



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM**  
**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PGZOOLOGIA**



**Revelando a diversidade críptica de um passarinho monotípico  
(*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae) especializado em  
um hábitat insular na Amazônia**

**JEAN CLODY DA CUNHA NUNES**

**MANAUS – AMAZONAS**  
**OUTUBRO DE 2022**



**Revelando a diversidade críptica de um passarinho monotípico  
(*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae) especializado em  
um hábitat insular na Amazônia**

**Discente:** Jean Clody da Cunha Nunes

**Orientador:** Prof. Dr. Sérgio Henrique Borges

**Coorientadora:** Profa. Dra. Camila Cherem Ribas

**Coorientador:** Dr. João Marcos Guimarães Capurucho

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

**MANAUS – AMAZONAS**

**OUTUBRO DE 2022**

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

N972r Nunes, Jean Clody da Cunha  
Revelando a diversidade críptica de um passarinho monotípico  
(*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae) especializado em um  
hábitat insular na Amazônia / Jean Clody da Cunha Nunes . 2022  
68 f.: 31 cm.

Orientador: Sérgio Henrique Borges  
Coorientadora: Camila Cherem Ribas  
Coorientador: João Marcos Guimarães Capurucho  
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do  
Amazonas.

1. Taxonomia. 2. Revisão taxonômica. 3. Diversidade genética. 4.  
Ecossistema de areia branca. 5. Avifauna amazônica. I. Borges,  
Sérgio Henrique. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

## DEDICATÓRIA

*À minha esposa, aos meus pais e minha  
irmã e, principalmente, Àquele pelo qual  
“vivemos, nos movemos e existimos”.*

## **AGRADECIMENTOS**

À Universidade Federal do Amazonas (UFAM) por todo apoio e estrutura. Ao Programa de Pós-Graduação de Zoologia (PPGZool) pelo suporte e ensinamentos providos de profissionais excepcionais. Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Museu Paraense Emílio Göeldi por possibilitarem o acesso às suas coleções ornitológicas. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas pela concessão da bolsa e financiamento do projeto associado a esta dissertação.

Ao meu orientador, Sérgio Henrique Borges, por toda a dedicação e paciência ao longo deste trabalho, bem como por todos os seus esforços para que eu pudesse ter o melhor desempenho possível ao decorrer destes dois anos. Aos meus coorientadores, João Marcos Guimarães Capurucho e Camila Cherem Ribas, bem como o Prof. Mário Cohn-Haft e Priscilla Diniz que me auxiliaram para a plena execução deste trabalho. A um grande colega de trabalho, Érico Macedo Polo, que contribuiu imensamente na construção deste estudo. Além destes, agradeço sinceramente àqueles que me ajudaram direta ou indiretamente na conclusão desta dissertação, e que porventura não tenham sido citados, dada a dificuldade de pontuar as contribuições de todos que me ajudaram neste período.

À minha família como um todo, por todo o carinho e incentivo. Aos meus pais, a quem prometi corresponder ao máximo tudo aquilo que foi feito por mim como forma de eterna gratidão. À minha pequena irmã, Mellyssa Nunes, pela companhia e demonstração de amor e simplicidade ao longo destes anos.

À minha esposa, Thayla Nunes, por me passar segurança e confiança de uma forma indescritível, porém diferencial, para que esta dissertação fosse realizada, a quem de fato reconheço sua importância ao longo da conclusão deste trabalho. Por fim, mas não menos importante, a Deus, em quem acredito e a quem sirvo, por me sustentar e fortalecer continuamente, conduzindo-me seguramente na direção de ser a melhor versão de mim mesmo.

*“Tenho a impressão de ter sido uma criança  
brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir  
uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita  
que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade  
continua misterioso diante de meus olhos”.*

(Isaac Newton)

## RESUMO

Diversidade críptica refere-se a entidades taxonômicas sob uma única nomenclatura, com caracteres fenotípicos praticamente idênticos. Tal conceito tem sido melhor explorado desde o advento de ferramentas (principalmente moleculares) que auxiliam na delimitação e nomeação destes táxons, mesmo em grupos bem documentados, como as aves. Aqui, investigamos o histórico taxonômico e a diversidade críptica de um passarinho considerado monotípico, próprio das campinas amazônicas, o tem-tem-de-dragona-vermelha *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838. Esta ave tem um encontro da asa (dragona) característico, com ampla distribuição neste ambiente insular e um histórico de classificação controverso. Além disso, estudos antigos e recentes sugerem a existência de linhagens crípticas inseridas neste passeriforme. Baseado nisso, investigamos detalhadamente sua história taxonômica, tendo como resultado que *T. phoenicius* não possui localidade-tipo bem definida desde sua nomeação por Swainson e que o holótipo provavelmente está perdido. Desta forma, designamos neótipos e paraneótipos do Viruá devidamente registrados, com informações de morfometria e genética (ND2 e ACO1), proporcionando a base para os estudos taxonômicos e sistemáticos subsequentes. Também investigamos a diversidade críptica em *T. phoenicius* com dados de morfometria, ND2 e UCEs provindos de estudos anteriores e novos, testando hipóteses de duas e quatro populações distintas. Para dados morfométricos uni e multivariados fizemos uma análise de coloração da dragona classificada em 4 níveis, testes de Mann-Whitney e Kruskal-Wallis com contraste de Dunn, análises de componentes principais e de similaridade, processados no PAST. Para dados genéticos, analisamos a estrutura populacional (STRUCTURE), reconstrução filogenética para ND2 (BEAST2) e UCEs (ASTRAL-III), e delimitação de espécies (iBPP). Nossos resultados, a maior amostragem e integração de dados morfogenéticos já documentados para a espécie, indicam importantes variações de caracteres morfológicos no sentido norte-sul do Rio Solimões-Amazonas, mesmo na coloração da dragona. As análises genéticas também mostram uma clara diferenciação bem suportada no mesmo padrão geográfico, além de indícios da formação de populações a leste e a oeste do Rio Branco, evidenciando o status taxonômico politípico de *T. phoenicius* com pelo menos uma sp. nov. no sul do rio Solimões-Amazonas, despertando implicações relevantes para a conservação das campinas amazônicas e contribuições para a melhor compreensão da biodiversidade da avifauna na Amazônia.

**Abstract. Revealing the cryptic diversity of a monotypic finch (*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae) specialized in an insular habitat in the Amazon**

Cryptic diversity refers to taxonomic entities under a single nomenclature, with virtually identical phenotypic characters. This concept has been better explored since the advent of tools (mainly molecular) that help in the delimitation and naming of these taxa, even in well-documented groups such as birds. Here, we investigated the taxonomic history and cryptic diversity of a bird considered monotypic, typical of the Amazonian meadows, the red-shouldered tanager *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838. This bird has a characteristic wing meeting (dragon) with wide distribution in this insular environment and a controversial classification history. Furthermore, ancient and recent studies suggest the existence of cryptic lineages inserted in this passerine. Based on this, we investigated its taxonomic history in detail, with the result that *T. phoenicius* does not have a well-defined type locality since its naming by Swainson and that the holotype is probably lost. In this way, we designated duly registered Viruá neotypes and paraneotypes, with morphometric and genetic information (ND2 and ACO1), providing the basis for subsequent taxonomic and systematic studies. We also investigated cryptic diversity in *T. phoenicius* with morphometric, ND2 and UCE data from previous and new studies, testing hypotheses from two and four distinct populations. For univariate and multivariate morphometric data, we performed an analysis of epaulette coloration classified in 4 levels, Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests with Dunn contrast, principal components and similarity analyses, processed in PAST. For genetic data, we analyzed population structure (STRUCTURE), phylogenetic reconstruction for ND2 (BEAST2) and UCEs (ASTRAL-III), and species delimitation (iBPP). Our results, the largest sampling and integration of morphogenetic data ever documented for the species, indicate important variations in morphological characters in the north-south direction of the Rio Solimões-Amazonas, even in the coloration of the dragona. Genetic analyzes also show a clear differentiation well supported in the same geographic pattern, in addition to evidence of the formation of populations east and west of the Rio Branco, evidencing the polytypic taxonomic status of *T. phoenicius*, with at least one sp. nov. in the south of the Solimões-Amazonas river, raising relevant implications for the conservation of the Amazonian grasslands and contributions to a better understanding of the biodiversity of avifauna in the Amazon.

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

**Figura 1.** Neótipo de *Tachyphonus phoenicius* (INPA 4825) macho adulto depositado na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A) vista ventral, B) vista dorsal, C) vista lateral, D) detalhe da dragona destacando as penas brancas e vermelho amareladas. .... 29

**Figura 2.** Paraneótipos de *Tachyphonus phoenicius* depositados na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A) macho adulto (INPA 4899) em vista lateral, destacando a dragona, B) macho adulto (INPA 2215) em vista lateral, C) fêmea adulta (INPA 4900) em vista ventral, D) fêmea (INPA 4977) em vista lateral, E) fêmea adulta (INPA 4900) vista dorsal, F) fêmea adulta (INPA 4977) em vista lateral, destacando a dragona de cor acanelada. .... 32

### Capítulo 2

**Figura 1.** Vegetação de campina na Amazônia. A) Vista aérea de manchas de campinas (círculos em vermelho) em Nhamundá (AM) circundadas por vegetação florestal de terra firme, caracterizando um ambiente insular. B) Vegetação de campina no Parque Nacional do Viruá (RR). Fotografias: Cid Ferreira 2009. .... 41

**Figura 2.** Distribuição geográfica de *T. phoenicius* (em verde) segundo Birdlife International 2022. .... 42

**Figura 3.** Padrão geral das plumagens de *T. phoenicius*: A) Macho; B) Fêmea; C) Macho juvenil com plumagem em muda. Observe a presença de cor acastanhada na dragona da fêmea (seta) e o padrão de coloração das plumas do indivíduo jovem em transição. Fotografias de: A. D’Affonseca, M. Camacho e G. C. Lima, respectivamente. .... 44

**Figura 4.** Localidades de coleta dos exemplares de onde foram obtidos dados morfológicos de *Tachyphonus phoenicius* analisados neste estudo (n = 159). Vários indivíduos foram coletados nas localidades exibidas. .... 45

**Figura 5.** Localidades de onde foram obtidos os dados moleculares de *Tachyphonus phoenicius* analisados neste estudo obtidos de Capurucho (2020) e Matos et al. (2016). .... 46

<b>Figura 6.</b> Coloração da dragona dos machos de <i>Tachyphonus phoenicius</i> distribuídas entre as categorias de coloração (ver métodos) e regiões geográficas utilizadas neste estudo. ....	53
<b>Figura 7.</b> Distribuição dos indivíduos machos e fêmeas de <i>Tachyphonus phoenicius</i> no espaço morfológico multivariado providenciado pela análise de componentes principais. ....	53
<b>Figura 8.</b> Resultado da análise STRUCTURE utilizando amostras de UCEs – a) cenário hipotético considerando cada amostra pertencendo a cada uma das regiões definidas <i>a priori</i> e em b) o resultado do teste de hipótese refutando duas populações ao sul do Amazonas e dando suporte à possibilidade de duas populações ao norte. Legenda para cores: vermelho e roxo (leste e oeste do Rio Madeira, respectivamente), azul e verde (leste e oeste do Rio Branco respectivamente). ....	54
<b>Figura 9.</b> Análise filogenética do marcador ND2 de <i>Tachyphonus phoenicius</i> utilizando o BEAST2. Note a formação de dois sub-grupos que compartilham ancestrais distintos com alto suporte. ....	55
<b>Figura 10.</b> Análise filogenética de marcadores UCEs de <i>Tachyphonus phoenicius</i> utilizando o ASTRAL-III. Note a formação com alto suporte estatístico de dois sub-grupos ao norte e ao sul da Amazônia que compartilham ancestrais distintos. Também nas amostras ao norte da Amazônia é possível observar dois agrupamentos com alto suporte. ....	56
<b>Figura 11.</b> Delimitação de espécies no complexo <i>Tachyphonus phoenicius</i> usando o iBPP. Os números indicam suporte estatístico utilizando dados morfológicos, genéticos e ambos, respectivamente. ....	56

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Medidas morfométricas tomadas de exemplares de *Tachyphonus phoenicius* coletados ao norte (NAM) e ao sul do Rio Amazonas (SAM). Valores são médias e intervalos de confiança obtidos através de 9999 permutações (entre parênteses). Dimensões em negrito são estatisticamente distintas com valores de  $P < 0.01^a$  ou  $P < 0.05^b$  calculados a partir de teste Mann Whitney. .... 51
- Tabela 2.** Cargas fatoriais (*factor loadings*) dos quatro primeiros componentes das análises de componentes principais (ACP) que somam mais de 80% da variação explicada pelos componentes. A percentagem de variação explicada por cada um dos componentes principais está entre parênteses. Em negrito os valores mais altos das cargas fatoriais. .... 52

## LISTA DE SIGLAS

ACO1	Aconitase subunidade 1
ACP	Análises de Componentes Principais
AMNH	American Museum of Natural History
ANOSIM	<i>Analisis of similarities</i>
CNZ	Código de Nomenclatura Zoológica
ICZN	<i>International Code of Zoological Nomenclature</i>
INPA	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
LSU	Louisiana State University Museum of Natural Science
MCMC	<i>Markov Chain Monte Carlo</i>
MPEG	Museu Paraense Emílio Göeldi
MSC	<i>Multispecies Coalescent Model</i>
NAM	População norte do Rio Solimões-Amazonas
ND2	NADH Desidrogenase subunidade 2
PAST	<i>Paleontological statistics</i>
Pb	Pares de base
SAM	População sul do Rio Solimões-Amazonas
SNPs	<i>Single nucleotide polymorphisms</i>
UCEs	<i>Ultra-conserved elements</i>
UFAM	Universidade Federal do Amazonas
YPM	Yale Peabody Museum of Natural History

## SUMÁRIO

Introdução Geral.....	13
Referências.....	16
Objetivos.....	19
Capítulo 1.....	20
Resumo.....	21
Introdução.....	22
Materiais e Métodos.....	23
Resultados.....	24
Discussão.....	32
Agradecimentos.....	33
Referências.....	34
Capítulo 2.....	37
Resumo.....	38
Introdução.....	39
Materiais e Métodos.....	43
Resultados.....	50
Discussão.....	57
Agradecimentos.....	59
Referências.....	60
Considerações Finais.....	67
Apêndice.....	70

## INTRODUÇÃO GERAL

A biodiversidade amazônica e os processos moduladores que contribuíram para esta ampla riqueza de organismos há muito interessam aos pesquisadores das mais variadas disciplinas e grupos taxonômicos (Menin, 2007; Lewinsohn, 2006; Nores, 2000; Patton & Silva, 2001; Ranzi, 2000). As hipóteses acerca da diversidade biológica na região estão ligadas a fatores como, por exemplo, variações do clima (Haffer, 1969), às modificações na configuração da paisagem relacionadas às dinâmicas de disposição dos rios (Ribas *et al.*, 2012; Hoorn *et al.*, 2010) ou aos aspectos topográficos e altitudinais (Fjeldså, 1994). Todas estas (e outras) hipóteses nos mostram que a complexidade dos processos geradores de diversidade na Amazônia não pode ser atribuída a um único fator, e que precisam ser visualizadas em conjunto para uma abordagem mais completa (Bush 1994; Rangel *et al.* 2018; Silva *et al.* 2019).

Neste contexto, o estudo básico para as inferências acerca da diversidade biológica passa pela real quantificação de espécies que habitam na região amazônica, realizada através de estudos taxonômicos e sistemáticos, responsáveis pela delimitação e distinção de táxons com base em seus traços característicos, sejam eles morfológicos, genéticos ou de outra natureza (Padial *et al.*, 2009; De Queiroz, 2007). À medida que as espécies são descobertas, os aspectos históricos e ecológicos associados a ela também são desvendados, possibilitando o cruzamento de dados, por exemplo, entre grupos de espécies ou populações de uma zona geográfica (Ribas *et al.*, 2012; Cracraft *et al.*, 2020). Tal reunião de informações proporciona a observação de fenômenos históricos comuns para os táxons de determinado hábitat, com potencial relevância na formação de subdivisões ou diferenciações entre espécies devida às alterações paisagísticas (Rull, 2011; Ferreira *et al.*, 2018). No caso da região amazônica, além de sua ampla extensão territorial, a heterogeneidade de ambientes torna o estudo deste bioma uma atividade complexa de ser executada em toda sua magnitude (Borges, 2004; Silva *et al.*, 2019).

Dentre os diversos hábitats que compõem a Amazônia, as vegetações que se desenvolvem sobre solo arenoso pobres em nutrientes e de origem geológica diversa, apresentam uma ampla distribuição de forma insular em meio à vegetação de floresta (Anderson 1978, 1981; Adeney *et al.*, 2016; Borges *et al.*, 2016; Cohn-Haft *et al.*, 2013). Apesar das vegetações que crescem sobre solos arenosos estarem presente ao longo de toda a Amazônia, sua extensão corresponde apenas a aproximadamente 1,6% do território amazônico (Adeney *et al.*, 2016), dispostos principalmente nas formas de

florestas (campinaranas) e áreas mais abertas ou arbustivas (campinas), sendo este último mais característico quanto à composição de espécies de aves e plantas restritas ao seu hábitat (Borges *et al.*, 2016; Capurucho, 2020; Costa *et al.* 2020).

Embora a riqueza de espécies de aves e plantas provenientes das vegetações que crescem sobre solos arenosos seja pequena quando comparada aos demais habitats da região (*e.g.* floresta de terra-firme), as campinas são detentoras de um endemismo significativo de organismos e devem ser consideradas parte importante para, por exemplo, desvendar os processos relacionados às oscilações climáticas nos períodos glaciais e interglaciais que ocorreram ao longo do tempo, principalmente na época do Pleistoceno (Capurucho, 2012; Matos *et al.*, 2016; Capurucho *et al.* 2020). Além disso, estudos filogeográficos sugerem a existência de espécies crípticas ainda não nomeadas entre os organismos especializados neste tipo de vegetação (Matos, 2015). Deste modo, estes táxons especializados nas vegetações que crescem sobre solos arenosos precisam ser melhor caracterizados sob a perspectiva taxonômica.

