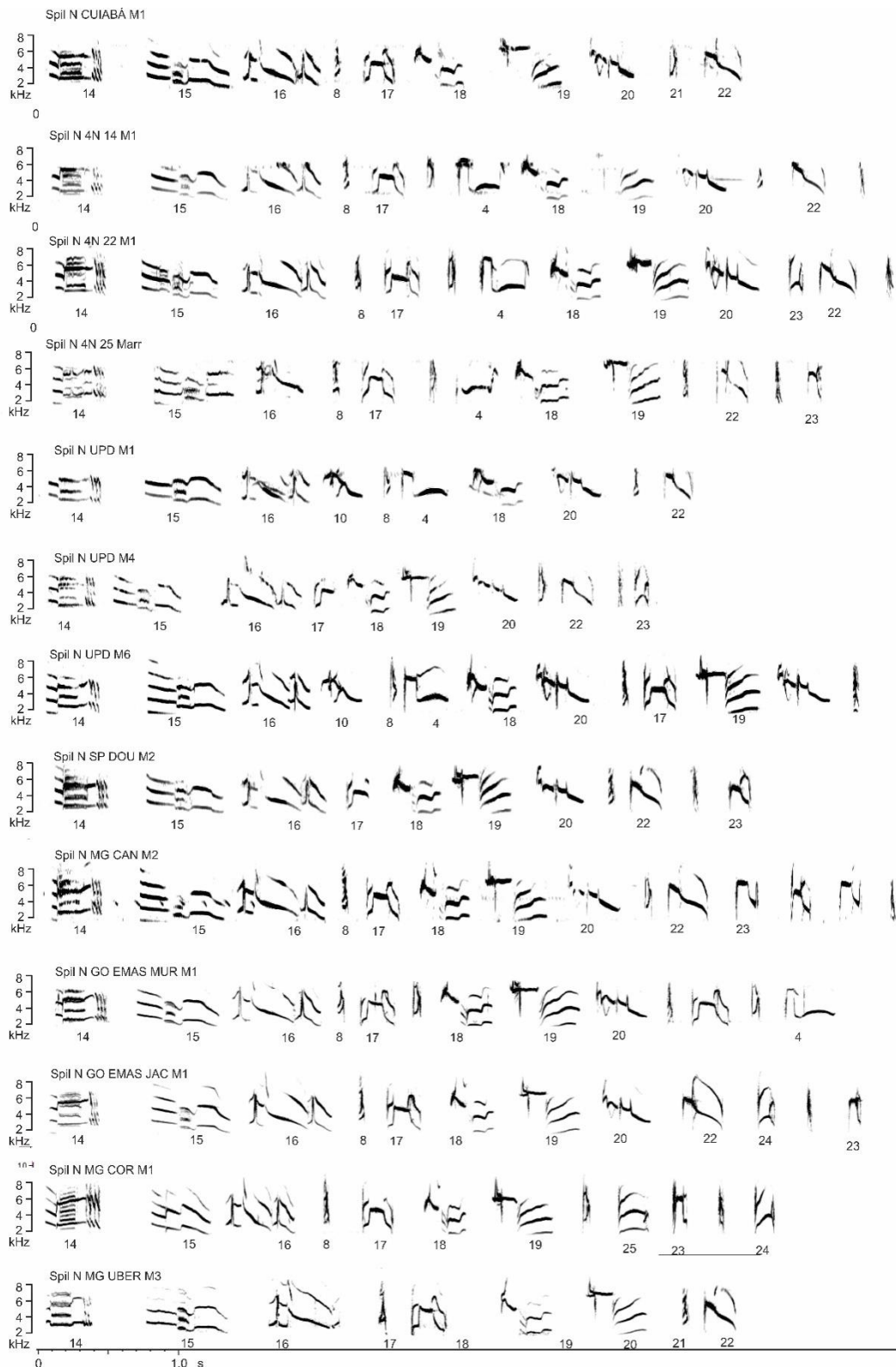
MUSEU/ANILHA	NO MUSEU	DATA	TÁXON	SEXO	LOCALIDADE	EST/PAÍS
MUZUSP	76717	21.12.2005	<i>Sporophila pileata</i>	M	LAGOA BURI	SP
MUZUSP	76718	19.12.2005	<i>Sporophila pileata</i>	M	LAGOA BURI	SP
MUZUSP	77831	23.2.2007	<i>Sporophila pileata</i>	M	SANTA GERTRUDES	SP
MUZUSP	77832	23.2.2007	<i>Sporophila pileata</i>	M	SANTA GERTRUDES	SP
MUZUSP	77833	23.2.2007	<i>Sporophila pileata</i>	M	SANTA GERTRUDES	SP
MUZUSP	77834	23.2.2007	<i>Sporophila pileata</i>	M	SANTA GERTRUDES	SP
C100651		18.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PEREIRA BARRETO	SP
C100652		18.12.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	PEREIRA BARRETO	SP
D107075		28.2.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	DOURADO	SP
D107076		28.2.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	DOURADO	SP
D107077		1.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	F	DOURADO	SP
D107078		1.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	I	DOURADO	SP
D107079		1.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	I	DOURADO	SP
D107080		1.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	DOURADO	SP
D107084		2.3.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	DOURADO	SP
D107071		19.2.2012	<i>Sporophila pileata</i>	F	ITARARÉ	SP
D107072		20.2.2012	<i>Sporophila pileata</i>	M	ITARARÉ	SP
D107073		24.2.2013	<i>Sporophila pileata</i>	M	ITARARÉ	SP
MUZUSP	23753	14.3.1937	<i>Sporophila pileata</i>	M	UNNA	SP?
MN	31197	15.9.54	<i>Sporophila pileata</i> cf.		ARAGARÇAS, GOIAS	GO
MN	14834	29.2.1947	<i>Sporophila pileata</i> cf.		PLANALTINA	GO
MUZUSP	15314	12.9.1934	<i>Sporophila pileata</i> cf.	M	RIO DAS ALMAS	GO
MUZUSP	15316	12.9.1934	<i>Sporophila pileata</i> cf.	M	FAZENDA THOMÉ PINTO, RIO DAS ALMAS	GO
C100739		6.3.2015	<i>Sporophila pileata</i> cf.	M	TERENOS	MS
MUZUSP	17530	5.9.1937	<i>Sporophila pileata</i> cf.	M	PORTAL DA SERRA AZUL	MT
MUZUSP	17531	12.9.1937	<i>Sporophila pileata</i> cf.	M	PORTAL DA SERRA AZUL	MT
MUZUSP	23754	14.3.1937	<i>Sporophila pileata</i> cf.	F	UNNA	SP

Anexo 2.2. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila pileata* “sul”.



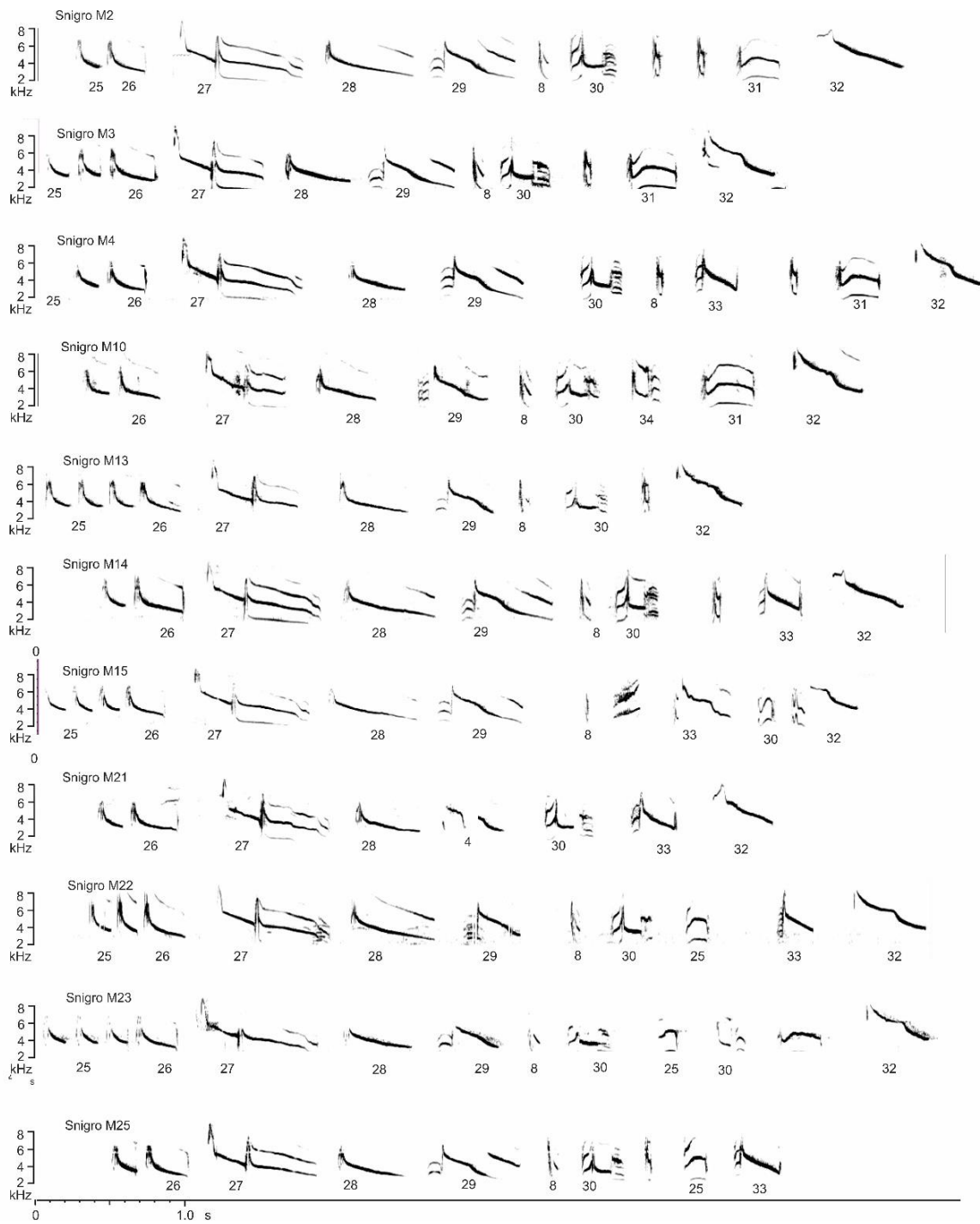
Localidade: Muitos Capões, RS (MC); Vacaria, RS (VAC); Passo Fundo, RS (PF); São Francisco de Assis, RS (SFA).

Anexo 2.3. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila pileata* “norte”.



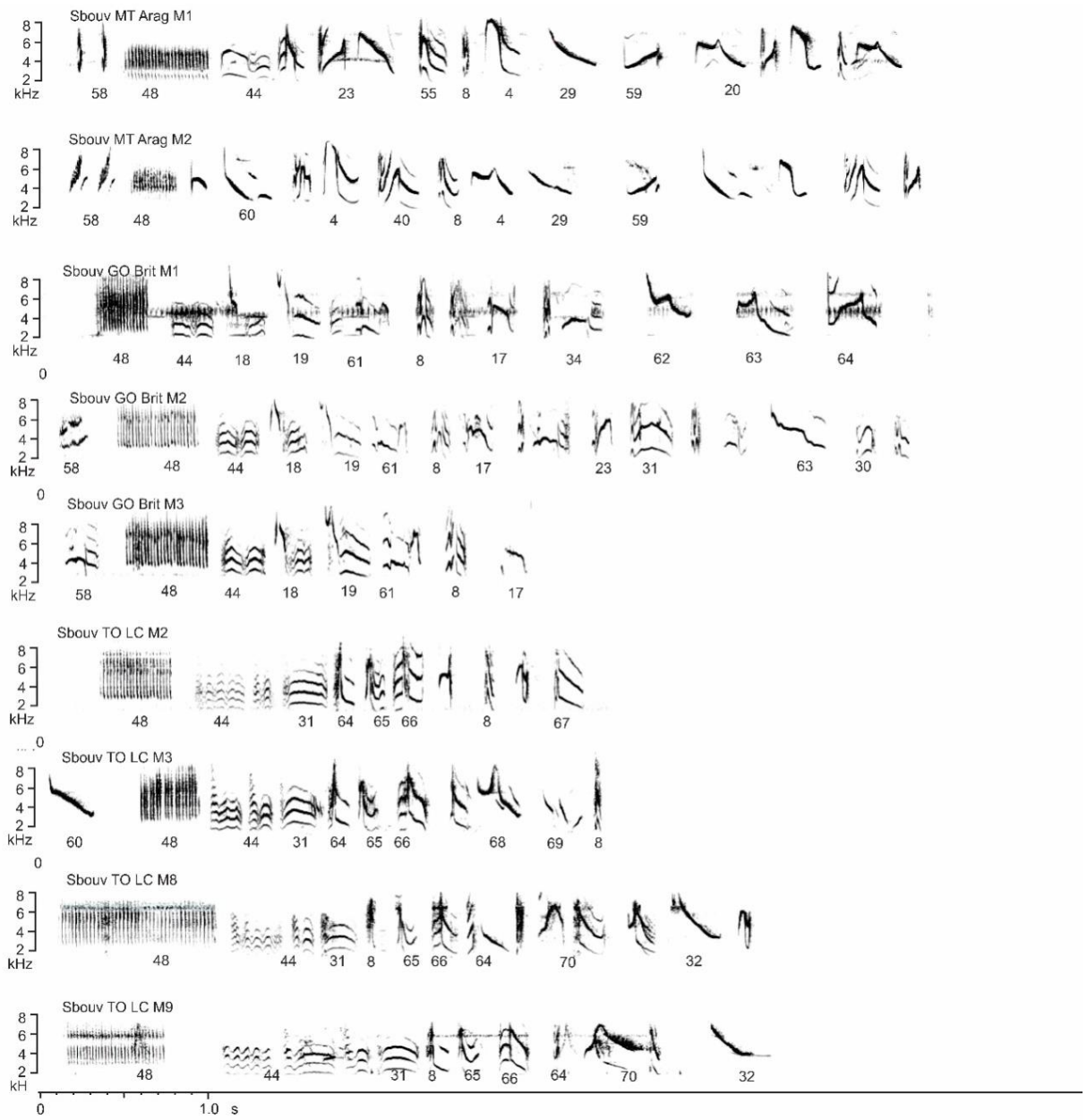
Localidade: Fazenda Cuiabá (CUIABÁ) e Fazenda 4N (4N), Piraí do Sul, PR; Unidade de Pesquisas e Desenvolvimento, SP (UPD); Dorados, SP (DOU); Serra da Canastra, MG (CAN); Parque nacional das Emas, GO (EMAS), Coramandel, MG (COR), Uberlandia e região, MG (UBER).

Anexo 2.4. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila nigrorufa*.



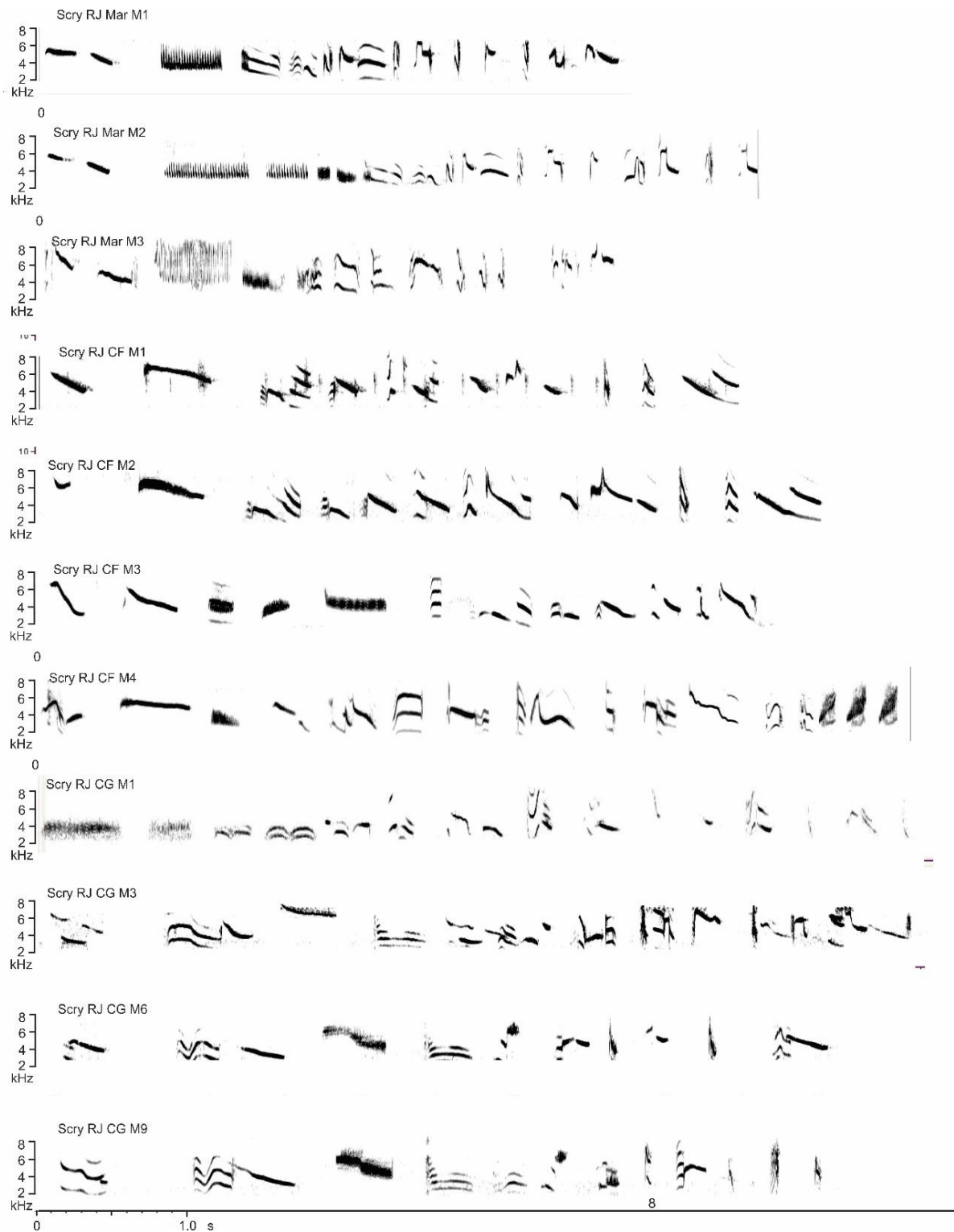
Localidades: Vila Bela da Santíssima Trindade e Pontes e Lacerda, MT. Todas as gravações procedentes destes dois municípios em diferentes localidades.

