

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

Roney Assis Souza

ESTUDO DA EVOLUÇÃO VOCAL DE FURNARIINAE (AVES: FURNARIIDAE)

Belo Horizonte

2018

Roney Assis Souza

ESTUDO DA EVOLUÇÃO VOCAL DE FURNARIINAE (AVES: FURNARIIDAE)

Dissertação de mestrado apresentada ao programa de pós-graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da UFMG como parte dos requisitos para a obtenção do título de mestre em Zoologia.

Orientador: Marcos Rodrigues

Coorientador: Guilherme Freitas

Belo Horizonte

2018

AGRADECIMENTOS

A Deus.

À minha família pelo apoio e incentivo.

Ao meu irmão Renato e ao colega Douglas, com quem morei durante todo o período do curso e que me ajudaram em todos os momentos.

Ao meu orientador, Marcos Rodrigues.

Ao meu coorientador, Guilherme Freitas.

A Lílian, Nathália Falagán e Claudinho pela ajuda em campo.

A Cayo Dias pela valiosa ajuda durante as análises.

A Pedro Henrique e Thaís Veloso pela ajuda com o programa Raven.

A Henrique Júnior pela ajuda na elaboração das figuras.

Aos colegas e amigos que estiveram sempre incentivando e ajudando.

RESUMO

A vocalização desempenha importantes funções na vida de uma ave e sua evolução é moldada por diversos fatores. O ambiente acústico exerce influências consideráveis nas características vocais das espécies, sendo que essas tendem a se adequar às propriedades de propagação do meio para alcançarem maior distância com menor perda de informação. As características vocais também são moldadas pelo porte da ave e dos órgãos fonadores, que restringe a capacidade de se alcançar algumas frequências e modulações. Além disso, fatores geográficos como latitude e altitude, e ecológicos, como competição interespecífica, podem exercer influências diversas na evolução vocal das aves. Vários autores defendem a importância dos caracteres vocais para estudos filogenéticos e alguns os consideram mais informativos evolutivamente do que os outros tipos de dados, sobretudo quando se refere a Suboscines e não Passeriformes, que apresentam desenvolvimento do canto considerado inato. Neste trabalho, estudamos a evolução vocal da subfamília Furnariinae (família Furnariidae), um grupo de Suboscines. A evolução da família foi afetada por diversos processos geológicos, ecológicos e climáticos pelos quais a América do Sul passou, notavelmente a transformação de florestas em áreas abertas. Neste trabalho foram utilizados dados vocais quantitativos contínuos sem discretização. A espécie recém-descrita *Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012 foi usada como modelo para se verificar a viabilidade do uso desse tipo de dados para se alcançar o *status* de espécie. Nossos resultados mostram que os caracteres vocais dos Furnariidae apresentam muita homoplasia e carecem de sinal filogenético. As influências do meio explicam melhor a evolução vocal do grupo do que o parentesco filogenético. A árvore filogenética baseada nesses dados não apresentou congruência com a árvore molecular de Derryberry *et al.* (2012). Análises de componentes principais (PCA) mostraram elevada sobreposição entre as espécies. *C. espinhacensis* mostrou quase completa sobreposição com sua espécie-irmã, *Cinclodes pabsti* Sick, 1969.

Palavras-chave: Evolução vocal. Furnariinae. Filogenia. Suboscines.

ABSTRACT

Birds' vocalisation plays important roles in bird's life and its evolution is shaped by several factors. The acoustic environment exerts considerable influences in the species' vocal features, being that they tend to fit in the environment's propagation properties in order to reach longer distances with least information loss. Vocal features are also shaped by the bird's body's and vocal structure's mass, which constrain the capacity of reaching some sound frequencies and modulations. Moreover, geographic factors, such as latitude and altitude, and ecological factors, such as interspecific competition, can exert influences in birds' vocal evolution. Various authors defend the importance of vocal characters for phylogenetic researches and some consider them evolutionarily more informative than the other sorts of data, especially regarding Suboscines and non Passeres, whose song development is regarded as being innate. In this work, we studied the vocal evolution of the subfamily Furnariinae (family Furnariidae), a group of Suboscines. The family's evolution was affected by several geological, ecological and climatic processes that South America has undergone; notably the transformation of forests in grasslands. In this work we used continuous quantitative vocal data without discretisation. The newly described species *Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012 was used as a model to verify the viability of the use of this sort of data for accessing the species status. Our results show that the furnarines' vocal characters exhibit much homoplasy and lack phylogenetic signal. The environment's influences explain the group's vocal evolution better than the phylogenetic affinity. The group's phylogenetic tree based on these data did not exhibit congruence with Derryberry *et al.* (2012) molecular tree. Principal components analysis (PCA) show high overlapping rates amongst species. *C. espinhacensis* exhibited almost complete overlapping with its sister taxon, *Cinclodes pabsti* Sick, 1969.

Key-words: Vocal evolution. Furnariinae. Phylogeny. Suboscines.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
1.1	Evolução vocal	9
1.1.1	<i>Reconhecimento específico e isolamento reprodutivo</i>	9
1.1.2	<i>Fatores ambientais</i>	11
1.1.3	<i>Fatores físicos</i>	14
1.1.4	<i>Fatores geográficos</i>	15
1.2	Desenvolvimento do canto.....	17
1.3	Dados vocais na sistemática.....	19
1.4	Furnariidae.....	22
1.5	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	24
2	MATERIAL E MÉTODOS	27
2.1	Obtenção de dados	27
2.2	Análise dos espectogramas	27
2.3	Análises exploratórias	30
2.4	Reconstrução de estado ancestral	30
2.5	Análise filogenética.....	322
3	RESULTADOS	333
3.1	Análises exploratórias	383
3.2	Evolução dos caracteres vocais	388
3.2	Reconstrução filogenética.....	488
4	DISCUSSÃO	50
4.1	Evolução vocal	50
4.2	Reconstrução filogenética.....	52
4.3	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	54
5	CONCLUSÃO	566

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Árvore filogenética da subfamília Furnariinae alcançada a partir de dados moleculares por Derryberry et al. (2011).31**
- Figura 2 – Gráficos de distribuição dos valores para cada parâmetro das espécies de Furnariinae. As barras representam os valores médios dos indivíduos medidos de cada espécie e as linhas indicam a extensão entre os valores máximos e mínimos. Os valores do eixo X dos gráficos são dados em segundos nos parâmetros temporais e hertz nos parâmetros de frequência. U.val.: *Upucerthia validirostris*; U.sat.: *Upucerthia saturator*; U.dum.: *Upucerthia dumetaria*; T.hart.: *Tarphonomus harterti*; P.bois: *Pseudocolaptes boissenneautii*; L.nem.: *Lochmias nematura*; L.cur: *Limnornis curvirostris*; F.ruf.: *Furnarius rufus*; F.leuc.: *Furnarius leucopus*; F.cri.: *Furnarius cristatus*; C.abv: *Cinclodes albiventris*; C.abd.: *Cinclodes albiventris*; C.pab.: *Cinclodes pabsti*; C.esp.: *Cinclodes espinhacensis*.35**
- Figura 3 – Análise de Componentes Principais (PCA) dos caracteres vocais de canto de diversas espécies de Furnariinae.3737**
- Figura 4 – Análise de Componentes Principais (PCA) a partir de dados de chamado (esquerda) e canto (direita) de *Cinclodes espinhacensis* (em vermelho) e *Cinclodes pabsti* (em azul).37**
- Figura 5 – Reconstrução do estado ancestral de caracteres vocais de canto e chamado de Furnariinae dentro da hipótese de relações filogenéticas a partir de dados genéticos de Derryberry et al. (2011). Os caracteres contínuos são representados por onze cores diferentes ao longo dos nós.....47**
- Figura 6 – Árvore filogenética da subfamília Furnariinae construída a partir da análise de parcimônia com caracteres vocais.....49**

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Número de gravações de canto e chamado amostradas para cada espécie de Furnariinae.....28**
- Tabela 2 – Valores dos índices de consistência e retenção alcançados para cada caráter. CI: Índice de Consistência; RI: Índice de Retenção; RC: Índice de Consistência Redimensionada.39**
- Tabela 3 – Valores de *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis* para os parâmetros que apresentaram maior discordância entre os dois táxons.....477**

1 INTRODUÇÃO

O objetivo desse trabalho foi realizar um estudo da evolução vocal da subfamília Furnariinae, consistindo-se em uma reconstrução do estado ancestral de caracteres vocais a partir da hipótese e relações filogenéticas atual do grupo (Derryberry *et al.*, 2011). Intentou-se entender a evolução vocal no grupo e identificar os caracteres filogeneticamente mais informativos.

1.1 Evolução vocal

A evolução vocal das aves pode ser moldada por diversos fatores, como reconhecimento específico e isolamento reprodutivo (Martens, 1996; Qvarnström *et al.*, 2006); características do meio, como taxas de reverberação, refração e reflexão das ondas sonoras (Morton, 1975; Marten *et al.*, 1977; Brenowitz, 1982; Ryan & Brenowitz, 1985), interferência acústica causada por ruído do ambiente (Brenowitz, 1982; Kirschel *et al.*, 2009; Gall *et al.*, 2012); características físicas da ave, como massa corporal, extensão e calibre do trato vocal, tamanho, robustez e abertura do bico (Gibbs & Grant, 1987; Nowicki, 1987; Badyaev & Leaf 1997; Podos, 1997; Hoese *et al.*, 2000; Palacios & Tubaro, 2000; Podos, 2001; Sick, 2001; Podos & Nowicki, 2004; Podos *et al.*, 2004; Derryberry *et al.*, 2012); fatores geográficos, como latitude (Singh *et al.*, 2015; Kaluthota *et al.* 2016) e altitude (Nowicki, 1987; Tubaro & Segura, 1995).

1.1.1 Reconhecimento específico e isolamento reprodutivo

A não distinção entre indivíduos da própria espécie e indivíduos interespecíficos pode acarretar diversos danos e custos desnecessários, como a perda de tempo ao se ater a uma vocalização cujo emissor não seja da mesma espécie. Isso se aplica tanto à agressão desnecessária direcionada a indivíduos que não são diretamente competidores quanto à procura por parceiros sexuais interespecíficos, causando a produção de híbridos pouco adaptados (Seddon & Tobias, 2010).

A vocalização também é um importante mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico (Martens, 1996; Qvarnström *et al.*, 2006). Um estudo realizado por Qvarnström *et al.* (2006) mostra que a falta de reconhecimento espécie-específico entre duas espécies do gênero *Ficedula*, na Europa, é um fator que causa a hibridização regular na zona de contato. As duas espécies têm uma distribuição que

se sobrepõe em determinada região, onde as duas espécies, em simpatria, competem por alimento e locais de nidificação.

Os jovens dessas espécies desenvolvem o canto imitando um tutor, que geralmente é o progenitor masculino. Porém, na zona de contato entre *Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764 e *Ficedula albicollis* Temminck, 1815, muitos jovens machos de *F. hypoleuca* acabam por aprender, por imitação, o canto completo de machos da outra espécie ou desenvolvem um misto entre os cantos de ambas as espécies, o que causa uma convergência vocal em simpatria. Esses machos com canto convergente são muito mais propensos a se acasalar com uma fêmea heteroespecífica, apesar de apresentar diferenças na plumagem. Essa hibridização traz consequências negativas às populações, pois os híbridos apresentam fertilidade reduzida (Sætre *et al.*, 1997; Qvarnström *et al.*, 2006). De acordo com Sætre *et al.* (1997), as fêmeas de *Ficedula*, apesar de acasalar-se com indivíduos heteroespecíficos guiando-se pelo canto convergente, têm preferência por machos de plumagem divergente.

Casos de convergência em simpatria são recorrentes entre espécies que competem entre si (Cody *et al.*, 1969; Grether *et al.*, 2009; Tobias & Seddon, 2009). Como o canto é um importante fator de reconhecimento de parceiros, membros do bando e competidores (Tibbetts & Dale, 2007), a convergência vocal permite aos indivíduos heteroespecíficos evitar sobreposição de territórios, o que acarretaria competição (Qvarnström *et al.*, 2006; Tobias & Seddon, 2009).

Outro caso de convergência vocal em simpatria é encontrado entre duas espécies de *Thamnophilidae*, *Hypocnemis peruviana* Taczanowski, 1884 e *Hypocnemis subflava* Cabanis, 1873, cujas distribuições se sobrepõem. Essas espécies apresentam uma convergência vocal, em relação ao canto, que permite aos machos reconhecerem um ao outro como competidores, evitando a sobreposição de territórios e a competição interespecífica (Tobias & Seddon, 2009; Seddon & Tobias, 2010). O chamado, contudo, difere, o que não interfere na defesa do território, que é determinada pelo canto (Seddon & Tobias, 2010).

Apesar da convergência, as fêmeas conseguem discriminar entre o canto dos machos conspecíficos e heteroespecíficos e levam isso em consideração no momento de escolher parceiros, a despeito das poucas diferenças vocais entre eles. Isso impede o acasalamento heteroespecífico e a formação de híbridos. Além disso, as fêmeas são capazes de reconhecimentos individuais intraespecificamente, respondendo de forma diferente ao *playback* do canto do parceiro e daqueles de

outros machos. Em contrapartida, a espécie *Hypocnemis striata* von Spix, 1825, mais proximamente relacionada com *H. peruviana* e de distribuição alopátrica em relação a esta, apresenta canto divergente. Nesse caso, os chamados de ambas se assemelham mais, o que mostra uma conservação dos caracteres vocais no chamado e a proximidade filogenética entre elas (Tobias & Seddon, 2009).

Em condição de simpatria ou de encontro de espécies outrora alopátricas e sem contato pode ocorrer tanto a convergência, como já exemplificado, quanto a divergência (Grether *et al.*, 2009). O último é um importante fator de isolamento reprodutivo (Sætre *et al.*, 1997; Kirschel *et al.*, 2009b) e de especiação (Kirschel *et al.*, 2009b) e tem sido testado empiricamente por diversos autores (e.g. Seddon, 2005; Kirschel *et al.*, 2009b), sendo que a seleção favorece o reconhecimento específico, evitando perda desnecessária de energia (West-Eberhard, 1938; Seddon & Tobias, 2010). Em um estudo com vários *Thamnophilidae*, Seddon (2005) encontrou que espécies proximamente relacionadas em simpatria apresentam canto mais divergente do que em alopatria.

Duas espécies de *Capitonidae* africanas aparentadas, *Pogonilius bilineatus* Sundevall, 1850 e *Pogonilius subsulphureus* Fraser, 1843, apresentam uma sobreposição nas distribuições. A distribuição da primeira, mais ampla, engloba a da segunda. Um estudo conduzido por Kirschel *et al.* (2009) revela que as espécies apresentam canto mais distinto em simpatria, o que é corroborado por testes de *playback*, já que houve maior resposta ao *playback* cruzado em alopatria.

1.1.2 Fatores ambientais

Para que a vocalização das aves tenha maior eficiência em atingir os possíveis receptores com fidedignidade, ela deve ser capaz de se propagar pelo ambiente a máxima distância com perda mínima de informação (Badyaev & Leaf 1997; Catchpole & Slater, 2008). Para isso ela deve se adequar ao tipo de ambiente, que exerce pressões diferentes sobre as ondas sonoras. Ao se propagar, o som passa por diversas perdas, como a atenuação e a degradação (Doutrelant & Lambrechts, 2001; Blumstein & Turner, 2005; Fotheringham *et al.*, 1997; Morton, 1975; Catchpole & Slater, 2008; Badyaev & Leaf, 1997; Wasserman, 1979; Handford & Loughheed, 1991; Dabelsteen *et al.*, 1993).

Atenuação refere-se à perda de amplitude pelas ondas sonoras ao serem propagadas, devido à absorção exercida pelo meio. Quanto maior a distância viajada

pelas ondas sonoras, maior a atenuação dessas. A degradação está relacionada à flutuação irregular da amplitude e perda de informação devido à reverberação (eco produzido por superfícies refletoras) e reflexão (mudança de direção das ondas sonoras). Quanto maior o número e tamanho dos obstáculos presentes no ambiente, maior será a degradação das ondas sonoras. E quanto maior o comprimento de onda, maior a facilidade de superar esses obstáculos (Ryan & Brenowitz, 1985; Catchpole & Slater, 2008). Portanto, sons de baixa frequência se propagam melhor do que sons de alta frequência.

De acordo com Catchpole & Slater (2008), sons de alta frequência, por apresentarem menor comprimento de onda, são mais propensos a sofrer atenuação, devido à maior absorção pela turbulência da atmosfera e reflexão por obstáculos. Porém, frequências muito baixas são refletidas pelo solo, perdendo informação, principalmente se a fonte se encontra muito próxima ao solo.

Sendo assim, ambientes diferentes agem de formas distintas quanto à perda na qualidade dos sons, como comentado por diversos autores (e.g.; Morton, 1975; Wasserman, 1979; Handford & Loughheed, 1991; Dabelsteen *et al.*, 1993; Badyaev & Leaf, 1997; Fotheringham *et al.*, 1997; Doutrelant & Lambrechts, 2001; Blumstein & Turner, 2005; Catchpole & Slater, 2008). Ambientes fechados, como florestas, tendem a mascarar frequências altas e modulações em sequências rápidas pela reverberação das ondas sonoras nos muitos obstáculos, representados principalmente pelas folhas e troncos das árvores. Ambientes abertos, como campos, tendem a provocar maior perda nas frequências baixas através da reverberação pelo solo e turbulência da atmosfera (Morton, 1975; Wasserman, 1979; Whiley & Richards, 1982; Handford & Loughheed, 1991; Dabelsteen *et al.*, 1993; Fotheringham *et al.*, 1997; Badyaev & Leaf, 1997; Doutrelant & Lambrechts, 2001; Blumstein & Turner, 2005; Catchpole & Slater, 2008).

Tendo em vista essas características acústicas do ambiente e a vantagem de se ter o sinal sonoro carregado a maiores distâncias (Badyaev & Leaf 1997; Catchpole & Slater, 2008), espera-se que aves que habitam ambientes diferentes sofrem diferentes pressões evolutivas no comportamento vocal. Essa tendência já foi corroborada por diversos trabalhos e, apesar de complexa, alcança suporte empírico (Morton, 1975; Marten *et al.*, 1977; Brenowitz, 1982; Ryan & Brenowitz, 1985; Kirschel *et al.*, 2009; Gall *et al.*, 2012).

O ruído do ambiente também pode influenciar a vocalização da comunidade de aves, sendo que ocupar uma zona de frequência mais silenciosa seria vantajoso, por evitar a competição acústica (Ryan & Brenowitz, 1985; Kirschel *et al.*, 2009). Dentre os causadores de ruído no ambiente estão o vento, em baixas frequências, e o som de insetos, em altas frequências (Brenowitz, 1982; Ryan & Brenowitz, 1985; Slabbekoorn & Peet, 2003), ou mesmo outras espécies de aves (Brenowitz, 1982). Também as atividades humanas causam ruídos de baixa frequência que interferem nas características acústicas do meio e das aves que o habitam. Em sua pesquisa com o parídeo *Parus major* Linnaeus, 1758, Slabbekoorn & Peet (2003) descobriram que indivíduos que habitavam regiões mais urbanizadas apresentavam canto com maior frequência, para fugir da zona ruidosa de baixa frequência.