Um dos organismos característicos dos ambientes de campina é o tem-tem-de-dragona-vermelha *Tachyphonus phoenicius*, Swainson, 1838 (Aves; Thraupidae), uma ave frugívora-insetívora com ampla distribuição na Amazônia (Hilty, 2020). É plenamente reconhecida, no caso dos machos adultos, através de uma mancha vermelha misturada com algumas penas brancas na região do ombro (chamada também de dragona), que contrasta diretamente com sua coloração geral preta azulada, diferentemente das fêmeas, que possuem uma coloração geral acinzentada (Hilty, 2020). Quanto à taxonomia, *T. phoenicius* é considerada uma espécie monotípica, embora estudos antigos e recentes têm mostrado indícios de uma diversidade críptica inserida sob a designação desta única nomenclatura, corroborada por estudos que contemplam aspectos morfológicos e genéticos sem, contudo, haver um real diagnóstico acerca da classificação deste organismo (Zimmer, 1945; Oren, 1981; Matos, 2015; Capurucho, 2020).

Outra problemática que envolve o *status* taxonômico de *T. phoenicius* é a incerteza da localização do registro deste passeriforme, que primeiramente foi atribuída por Mr. Horsfield à Ilha de Fernando Pó (Atualmente conhecida por Ilha Bioko, na África), o que corresponderia a uma exceção à distribuição dos Thraupidae, restritos às Américas (Swainson, 1838). Anos depois, alguns ornitólogos hipotetizaram sobre a real localização deste tangará, variando entre o leste do Peru e a região de Cayenne, na Guiana Francesa (que perpassam entre o sul e o norte da região amazônica,

respectivamente) sem terem, todavia, informações bem suportadas para corroborar tais hipóteses (Berlepsch, 1911; Zimmer, 1945). Somado a estas questões está o fato de o material-tipo utilizado por Swainson estar atualmente desaparecido, o que impossibilita não somente o uso de informações deste material para inferir inequivocamente sobre a sua localização no vasto bioma amazônico, mas também dificulta na proposição de novas espécies ou subespécies advindas de *T. phoenicius*, dada a incerteza da região da qual provém o holótipo.

Baseado nas informações supracitadas, o primeiro capítulo deste trabalho expõe uma ampla revisão histórico-taxonômica de *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838 e propõe a designação de uma nova espécie-tipo desta ave, devidamente bem suportada com registros e descrições da morfologia juntamente com base de dados genéticos (mitocondriais, nucleares e de elementos ultra-conservados), e seguindo os critérios do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), visando a resolução da problemática de classificação deste passeriforme, crucial para os estudos subsequentes nas diversas áreas do conhecimento.

O segundo capítulo deste estudo explora os levantamentos de dados acerca da morfologia, genética e taxonomia de *T. phoenicius* obtidos em estudos anteriores e somados às novas abordagens e inserção de dados provindos do presente trabalho, para inferir sobre o real status taxonômico do tem-tem-de-dragona-vermelha baseado no teste de hipótese de proposições que variam entre duas a quatro populações ao longo da Amazônia, bem como delimitar precisamente os táxons que possam estar inseridos sob a designação desta espécie, objetivando contribuir na real quantificação de táxons aviários no ambiente de campina e, por conseguinte, no bioma amazônico.

## REFERÊNCIAS

- Adeney, J. M., Christensen, N. L., Vicentini, A., & Cohn-Haft, M. (2016). White-sand ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48(1), 7-23.
- Anderson, A. B. (1978). Aspectos florísticos e fitogeográficos de campinas e campinaranas na Amazônia Central. FUA.
- Anderson, A. B. (1981). White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica*, 199-210.
- Berlepsch, H. H. C. L. (1911). *Revision der tanagriden*. Deutsche Ornithologische Gesellschaft.
- Borges, S. H. (2004). Species poor but distinct: bird assemblages in white sand vegetation in Jaú National Park, Brazilian Amazon. *Ibis*, 146(1), 114-124.
- Borges, S. H., Cornelius, C., Ribas, C., Almeida, R., Guilherme, E., Aleixo, A., ... & Moreira, M. (2016). What is the avifauna of Amazonian white-sand vegetation?. *Bird Conservation International*, 26(2), 192-204.
- Bush, M. B. (1994). Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, 5-17.
- Capurucho, J. M. G. (2012). Combinando filogeografia e genética da paisagem para compreender a evolução de *Xenopipo atronitens* (Aves; Pipridae), uma espécie característica das campinas Amazônicas.
- Capurucho, J. M. G. (2020). Biogeography and Population Genomics of Amazonian White-sand Ecosystems Birds (Doctoral dissertation, University of Illinois at Chicago).
- Cohn-Haft, M., Junior, M. A. S., Fernandes, A. M., & Ribas, C. C. (2013). A new species of *Cyanocorax* jay from savannas of the central Amazon. *Handbook of the Birds of the World, Special Volume: New Species and Global Index*, pgs. 248-252.
- Costa, F. M., Terra-Araujo, M. H., Zartman, C. E., Cornelius, C., Carvalho, F. A., Hopkins, M. J., ... & Vicentini, A. (2020). Islands in a green ocean: Spatially structured endemism in Amazonian white-sand vegetation. *Biotropica*, 52(1), 34-45.
- Cracraft, J., Ribas, C. C., d'Horta, F. M., Bates, J., Almeida, R. P., Aleixo, A., ... & Baker, P. (2020). *The origin and evolution of Amazonian species diversity. In Neotropical diversification: patterns and processes* (pp. 225-244). Springer, Cham.
- De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56(6), 879-886.

- Ferreira, M., Fernandes, A. M., Aleixo, A., Antonelli, A., Olsson, U., Bates, J. M., ... & Ribas, C. C. (2018). Evidence for mtDNA capture in the jacamar *Galbula leucogastra/chalcothorax* species-complex and insights on the evolution of white-sand ecosystems in the Amazon basin. *Molecular phylogenetics and evolution*, 129, 149-157.
- Fjeldså, J. (1994). Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity & Conservation*, 3(3), 207-226.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science*, 165(3889), 131-137.
- Hilty, S. (2020). Red-shouldered Tanager (*Tachyphonus phoenicius*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.restan1.01>
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., ... & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science*, 330(6006), 927-931.
- Lewinsohn, T. (2006). Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira. v. II. In *Avaliação do estado do conhecimento da biodiversidade brasileira. v. II* (pp. 249-249).
- Matos, M. V. (2015). Filogeografia comparada de *Tachyphonus phoenicius* (Aves; Thraupidae) e *Polytmus theresiae* (Aves; Trochilidae), duas espécies características de campinas amazônicas.
- Matos, M. V., Borges, S. H., d'Horta, F. M., Cornelius, C., Latrubesse, E., Cohn-Haft, M., & Ribas, C. C. (2016). Comparative phylogeography of two bird species, *Tachyphonus phoenicius* (Thraupidae) and *Polytmus theresiae* (Trochilidae), specialized in Amazonian white-sand vegetation. *Biotropica*, 48(1), 110-120.
- Menin, M. (2007). Amazônia: diversidade biológica e história geológica. *Reptilia*, 708, 273.
- Nores, M. (2000). Species richness in the Amazonian bird fauna from an evolutionary perspective. *Emu*, 100(5), 419-430.
- Oren, D. C. (1981). Zoogeographic analysis of the white sand campina avifauna of Amazonia (Doctoral dissertation, Harvard University).

- Padial, J., Miralles, A., Riva, I.D., & Vences, M. (2009). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 16 - 16.
- Patton, J. L., & Silva, M. N. F. D. (2001). Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*, pg. 139-164.
- Rangel, T. F., Edwards, N. R., Holden, P. B., Diniz-Filho, J. A. F., Gosling, W. D., Coelho, M. T. P., ... & Colwell, R. K. (2018). Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. *Science*, 361(6399), eaar5452.
- Ranzi, A. (2000). *Paleoecologia da Amazônia: megafauna do Pleistoceno*. Editora da UFSC.
- Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C., Miyaki, C. Y., & Cracraft, J. (2012). A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1729), 681-689.
- Rull, V. (2011). Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in ecology & evolution*, 26(10), 508-513.
- Silva, S. M., Peterson, A. T., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., ... & Aleixo, A. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Science Advances*, 5(7), eaat5752.
- Swainson, W. (1838). *Animals in menageries* (Vol. 123). Longman, Orme, Brown, Green, & Longmans, and J. Taylor.
- Zimmer, J. T. (1945). Studies of Peruvian birds. No. 50, The genera *Ramphocelus*, *Piranga*, *Habia*, *Lanio*, and *Tachyphonus*. *American Museum novitates*; no. 1304.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo Geral**

Contribuir para o conhecimento da diversidade de aves especializadas em um ambiente único da Amazônia, auxiliando no inventário mais preciso da biodiversidade na região.

### **Objetivos Específicos**

- I. Realizar uma ampla revisão histórica da classificação de *T. phoenicius* usando a literatura taxonômica ornitológica;
- II. Investigar e documentar a variabilidade genética e morfológica deste táxon;
- III. Avaliar a existência de táxons não designados inseridos sob o nome de *Tachyphonus phoenicius*, contribuindo no esclarecimento de seu status taxonômico;
- IV. Apresentar uma nova classificação para *T. phoenicius* baseada em evidências genéticas e morfológicas que suportem a existência de mais de um táxon.

## **Capítulo 1**

A relevância da designação de neótipos para a classificação acurada da diversidade  
críptica em aves: o caso do passarinho amazônico *Tachyphonus*  
*phoenicius* Swainson, 1838 (Aves; Thraupidae)

Jean Clody da Cunha Nunes & Sérgio Henrique Borges

Manuscrito preparado seguindo as normas do periódico *Acta Amazônica*

## RESUMO

A nomeação de espécies crípticas que envolvam táxons cujos holótipos e parátipos estejam perdidos representa um desafio para a correta classificação taxonômica das aves. Neste estudo apresentamos o caso de *Tachyphonus phoenicius*, uma espécie de passarinho endêmica da Amazônia considerada até o momento como monotípica. Evidências morfológicas e genéticas, no entanto, indicam a existência de táxons não nomeados abrigados sob o nome *T. phoenicius*. Descrito em 1838 por Swainson, *T. phoenicius* não possui holótipo ou parátipos com localidade tipo conhecida. Além disso, diferentes regiões da Amazônia foram apresentadas como localidade tipo. Para lidar com estes problemas de classificação e definição de localidade tipo, neste estudo descrevemos um neótipo e quatro paraneótipos procedentes de Caracaraí, Estado de Roraima, e que estão depositados na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A designação do neótipo e de paraneótipos com localidade conhecida e depositados em coleção zoológica pública irá contribuir para que a diversidade intra-específica de *T. phoenicius* seja plenamente conhecida e corretamente nomeada.

**Palavras-chave:** Classificação taxonômica, Literatura ornitológica, Material-tipo, Reavaliação de espécies, Aves neotropicais.

## INTRODUÇÃO

A nomeação de espécies crípticas tem contribuído para a melhor compreensão da magnitude da diversidade biológica em vários grupos taxonômicos, incluindo aqueles cuja diversidade de espécies é considerada “bem conhecida”, como as aves (Bickford *et al.* 2007, Funk *et al.* 2011, Theodoridis *et al.* 2019, Cicero *et al.* 2021). Estimativas tradicionais apontam que a diversidade de aves seja de aproximadamente 10.5 mil espécies (Lees *et al.* 2022), mas análises morfológicas e moleculares sugerem que a diversidade global de aves pode variar de 15.845 até 24.216 (Barrowclough *et al.*, 2016). Este amplo intervalo de confiança na estimativa da diversidade de aves aponta para a necessidade de revisões taxonômicas detalhadas de complexos de espécies, incluindo espécies crípticas.

Um dos desafios da classificação de espécies crípticas é a revisão de táxons descritos há muito tempo cujos holótipos e parátipos estejam perdidos ou com localidades tipo desconhecidas ou definidas de modo ambíguo (Fouquet *et al.* 2016). Nestes casos é necessário considerar os parâmetros da taxonomia tradicional, cujas regras estão consolidadas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, disponível em <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>), para que os novos táxons nomeados sejam integrados a um sistema estável de classificação.

A descrição de neótipos com localidade tipo determinada de modo inequívoco pode ser uma solução para casos onde a reavaliação de espécies consideradas monotípicas leve à identificação de táxons ainda não nomeados (*e.g.* Yamasaki *et al.* 2022). Segundo o ICZN (Artigo 75), um neótipo é “*the name-bearing type of a nominal species-group taxon designated under conditions specified in this Article when no name-bearing type specimen (i.e. holotype, lectotype, syntype or prior neotype) is believed to be extant and an author considers that a name-bearing type is necessary to define the nominal taxon objectively*”. O esclarecimento do status de um determinado táxon ou de sua localidade tipo são as principais justificativas para a designação de um neótipo (CNZ, item 75.3.1). A designação de neótipos, portanto, pode ser essencial para a descrição de novos táxons, em casos onde a espécie nominal tenha seu holótipo perdido e a localidade tipo não tenha sido definida de modo adequado.

Neste estudo apresentamos o caso de *Tachyphonus phoenicius*, uma espécie de passarinho endêmico da Amazônia descrita por William Swainson em 1838 e atualmente classificada como monotípica (Hilty 2020). Evidências morfológicas

(Zimmer 1945, Oren 1981) e moleculares (Matos *et al.* 2016, Capurucho 2020), no entanto, sugerem fortemente que táxons não nomeados fazem parte do complexo de espécie *T. phoenicius* (Nunes *et al. in prep.*).

Para que a diversidade intra-específica de *T. phoenicius* seja plenamente conhecida e corretamente nomeada faz-se necessário a designação de um neótipo com localidade tipo conhecida, uma vez que o holótipo da espécie está perdido e a definição da localidade tipo da espécie é polêmica (Zimmer 1945, Hilty 2020). Este estudo tem como objetivo revisar a história de classificação de *T. phoenicius* Swainson, 1938 para dar suporte à decisão de designar neótipo e paraneótipos contribuindo com a classificação acurada dos táxons a serem futuramente nomeados.

## MATERIAIS E MÉTODOS

O tem-tem-de-dragona-vermelha, *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838 é uma espécie de Passeriforme pertencente à família Thraupidae praticamente endêmica do bioma Amazônia onde é encontrada nas Guianas, nordeste do Peru, sul da Venezuela, leste da Colômbia, Brasil, Bolívia e Suriname (Hilty 2020). Apesar desta distribuição geográfica ampla, *T. phoenicius* tem sua ocorrência local fortemente associada às campinas arbustivas que se desenvolvem sobre solos arenosos em várias partes da Amazônia (Anderson 1981, Oren 1981, Borges *et al.*, 2016).

Realizamos uma detalhada busca de literatura para documentar a história de classificação de *T. phoenicius* desde sua descrição. Nesta busca na literatura estávamos particularmente interessados em rastrear o holótipo da espécie e entender melhor os critérios de determinação de sua localidade tipo. Esta revisão histórica permitiu estabelecer os argumentos para a designação do neótipo de *T. phoenicius* proposta aqui.

Para a seleção do neótipo e paraneótipos utilizamos material disponível na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) que abriga várias dezenas de exemplares da espécie. Adotamos os seguintes critérios para a seleção dos exemplares que serviram de base para a designação do neótipo e paraneótipos: i) exemplares em boas condições de preparação facilitando a descrição da plumagem e outras partes do corpo; ii) machos e fêmeas foram selecionados para ampliar a descrição da variação morfológica dentro do táxon, iii) os exemplares deveriam possuir localidades de coleta determinadas de modo preciso, iv) os exemplares designados já deveriam ter sido utilizados em análises moleculares prévias (Matos *et al.* 2016).

## RESULTADOS

### ***Tachyphonus phoenicius*: histórico de classificação**

O táxon *T. phoenicius* foi descrito pelo naturalista e artista britânico William John Swainson em 1838 a partir de um exemplar macho que fazia parte da coleção do Mr. Horsfield of Everton (Swainson 1938:311). Swainson destaca que o exemplar que serviu de base para a descrição apresentava as coberteiras próximas ao úmero com destacada cor laranja (*rich orange* no original). Na descrição também é mencionado que Mr. Horsfield acreditava que a procedência do exemplar era Fernando Po, uma ilha da costa africana atualmente conhecida como Ilha Bioko. O próprio Swainson, no entanto, colocou em dúvida a acurácia desta informação destacando que, se este fosse o caso, seria uma exceção entre os membros da família Thraupidae cuja distribuição geográfica é inteiramente restrita às Américas.

Aproximadamente 42 anos antes da descrição de *T. phoenicius* por Swainson, o naturalista George Shaw em seu livro *Naturalist's Miscellany* (sétimo volume), descreveu uma ave denominada *Tanagra dubia* ou Red-shouldered tanager que muito se assemelha ao icterídeo *Oriolus phoeniceus* (atualmente *Agelaius phoeniceus* Linnaeus, 1766). Shaw (1795-96) aponta, no entanto, que o exemplar usado na descrição é bem menor que *Oriolus phoenicius* e seu bico se assemelha ao de um *tanager*. Shaw menciona que o exemplar parece proceder da África e não da América do Norte, pátria nativa de *Oriolus phoeniceus*. Uma prancha que acompanha a descrição de Shaw pintada por Richard Nodder ilustra uma ave toda escura com uma extensa mancha vermelha bordada de amarelo nos ombros. O destino do exemplar descrito por George Shaw é desconhecido, tornando impossível determinar se a ave era um exemplar particularmente pequeno de *Oriolus phoenicius* ou do táxon que mais tarde seria nomeado como *T. phoenicius* por Swainson.