Anexo 2.5. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila bouvreuil* Araguaia.



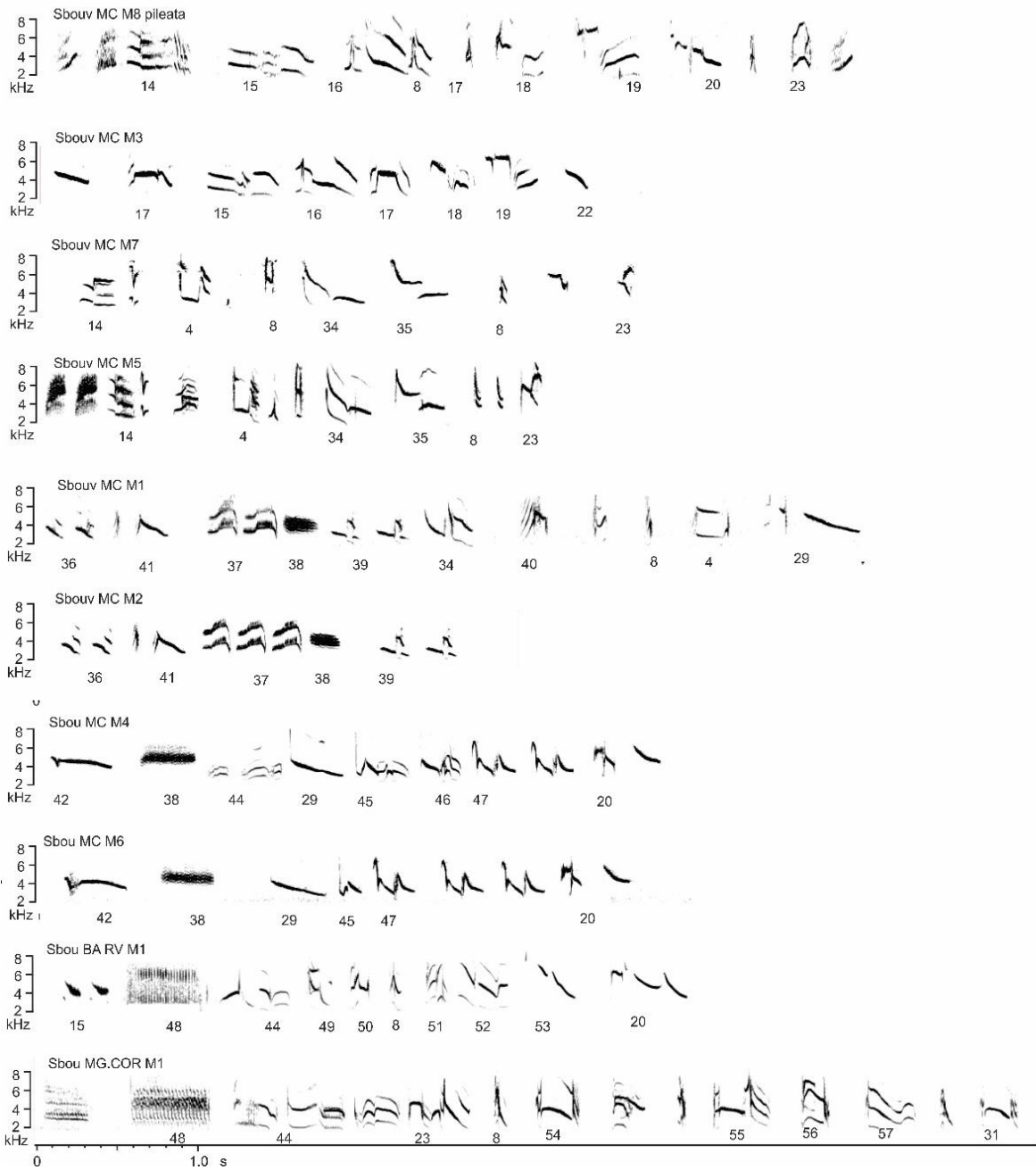
Localidade: Araguaiana, MT (Arag); Britânia, GO (Brit); Lagoa da Confusão, TO (LC).

Anexo 2.6. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila b. crypta*.



Localidade: Maricá, RJ (Mar); Cabo Frio, RJ (CF), Campos de Goytacazes, RJ (CG).

Anexo 2.7. Prancha ilustrando o repertório de notas da população *Sporophila bouvreuil* Nordeste.



Localidade: Mogi das Cruzes, SP (MC); Roda Velha, BA (BA RV); Coromandel, MG (MG.COR).

Capítulo III. Reconhecimento espécie-específico em caboclinhos e patativas.

3.1. Introdução

Diferentes sinais comportamentais co-específicos permeiam o processo de seleção sexual (Collins 2004) e interações competitivas e reprodutivas entre indivíduos podem ter implicações diretas no isolamento pré-pareamentos (*pre mating*) em espécies, produto de radiação recente (Searcy 1997, Grant e Grant 2002). Fenótipos transmitidos geneticamente como coloração, forma de estruturas ou mesmo formas de comunicação inatas tendem a acelerar o isolamento reprodutivo entre linhagens, resultando em especiação com barreiras pós-zigóticas (Price 2008, Mason et al. 2016). Sinais transmitidos culturalmente como vocalizações em Oscines são reconhecidos como promotores de isolamento reprodutivo entre populações, uma vez que podem determinar pareamentos não aleatórios em radiações rápidas (Price 1998, Servedio 2015). Sons discriminados entre espécies ou populações proximamente relacionadas e vizinhas refletem o estágio final de isolamento reprodutivo (Edwards et al. 2005). Contudo, espécies incipientes com transmissão cultural do canto, muitas vezes, apresentam permeabilidade entre sinais vocais o que pode impulsionar ou favorecer a hibridação ou introgressão quando em contato (Lynch et al. 1989, Helbig et al. 2001, Qvarnström et al. 2016). Padrões discordantes entre extrema constância e variabilidade dos cantos no espaço e no tempo podem ter significativas consequências evolutivas (Martens 1996). Entender e inferir esses padrões em sistemas de estudo comparáveis fornece grande oportunidade para testar o papel deste tipo de variação na radiação de espécies recentes no Neotrópico.

Evidências aportam que indivíduos podem atender com maior interesse a sinais comportamentais dentro de uma mesma população do que de populações estrangeiras (Catchpole e Slater 2008, Koetz-Trowse 2011). Tais respostas supostamente causam depressão ou bloqueio ao fluxo gênico entre pares de populações aparentadas (Uy et al. 2009). Por outro lado, há casos reconhecidos onde respostas comportamentais equivalentes ou mesmo mais vigorosas podem ser geradas simulando contato entre indivíduos não vizinhos ou “estrangeiros” espacialmente (Weedon e Falls 1959, Ydenberg et al. 1988). Processo este que deve agir em favor de mistura gênica (Baldassare e Webster 2013). Diferenças no padrão de respostas comportamentais contra vozes de diferentes origens geográficas associadas ao reconhecimento espécie-específico

(Paterson 1985) permitem explorar evidência direta sobre a função desse comportamento para o isolamento reprodutivo entre populações (Grant e Grant 2002, Hamao 2016).

Competição entre machos co-específicos pode ter papel crucial no bloqueio ou incremento de introgressão entre espécies proximamente relacionadas (Ratcliffe e Grant 1985, Qvarnström et al. 2012). Em Oscines, quando machos de diferentes populações ou mesmo de espécies incipientes competem vocalmente, os cantos tendem a convergir quanto ao compartilhamento de sílabas para promover melhor comunicação (Haavie et al. 2004). Isso porque sinais acústicos heteroespecíficos tendem a dificultar interações entre machos e deprimir a possibilidade de intercruzamentos (Podos et al. 2013, Grant e Grant 2014). Nesse cenário, diferentes sinais sexuais podem compor um complexo sistema envolvido nos pareamentos co-específicos de modo não aleatório para evitar hibridação (Servedio 2000, Lachlan e Servedio 2004).

Contudo, canto territorial e outras vocalizações são apenas parte dos sinais sexuais capazes de promover isolamento reprodutivo entre populações em Oscines (Baptista e Kroodsma 2001). Padrões de coloração na plumagem e ornamentos podem surgir como produto de seleção sexual com consequências diretas no processo de especiação (Price 2008). Plumagens que divergem para características discretas (menos coloridas) tendem a ser menos repelidas intra ou interespecificamente (Webster et al. 2008). Isso permite que tais indivíduos encontrem oportunidades para intercruzar e favorecer a mistura gênica (Qvarnström et al. 2006). Por outro lado, há casos em que fêmeas preferem sinais divergentes ao padrão de plumagem, levando a uma certa assimetria na introgressão de características de uma população a outra, promovendo o polimorfismo na espécie (Stein e Uy 2006). Integrando as evidências sobre o papel de diferentes sinais sexuais no isolamento reprodutivo de linhagens ou populações, fica claro que divergência significativa nas vocalizações limita a comunicação e o potencial de introgressão genética (Price 2008), enquanto sinais visuais, em alguns casos, podem favorecer a introgressão, sobretudo quando os pareamentos não envolvem vocalizações marcadamente divergentes (Grant e Grant 2014).

O incremento na complexidade do repertório vocal em Oscines pode levar a impressionante divergência comparada a táxons próximos com vocalizações simples (Catchpole e Slater 2008). Evidências têm sugerido que o aumento no repertório de sílabas surge como resposta à seleção sexual arbitrada pelas fêmeas (Collins 2008, Byers

e Kroodsma 2009). Fêmeas são capazes de discriminar e escolher seu par baseado na presença de determinados padrões de elementos no canto, os chamados elementos ou “frases sexuais” do canto (Beguin et al. 1998, Leitner e Catchpole 2002). Alguns estudos mostraram que tais elementos do canto discriminados pelas fêmeas são aqueles ouvidos por elas quando jovens (*imprinting*) (Irwin e Price 1999, Depraz et al. 2000). Exemplos empíricos têm mostrado que fêmeas filhas de machos com um determinado tipo de canto preferem escolher os cantos similares a esse mesmo grupo nos pareamentos (Grant e Grant 2008), embora não selecionem exatamente machos que cantem igual ao seu pai (McGregor e Krebs 1982). Para medir a capacidade de reconhecimento espécie específico de uma forma completa faz-se necessário avaliar a resposta comportamental de machos e fêmeas a diferentes sinais sexuais. Um estudo incipiente utilizando respostas comportamentais mostrou a capacidade que machos territoriais têm em discriminar cantos heteroespecíficos em uma linhagem de *Sporophila*, os caboclinhos (Benites et al. 2014). Para espécies com diferenças no colorido de machos pode-se prever que a coloração deve ser um sinal eficiente no reconhecimento durante interações co-específicas. Portanto, nos dois sistemas de *Sporophila* estudados, os quais as plumagens de machos são distintas entre espécies, machos devem apresentar a capacidade de discriminar visualmente indivíduos heterospecífico.

Os capítulos anteriores revelaram em detalhes a extensão na variação geográfica das vocalizações em correspondência com medidas de variações fenotípicas e moleculares dentro de dois complexos de espécies e populações de *Sporophila*. Concluiu-se que há padrões discordantes em relação à estabilidade ou variabilidade das vocalizações no espaço geográfico considerando as espécies redefinidas dentro dos dois sistemas de estudo, revelando que a diversidade críptica é maior que aquela inicialmente proposta. Para investigar a capacidade de indivíduos em discriminar sinais co-específicos os objetivos foram medir: (1) a resposta comportamental de machos territoriais a cantos co-específicos de diferentes localidades e cantos heteroespecíficos; (2) as respostas comportamentais de machos territoriais frente a padrões de plumagem e morfologia co-específica e heteroespecífica; (3) se fêmeas preferem cantos de machos co-específicos de diferentes localidades em detrimento a cantos de machos heteroespecíficos de espécies proximamente relacionadas. Evidências diretas sobre o reconhecimento espécie-específico, resultado desse tipo de experimento, podem pôr a prova os novos limites taxonômicos propostos aqui (Barraclough et al. 1995).

3.2. Material e Métodos

Sistema de estudo, complexo de espécies

Dois complexos de espécies e populações de *Sporophila* estudados (descritos no capítulo anterior) foram submetidos a testes visando explorar a capacidade que indivíduos machos e fêmeas têm em discriminar sinais espécie-específicos. O primeiro grupo é representado pelas patativas, um subgrupo de espécies ou populações com radiação adaptativa e variação na morfologia (tamanho), compreendendo atualmente táxons alopátricos e parapátricos. Machos dos diferentes táxons conservam um padrão geral acinzentado na plumagem com discreta diagnose. Fêmeas se assemelham entre as diferentes populações, sendo que em *Sporophila beltoni* tendem a ter o bico mais amarelado quando sexualmente maduras (Ridgely e Tudor 1989, Repenning e Fontana 2013). Vocalmente apresentam variação micro geográfica nos cantos territoriais e os cantos estruturalmente variados em decorrência da grande plasticidade em imitar elementos heteroespecíficos. A transmissão do canto territorial ocorre do pai social para seu filho (Capítulo 1).

O segundo grupo é representado por espécies proximamente relacionadas dentro de um clado específico e monofilético com radiação recente dentro dos *Sporophila* (Lijtmaer et al. 2004), um subgrupo reconhecido como caboclinhos. Caracteriza-se por táxons alopátricos ao longo de uma ampla escala geográfica, nos quais os machos apresentam diferenças no colorido da plumagem, entre cada par de populações e tamanho e forma do corpo muito conservada. As fêmeas são de difícil diagnose pela plumagem embora vocalmente seja possível diferenciá-las (obs. pessoal). O canto territorial dos machos nesse grupo se equivale quanto a sua estrutura acústica (Campagna et al. 2011), sendo as diagnoses nos cantos de diferentes espécies possíveis de serem detectadas, examinando-se o repertório e/ou dissimilaridade entre as sílabas (Capítulo 2). As evidências mencionadas no capítulo 2 permitem concluir que nos caboclinhos o canto tende a não variar geograficamente para a maioria dos táxons redefinidos (Capítulo 2).

Área de estudos

Os experimentos foram conduzidos ao longo de uma ampla área geográfica pelo interior do Brasil, ambientes abertos do Cerrado e campos da Mata Atlântica e Pampa (Figura 1.1 e 2.1, capítulos anteriores). Os experimentos foram realizados na primavera e verão entre novembro de 2012 e março de 2016. Sempre limitado as localidades onde foram detectadas evidências inequívocas de reprodução das diferentes espécies/populações focais. Não foram eliminados das análises machos em plumagem formativa (predominantemente marrom) que estiveram pareados (Wolfe et al. 2010). Tais indivíduos representaram cerca de 5% do total amostrado, considerando todos os machos estudados nos dois complexos de espécies. A marcação individual dos machos permitiu determinar com independência cada macho.

Protocolo de playback e desenho experimental

Todas as vocalizações utilizadas para representar os cantos de cada localidade ou espécie foram gravadas por MR, utilizando um gravador digital Tascam Teac Professional DR680 com um microfone externo Sennheiser ME62 - *mono* acoplado a uma Parábola Telinga Pro-Universal (54,7cm/15,5cm) ou ME67. Os arquivos digitais foram configurados em 96 kHz *sample rate*, 24-bit, tipo Wave. Para cada indivíduo focal de uma determinada localidade foram apresentados os seguintes tratamentos de estímulo de canto (*playback*); canto co-específico da mesma localidade (homotípico) (COLoc); canto co-específico de localidade distante mais de 50 km (dialeto estrangeiro ou heterotípico) (COEst); canto de espécie proximamente relacionada, supostamente espécie irmã (SS); canto heteroespecífico (HET), representado por alguma espécie de *Sporophila* filogeneticamente mais distante e com distribuição sobreposta a da população focal, ou seja, o tratamento controle. Especificamente nos experimentos envolvendo zona de contato (simpatria ou peripatria) entre *S. beltoni* e *S. plumbea* “sul”, foi adicionado um tratamento a mais. Esse representado pelo canto da espécie proximamente relacionada, mas com dialeto peculiar da zona de contato (SSLoc). Uma vez que foi observada a tendência de introgressão de sílabas de uma espécie em outra nas zonas de contato.