Aves que vivem em ambientes fechados, como florestas, têm a tendência de vocalizar em frequências mais baixas, o que otimiza o longo alcance da vocalização, e utilizar andamento mais lento e com menor modulação, o que evita a perda na qualidade da informação pela reverberação. Também usam notas menores e espaços mais longos entre elas (Ryan & Brenowitz, 1985; Fotheringham *et al.*, 1997; Morton, 1975; Badyaev & Leaf, 1997; Wasserman, 1979; Handford & Loughheed, 1991; Dabelsteen *et al.*, 1993; Tubaro & Segura, 1995; Doutrelant & Lambrechts, 2001; Blumstein & Turner, 2005).

Nesses ambientes há menor influência da turbulência atmosférica, que gera sons de baixa frequência (Brenowitz, 1982; Whiley & Richards, 1982) e abundância de insetos, que vocalizam em alta frequência (Brenowitz, 1982), o que cria uma janela ótima de frequência mais baixa do que em ambientes abertos, onde o ruído do vento é mais pronunciado e a abundância de insetos ruidosos menor (Ryan & Brenowitz, 1985).

Brenowitz (1982), estudando o icterídeo *Agelaius phoeniceus* Linnaeus, 1766, descobriu que a espécie vocaliza em uma faixa acústica menos ocupada do espectro de frequência. No ambiente de estudo, foi amostrado um ruído abaixo de 2 kHz causado pelo vento, uma faixa de 4,7 a 5,7 kHz ocupada por *Corvus brachyrurus* (Corvidae), e picos de 8,35, 8,85, 11,05 e 17,8 kHz ocupados por ortópteros. Sendo assim, a faixa de frequência mais livre e, portanto, onde as ondas sonoras seriam carregadas a maiores distâncias com menores interferências, residiam entre 2,5 e 4 kHz. O canto de *A. phoeniceus* apresenta um trinado, cuja energia é concentrada exatamente dentro dessa faixa de frequência. As partes de mais baixa e mais alta

frequência do canto, devido às interferências de ruído do meio, se atenuam com mais facilidade. Experimentos mostraram que o trinado da espécie é suficiente para evocar resposta ao *playback*, ao contrário do restante do canto. Isso mostra que a parte mais importante do canto em relação ao reconhecimento por outros indivíduos ocupa a zona de frequência mais silenciosa, garantindo sua propagação a maiores distâncias.

1.1.3 Fatores físicos

As características físicas da ave, como massa corporal (Ryan & Brenowitz, 1985; Badyaev & Leaf, 1997), tamanho da membrana siringeal (Nowicki, 1987) e tamanho do bico (Palacios & Tubaro, 2000; Podos *et al.*, 2004) também estão diretamente relacionados às características temporais e de frequência do canto das aves. O tamanho da membrana siringeal tem influência direta no comprimento de onda do som produzido, devido a suas capacidades vibratórias. Quanto menor a membrana, maior a restrição em produzir sons de baixa frequência (Nowicki, 1987; Nowacki & Marler, 1988). O trato vocal supra siringeal, como traqueia e bico, modifica as ondas sonoras, influenciando na frequência, por suas propriedades de ressonância (Nowicki, 1987; Hoese *et al.*, 2000).

Estudos com tentilhões de Darwin mostram que o bico exerce influência considerável na frequência, modulação e características temporais do canto (Palacios & Tubaro, 2000, Podos, 2001; Podos *et al.*, 2004). Aves de bico maior e mais robusto apresentaram canto mais lento e menos modulado, com menor amplitude de frequência. Resultados semelhantes foram encontrados em arapaçus nas florestas tropicais da América do Sul por Palacios & Tubaro (2000) e por Derryberry *et al.* (2012).

Hoese *et al.* (2000) realizaram um experimento em que foi adicionado peso – uma massa – ao bico de algumas aves e outras tiveram o bico imobilizado por um aparato que mantinha o bico semiaberto. As aves que tiveram o bico imobilizado mostraram perda nas frequências mais altas do canto, devido à incapacidade de aumentar a abertura do bico. Aves com o acréscimo de peso no bico apresentaram aumento de harmônicos, principalmente nas baixas frequências. De acordo com Herrel *et al.* (2002) a influência do tamanho e robustez do bico na qualidade dos sinais sonoros se deve à relação de balanço existente entre tamanho/peso e velocidade.

A massa corporal é um importante limitante no que diz respeito aos aspectos sonoros, pois uma ave com menor massa, por apresentar geralmente menor volume de trato vocal, sofre restrições para produzir ondas sonoras de baixa frequência e

grande amplitude (Nowicki, 1987; Nowacki & Marler, 1998). A partir dessa informação, espera-se que uma ave de maior porte tenha vocalização mais grave do que uma ave de pequeno porte. Vários trabalhos corroboram essa premissa (e.g. Ryan & Brenowitz, 1985, Badyaev & Leaf, 1997; Palacios & Tubaro, 2000).

Como a massa corporal e o tamanho, formato e robustez do bico sofrem seleção e evoluem, adaptando-se a diferentes nichos (Gibbs & Grant, 1987), a adaptação ecológica pode moldar a evolução do canto das aves (Podos, 1997; Podos, 2001), diminuindo assim a relação com as exigências acústicas do ambiente.

1.1.4 Fatores geográficos

A latitude também pode influenciar na evolução sonora das aves (Tubaro & Segura, 1995). De acordo com Singh *et al.* (2015), há uma tendência para cantos mais complexos em táxons que habitam maiores latitudes. E essa correlação existe tanto entre espécies quanto entre populações da mesma espécie. Em zonas temperadas, onde as variações sazonais são maiores, a estação reprodutiva é mais curta, dando às aves menor tempo para competir por território e encontrar parceiros, o que aumenta as pressões seletivas favorecendo cantos mais complexos (Botero *et al.*, 2009; Kaluthota *et al.*, 2016; Weir & Wheatcroft, 2017). Em regiões tropicais, o canto parece ter maior importância na defesa de território do que na atração de parceiros sexuais (Tobias *et al.*, 2011).

Kaluthota *et al.* (2016), em seu estudo de variação latitudinal nas características vocais de populações de *Troglodytes musculus* Naumann, 1823, encontraram uma tendência, em maiores latitudes, de cantos mais elaborados, com andamento mais rápido, maiores frequências e maior número de notas.

Ao realizar um estudo com as variações vocais das várias subespécies do vireonídeo *Cyclarhis gujanensis* Gmelin, 1789, Tubaro & Segura (1995) encontraram correlações das características do canto tanto com o hábitat quanto com a latitude e a altitude. Populações habitando hábitats abertos apresentaram menores intervalos entre notas, menor amplitude de frequência e frequências gerais mais baixas. Populações de maiores latitudes mostraram canto mais longo, com maior número de notas – o que corrobora com Kaluthota *et al.* (2016), Botero *et al.* (2009) e Weir & Wheatcroft (2017) –, mais repetitivo, com frequência máxima e amplitude de frequência menores – o que discorda dos trabalhos supracitados. Habitantes de

maiores altitudes apresentaram maior amplitude de frequência, notas mais curtas e espaços entre notas mais longos.

Nowicki (1987) realizou um experimento para testar a ação da pressão atmosférica nas propriedades vocais das aves. Indivíduos do fringílideo *Serinus canaria* Linnaeus, 1758 foram submetidos a atmosfera com hélio, gás de baixa densidade, e o resultado foi uma mudança nas características sonoras por interferência na ressonância do trato vocal supra siringeal. Como há relação entre altitude e pressão atmosférica, esse resultado dá subsídios em relação à influência que aquela pode exercer sobre as características vocais.

Apesar de todas essas adaptações para uma menor degradação do canto enquanto se propaga pelo ambiente, em muitos casos essa degradação pode ser vantajosa. Quanto maior a distância que o canto alcançar, maior a probabilidade de ele atrair predadores e vizinhos distantes indesejados (Tobias & Seddon, 2002; Ward & Slater, 2005b). O chamado da fêmea do muscicapídeo *Erithacus rubecula* Linnaeus, 1758 pedindo alimento ao macho, por exemplo, pode atrair a atenção de machos vizinhos e causar acasalamentos extra par (Tobias & Seddon, 2002).

Em muitos casos, a mensagem não é direcionada a indivíduos distantes, mas para parceiros ou vizinhos próximos, não havendo, portanto, a necessidade de propagação otimizada das ondas sonoras (Tobias & Seddon, 2002). O tamanho do território (Bowman, 1979; Badyaev & Leaf, 1997) e o propósito principal do canto (Brenowitz, 1982; Catchpole & Slater, 2008) também interferem na pressão seletiva sobre o alcance do canto. Para cantos que têm como principal intuito a atração de parceiros é vantajoso se se propagam a maiores distâncias. Porém, cantos territoriais sofrem menor pressão seletiva para longo alcance, já que não há a necessidade de o canto se propagar além dos limites do território (Bowman, 1979; Brenowitz, 1982a; Catchpole & Slater, 2008).

Consequentemente, aves que defendem menores territórios têm ainda menor necessidade de se adequar às exigências do meio para evoluir canto com longo alcance (Bowman, 1979; Ryan & Brenowitz, 1985; Badyaev & Leaf, 1997). Bowman (1979) estudou a adaptabilidade de dialetos em várias espécies de tentilhões de Darwin e descobriu que as espécies com menores territórios e maior abundância (menor distância entre vizinhos), *Geospiza difficilis* Sharpe, 1888 e *Certhidea olivacea* Gould, 1837, apresentam um maior relaxamento em relação à propagação acústica do canto, emitindo frequências mais altas e maior amplitude de frequência.

1.2 Desenvolvimento do canto

É reconhecido por diversos autores que a maioria das linhagens de aves tem o desenvolvimento da vocalização nos jovens determinado em grande parte geneticamente (Kroodsma, 1984; Kroodsma, 1985; Kroodsma, 1989; Kroodsma & Konishi, 1991; Isler *et al.*, 1998; Tubaro, 1999; Price & Lanyon, 2002; Isler *et al.*, 2005; Benedict & Bowie, 2009; Weir & Wheatcroft, 2010). São conhecidos por desenvolverem a vocalização imitando algum tutor apenas os Psittaciformes, os Trochilidae e os Passeriformes Oscines (Tubaro, 1999). Nesses grupos, os jovens necessitam ouvir o canto de adultos para formar o seu próprio através do aprendizado. O adulto que serve como tutor é geralmente o pai ou outros indivíduos do bando ou grupo familiar (Weir & Wheatcroft, 2010). Porém, ocorrem casos, como em alguns muscipídeos do gênero *Ficedula*, de jovens desenvolverem, por imitação, cantos completos de tutores heteroespecíficos (Qvarnström, 2006).

Aves que desenvolvem o canto por aprendizado tendem a apresentar vocalizações mais complexas, com maior plasticidade, versatilidade e variação geográfica, apresentando dialetos locais e repertório mais elaborado (Podos & Warren, 2007; Benedict & Bowie, 2009). A presença de dialetos é importante para o reconhecimento social e a coesão de grupos populacionais (Tubaro, 1999; Dias, 2009; Monte, 2012). Esses cantos aprendidos são em parte determinados geneticamente e em parte aprendidos, sendo que não são funcionais sem o aprendizado por imitação (Lopes, 2011).

Baseando-se em alguns trabalhos que mostram variação geográfica muito restrita em cantos de algumas espécies dos gêneros *Empidonax* (Johnson, 1980; Payne & Budde, 1979) e *Myiarchus* (Lanyon, 1978) reduzida capacidade de aprendizado em *Empidonax alnorum* Brewster, 1895, *Empidonax traillii* Audubon, 1828 e *Sayornis Phoebe* Latham, 1790 (Kroodsma, 1982; Kroodsma & Konishi, 1991), assume-se que os Suboscines são incapazes de aprender o canto e apresentam desenvolvimento vocal guiado principalmente pela genética. De acordo com alguns estudos, o canto desse grupo apresenta variação macro e microgeográfica muito limitada, evoluindo muito mais lentamente do que aquele de Oscines e tende a ser simples e estereotipado (Zimmer & Isler, 2003; Isler *et al.*, 2005; Dias, 2009; Lopes, 2011; Tobias *et al.*, 2012).

Filhotes de *Thamnophilus doliatus* Linnaeus, 1764 criados em cativeiro, sem a presença de adultos da espécie para servirem de tutor, desenvolveram o canto normalmente (Kroodsma, 1984). Em um estudo com *Hylophilax naevioides* Lafresnaye, 1847 criados à mão, alguns indivíduos não tiveram contato com adultos, outros tiveram contato com tutor coespecífico e outros com tutor heteroespecífico (*Hylophilax naevius* Gmelin, 1789). Foi constatado baixo *imprinting* do canto de tutor heteroespecífico por um único indivíduo e os indivíduos que foram criados em silêncio, sem a presença de um adulto, desenvolveram o canto normalmente (Touchton *et al.*, 2014). Esses resultados corroboram a hipótese de que o canto desse grupo é definido majoritariamente pela genética e o aprendizado é mínimo (Tobias *et al.*, 2012; Touchton *et al.*, 2014).

Já filhotes do Oscines *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 criados à mão e impedidos de ouvir o canto de um adulto da espécie não desenvolveram o canto devidamente. O canto apresentou comprimento e espectro de frequência similares, mas a sintaxe não mostrou congruência com o canto original da espécie (Slater, 1989).

Diferente dos Oscines, os Tracheophones, um grupo de Suboscines, apresentam pouca variação individual do canto, repertório reduzido, falta de dialetos regionais e da capacidade de imitar outras espécies (Bard *et al.*, 2002; Seddon & Tobias, 2006). Além disso, a variação geográfica do canto se mostra bastante concordante com a variação genética, como constatado entre as espécies do complexo *Myrmeciza laemosticta* Salvin, 1865 (Chaves *et al.*, 2010) e do complexo *Thamnophilus caerulescens* Vieillot, 1816 (Isler *et al.*, 2005), aves da família Thamnophilidae.

O padrão de desenvolvimento do canto em híbridos apoia essa diferença entre Oscines e Suboscines. Em Oscines, os híbridos tendem a copiar o canto da espécie a que pertence o progenitor masculino, enquanto que em Suboscines o canto se mostra um intermediário entre ambas as espécies parentais (Tobias *et al.*, 2012), como constatado por Cadena *et al.* (2007), em um indivíduo híbrido entre *Grallaria nuchalis* Sclater, 1860 e *Grallaria ruficapilla* Lafresnaye, 1842 (Grallariidae; Suboscine).

Algumas espécies de Suboscines, porém, notadamente Tyrannides, apresentam certo efeito de aprendizado no canto, como *Procnias averano* Hermann, 1783 (Snow, 1970), *Lipaugus vociferans* Wied, 1820 (Fitzsimmons *et al.*, 2008), *Procnias tricarunculatus* Verreaux & Verreaux, 1853 e *Chiroxiphia linearis* Bonaparte,

1838 (Dias, 2009; Touchton *et al.*, 2014). De acordo com Snow (1970), um filhote macho de *P. averano* leva vários meses para aprender por completo o canto. Em *Procnias tricarunculata*, as variações geográficas vocais não são congruentes com as variações genéticas, o que sugere algum tipo de variação dialetal formada por aprendizado (Saranathan *et al.*, 2007).

Esses Suboscines que apresentam aprendizado no canto geralmente são espécies que realizam apresentações em forma de *lek*, em que os machos passam por forte competição por cópula e alta seleção sexual por parte das fêmeas (Fitzsimmons *et al.*, 2008). Isso leva a padrões evolutivos diferentes daqueles dos Furnariídes, que são geralmente monogâmicos e passam por baixa seleção sexual, o que diminui as pressões seletivas sobre o canto (Derryberry *et al.*, 2012; Tobias *et al.*, 2012; Touchton *et al.*, 2014).

1.3 Dados vocais na sistemática

Dentre os Suboscines e não Passeres, os caracteres vocais têm sido considerados importantes fontes de informação em análises taxonômicas, sendo que, segundo diversos autores, os elementos do canto são evolutivamente conservados (Shutler & Weatherhead, 1990; Buskirk, 1997) e consistentes com a filogenia (Miller, 1996; McCracken & Sheldon, 1997; Slabbekoorn *et al.*, 1999), tendo forte base genética e indicação de relações evolutivas (Marler & Pickert, 1984; Kroodsma & Canady, 1985; Tubaro, 1999; Prince & Lanyon, 2002; Robbins & Zimmer, 2005; Isler *et al.*, 2005; Tobias *et al.*, 2012). Tubaro (1999) afirma que os caracteres vocais apresentam marcante falta de homoplasias, o que os torna úteis em estudos sistemáticos. De acordo com alguns autores, a presença de diferenças significativas em três caracteres vocais já é suficiente para se considerar duas populações como espécies distintas (Isler *et al.*, 1998; Isler & Whitney, 2011).

Diversos estudos sistemáticos foram realizados apoiando-se em caracteres vocais. Esses estudos incluem distintos grupos taxonômicos, como *Pterodroma* (Procellariidae) (Bretagnolle, 1995), Anatidae (Kear, 1968), *Picoide* e *Dendrocopos* (Picidae) (Winkler & Short, 1978), *Myrmotherula* (Thamnophilidae) (Whitney & Pacheco, 1997), *Gyalophylax* e *Megaxenops* (Furnariidae) (Whitney & Pacheco, 1994), o complexo *Dendrocolaptes certhia* (Tietze *et al.*, 2008), o complexo *Percnostola* (Thamnophilidae) (Isler *et al.*, 2007), o complexo *Dysithamnus plumbeus* (Thamnophilidae) (Isler *et al.*, 2008), vários gêneros de Charadriiformes (Miller, 1996).

Além, inclusive, de grupos com aprendizado vocal, como os Oscines *Dendroica virens* (Parulidae) (Payne, 1986) e *Phylloscopus collybita* (Phylloscopidae) (Helbig *et al.*, 1996).

Nesses estudos, a topologia alcançada com caracteres vocais foi congruente com hipóteses filogenéticas alcançadas com dados moleculares. Helbig *et al.* (1996) comparou resultados alcançados a partir de dados vocais e mitocondriais e eles se mostraram congruentes, e ambos refletem as diferenciações evolucionárias ao longo do tempo melhor do que resultados com dados morfológicos. Em um estudo com vários *Thamnophilidae*, a variação clinal dos caracteres vocais se mostrou concordante com a variação de caracteres mitocondriais (Isler *et al.*, 2005). O estudo vocal de vários *Charadriiformes* (*Pluvialis*, *Calidris*, *Gallinago* e *Charadrius*) sugere forte conservação evolutiva em alguns atributos da estrutura acústica da vocalização dessas aves (Miller, 1996).