Em 1844, o naturalista britânico Hugh Edwin Strickland descreve uma ave denominada *Tachyphonus saucius* cujo exemplar ele presumia ser procedente da Colômbia ou da América Central. Strickland descreve *T. saucius* como “*entirely black, with a purplish gloss, except the lesser wing-covers next the humerus, which are white and pass into bright orange-red as they approach the carpus*” (Strickland 1844). Alguns anos mais tarde, Philip Lutley Sclater sinonimiza *T. saucius* com *T. phoenicius* originalmente descrito por Swainson (Sclater 1856). De fato, Osbert Salvin (Salvin 1882) observa que na etiqueta do espécimen-tipo de *T. saucius*, o próprio Strickland

reconhece a identidade da ave descrita por ele como sendo a mesma espécie descrita anteriormente por Swainson, ou seja, *T. phoenicius*. Sclater (1856) menciona também que a espécie *Tanagra leucocampter*, aparentemente determinada por Liechtenstein do Museu de Berlin (Mus. Berolinensi et Vindobieniensi), também deveria ser considerada como sinônima de *T. phoenicius*. Atualmente, o holótipo de *T. saucius* faz parte do acervo do Museu de Zoologia de Cambridge (Benson 1999).

A localidade tipo de *T. phoenicius* permanece polêmica desde sua descrição. A desconfiança de que esta espécie se distribuía na região Neotropical já havia sido aventada por Strickland na descrição de *T. saucius* (Strickland 1844). Sclater & Salvin (1869) estabeleceram que *T. phoenicius* ocuparia amplamente a região Amazônica, a partir de exemplares coletados por Natterer em Borba (Rio Madeira) e por Mr. E. Bartlett em Xeberos no leste do Peru. Além disso, Sclater & Salvin (1869) são os primeiros naturalistas a descrever em detalhes a fêmea de *T. phoenicius* (ver também Sclater 1856) apresentando uma bela prancha ilustrando um casal da espécie produzida pelo ilustrador Joseph Smit.

Foi somente em 1908 que o ornitólogo Hans von Berlepsch, reconhecendo a localidade ignorada do holótipo, designa a região leste do Peru (Peruv. or. no original) como localidade tipo de *T. phoenicius*. Curiosamente Berlepsch menciona um exemplar proveniente de Cayenne (Guiana Francesa) no Museu Britânico, aparentemente para dar suporte à sua proposta de localidade tipo (Berlepsch 1908). Não é possível saber com exatidão quais as fontes de informação utilizada por Berlepsch (1908) para designar a localidade tipo de *T. phoenicius*, mas a menção ao Museu Britânico pode indicar que Berlepsch tenha consultado o catálogo de Sclater (1886). De fato, Sclater (1886) elenca inúmeros espécimes de *T. phoenicius* provenientes de Xeberos (Leste do Peru), Leste do Peru, Merumé Mountains (Guiana Inglesa), Roraima e Cayenne (Guiana Francesa) depositados no Museu Britânico.

Em sua publicação de 1908, o foco de Berlepsch era de providenciar uma listagem mais completa possível das espécies de aves de Cayenne. Deste modo, é possível que Berlepsch tivesse a intenção de designar Cayenne como localidade tipo de *T. phoenicius* e que a indicação do leste do Peru tenha sido um equívoco. Dando suporte a esta interpretação, Berlepsch altera a localidade tipo de *T. phoenicius* do leste do Peru para Cayenne em uma publicação posterior (Berlepsch 1910). Infelizmente, Berlepsch (1910) não deixa claro se esta nova designação da localidade tipo era uma tentativa de corrigir um potencial equívoco cometido em sua publicação anterior.

Esta decisão foi criticada Zimmer (1945) que afirma que a proposta de Berlepsch (1910) em redefinir a localidade tipo de *T. phoenicius* carece de evidências. Além disso, Zimmer (1945) coloca em dúvida o registro de *T. phoenicius* na Guiana Francesa que é baseada em uma pele que ele considera como de localidade duvidosa. Possivelmente Zimmer (1945) se referia a um exemplar macho adulto comercializado (*purchased*) com procedência de Cayenne reportada por Sclater (1886) como parte da coleção do Museu Britânico. Na opinião de Zimmer (1945), a localidade originalmente estabelecida por Berlepsch (i.e. leste do Peru) deveria ser restaurada. O tratamento taxonômico mais recente da espécie, no entanto, considera que a localidade tipo de *T. phoenicius* seja *possible eastern Peru* (Hilty 2020) sugerindo que a questão da localidade tipo da espécie permanece indefinida. Ressaltamos que *T. phoenicius* é registrada tanto no leste do Peru quanto na Guiana Francesa, incluindo Cayenne (Hilty 2020).

Não é possível localizar uma parte substancial do material-tipo descrito por Swainson (Benson 1999), o que indica que o holótipo de *T. phoenicius* também esteja perdido. Uma vez que o exemplar que serviu de base para a descrição foi providenciado pelo Mr. Horsfield of Everton, que aparentemente residia em Liverpool, seria esperado que este exemplar fizesse parte do acervo do Merseyside County Museum (Benson 1999). No entanto, *T. phoenicius* não consta do catálogo de tipos de aves depositada naquela instituição (Wagstaffe 1978).

Em 1840, Swainson se mudou para a Nova Zelândia e sua coleção ornitológica composta de cerca de 400 exemplares foi vendida para a Universidade de Oxford (Dwyer 2020). Em nossas buscas no acervo virtual da Universidade de Oxford (<http://www.oum.ox.ac.uk/database/zoology/birds.htm>) não foi possível localizar nenhum exemplar de *T. phoenicius*. Buscas adicionais às coleções de aves do Museu de História Natural de Paris (<https://www.mnhn.fr/en/birds>), do Museu de História Natural de Londres (<https://www.nhm.ac.uk>) e no catálogo de tipos do Museu Americano de História Natural (Lecroy 2012) também foram infrutíferas. Sendo assim, acreditamos ser seguro afirmar que o holótipo de *T. phoenicius* esteja perdido (ver também Zimmer 1945).

## Justificativas para a descrição de um neótipo

O táxon *T. phoenicius*, apesar de ser tratado atualmente como monotípico, abriga ao menos dois táxons independentes – um ao norte e outro ao sul do Rio Solimões/Amazonas (Zimmer 1945, Matos *et al.* 2016, Capurucho 2020, Nunes *et al. in prep.*). Morfologicamente, estes táxons são similares com o do sul apresentando dimensões corporais e do bico maiores do que os do norte (Nunes *et al. in prep.*). O colorido da dragona nos exemplares do sul tende a ser amarelado, enquanto que a plumagem desta parte do corpo nos espécimes do norte tende a apresentar tons de amarelo e vermelho (Nunes *et al. in prep.*). A descrição original da coloração “rich orange” da dragona de *T. phoenicius* por Swainson em 1838 sugere que o holótipo tenha sido coletado ao sul do Amazonas/Solimões, enquanto que o holótipo de *T. saucius* é descrito como possuindo uma dragona “brighth orange-red” por Strickland, indicando uma possível procedência da região norte da Amazônia. As medidas da largura e altura do bico do holótipo de *T. saucius* gentilmente mensuradas a nosso pedido pelo Dr. Michael Brooke (Curador Emérito da Coleção de Aves do Museu de Zoologia de Cambridge) também se assemelham mais às medidas das populações do norte da Amazônia (Nunes *et al. in prep.*).

A ambiguidade na definição da localidade tipo é outro problema, já que as duas propostas de localidade tipo, Cayenne ou Leste do Peru, estão localizadas em regiões opostas da Amazônia. Na ausência de um holótipo com localidade tipo definida de modo inequívoco não é possível definir qual dos táxons reconhecidos em nossos estudos se refere *T. phoenicius* ou ao táxon novo. Sendo assim, acreditamos ser de fundamental importância a designação de um neótipo para uma classificação mais acurada do táxon *T. phoenicius*, o que passamos a fazer em seguida.

### ***Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838: Designação do neótipo e paraneótipos**

Nome da espécie: *Tachyphonus phoenicius* Swainson 1838

Sinônimo junior: *Tachyphonus saucius* Strickland, 1844

Sinônimo junior: *Tanagra leucocampter* Lichtenstein data?

Nome popular português: Tem-tem-de-dragona-vermelha

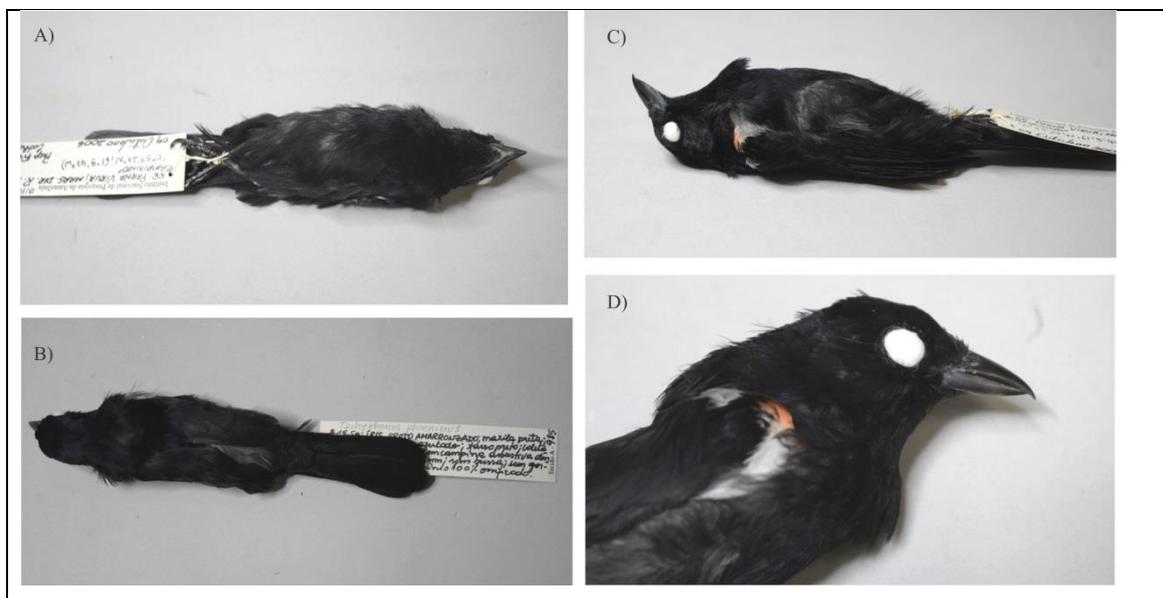
Nome popular inglês: Red Shoudered Tanager

**Diagnose da espécie (baseado em Hilty 2020).** Macho de coloração geral preta, sem cristas, coroas ou adornos, com mandíbula cinza azulada, e padrão geral do bico mais profundo do que largo. Possui coberteiras escuras com macha branca nas margens e encontro da asa (dragona) vermelha característica, margeada com plumagem branca. Fêmea com padrão geral de coloração cinza, contrastando com amarelo claro no peito, ventre e crisso, tendo igualmente mandíbula cinza azulada. É ligeiramente maior que o macho e possui encontro da asa acanelada, porém margeada por plumagem cinza.

**Neótipo: INPA 4825 ♂.** BRASIL; Roraima, Caracaraí, Parque Nacional do Viruá (PARNA Viruá). Localidade “Campinho”, margem direita do Rio Anauá (00°57’27”N, 61°09’47”W). Macho adulto. Tecido: INPA A985. Capturado em 09 de outubro de 2006. Coletado por Catherine Bechtoldt e preparado por Gisiane Lima. Peso: 19,5 gramas; íris preto amarronzado; maxila preta; mandíbula cinza azulado; tarso preto; coletado em rede às 9h20min em ambiente de campina arbustiva densa; testículo esquerdo 7x5mm; sem bursa, gordura ou muda; crânio 100% ossificado. Informações descritas acima foram obtidas da etiqueta do exemplar.

**Descrição do neótipo (Figura 1).** Base de cores utilizada na descrição segue o catálogo de Munsell (Color 2000), avaliada sob luz fluorescente branca. Fronte, loro e píleo pretos (2.5/N), sem distinção de outra coloração na região da coroa, sobrancelha e anel ocular. Formato geral do bico mais profundo do que largo, considerando apenas a borda proximal da narina. Maxila e terço final da mandíbula igualmente preta (2.5/N), porém 2/3 proximais da mandíbula cinza azulado escuro (3/5B). Narinas, auriculares e nuca uniformemente pretos (2.5/N). Dorso cinza (5/N) na primeira metade das plumas (porção proximal) e segunda metade (porção distal) de cor preta (2.5/N). Encontro da asa (dragona) vermelha (2.5YR 5/8) na região central e branco na margem desta (8/N). Coberteiras primárias e secundárias (visão dorsal) pretas (2.5/N), misturadas com cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1) contrastando com a região ventral, uniformemente de cor cinza avermelhado escuro de tonalidade mais intensa (2.5YR 4/1). Rêmiges primárias e secundárias (visão dorsal e ventral) com o mesmo padrão de cor das coberteiras, exceto pela presença de uma mancha branca (8/N) na porção inferior da metade proximal das penas, melhor observada nas rêmiges secundárias. Cauda preta (2.5/N) misturadas com cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1) em visão dorsal e ventral, e região uropigial preta (2.5/N) misturada com cinza (5/N). Região gular,

garganta, mento e malar de cor preta (2.5/N). Peito, barriga e flanco possuem plumagem preta (2.5/N) misturadas com cinza (5/N), bem como no crisso e regiões infra e supra-caudais. Tarso mantém padrão de cor preto (2.5/N).



**Figura 1.** Neótipo de *Tachyphonus phoenicius* (INPA 4825) macho adulto depositado na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A) vista ventral, B) vista dorsal, C) vista lateral, D) detalhe da dragona destacando as penas brancas e vermelho amareladas.

**Descrição dos Paraneótipos (Figura 2).** Além do neótipo, foram designados 4 indivíduos (2 machos e 2 fêmeas), todos de Caracaraí-RR e que possuem pelo menos informações genéticas a nível mitocondrial e/ou nuclear (ACO1/ND2). Os machos INPA 4899 e 4824 são praticamente idênticos ao neótipo, exceto por variações na região da dragona, bico e raios das penas. INPA 4899 é ligeiramente maior que o neótipo, com o encontro da asa com mais plumas vermelhas (2.5YR 5/8) e bico mais curto e menos afinado na ponta, tendo uma menor área da ponta do bico com cor escura (2.5/N). Já INPA 2215 também possui um bico ligeiramente mais curto que o neótipo, porém com a região da nuca com presença de plumas cinzas (5/N) na primeira metade das penas (porção proximal), diferindo dos outros machos, e penas na região caudal mais uniformemente pretas (2.5/N) do que o holótipo, além de um raio das penas (cauda e asa) de cor vermelho claro (2.5YR 7/6) na porção basal.

Há um claro dimorfismo entre os machos e as fêmeas de *T. phoenicius*, o que implica na variação de coloração descrito a seguir. INPA 4900 possui padrão geral de

cor cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1) em vista dorsal, contrastando principalmente com amarelo claro (2.5Y 8/4) em vista ventral. Testa, loro e píleo cinza escuro (3/N), sem distinção de outra coloração na região de coroa, sobrancelha e anel ocular, formando a chamada “máscara” (característica das fêmeas desta espécie). Formato geral do bico mais profundo do que comprido, considerando a borda proximal da narina. Maxila e narinas pretas (2.5/N), contrastando com a mandíbula, cinza azulado escuro (3/5B) nos 2/3 proximais e com a mesma cor da maxila no terço final. Auriculares variando ligeiramente da máscara, de cor preto avermelhado (2.5YR 2.5/1). Região da nuca cinza escuro (3/N), dorso com plumagem cinza (5/N) misturada com cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1), e encontro da asa vermelha (2.5YR 5/8) na porção central da dragona, margeada por plumas brancas (8/N), mesmo padrão dos indivíduos machos. Coberteiras primárias e secundárias (visão dorsal) cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1) misturadas com vermelho escuro (2.5YR 3/4) nas extremidades das plumas, diferentemente da região ventral das coberteiras (visão ventral), que possuem de maneira uniforme um cinza avermelhado escuro menos intenso (2.5YR 4/1). Rêmiges primárias e secundárias (vista dorsal) cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1 misturada com 2.5YR 4/1), com mancha branca (8/N) na porção inferior da metade proximal das penas, assim como nos machos. Cauda cinza avermelhado escuro (2.5YR 3/1) em visão dorsal, variando levemente em tonalidade quando em vista ventral (2.5YR 4/1). Região uropigial cinza (5/N). Região gular, garganta, mento e malar amarelo claro (2.5Y 8/4) misturadas com cinza claro (2.5Y 7/1). Peito amarelo claro (2.5Y 7/3) misturado com cinza escuro (4/N) e poucas plumas brancas (8/N). Ventre com mesmo padrão de cor, porém com predominância de amarelo claro (2.5Y 7/3). Flanco, crisso e infra-caudais predominantemente cinza escuro (4/N; metade proximal da plumagem), misturado com amarelo claro (2.5Y 7/3). Supra-caudais uniformemente cinza (5/N). Tarso com padrão de cor escuro (2.5/N). A segunda fêmea, INPA 4977, mantém praticamente as mesmas informações morfológicas, exceto por ter menos manchas vermelhas (2.5YR 3/4) no dorso, mais plumagens amarelas (8/N) na região do peito, barriga, flanco e crisso, além de possuir menor quantidade de plumas cinzas na porção peitoral.

**Paraneótipo INPA 4899** ♂. BRASIL; Roraima, Caracará, Parque Nacional do Viruá (PARNA Viruá). “Estrada perdida” (01°24’45,9”N, 60°59’20,4”W), Km 12; cerca de 50km a sudoeste de Caracará. Macho adulto. Tecido: INPA A6724. Capturado em 23

de maio de 2012. Coletado por Claudeir Vargas e preparado por Gisiane Lima. Peso: 18 gramas; íris marrom; maxila preta; mandíbula cinza azulado com ponta preta; tarso preto; coletado em rede às 6h40min no hábitat de campina arbustiva; testículo esquerdo 3x2,5mm; sem bursa; estômago fixado com resto de artrópodes; pouca gordura; sem muda; crânio 75% ossificado. Código de captura VA1749, Projeto Campinas. Informações obtidas da etiqueta do exemplar.