Para cada tratamento de estímulo de canto foi escolhida a gravação (frase) de maior qualidade (melhor proporção sinal/ruído). Quando necessário, foi utilizado filtro para eliminar ruído de baixa frequência e por fim foi padronizada a máxima amplitude de cada série de canto com o programa Raven 1.5 (Bioacoustic Research Program 2004), para que todas as sequências de cantos tivessem volume equivalente. Visando minimizar possível

efeito de preferência individual frente a determinado canto foi padronizada a utilização de cantos de pelo menos dois indivíduos de uma mesma localidade (Kroodsma 1990, Smith 1996). Após determinar os principais poleiros de canto de cada macho territorial um alto-falante (JBL) foi posicionado na região central defendida por cada macho focal, e, então, reproduziu-se cada estímulo de canto a distância mínima de 15 m do alto-falante pelo observador escondido na vegetação (MR). Sequências de estímulos foram reproduzidas quando o macho focal esteve no campo de visão do observador.

Cada macho foi submetido a diferentes tratamentos sequenciais de estímulo de canto. Quando uma resposta positiva foi gerada frente a um determinado tratamento não foi dado prosseguimento com estímulos seguintes. Um mesmo indivíduo pode ter sido exposto a diferentes ordens de séries de canto, contudo este foi separado por ao menos um dia para evitar uma interpretação equivocada de um comportamento condicionado por um estímulo de canto anterior. Em geral, a reprodução de cada sequência de estímulo de canto foi iniciada pelo estímulo controle, e depois, aleatoriamente seguida pelas demais séries de tratamentos. Foi medida a intensidade de resposta de cada macho focal num período de seis minutos: dois minutos de sequência de cantos, um minuto de silêncio, mais dois minutos de sequência de cantos e mais um minuto de silêncio. Isso porque experiências em trabalhos de campo anteriores sugerem empiricamente que a resposta positiva ao estímulo de *playback* tende a ser quase imediata pelo indivíduo focal.

Em paralelo, testou-se a capacidade das fêmeas em discriminar ou selecionar cantos co-específicos de heteroespecíficos. É reconhecido que fêmeas e machos podem apresentar assimetria nas respostas comportamentais durante o processo de pareamento (Searcy e Yasukawa 1996, Catchpole e Slater 2008). Esse tipo de estudo em condições silvestres é menos comum, pois possuem grandes limitações relacionadas a um desenho experimental bem sucedido para capturar respostas positivas das fêmeas mediante estímulos de canto (Ratcliff e Grant 1983, Byers e Kroodsma 2009). Aspecto este dificultado quando fêmeas pouco participam diretamente na defesa do território reprodutivo como é o caso dos *Sporophila* spp. Contudo, depois de muitos anos estudando a biologia reprodutiva nesse gênero foi possível constatar que há um período breve dentro de um evento reprodutivo que as fêmeas se mostram sensíveis e atraídas quando expostas a estímulos de canto co-específico. Este período breve compreende cerca de quatro dias e se caracteriza pelos dois dias antes da postura do primeiro ovo até a postura do último ovo. Seria o período de maior receptividade sexual das fêmeas, pois este se caracteriza

como o período onde as mesmas necessitam armazenar esperma para fertilização dos ovos (Stutchbury 2009). Fêmeas expostas ao canto dos machos nesse período chave, e nas vizinhanças de seus ninhos, podem responder de duas formas: 1) inspecionando a fonte sonora ou 2) apresentando a postura típica de recepção para cópula, o que pode ocorrer sem o contato visual com o macho. Este tipo de experimento em campo pode fornecer evidências diretas de que o canto de machos pode ter função de atração para fêmeas como já reportado em outra espécie Passeriforme do velho mundo, *Prunella modularis* (Wiley et al. 1991). Os mesmos tratamentos com estímulos de canto utilizados para medir as respostas entre machos foram apresentados às fêmeas. Um pré-requisito para conduzir o experimento com as fêmeas foi o fato de ter o ninho e o estágio de cada ninho determinado para cada uma delas.

Modelo visual

Complementarmente, para testar o papel da comunicação visual no reconhecimento espécie específico foi combinada com o experimento de *playback* a apresentação de um espécime empalhado (manequim), exposto num poleiro dentro do campo de visão de machos territoriais. Inicialmente, foi mantido por cinco a dez minutos apenas o modelo de plumagem sem a presença de canto associado. Depois, foi iniciada a apresentação da combinação dos distintos tratamentos combinados de canto e plumagem. Para os caboclinhos as combinações de tratamento foram: 1) canto e plumagem COL; 2) canto COL e plumagem SS alopátrica; 3) canto SS alopátrica e plumagem COL; 4) canto e plumagem SS alopátrica; 5) canto HET e plumagem COL; 6) canto COL e plumagem HET. Um tratamento adicional foi proposto pontualmente para *S. plumbea* “*sul*” e *S. beltoni* na zona de contato. Foram apresentados modelos de plumagem co-específica combinada com cantos da zona de contato e da espécie irmã (Canto SS_{Loc}). As apresentações de tratamentos com estímulos de cantos e plumagens ao mesmo indivíduo focal foram separadas por pelo menos um dia, alterando-se a ordem dos tratamentos.

Definições e Análises estatísticas

As categorias de respostas anotadas foram: 1) a proporção de tempo gasto pelo indivíduo focal no raio de 10 m ao redor do ponto de origem do estímulo de canto (alto-falante), considerando seis minutos como total de tempo; 2) o número de aproximações/inspeções ou postura de cópula do indivíduo (fêmea) focal em relação ao alto-falante pelo total de tempo de avaliação; 3) a proporção de ataques ao modelo de

plumagem (número de ataques/6 minutos). Nesta terceira categoria foi considerado qualquer tipo de ataque direto, voo rasante ou contato físico (Anexo 3.1). Para determinar as diferenças na intensidade das respostas aos estímulos de canto e modelos de plumagem foram aplicados testes não paramétricos *Wilcoxon signed-rank* para respostas comportamentais par a par. Foi assumido que a ordem dos tratamentos e possíveis diferenças no estágio da nidificação ou idade dos machos não tem influência significativa na intensidade das respostas. Foram excluídos da análise os machos que se descobriu *a posteriori* estiveram envolvidos com o cuidado parental de “*fledglings*”.

3.3 Resultados

Caboclinhos: machos discriminando cantos

Uma média de 6% (2 a 9%) dos machos de cada espécie/população focal submetidos aos diferentes tratamentos com *playback* não apresentaram reação comportamental direta associada aos estímulos. Machos de diferentes espécies/populações responderam significativamente com maior vigor ao canto de sua própria espécie/população do que de outras. Machos não discriminaram os cantos de diferentes localidades dentro da distribuição de um canto co-específico, nem mesmo em espécies ou populações com variação muito discreta no repertório como *S. pileata* “norte”. De fato, há um padrão congruente e organizado nas respostas dos machos aos cantos co-específicos nas cinco espécies/populações de caboclinhos (Figura 3.1, Tabela 3.1).

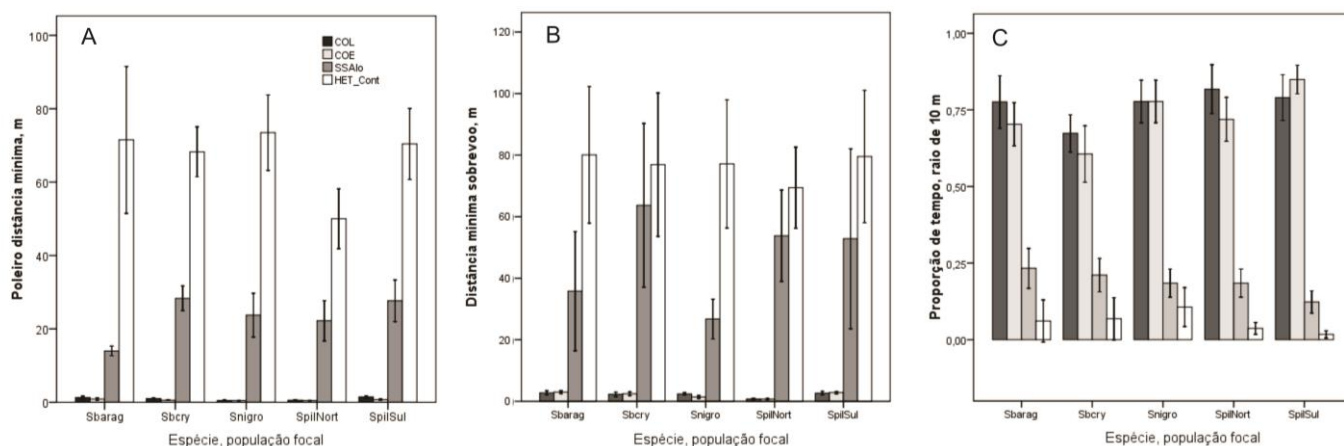


Figura 3.1. Combinações de diferentes respostas frente aos diferentes estímulos de canto de cada espécie ou população focal. Gráficos representam a proporção de respostas para três classes de comportamentos avaliados, a menor distância que um macho se aproximou do alto-falante (A), menor distância que um macho territorial sobrevoou o alto-falante (B), proporção de tempo que um macho territorial despendeu inspecionando a origem do canto no período de 6 minutos (C). Canto co-específico da localidade (COL), canto co-específico de outra localidade, estrangeiro (COE), canto espécie/população irmã (SSAIo), canto de outro *Sporophila* simpátrico, não caboclinho, controle ou heterospecífico (HET_Cont). As barras representam o erro padrão ± 1 em torno da média. A tabela 3.1 traz os valores de testes para os diferentes tratamentos.

Discriminando canto e plumagem entre machos

Machos não foram capazes de discriminar padrões divergentes de plumagem entre espécies irmãs quando o tratamento foi voz co-específica consorciado a diferentes formas de plumagem. De forma significativa, machos não responderam com equivalente agressividade contra modelos de canto co-específico e plumagens heteroespecíficas. Machos responderam com interesse significativamente menor aos cantos de espécies irmãs e mostraram discriminar plenamente cantos heteroespecíficos independente do modelo de plumagem (Figura 3.2, Tabela 3.2). Entretanto, em *Sporophila bouvreuil* destaca-se que machos não discriminaram significativamente entre modelos de plumagem, representando uma espécie irmã do modelo de plumagem heterospecífico para tratamentos com canto co-específico.

Ficou evidenciado que a aproximação de machos territoriais de todos os táxons/populações se dá com maior eficiência quando eles ouvem e processam um canto co-específico. Embora, muitas vezes, machos tenham estabelecido contato visual com os diferentes modelos de plumagem, a ausência do canto co-específico inibiu uma resposta

de ataque. Também foi possível observar que muitos machos embora tenham se aproximado com agressividade e inspecionado a curta distância modelos de plumagens heteroespecífico com canto co-específico, acabaram hesitando em atacar fisicamente o potencial intruso.

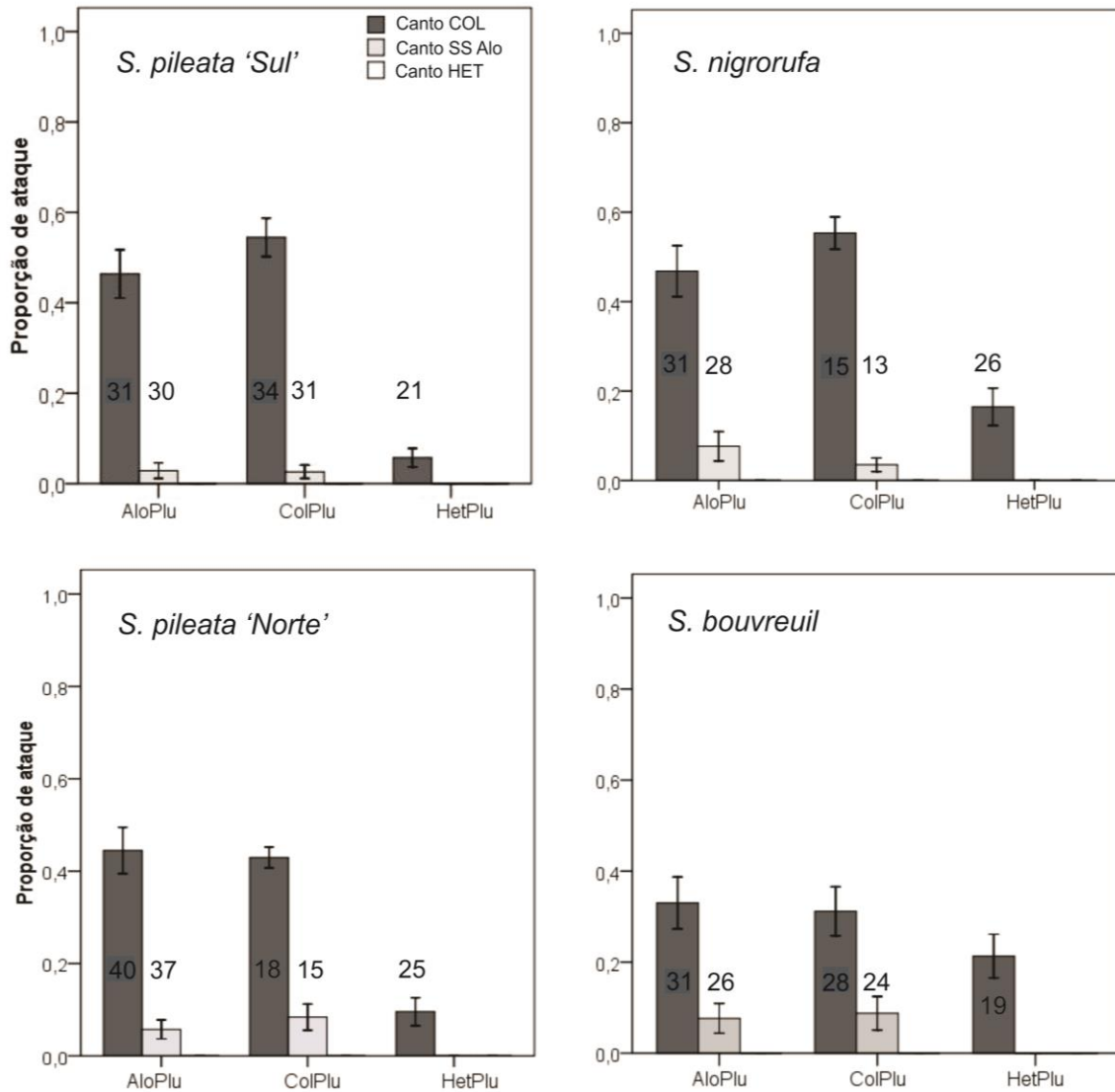


Figura 3.2. Combinações de diferentes respostas aos tratamentos de canto associado a modelos de plumagem de cada espécie ou população focal. Gráficos representam a proporção de respostas de ataque a cada modelo de plumagem num período de 6 minutos para cada tratamento. Plumagem co-específica (ColPlu); plumagem espécie irmã alopátrica (AloPlu) e plumagem de espécies congêneres heteroespecífica (HetPlu) ou controle. Barras representam o erro padrão ± 1 em torno da média. A tabela 3.2 apresenta os valores de testes *par a par* entre os diferentes tratamentos.

Resposta sexual de fêmeas: discriminando cantos uma ampla escala geográfica

Em todas as populações espécies de caboclinhos houveram respostas de fêmeas sexualmente receptivas a diferentes estímulos de cantos de machos e, de forma geral, as

respostas seguiram padrões equivalentes. Entretanto, foi baixa (28%) a proporção de fêmeas que manifestaram resposta inequívoca mediante apresentação de postura de cópula, relacionado aos diferentes estímulos (22/77). Por isso, apresentam-se os resultados concatenados em uma mesma figura com as duas categorias de respostas de todas as fêmeas frente a quatro diferentes tratamentos com cantos de machos de *Sporophila* (Figura 3.3). Fêmeas discriminaram de forma significativa cantos co-específicos de cantos de outros caboclinhos heteroespecíficos ($z = -4,298, P < 0,001$; $z = -4,038, P < 0,001$), bem como de quaisquer outros *Sporophila* ($z = -5,053, P < 0,001$; $z = -5,510, P < 0,001$), considerando respostas de cópula e de aproximação respectivamente. Contudo, não mostram capacidade em discriminar cantos co-específicos de sua própria localidade (homotípico) em relação a cantos co-específicos de locais distantes ($z = 0,055, P = 0,956$; $z = -1,600; P = 0,110$), considerando respostas de cópula e de aproximação, respectivamente. Além das clássicas respostas das fêmeas via postura de cópula (evidência máxima de receptividade sexual), como os machos, as respostas da maioria das fêmeas foram com aproximação e inspeção da fonte de som (alto-falante) emitindo algum chamado de alerta (Figura 3.3).

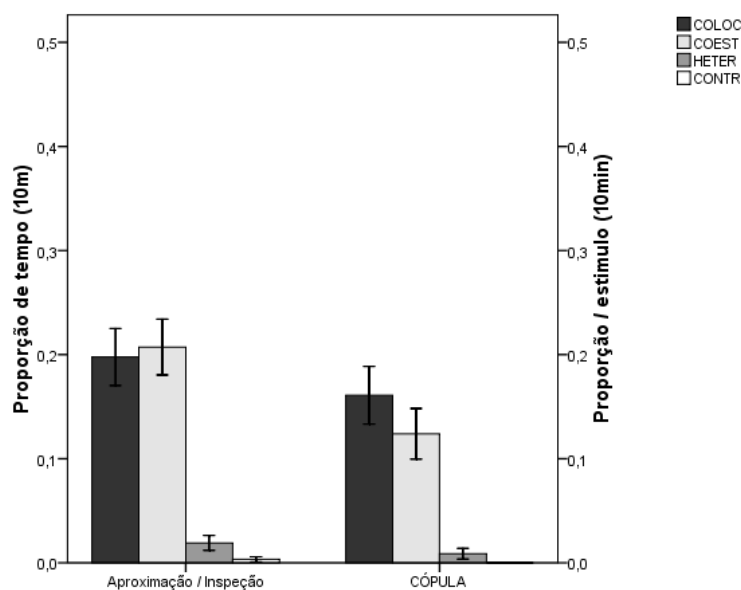


Figura 3.3. Respostas de fêmeas de caboclinhos sexualmente receptivas (pré postura) a diferentes estímulos de canto. Canto co-específico da mesma localidade (COLOC), canto co-específico de outra localidade (COEST), canto de outra espécie ou população de caboclinho (HETER), canto de outro *Sporophila* (CONTR). Das 77 fêmeas expostas aos diferentes estímulos, 56% mostraram interesse em algum tipo de canto e 28% apresentaram postura de cópula. As fêmeas são reconhecidas de cinco espécies ou populações dentro do complexo *Sporophila bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Barras representam erro padrão ± 1 em torno da média.