Em muitas revisões taxonômicas os caracteres vocais são usados em conjunto com caracteres morfológicos e genéticos (Tubaro, 1999; Zimmer, 2002; Robbins & Zimmer, 2005; Qvarnström *et al.*, 2006; Isler *et al.*, 2007; Isler *et al.*, 2008; Zimmer, 2008; Isler *et al.*, 2009, Isler & Whitney, 2011, Hosner *et al.*, 2015). Um problema potencial para o uso de vocalizações em estudos sistemáticos são aquelas aves que desenvolvem o canto a partir de aprendizado (Isler *et al.*, 1998). A variabilidade do canto dos Oscines é tanta que pode obscurecer componentes genéticos (McCracken & Sheldon, 1997), tornando esses caracteres pouco informativos para estudos filogenéticos (Prince & Lanyon, 2002). Nesse caso, os caracteres vocais podem ser viáveis para a distinção de espécies congênicas, mas não em níveis mais elevados (Tubaro, 1999).

Apesar disso, alguns estudos demonstram haver sinal filogenético na vocalização de Oscines. Um estudo sistemático da família *Icteridae* se mostrou perfeitamente congruente com topologias originadas por dados moleculares, o que pode ser explicado pelos comportamentos vocais pouco variáveis do grupo e pela baixa influência de pressões ambientais quanto à propagação do som, visto que essas espécies não apresentam vocalização de longo alcance (Price & Lanyon, 2002). Nesse estudo, os componentes de caracteres vocais temporais foram considerados todos filogeneticamente informativos. Muitas características se mostraram muito conservativas e a taxa de homoplasia foi baixa.

Alguns poucos caracteres, em geral aqueles ligados à adaptação ao ambiente acústico, como a duração dos espaços entre notas, apresentaram alta homoplasia. Apesar de fornecerem problemas importantes nos dados vocais, as homoplasias também estão presentes em outros tipos de dados, como moleculares e morfológicos (McCracken & Sheldon, 1997). Também foi encontrada congruência com resultados alcançados por dados moleculares no oscine *Dendroica virens* (Payne, 1986). Sendo assim, mesmo dentre os Oscines, apesar da vocalização ser considerada aprendida, há informação filogenética nos caracteres vocais.

Contudo, existem ideias divergentes a respeito da construção filogenética a partir apenas de caracteres vocais. É reconhecido que muitas outras questões podem influenciar a evolução da vocalização das aves, o que pode obscurecer o valor filogenético dos caracteres vocais. Doutrelant & Lambrechts (2001) discutem quatro hipóteses para a evolução de caracteres vocais. A primeira delas é a influência do ambiente, que pode causar homoplasias importantes, principalmente em caracteres de frequência e duração de pausas. Essa hipótese já foi discutida por vários autores, como McCracken (1997), Tubaro (1999) e Price & Lanyon (2002). Caracteres como número de notas e duração total do canto também podem estar relacionados à variação individual (Isler *et al.*, 1998), o que foi observado empiricamente em *Willisornis poecilinotus* Cabanis, 1847 (Thamnophilidae) (Isler & Whitney, 2011).

As outras três hipóteses dizem respeito à competição intra e interespecífica. Um desses casos é a divergência devido à competição interespecífica. Duas espécies com nicho parecido habitando o mesmo ambiente podem competir entre si por recursos. A espécie em desvantagem pode evoluir no sentido de desviar suas características vocais em relação à espécie dominante, para que essa diminua seu reconhecimento da espécie subordinada como potencial competidor.

Também ocorre a convergência causada pela competição interespecífica. Em alguns casos, ocupantes do mesmo nicho devem ser reconhecidos como competidores e a defesa territorial deve ser direcionada a impedir sobreposição de território entre as duas espécies. Isso leva à convergência das características vocais de espécies simpátricas. Por último, temos a convergência intraespecífica para evitar competição entre indivíduos da mesma espécie.

Alguns autores acreditam que os dados vocais não são suficientes para representar o processo evolutivo pelo qual os táxons passaram. Raposo & Höfling (2003) criticam a atitude de se considerar que Oscines têm canto desenvolvido por

aprendizado enquanto que Suboscines não. De acordo com eles, não existem dados suficientes para se afirmar isso e essa extrapolação é feita a partir de poucos exemplos, em especial *Empidonax alnorum*, *Empidonax traillii* (Kroodsma & Konishi, 1991) e *Sayornis phoebe* (Kroodsma, 1982), o que representa uma baixíssima porcentagem da subordem Suboscines e apenas uma família.

Ainda de acordo com Raposo & Höfling (2003), muitos autores consideram os caracteres vocais superiores aos morfológicos em relação às conclusões taxonômicas, defendendo a ideia de que as características morfológicas podem sofrer variação geográfica e as vocais não. Os autores argumentam que os caracteres vocais devem ser tratados da mesma forma que qualquer outro, até mesmo tendo um maior cuidado devido às diversas influências do meio e das características físicas da ave que eles podem sofrer.

1.4 Furnariidae

A família Furnariidae (Suboscines) é uma das maiores em número de espécies dentre todas as famílias de Passeriformes neotropicais, apresentando também uma enorme gama de variedades comportamentais, de hábitat e morfológicas. É restrita aos neotrópicos (Renssen, 2017). A maior riqueza de espécies dentro da família está no clado Furnariinae (Irestedt *et al.*, 2009), caracterizado por espécies terrestres habitantes de campo aberto (Fjeldsá, 2005; Chesser, 2007).

Os padrões de diversificação das linhagens dos Furnariidae podem ter sido afetados por diversos processos geológicos e ecológicos pelos quais a América do Sul passou nos últimos 15 milhões de anos, dentre eles, mudanças climáticas e importantes eventos geológicos (Derryberry *et al.*, 2011; Zachos *et al.*, 2011). Uma das grandes mudanças climáticas que influenciaram a irradiação dos Furnariidae foi a aridificação da América do Sul, o que levou à formação de ambientes abertos e à diminuição das florestas (Derryberry *et al.*, 2011).

O soergimento dos Andes também foi um importante evento que causou uma criação contínua de barreiras e novos hábitats, enquanto influenciava o relevo e os cursos de rios, o que proporcionou uma constante radiação dos grupos de aves (Derryberry *et al.*, 2011). Essas mudanças geológicas e climáticas, com o surgimento de novos hábitats, criaram novas oportunidades de especiação geográfica e ecológica (Derryberry *et al.*, 2011).

De acordo com Fjeldså *et al.* (2005) pode-se assumir que os ancestrais dos furnarídeos eram aves florestais, habitantes das matas úmidas tropicais. Diversos grupos então colonizaram independentemente os novos ambientes disponíveis, adaptando-se a habitats abertos e hábitos terrestres, causando uma alta taxa de evolução convergente (Fjeldså *et al.*, 2007; Irestedt *et al.*, 2009). Irestedt *et al.* (2009) argumentam que a ocupação de habitats abertos por esse grupo ocorreu pelo menos seis vezes independentemente. Segundo Irestedt *et al.* (2006) os ramos mais profundos dentro do clado, são formados por espécies florestais.

Dentro da subfamília Furnariinae, pelo menos dois grupos ocuparam os ambientes abertos independentemente a partir de ancestrais florestais: o clado que alberga os gêneros *Cinclodes*, *Upucerthia*, *Geocerthia*, *Limnornis*, *Phleocryptes*, *Lochmias* e *Furnarius* (com regressão em algumas espécies) e o clado representado pelo gênero *Tarphonimus* (Irestedt *et al.*, 2009).

Diversas características dos furnarídeos, além da grande heterogeneidade morfológica, potencializaram a sua diversificação e a ocupação de novos ambientes e novos nichos. Uma delas é o desenvolvimento de uma cinese craniana, proporcionando um bico mais flexível, o que lhes proporcionou a capacidade de desenvolver diversos tipos de forrageio, tanto sondando frestas na madeira podre no dossel à procura de presas escondidas ou revirando folhas no sub-bosque quanto remexendo pedrinhas em habitat aberto (Fjeldså *et al.*, 2005; Irestedt *et al.*, 2009).

Outra característica do grupo que possibilitou a dispersão é a habilidade para construir ninhos de diversas formas com o emprego de diferentes materiais, o que possibilita a ocupação de ambientes com diferentes tipos de vegetação e disponibilidades de recursos, como buracos ou materiais para a construção do ninho (Irestedt *et al.*, 2006; Irestedt *et al.*, 2009).

A irradiação dos Furnariidae ocupando novos habitats levou à evolução de uma grande variedade de comportamento e morfologia e tornou as relações filogenéticas dentro da família extremamente complexas (Collias, 1997; Zyskowski & Prum, 1999; Irestedt *et al.*, 2002; Chesser *et al.*, 2007). Muitos exemplos de paralelismo morfológico (Remsen, 2003) e retenção de plesiomorfias provocando similaridades superficiais (Irestedt *et al.*, 2006) são encontrados nesse clado. Caracteres homoplásticos podem causar efeitos na topologia da árvore, o que pode levar a conclusões filogenéticas equivocadas (Irestedt *et al.*, 2009).

Por essas relações filogenéticas complexas, os Furnariidae têm sido alvo de diversos estudos, sendo um dos casos mais estudados de radiação adaptativa, o que já causou grandes discussões em relação à classificação dos grupos dentro da família (Remsen, 2003; Tietze *et al.*, 2008; Irestedt *et al.*, 2009), porém, estudos moleculares recentes têm corroborado a hipótese de Ohlson *et al.* (2013).

1.5 *Cinclodes espinhacensis*

Cinclodes pabsti Sick, 1969 foi primariamente identificado como *Cinclodes fuscus* Vieillot, 1818 e, só depois, descoberto como sendo uma espécie diferente, não diretamente relacionada a essa (Sick 2001). A espécie está confinada a habitats de altitude, com vegetação conhecida como campos sulinos, localizados na Serra Geral (Santa Catarina/Rio Grande do Sul). Diferente de *C. fuscus*, não é migratório, apresentando, inclusive, asas arredondadas não apropriadas para tal comportamento (Sick, 2001). É espécie menos ligada à presença de água do que outras do gênero (Sick, 2001; Chesser, 2004). Costuma cantar pousado no solo ou sobre mourões ou, ainda, em voo, como fazem outros Furnariidae de habitats abertos (Sick, 2001). Nidifica em buracos cavados em barrancos, que forra com capim e penas. Costuma pernoitar também nesses buracos (Sick, 2001; Chesser, 2004).

Em 2006 e 2007 ocorreram os primeiros registros de indivíduos pertencentes ao gênero na Cadeia do Espinhaço, localidades como Barraco de Tábua, em Itambé do Mato Dentro, e Alto do Palácio, em Morro do Pilar. Esses indivíduos foram primariamente identificados como *C. pabsti* (Freitas *et al.*, 2008). Após comparações com exemplares de museus, foram considerados pertencentes a uma nova espécie, que foi então descrita como *Cinclodes espinhacensis* Freitas, Chaves, Costa, Santos & Rodrigues, 2012. A descrição foi feita com base em dados morfométricos, vocais, genéticos e de plumagem, sendo as características diagnósticas coloração mais escura em *C. espinhacensis*, tarso mais curto, menor massa, sequência dos genes COI, COII, CytB e ND3 (mtDNA) e vocalização (Freitas *et al.*, 2012).

Cinclodes espinhacensis e *C. pabsti* divergiram por volta de 220 mil anos atrás, no Pleistoceno tardio (Freitas *et al.*, 2012). O isolamento das duas espécies em locais tão distantes entre si se deveu provavelmente à extinção das populações intermediárias, causada por mudanças climáticas nesse período (Chaves *et al.*, 2015).

A Cadeia do Espinhaço, com altitude acima de 900 metros, é um extenso maciço rochoso formado pelo rifteamento de sedimentos areníticos do Pré-

Cambriano, modelado por eventos tectônicos a partir do Paleógeno (King, 1956; Caiafa & Silva, 2005; Alves *et al.*, 2014). As rochas são formadas por afloramentos de quartzito, arenito e minério de ferro. A paisagem é dominada por campos abertos de alta altitude com abundantes afloramentos rochosos e vegetação baixa, conhecidos como campos rupestres, estando a cadeia localizada na área de transição entre os biomas Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga (King, 1956; Caiafa & Silva, 2005; Alves *et al.*, 2014).

Os ambientes da Cadeia do Espinhaço são considerados um refúgio frio isolado dos ambientes quentes ao redor, o que possibilitou a presença de diversos táxons relictos, típicos de climas mais frios, muitos desses relacionados à biota andino-patagônica, como o são *C. espinhacensis* e o correlato *C. pabsti* das montanhas da Serra Geral (Chaves *et al.*, 2015). Isso torna esses habitats de altitude importantes centros de endemismo tanto para a fauna quanto para a flora neotropical (Giulietti *et al.*, 1997; Vasconcelos *et al.*, 2008a).

Cinclodes espinhacensis recebeu o *status* específico sob o Conceito Filético (Cracraft, 1997) e de Linhagem Geral de Espécie (Queiroz, 2005 e 2007) (Freitas *et al.*, 2012). O táxon é reconhecido como espécie plena pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (Piacentini *et al.*, 2015) e *Handbook of the Birds of the World* (Del Hoyo *et al.*, 2013), enquanto que *Clements Checklist of the Birds of the World - e-Bird version 2015* (Clements *et al.*, 2015), *IOC World Bird List 5.3* (Gill & Donsker, 2015) e *South American Classification Committee* (SACC), da *American Ornithologist's Union* (Remsens *et al.*, 2015), reconhecem-no como subespécie de *C. pabsti*.

Desde a descrição do táxon, diversas críticas têm sido feitas por diferentes autores a respeito de sua classificação como espécie plena. No fórum de discussões do SACC a respeito da proposta de reconhecimento do táxon como nova espécie (Remsens, 2012), Areta & Pearman argumentam que um estudo das características vocais de todo o gênero seria importante para embasar os resultados de diferenças vocais encontradas entre os dois táxons, e criticam que as conclusões em relação ao status taxonômico de *C. espinhacensis* foram tomadas com base em uma abordagem – evolução vocal do grupo – para a qual não temos nenhum tipo de conhecimento prévio. Zimmer, baseando-se em experiências próprias de campo, aponta que os dois táxons apresentam tanto canto quanto chamado indistinguíveis e respondem ao playback trocado com mesma intensidade que ao próprio.

Utilizando-se dados vocais, alguns fatores devem ser levados em conta. Em populações simpátricas, o isolamento reprodutivo geralmente está intimamente ligado à falta e reconhecimento vocal entre elas (Isler *et al.*, 2009; Isler & Whitney, 2011; Derryberry *et al.*, 2012). Porém, populações alopátricas podem tomar rumos evolutivos distintos sem muita diferenciação vocal, como em espécies de *Hylophylax* (Thamnophilidae), visto que, ainda que haja reconhecimento mútuo, não existirá oportunidade de intercruzamento. Sendo assim, o reconhecimento vocal não pode ser levado em conta em considerações taxonômicas (Raposo & Höfling, 2003).

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Obtenção de dados

Foram obtidas gravações em formato WAV das vocalizações do maior número possível de espécies da subfamília Furnariinae através de coletas em campo, a partir da Macaulay Library (<https://www.macaulaylibrary.org>), do Cornell Laboratory of Ornithology, ou de terceiros (Apêndice). Foram utilizadas apenas as gravações que apresentavam boa qualidade (elevada relação sinal ruído), ou seja, formavam imagem nítida e bem delimitada no espectograma. Foram obtidas 49 gravações de chamados de 16 espécies e 66 de cantos de 23 espécies, num total de 110 indivíduos de 29 espécies e 10 gêneros (Tabela 1). Essa amostra perfaz 74,3% das 39 espécies da subfamília e 100% dos gêneros. As coletas de campo foram realizadas em duas porções da Serra do Cipó, abrangendo apenas a espécie *C. espinhacensis*: Serra do Breu, na porção norte, e Serra de Altamira, na porção sul. Foram despendidos quatro dias de campo em cada um dos locais, sendo percorridas boas extensões de hábitat da espécie em busca de indivíduos a serem gravados. Durante esses períodos, foram obtidas gravações de boa qualidade de chamados de cinco indivíduos e cantos de três indivíduos. Para as gravações, foi utilizado um gravador Marantz PMD660 conectado a um microfone direcional Sennheiser ME67, sendo elas digitalizadas em formato WAV a 44 kHz e 24 bits.

2.2 Análise dos espectogramas

A partir das gravações, gerou-se espectogramas com o programa Raven Pro versão 1.4 (Bioacoustics Research Program, 2011), com o valor de 256 para o algoritmo de transformação de Fourier discreta (DFT), função de janela Hanning com 50% de sobreposição e filtro com largura de banda de 248 Hz. Todas as gravações de terceiros foram convertidas para a mesma taxa de amostragem de 44kHz com o programa Audacity versão 2.1.3.

Tabela 1 – Número de gravações de canto e chamado amostradas para cada espécie de Furnariinae.

Espécie	Número de gravações	
	Canto	Chamado
<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>	0	1
<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	2	0
<i>Premnornis guttuliger</i>	1	1
<i>Tarphonomus harterti</i>	4	3
<i>Tarphonomus certhioides</i>	1	0
<i>Furnarius leucopus</i>	3	1
<i>Furnarius longirostris</i>	1	0
<i>Furnarius cinnamomeus</i>	1	0
<i>Furnarius torridus</i>	0	1
<i>Furnarius rufus</i>	2	2
<i>Furnarius cristatus</i>	5	0
<i>Lochmias nematura</i>	3	1
<i>Phleocryptes melanops</i>	0	1
<i>Limnornis curvirostris</i>	5	0
<i>Geocerthia serrana</i>	0	1
<i>Upucerthia saturator</i>	2	0
<i>Upucerthia dumetaria</i>	6	0
<i>Upucerthia albigula</i>	1	0
<i>Upucerthia validirostris</i>	7	0
<i>Cinclodes pabsti</i>	8	11
<i>Cinclodes espinhacensis</i>	5	17
<i>Cinclodes fuscus</i>	1	1
<i>Cinclodes antarcticus</i>	1	0
<i>Cinclodes comechingonus</i>	1	2
<i>Cinclodes albidiventris</i>	2	0
<i>Cinclodes albiventris</i>	3	0
<i>Cinclodes oustaleti</i>	0	2
<i>Cinclodes excelsior</i>	0	2
<i>Cinclodes atacamensis</i>	1	2

Os caracteres vocais foram obtidos a partir de medições nos espectogramas de valores contínuos temporais e de frequência de acordo com o que vem sendo utilizado na literatura (Isler *et al.*, 1998; Isler *et al.*, 2007; Price & Lanyon, 2002) e que se fizeram convenientes para vocalizações de Furnariinae. Devido à variação no tipo de nota ao longo do canto, foram medidas apenas as notas centrais, onde o canto se estabiliza. Seguem os parâmetros (Charif *et al.*, 2004):

a) Número de notas – quantidade de notas presentes no canto do início ao fim; notas são consideradas cada traço ininterrupto no sonograma.

b) Duração do canto – tempo decorrido do início da primeira nota ao fim da última, medido em segundos.

c) Comprimento dos intervalos – comprimento de um intervalo foi considerado como o tempo gasto no espaço entre o fim de uma nota e o início da nota subsequente, sendo observado no espectograma como o espaço entre dois traços, os quais correspondem às notas.

d) Andamento – quantidade de notas por segundo; tempo gasto do início de uma nota ao início da nota subsequente.

e) Comprimento da nota – comprimento de uma nota foi considerado o tempo gasto do início de uma nota ao final dessa.

f) Frequência mínima – a frequência mais baixa alcançada pela nota.

g) Frequência máxima – a frequência mais alta alcançada pela nota.

h) Frequência central – frequência que divide a seleção em duas partes de igual energia.

i) Amplitude de frequência – diferença entre a maior e a menor frequência da seleção.

j) Frequência de pico – frequência na qual ocorre o pico de potência. Representa a frequência onde a amplitude é maior, quando o som soa mais forte e onde a ave despendeu o maior gasto de energia, observada no sonograma como a região mais escura ao longo do eixo frequência.

k) Tempo do primeiro quartil – ponto no tempo que divide a seleção em duas partes, uma com 25% da energia e outra com 75%.

l) Tempo central – ponto no tempo onde a seleção é dividida em duas partes de igual energia.

m) Tempo máximo – primeiro ponto no tempo onde ocorre a máxima amplitude.

n) Tempo de pico – primeiro ponto no tempo onde ocorre o pico de amplitude.