**Paraneótipo INPA2215** ♂. Informações de coleta: BRASIL; Amazonas, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), Margem direita do Rio Abacate, afluente do Rio Uatumã, campina a 7km da comunidade Bela Vista (02°14'56,1"S, 58°43'43,8"WO). Macho adulto. Tecido: INPA A3302. Capturado em 18 de maio de 2011. Coletado por João Capurucho e preparado por Elisama F. Bezerra. Peso: 15,5g; íris preto; maxila preta; mandíbula cinza com ponta preta; tarso preto; coletado em campina às 8h30min com rede; testículo esquerdo 5x6mm; sem bursa; estômago fixado com sementes; sem muda no corpo, asa e cauda; crânio 100% ossificado; sem gordura.

**Paraneótipo: INPA 4900** ♀. BRASIL; Roraima, Caracará, Parque Nacional do Viruá (PARNA Viruá). “Estrada perdida” (01°24'45,9"N, 60°59'20,4"W), Km 12; cerca de 50km a sudoeste de Caracará. Fêmea adulta. Tecido: INPA A6723. Capturado em 23 de maio de 2012. Coletado por Claudeir Vargas e preparado por Gisiane Lima. Peso: 18 gramas; íris marrom; maxila preta; mandíbula cinza azulado com ponta preta; tarso preto; coletado em rede às 6h40min no hábitat de campina arbustiva (“capão”); ovário 4x3mm, oviduto reto (1mm de largura); óvulos diminutos; sem bursa; estômago fixado; pouco índice de gordura, muda generalizada; crânio 75% ossificado. Informações obtidas da etiqueta do exemplar.

**Paraneótipo INPA4977** ♀. Informações de coleta: BRASIL; Amazonas, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Uatumã (RDS Uatumã), Margem direita do Rio Uatumã, igarapé, campina a 7km sudoeste da comunidade Bela Vista (02°16'56,3"S, 59°01'48,1"WO). Fêmea adulta. Tecido: INPA A3457. Capturado em 10 de julho de 2011. Coletado por Cintia Cornelius e preparado por Gisiane Lima. Peso: 23,5 gramas; íris marrom escuro; maxila preta; mandíbula cinza com ponta preta; tarso marrom escuro; coletado às 7h em rede no hábitat de campina arbustiva; ovário 10x12mm,

oviduto convoluto (4mm de largura); óvulos visíveis, tendo o maior óvulo 7mm de diâmetro; sem bursa; estômago fixado com restos de frutos e sementes; traços de gordura, muda na cauda 5 direita; crânio 75% ossificado.



**Figura 2.** Paraneótipos de *Tachyphonus phoenicius* depositados na Coleção de Aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). A) macho adulto (INPA 4899) em vista lateral, destacando a dragona, B) macho adulto (INPA 2215) em vista lateral, C) fêmea adulta (INPA 4900) em vista ventral, D) fêmea (INPA 4977) em vista lateral, E) fêmea adulta (INPA 4900) vista dorsal, F) fêmea adulta (INPA 4977) em vista lateral, destacando a dragona de cor acanelada.

## DISCUSSÃO

Inúmeras evidências apontam para uma variabilidade morfológica e molecular estruturada geograficamente em *T. phoenicius* (Zimmer 1945, Matos *et al.* 2016, Capurucho 2020) indicando que a espécie pode incluir táxons crípticos não nomeados. O reconhecimento desta diversidade críptica e nomeação de potenciais táxons em *T. phoenicius*, no entanto, dependem de definições associadas à classificação atual e histórica da espécie. A perda do holótipo da espécie impossibilita associar o nome *T. phoenicius* a um exemplar depositado em coleção zoológica. Além disso, a definição confusa de sua localidade tipo prejudica sobremaneira a classificação da espécie.

A designação do neótipo apresentada aqui pode contribuir para solucionar alguns destes problemas. De fato, a designação de neótipos tem sido utilizada para esclarecer o status de espécies em aves (Kirwan *et al.* 2014, Yamasaki *et al.* 2022). O principal propósito da designação de neótipo segundo o CNZ é esclarecer problemas associados ao status taxonômico e a localidade tipo do táxon nominal, o que é exatamente o caso de *T. phoenicius*. Uma vez que o holótipo do táxon está perdido e que nenhum parátipo ou lectótipo foi adequadamente proposto, é necessário designar um exemplar para servir de referência para a classificação da espécie. Além disso, no histórico da designação da localidade tipo nota-se uma falta de consistência entre os autores que se debruçaram sobre o tema. A designação do neótipo e paraneótipos apresentada neste estudo associa *T. phoenicius* a exemplares com localidade tipo conhecida e disponíveis em coleção zoológica pública e que darão suporte às decisões relativas aos táxons crípticos abrigados sob o nome *T. phoenicius*.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Mario Cohn-Haft e Lincoln Carneiro por facilitar o pleno acesso aos exemplares de *Tachyphonus phoenicius* das coleções do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), respectivamente. José Fernando Pacheco nos indicou referências históricas fundamentais para este estudo e discutiu conosco questões relevantes sobre o Código de Nomenclatura Zoológica.

## REFERÊNCIAS

- Anderson, A. (1981) White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Barrowclough, G., Cracraft, J., Klicka, J., & Zink, R. (2016). How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter? *PLoS ONE*, 11.
- Benson, c. w. 1999. *Type specimens of bird skins in the University Museum of Zoology, Cambridge, United Kingdom*. BOC occasional publications no. 4.
- Berlepsch, H.G. von. 1908. On the birds of Cayenne – Part I. *Novitates Zoologica*, Vol. XV. p. 103-164.
- Berlepsch, H.G. von. 1910. *Revision der Tanagriden*. Verhandlungen des V. Internationalen Ornithologen-Kongresses, Berlin, pp. 1001-1161.
- Bickford, D., Lohman, D., Sodhi, N., Ng, P., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 22 3, 148-55.
- Borges, S. H., Cornelius, C., Ribas, C., Almeida, R., Guilherme, E., Aleixo, A., ... & Moreira, M. (2016). What is the avifauna of Amazonian white-sand vegetation?. *Bird Conservation International*, 26(2), 192-204.
- Capurcho, J. M. G. (2020). Biogeography and Population Genomics of Amazonian White-sand Ecosystems Birds (Doctoral dissertation, University of Illinois at Chicago).
- Cicero, C., Mason, N. A., Jiménez, R. A., Wait, D. R., Wang-Claypool, C. Y., & Bowie, R. C. (2021). Integrative taxonomy and geographic sampling underlie successful species delimitation. *The Auk*, 138(2), ukab009.
- Color, M. (2000). *Munsell soil color charts: Year 2000 revised washable edition*. GretagMacbeth.
- Dwyer, J. (2020). William Swainson. *Journal of the CJ La Trobe Society Inc.*, 19(3), 26.
- Fouquet, A., Martinez, Q., Zeidler, L., Courtois, E. A., Gaucher, P., Blanc, M., ... & Kok, P. J. (2016). Cryptic diversity in the *Hypsiboas semilineatus* species group (Amphibia, Anura) with the description of a new species from the eastern Guiana Shield. *Zootaxa*, 4084(1), 79-104.

- Funk, W. C., Caminer, M., & Ron, S. R. (2011). High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1806-1814.
- Hilty, S. (2020). Red-shouldered Tanager (*Tachyphonus phoenicius*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Kirwan, G. M., Steinheimer, F. D., Raposo, M. A., & Zimmer, K. J. (2014). Nomenclatural corrections, neotype designation and new subspecies description in the genus *Suiriri* (Aves: Passeriformes: Tyrannidae). *Zootaxa*, 3784(3), 224-240.
- Lecroy, M. 2012. Type specimens of birds in the American Museum of Natural History Part 10. Passeriformes: Emberizidae: Emberizinae, Catamblyrhynchinae, Cardinalinae, Thraupinae, and Tersininae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 368, 1-125.
- Lees, A. C., Haskell, L., Allinson, T., Bezeng, S. B., Burfield, I. J., Renjifo, L. M., ... & Butchart, S. H. (2022). State of the World's Birds. *Annual Review of Environment and Resources*, 47(1).
- Matos, M. V., Borges, S. H., d'Horta, F. M., Cornelius, C., Latrubesse, E., Cohn-Haft, M., & Ribas, C. C. (2016). Comparative phylogeography of two bird species, *Tachyphonus phoenicius* (Thraupidae) and *Polytmus theresiae* (Trochilidae), specialized in Amazonian white-sand vegetation. *Biotropica*, 48(1), 110-120.
- Oren, D.C. (1981) Zoogeographic analysis of the white sand campina avifauna of Amazonia. Tese de Doutorado, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 159p.
- Salvin, O. 1882. *A catalogue of the collection of birds formed by the late Hugh Edwin Strickland*. Cambridge. Cambridge University Press.
- Sclater 1886. *Catalogue of the Passeriformes or perching birds, in the collection of the British Museum – Fringilliformes: Part II*. London: Printed by order of the trustees.
- Sclater, P. L. 1856. Synopsis avium tanagrarum. A descriptive catalogue of the known species of Tanagers. Part II. *Proceedings of the Zoological Society of London*, Part XXIV, London, pp. 108-132.
- Sclater, P.L. e Salvin, O. 1869. *Exotic ornithology, containing figures and descriptions of new or rare species of American birds*. London: Bernard Quaritch, 15 Piccadilly.
- Shaw, G. 1795-96. *The Naturalist's Miscellany*. Volume 7. Disponível em <https://fiftywordsforsnow.com/ebooks/shaw/misc7.html>.

- Strickland, H. E. 1844. Descriptions of several new or imperfectly-defined Genera and Species of Birds. *The Annals and Magazine of Natural History*, No 86, pp. 409-421.
- Swainson, W. 1838. *Animals in menageries*. London. Longman.
- Theodoridis, S, Nogués-Bravo, D, Conti, E. 2019. The role of cryptic diversity and its environmental correlates in global conservation status assessments: Insights from the threatened bird's-eye primrose (*Primula farinosa* L.). *Divers Distrib.* 25: 1457–1471. <https://doi.org/10.1111/ddi.12953>
- Wagstaffe, R. 1978. *Type specimens of birds in the Merseyside County Museums*. Liverpool. Merseyside County Museums.
- Yamasaki, T., Eda, M., Schodde, R., & Loskot, V. (2022). Neotype designation of the Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus* (Pallas, 1769) (Aves: Procellariiformes: Diomedidae). *Zootaxa*, 5124(1), 81-87.
- Zimmer, J. T. (1945). Studies of Peruvian birds. No. 50, The genera *Ramphocelus*, *Piranga*, *Habia*, *Lanio*, and *Tachyphonus*. American Museum novitates; no. 1304.

## **Capítulo 2**

Um longo tempo esperando por um nome: revelando a diversidade críptica de  
uma ave especializada em um hábitat insular na Amazônia  
(*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae)

Jean Clody da Cunha Nunes, Érico Polo, João Capurucho, Maysa Matos,  
Camila Ribas, David Oren & Sérgio Henrique Borges

Manuscrito preparado seguindo as normas do periódico *Acta Amazônica*

## RESUMO

A real magnitude da diversidade biológica planetária é muito incerta e parte desta incerteza se deve a espécies crípticas que dificultam estimativas realísticas da biodiversidade. Espécies crípticas são difíceis de serem distinguidas exclusivamente pela morfologia sendo classificadas como uma única espécie por serem supostamente idênticas. A Amazônia abriga a maior diversidade de aves do mundo, mas mesmo nesta região existe uma clara subestimativa desta diversidade de espécies. Avaliações acuradas de populações de espécies de aves potencialmente crípticas podem auxiliar em um inventário mais preciso da diversidade de aves na Amazônia. Neste trabalho, apresentamos um estudo de caso do tem-tem-de dragona-vermelha (*Tachyphonus phoenicius*), uma ave especializada em vegetações que crescem sobre solos arenosos na Amazônia. Analisamos a diversidade e distinção morfológica e genética de populações espalhadas pela Amazônia testando hipóteses espacialmente explícitas de existência de mais do que um táxon incluso na designação *T. phoenicius*. Análises integradas de dados morfológicos e genéticos resultaram na identificação de ao menos dois táxons em *T. phoenicius*. Um destes táxons (*T. phoenicius*) se distribui pelas campinas e outras vegetações abertas localizadas na região norte da Amazônia. A nova espécie (*Tachyphonus* sp. n.) ocupa amplamente as vegetações abertas ao sul da Amazônia, especialmente as campinas de areia branca. A situação de conservação de *Tachyphonus* sp. n. merece atenção pois se trata de um táxon com distribuição geográfica limitada sobreposta a um hábitat frágil localizado em regiões com altas taxas de desmatamento e mineração ilegal na Amazônia. Nosso estudo demonstra que a avaliação taxonômica de espécies monotípicas pode auxiliar na identificação de táxons crípticos e contribuir com o inventário mais acurado da diversidade de aves na Amazônia.

**Palavras-chave:** Complexo de espécies, Delimitação de táxons, Avifauna de campina, Status taxonômico, Conservação da biodiversidade.

## INTRODUÇÃO

Atualmente cerca de dois milhões de espécies de organismos no planeta foram nomeadas e catalogadas (Bánki *et al.* 2022), mas a real magnitude da diversidade biológica ainda é muito incerta com as estimativas variando de 11 milhões a mais de 1 bilhão de espécies de animais, plantas e outros organismos (Mora *et al.* 2011, Costello *et al.* 2012, Larsen *et al.* 2017). A enorme incerteza das estimativas de biodiversidade do planeta se deve à grande diversidade de espécies que ainda não foram descobertas e catalogadas pela ciência, especialmente entre os invertebrados e organismos unicelulares (Larsen *et al.* 2017). No entanto, mesmo as espécies já catalogadas e nomeadas ainda representam desafios para estimativas mais acuradas da diversidade biológica devido, em parte, à questão das espécies crípticas (Larsen *et al.* 2017, Pflingstl *et al.* 2021). Espécies crípticas são aquelas difíceis de serem distinguidas com base na morfologia e que acabam sendo classificadas como uma única espécie por serem, ao menos superficialmente, idênticas (Knowlton 1993, Bickford *et al.* 2007).

Com os avanços da taxonomia molecular, o reconhecimento de espécies crípticas se ampliou de modo exponencial contribuindo com a descrição mais precisa da diversidade biológica (Larsen *et al.* 2017). De fato, a diversidade biológica de uma região ou bioma é fortemente subestimada caso as espécies crípticas não sejam devidamente nomeadas. Em algumas situações, esta subestimativa pode ser dramática como no caso do peixe *Galaxias olidus*, cujas análises moleculares e morfológicas revelaram 15 espécies diagnosticáveis “escondidas” sob a designação de um único nome (Adams *et al.* 2014). A falta de reconhecimento da diversidade críptica também representa um desafio para a conservação, uma vez que as espécies crípticas geralmente são categorizadas como pouco preocupantes devido a suas supostas amplas distribuições geográficas (Funk *et al.* 2011, Angulo & Icochea 2010).

Taxonomistas têm enfrentado as dificuldades impostas pela diversidade críptica analisando de modo integrado as evidências morfológicas, ecológicas, comportamentais e moleculares para reavaliar a situação taxonômica de grupos ou complexos de espécies (Padiál *et al.* 2009, Funk *et al.* 2011). Mesmo grupos biológicos cuja taxonomia é supostamente estável e bem conhecida como as aves têm se beneficiado desta abordagem integrativa (Cicero *et al.* 2021). Estima-se que a real diversidade de aves do mundo esteja entre 15.845 e 24.216 espécies (Barrowclough *et al.* 2016), uma estimativa substancialmente maior do que as 10.5 mil espécies tradicionalmente

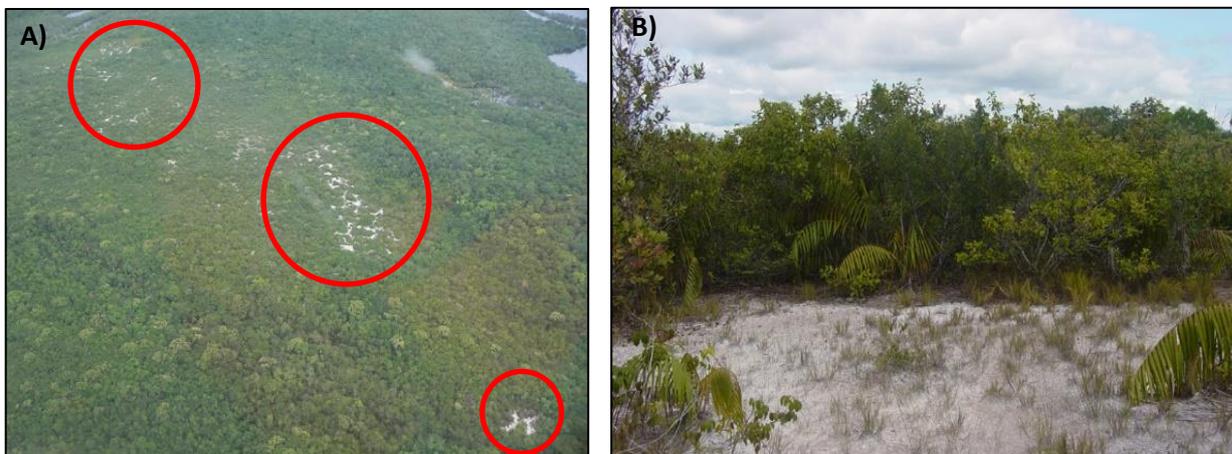
consideradas como válidas (Lees et al. 2022). Muitas destas aves a serem reconhecidas como espécies plenas fazem parte de complexos de espécies crípticas com subespécies reconhecidas (politípicas) ou não (monotípicas). Deste modo, para uma descrição mais acurada da diversidade de aves é necessário adotar abordagens integrativas, especialmente em regiões com alta diversidade de espécies como a Amazônia.