Patativas: discriminando canto e plumagem entre machos

Em alopatria, machos de *Sporophila beltoni* responderam de forma mais significativa aos cantos de uma mesma localidade (cantos homotípicos), sem mostrar significativa capacidade de discriminar modelos de plumagem representando machos da espécie irmã, nem mesmo de congêneres heteroespecíficos controle. Machos de *S. beltoni* chegaram a apresentar respostas de agressividade sobre modelos de plumagem co-específica acompanhada de canto co-específico de outra localidade, porém com menor intensidade significativa do que contra tratamentos com plumagem e canto co-específico (homotípico) (Figura 3.4 A).

No mesmo sistema de alopatria, machos de *Sporophila p. plumbea* responderam com menor intensidade a cantos co-específicos de localidades distintas (heterotípicos) do que frente aos cantos co-específicos locais, embora sem significativa diferença. Também machos de *S. p. plumbea* discriminaram de forma significativa entre tratamentos com cantos co-específicos e diferentes modelos de plumagem. Os resultados mostram que os machos territoriais de *S. p. plumbea* hesitaram em atacar modelos de plumagem da espécie irmã (representados por *S. beltoni*), assim como ocorreu contra modelos de plumagem heteroespecífica controle (Figura 3.4 B).

Na zona de contato considerando localidades de simpatria e peripatria, machos de *S. beltoni* não foram capazes de discriminar padrões divergentes de plumagem entre espécies irmãs na zona de contato quando a voz foi co-específica no tratamento. Machos apresentaram resposta positiva quando o canto foi da espécie irmã e da mesma localidade dentro da zona de contato, tanto para modelos de plumagem co-específicos, quanto da espécie irmã. No entanto, tais respostas foram significativamente menos intensas do que em estímulo de canto co-específico local. Interessante é que machos de *S. beltoni* responderam com maior vigor a estímulos de canto da espécie irmã do que a estímulos de canto co-específico de outra região geográfica (Figura 3.4 C, Tabela 3.3).

Ao contrário, machos de *Sporophila plumbea "sul"* mostraram um padrão distinto de respostas comportamentais daqueles apresentados por *S. beltoni* na zona de contato. Machos de *S. plumbea "sul"* discriminaram de forma negativamente significativa modelos de plumagem de *S. beltoni* e modelos de plumagem controle. Considerando cantos co-específicos relacionados aos diferentes tratamentos. Também, diferentemente de machos de *S. beltoni*, machos de *S. plumbea "sul"* não discriminaram de forma

significativa a cantos co-específicos de outras localidades e cantos da espécie irmã dentro da zona de contato, quando avaliados tratamentos com modelos de plumagem co-específicos (Figura 3.4 D, Tabela 3.3). Assim, as diferentes espécies apresentaram respostas comportamentais assimétricas em relação a sinais de acústicos e visuais quando presentes nas zonas de contato.

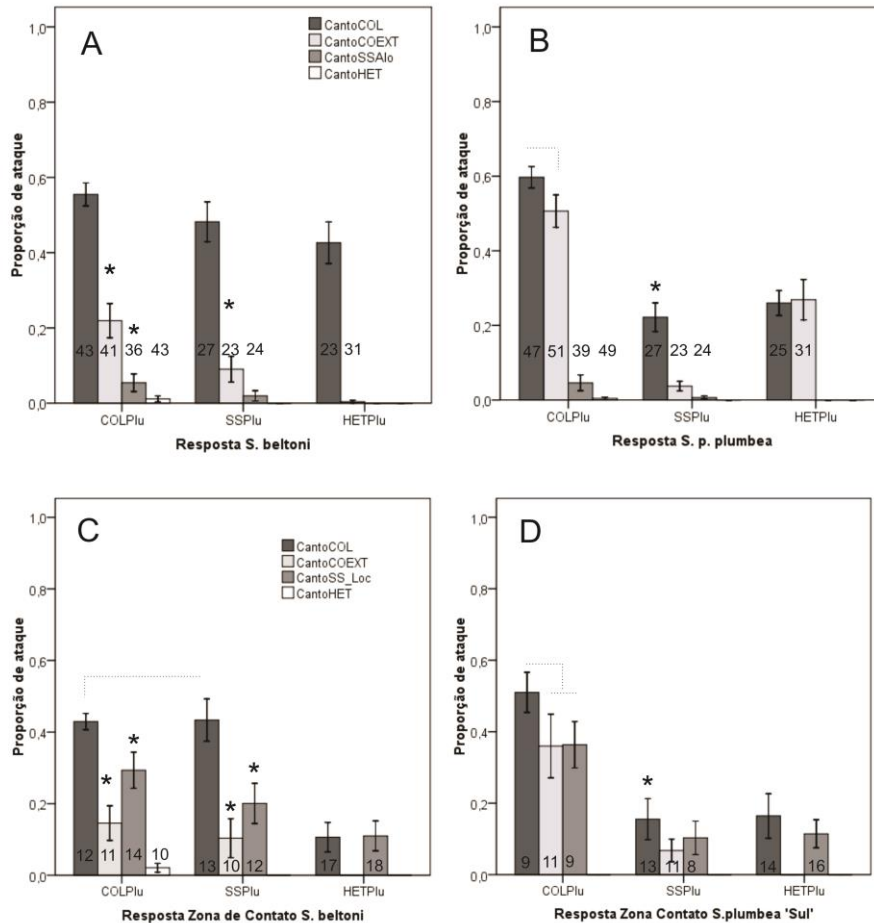


Figura 3.4. Combinações de diferentes respostas aos tratamentos de cantos associado aos modelos de plumagem de cada espécie ou população focal. Gráficos representam a proporção de respostas de ataque/investidas a cada modelo de plumagem num período de 6 min. para cada tratamento de populações alopátricas (A e B) e de populações na zona de contato (simpátricas ou peripátricas) (C e D). As definições dos tratamentos de plumagem são: plumagem co-específica (COLPlu); plumagem espécie irmã alopátrica (SSPlu) e plumagem de espécies congêneres heteroespecíficas (HETPlu) ou controle. Os tratamentos de cantos são: canto co-específico local (CantoCOL), canto co-específico outra localidade (CantoEST), canto espécie irmã alopátrica (CantoSSAlo), canto espécie irmã na zona de contato (CantoSSLoc), canto heteroespecífico de outro *Sporophila* (CantoHET). Erro padrão ± 1 em torno da média. As linhas pontilhadas destacam diferenças não significativas entre comparações de respostas consideradas importantes. Os asteriscos representam diferenças significativas entre pares de tratamentos. A tabela 3.3 apresenta os valores do resultado do testes par a par entre os diferentes tratamentos.

Resposta sexual de fêmeas: discriminando cantos

Em quase todas as localidades houveram respostas de fêmeas sexualmente receptivas aos diferentes estímulos de *playback* com cantos de machos de diferentes populações/espécies. Assim como no modelo de estudos dos caboclinhos, cerca de 50% das fêmeas manifestaram algum tipo de resposta aos quatro diferentes estímulos de canto nos tratamentos em alopatria (47/98). Na zona de contato, muito mais restrita, e sob um conjunto amostral mais limitado, 37% (11/29) das fêmeas esboçaram resposta positiva quando expostas aos tratamentos de estímulos de canto. Os resultados são apresentados de forma aglutinada em uma mesma figura, separando as duas categorias de respostas das fêmeas (Figura 3.5).

Fêmeas do complexo *Sporophila plumbea/beltoni* em populações alopátricas, responderam de forma significativa mostrando capacidade em discriminar cantos co-específicos locais dos demais tratamentos com estímulos de cantos heteroespecíficos, ou seja, da espécie irmã e controle ($z = -5,120$, $P < 0,001$). As fêmeas também mostraram uma tendência de serem mais receptivas sexualmente a cantos co-específicos locais (homotípicos) do que para dialetos estrangeiros (heterotípicos), embora sem significativa diferença ($z = -2,443$, $P = 0,011$) quando observada a proporção de posturas de cópula. Fêmeas apresentaram respostas mais significativas quando expostas a cantos co-específicos do que a cantos heteroespecíficos ($z = -4,539$, $P < 0,001$).

Nas zonas de contato, fêmeas tenderam a discriminar estímulos de canto co-específicos locais daqueles de cantos da espécie irmã do dialeto local. Elas responderam com um pouco mais de interesse aos cantos co-específicos, via aproximação ($z = -1,836$, $P = 0,066$) ou com posturas de cópula, respectivamente ($z = -1,893$, $P = 0,058$), mesmo que tais diferenças não tenham atendido plenamente os limites de significância. Além disso, fêmeas mostraram capacidade em discriminar cantos co-específicos de sua própria localidade ($z = -2,310$; $P = 0,021$) de cantos co-específicos de locais distantes ($z = -3,239$, $P = 0,001$), considerando respostas de cópula e de aproximação, respectivamente.

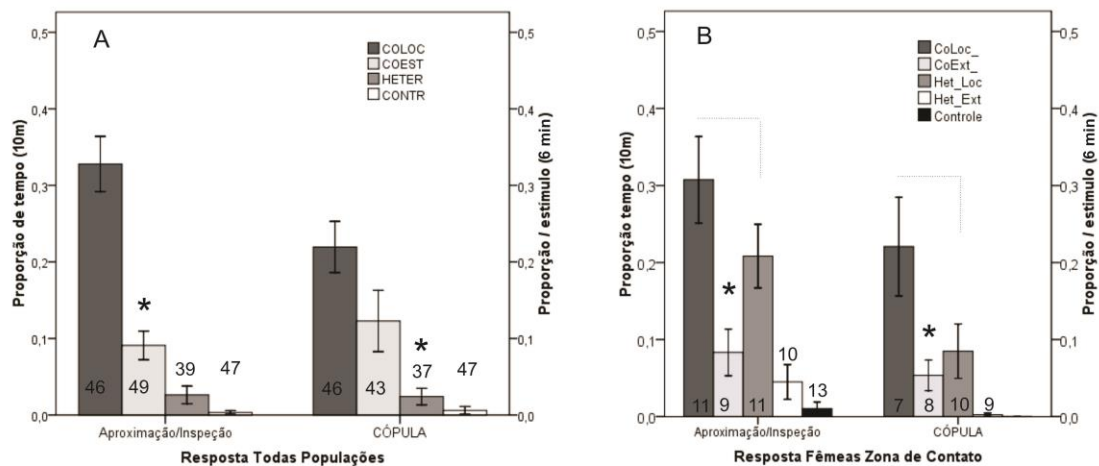


Figura 3.5. Respostas de fêmeas do complexo *Sporophila plumbea/beltoni* sexualmente receptivas (pré-postura) a diferentes estímulos (modelos) de canto em alopatria (A) e dentro da zona de contato (B). Canto co-específico da mesma localidade (COLOC), canto co-específico de outra localidade (COEXT), Canto de espécie irmã de outra localidade (HETER), canto de outro *Sporophila* (CONTR). Nos testes dentro da zona de contato os tratamentos de cantos foram: Canto co-específico local (CoLoc), canto co-específico outra localidade (CoExt), canto espécie irmã local (Het_Loc), canto de espécie irmã de outra localidade (Het_Ext), canto heteroespecífico de outro *Sporophila* (Controle). Erro padrão ± 1 em torno da média. A linha pontilhada destaca diferenças não significativas entre comparações de respostas importantes. Os asteriscos representam diferenças significativas nas repostas entre pares de tratamentos.

3.4. Discussão

Caboclinhos

Os resultados encontrados mostraram uma concordância entre as respostas tanto de machos quanto de fêmeas de caboclinhos em relação a capacidade de discriminar estímulos de cantos co-específicos daqueles cantos de populações ou espécies alopatricas nos experimentos simulando um contato acústico entre eles. Da mesma maneira, foi possível considerar como concordantes as repostas de machos e fêmeas em relação à incapacidade de discriminar entre estímulos de canto co-específico de mesma localidade (canto homotípicos), de cantos co-específicos com repertório discretamente diferentes, oriundos de localidades distantes dentro da mesma população (canto heterotípico). Essas são evidências diretas de que a variação geográfica nos cantos, ausente ou muito discreta, abordada no capítulo anterior, pode ter uma função chave no reconhecimento espécie-específico dos caboclinhos. Portanto, a eficiência na comunicação intraespecífica no

complexo de caboclinhos estudados, parece condicionada a um mecanismo de punição à cantos com repertório de sílabas com acentuada divergência. A similaridade nas vocalizações intraespecíficas ou populacionais permite o reconhecimento co-específico em um grupo de reconhecida baixa variação genética interespecífica (Lijtamaer et al. 2004, Campagna et al. 2009).

Os resultados sugerem também que a discriminação de sinais acústicos nos caboclinhos está muito mais relacionada à extensão no repertório (presença ou ausência de determinadas sílabas no canto) do que a características da estrutura acústica entre os diferentes táxons. Três argumentos podem ser desenvolvidos para explicar isso: o primeiro é que a radiação dos caboclinhos não é acompanhada de uma diferenciação marcada nas características morfológicas, i.e., tamanho e formato do bico e tamanho corporal. Parâmetros estes que reconhecidamente geram variação na estrutura acústica em Passeriformes (Podos 2013). O resultado da homogeneidade morfológica é diretamente representado pela falta de divergência na estrutura acústica entre as diferentes linhagens de caboclinhos. O Segundo aspecto que não favorece a diversificação na estrutura das vocalizações é que seu habitat, mesmo que numa ampla área geográfica, mostra estrutura de vegetação muito conservativa. Por isso, não há pressão seletiva sobre suas vocalizações como produto da estrutura do seu ambiente (Podos e Warren 2007). E, por último, evidências empíricas apresentadas neste estudo, onde a transmissão do canto entre indivíduos é fortemente limitada por uma predisposição a herdar e produzir elementos do canto concordantes com seus pais. Surpreendentemente machos e fêmeas cantam cantos com sílabas equivalentes, e filhotes que cresceram sem nunca terem ouvido seus pais, vocalizaram cantos homotípicos (capítulo 2.). Machos e fêmeas tenderam a apresentar respostas mais elevadas aos cantos de outras espécies de caboclinhos quando comparados ao estímulo de canto controle, mesmo que em muitos casos, essas diferenças nas respostas não tenham sido significativas entre outros caboclinhos e estímulos controles (espécies de *Sporophila* filogeneticamente mais distantes). Os resultados diferem de estudos anteriores conduzidos com um sistema semelhante que objetivou medir capacidade de discriminação espécie-específico baseado em sinais acústicos, tendo espécies de caboclinho como foco (Benites et al. 2014). Tal padrão de resposta frente estímulos de canto de outras espécies ou populações alopátricas de caboclinhos, sugerem que pode haver uma parcela mínima de capacidade (resiliência) para o reconhecimento de vocalizações com equivalente estrutura acústica. Esse tipo de reconhecimento discreto

teria papel importante em outro contexto da história de vida das espécies de caboclinhos, como durante a formação de bandos interespecíficos nas áreas de invernada, algo semelhante ao que ocorre com outros Oscines (Mudinger 1979).

Complementarmente, foi possível testar a capacidade que machos de caboclinhos tiveram para discriminar sinais acústicos associados a sinais visuais (modelos de plumagens). Ao contrário das previsões formuladas, machos não apresentaram capacidade em discriminar plumagens co-específicas de qualquer plumagem de outra espécie alopátrica de caboclinho, quando o estímulo de canto foi co-específico, mesmo para aqueles modelos de plumagem com acentuada diferença no colorido. Essa falta de aptidão dos machos em discriminar diferentes padrões de coloração de plumagem pode ser explicada pelo fato de machos reproduzirem com diferentes padrões de plumagem dentro de uma mesma população. O polimorfismo entre machos sexualmente maduros ocorre devido à maturação tardia da plumagem nos machos, ou mesmo, devido a uma muda pré-alternativa parcial ou incompleta (Fontana e Repenning 2014). Esse verdadeiro mosaico de plumagens entre machos (pardos, parcialmente coloridos e em plumagem final), envolvidos na defesa de território e do seu par reprodutivo, sugere que não seria uma vantagem discriminar cada padrão de plumagem se todas elas representam uma potencial ameaça ao seu território (Greig et al. *in pres.*). Adicionalmente, a assimetria nas respostas agressivas entre qualquer modelo de plumagem de caboclinho e modelos de plumagem controle, evidenciou que a forma e o tamanho devem ter papel importante no reconhecimento co-específico alternativamente ao padrão de coloração.