Quando mais de uma gravação de um mesmo indivíduo foram conseguidas, escolheu-se aquela com melhor qualidade. Também foi escolhido o melhor canto ou chamado de cada gravação para se medir, quando essas apresentavam mais de um.

2.3 Análises exploratórias

Com o intuito de se verificar a similaridade vocal entre diversas espécies da subfamília foram realizadas análises de componentes principais (PCA) por meio do programa PAST (Hammer *et al.*, 2001), baseadas em uma matriz de correlação indicada para variáveis medidas em diferentes unidades (Hammer *et al.*, 2001). Entraram na análise aquelas que apresentavam três ou mais indivíduos. Também foram gerados gráficos (boxplots) exploratórios para cada parâmetro de canto para se verificar o grau de sobreposição entre as espécies.

Os caracteres foram discretizados através do método gap-weighting (Thiele, 1993). Os táxons *Furnarius longirostris* e *Furnarius cinnamomeus* não foram analisados por Derryberry *et al.* (2011). Sendo assim, considerando-se os aspectos taxonômicos vigentes, onde alguns os consideram como coespecíficos de *Furnarius leucopus* (Del Hoyo *et al.*, 2013; Remsen *et al.*, 2015), os três táxons foram colocados em uma tricotomia.

Para se alcançar o nível de consistência e a taxa de homoplasia presente nos caracteres vocais em relação à árvore filogenética molecular dos Furnariinae (topologia de Derryberry *et al.*, 2011), foram calculados o Índice de Consistência (CI) (Kluge & Farris, 1969), Índice de Retenção (RI) (Farris, 1989) e o Índice de Consistência Reescalonado (RC) (Farris, 1989). Para tanto, foi utilizado o programa Mesquite versão 3.2 (Maddison & Maddison, 2017).

2.4 Reconstrução de estado ancestral

Realizou-se uma reconstrução de estado ancestral, com o uso do programa Mesquite, com os caracteres vocais dos Furnariinae sobre a árvore molecular de Derryberry *et al.* (2011) (Figura 1), a fim de traçar a evolução dos caracteres vocais na subfamília. A hipótese filogenética de Derryberry *et al.* (2011), atualmente a mais completa em termos de número de terminais e caracteres considerados, foi a partir de três genes mitocondriais (ND3, CO2 e ND2), um íntron nuclear (Bf7) e éxons RAG1 e RAG2. Os autores amostraram 35 espécies e 10 gêneros, perfazendo 89,7% das espécies da subfamília e 100% dos gêneros.

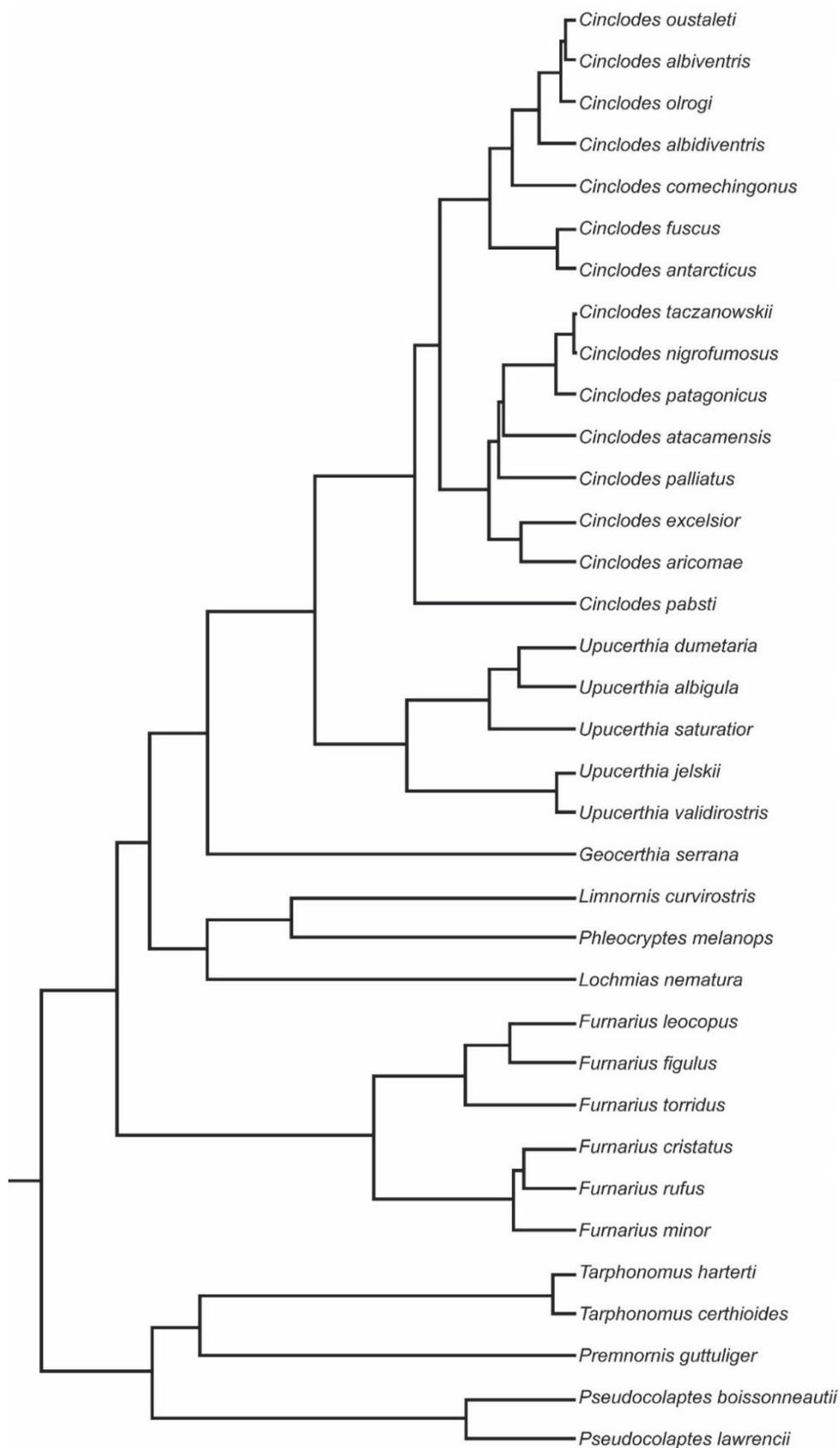


Figura 1 – Árvore filogenética da subfamília Furnariinae alcançada a partir de dados moleculares por Derryberry et al. (2011).

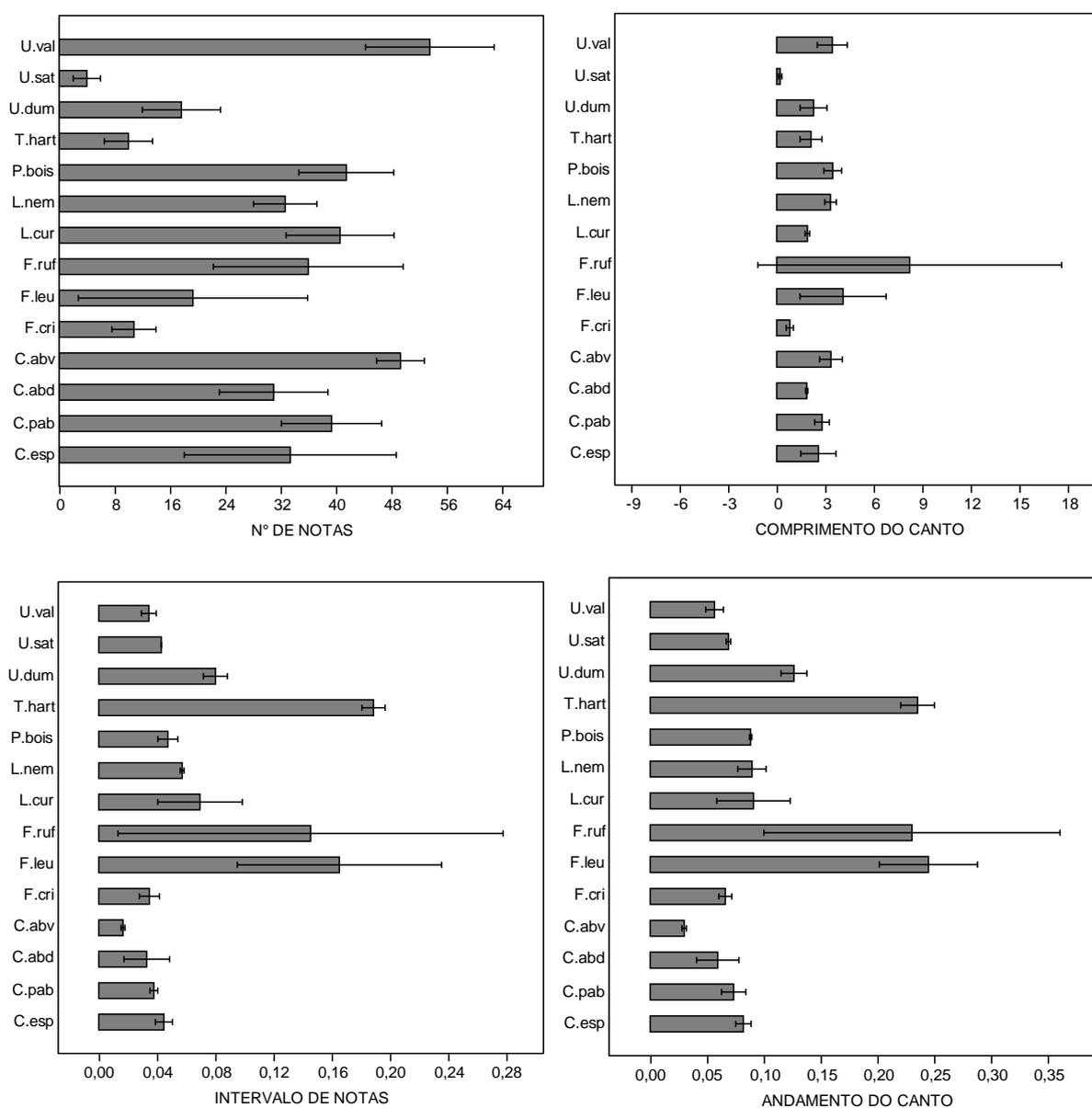
2.5 Análise filogenética

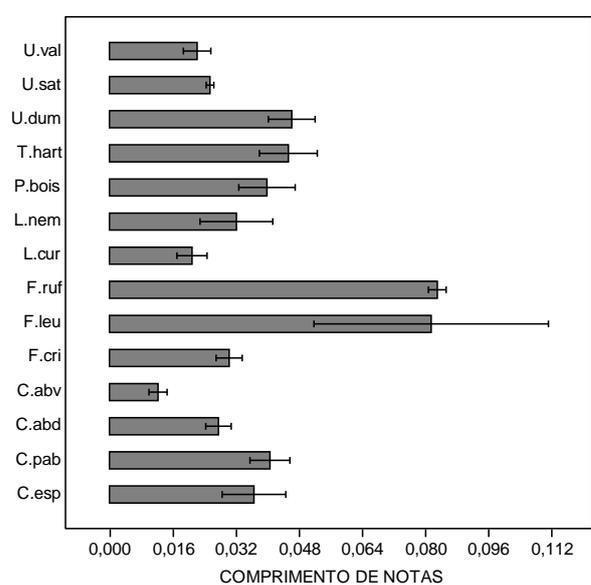
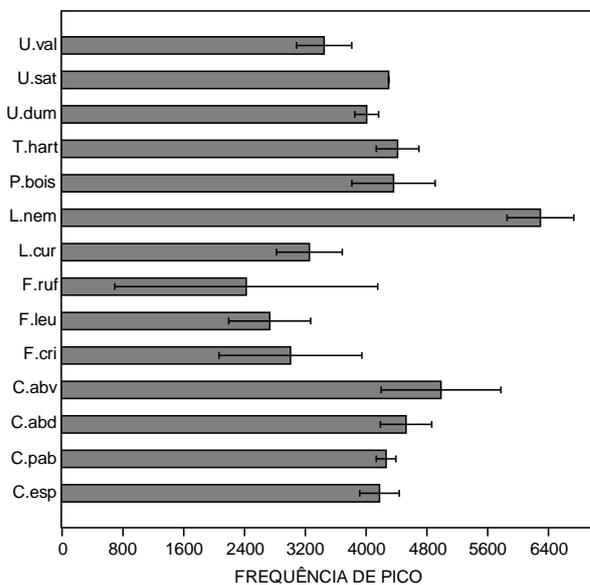
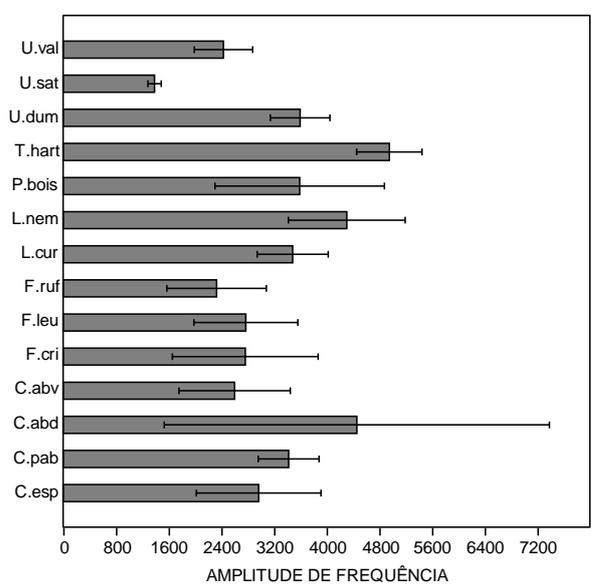
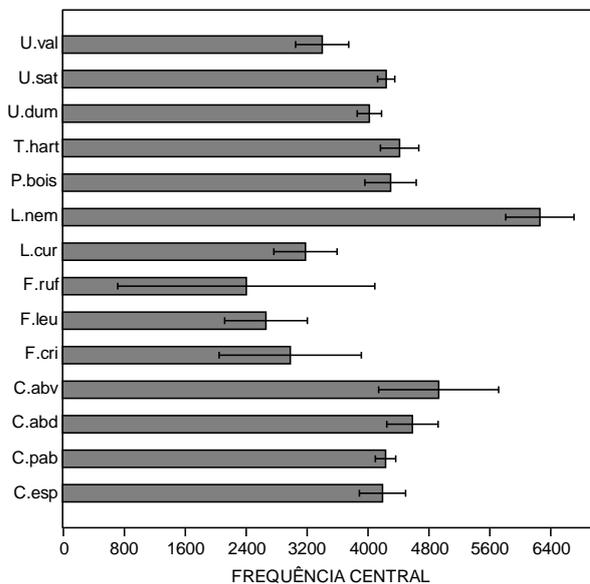
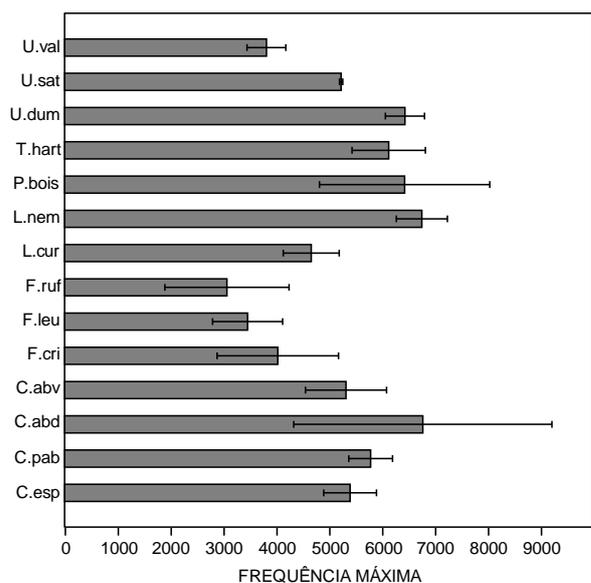
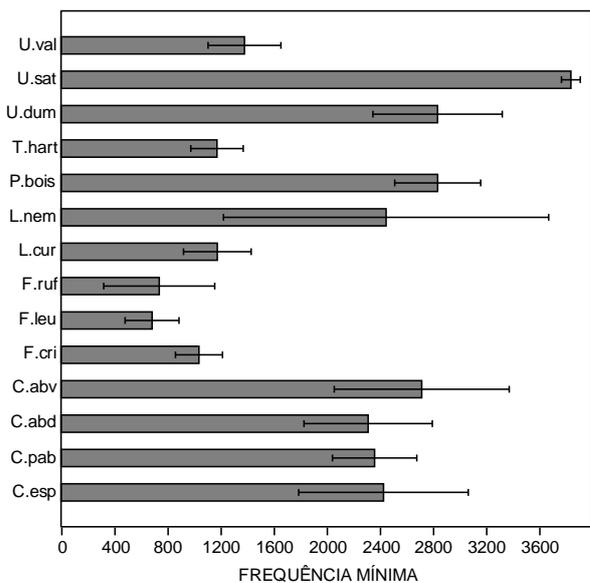
Com a ajuda do programa TNT versão 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008) foram realizadas reconstruções filogenéticas pelo método de Máxima Parcimônia (MP) baseadas apenas nos caracteres vocais. A busca heurística consistiu em 100 árvores de Wagner iniciais, que foram submetidas a rearranjos de ramos pelo algoritmo TBR, sendo até 100 árvores retidas por réplica. As árvores retidas foram então submetidas a rearranjos de ramos (TBR) a fim de se encontrar as árvores mais parcimoniosas. Foi obtido o suporte relativo de Bremer das topologias e alcançada uma árvore consenso. Considerando-se que a família Dendrocolaptidae é proximamente relacionada a Furnariidae, a espécie *Xiphorhynchus fuscus* Vieillot, 1818 foi escolhida como grupo externo para a análise.