Nenhum outro bioma do planeta abriga tantas espécies de aves quanto a Amazônia. Uma estimativa popular ([https://en.wikipedia.org/wiki/Birds\\_of\\_the\\_Amazon](https://en.wikipedia.org/wiki/Birds_of_the_Amazon)) aponta que mais de 1300 espécies de aves são encontradas na Amazônia, o que representaria, no mínimo, 12% da avifauna mundial. Apesar de impressionante, esta estimativa é imprecisa uma vez que não leva em conta o grande número de táxons crípticos ainda não classificados como espécies plenas. A diversidade de espécies de aves da Amazônia tem sido ampliada através de revisões taxonômicas e estudos de campo. Revisões taxonômicas baseadas em dados morfológicos, bioacústicos e genéticos têm contribuído para o reconhecimento de espécies plenas a partir de subespécies já catalogadas de aves (p. ex. Nyári 2007, ver Pacheco *et al.* 2021 e Remsen *et al.* 2022 para uma listagem mais completa). Além disso, espécies desconhecidas pela ciência têm sido descobertas na Amazônia a partir de trabalhos de campo em regiões de difícil acesso.

Estas espécies de aves nomeadas a partir de análises integrativas ou descobertas na natureza estão sendo reveladas a partir de espécimes obtidos em vários tipos de vegetação na Amazônia, especialmente nas grandes florestas interfluviais ou próximas aos grandes rios da região (Harvey *et al.* 2017, Ribas e Aleixo 2019). No entanto, as vegetações que crescem sobre solos arenosos, um ambiente particularmente “pobre” em espécies de aves (Alonso *et al.* 2013, Borges *et al.* 2016), tem dado uma importante contribuição para o inventário da diversidade de aves amazônicas.

Nas últimas décadas inúmeras espécies genuinamente novas têm sido descritas a partir de exemplares coletados em vegetações que crescem sobre solos arenosos na Amazônia como *Percnostola arenarum* (Isler *et al.* 2001), *Cyanocorax hafferi* (Cohn-Haft *et al.* 2013) e *Zimmerius chicomendesi* (Whitney *et al.* 2013). Aparentemente, estas espécies são especializadas nestes tipos de ambiente que se distribuem em “ilhas” de habitats isoladas entre si ocupando pequenas porções do território amazônico (Figura 1 – Anderson 1981, Adeney *et al.* 2016, Borges *et al.* 2016). Além da contribuição para o inventário da diversidade de aves, a dinâmica histórica das paisagens amazônicas tem sido facilitada por análises filogeográficas de aves especializadas nestes tipos de vegetações (Capurucho *et al.* 2020). Estas análises filogeográficas também indicaram a

existência de espécies potencialmente crípticas “escondidas” em táxons considerados como monotípicos (Matos *et al.* 2016).



**Figura 1.** Vegetação de campina na Amazônia. A) Vista aérea de manchas de campinas (círculos em vermelho) em Nhamundá (AM) circundadas por vegetação florestal de terra firme, caracterizando um ambiente insular. B) Vegetação de campina no Parque Nacional do Viruá (RR). Fotografias: Cid Ferreira 2009.

Uma destas espécies de ave especializadas nas vegetações que crescem sobre areia na Amazônia é o tem-tem-de-dragona-vermelha, *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838, um passarinho da família Thraupidae encontrado nas Guianas, nordeste do Peru, sul da Venezuela, leste da Colômbia, Brasil, Bolívia e Suriname (Figura 2 - Hilty 2020). Apesar desta ampla distribuição geográfica, *T. phoenicius* tem sua ocorrência local fortemente associada aos ambientes de campinas abertas, embora também tenha sido registrada em campinaranas, campos altitudinais e manchas de cerrado (Borges *et al.* 2016, Hilty 2020).

Mesmo antes dos estudos genéticos, alguns autores apontavam evidências de que *T. phoenicius* poderia abrigar uma diversidade interespecífica não reconhecida. Zimmer (1945) ao discutir a questão da localidade tipo da espécie aponta a possibilidade de reconhecimento de duas formas de *T. phoenicius*, uma ao norte e outra ao sul da Amazônia, aparentemente diferenciadas por medidas do bico. Analisando as variações morfológicas de *T. phoenicius*, Oren (1981) nomeou quatro subespécies que, no entanto, não foram incorporadas na classificação taxonômica da espécie (Hilty 2020) por serem táxons descritos em sua tese de doutorado, não sendo aceitas como válidas segundo as

regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (art. 8 e 9 – ver <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>). Recentemente, Matos *et al.* (2016) e Capurucho (2020), utilizando diferentes marcadores moleculares, encontraram fortes evidências de populações geneticamente diferenciadas em *T. phoenicius* sem, no entanto, se aprofundarem nas implicações taxonômicas destes resultados.



**Figura 2.** Distribuição geográfica de *T. phoenicius* (em verde) segundo Birdlife International 2022.

Neste estudo pretendemos contribuir para o inventário mais preciso da diversidade de aves da Amazônia, analisando o caso de *T. phoenicius*. Nosso objetivo é investigar e documentar a variabilidade genética e morfológica da espécie com vistas a apresentar uma nova classificação para o táxon. Para isto, testamos explicitamente as hipóteses de existência de duas e quatro populações de *T. phoenicius* definidas *a priori* seguindo as sugestões dos autores mencionados anteriormente.

Também aplicamos os seguintes critérios para a delimitação de espécies utilizados sob distintos conceitos de espécies: i) *Diferenciação morfológica*: espécies crípticas tendem a apresentar diferenças fenotípicas, mesmo que sutis (Korshunova *et al.* 2019). Assim, esperamos que a morfologia das populações definidas *a priori* para os testes de hipóteses apresentem diferenças morfológicas suportadas estatisticamente. ii) *Fluxo gênico inexistente ou restrito*. O isolamento reprodutivo é tido como um parâmetro

fundamental para o conceito biológico de espécies (Mayr 1940, Mayr 1970). Assim esperamos que as análises genéticas indiquem ausência ou forte restrição no fluxo gênico entre algumas das populações analisadas. iii) *Monofilia reciproca*. O não compartilhamento de ancestrais por algumas das populações analisadas pode indicar a existência de táxons independentes. Este é um dos critérios fundamentais para a identificação de espécies para os adeptos do conceito filogenético de espécies (Mallet 2001, Gutiérrez e Garbino 2018).

## MATERIAIS E MÉTODOS

### 1. Táxon de estudo

O tem-tem-de-dragona-vermelha é uma espécie de ave frugívora/insetívora, cuja distribuição geográfica é praticamente restrita às vegetações mais abertas da Amazônia, sendo especialmente abundante em vegetações que crescem sobre solos arenosos (Borges *et al.* 2016, Hilty 2020). Os machos de *T. phoenicius* apresentam coloração geral preta azulada com exceção da região posterior da asa que é branca (Figura 3A). O encontro da asa na região do ombro (dragona) possui uma pequena quantidade de penas vermelhas ou amareladas de onde procede o nome popular da espécie. As fêmeas, em contraste, são de coloração geral cinza com variações mais escuras na asa e ao redor dos olhos, e mais clara na garganta, peito, ventre e crisso (Figura 3B). Quando jovens, os machos podem apresentar um padrão de coloração da plumagem corporal cinza parecido com a plumagem das fêmeas (Figura 3C).

A localidade tipo de *T. phoenicius* é incerta desde sua descrição por Swainson que menciona que Mr. Horsfield, de cuja coleção particular o espécimen tipo pertencia, acreditava que o exemplar era proveniente da Ilha de Fernando Po (atual Ilha Bioko) na costa da África (Swainson 1838). O próprio Swainson apresentou dúvidas sobre esta informação, pois se este fosse o caso, *T. phoenicius* seria a única exceção entre os Thraupidae, uma família de aves cuja distribuição é inteiramente restrita às Américas. Posteriormente outros autores propuseram que a localidade tipo da espécie deveria ser leste do Peru ou Cayenne na Guiana Francesa, o que gerou interpretações confusas sobre o tema (Zimmer 1945, Hilty 2020). Mais detalhes acerca da história de classificação de *T. phoenicius* encontram-se no primeiro capítulo desta dissertação.

Nenhuma classificação no nível de subespécie é reconhecida para *T. phoenicius* que permanece sendo tratada como uma espécie monotípica (Burns *et al.*, 2014; Gill *et al.*,

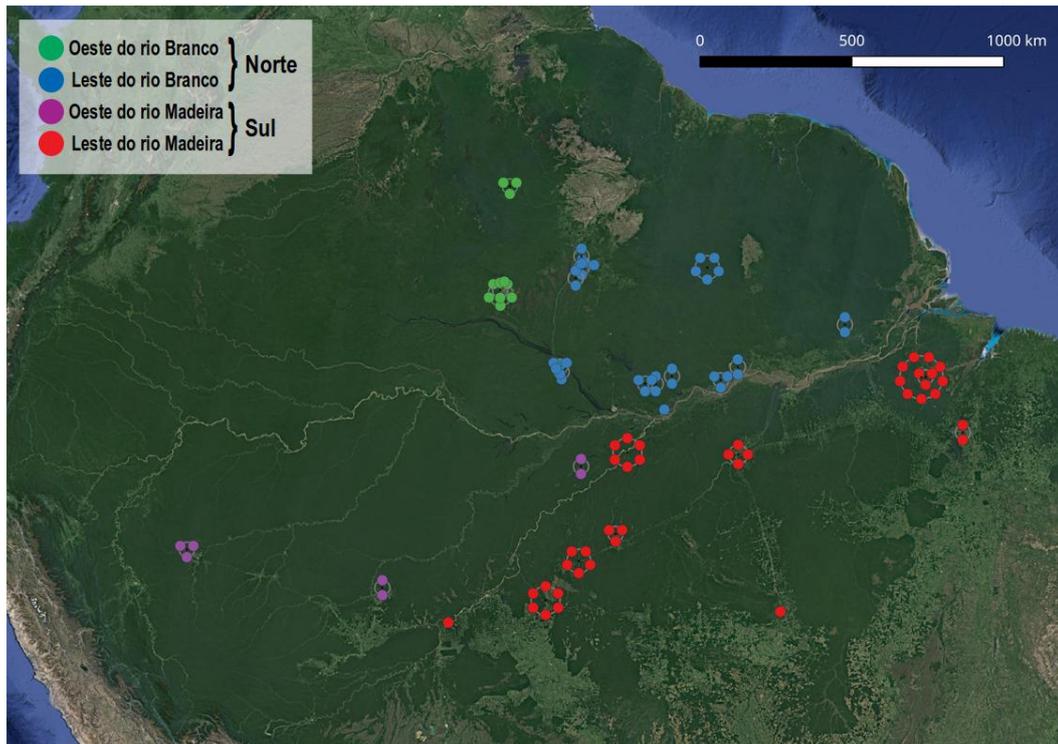
2020), mesmo que alguns autores tenham notado diferenças morfológicas e genéticas em populações alopátricas (Zimmer 1945, Oren 1981, Matos *et al.* 2016, ver abaixo).



**Figura 3.** Padrão geral das plumagens de *T. phoenicius*: A) Macho; B) Fêmea; C) Macho juvenil com plumagem em muda. Observe a presença de cor acastanhada na dragona da fêmea (seta) e o padrão de coloração das plumas do indivíduo jovem em transição. Fotografias de: A. D’Affonseca, M. Camacho e G. C. Lima, respectivamente.

## 2. Dados Morfológicos

Foram analisados 187 indivíduos (105 machos e 82 fêmeas), taxidermizados das coleções de aves do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e do Museu Paraense Emílio Göeldi (MPEG), dos quais foram tomadas 17 medidas morfométricas seguindo as definições de Eck *et al.* (2011). Análises posteriores indicaram que várias destas medidas se mostraram redundantes e por isso optamos por selecionar nove caracteres morfológicos para os testes de hipóteses uni e multivariados: peso (g), cúlmen exposto, comprimento do bico a partir da borda distal da narina, largura do bico a partir da borda distal da narina, altura do bico a partir da borda distal da narina, comprimento da asa do encontro carpal à pena primária mais externa, comprimento da cauda, comprimento do dedo maior até a borda da unha, comprimento da borda da unha do maior dedo até sua extremidade. Todas as medidas lineares são representadas em milímetros e obtidas utilizando-se de paquímetro digital (precisão 0.01) e régua (precisão 0.1). Os exemplares dos quais foram tomados os dados morfológicos e de coloração da plumagem cobrem amplamente a distribuição geográfica da espécie (Figura 4).



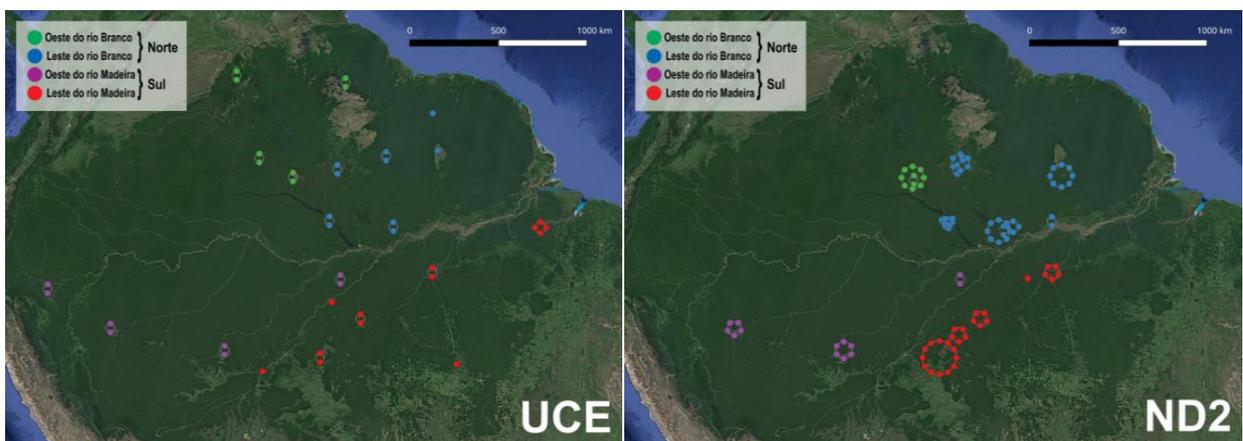
**Figura 4.** Localidades de coleta dos exemplares de onde foram obtidos dados morfológicos de *Tachyphonus phoenicius* analisados neste estudo (n = 159). Vários indivíduos foram coletados nas localidades exibidas.

Uma vez que alguns autores indicaram a possibilidade de reconhecer táxons distintos com base em medidas do bico (Zimmer 1945, Oren 1981), várias das mensurações foram focadas no bico dos exemplares. Para as análises morfológicas descartamos indivíduos com dados incompletos nas informações obtidas das etiquetas (p. ex. sexo, peso) e dos 187 indivíduos inicialmente mensurados foram selecionados 159 (93 machos e 66 fêmeas) para as análises.

Outro caractere de destaque na morfologia de *T. phoenicius* é a coloração da plumagem do encontro da asa (dragona), especialmente entre os machos, que parece variar geograficamente entre as populações da Amazônia (Zimmer 1945, Oren 1981). As variações na coloração da dragona dos indivíduos machos foram inclusas nas seguintes categorias usando como referência o catálogo de Munsell (Color 2000): **1)** vermelho puro; **2)** vermelho claro com tonalidade amarelada; **3)** laranja com tonalidade amarelada; e **4)** amarelo puro.

### 3. Dados Moleculares

Para este estudo foram considerados dois tipos de marcadores ou conjuntos de marcadores anteriormente utilizados por Matos *et al.* (2016) e Capurucho (2020). Foram analisados dados de 1613 pares de base (pb) provindos do sequenciamento do gene mitocondrial ND2 (NADH desidrogenase, subunidade 2). Estes dados foram obtidos de amostras de sangue e tecido depositados nas coleções do INPA (64 indivíduos) e MPEG (31 indivíduos) cobrindo uma ampla e representativa amostragem da distribuição geográfica da espécie (Figura 5).



**Figura 5.** Localidades de onde foram obtidos os dados moleculares de *Tachyphonus phoenicius* analisados neste estudo obtidos de Capurucho (2020) e Matos *et al.* (2016).

Além dos marcadores mitocondriais, foram utilizados 2304 UCEs (*Ultra-Conserved Elements*) que correspondem a 1.751.694 pb, provindas de amostras de sangue e tecido de 39 indivíduos de *T. phoenicius* depositados nas coleções do INPA, MPEG, American Museum of Natural History (AMNH), Louisiana State University Museum of Natural Science (LSU) e Yale Peabody Museum of Natural History (YPM), registradas em diversas localidades da Amazônia (Figura 5). UCEs são importantes para a reconstrução filogenética e da história evolutiva, contribuindo nas análises de relações entre as populações ao longo de sua distribuição, seja essa relação considerada rasa ou profunda (Capurucho *et al.* 2020, Faircloth *et al.* 2012). No conjunto total de dados foram utilizados 1.752.706 pb.

#### 4. Análises de dados: morfologia

Utilizamos os estudos anteriores para estabelecer as hipóteses de existência de dois ou quatro possíveis táxons como parte de *T. phoenicius*. Na hipótese mais conservadora sugerida por Zimmer (1945), Matos *et al.* (2016) e Capurucho (2020) é indicada a existência de duas linhagens morfológica e geneticamente distintas em *T. phoenicius* em regiões opostas do Rio Solimões-Amazonas. Além disso, Oren (1981) descreveu quatro subespécies morfológicamente distintas de *T. phoenicius* ocorrendo em campinas localizadas nas regiões interfluviais a leste e oeste dos rios Branco e Madeira. Apesar dos nomes sugeridos por Oren (1981) não serem formalmente válidos de acordo com as regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, nos utilizamos da distribuição geográfica das subespécies propostas por ele para testar a hipótese de existência de quatro táxons em *T. phoenicius*. Tanto os dados morfológicos quanto genéticos (Figuras 4 e 5) foram utilizados nos testes de hipóteses.