Numa comparação entre eficiência nos sinais envolvidos na identidade específica correta dentre os caboclinhos, ficou explícito que a capacidade de discriminação das vocalizações envolve um nível mais refinado de discriminação acústica, considerando as respostas de machos. Uma das possíveis razões para essa assimetria na resposta a esses dois tipos de sinais é que as vocalizações (cantos territoriais) são sinais de alcance mais longo do que colorido da plumagem. E, portanto, uma capacidade em discriminar finamente cantos heterotípicos, seria uma vantagem para evitar interações desnecessárias com fenótipos divergentes, uma vez que sinais acústicos podem ser primeiramente detectados (Uy e Safran 2013). Com base nos resultados encontrados, pode-se inferir que sinais acústicos são processados antes do que sinais visuais e que seja este o sistema de reconhecimento espécie-específico em caboclinhos. Nesse sentido, uma diferenciação nos padrões de plumagem congruente com uma organização geográfica deve surgir como

um subproduto do estabelecimento de uma população acusticamente homogênea. Embora não testado, é possível que as fêmeas de caboclinhos sejam mais capacitadas que machos em discriminar sinais co-específicos visuais durante o processo de pareamento (Bloch 2015). Genes responsáveis pela coloração de machos adultos estariam sobre intensa seleção sexual, o que tende a levar espécies incipientes a extrema divergência fenotípica nos caboclinhos (Campagna et al. 2017). Por fim, o estabelecimento de plumagens com colorações divergentes no grupo pode ter um papel biológico significativo na seleção sexual conduzida pelas fêmeas, num estágio mais adiantado do processo de especiação, não sendo um processo completamente ao acaso e decorrente exclusivamente de isolamento geográfico.

Patativas

A partir dos resultados encontrados, foi possível definir que machos de *Sporophila beltoni* e diferentes populações de *S. plumbea* apresentaram respostas assimétricas em relação à combinação de tratamentos com estímulos de canto, associados a modelos de plumagem tanto em alopatria quanto em localidades definidas, como dentro da zona de contato. Comparativamente, machos de *S. beltoni* podem ser considerados mais agressivos, e limitados a apresentar respostas contra o estímulo de canto co-específico local. Embora, machos de *S. beltoni* tenham apresentado algum grau de respostas frente a cantos co-específicos de outras localidades mostraram discriminar de forma significativa tais variações no canto territorial. Para esta espécie, portanto, a variação regional em escalas locais nas vozes, apresentada no capítulo 1, é um fator diretamente ligado ao reconhecimento de indivíduos dependendo de sua origem geográfica. Isso pode ser produto da distribuição descontínua dos territórios reprodutivos, assemelhando-se a um sistema de ilhas de habitat ideal para espécie num mosaico de fisionomias. Em populações pequenas, como é o caso de *S. beltoni*, a evolução para esse cenário de formação de micro-dialetos pode ajudar a promover fidelidade aos locais de nascimento e isolamento de populações, caso os machos territoriais sejam capazes de não interagir com outros machos imigrantes (Rattcliff e Grant 1985). Esse padrão de variação do tipo discreta e gradual em *S. beltoni* e a capacidade de reconhecimento entre indivíduos de uma mesma origem geográfica corroboram a hipótese de adaptação local (Podós e Warrem 2007). A alta similaridade entre cantos em uma escala geográfica muito pequena favorece a transmissão mais fiel de sílabas típicas da espécie, resultando em notável seleção contra erros de pareamentos (Searcy et al. 2002), bem como, traz vantagens

associadas à melhor condição adaptativa da prole se as fêmeas são capazes de escolherem machos de suas regiões natais (Nottebohm 1969).

Sob o estímulo de canto co-específico, considerando o próprio dialeto, machos de *S. beltoni* responderam em igual intensidade a plumagem co-específica, a plumagem da espécie irmã, bem como ao modelo de plumagem controle. Isso significa que o canto territorial co-específico local é a principal via promotora da interação entre machos ocupados em defender um território reprodutivo na espécie. Além disso, encontramos que machos de *S. beltoni* apresentam certa limitação na capacidade de discriminar cantos da espécie irmã em situação de simpatria, uma vez que machos responderam com certo vigor também aos modelos de plumagem da espécie irmã combinado com tratamento de canto da espécie proximamente relacionada, quando representada pelo dialeto da zona de simpatria. Contudo, é possível reconhecer que há grande capacidade de discriminar cantos co-específicos de outras localidades entre machos de *S. beltoni*, o que pode ser um facilitador para a discriminação refinada de cantos, mesmo que com introgressão de elementos da espécie irmã nas localidades onde estes ocorram em simpatria. Devido a divergências na morfologia detectada entre as espécies/populações desse grupo, parâmetros na estrutura acústica dos cantos podem também estar envolvidos nesse alto grau de refinamento na capacidade de discriminação entre cantos heteroespecíficos. Assim como explicitado para os machos de caboclinhos o canto territorial em *S. beltoni*, teria papel primário para reconhecimento de um potencial competidor por um território reprodutivo.

Os resultados apresentados mostram, por outro lado, que as respostas comportamentais de machos de *S. plumbea* (em simpatria e alopatria) diferem das respostas apresentadas por *S. beltoni* nos seguintes aspectos: 1) *S. plumbea* evita interação física com a espécie irmã (representada pelo modelo de *S. beltoni*); 2) mostra menor capacidade do que *S. beltoni* em discriminar cantos co-específicos de outras localidades. Uma possível explicação para machos de *S. plumbea* hesitarem ter interação física com *S. beltoni* pode estar no desenvolvimento de um mecanismo de dominância de um fenótipo sobre outro. Isto não estaria somente restrito a sinais visuais, ligados a padrões de colorações divergentes, mas também poderia ser dependente do tamanho e formato dos táxons. Estudos têm mostrado que a relação de dominância entre machos territoriais pode promover divergência fenotípica associada à seleção sexual e divergência entre táxons proximamente relacionados (Saetre et al. 1993).

Embora exista marcada variação micro-geográfica em *S. plumbea* e *S. plumbea* “sul” associada ao repertório de sílabas, essa variação não é correspondida de forma significativa quando indivíduos respondem a estímulos de cantos, considerando cantos homotípicos e heterotípicos (co-específico estrangeiros). A explicação para tal resultado encontrado pode estar na organização geográfica dos indivíduos reprodutivos, padrão de dispersão, bem como na plasticidade em incorporar sílabas análogas em seu canto e transmiti-las culturalmente ao longo de uma ampla área geográfica. Isso traria menos rigidez no processo de reconhecimento espécie-específico, principalmente em *S. plumbea* nominal que apresenta uma ampla e mais contínua distribuição pelos campos do Cerrado (Sick 1997, Repenning e Fontana 2013).

Em relação ao experimento na zona de contato, salienta-se o fato de machos de *S. plumbea* “sul” não discriminarem de forma significativa tratamentos com canto e modelo de plumagem co-específico do tratamento representado por modelo de plumagem co-específico e canto da espécie irmã com dialeto local. Esse resultado foi bastante interessante porque nos ajuda a entender como pode ser facilitado o processo de introgressão de elementos do canto de uma espécie em outra. Como machos de *S. plumbea* tendem a interagir com disputas de canto com ambas as espécies, é necessário que mantenham sílabas compartilhadas como uma forma de melhorar a comunicação acústica nesse caso. Estabelecida a zona de introgressão de elementos do canto como parece mostrar esse caso, nota-se que ao menos uma via estaria aberta para promover hibridação ou introgressão genética. Por outro lado, essa assimetria cruzada observada entre as respostas das duas espécies na zona de contato, na qual *S. plumbea* apresentou capacidade de discriminar a plumagem de *S. beltoni*, e esta última, a capacidade de discriminar o canto (homotípico) de *S. plumbea*, pode bloquear os pareamentos cruzados facilitando pareamentos combinados por fenótipo e não ao acaso. Este deve ser um fator chave e promotor da independência dos fenótipos quando as espécies estão reproduzindo em simpatria.

Além disso, os resultados encontrados no experimento de respostas comportamentais de fêmeas trazem detalhes sobre como elas podem ser seletivas a diferentes cantos. As fêmeas apresentaram capacidade em discriminar cantos co-específicos de cantos heteroespecíficos em populações alopátricas, o que corrobora com a hipótese de influência do *imprinting* e preferência pelo dialeto natal quando selecionam um macho (Gomes et al. 2016). Contudo, apresentaram tendência em preferir cantos co-

específicos, mesmo que de forma não significativa, a cantos heteroespecíficos do dialeto da zona de contato. Isso revela que as fêmeas de patativas podem apresentar seletividade aos cantos pouco menos refinada do que os machos. Alternativamente, elas podem apresentar maior interesse por determinados grupos de sílabas, supostamente aquelas sílabas compartilhadas por uma proporção maior de machos (sílabas constantes) e resultar numa seleção apenas sobre parte do canto. Isso tem sido mostrado para espécies com vocalizações com estrutura e complexidade semelhantes às patativas (Leitner e Catchpole 2002), onde fêmeas se mostram receptivas quando identificam as chamadas sílabas sexuais no canto de um macho pretendente (Kroodsma e Baptista 2001). Além disso, sinais visuais como cor e morfologia podem representar para as fêmeas uma parte complementar no processo de reconhecimento espécie-específico, numa situação de contato secundário (Ratcliff e Grant 1985, Searcy e Brenowitz 1988, Grant e Grant 2014). Este aspecto merece ser testado adequadamente para completar as evidências possíveis sobre o papel de cada tipo de sinal sexual envolvido nos pareamentos espécie-específico.

Evidências diretas de seleção sexual e pareamentos não aleatórios explicam baixos índices de hibridação nesses dois sistemas de *Sporophila* estudados. Contudo, todos esses mecanismos que envolvem diferentes sinais sexuais não blindam completamente a possibilidade de inter cruzamento. O que pouca literatura traz são os processos não clássicos que cercam o comportamento reprodutivo dentre os Passeriformes. Pareamentos interespecíficos ou erro de pareamento entre dois táxons próximos tendem a serem as explicações básicas sobre como ocorrem a introgressão de características de uma espécie em outra (Guay et al. 2014). Contudo, cópulas forçadas incluindo indivíduos heteroespecíficos podem gerar hibridação (Rower et al. 2014). Em monitoramento de longo prazo de populações reprodutivas de caboclinhos e patativas foi presenciado esse tipo de comportamento. Quantificar a representatividade dessa via de hibridação é um desafio, devido à dificuldade de detectar esses eventos em campo.

3.5. Conclusão

Os dois complexos de espécies apresentaram respostas comportamentais divergentes em relação a sinais de canto combinados a modelos de plumagem. Assimetria nas respostas ocorreu em relação à capacidade de discriminar cantos co-específicos da mesma localidade de cantos de localidades distantes dentro da mesma população/espécie. Esse resultado concorda com as diferenças na extensão das variações geográficas

relacionadas ao canto, comparando patativas e caboclinhos. Ou seja, o modo como ocorre à transmissão cultural dos cantos, bem como a grande diferença quanto à plasticidade para transmissão cultural das vocalizações entre patativas e caboclinhos, concorda e reflete o padrão de respostas frente a cada tipo de variação dentro de cada um dos complexos estudados. Os resultados encontrados revelam que mesmo em dois grupos co-genéricos dentro dos Oscines, o canto territorial de machos é transmitido culturalmente de forma diferente e tais divergências são refletidas no tipo de comunicação entre machos territoriais, e finalmente no processo de divergência e barreira ao fluxo gênico entre entidades biológicas independentes com histórias evolutivas divergentes.

Semelhantes padrões de respostas entre machos para própria plumagem e plumagem de espécies proximamente relacionadas quando o canto é familiar, revela que machos primeiramente usam sinais acústicos para estabelecer competição por território reprodutivo, o que pode favorecer introgressão assimétrica de fenótipo. A falta de capacidade em discriminar plumagens divergentes é contrária a estudos que sustentam que divergência na plumagem é central no isolamento entre espécies incipientes de aves (Patten et al. 2004). Os resultados apresentados aqui suportam que divergência de plumagens entre espécies proximamente relacionadas pode não ser a melhor predição de isolamento reprodutivo. De fato, para os *Sporophila* estudados, a combinação de diferentes sinais comportamentais surge para conduzir o isolamento reprodutivo. Um exemplo dessa complexidade foi retratado quando *S. plumbea* mostrou uma peculiar capacidade em discriminar discreta divergência de fenótipo, supostamente mais relacionada ao tamanho do que simplesmente ao padrão de coloração (Ratcliff e Grant 1985). Sinais esses que, quando consorciados, podem representar uma relação de dominância em situações de competição interespecíficas em simpatria (Price 2008).

Finalmente, este estudo fornece as primeiras evidências de como fêmeas são capazes de discriminar vocalizações co-específicas, também com assimetria nas respostas comparando fêmeas de patativas e fêmeas de caboclinhos. Em ambos os sistemas, sinais acústicos são primariamente acessados pelas fêmeas no processo de escolha de um parceiro. Embora não testado, padrão de plumagem parece complementar a complexidade de sinais envolvidos no processo de escolha não ao acaso de um parceiro reprodutivo, numa simulação de contato secundário ou mesmo dentro da zona de contato no caso de *S. plumbea/beltoni*. Portanto, mais que a divergência fenotípica fixada em si, o grau de intensidade nas respostas comportamentais a diferentes sinais sociais deve conduzir ao

isolamento reprodutivo e especiação nas diferentes linhagens de *Sporophila*. Fêmeas, assim teriam papel chave na condução de divergências de características via seleção sexual.

3.6 Tabelas

Tabela 3.1. Resultados síntese dos testes z não paramétricos (Wilcoxon signed-rank) para acessar as diferenças na intensidade das respostas de machos territoriais das diferentes espécies/populações de caboclinhos frente a diferentes estímulos de cantos (playback). *Sporophila pileata* “sul” (SpS), *Sporophila pileata* “norte” (SpN), *Sporophila nigrorufa* (Snig), *Sporophila bouvreuil crypta* (Scry), *Sporophila b. bouvreuil* (Sbou). Definições de estímulos de: Canto co-específico local (COL), Canto co-específico outra localidade, estrangeiro (COE), Canto espécie/população irmã (SS), Canto de *Sporophila* simpátrico, não caboclinho, controle heteroespecífico (HETCont). Valores foram considerados significativos quando P foi menor que 0,05. *Especificamente nos casos de *S. pileata* “sul” vs. *S. pileata* “norte” os estímulos de canto da espécie irmã alopátrica (Canto SS Alo) foram sempre reversos entre uma população e outra.

	Poleiro a mínima distância, m		Sobrevoo a mínima distância, m		Proporção de tempo (10m)	
	z	P	Z	P	z	P
COE x COL SpS *	-0,546	.585	-3,409	.001	-0,587	.557
SS x COL SpS	-4,015	<.001	-4,286	<.001	-3,059	.002
HETContx SS “SpS”	-3,409	.001	-1,084	.279	-2,847	.004
COE x COL SpN *	-1,268	.205	-3,249	.001	-3,227	.001
SS x COL SpN	-5,160	<.001	-4,623	<.001	-3,408	.001
HETContx SS “SpN”	-2,392	.017	-1,380	.168	-2,936	.003
COE x COL Snig	-1,118	.263	-3,215	.001	-1,113	.266
SS x COL Snig	-4,460	<.001	-4,457	<.001	-4,287	<.001
HETContx SS “Snig”	-2,953	.003	-3,237	.001	-2,548	.011
COE x COL Scry	-2,444	.015	-0,455	.649	-,129	.897
SS x COL Scry	-3,519	<.001	-3,059	.002	-3,624	<.001
HETContx SS “Scry”	-2,943	.003	-0,560	.575	-2,395	.017
COE x COL Sbou	-1,102	.271	-1,532	.126	-1,196	.232
SS x COL Sbou	-3,059	.002	-3,621	<.001	-3,825	<.001
HETContx SS “Sbou”	-2,366	.018	-2,845	.004	-2,449	.014

Tabela 3. 2. Resultados síntese dos testes z não paramétricos (Wilcoxon signed-rank) para acessar as diferenças na intensidade das respostas de machos territoriais das diferentes espécies/populações de caboclinho a pares de tratamentos com cantos e modelos de plumagens. Foram considerados os quatro táxons com maiores amostras dentro do complexo *S. bouvreuil/pileata/nigrorufa*. Valores foram considerados significativos quando P foi menor que 0,05. *Especificamente nos casos de *S. pileata* “sul” vs. *S. pileata* “norte” os tratamentos com canto da espécie irmã alopátrica (Canto SS Alo) foram sempre reversos entre um e outro.