3 RESULTADOS

3.1 Análises exploratórias

Houve grande sobreposição dos caracteres vocais entre as espécies (Figura 2). Em alguns caracteres houve a presença de uma única espécie que não se sobrepôs com as demais. *Upucerthia saturator* não mostrou sobreposição com nenhuma outra espécie nos parâmetros amplitude de frequência e frequência mínima. A espécie apresentou baixo valor no primeiro parâmetro e alto valor no segundo.





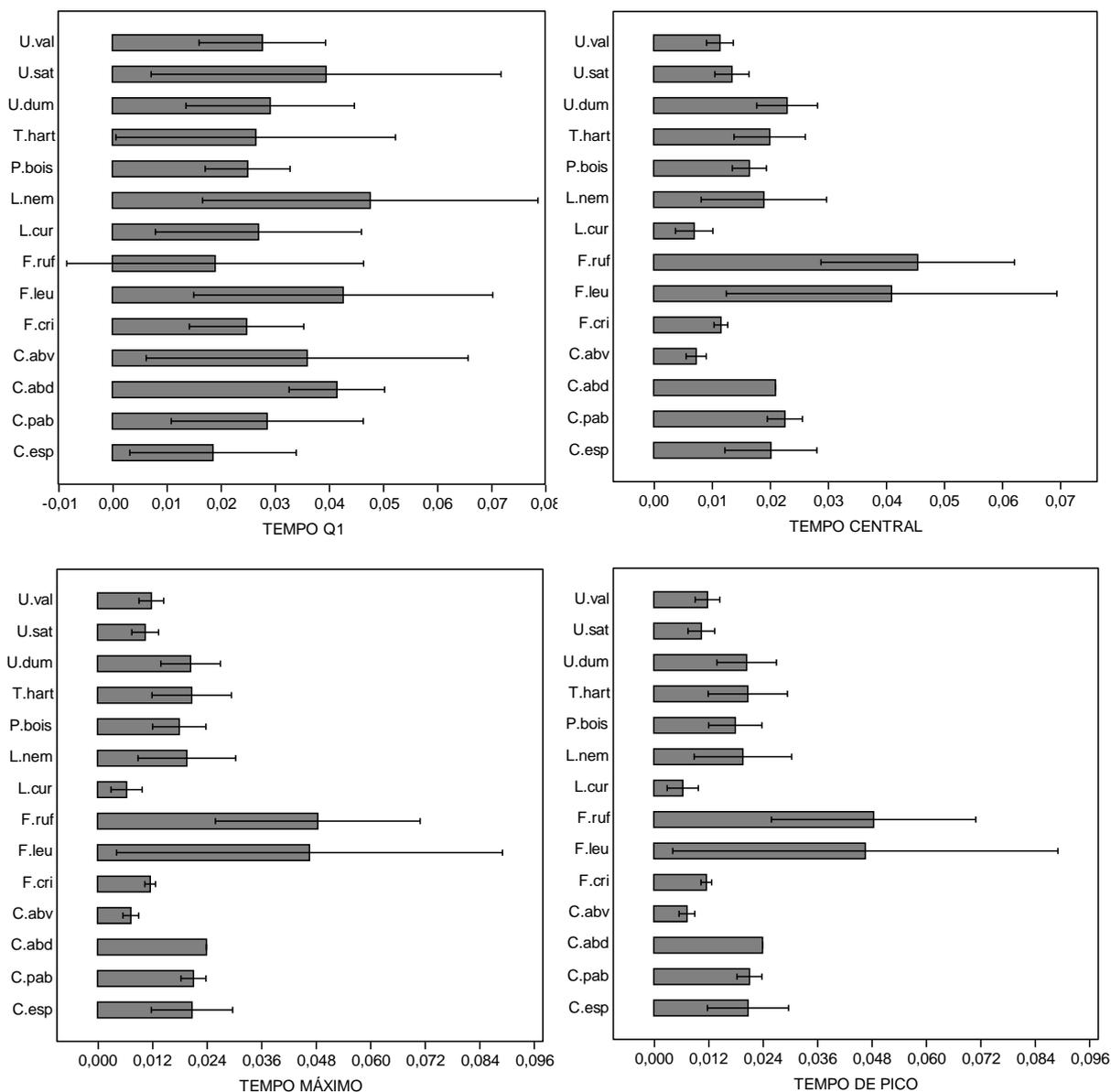


Figura 2 – Gráficos de distribuição dos valores para cada parâmetro das espécies de Furnariinae. As barras representam os valores médios dos indivíduos medidos de cada espécie e as linhas indicam a extensão entre os valores máximos e mínimos. Os valores do eixo X dos gráficos são dados em segundos nos parâmetros temporais e hertz nos parâmetros de frequência. U.val.: *Upucerthia validirostris*; U.sat.: *Upucerthia saturator*; U.dum.: *Upucerthia dumetaria*; T.hart.: *Tarphonomus harterti*; P.bois: *Pseudocolaptes boissenneautii*; L.nem.: *Lochmias nematura*; L.cur: *Limnornis curvirostris*; F.ruf.: *Furnarius rufus*; F.leuc.: *Furnarius leucopus*; F.cri.: *Furnarius cristatus*; C.abv: *Cinclodes albiventris*; C.abd.: *Cinclodes albiventris*; C.pab.: *Cinclodes pabsti*; C.esp.: *Cinclodes espinhacensis*.

Cinclodes albiventris obteve valores sem sobreposição nos parâmetros andamento do canto e comprimento de nota – no primeiro parâmetro, valores acima e, no segundo, abaixo do encontrado para as outras espécies. O florestal *Lochmias nematura* apresentou valores muito altos, que não se sobrepõem com outras espécies, de frequência central e frequência de pico, mostrando que a espécie emite notas com frequências altas e dispende grande energia nas maiores frequências, enfatizando a região de alta frequência do canto.

As análises de PCA mostraram sobreposição vocal de várias espécies, filogeneticamente relacionadas ou não. A análise de PCA dos caracteres vocais de canto de várias espécies de Furnariinae gerou dois eixos principais mais significativos, que explicaram juntos 59,46% da variação dos dados (PC1: $e = 479,057$; 34,218%; PC2: $e = 353,398$; 25,24%) (Figura 3). Houve boa sobreposição dos dados de canto de *Upucerthia dumetaria* Geoffroy Saint-Hilaire, 1832 e ambos *C. espinhacensis* e *C. pabsti*, enquanto que *Upucerthia validirostris* Burmeister, 1861 se posicionou separada tanto dos *Cinclodes* quanto da congênera *U. dumetaria*. Também *Cinclodes albiventris* ficou posicionado distante dos congêneres. Isso demonstra uma maior similaridade vocal entre *U. dumetaria* e as espécies irmãs *C. pabsti* e *C. espinhacensis* do que entre as duas espécies de *Upucerthia* ou entre as duas espécies irmãs de *Cinclodes* e o congênera *C. albiventris*.

Upucerthia validirostris se sobrepôs consideravelmente tanto com *Furnarius cristatus* quanto com *Limnornis curvirostris*, que também se sobrepuseram entre si, enquanto que *Furnarius leucopus* se manteve distante de seu congênera. *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis* apresentaram grande sobreposição, tanto em dados de canto quanto de chamado. A análise de PCA dos caracteres vocais de canto das duas espécies irmãs gerou dois eixos principais mais significativos, que explicaram juntos 66,77% da variação dos dados (PC1: $e = 522,116$; 37,294%; PC2: $e = 370,666$; 26,476%) (Figura 4).

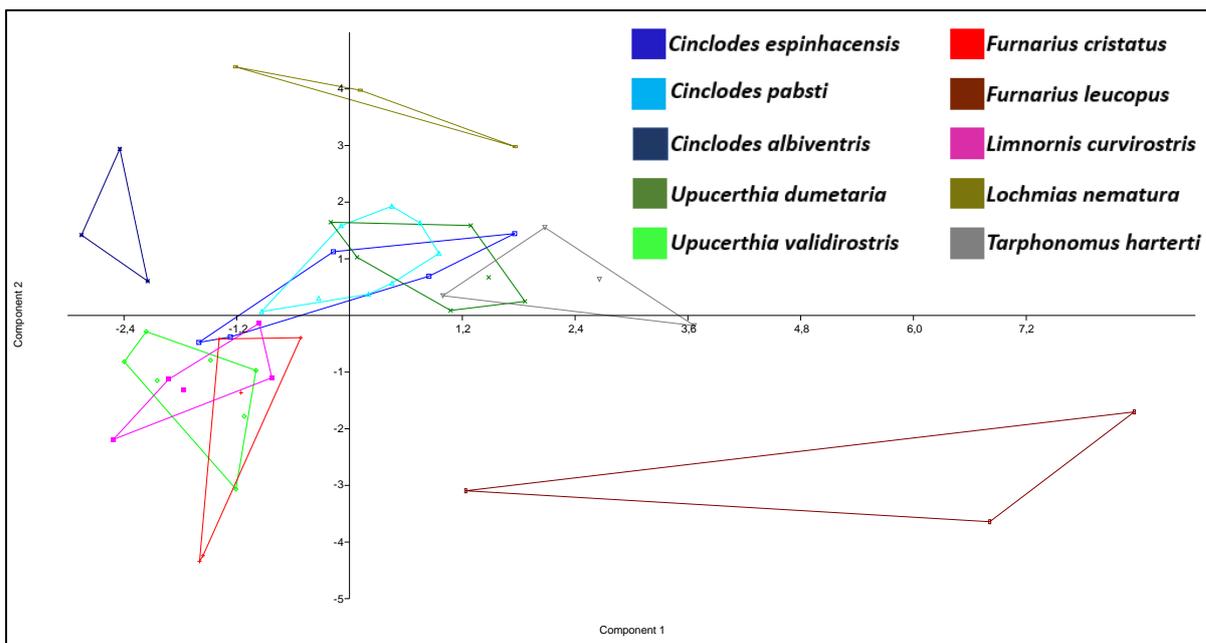


Figura 3 – Análise de Componentes Principais (PCA) dos caracteres vocais de canto de diversas espécies de Furnariinae.

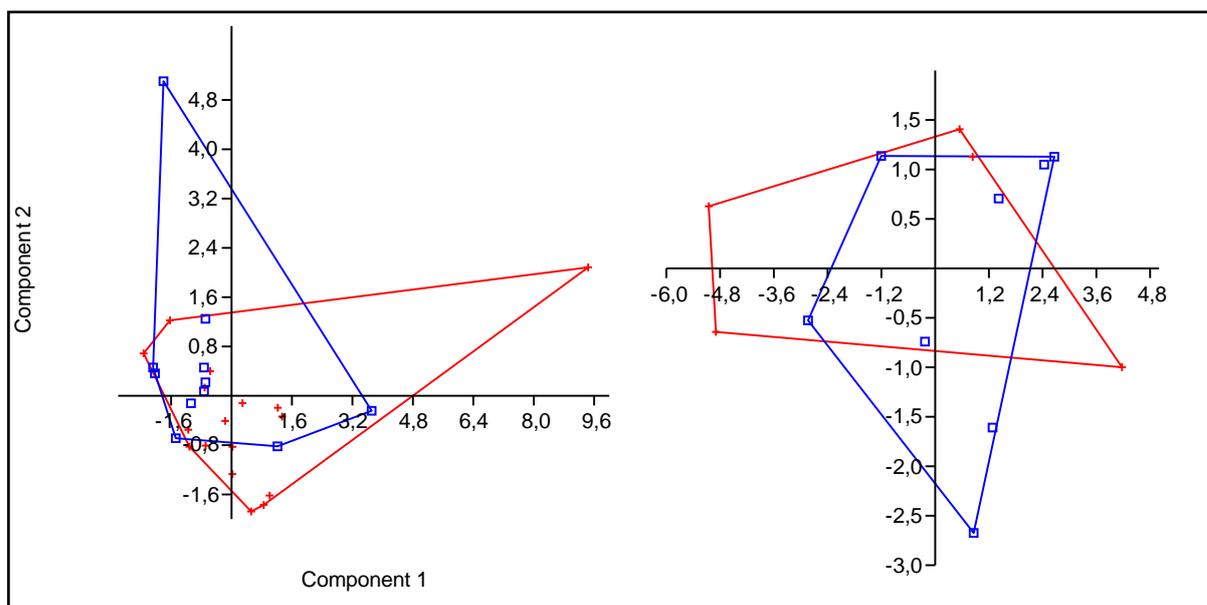


Figura 4 – Análise de Componentes Principais (PCA) a partir de dados de chamado (esquerda) e canto (direita) de *Cinclodes espinhacensis* (em vermelho) e *Cinclodes pabsti* (em azul).

3.2 Evolução dos caracteres vocais

A evolução dos caracteres vocais dos Furnariinae mostrou alto grau de homoplasia, com índices gerais de retenção e consistência muito baixos (RI = 0,452). Todos os caracteres obtiveram baixo valor de Índice de Consistência (CI), Índice de Retenção (RI) e Índice de Consistência Redimensionada (RC) (Tabela), o que mostra baixa congruência com a topologia alcançada por dados moleculares. Porém, devido à reduzida amostra para algumas espécies, isso pode representar apenas um artefato. O caráter que alcançou maior consistência, e que se sobressaiu a todos os outros, foi a frequência mínima (CI = 0,310; RI = 0,473; RC = 0,147).

A partir da reconstrução do estado ancestral dos caracteres vocais ao longo da árvore molecular dos Furnariinae (**Figura 5**), é notável que o gênero *Furnarius* foi suportado por alguns caracteres, sendo que apresentou uma tendência para redução nos valores de caracteres de frequência, como frequência mínima, frequência máxima, frequência central e frequência de pico, e um aumento no intervalo de notas e no andamento do canto em relação a toda a subfamília. O caráter com maior índice de consistência e retenção, frequência mínima, suportou o gênero, apresentando todas as espécies do gênero valores baixos para esse caráter em relação ao restante da subfamília.

Furnarius cristatus Burmeister, 1888 apresentou tendência para diminuição – em relação às demais espécies – nos valores de comprimento de intervalos, comprimento do canto, número de notas e andamento, mostrando canto acelerado. *Furnarius longirostris* von Pelzelni, 1856 e *Furnarius rufus* Gmelin, 1788 apresentam aumento nos valores de comprimento do canto e *F. rufus* e *Furnarius cinnamomeus* Lesson, 1844 apresentam aumento em pico de frequência, contrastando com *F. cristatus* que mostra baixo valor para esse caráter.

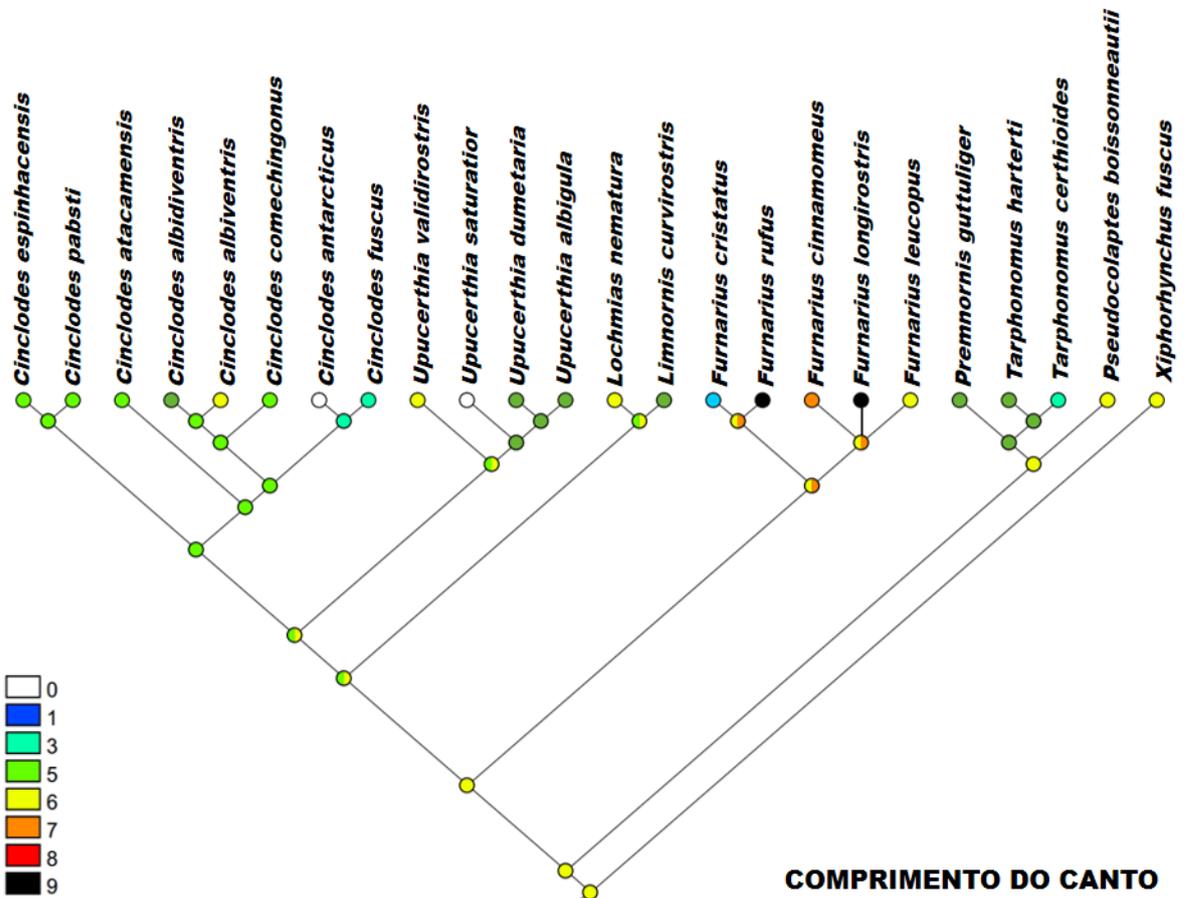
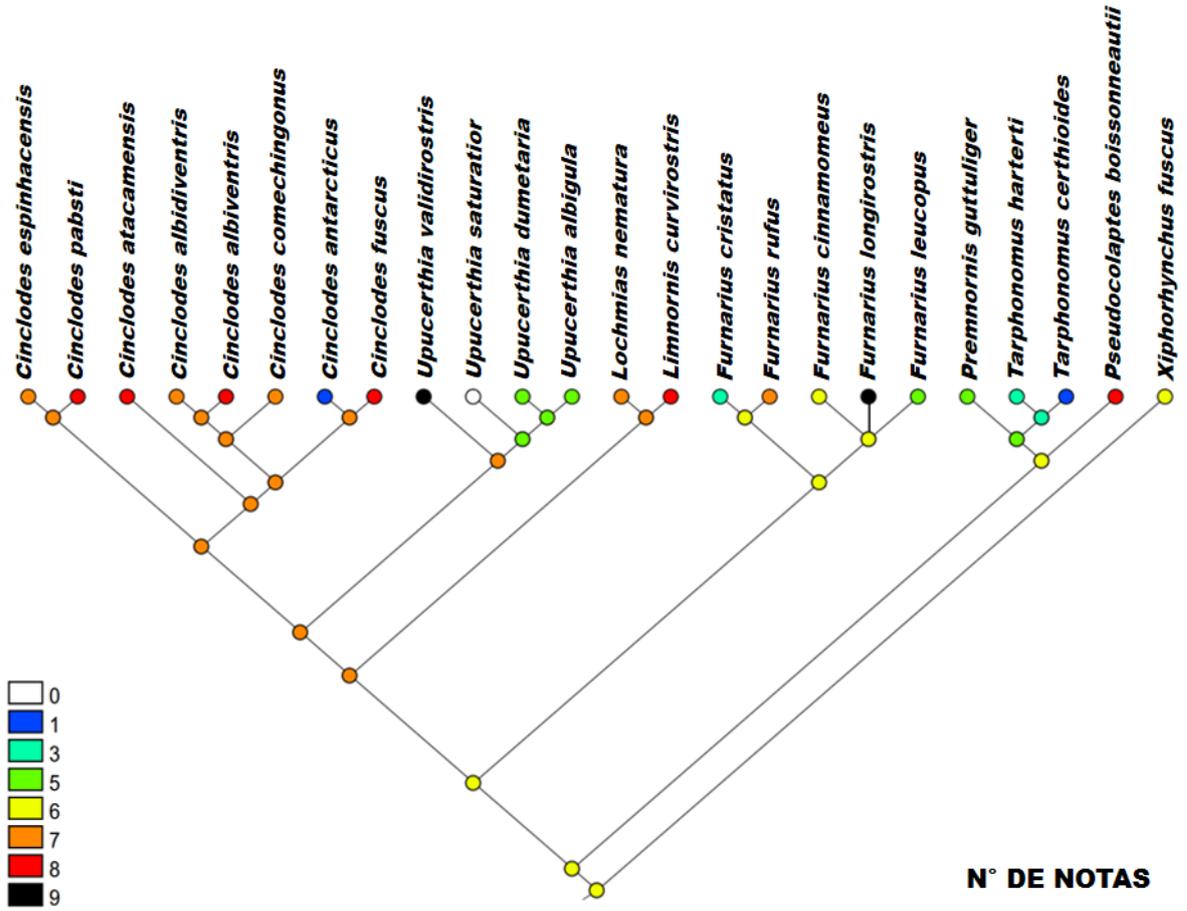
O gênero *Upucerthia* apresentou, em relação aos estados ancestrais, diminuição nos valores de intervalo de nota, número de notas e andamento. No gênero *Cinclodes* há tendência de diminuição dos valores para os caracteres intervalo de notas e andamento do canto – com posterior aumento (regressão) em *Cinclodes comechingonus* Zotta & Gavio, 1944 –, indicando canto mais acelerado. *Cinclodes antarcticus* Garnot, 1826 mostrou baixos valores de frequência mínima, frequência máxima, e frequência central.