Para controlar por efeitos de alometria, todas as mensurações foram padronizadas tendo o comprimento do tarso (mm) como medida de referência utilizando a função *remove size from distances* no software PAST (Hammer *et al.* 2001) que se baseia em regressões propostas por Elliott *et al.* (1995). O comprimento do tarso foi utilizado como padrão por ser uma métrica que representa bem o tamanho total das aves (Freeman & Jackson 1990, Senar & Pascual 1997). Além disso, nos testes de hipóteses com dados morfológicos separamos machos e fêmeas, uma vez que comparações iniciais mostraram que as fêmeas são maiores do que os machos em quase todas as dimensões. Foi utilizado um teste pareado de Mann-Whitney e um teste de Kruskal-Wallis com contraste de Dunn para testar a hipótese de duas ou quatro populações morfológicamente distintas, respectivamente.

Quanto à abordagem morfológica multivariada, foi realizada uma análise de componentes principais (ACP) com os dados morfológicos padronizados e logaritmizados. Além disso, testamos a hipótese da existência de populações ocupando diferentes porções do espaço morfológico através de uma análise de similaridade (ANOSIM) considerando as nove medidas morfométricas em conjunto. Uma vez que as análises univariadas indicaram diferenças estatisticamente suportadas somente entre as regiões norte e sul do Amazonas-Solimões (ver resultados), optamos por testar as diferenças entre os indivíduos no espaço morfológico multivariado somente entre estas duas regiões.

## 5. Análises de dados: dados moleculares

O contato entre os quatro táxons sugeridos por Oren (1981) foi testado com o STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000), uma abordagem que visou contemplar de modo indireto o conceito biológico de espécies (Wright 1940, Mayr 1940, Dobzhansky 1950) avaliando a possibilidade de isolamento reprodutivo entre as quatro sub-regiões geográficas especificadas anteriormente. O STRUCTURE permite usar um modelo que considera informações *a priori* sobre a origem de cada indivíduo e calcula a probabilidade de que as amostras sejam migrantes ou descendentes de migrantes dos demais grupos (Pritchard *et al.* 2000). Assim, foram fornecidas informações populacionais prévias considerando a proposição de Oren (1981) sobre a existência de quatro populações distintas (K=4), dispostas e enumeradas nas seguintes áreas de distribuição: regiões oeste (1) e leste (2) do Rio Branco; regiões oeste (3) e leste (4) do Rio Madeira (Figura 5).

Para as análises do STRUCTURE foi elaborada uma matriz de SNPs (*Single nucleotide polymorphisms*) não ligados, retirados das UCEs dos 39 indivíduos (i.e., um sítio variável selecionado aleatoriamente em cada um dos loci), totalizando-se 1698 SNPs. Foram executadas 200 mil iterações de cadeias de Markov e Monte Carlo (MCMC), das quais 10% foram descartadas como *burn-in*.

A monofilia recíproca é outro pressuposto do reconhecimento de espécies independentes segundo o conceito filogenético de espécies (Donoghue 1985, De Queiroz 2007) que considera a existência de ancestrais exclusivos entre os táxons analisados. A monofilia recíproca entre os indivíduos de cada região foi testada utilizando-se duas categorias de marcadores: ND2 (mitocondrial), para o qual há um número relativamente grande de amostras disponíveis (Matos *et al.* 2016) e UCEs, que apesar de disponíveis para um número menor de indivíduos, abrangem praticamente toda a extensão de distribuição de *T. phoenicius* e inclui centenas de histórias gênicas nucleares independentes (Figura 5).

Para os dados de ND2 foram realizadas análises filogenéticas com o software BEAST2 (Bouckaert *et al.* 2019). Na seleção do modelo evolutivo, foi usado o pacote bModelTest integrado ao BEAST2 que usa abordagem bayesiana na estimativa de árvores baseadas em sequências nucleotídicas (Bouckaert *et al.* 2017), estimando os parâmetros dos modelos de substituição de nucleotídeos durante as corridas. Foram executadas 100.000.000 de iterações de MCMC, das quais 10% foram usadas como

*burn-in*, com o relógio estrito. Por fim, foi utilizado o Tracer v. 1.7.1 (Rambaut *et al.* 2018) para a visualização e diagnóstico do desempenho da análise de saída MCMC. Apesar de utilizar o mesmo banco de dados de Matos *et al.* (2016), a abordagem e tratamento de dados para a formação da árvore de genes utilizadas neste estudo difere das análises realizadas anteriormente.

Dado o equilíbrio de ligação característico das UCEs (McCormack *et al.* 2012), foi possível empregar uma abordagem para reconstrução filogenética baseada nestes marcadores que levasse em conta suas histórias potencialmente distintas, seja por processos estocásticos (*e.g.* coalescência profunda) ou não (*e.g.* hibridização). O método empregado foi o ASTRAL-III (Zhang *et al.* 2017) que usa como entrada de dados, árvores filogenéticas de genes e constrói uma superárvore a partir da análise de compatibilidade entre quartetos nas árvores gênicas. Seguindo as sugestões dadas por Mirarab (2019), as árvores gênicas de 859 UCEs com ao menos um sítio parcimoniosamente informativo (PIS) foram estimadas no RAxML (Stamatakis 2014), cada uma a partir de 10 buscas independentes de máxima verossimilhança, usando modelo GTR+G para substituição nucleotídica. Suportes dos nós foram estimados a partir de 10 réplicas de *bootstrap* para cada locus, e adicionados à melhor árvore de máxima verossimilhança obtida. Em seguida, nós com suporte menor que 10 foram colapsados em politomias com o auxílio de *Newick Utilities* (Junier e Zdobnov 2010). Finalmente, as árvores resultantes foram submetidas à análise e reconstrução da superárvore pelo ASTRAL-III, com suporte dos nós sendo estimados a partir da discordância entre quartetos (Sayyari e Mirarab 2016).

Outro pressuposto considerado dentro do conceito filogenético de espécies (Donoghue 1985, Mallet 2001) diz respeito à genealogia dos alelos presentes nas populações candidatas a táxons independentes, prevendo que espécies distintas devem possuir, em sua maioria, alelos cujas coalescências ocorram dentro da própria linhagem (Baum e Shaw 1995, De Queiroz 2007). Uma base matemática capaz de lidar com este problema é a chamada *Multispecies Coalescent*, descrita por Rannala e Yang (2003) e implementada no iBPP (Solís-Lemus *et al.* 2015), uma plataforma para testes explícitos de delimitações de espécies capaz de incluir nos cálculos de probabilidade posterior dados numéricos contínuos, tais como os dados morfométricos gerados no presente trabalho.

Para a execução do iBPP, foi utilizada uma árvore-guia fixada em torno do teste de hipótese variando de uma a quatro linhagens ao longo das sub-divisões ao norte e ao sul

do Solimões-Amazonas descritas anteriormente. Além disso, foram desenvolvidos dois parâmetros para cada *prior* em distribuição gama: tamanho efetivo populacional e tempo de divergência em escala coalescente, calculados ao longo da análise, com os valores de prior para Theta ( $\theta$ ):  $\alpha=3$ ,  $\beta=400$ ; e para Tau:  $\alpha=3$ ,  $\beta=20$ , estimados na plataforma Minimalist bpp (<https://brannala.github.io/bpps/>).

Finalmente, quanto à automatização do iBPP na integração dos dados morfométricos e de UCEs, bem como os dados associados, foi utilizado um *wrapper* com dois módulos de *scripts*, um em Perl e outro em R, que está disponível em: <https://github.com/ericopolo/iBPPwrapper>. iBBwrapper desenvolve múltiplas análises de delimitação em ordem crescente de análises mais simples às mais complexas gradativamente, baseados nos valores de tamanho efetivo amostral, a tal ponto que a cadeia MCMC estabiliza. Para maiores detalhes acerca de parâmetros como número de iterações de MCMC, intervalo de amostragem de parâmetros e valor de *burn-in*, o leitor deve consultar o link supracitado, sempre com a ressalva de que tais valores variam ao longo da análise, justamente porque são modulados pelo iBBwrapper

## RESULTADOS

### I. Análises dos dados morfológicos e de plumagem

Das nove medidas morfométricas consideradas neste estudo, quatro apresentaram diferenças significativas entre as regiões norte e sul da Amazônia: peso, altura e largura do bico a partir da borda distal da narina e unha + dedo (Tabela 1). As populações do sul do Amazonas-Solimões foram significativamente maiores em todas estas dimensões, com exceção do peso das fêmeas que foi similar entre as regiões (Tabela 1).

Considerando as subdivisões leste e oeste dos rios Branco e Madeira, as amostragens de indivíduos foram muito desiguais (leste do Branco:  $N = 58$ ; oeste do Branco:  $N = 18$ ; leste do Madeira:  $N = 65$ ; oeste do Madeira  $N = 18$ ). Mesmo com estas discrepâncias, foram detectadas diferenças significativas entre as quatro regiões (Kruskal Wallis,  $P < 0.05$  nas comparações de peso, altura e largura do bico e unha + dedo). No entanto, os testes pareados de Dunn apontaram que as diferenças estatisticamente significativas nas medidas só foram observadas entre as amostragens das regiões norte e sul ( $P < 0.05$  nas comparações), mas não entre as regiões opostas dos rios Branco e Madeira ( $P > 0.05$ ). Deste modo, as diferenças morfológicas mais

consistentes foram observadas entre as populações encontradas ao norte e ao sul do Solimões-Amazonas.

Nas análises de coloração da dragona foram avaliados 93 machos. Infelizmente, as regiões a oeste dos rios Branco e Madeira possuem amostragens limitadas de indivíduos (N = 11 e N = 7, respectivamente). Os machos da região sul do Solimões-Amazonas apresentam dragonas predominantemente amareladas, enquanto que na região norte observa-se um equilíbrio entre padrões amarelados e avermelhados (Figura 6).

**Tabela 1.** Medidas morfométricas tomadas de exemplares de *Tachyphonus phoenicius* coletados ao norte (NAM) e ao sul do Rio Amazonas (SAM). Valores são médias e intervalos de confiança obtidos através de 9999 permutações (entre parênteses). Dimensões em negrito são estatisticamente distintas com valores de  $P < 0.01^a$  ou  $P < 0.05^b$  calculados a partir de teste Mann Whitney.

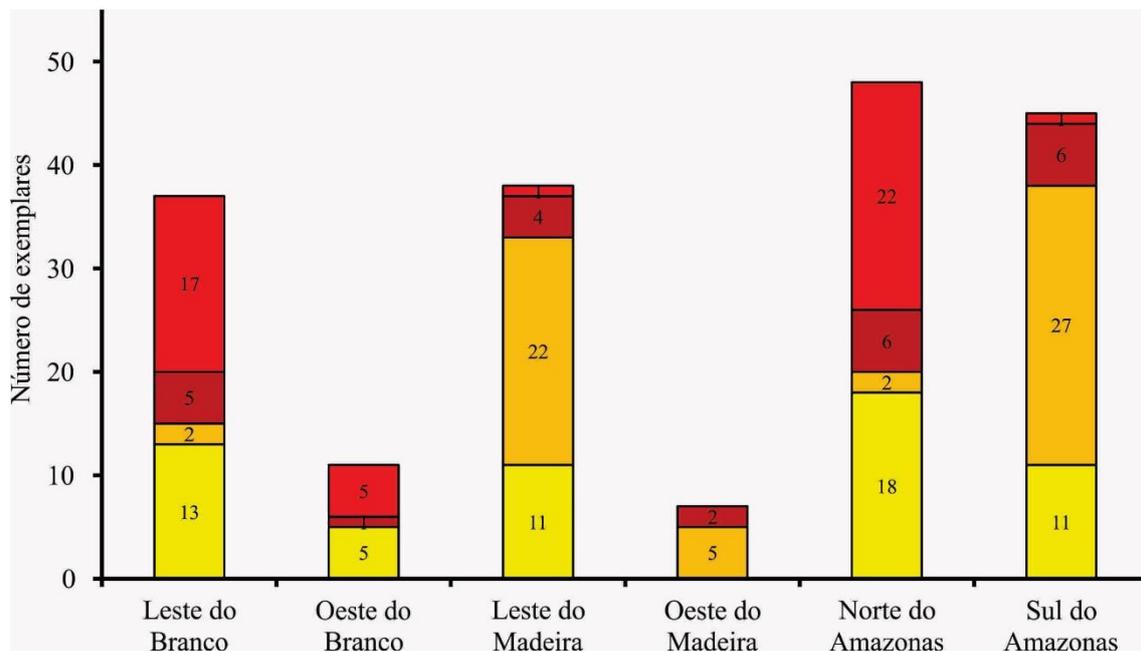
Métricas	Machos		Fêmeas	
	NAM (n = 48)	SAM (n = 45)	NAM (n = 28)	SAM (n = 38)
Peso (g)	<b>18.63<sup>a</sup></b> (18.19-19.06)	<b>19.97<sup>a</sup></b> (19.44-20.50)	20.06 (19.15-20.97)	20.96 (20.38-21.54)
Cúlmen exposto (mm)	12.91 (12.69-13.13)	12.79 (12.63-12.96)	13.37 (13.07-13.67)	13.25 (13.02-13.48)
Comprimento do bico (mm)	9.88 (9.65-10.11)	9.98 (9.84-10.13)	10.22 (10.00-10.45)	10.43 (10.25-10.61)
Largura do bico (mm)	<b>5.71<sup>a</sup></b> (5.60-5.83)	<b>6.04<sup>a</sup></b> (5.94-6.13)	<b>5.89<sup>a</sup></b> (5.77-6.01)	<b>6.24<sup>a</sup></b> (6.13-6.34)
Altura do bico (mm)	<b>6.19<sup>b</sup></b> (6.05-6.34)	<b>6.56<sup>b</sup></b> (6.41-6.70)	<b>6.32<sup>b</sup></b> (6.17-6.47)	<b>6.71<sup>b</sup></b> (6.53-6.89)
Asa (mm)	70.44 (69.88-70.99)	70.47 (70.07-70.86)	68.69 (67.99-69.39)	69.45 (68.97-69.92)
Cauda (mm)	62.27 (61.63-62.91)	63.13 (62.59-63.67)	61.89 (61.14-62.64)	62.05 (61.17-62.93)
Dedo + unha (mm)	<b>11.94<sup>b</sup></b> (11.76-12.11)	<b>12.15<sup>b</sup></b> (11.91-12.38)	<b>12.16<sup>b</sup></b> (11.88-12.45)	<b>12.47<sup>b</sup></b> (12.19-12.75)
Unha (mm)	5.28 (5.21-5.34)	5.29 (5.24-5.36)	5.42 (5.35-5.48)	5.46 (5.37-5.53)

**Tabela 2.** Cargas fatoriais (*factor loadings*) dos quatro primeiros componentes das análises de componentes principais (ACP) que somam mais de 80% da variação explicada pelos componentes. A percentagem de variação explicada por cada um dos componentes principais está entre parênteses. Em negrito os valores mais altos das cargas fatoriais.

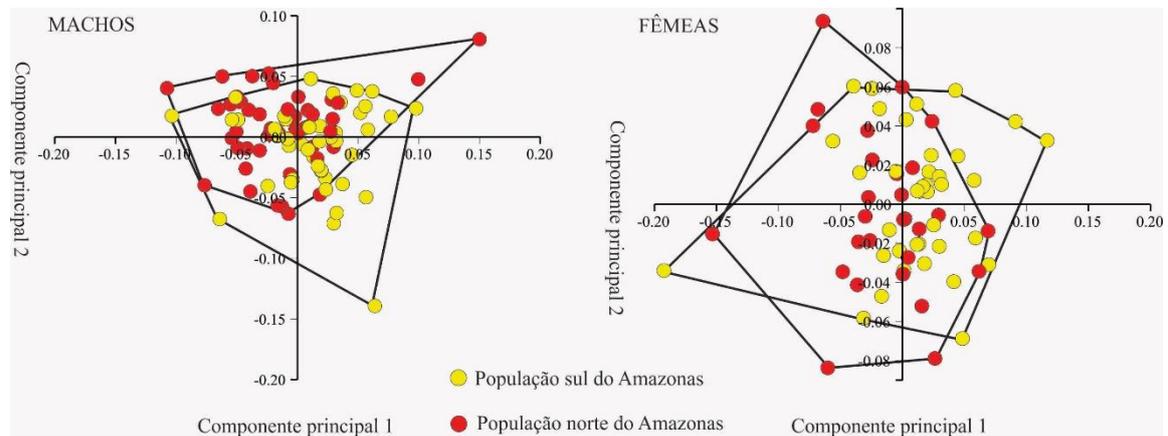
Medidas	Machos				Fêmeas			
	PC 1 (37%)	PC 2 (24%)	PC 3 (12%)	PC 4 (11%)	PC 1 (41%)	PC 2 (23%)	PC 3 (14%)	PC 4 (8%)
Peso (g)	<b>0.51</b>	<b>-0.81</b>	<b>-0.22</b>	0.12	<b>0.68</b>	<b>-0.71</b>	-0.04	-0.11
Cúlmen exposto (mm)	0.26	0.31	-0.22	<b>0.51</b>	0.26	0.34	<b>0.27</b>	-0.45
Comprimento do bico (mm)	0.37	<b>0.37</b>	-0.12	0.43	0.28	0.31	0.10	<b>-0.50</b>
Largura do bico (mm)	0.42	0.16	0.07	<b>-0.57</b>	0.39	0.28	-0.08	0.15
Altura do bico (mm)	<b>0.55</b>	0.28	-0.04	-0.34	<b>0.42</b>	<b>0.43</b>	-0.36	<b>0.46</b>
Asa (mm)	0.06	-0.02	0.10	0.04	0.08	0.00	0.03	0.16
Cauda (mm)	0.12	-0.05	0.14	0.16	0.22	0.05	0.07	0.16
Dedo + unha (mm)	0.19	-0.05	<b>0.92</b>	0.18	0.09	0.01	<b>0.86</b>	0.44
Unha (mm)	0.09	-0.08	0.10	0.21	0.05	0.10	0.20	-0.25

As análises multivariadas da morfologia indicaram que os quatro primeiros componentes principais explicaram 84% e 86% das variações morfológicas nos machos e fêmeas, respectivamente (Tabela 2). Como indicado nas análises univariadas o peso, o comprimento e largura do bico foram as variáveis que mais afetaram a distribuição dos indivíduos no espaço morfológico multivariado (Tabela 2).