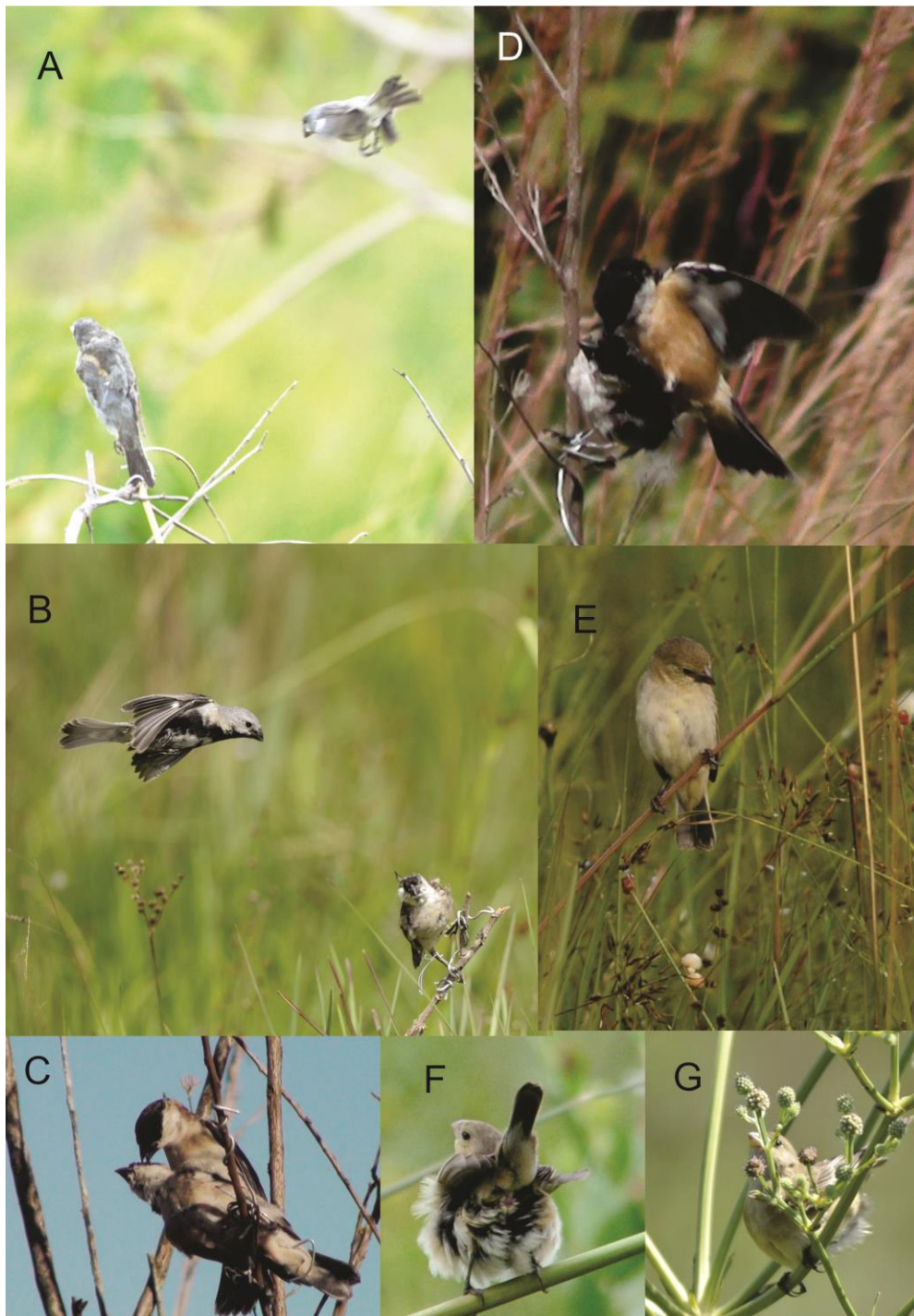
		* <i>S. pileata sul</i>		* <i>S. pileata norte</i>		<i>S. nigrorufa</i>		<i>S. bouvreuil</i>	
		z	P	z	P	z	P	z	P
Plumagem “SS” Alopatrica	Canto COL x Canto SS Alo	-4,131	<.001	-3,677	<.001	-3,885	<.001	-2,935	.003
Plumagem Coespecifica	Canto COL x Canto SS Alo	-2,401	.016	-3,903	<.001	-2,941	.003	-3,066	.002
Plumagem Heteroespecifica	Canto COL x Canto SS Alo	-4,038	<.001	-2,684	.007	-4,027	<.001	-2,772	.006
Canto COL	COL Plu x AloPlu	-1,007	.314	-1,627	.104	-0,698	.485	-0,330	.741
Canto COL	AloPlu x Het Plu	-3,985	<.001	-3,582	<.001	-3,790	<.001	-0,971	.332
Canto COL	COL Plu x Het Plu	-3,939	<.001	-3,888	<.001	-3,884	<.001	-1,682	.093

Tabela 3.3. Resultados síntese dos testes z não paramétricos (Wilcoxon signed-rank) para acessar as diferenças na intensidade das respostas de machos territoriais das diferentes espécies/populações de patativas a pares de tratamentos com cantos e modelos de plumagens. Foram considerados os pares de táxons com maiores amostras em uma zona de contato (simpatria e peripatria) e um outro conjunto de dados para táxons totalmente alopatricos dentro do Complexo *S. plumbea/beltoni*. Valores foram considerados significativos quando P foi menor que 0,05. * *Sporophila plumbea* em alopatria considerou-se apenas machos do táxon nominal** Para *Sporophilabeltoni* em alopatria considerou-se apenas indivíduos a mais de 50 km de distância de qualquer localidade considerada zona de contato.

		<i>S. plumbea</i> "sul" Zona Contato		<i>S. beltoni</i> Zona Contato		* <i>S. plumbea</i> Alopatria		** <i>S. beltoni</i> Alopatria	
		z	P	z	P	z	P	z	P
Plumagem Coespecifica (COLPlu)	Canto CoEstxCantoCol	-1,381	.167	-3,571	<.001	-1,732	.083	-4,017	<.001
Plumagem Coespecifica (COLPlu)	Canto SS LocxCantoCol	-1,309	.191	-2,098	.036	-4,626	<0.001	-4,626	<.001
Plumagem Coespecifica (COLPlu)	Canto SS LocxCantoCoEst	0,000	1.000	-2,089	.037	-4,624	<.001	-3,299	.001
Plumagem "Espécie Irmã" (SSPlu)	Canto CoEstxCantoCol	-1,270	.204	-2,887	.004	-3,656	<.001	-3,990	<.001
Plumagem "Espécie Irmã" (SSPlu)	Canto SS LocxCantoCoEst	-0,762	.446	-1,418	.156	-2,153	.031	-1,782	.075
Plumagem Heteroespecifica (HETPlu)	CantoCoEstxCantoCol	-2,201	.028	-2,375	.018	-0,313	.754	-3,623	<.001
Canto COL	COLPlu x SSPlu	-2,823	.005	-0,106	.916	-4,046	<.001	-1,036	.300
Canto COL	COLPlu x HETPlu	-2,247	.025	-2,853	.004	-4,118	<.001	-1,830	.067
Canto COL	SSPlu x HETPlu	-0,415	.678	-3,427	.001	-1,569	.117	-,244	.808

3.7. Anexos

Anexo 3.1. Prancha ilustrando as diferentes categorias de comportamentos avaliados como respostas aos tratamentos com estímulo de canto e/ou mediante a exposição de modelos de plumagem. Voo considerado como investida do indivíduo focal sobre modelos de plumagem co-específico e heterospecífico (A e B); ataque com contato físico sobre modelos de plumagem co-específico e heterospecífico (C e D), fêmea de caboclinho em aproximação e inspeção à fonte sonora, alto-falante (E); fêmeas de caboclinho em postura de receptividade para cópula (F e G).



4.1 Referências Bibliográficas

- Abzhanov, A., Kuo, W. P., Hartmann, C., Grant, B. R., Grant, P. R., e Tabin, C. J. 2006. The calmodulin pathway and evolution of elongated beak morphology in Darwin's finches. *Nature* 442:563-567.
- Alatalo R. V., Gustafsson, L., e Lundberg A. 1994. Male colouration and species recognition in sympatric flycatcher. *Proc R Soc Lond Biol.* 256:113-118.
- Aleixo, A e Poletto, F. 2007. Birds of an open vegetation enclave in southern Brazilian Amazonia. *The Wilson Journal of Ornithology* 119:610-630.
- Alström, P. 2001. The use of sounds in birds systematics. Introductory Research Essay. Nº 2. Uppsala University.
- Araujo, M. B., e Guisan, A. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modeling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
- Areta, J. I., e Repenning, M. 2011. Systematics of the Tawny-bellied Seedeater (*Sporophila hypoxantha*). I. Geographic variation, ecology, and evolution of vocalizations. *Condor* 113:664-677.
- Areta, J. I. 2010. Sistemática y especiación en los Capuchinos (Aves: *Sporophila*). PhD Dissertation, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Areta, J. I. 2012. Winter songs reveal geographic origin of three migratory seedeaters (*Sporophila* spp.) in southern Neotropical grasslands. *Wilson Journal of Ornithology* 124:688–697.
- Areta, J. I., Noriega, J. I., Pagano, L., e Roesler, I. 2011. A new Black-collared form of capuchino (*Sporophila*: Aves), and systematics of the Dark-throated Seedeater (*S. ruficollis*). *Bull. Brit. Ornith. Club* 131:4-23.
- Baker, M. C. 1982. Vocal dialect recognition and population genetic consequences. *Am. Zool.* 22, 561–569.
- Baker, M. C., e Thompson, D. B. 1985. Song dialects of sparrows: Historical processes inferred from patterns of geographic variation. *Condor* 87, 127–141.
- Baker, M. C., Spittler Nabors, K. J., e Bradley, D. C. 1981. Early experience determines song dialect responsiveness of female sparrows. *Science* 214, 819–821.
- Baldassare, D. T., e Webster, M. S. 2013. Experimental evidences that extra-pair mating drives asymmetrical introgression of sexual trait. *Proc R Soc Lond Biol.* 280.doi: 10.1098/rps.2013.2175.
- Baldwin, M. W., Winkler, H., Organ, C. L. e Helm, B. 2010 Wing pointedness associated with migratory distance in common-garden and comparative studies of stonechats (*Saxicola torquata*). *J. Evol. Biol.* 23: 1050–1063.
- Baptista, L. F. 1996. Nature and nurturing in avian vocal development. Pages 39-60 *In Acoustic communication in birds* (D. E. Kroodsma e E. H. Miller, Eds.). Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Baptista, L. F. e Morton, M. 1982. Song dialects and mate selection in Mountain White-crowned Sparrows. *Auk* 99: 537-182.
- Baptista, L. F., e P. W. Trail. 1992. The role of song in the evolution of passerine diversity. *Syst. Biol.* 41:242–247.
- Baptista, L. F., e Kroodsma, D. E. 2001. Avian bioacoustics. Pages 11-52 *In Handbook of the birds of the world*, vol. 6: Mousebirds to Hornbills (J. del Hoyo, A. Elliott, e J. Sargatal, Eds.) Lynx Editions, Barcelona, Spain.
- Baptista, L. F., e Kroodsma, D. E. 2001. Avian bioacoustics. Pages 11-52 *In Handbook of the birds of the world*, vol. 6: Mousebirds to Hornbills (J. del Hoyo, A. Elliott, e J. Sargatal, Eds.) Lynx Editions, Barcelona, Spain.
- Barbosa, R. I., Campos, C., Pinto, F. e Fearnside, P. M. 2007. The “Lavrados” of Roraima: Biodiversity and Conservation of Brazil’s Amazonian Savannas. Global Science Books.
- Barracough, T. G., Harvey, P. H. e Nee, S. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proc R Soc Lond Biol.* 259:211-215.
- Barrowclough, G. F. 1982. Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *Auk* 99:601-603.
- Beecher, M. D., e Brenowitz, E. A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends Ecol. Evol.* 20, 143–149.
- Beguín, N. Leboucher, G. e Kreutzer, M. 1998. Sexual preferences for mate song in female canaries. *Behaviour* 135:1185-1196.
- Beltman, J. B., e P. Haccou. 2005. Speciation through learning of habitat features. *Theoretical Population Biology* 67:189–202.
- Benites P., Eaton M. D., Lijtmaer D. A., *et al.* 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchinos seedeaters (*Sporophila*). *Journal of Avian Biology* 41: 597-602.
- Benites P, Campagna L., e Tubaro P. L. 2014. Song-based species discrimination in a rapid Neotropical radiation of grassland seedeaters. *Journal of Avian Biology* 46: 55-62.
- Bioacoustic Research Program. 2004. Raven Pro: Interactive sound analyses software (version 1.5). Ithaca, NY, The Cornell Lab. of Ornithology.
- Bischof, H. J., e Clayton, N. 1991. Stabilization of sexual preferences by sexual experience in male Zebra finches (*Taeniopygia guttata castanotis*). *Behaviour* 118: 144-154.
- Bitterbaum, E. e Baptista, L. F. 1979. Geographical variation in song of California house finches (*Carpodacus mexicanus*). *Auk* 96:462-474.

- Bloch, N. I. 2015. Evolution of opsin expression in birds driven by sexual selection and habitat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282. doi.org/10.1098/rspb.2014.2321.
- Boag, P. T., Grant P. R. 1981. Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science* 214: 82-85.
- Bohonack, A. J. 1999. Dispersal, gene, flow and population structure. *Quart. Rev. Biol.* 74:21-45.
- Bollmer, J. L., Kimball R. T., Whiteman N. K., Sarasola J. H., e Parker P. G. 2006. Phylogeography of the Galápagos hawk (*Buteo galapagoensis*): a recent arrival to the Galápagos Islands. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 39: 237-247.
- Braga, É. M; Belo, N. O. e Pinheiro, R. T. 2010. Técnicas para estudo de hemoparasitos em aves. Pp. 395-412 *In: Von Matter, S. et al. (organizadores). Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento 1 ed.* Rio de Janeiro. Tecnic Books 2010, 516 p.
- Brelsford, A. e Irwin, D. E 2009. Incipient speciation despite little assortative mating: the Yellow-rumped Warbler hybrid zone. *Evolution* 63:3050-3060.
- Brumfield, R. T 2005. Mitochondrial variation in Bolivian population of the variable antshrike (*Thamnophilus caerulescens*). *Auk* 122: 414-432.
- Bull, R. D., McCracken, A., Gaston, A. J, Birt, T. P. e Friesen, V. L. 2010. Evidence recent population differentiation in Orange crowned Warbler (*Vermivora celata*) in Haida Gwaii. *Auk* 127: 23-34
- Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Lanyon, S. M., e Lovette, I. J. 2014. Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes; Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 75: 41-77.
- Byers, B. E. 1995. Song types, repertoires and song variability in a population of chestnut-sided warblers. *Condor* 97: 390-401.
- Byers, B. E. 2011. Birdsong, migration and sexual selection: a skeptical view. *Animal Behaviour* 82: e1-e3.
- Byers, B. E. e Kroodsmas, D. E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77:13-22.
- Cadena, C. D. e Cuervo, A. M. 2010. Molecules, ecology, morphology, and songs in concert: how many species is *Arremon torquatus* (Aves: Emberizidae)? *Biol. Journ. Linn. Soc.* 99:152-176
- Campagna, L., et al. 2012. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological* 279:1847-1856.
- Campagna, L., Gronau, I., Silveira L. F., Siepel, A., e Lovette I. J. 2015 Distinguishing noise from signal in patterns of genomic divergence in a highly polymorphic avian radiation. *Mol. Ecol.* 24:4238-4251.
- Campagna, L., Lijtmaer D. A., Kerr K. C, et al. 2010. DNA barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Ecology Resources* 10, 449- 458.
- Campagna, L., Silveira L. F, Tubaro P. L. 2013. Identifying the sister species to the rapid capuchino seedeater radiation (Passeriformes: *Sporophila*). *Auk* 130, 645-655.
- Campagna, L., Lijtmaer, D. A., Kerr, K. C. R., Barreira, A. S., Hebert, P. D. N., Loughheed, S. C., e Tubaro, P. 2009. DNA Barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Ecology Resources*, 10, 449-458.
- Campagna, L., Repenning, M., Silveira, L. F., Fontana, C. S., Tubaro P. L, Lovette I. L. 2017. Repeated divergent selection on pigmentation genes in a rapid finch radiation. *Sci. Adv.* 3: e1602404.
- Capobianco, J. P. R., Veríssimo, A., Moreira, A., Sawyer, D., Santos, I. e Pinto, L. P. 2001. Biodiversidade da Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios. Ed ISA. São Paulo Brasil.
- Catchpole, C., e Slater, P. J. B. 2008. Bird song: Biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Cody, M. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press: London.
- Collins, S. A. 1999. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266, 2309–2314.
- Collins, S. A. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. *In: Nature's Music: The Science of Birdsong Eds. P. Marler e H. Slabbekoorn*, pp. 39-79.
- Collins, S. A. e ten Cate, C. 1996. Does beak colour affect female preference in zebra finches? *Animal Behaviour*, 52, 105e112.
- Collins, S. A., de Kort, S. R., Perez-Tris, J. e Telleria, J. L. 2009. Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 585-590.
- Coyne, J. A. e Orr, H. A. 1997. Patterns of speciation in *Drosophila*: revisited. *Evolution* 51: 295-303.
- Cracraft, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. Pages 159-187 *in Current Ornithology Vol. 1.* (R. F. Johnston Ed.). Plenum Press, New York.
- Davis, J. M. e J. A. Stamps 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution.* 19: 411-416.