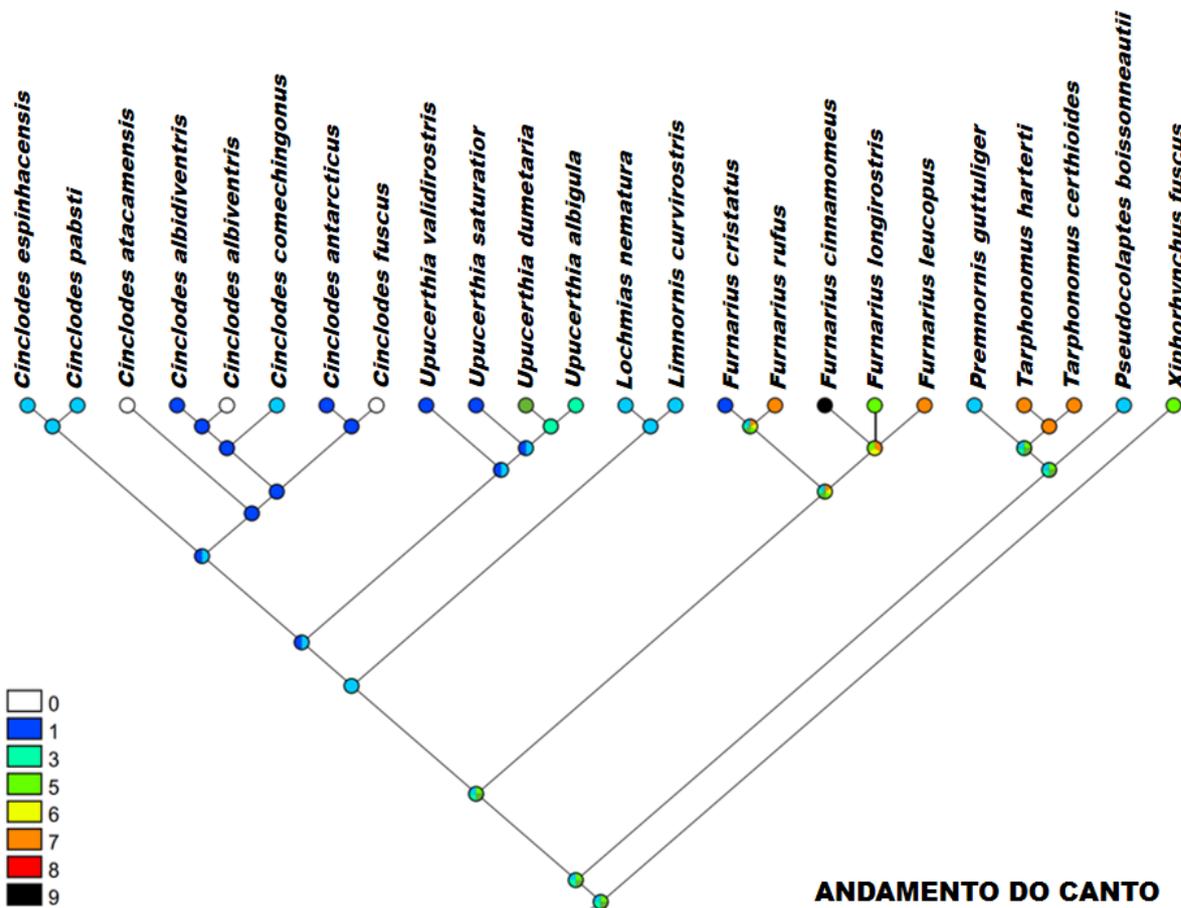
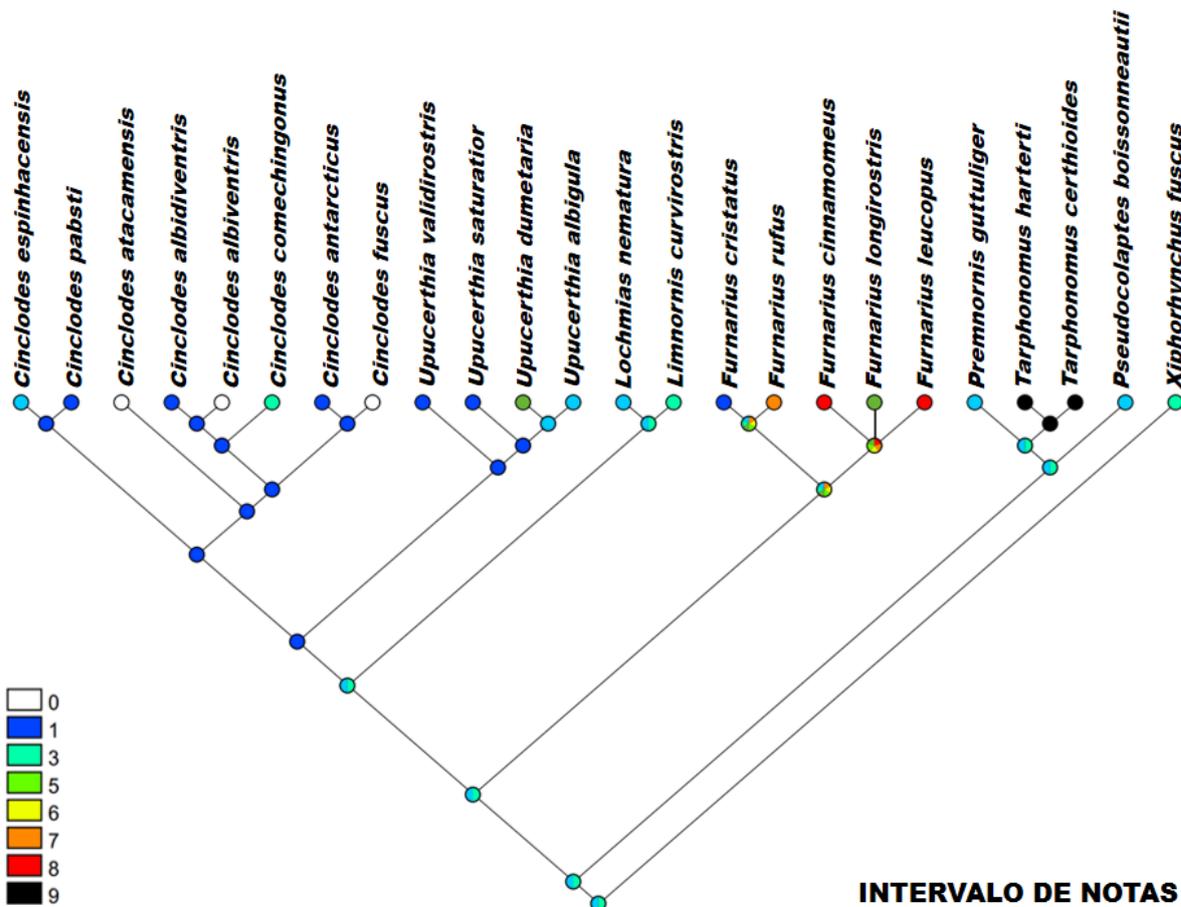
Cinclodes pabsti, em relação à espécie irmã *Cinclodes espinhacensis*, apresentou valores mais altos para alguns parâmetros de frequência, como frequência

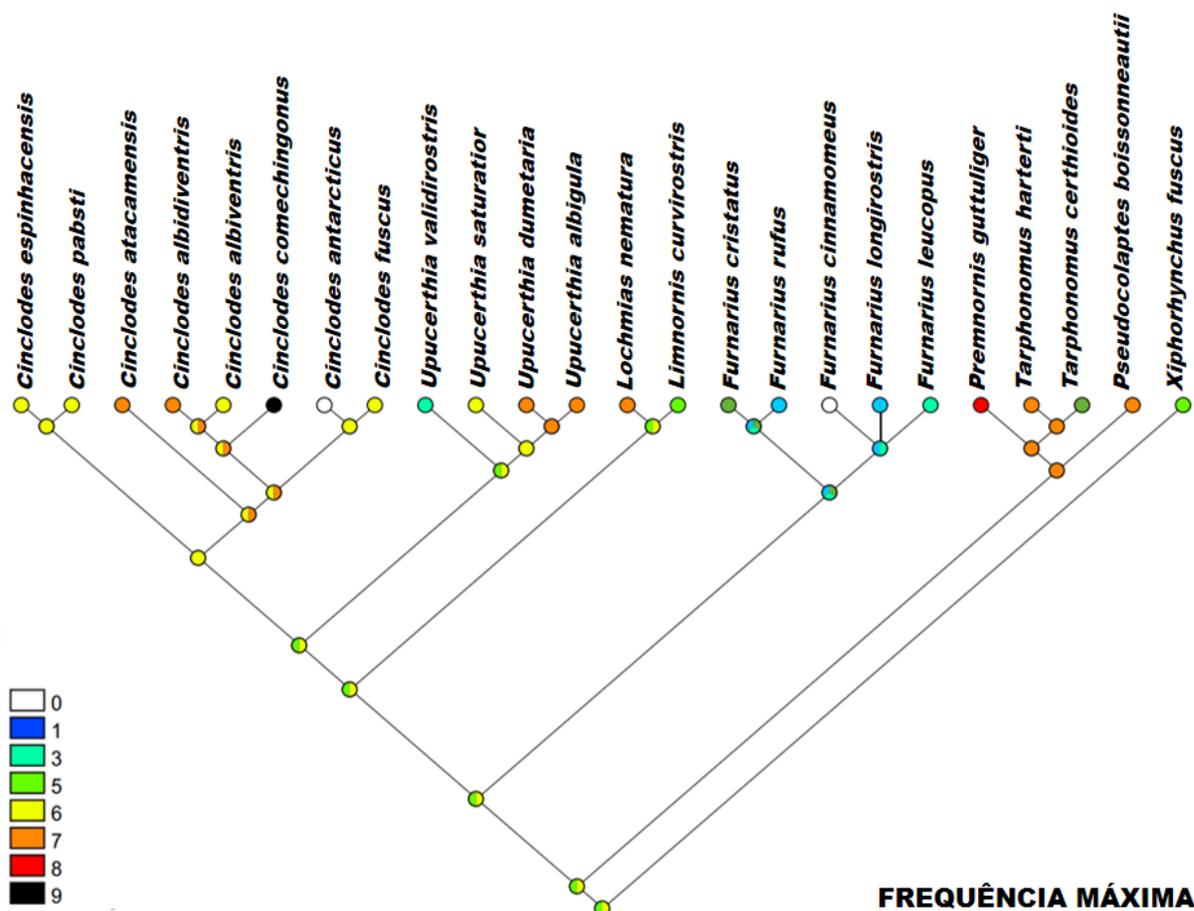
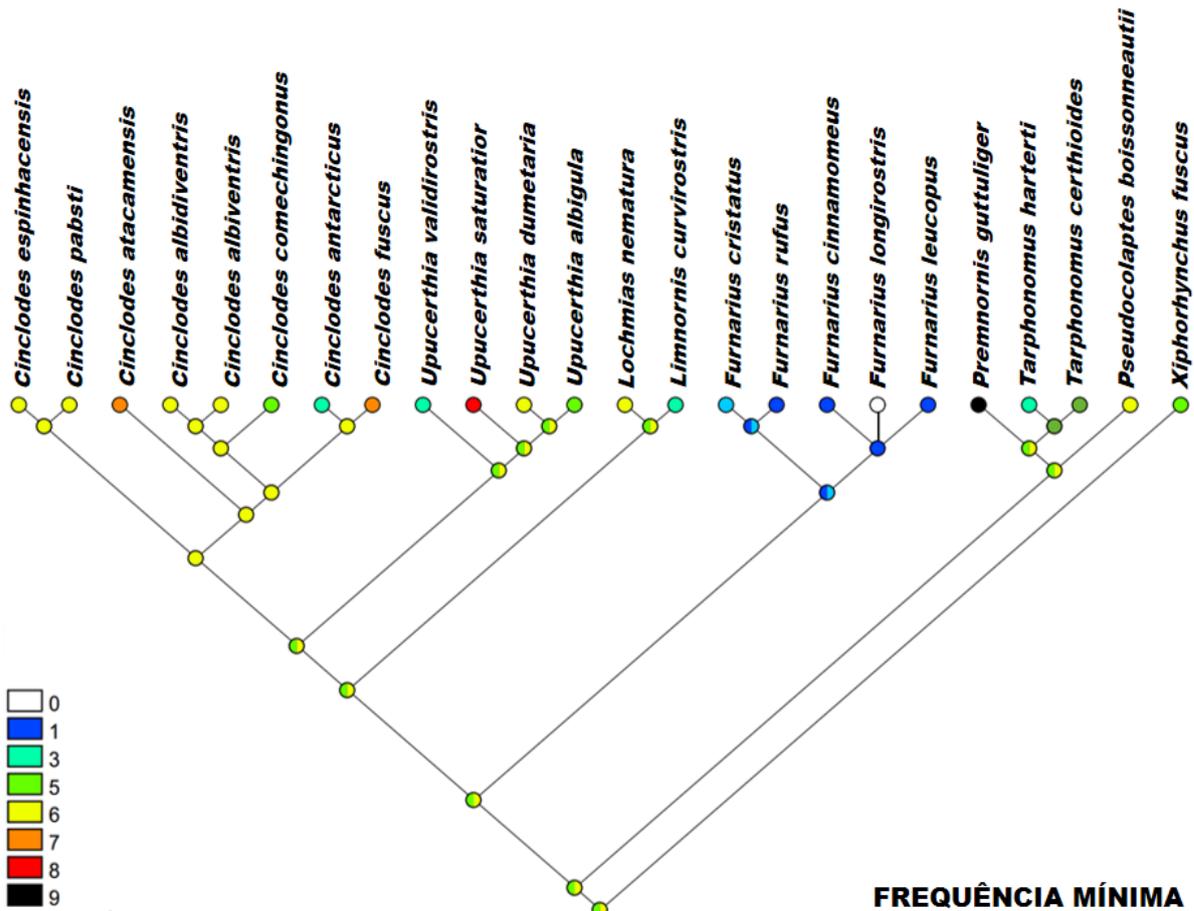
central, amplitude de frequência, frequência de pico, além de maior número de notas e menor tempo do primeiro quartil e comprimento de intervalo de notas (Tabela).