Foi observado uma ampla sobreposição no espaço morfológico multivariado dos indivíduos provenientes das regiões consideradas tanto entre os machos quanto entre as fêmeas (Figura 7). Ainda assim, os espaços morfológicos dos machos (Anosim,  $R=0.11$ ,  $P < 0.001$ ) e fêmeas (Anosim,  $R = 0.08$ ,  $P = 0.002$ ) são estatisticamente distintos entre as regiões norte e sul da Amazônia, apesar dos baixos valores de determinação (R).



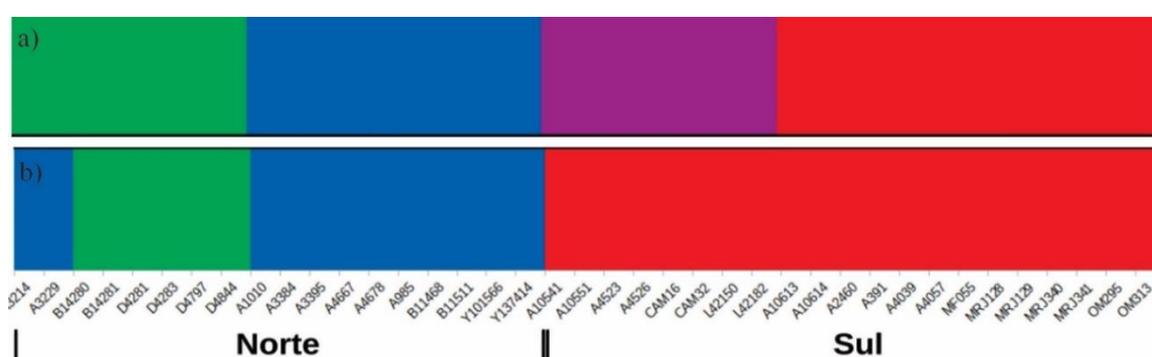
**Figura 6.** Coloração da dragona dos machos de *Tachyphonus phoenicius* distribuídas entre as categorias de coloração (ver métodos) e regiões geográficas utilizadas neste estudo.



**Figura 7.** Distribuição dos indivíduos machos e fêmeas de *Tachyphonus phoenicius* no espaço morfológico multivariado providenciado pela análise de componentes principais.

## I. Análises dos dados genéticos: estrutura, monofilia e delimitação de espécies

A divisão do sul da Amazônia em dois grupos não foi suportada pela análise STRUCTURE, resultando na existência de apenas um grupo (Figura 8). A divisão do norte em dois sub-grupos, por outro lado, foi mantida, mas dois dos indivíduos localizados a oeste do Rio Branco, na região da serra do Aracá (A3229 e A3214), foram atribuídos ao conjunto de amostras do leste do Rio Branco, como sendo migrantes (geração F0). Deste modo, confirmou-se o isolamento entre norte e sul, mas dentro de cada uma dessas regiões, em especial no sul, parece haver intenso fluxo gênico, ainda que ao norte uma sub-estruturação aparentemente associada à distribuição geográfica permaneça (Figura 8).



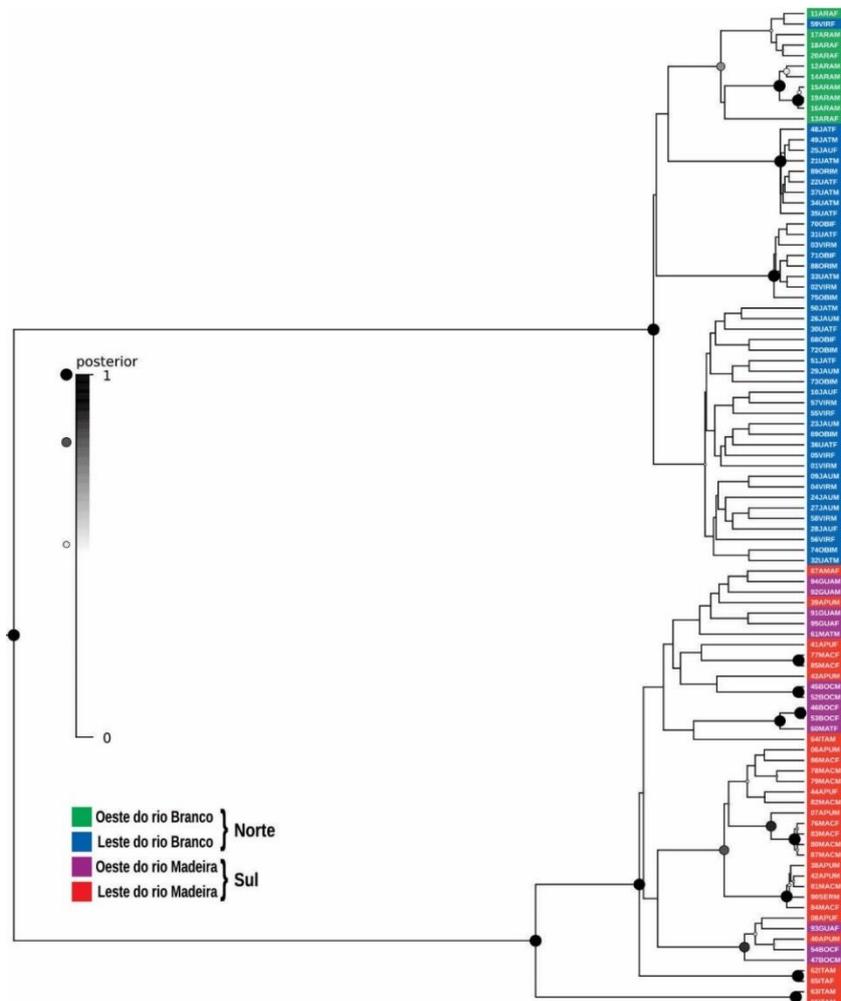
**Figura 8.** Resultado da análise STRUCTURE utilizando amostras de UCEs – a) cenário hipotético considerando cada amostra pertencendo a cada uma das regiões definidas *a priori* e em b) o resultado do teste de hipótese refutando duas populações ao sul do Amazonas e dando suporte à possibilidade de duas populações ao norte. Legenda para cores: vermelho e roxo (leste e oeste do Rio Madeira, respectivamente), azul e verde (leste e oeste do Rio Branco respectivamente).

Os resultados obtidos a partir do gene mitocondrial ND2 (BEAST2) indicam a formação de dois grupos bem definidos com máximo grau de suporte, formando uma monofilia recíproca na divisão norte e sul da Amazônia (Figura 9). No entanto, não há suporte para uma sub-divisão leste e oeste dos rios Branco e Madeira, apesar da existência de alguns clados bem suportados contendo amostras vindas de uma mesma sub-região (Figura 9).

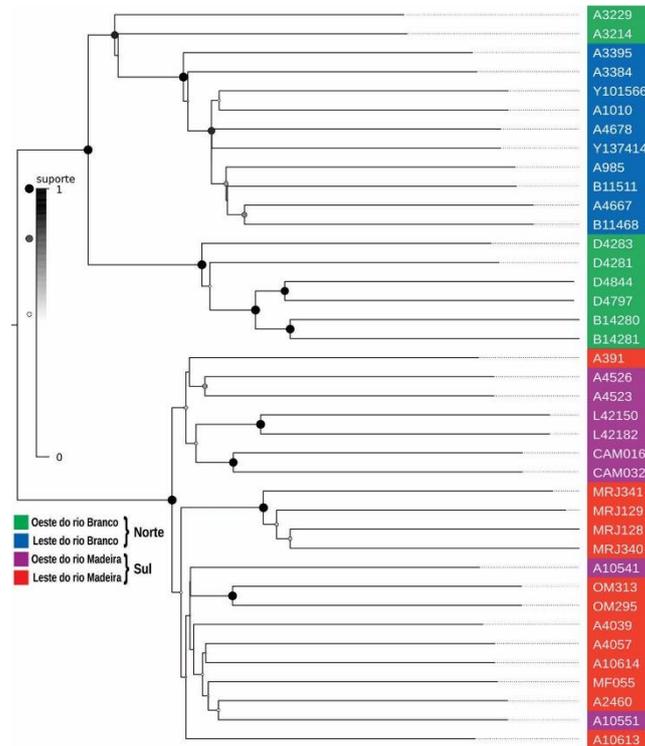
Corroborando os resultados expressos no BEAST2, a árvore de espécies com dados UCE gerada no ASTRAL-III também apresenta uma divisão norte e sul da Amazônia

com valor máximo de suporte, indicando a existência de pelo menos duas populações que compartilham ancestrais distintos (Figura 10). Além disso, a superárvore calculada pelo ASTRAL concorda totalmente com o resultado do STRUCTURE, mostrando um padrão de divergência congruente com a distribuição geográfica, mas agrupando as amostras do Aracá em um clado contendo, além delas, apenas amostras do leste do Rio Branco (Figura 10).

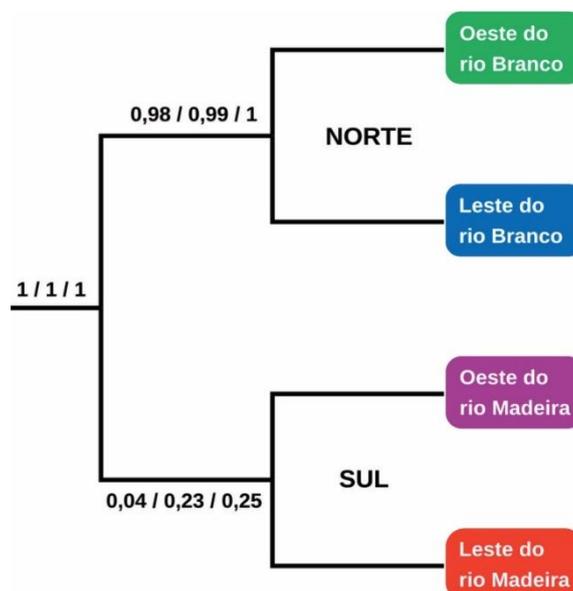
Finalmente, o resultado do iBPP mostra, tal como nas demais análises, um padrão de delimitação bem suportado para grupos distintos nas regiões norte e sul da Amazônia, seja para dados morfométricos, genéticos, ou a combinação de ambos (Figura 11). Houve também suporte para a divergência hipotética dentro das sub-regiões ao norte da Amazônia (Figura 11). É importante ressaltar que o suporte a uma divergência entre as sub-regiões leste e oeste do Rio Branco ocorreu mesmo considerando-se as amostras do Aracá como pertencentes à linhagem do oeste do Rio Branco, enquanto as demais análises baseadas nas UCEs indicaram maior afinidade dessas amostras com a região à leste deste rio (Figura 11).



**Figura 9.** Análise filogenética do marcador ND2 de *Tachyphonus phoenicius* utilizando o BEAST2. Note a formação de dois sub-grupos que compartilham ancestrais distintos com alto suporte.



**Figura 10.** Análise filogenética de marcadores UCEs de *Tachyphonus phoenicius* utilizando o ASTRALIII. Note a formação com alto suporte estatístico de dois sub-grupos ao norte e ao sul da Amazônia que compartilham ancestrais distintos. Também nas amostras ao norte da Amazônia é possível observar dois agrupamentos com alto suporte.



**Figura 11.** Delimitação de espécies no complexo *Tachyphonus phoenicius* usando o iBPP. Os números indicam suporte estatístico utilizando dados morfológicos, genéticos e ambos, respectivamente.

## DISCUSSÃO

Apesar dos avanços inegáveis (Ribas & Aleixo 2019), as estimativas da diversidade de aves na Amazônia ainda permanecem pouco precisas devido ao elevado número de espécies que necessitam ser avaliadas sob as perspectivas de suas variações morfológicas e genéticas. Neste sentido, espécies monotípicas que supostamente não possuem diferenças morfológicas apreciáveis e estruturadas geograficamente, merecem especial atenção, pois podem incluir táxons crípticos. Este é o caso de *T. phoenicius* analisado neste estudo. Esta espécie é considerada monotípica pela classificação atual e apresenta uma ampla distribuição em várias partes da região amazônica (Hilty 2020). Entretanto, o ambiente na qual esta espécie parece especializada se distribui de forma descontínua pela região (Adeney *et al.* 2016), o que contribui para o isolamento das populações que potencialmente podem divergir genética e morfológicamente em alopatria.

Os resultados obtidos no presente estudo corroboram as sugestões de Zimmer (1945) e Matos *et al.* (2016) que indicaram a existência de duas populações distintas nas regiões norte e sul da Amazônia. Nossos resultados, baseados na maior amostragem e integração de dados morfo-genéticos já documentados para a espécie, indicam que *T. phoenicius* é politípico e que existe uma população morfológica e geneticamente distinta que até o momento não possui uma designação no nível de espécie.

Para atualizar a classificação de *T. phoenicius*, testamos hipóteses espacialmente explícitas da existência de mais de um táxon incluso sob sua designação atual. Além disso, nos testes de hipóteses utilizamos critérios de reconhecimento de espécies sob distintos conceitos. Considerando a distinção morfológica, nossos resultados apontam diferenças sutis, mas consistentes, entre as populações do norte e sul da Amazônia como sugerido por Zimmer há mais de setenta anos. A coloração da dragona, apesar de não ser um caractere definitivo na distinção das populações, também apresenta variações com sinal geográfico. Infelizmente, as bases de dados de vocalizações de aves como Xenocanto e Wikiaves não possuem uma amostragem adequada das vocalizações da espécie, uma característica de grande utilidade no reconhecimento de espécies em aves

(Cicero *et al.* 2021). Em futuras análises, a obtenção de boas gravações de *T. phoenicius* e *Tachyphonus* sp. nov. poderão auxiliar na distinção em campo dos dois táxons.

As análises de estrutura populacional mostraram completa ausência de fluxo gênico entre as populações do norte e do sul da Amazônia. Esta ausência de fluxo gênico sugere populações isoladas reprodutivamente, um dos critérios mais utilizados para nomear espécies segundo o conceito biológico clássico (Mayr 1940, Mayr 1970). As populações localizadas a leste e oeste do Rio Madeira apresentam fortes sinais de fluxo gênico e podem ser consideradas com uma população única. Em contraste, as populações do leste e oeste do Rio Branco parecem exibir um fluxo gênico mais restrito, indicando a possibilidade de que estas populações tenham experimentado, em algum momento do passado, um grau maior de isolamento (Matos *et al.* 2016). Não detectamos nenhuma diferença morfológica significativa entre as populações do leste e oeste do Rio Branco, mas nossas amostras são relativamente pequenas. Deste modo, estudos com melhores amostragens podem indicar que estas populações talvez mereçam uma reavaliação de seu status taxonômico.

As análises filogenéticas utilizando diferentes marcadores moleculares mostraram claramente que as populações ao sul e norte da Amazônia são reciprocamente monofiléticas. Deste modo, estas populações devem ser reconhecidas como independentes usando o conceito filogenético de espécies (Mallet 2001). Interessante que as análises filogenéticas baseadas nos marcadores UCEs indicaram uma estruturação geográfica parcialmente associada ao Rio Branco consistente com as análises de estruturação populacional. Este padrão parece indicar uma complexa história de isolamento e conexão entre as populações de *T. phoenicius* desta região como já assinalado por Matos *et al.* (2016).

Finalmente, uma análise explicitamente desenhada para auxiliar na delimitação de espécies (iBPP) apresentou resultados robustos na identificação de táxons diferenciados entre as regiões norte e sul da Amazônia usando diferentes bases de dados. Além disso, o iBPP falhou na delimitação de táxons diferenciados nas sub-regiões ao sul da Amazônia, mas indica que as populações a leste e oeste do Branco poderiam ser considerados táxons distintos com alto suporte estatístico. Em resumo, o uso de distintas bases de dados usando modernas técnicas de análises estatísticas aplicadas a um marco hipotético explícito resultou na identificação de ao menos dois táxons em *T. phoenicius*.

Do ponto de vista taxonômico formal, o desafio que se coloca é descobrir de qual região da Amazônia provem a espécie nova. Como descrito no capítulo 1, a história de

classificação de *T. phoenicius* é algo conturbada e polêmica. Para resolver estas pendências optamos por designar um neótipo de *T. phoenicius* da região leste do Rio Branco (Vuruá), o que implicaria que *Tachyphonus* sp. nov. se refere às populações ao sul da Amazônia. A proposta de designação do neótipo precisa ser publicada previamente a uma descrição formal de *Tachyphonus* sp. nov. para que o processo de classificação deste complexo de espécie ocorra de forma transparente.

Outra possível pendência taxonômica identificada neste estudo diz respeito às populações do leste e oeste do Rio Branco. Várias análises genéticas, com exceção da análise filogenética do marcador ND2, indicaram a existência de populações relativamente distintas, apesar da existência de fluxo gênico restrito. Neste caso poderia ser considerado a possibilidade de reconhecimento de um novo táxon no nível subespecífico. Uma proposta neste sentido, no entanto, necessita de maiores amostragens de indivíduos nas regiões entre os rios Negro e Branco, onde se localiza umas das maiores extensões de vegetações sobre areia branca da Amazônia (Adeney *et al.* 2016).