- de Queiroz, K. 1998. The General Lineage Concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. *In*: Howard, D. J. e Berlocher, S. H. (Eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 57–75.
- de Queiroz, K. 2005. Different species problems and their resolution. *BioEssays*, 27, 1263–1269.
- de Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879–886.
- de Queiroz, K. de. 2011. Branches in the lines of descent: Charles Darwin and the evolution of species concept. *Biol. Jour. Linnean Society* 103:19-35.
- de Schauensee, M. R. 1952. A review of the genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 54: 153–198.
- Depraz, V., Leboucher, G., e Kreutzer, M. 2000. Early tutoring and adult reproductive behaviour in female domestic canary (*Serinus canaria*). *Anim. Cogn.* 3, 45–51.
- Di Giacomo, A. S. e Kopuchian, C. 2016. Una nueva especie de capuchino (*Sporophila*: Thraupidae) de los Esteros de Iberá, Corrientes, Argentina. *Nuestras Aves* 61: 3-5.
- Dobkin, D. S. 1979. Functional and evolutionary relationships of vocal copying phenomena in birds. *Z. Tierpsychol.*, 50:348-363.
- Eaten, G. 1992. Natural Brazilian vegetation types and their causes. *Anais da academia Brasileira de Ciências* 64:35-65.
- Edwards, S., Kingan, S. B., Calkins, C. N., Balakrishnan, W. B., Jennings W. B., Swanson, W. J., e Sorensen, M. D. 2005. Speciation in birds: Genes, geography and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102:6550-6557.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Elith, J. e Leathwick, J. R. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On find reasons for differing performance of species distribution models. *Ecography*. 32: 66-77
- English A. C, Richards S, Han Y, Wang M, Vee V, Qu J, et al. 2012. Mind the gap: upgrading genomes with Pacific Biosciences RS long-read sequencing technology. *PloS one* 7: e 47768.
- Evanno G, Regnaut, S. Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Ewert. D. N. e Kroodsmá, D. E. 1994. Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *Condor* 96: 190-196.
- Fjeldså, J. 1983. Ecological character displacement and character release in grebes Podicipidae. *Ibis* 125:463-481.
- Fjeldså, J. e N. Krabbe. 1990. *Birds of the high Andes. A manual to the birds of the temperate zone of the Andes and Patagonia, South America*. Zoological Museum University of Copenhagen and Apollo Books, Svendborg, Denmark.
- Fontana, C. S., e Repenning, M. 2014. Black-bellied Seedeater (*Sporophila melanogaster*). *In* Neotropical Birds Online (T. S. Schulenberg, Editor). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp%4627596.
- Franz, I. 2012. História natural de *Sporophila hypoxantha*, Cabanis 1851 (Aves: Emberizidae) em campos de altitude do Sul do Brasil. Dissertação de Mestrado.
- Funk, D. J., Nosil, P., e Etges, W. J. 2006. Ecological divergence exhibits consistently positive association with reproductive isolation in Andes region. *AmBio* 34: 205-211.
- Gammon, D. E., Baker, M. C. e Tipton, J. 2005. Cultural divergence within novel song the Black-Capped Chickadee (*Poecile atricapillus*). *Auk* 122:853-871.
- Giannini, T. C., Siqueira, M. F., Acosta, A. L., Barreto, F. C. C., Saraiva, A. M., e Alves-dos-santos, I. 2012. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. *Rodriguésia*, 63: 733–749.
- Gibbs, H. L. 1990. Cultural evolution of male song types in Darwin's medium ground finches (*Geospiza fortis*). *Evolution* 42: 750:762.
- Grant, B. R., Grant, P. R. 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256: 193-197.
- Grant, B. R., Grant, P. R. 1996. Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution* 50: 2471-2487.
- Grant, P. R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, New Jersey.
- Grant, P. R., e B. R. Grant. 1997. Mating patterns of Darwin's finch hybrids determined by song and morphology. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:317-343.
- Grant, P. R., e Grant, B. R. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49, 241–251.
- Grant, P. R., Grant, B. R. 1989. *Evolutionary dynamics of natural population: the large cactus finch of Galapagos*. University Chicago Press. Chicago.
- Grant, P. R., Grant, B. R. 1997 Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. *Am Nat* 149: 1-28.
- Grant, P. R., Grant, B. R. 2002. Simulating secondary contact in allopatric speciation: a empirical test of premating isolation. *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 545-556.

- Grant, P. R., Grant, B. R. 2014. 40 years of evolution: Darwin's finches on Daphne Major Island. Princeton University Press, New Jersey, p 304.
- Grant, P.R. e Grant, B. R. 2008. Fission and fusion of Darwin's finch populations. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 363: 2821-2829.
- Grant, P.R. e Grant, B. R. 2008. How and why Species Multiply. Princeton University Press, New Jersey, p 218.
- Greenberg, R., Cadena, V., Danner, R. M. e Tattersall, G. 2012. Heat loss may explain bill size differences between birds occupying different habitats. *PLoS ONE*, 7: e40933.
- Greig, E. I., e M. S. Webster. 2013. Spatial decoupling of song and plumage generates novel phenotypes between two avian subspecies. *Behavioral Ecology* 24:1004-1013.
- Greig, E., Baldassarre, D. T. e Webster, M. S. *in press*. Differential rates of phenotypic introgression are associated with male behavioral responses to multiple signals. *Evolution*.
- Grenier, J. L., e Greenberg, R. 2005. A biogeographic pattern in sparrow bill morphology: parallel adaptation to tidal marshes. *Evolution*, 59, 1588–1595.
- Guay P, Taysom A, Robinson R, Tracey, J. 2014. Hybridization between the Mallard and native dabbling ducks: Causes, consequences and management. *Pacific Conservation Biology* 20:41.
- Haavie, J., Borge, T., Bures, S., Garamszegi, L. Z., Lampe, H. M., Moreno, J., Qvarnström, A., Torok, J., Saetre, G. P. 2004. Flycatcher song in allopatry and sympatry-convergence, divergence and reinforcement. *Journal Evol Biol* 17, 227-237.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* 165: 131-137.
- Haffer, J. 1992. Parapatric species in birds. *Bull. Brit. Ornith. Club.* 112: 250-264.
- Hamao, S. Norimasa, S., e Nishiumi, I. 2016. Geographic variation in bird songs: examination of the effects of sympatric related species on the acoustic structure of songs. *Acta Ethologica* 19:81-90.
- Hasselquist, D. 1998. Polygyny in great reed warbler: A long-term Study of factors contributing to male fitness. *Ecology*. 79: 2376-2390.
- Helb, H. W., Dowsett-Lemaire, F., Bergmann, H. H., e Conrads, K. 1985. Mixed singing in European songbirds: a review. *Z. Tierpsychol.*, 69:348-363.
- Helbig, A. J., Salomon, M., Bensch, S. 2001. Male-biased gene flow across and avian hybrid zone: Evidence from mitochondrial and microsatelli DNA. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 277-287.
- Hellmayr, K. E. 1938. Catalogue of Birds of the Americas and adjacent islands. *Part XI*. Field Museum of Natural History Publications 430, Zoology Series, Vol III.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., e Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- Huber, S. K., De Leon, L. F., Hendry, A. P., Bermingham, E., Podos, J. 2007. Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274: 1709–1714.
- Irwin, D. E. 2000. Song variation in an avian ring species. *Evolution*, 54, 998e1010.
- Irwin, D. E. 2002. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow. *Evolution* 56: 2383-2394.
- Irwin, D. E., e Price, T. 1999. Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* 82:347-354.
- Irwin, D. E., Alström, P., Olsson, U., e Benowitz-Fredericks, Z. M. 2001. Cryptic species in the genus *Phylloscopus*, Old World leaf warblers. *Ibis* 143:233-247.
- Irwin, D. E., Bensch, S. Irwin, J H. e Price, T. D. 2005. Ring Speciation by Distance in a Ring Species. *Science* 307:414-416.
- Isler, M. L., Isler, P. R., Whitney, B. e Walker, B. 2001. Species limits in Antbirds: The *Thamnophilus punctatus* complex continued. *Condor* 103: 278-286.
- James, F. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365-390.
- James, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science* 221:184-186.
- Jiménez-Valverde, A., Gómez, J. F., Lobo, J. M., Baselga, A. e Hortal, J. 2008. Challenging species distribution models: the case of *Maculinea nausithous* in the Iberian Peninsula. *Annales Zoologici Fennici* 45: 885-890.
- Johnson, N. K., J. V. Remsen, Jr., e C. Cicero. 1999. Resolution of the debate over species concepts in ornithology: A new comprehensive biological concept. Pages 1470-1482 *in* Proceedings XXII International Ornithological congress (N. J. Adams and R. H. Slotow, Eds.). University of Natal, Durban, South Africa.
- Junior, P. M. e Siqueira, M. F. 2009. Como determinar a distribuição potencial de espécie sob uma abordagem conservacionista? *Megadiversidade* 5: 65-76.
- Keller, I., Wagner, C. E., Greuter, L., *et al.* 2012. Population genomic signatures of divergent adaptation, gene flow and hybrid speciation in the rapid radiation of Lake Victoria cichlid fishes. *Molecular Ecology* 22, 2848-2863.
- Kirwan G. M., e Areta J. I. 2009 Black-and-tawny Seedeater *Sporophila nigrorufa* in the cerrados of western Mato Grosso, Brazil. *Neotrop. Birding* 4: 69–72.

- Kroodsma, D. E. 1990. Using appropriate experimental designs for intended hypothesis in song' playbacks, with examples for testing effects of song repertoire sizes. – *Animal Behavior*. 40:1138–1150.
- Kroodsma, D. E. 1996. Ecology of Passerine song development. *In*: Kroodsma, D. E. e Miller, E. H. (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press. USA. Pp. 3-19.
- Kroodsma, D. E. e Canady, R. A. 1985. Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among Marsh Wren populations have a genetic basis. *Auk* 102: 439-446
- Kroodsma, D. E., Wilda, K., Salas, V., e Muradian, R. 2001. Song variation among *Cistothorus* wrens, with a focus on the Merida wren. *Condor*, 103, 855e861.
- Lachlan, R. F., e Servedio, M. R. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* 58: 2049–2063.
- Lack, D. 1945. The Galapagos finches (Geospizinae): A study in variation. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* 21: 1-159.
- Lamichhaney S, et al. 2015. Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature* 518:371-375.
- Langmead, B., e Salzberg, S. 2012. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nat Methods* 9:357-359.
- Leite, P. F. 1995. As diferentes unidades fitoecológicas da Região Sul do Brasil: proposta de classificação. Curitiba: UFPR, 1994. 160 p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal do Paraná.
- Leitner, S., e Catchpole, C. K. 2002. Female canaries that respond and discriminate more between male songs different quality have a larger song control nucleus (HVC) in the brain. *J. Neurobiology*. 60:294-301.
- Lerner, H. R. L., e Fleischer, R. C. 2010. Prospects for use next-generation sequencing methods in ornithology. *Auk* 127:4-15.
- Lijtmaer, D., Sharpe, N. M. M., Tubaro, P. L., e Loughheed, S. C. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 562–579.
- Losos, J. B., e Schneider, C. J. 2009. Anolis lizards. *Current Biology* 19: R316–R318.
- Loughheed, S. C., Campagna, L., Davila, J. A., Tubaro, P. L., Lijtmaer, D. A., e Handford, P. 2013. Continental phylogeography of an ecologically and morphologically diverse Neotropical songbird, (*Zonotrichia capensis*). *Evolutionary Biology* 2013: 13-58.
- Lovette, I. J., e Bermingham, E. 1999. Explosive speciation in the New World *Dendroica* warblers. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266:1629–1636.
- Lovette, I. J., Bermingham, E., e Ricklefs, R. E. 2002. Clade-specific morphological diversification and adaptive radiation in Hawaiian songbirds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*. 269:37–42
- Lynch, A. 1996. The Population Memetics of Birdsong. *In*: Kroodsma, D. E. e Miller, E. H. (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Cornell University Press. USA. Pp. 181-195.
- Lynch, A., e A. J. Baker. 1994. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: differentiation among populations. *Evolution* 48:351–359.
- Lyu, N., Li, J. J., e Sun, Y. 2016. Can simple songs express useful signals for mate choice? *Avian Research*. 7:10 doi 10.1186/s40657-045-2.
- Machado L. E. 2008. Taxonomia, distribuição e conservação dos “caboclinhos” do complexo *Sporophila bouvreuil* (Aves: Emberizidae). Dissertação (Mestrado) Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. 246 p.
- Machado, E., e L. F. Silveira. 2011. Plumage variability and taxonomy of the Capped Seedeater *Sporophila bouvreuil* (Aves: Passeriformes: Emberizidae). *Zootaxa* 2781:49-62.
- Machado, E., e L. F. Silveira. 2010. Geographical and seasonal distributions of the seedeaters *Sporophila bouvreuil* and *Sporophila pileata* (Aves: Emberizidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*. 50:517–533.
- Maia, R. e Macedo, R. H. 2011. Achieving luster: prenuptial molt pattern predicts iridescent structural coloration in Blue-black Grassquits. *J. Ornithology* 152:243-252.
- Marini, M. A., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., e Jiguet, F. 2013. Geographic and seasonal distribution of the Cock-tailed Tyrant (*Alectrurus tricolor*) inferred from niche modeling. *J. Ornithology* 154:393–402
- Marler, P. e Sherman, V. 1985. Innate differences in singing behavior of sparrows reared in isolation from adult conspecific song. *Animal Behavior*. 33:57-71.
- Marler, P., e Tamura, M. 1962. Song dialect in three populations of White-crowned Sparrows. *Condor* 64:368-377
- Marler, P., e Tamura, M. 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. *Science* 146:1483-1486.
- Martens, J. 1996. Vocalization and speciation of Palearctic birds. *In* Kroodsma, D. E. e Miller, E. H., *Eds. Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. Cornell University Press, Ithaca, NY and London.
- Martens, J., Tietze, D. T., e Sun, H. Y. 2006. Molecular phylogeny of Parus (*Periparus*), a Eurasian radiation of tits (Aves: Passeriformes: Paridae). *Zoologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden* 50: 281-327
- Marthinsen, G., Wennerberg, L., Lifjeld, J. T. 2008. Low support for separate species within the redpoll complex (*Carduelis flammæ–hornemanni–cabaret*) from analyses of mtDNA and microsatellite markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 1005–1017.

- Martin, C. H., e Feinstein, L. C. 2014. Novel trophic niches drive variable progress towards ecological speciation within an adaptive radiation of pupfishes. *Molecular Ecology* 23: 1846-1862.
- Martins, A. B., Aguiar, M. A. M. e Bar-Yam, Y. 2016. Evolution and stability of ring species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110: 5080-5084.
- Mason, N. A., Burns, K. J. 2013. Molecular phylogenetics of the Neotropical seedeaters and seed-finches (*Sporophila*, *Oryzoborus*, *Dolospingus*). *Ornitologia Neotropical* 24, 139-155.
- Mason, N. A., e Taylor, S. 2014. Differentially expressed genes match bill morphology and plumage despite largely undifferentiated genomes in a holartic songbird. *Molecular Ecology* doi: 10.1111/mec.13140.
- Mason, N. A., Burns, K. J., Tobias, J. A., Claramunt, S., Seddon, N., e Derryberry, E. P. 2016. Song Evolution, Speciation, and Vocal Learning in Passerine Birds *Evolution* 71:786-796.
- Mayr, E., e Diamond, J. 2001. *The Birds of Northern Melanesia: Speciation, Ecology e Biogeography*. Oxford University Press.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- McCormick, J. E., Maley, J. M., Hird, S. M., Derryberry, E. P., Graves, G. R. e Brumfield, R. T. 2012. Next-generation sequencing reveals phylogeographic structure and a species tree for recent bird divergence. *Molecular Phylogenetic Evolution* 62:397-406.
- McKittrick, M. C. e Zink, R. M. 1988. Species concepts in Ornithology. *Condor* 90:1-14.
- Milesi, F. A., Casenave, J. L., e Cueto, V. R. 2008. Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics, and spatial scale. *Auk* 125:473-484.
- Minitab. 2010. *Minitab 17 statistical software*. Minitab Inc., State College, Pennsylvania, USA.
- Miyaki, C. Y. 2010. Metodologia de análises genéticas aplicadas ao estudo de conservação de aves. Pp. 413-426 *In: Von Matter, S. et al. (organizadores). Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento*. Rio de Janeiro. Technical Books, 516 p.
- Mulligan, M. M. 1966. Vocal responses of white crowned sparrows to recordings of their own and another species. *Animal Behavior*. 14, 356-361.
- Mundinger, P. C. 1980. Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethol. Sociobiology*. 1:183-223.
- Nelson, D. A. 1999. Ecological influences on vocal development in the white crowned sparrow. *Animal Behavior*. 58: 21-36.
- Nelson, D. A. 2000. A preference for own-subspecies' song guide the vocal learning in a song bird. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 97: 13348-13353.
- Nelson, D. A., e Marler, P. 1994. Categorical perception of a natural stimulus continuum: birdsong. *Science* 244:976-978.
- Nores, M. 1989. *Patrones de distribución y causas de especiación en aves Argentinas*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Nosil, P. e Feder, J. L. 2012. Genomic divergence during speciation: causes and consequences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367: 332-342.
- Nosil, P., Harmon, L. J., e Seehausen, O. 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 24:145-156.
- Nottebohm, F. 1969. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and evaluation of a system of dialects. *Condor* 71: 299-315.
- Olson, S. L. 1981. The nature of the variability in the Variable Seedeater in Panama (*Sporophila americana*: Emberizinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94: 380-390.
- Ouellet, H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the Neotropical genus *Sporophila* (Aves: Emberizinae). *Bulletin of the British Ornithological Club Centenary Supplement* 112a: 225-235.
- Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. *In: VRBA, E. S. (Ed.), Species and speciation*. Transvaal Museum Monographs 4, Pretoria, South Africa, pp. 21-29.
- Patten, M. A. 2010. Null expectations in subspecies diagnosis. *Ornithol. Monog.* 67: 35.
- Patten, M. A. e Pruett, C. L. 2009. The Song Sparrow, *Melospiza melodia*, as a ring species: patterns of geographic variation, a revision of subspecies, and implications for speciation. *Systematics and Biodiversity* 7: 33-62.
- Patten, M. A., Rotenberry, J., e Zuk, M. 2004. Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* 58: 2144-2155.
- Payne R. B. 1982. Species limits in the indigobirds (Ploceidae, *Vidua*) of West Africa: mouth mimicry, song mimicry, and description of new species. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Mich.* 162, 1-96.
- Payne R. B., Payne L. L., Woods J. L., e Sorenson, M. D. 2000. Imprinting and the origin of parasite-host species associations in brood-parasitic indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behavior* 59:69-81.
- Payne, R. B. 1996. Song traditions in indigo buntings: origins, improvisation, dispersal and extinction in cultural evolution. *In D. E. Kroodsma, e E. H. Miller (Eds.), Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (p. 198-220). New York, NY, U.S.A.: Comstock.