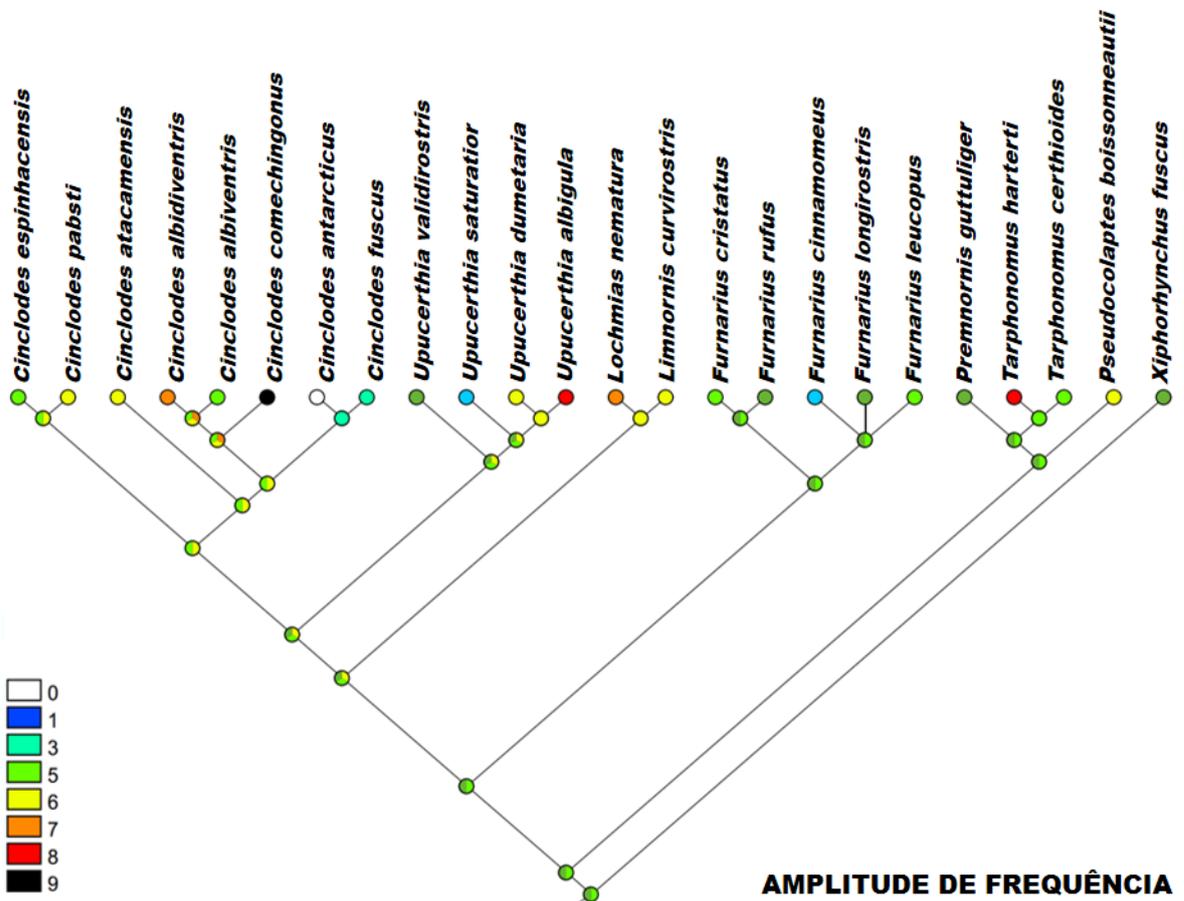
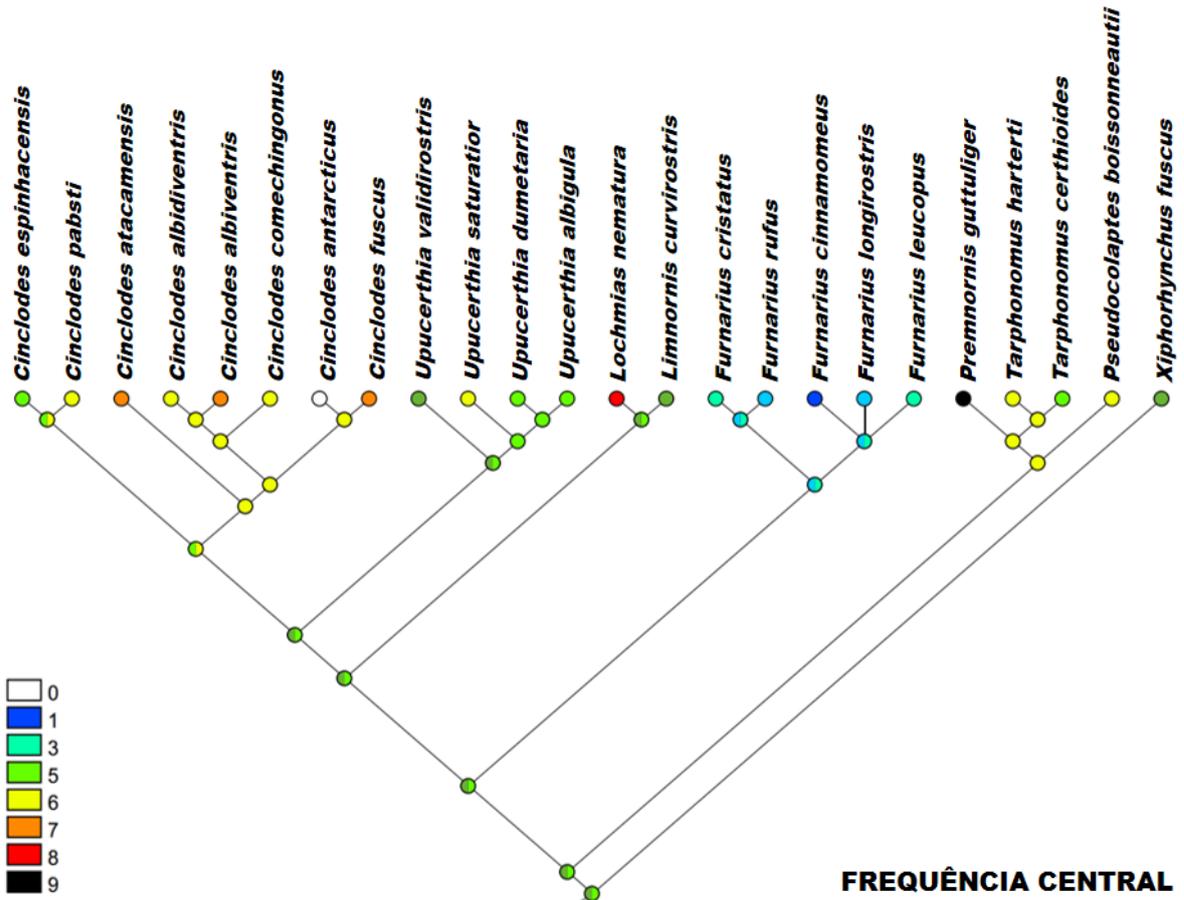
Tabela 2 – Valores dos índices de consistência e retenção alcançados para cada caráter. CI: Índice de Consistência; RI: Índice de Retenção; RC: Índice de Consistência Redimensionada.

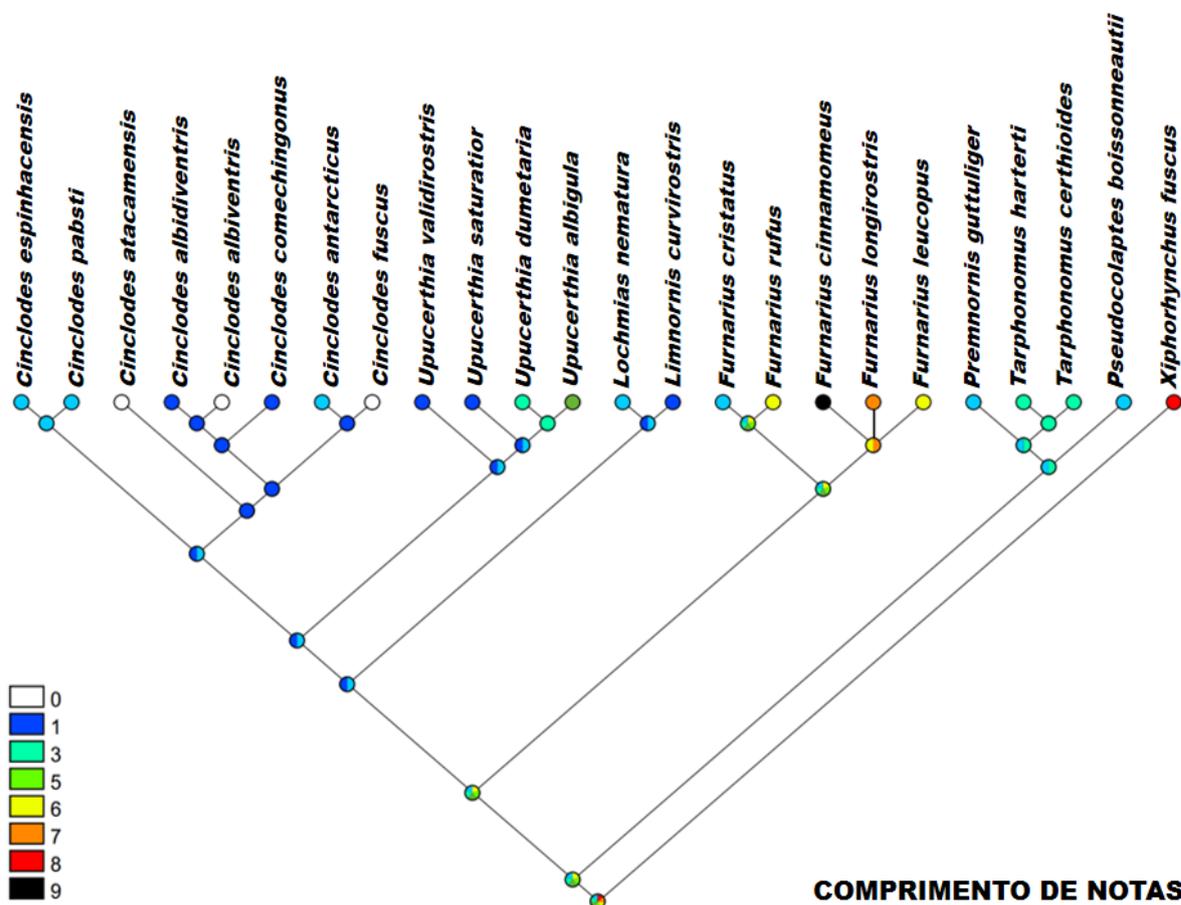
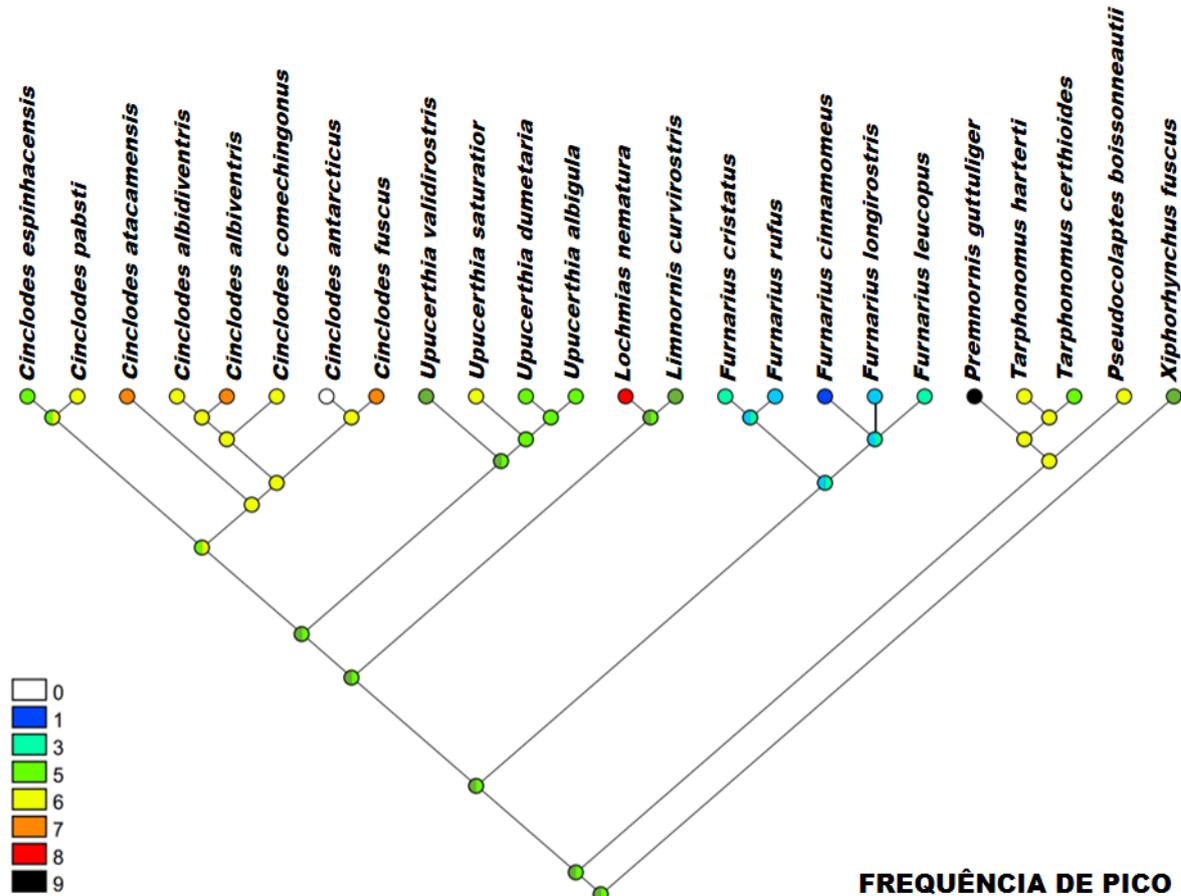
Caracteres	CI	RI	RC
Nº de notas	0.250	0.289	0.072
Comprimento do canto (s)	0.300	0.300	0.090
Intervalo de notas (s)	0.257	0.365	0.094
Andamento (s)	0.281	0.394	0.111
Frequência mínima (Hz)	0.310	0.473	0.147
Frequência máxima (Hz)	0.281	0.342	0.096
Frequência central (Hz)	0.310	0.375	0.116
Amplitude de frequência (Hz)	0.310	0.375	0.116
Frequência de pico (Hz)	0.272	0.142	0.039
Comprimento de notas (s)	0.310	0.393	0.122
Tempo Q1 (s)	0.300	0.160	0.048
Tempo central (s)	0.360	0.333	0.120
Tempo máximo (s)	0.310	0.230	0.071
Tempo de pico (s)	0.320	0.380	0.122

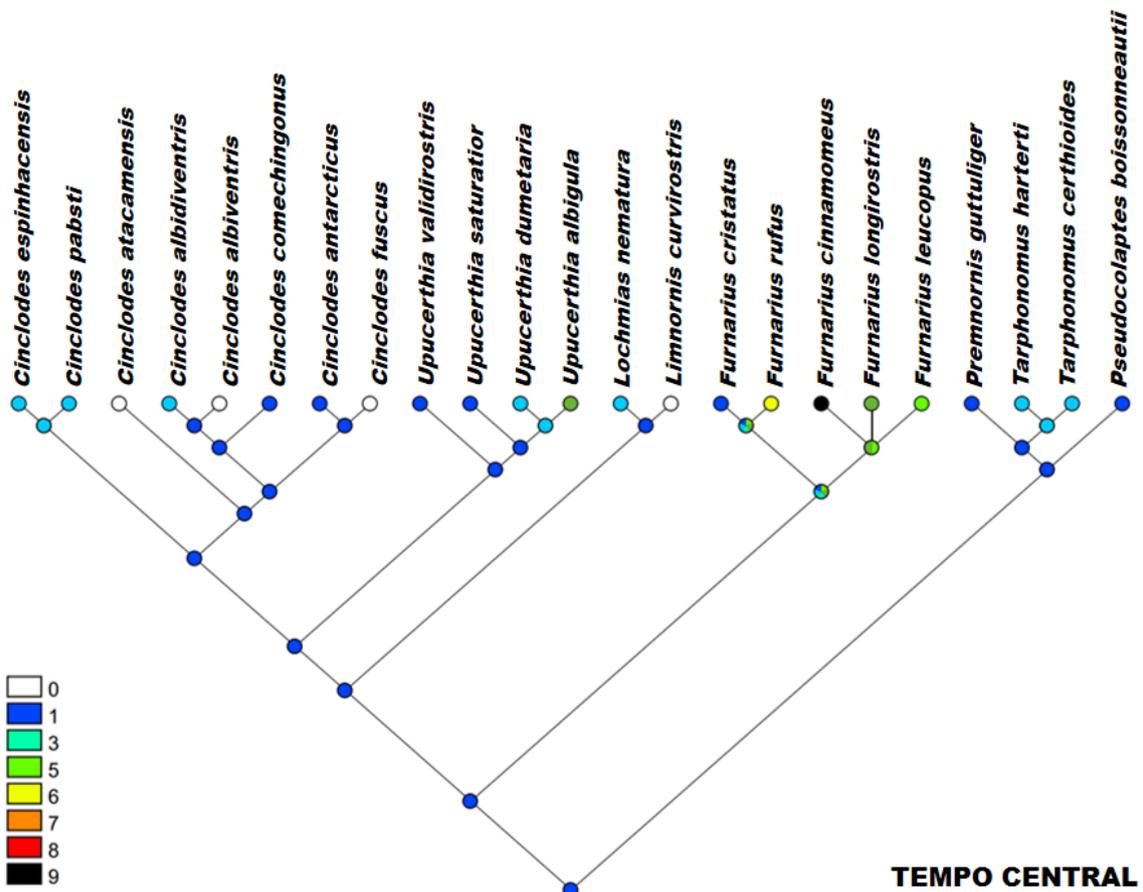
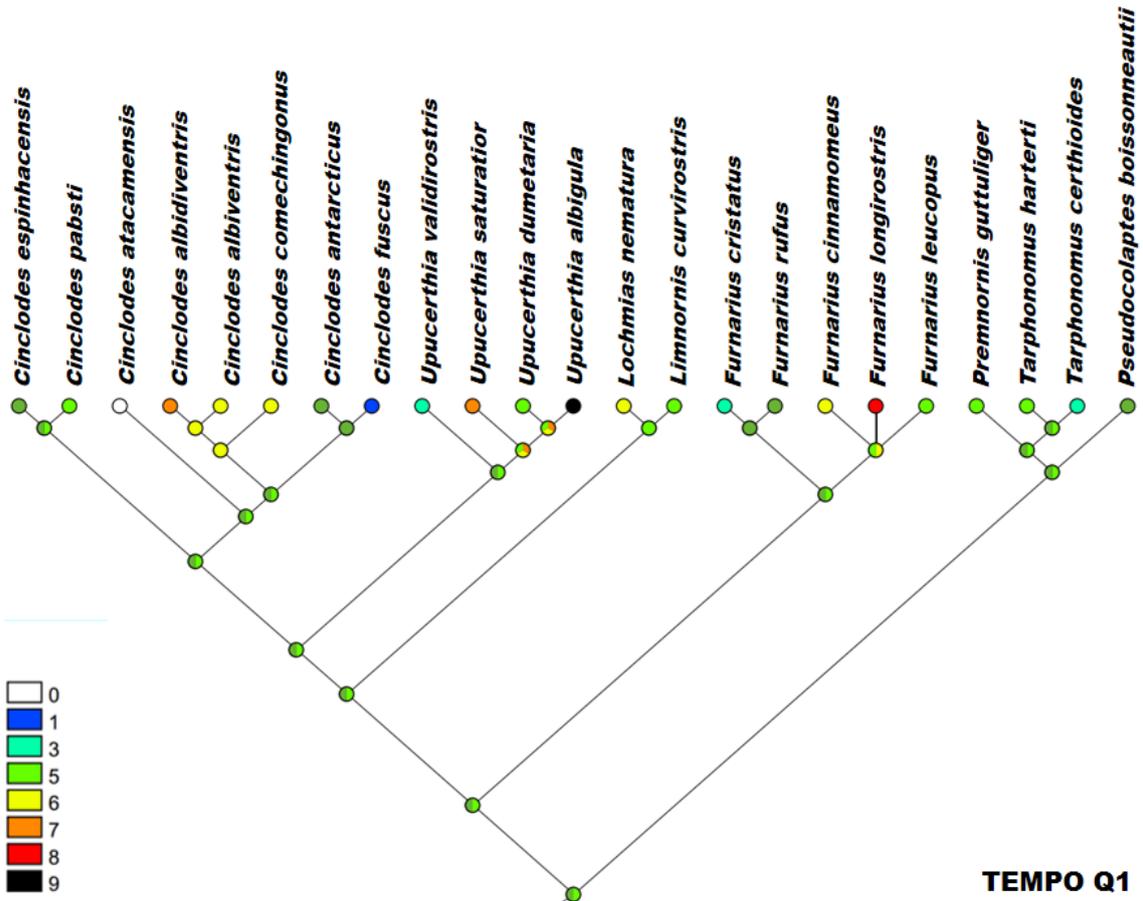