Assim como a classificação taxonômica, a distribuição geográfica de um táxon antes considerado monotípico precisa ser revista. Considerando, segundo nossa proposta, que *Tachyphonus* sp. nov. ocupa de forma descontínua a região sul da Amazônia, a distribuição desta espécie é muito mais restrita do que previamente estabelecida (Hilty 2020). Além disso, as campinas de areia branca ao sul da Amazônia, hábitat preferencial de *Tachyphonus* sp. nov., se localizam em regiões que estão sob forte pressão de desmatamento e mineração (Ferreira *et al.* 2013, de Oliveira *et al.* 2020). Em contraste com ambientes florestais que crescem sobre solos com maior disponibilidade de nutrientes, as campinas e campinaranas apresentam uma capacidade regenerativa pós-distúrbio muito mais limitada (Uhl *et al.* 1982). Sendo assim, a situação de conservação de *Tachyphonus* sp. nov. merece atenção, pois se trata de um táxon com distribuição geográfica limitada sobreposta a um hábitat frágil localizado parcialmente em regiões de expansão agrícola e minerária.

## **AGRADECIMENTOS**

O acesso aos exemplares de *T. phoenicius* depositados nas coleções do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) foi gentilmente facilitado por Mario Cohn-Haft e Lincoln Carneiro. Agradecemos os curadores das coleções do INPA, MPEG, American Museum of Natural History (AMNH), Louisiana State University Museum of Natural Science (LSU) e Yale Peabody Museum of Natural History (YPM) por terem cedido amostras de sangue ou tecido que foram fundamentais para este estudo. Ao Programa de Pós Graduação em Zoologia (PPGZool) da Universidade federal do Amazonas (UFAM) pelo suporte institucional. A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) providenciou uma bolsa de estudo ao primeiro autor.

## REFERÊNCIAS

- Adams, M., Raadik, T. A., Burrridge, C. P., & Georges, A. (2014). Global biodiversity assessment and hyper-cryptic species complexes: more than one species of elephant in the room? *Systematic Biology*, 63(4), 518-533.
- Adeney, J., Christensen, N., Vicentini, A., & Cohn-haft, M. (2016). White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica*, 48, 7-23.
- Alonso, J. A., Metz, M. R. and Fine, P. V. A. (2013) Habitat specialization by birds in western Amazonian white-sand forests. *Biotropica* 45: 365–372.
- Anderson, A. (1981) White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199-210.
- Angulo, A., & Icochea, J. (2010). Cryptic species complexes, widespread species and conservation: lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura: Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity*, 8(3), 357-370.
- Bánki, O., Roskov, Y., Döring, M., Ower, G., Vandepitte, L., Hobern, D., Remsen, D., Schalk, P., DeWalt, R. E., Keping, M., Miller, J., Orrell, T., Aalbu, R., Adlard, R., Adriaenssens, E. M., Aedo, C., Aescht, E., Akkari, N., Alfenas-Zerbini, P., et al. (2022). Catalogue of Life Checklist (Version 2022-07-12). *Catalogue of Life*. <https://doi.org/10.48580/dfpz>.
- Barrowclough, G., Cracraft, J., Klicka, J., & Zink, R. (2016). How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter? *PLoS ONE*, 11.
- Baum, D.A. and Shaw, K.L., 1995. Genealogical perspectives on the species problem. *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*, 53(289-303), pp.123-124.
- Bickford, D., Lohman, D., Sodhi, N., Ng, P., Meier, R., Winker, K., Ingram, K.K., & Das, I. (2007). Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 22 3, 148-55.
- BirdLife International (2022) Species factsheet: *Tachyphonus phoenicius*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 20/07/2022.
- Borges, S. H., Cornelius, C., Ribas, C., Almeida, R., Guilherme, E., Aleixo, A., ... & Moreira, M. (2016). What is the avifauna of Amazonian white-sand vegetation?. *Bird Conservation International*, 26(2), 192-204.
- Bouckaert, R. R., & Drummond, A. J. (2017). bModelTest: Bayesian phylogenetic site model averaging and model comparison. *BMC evolutionary biology*, 17(1), 1-11.

- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., ... & Drummond, A. J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15(4), e1006650.
- Burns, K., Shultz, A.J., Title, P.O., Mason, N.A., Barker, F.K., Klicka, J., Lanyon, S.M., & Lovette, I. (2014). Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular phylogenetics and evolution*, 75, 41-77.
- Capurcho, J. M. G. (2020). Biogeography and Population Genomics of Amazonian White-sand Ecosystems Birds (Doctoral dissertation, University of Illinois at Chicago).
- Capurcho, J. M. G.; Borges, S. H.; Cornelius, C.; Vicentini, A.; Prata, E. M. B.; Costa, F. M.; Campos, P.; Sawakuchi, A. O.; Rodrigues, F.; Zular, A.; Aleixo, A.; Bates, J. M.; Camila Ribas, C.. 2020. Patterns and Processes of Diversification in Amazonian White Sand Ecosystems: Insights from Birds and Plants. Pp. 245-270 in Neotropical diversification: patterns and processes editado por Valenti Rull; Ana Carolina Carnaval. *Springer International Publishing*. ISBN: 9783030311667.
- Cicero, C., Mason, N. A., Jiménez, R. A., Wait, D. R., Wang-Claypool, C. Y., & Bowie, R. C. (2021). Integrative taxonomy and geographic sampling underlie successful species delimitation. *The Auk*, 138(2), ukab009.
- Cohn-Haft, M., Junior, M. A. S., Fernandes, A. M., & Ribas, C. C. (2013). A new species of *Cyanocorax* jay from savannas of the central Amazon. *Handbook of the Birds of the World, Special Volume: New Species and Global Index*, pgs. 248-252.
- Color, M. (2000). *Munsell soil color charts: Year 2000 revised washable edition*. GretagMacbeth.
- Costello M. J., Wilson S., Houlding B. 2012. Predicting total global species richness using rates of species description and estimates of taxonomic effort. *Systematic Biology* 61:871–883.
- de Queiroz, Kevin. "Species concepts and species delimitation." *Systematic biology* 56.6 (2007): 879-886.
- de Oliveira, G., Chen, J. M., Mataveli, G. A., Chaves, M. E., Seixas, H. T., Cardozo, F. D. S., ... & dos Santos, C. A. (2020). Rapid recent deforestation incursion in a vulnerable indigenous land in the Brazilian Amazon and fire-driven emissions of fine particulate aerosol pollutants. *Forests*, 11(8), 829.

- Dobzhansky, T. *Mendelian populations and their evolution*, Am. Nat., 1950, vol. 84 (pg. 401-418)-
- Donoghue, M. J. "A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative." *Bryologist* (1985): 172-181.
- Eck, S., Töpfer, T., Fiebig, J., Heynen, I., Fiedler, W., Nicolai, B., ... & Woog, F. (2011). *Measuring birds*.
- Elliott, N. G., Haskard, K., & Koslow, J. A. (1995). Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *Journal of fish biology*, 46(2), 202-220.
- Faircloth, B., McCormack, J., Crawford, N.G., Harvey, M., Brumfield, R., & Glenn, T. (2012). Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. *Systematic biology*, 61 5, 717-26.
- Ferreira, L., Santos, J. U., Bastos, M. N. and Cunha, D. A. (2013) Primeira ocorrência de *Drosera cayennensis* Sagot ex Diels (Droseraceae) nas campinas do baixo rio Tocantins, Estado do Pará, como subsídios à criação de novas unidades de conservação. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Ciências Naturais)* 8: 223–230.
- Freeman, S., & Jackson, W. M. (1990). Univariate metrics are not adequate to measure avian body size. *The Auk*, 107(1), 69-74.
- Funk, W. C., Caminer, M., & Ron, S. R. (2011). High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1734), 1806-1814.
- Gill F, D Donsker & P Rasmussen (Eds). 2022. IOC World Bird List (v12.1). doi: 10.14344/IOC.ML.12.1.
- Gutiérrez, E. E., & Garbino, G. S. (2018). Species delimitation based on diagnosis and monophyly, and its importance for advancing mammalian taxonomy. *Zoological Research*, 39(5), 301.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.
- Harvey, M. G., Aleixo, A., Ribas, C. C., & Brumfield, R. T. (2017). Habitat association predicts genetic diversity and population divergence in Amazonian birds. *The American Naturalist*, 190(5), 631-648.

- Hilty, S. (2020). Red-shouldered Tanager (*Tachyphonus phoenicius*), version 1.0. In Birds of the World (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, and E. de Juana, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA.
- Isler, M. L., Alonso, J. A., Isler, P. R., & Whitney, B. M. (2001). A new species of *Percnostola* antbird (Passeriformes: Thamnophilidae) from Amazonian Peru, and an analysis of species limits within *Percnostola rufifrons*. *The Wilson Bulletin*, 164-176.
- Junier, T., & Zdobnov, E. M. (2010). The Newick utilities: high-throughput phylogenetic tree processing in the UNIX shell. *Bioinformatics*, 26(13), 1669-1670.
- Knowlton, N., 1993. Sibling species in the sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24, 189–216.
- Korshunova, T., Picton, B., Furfaro, G., Mariottini, P., Pontes, M., Prkić, J., ... & Martynov, A. (2019). Multilevel fine-scale diversity challenges the ‘cryptic species’ concept. *Scientific Reports*, 9(1), 1-23.
- Larsen, B. B., Miller, E. C., Rhodes, M. K., & Wiens, J. J. (2017). Inordinate fondness multiplied and redistributed: the number of species on earth and the new pie of life. *The Quarterly Review of Biology*, 92(3), 229-265.
- Lees, A. C., Haskell, L., Allinson, T., Bezeng, S. B., Burfield, I. J., Renjifo, L. M., ... & Butchart, S. H. (2022). State of the World's Birds. *Annual Review of Environment and Resources*, 47(1).
- Mallet, J. (2001). Species, concepts of. *Encyclopedia of biodiversity*, 5, 427-440.
- Matos, M. V., Borges, S. H., d'Horta, F. M., Cornelius, C., Latrubesse, E., Cohn-Haft, M., & Ribas, C. C. (2016). Comparative phylogeography of two bird species, *Tachyphonus phoenicius* (Thraupidae) and *Polytmus theresiae* (Trochilidae), specialized in Amazonian white-sand vegetation. *Biotropica*, 48(1), 110-120.
- Mayr, E. (1970). Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution (Vol. 19). Harvard University Press.
- Mayr, E., 1940. Speciation phenomena in birds. *Am. Nat.* 74, 249–278.
- McCormack, J.E., Faircloth, B.C., Crawford, N.G., Gowaty, P.A., Brumfield, R.T. and Glenn, T.C., 2012. Ultraconserved elements are novel phylogenomic markers that resolve placental mammal phylogeny when combined with species-tree analysis. *Genome research*, 22(4), pp.746-754.
- Mirarab, S., 2019. Species tree estimation using ASTRAL: practical considerations. arXiv preprint arXiv:1904.03826.
- Mora C., Tittensor D. P., Adl S., Simpson A. G. B., Worm B. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLOS Biology* 9:e1001127.

- Nyári, Á. S. (2007). Phylogeographic patterns, molecular and vocal differentiation, and species limits in *Schiffornis turdina* (Aves). *Molecular phylogenetics and evolution*, 44(1), 154-164.
- Oren, D.C. (1981) Zoogeographic analysis of the white sand campina avifauna of Amazonia. Tese de Doutorado, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 159p.
- Pacheco, J. F., Silveira, L. F., Aleixo, A., Agne, C. E., Bencke, G. A., Bravo, G. A., ... & de Q Piacentini, V. (2021). Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee—second edition. *Ornithology Research*, 29(2), 94-105.
- Padial, J., Miralles, A., Riva, I.D., & Vences, M. (2009). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7, 16 - 16.
- Pfingstl, T., Lienhard, A., Baumann, J., & Koblmüller, S. (2021). A taxonomist's nightmare—Cryptic diversity in Caribbean intertidal arthropods (Arachnida, Acari, Oribatida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 163, 107240.
- Pritchard, J. K., Stephens, M., & Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2), 945-959.
- Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, E. Bonaccorso, S. Claramunt, A. Jaramillo, D. F. Lane, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, F. G. Stiles, and K. J. Zimmer. 2022. A classification of the bird species of South America – version 14 July 2022. *American Ornithological Society*. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. and Suchard, M.A., 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic biology*, 67(5), pp.901-904.
- Rannala, B. and Yang, Z., 2003. Bayes estimation of species divergence times and ancestral population sizes using DNA sequences from multiple loci. *Genetics*, 164(4), pp.1645-1656.
- Ribas, C. C., & Aleixo, A. (2019). Diversity and evolution of Amazonian birds: implications for conservation and biogeography. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91.
- Sayyari, E. and Mirarab, S., 2016. Fast coalescent-based computation of local branch support from quartet frequencies. *Molecular biology and evolution*, 33(7), pp.1654-1668.

- Senar, J. C., & Pascual, J. (1997). Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *ARDEA-WAGENINGEN*-, 85, 269-274.
- Solís-Lemus, C., Knowles, L. L., & Ané, C. (2015). Bayesian species delimitation combining multiple genes and traits in a unified framework. *Evolution*, 69(2), 492-507.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313.
- Swainson, W. 1838. *Animals in menageries*. London. Longman.
- Uhl, C., Jordan, C., Clark, K., Clark, H., & Herrera, R. (1982). Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing treatments. *Oikos*, 313-320.
- Whitney, B. M., Schunck, F., Rêgo, M. A., & Silveira, L. F. (2013). A new species of *Zimmerius* tyrannulet from the upper Madeira-Tapajós interfluvium in central Amazonian Brazil: Birds don't always occur where they "should". 2013). *Handbook of the Birds of the World. Special Volume: New Species and Global Index*. Lynx Edicions, Barcelona, 286-291.
- Wright S., Huxley J. The statistical consequences of Mendelian heredity in relation to speciation, *The new systematics*, 1940 London Oxford University Press (pp. 161-183)
- Zhang, C., Sayyari, E. and Mirarab, S., 2017, October. ASTRAL-III: increased scalability and impacts of contracting low support branches. In *RECOMB international workshop on comparative genomics* (pp. 53-75). Springer, Cham.
- Zimmer, J. T. (1945). Studies of Peruvian birds. No. 50, The genera *Ramphocelus*, *Piranga*, *Habia*, *Lanio*, and *Tachyphonus*. American Museum novitates; no. 1304.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

*Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838 representa um caso de diversidade crípica que está longe de ser considerado único. Apesar disso, chama a atenção o seu histórico de classificação mal resolvido bem como evidencia a importância da padronização de informações para uma plena delimitação de táxons. Embora esta ave tenha sido analisada em estudos taxonômicos, nenhum obteve sucesso na designação de sua localidade tipo, sendo alvo de controvérsias e proposições sem suporte robusto. Tal problemática torna-se ainda maior na existência de grupos distintos inseridos sob o nome de *T. phoenicius*, em que a não determinação de localidade tipo impossibilita o avanço na nomeação e delimitação de outros táxons inseridos neste grupo. O presente trabalho, portanto, traz luz a esta questão, nomeando um neótipo de *T. phoenicius* com localidade tipo conhecida satisfazendo os critérios do ICZN, com registros de imagem, informações da morfologia e dados genéticos, proporcionando a base para os estudos subsequentes.

Além da nomeação um neótipo para *T. phoenicius*, também contribuímos com a maior integração de dados morfológicos e genéticos para esta ave, o que nos levou a algumas conclusões. A espécie em análise não deve ser considerada como monotípica, dada a existência de dois grupos com caracteres morfológicos e genéticos distintos nas regiões norte e sul da Amazônia. Somado a isso, há indícios da formação de populações distintas nas regiões leste e oeste do Rio Branco, evidenciando o status politípico deste Passeriforme.

Tais descobertas têm implicações relevantes na taxonomia de *T. phoenicius*. O fato de haver pelo menos dois grupos distintos revela a necessidade de nomeação da população localizada ao sul da Amazônia. A plena designação deste táxon evitará questões como o próprio histórico de classificação documentado no presente trabalho, contribuirá no conhecimento da avifauna dos ambientes de areia branca, bem como reforçará as medidas de conservação. Para tanto, a descrição deste táxon será devidamente trabalhada em uma publicação futura pendente da aceitação do estudo do neótipo.

Por fim, o presente trabalho apresentou alguns aspectos relevantes para a elevação de *T. phoenicius* à categoria de espécie politípica, mediante dados de morfologia e genética, presentes em muitos trabalhos taxonômicos. Na verdade, diversas descobertas têm acontecido desde o avanço de ferramentas moleculares que auxiliam a taxonomia e

a sistemática na delimitação e compreensão de novos táxons, mesmo aqueles inseridos em grupos bem documentados, como as aves. No entanto, nossos resultados correspondem a somente uma peça da complexa investigação da história da biodiversidade de aves em ecossistemas de areia branca, sendo necessários mais estudos com abordagens distintas, tais como aspectos comportamentais e acústicos, visando a integração do maior conjunto de dados na inferência e delimitação de táxons dos grupos pertencentes a este ambiente ímpar na região, que contribui de forma significativa na biodiversidade amazônica e que está apenas começando a ser desvendado.

## APÊNDICE

### Ata de Defesa de Dissertação de Mestrado (Presencial)



Programa de Pós-Graduação em Zoologia  
Universidade Federal do Amazonas  
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia



#### ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

No dia dezenove de agosto de dois mil e vinte e dois, às quatorze horas, no Auditório do PPG-Zoologia, Prédio das Pós-Graduações FCA-ICB da Universidade Federal do Amazonas, Setor Sul, Manaus, Amazonas, **Jean Clody da Cunha Nunes** realizou a Defesa Pública de Mestrado intitulada “**Revelando a diversidade críptica de um passarinho monotípico (*Tachyphonus phoenicius*, Aves, Thraupidae) especializado em um hábitat insular na Amazônia**”.

#### Banca Examinadora:

Membros	Parecer	Assinatura
Prof. Dr. Sérgio Henrique Borges	Aprovado (X) Reprovado ( )	
Dr. Paulo Estefano Dineli Bobrowiec	Aprovado (X) Reprovado ( )	
Dr. Miquéias Ferrão da Silva Junior	Aprovado (X) Reprovado ( )	

#### Parecer:


Resultado Final: Aprovado

Reprovado ( )

Local e data: Manaus, 19 de agosto de 2022.

Profa. Dra. Cintia Cornelius Frische  
Coordenadora do PPG Zoologia  
Portaria 1718/2021 – GR/UFAM