- Payne, R. B. 1981. Song learning and social interaction in indigo buntings. *Animal Behavior*. 29:688-697.
- Payne, R. B. 1986. Bird songs and avian systematic. *In*: Johnston, R. F. (Ed.) *Current Ornithology*, Vol. III. Plenum Press, New York and London.
- Peakall, M. A. e Smouse, P. E. 2006. GENALEX 6: Genetic analyses in Excel population genetic soft for teaching and research. *Mol. Ecol. Notes* 6: 288-295.
- Perez-Espona, S.; Pérez-Barbéria, F. J. e Mcleod, J. E. 2008. Landscape features affect gene flow of scottish Highland red deer. *Mol. Ecol.* 4: 981-996.
- Peters, S. Searcy, W. Beecher, M. D. e Nowicki, S. 2000. Geographic variation in the organization of song sparrow repertoires. *Auk* 117:936-942.
- Peterson, B. K, Weber, J. N, Kay, E. H, *et al.* 2012. Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLOS ONE* 7, e37135.
- Phillips, S. J., Andreson, R. P., e Schapire, R. E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231-259.
- Podos, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature* 409: 185-188.
- Podos, J., e Warren, P. S. 2007. The Evolution of Geographic Variation in Birdsong. *Advances in the study of behavior*. 37: 404-458.
- Podos, J., Dybboe, R., Mads, O., e Jensen, O. J. 2013. Ecological speciation in Darwin's finches: Parsing the effects of magic traits. *Current Zoology* 59:8-19.
- Podos, J., Lahti, D. C., e Moseley, D. L. 2009. Performance limits and birdsong evolution. *Advances in the Study of Behavior*, 40, 159e195
- Porneluzi, P. A. 2003. Prior breeding success affects return rates of territorial male Ovenbirds. *Condor* 105:73-79
- Porzio, N. S., Repenning, M. e Fontana, c. S. *in prep.* Evolution of beak size and song constraint in Neotropical Seed eaters (Thraupidae: *Sporophila*).
- Price, T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 353: 251-260.
- Price, T. D. 2008. *Speciation in birds*. Roberts and Company. Greenwood Village, Colorado.
- Price, T. D. e Bouvier, M. M. 2002. The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56: 2083-2089.
- Pritchard, J., Stephens, M. e Donnelly, P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.
- Pruett, C. L e Winker, K. 2010. Alaska Song Sparrows (*Melospiza Melodia*) demonstrate that genetic marker and method of analysis matter in subspecies assessments 67: 162–171.
- Pruett, C. L., Arcese, P., Chan, Y. L., Wilson, A. G., Patten, M. A., Keller, L. F. e Winker, K. 2008. The effects of contemporary processes in maintaining the genetic structure of western song sparrows (*Melospiza melodia*). *Heredity* 101:67-74.
- Pruett, C. L., P. Arcese, Y. Chan, A. Wilson, M. A. Patten, L. F. Keller, and K. Winker. 2008. Concordant and discordant signals between genetic data and described subspecies of Pacific coast Song Sparrows. *Condor* 110:359–364.
- Putland, D. A. Nicholls, J. A., Noad, M. J., e Goldizen, A. W. 2006. Imitating the neighbours: vocal dialect matching in a mimic–model system *Biol. Letters*. 2:367-370.
- Qvarnström, A., Haavie, J., Saether, S. A., Eriksson, D., e Part, T. 2006. Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *J. Evol. Biology* 19, 1202-1209.
- Qvarnström, A., N. Vallin, e A. Rudh. 2012. The role of male contest competition over mates in speciation. *Current Zoology* 58:493-509.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic, A., e Anderson, R. P. 2014. Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41:629-643.
- Randler, C. 2002. Avian hybridization, mixed pairing and female choice. *Animal Behavior* 63, 103-119.
- Ratcliff, L. M. e Grant, P. R. 1983. Species recognition in Darwin's finches (*Geospiza*, Gould). I. Discrimination by morphological cues. *Animal Behavior* 31:1139-1153.
- Ratcliff, L. M, Grant, P. R. 1985. Species recognition in Darwin's finches (*Geospiza*, Gould). III. Male responses to playback of different song types, dialects and heterospecific songs. *Animal Behavior* 33:290-307.
- Reding, D. M, Foster, J. T, James, H. F, Pratt, H. D., e Fleischer, R. C. 2009. Convergent evolution of 'creepers' in the Hawaiian honeycreeper radiation. *Biol. Lett.* 5: 221–224
- Remsen, J. V. 2016. A “rapid assessment program” for assigning species rank? *J. Field Ornithol.* 87:110-115.
- Remsen, J. V. Jr., e Graves, W. S. 1995. Distribution patterns of Buarremon brush-finches (Emberizinae) and interspecific competition in Andean birds. *Auk* 112: 225-236.
- Remsen, J. V. Jr. 2005. Pattern, process, and rigor meet classification. *Auk* 122: 403-413.

- Repenning, M., e Fontana, C. S. 2015. *Sporophila* aff. *plumbea*. Plano de ação para a conservação dos Passeriformes ameaçados dos Campos Sulinos e Espinilho. Instituto Chico Mendes e Ministério do Meio Ambiente, Brasil.
- Repenning, M., e Fontana, C. S. 2013. A new species of Gray Seedeater (Emberizidae: *Sporophila*) from upland grassland of souther Brazil. *Auk* 130: 791-803.
- Repenning, M., e Fontana, C. S. 2016. Breeding biology of the Tropeiro Seedeater (*Sporophila beltoni*) *Auk* 133: 484-496.
- Repenning, M., Rovedder, C. E., e Fontana, C. S. 2010. Distribuição e biologia de aves nos campos de altitude do sul do Planalto Meridional Brasileiro. *Rev. Bras. Ornit.* 18: 283-306.
- Restall, R. 2006. Identifying *Sporophilagrey* seedeaters in Venezuela. *Neotropical Birding* 1:48-51
- Ridgely, R. S., e Tudor, G. 1989. *The birds of South America*. Vol 1. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Riebel, K. 2003. The “mute” sex revisited: vocal production and perception learning in female songbirds. *Adv. Study Behav.* 33: 49–86.
- Rising, J., Jaramillo, A., Copete, J. L., Madge, S., e Ryan, P. 2011. Family Emberizidae (Buntings and New World Sparrows) p. 492-709 *In: Del Hoyo, J., Elliott, A. e Christie, D. A. (Eds.). Handbook of the Birds of the World*. Vol. 16 Tanagers to New World Blackbird. Barcelona: Lynx Edicions.
- Rohwer, S., Bermingham, E., e Wood, C. 2001. Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution* 55:405-422.
- Roos, A. L. 2010. Capturando aves. p. 77-104 *In: Von Matter, S. et al. (organizadores). Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento* 1 ed. Rio de Janeiro. Technical Books, p 516.
- Rovedder, C. E. 2011. História natural de *Sporophila melanogaster* (Pelzeln 1870) (Aves: Emberizidae) com ênfase em sua biologia reprodutiva. Dissertação de Mestrado.
- Rower, S., Rebecca B. Harris, R. B., e Walsh, H. E. 2014. Rape and the prevalence of hybrids in broadly sympatric species: a case study using albatrosses. *PeerJ*. doi 10.7717/peerj.409
- Saetre G.P., Dale S., e Slagsvold T. 1994. Female Pied Flycatcher prefers brightly coloured males. *Animal Behavior*. 48: 1407–1416.
- Saetre, G. P., Král, M., e Bick, V. 1993. Experimental evidence for interspecific female mimicry in sympatric *Ficedula* flycatchers. *Evolution* 47:939-945.
- Saetre, G. P., Moum, T., Bures, S., Kral, M., Adamjan, M., and Moreno, J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. *Nature* 387, 589–592.
- Santiago, C., Derryberry, E. P, Remsen Jr., J. P., e Brumfield, R. T. 2012. High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds *Proc R Soc Lond Biol.* 279: 1567-1574.
- Schwartz, P. 1975. Solved and unsolved problems in the *Sporophila lineola/bouvronides* complex (Aves: Emberizidae). *Annals of the Carnegie Museum, Pittsburgh, Pa.* 45: 277–285.
- Searcy, W. A. e Brenowitz, E. A. 1988. Sexual differences in species recognition of avian song. *Nature* 332:152-154.
- Searcy, W. A., e Nowicki, S. 2000. Male-male competition and female choice in the evolution of vocal signaling. *In* “Animal Signals. Signalling and Signal Design in Animal Communication” (T. Amundsen, Y. Espmark, e G. Rosenqvist, Eds.), p. 301–315. Tapir Press, Trondheim.
- Searcy, W. A., e Yasukawa, K. 1996. Song and female choice. *In* “Ecology and Evolution of Acoustic Communication in birds” (D. E. Kroodsma e E. H. Miller, Eds.), p. 454–473. Comstock Publishing Associates, Ithaca.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., e Hughes, M. 1997. The response of male and female song sparrows to geographic variation in song. *Condor* 99, 651–657.
- Searcy, W. A., Nowicki, S., Hughes, M., e Peters, S. 2002. Geographic song discrimination in relation to dispersal distances in song sparrows. *The American Naturalist* 159:221-230.
- Seehausen, O. 2006. Conservation: Losing Biodiversity by Reverse Speciation. *Current Biology* 16:334-335.
- Servedio, M. R. 2000. Reinforcement and genetics of nonrandom mating. *Evolution* 54:21-29.
- Servedio, M. R. 2004. The evolution of premating isolation: local adaptation and natural and sexual selection against hybrids. *Evolution* 58:913–924.
- Servedio, M. R., e Bürger, B. 2015. The effects of sexual selection on trait divergence in a peripheral population with gene flow. *Evolution* 69:2648–2661.
- Servedio, M. R., Van Doorn, G. S., Kopp, M., Frame, A. M., e Nosil, P. 2011. Magic traits in speciation: “magic” but not rare? *Trends. Ecol. Evol.* 26: 389–97.
- Seutin, G., White, B. N., e Boag, P. T. 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. *Can. Jour. Zool* 69:82-90
- Sharpe, R. B. 1888. Catalogue of birds of the British Museum. Part III Frigiliformes. London.
- Short, L. L. 1969. Relationships among some South American seedeaters (*Sporophila*), with a record of *S. hypochroma* for Argentina. *Wilson Bulletin* 81: 216-219.
- Sick, H. 1963. Reinvidicação do papa-capim *Sporophila ardesiaca* (Dubois). Sua ocorrência no Brasil. *Bol. Mus.*

Nac. 235: 1-23.

- Sick, H. 1967. "Bico de Ferro" – Overlooked seedeater from Rio de Janeiro (*Sporophila*, Fringillidae, Aves). *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 39, 307–314.
- Sick, H. 1979. A voz como caracter taxonômico em aves. *Boletim do Museu Nacional Nova Série*, 294: 1-11.
- Sick, H. 1997. Ornitologia brasileira. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Silva, J. F., Farina, M. R., Felfili, J. M., e Klink, C. A. 2006. Spatial heterogeneity, land use and conservation in the Cerrado region of Brazil. *Journal of Biogeography* 33: 536-548.
- Silva, J. M. C. 1999. Seasonal movements and conservation of seedeaters of the genus *Sporophila* in South America. *Studies in Avian Biology* 19: 272–280.
- Site, J. W., e Marshall, J. C. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 199-277.
- Slabbekoorn, H., e Smith, T. B. 2002. Bird song, ecology and speciation. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 357: 493–503.
- Slabbekoorn, H., Jesse, A., e Bell, D. A. 2003. Microgeographic song variation in island populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nutalli*): innovation through recombination. *Behaviour*, 140: 947-963.
- Slater, P. J. B. 1986. The cultural transmission of bird song. *Trends Ecol. Evol.* 1, 94–97.
- Slater, P. J. B. 1989. Bird song learning: Causes and consequences. *Ethol. Ecol. Evol.* 1, 19–46.
- Smith, W. J. 1996. Using interactive playback to study how songs and singing contribute to communication about behavior. In D. E. Kroodsma, e E. H. Miller (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic communication in birds* (p. 375-395). New York, NY, U.S.A.: Comstock.
- Smithe, F. B. 1975. *Naturalist's Color Guide*. The American Museum of Natural History. NY.
- Soberón, J. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 159-167
- Soberón, J., e Peterson, A. T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: p. 1-10
- Stein, A. C., e J. A. C. Uy. 2006. Unidirectional introgression of a sexually selected trait across an avian hybrid zone: a role for female choice? *Evolution* 60: 1476-1485.
- Stiles, G. 1996. When black plus white equals gray: The nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizinae: *Sporophila*). *Ornitologia Neotropical* 7: 75-107.
- Stutchbury, B. 2009. *The Bird Detective*. Harper Collins, Toronto, Ontario.
- Taft, B. N. 2011 *The role of dawn song in tree swallows and its place in the diversity of oscine song learning* PhD Dissertation, University of Massachusetts, Amherst, USA.
- Tannus, J. L. S. 2007. *Estudo da vegetação dos campos úmidos de Cerrado: Aspectos florísticos e ecológicos*. Tese de Doutorado.
- Taylor, S., e Campagna, L. 2016. Avian supergenes: Genetic data reveal how two complex bird mating systems evolved. *Science* 351: 446-447.
- Tiffin, P., Ross-Ibarra, J. 2014. Advances and limits of using population genetics to understand local adaptation. *Trends. Ecol. Evol.* 29:673-680.
- Toews, D. P., Taylor, S., Vallender, R., Brelsford, A. Butcher, B. G., Messer, P. W., e Lovette, I. J. 2016. Plumage Genes and Little Else Distinguish the Genomes of Hybridizing Warblers. *Curr. Biol.* 26: 2313-2318.
- Toews, D. P., Campagna, L., Taylor, S. et al. 2016. Genomic approaches to understanding population divergence and speciation in birds. *Auk* 133:13-30.
- Toews, D. P., Irwin, D. E. 2008 Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Molecular. Ecology* 17: 2691-2705.
- Uy, J. A. C., R. G. Moyle, e C. E. Filardi. 2009. Plumage and song differences mediate species recognition between incipient flycatcher species of the Solomon Islands. *Evolution* 63:153-164.
- Uy, J. A., e R. Safran 2013. Variation in the temporal and spatial use of signals and its implications for multimodal communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67:1499-1511.
- van Door G. S., Edelaar, P., e Weissing, F. W. 2009. On the origin of species by natural and sexual selection. *Science* 328: 1704-1707
- Wagner, C. E, Keller, I., Wittwer, S., et al. 2012. Genome wide RAD sequence data provide unprecedented resolution of species boundaries and relationships in the Lake Victoria cichlid adaptive radiation. *Molecular Ecology* 22: 787-798.
- Watson, D. M. 2005. Diagnosable versus Distinct: Evaluating species limits in birds. *Bioscience* 55: 60-68.
- Webster, M. S., Varian, C. W. e Karubian, J. 2008. Plumage color and reproduction in the red-backed fairy-wren: Why be a dull breeder? *Behavioral Ecology*. 19 :517-524
- Weeden. J. S., e Falls, J. B. 1959. Differential responses of male Ovenbirds to record songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* 76:343-351.
- Wied, M. 1830. *Baiträge zur Naturgeschichtche von Brasilien*. III. Band Landes-Industrie-Comptoirs, Weimar

- Wiens, J. J., e Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integration evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review Ecology, Evol. Sist.* 36: 519-539
- Wiens, J. J. e Penkrot, T. A. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spine lizards *Sceloporus*. *System. Biol.* 51:69-91.
- Wikiaves. <http://www.wikiaves.com.br/caboclinho>. Acesso em dezembro de 2016.
- Wiley, R. H. Hatchwell, B. J. e Davies, N. B. 1991. Recognition of individual males' song by female dunnocks: a mechanism increasing the number of copulatory partners and reproductive success. *Ethology* 88:145-153.
- Willis, E. O., e Oniki, Y. 1990. Levantamento preliminar das aves de inverno em dez áreas do sudoeste de Mato Grosso, Brasil. *Ararajuba* 1: 19-38
- Winker, K. 2000. Migration and speciation. *Nature* 404:36.
- Winker, K. 2010. Is it a species. *Ibis* 152:679-682.
- Winker, K. 2010. On the origin of species through heteropatric differentiation: a review and a model of speciation in migratory animals. *Ornit. Monographs* 69:1-30.
- Winker, K. e Pruett, C. 2006. Seasonal migration, speciation, and morphological convergences the genus *Catharus* (Turdidae). *Auk* 123: 1052-1068
- Wolfe, J. D. Ryder, T. B., e Pyle, P. 2010. Using molt cycles to categorize the age of tropical birds: an integrative new system. *J. Field Ornithol.* 81: 186-194
- Wring, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Ydenberg, R. C., Giraldeau, L. A., e Falls, J. B. 1988. Neighbors, strangers and asymmetric war attrition. *Animal Behavior.* 36: 343-337.
- Zollinger, A. S., Podos, J., Nemeth, E., Goller, F., e Brumm, H. 2012. On the relationship between, and measurement of, amplitude and frequency in birdsong. *Animal Behavior.* 84: e1-e9.