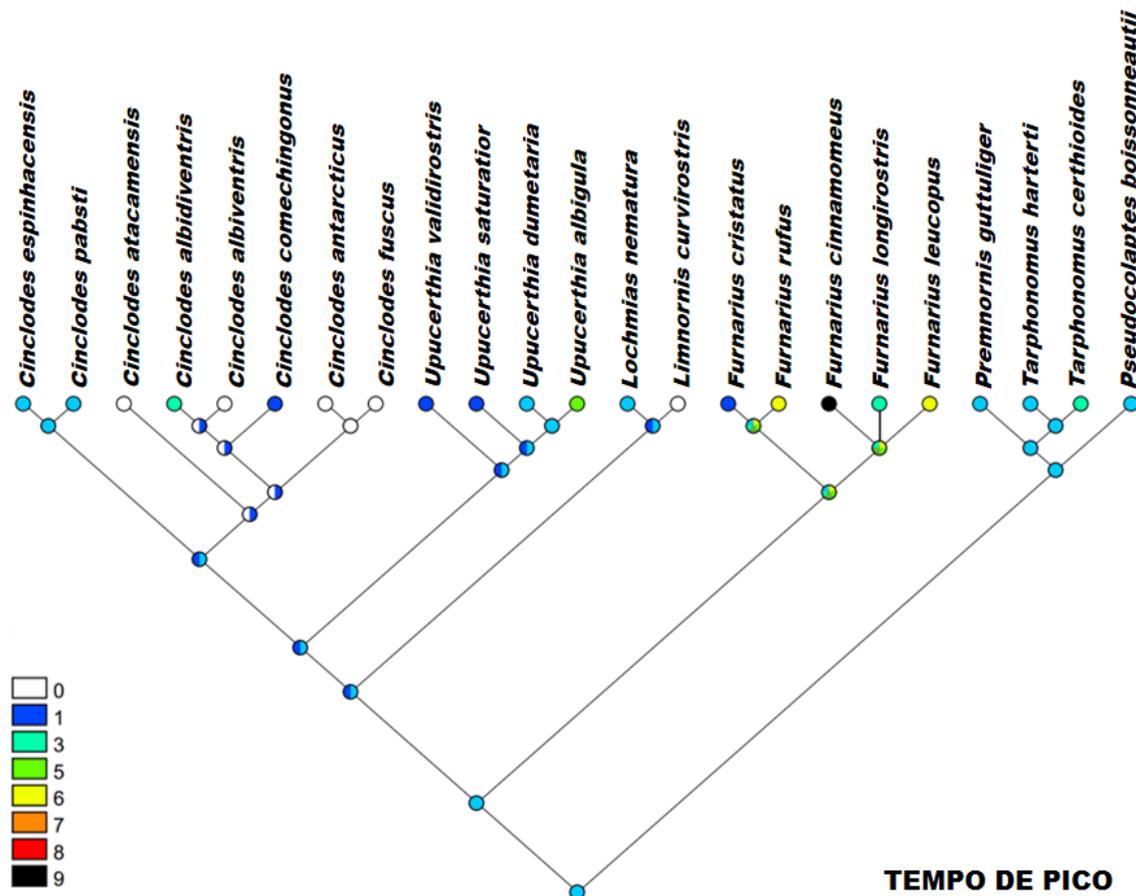
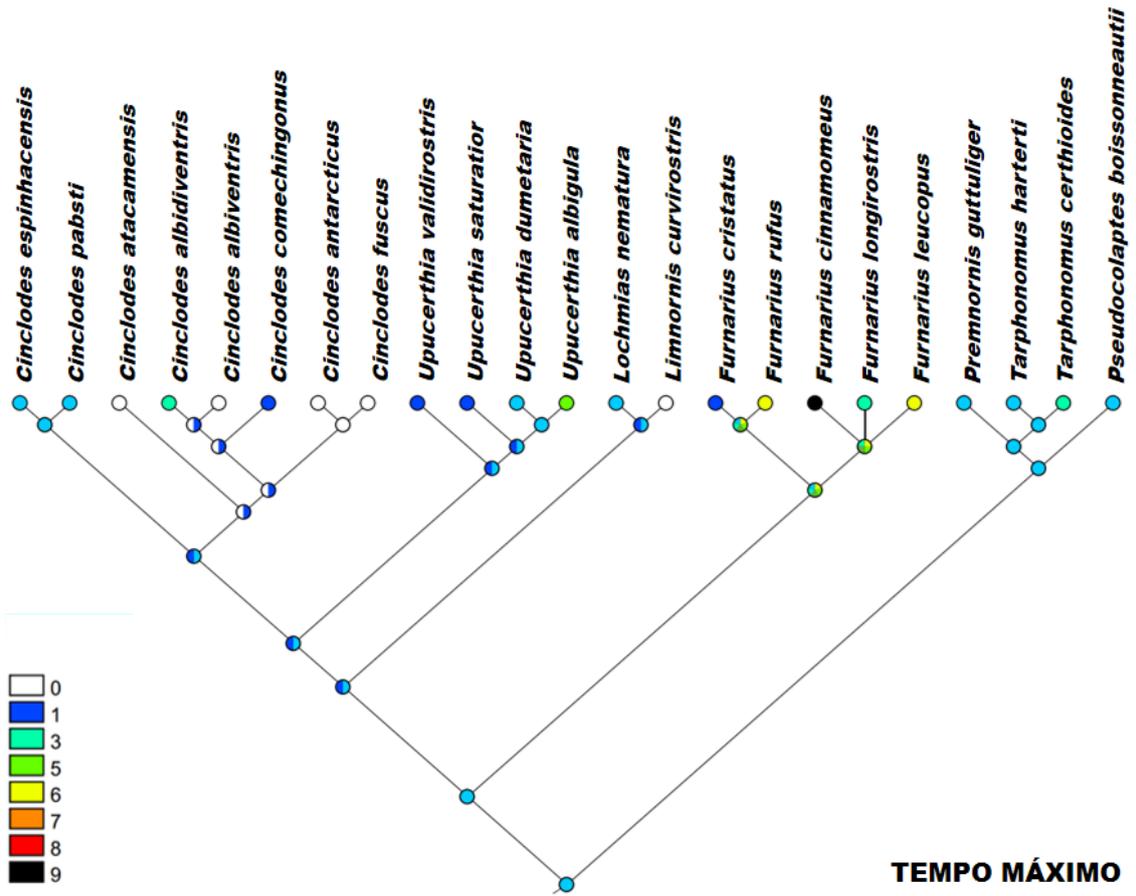


Figura 5 – Reconstrução do estado ancestral de caracteres vocais de canto e chamado de Furnariinae dentro da hipótese de relações filogenéticas a partir de dados genéticos de Derryberry *et al.* (2011). Os caracteres contínuos são representados por onze cores diferentes ao longo dos nós.

Dentro do clado que contém *Premnornis guttuliger* Sclater, 1864, *Pseudocolaptes boissonneautii* Lafresnaye, 1840 e as espécies irmãs *Tarphonornis certhioides* d'Orbigny & Lafresnaye, 1838 e *Tarphonornis harterti* Berlepsch, 1892, observa-se uma tendência evolutiva contrária que segrega as duas primeiras, florestais, das duas espécies irmãs, habitantes de áreas mais abertas. As espécies florestais apresentaram menores valores para os parâmetros temporais comprimento de nota, intervalo de notas, tempo central e andamento.

Na espécie florestal *P. guttuliger*, os caracteres vocais de frequência apresentaram valores mais altos em relação aos ancestrais mais recentes e alguns caracteres temporais apresentaram valores mais baixos, indicando canto mais rápido. A espécie próxima e também florestal *Pseudocolaptes boissonneautii* Lafresnaye, 1840 apresenta tendências contrárias, com aumento em alguns valores temporais e decréscimo em valores de frequência.

Tabela 3 – Valores de *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis* para os parâmetros que apresentaram maior discordância entre os dois táxons.

Caracteres	C. pabsti	C. espinhacensis
Frequência central (Hz)	5143	4497
Amplitude de frequência (Hz)	3044	2474
Intervalos de notas (s)	0.15	0.20
Frequência de pico (Hz)	2968	4187
Número de notas	39	33

As espécies relacionadas *Limnornis curvirostris* Gould, 1839 e *Lochmias nematura* Lichteinstein, 1823 também apresentaram sentidos contrários de evolução dos caracteres vocais, mais em relação aos de frequência. O primeiro, paludícola, apresenta valores mais baixos para os parâmetros frequência máxima, frequência mínima, amplitude de frequência, frequência central, pico de frequência. *Lochmias*

nematura mostra um considerável aumento nesses valores em relação aos estados ancestrais. Em relação aos caracteres temporais, *L. nematura* apresenta maiores valores para comprimento do canto, comprimento de notas, tempo do primeiro quartil, tempo central, tempo máximo e tempo de pico e menores valores para intervalo de notas e número de notas. Sendo assim, o canto de *L. nematura* se mostra mais alto em frequência e apresenta notas mais compridas.

3.3 Reconstrução filogenética

As árvores mais parcimoniosas geradas a partir dos dados vocais, tanto de canto quanto de chamado, mostraram ausência quase completa de congruência com a árvore molecular de Derryberry *et al.* (2011) (Figura 11). Nenhum clado da hipótese molecular foi bem suportado por essa reconstrução filogenética, o que mostra deficiência no sinal filogenético e grandes taxas de homoplasia nos caracteres vocais da subfamília Furnariinae. O valor relativo de suporte de Bremer mais alto na topologia alcançada por caracteres de canto (Figura 6) foi 63. Toda a topologia alcançou suporte baixo e nenhuma resolução que corrobore a filogenia molecular conhecida.

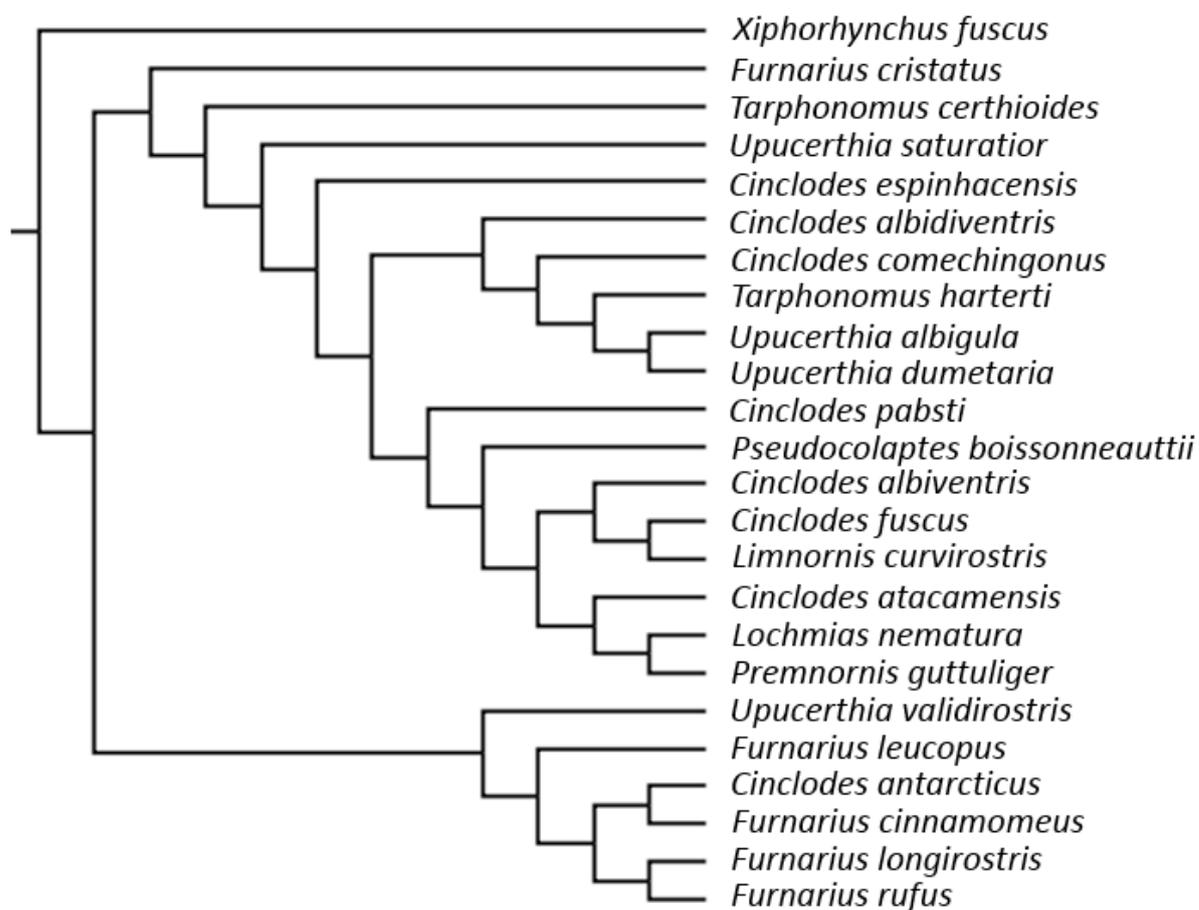


Figura 6 – Árvore filogenética da subfamília Furnariinae construída a partir da análise de parcimônia com caracteres vocais.

4 DISCUSSÃO

4.1 Evolução vocal

A evolução dos caracteres vocais na subfamília Furnariinae não pode ser facilmente explicada. A árvore alcançada por caracteres vocais atingiu baixo Índice de Retenção, mostrando que há um elevado nível de homoplasia na evolução vocal desse grupo. Price & Lanyon (2002), em um estudo filogenético de um grupo da família Icteridae (Oscines), obtiveram um valor de RI muito maior (RI = 0,88), valor maior do que aquele encontrado através de dados moleculares (RI = 0,81) Price & Lanyon (2002). Um estudo com dados aleatórios de táxons e caracteres gerou valores de CI entre 0,350 e 0,438 (Klassen *et al.*, 1991). Sendo assim, os valores mínimos desejados para os caracteres em uma topologia seriam consideravelmente acima desses.

Blumstein & Turner (2005) apontam que os Furnariidae defendem território muito extenso, o que pode direcionar as pressões seletivas dos caracteres vocais no sentido de minimizar a atenuação das ondas sonoras, que devem alcançar a maior distância possível. Essa tendência leva à adaptação das características vocais, principalmente de frequência, às exigências do meio (Bowman, 1979; Ryan & Brenowitz, 1985; Badyaev & Leaf, 1997).

Muitos caracteres se mostraram muito conservados evolutivamente, apresentando pouca mudança ao longo de toda a árvore. Poucos clados foram suportados por alguns caracteres, como os *Furnarius*. Contudo, nenhum caráter apresentou bons valores de CI e RI.

As diferenças encontradas entre *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis* são congruentes com o esperado para populações proximamente relacionadas habitando diferentes latitudes. *C. pabsti*, que habita maiores latitudes na região de clima temperado do Sul do Brasil, apresenta maiores valores de máxima frequência e amplitude de frequência e menores valores de comprimento dos intervalos e das notas e em vários outros caracteres temporais (tempo do primeiro quartil, tempo de pico, tempo central e tempo máximo), o que lhe confere um canto com andamento mais rápido.

De acordo com os resultados obtidos por Tubaro & Segura (1995), Botero *et al.* (2009), Singh *et al.* (2015), Kaluthota *et al.* (2016) e Weir & Wheatcroft (2017), espera-se que em maiores latitudes a vocalização das aves seja mais complexa,

apresentando cantos mais rápidos, com maior número de notas e maior frequência. Isso se deve pela diferença de pressões seletivas existente entre as zonas tropicais e as zonas temperadas. Como nas regiões de maior latitude a estação reprodutiva tende a ser mais curta, a competição por parceiros sexuais e território é mais acirrada, o que aumenta as pressões seletivas sobre os caracteres vocais (Botero *et al.*, 2009; Kaluthota *et al.*, 2016; Weir & Wheatcroft, 2017).

Os integrantes do par de espécies florestais correlatas *Pseudocolaptes boissonneautti* e *Premnornis guttuliger* mostram evolução contrária em relação aos caracteres vocais. O primeiro, habitante do dossel e de porte avantajado, apresentando tendências a canto com frequência mais baixas, e o segundo, habitante do sub-bosque e de porte pequeno, apresentando tendências a altas frequências. Apesar de contrariar o esperado em relação ao hábitat, esse resultado corrobora o encontrado por diversos autores, que inferem que a massa corporal, o tamanho e robustez do bico e das estruturas vocais da ave influenciam as características do canto (Podos & Nowicki, 2004; Palacios & Tubaro, 2000; Sick, 2001; Derryberry *et al.*, 2012). Badyaev & Leaf (1997) argumentam que se espera que aves de maior porte apresentem vocalizações com menores valores de frequência e menor amplitude de frequência, além de maior comprimento de intervalos e notas.

A massa corporal da ave e das partes do trato vocal, como bico, traqueia, siringe, exercem uma restrição na faixa de frequência sonora que uma ave pode emitir, tanto em relação à produção de ondas sonoras pela siringe (Nowicki, 1987; Nowacki & Marler, 1988), quanto à influência da ressonância no trato vocal supra siringeal (Nowicki, 1987; Hoese *et al.*, 2000). Quanto menor a ave e o trato vocal, menor sua capacidade de emitir sons graves.

A disparidade vocal entre as espécies *Limnornis curvirostris* e *Lochmias nematura* parece bem congruente com o ambiente onde vivem. *L. curvirostris* é habitante de pântanos e charcos com vegetação palustre. Nesse ambiente, frequências mais baixas sofrem menos perda de informação (Shy & Morton, 1986). *L. nematura* vive ao longo de riachos encachoeirados no interior da mata. Nesse ambiente há um constante ruído de baixa frequência causado pela água em atrito e choque com as rochas. Sendo assim, um aumento de frequência no canto se faz vantajoso, permitindo que a vocalização da ave ocupe um espaço acústico distinto daquele ocupado pelo ruído de fundo, impedindo que este descaracterize a

vocalização da ave. Essa tendência adaptativa acústica foi constatada empiricamente por autores como Brenowitz (1982), Ryan & Brenowitz (1985) e Gall *et al.* (2012).

4.2 Reconstrução filogenética

De acordo com os resultados obtidos na inferência das relações filogenéticas dos Furnariinae a partir dos caracteres vocais considerados, percebemos alta taxa de homoplasia e limitado valor filogenético. O suporte de Bremer relativo foi muito baixo em todos os nós e a topologia não recobrou o que se tem a partir de dados moleculares (Derryberry *et al.*, 2011).

Nossos resultados com a subfamília Furnariinae não corroboram a fidedignidade dos caracteres vocais, defendida por diversos autores (McCracken & Sheldon, 1997; Alström & Ranft, 2003), em recobrar relações filogenéticas. Nossos dados mostram que, na subfamília Furnariinae, uma filogenia baseada apenas em caracteres vocais não leva a uma topologia verossímil, discordando assim dos resultados encontrados por diversos trabalhos de evolução vocal em vários grupos de aves, como *Pterodroma* (Procellariidae) (Bretagnolle, 1995), Anatidae (Kear, 1968), *Picoide* e *Dendrocopos* (Picidae) (Winkler & Short, 1978), *Myrmotherula* (Thamnophilidae; Suboscines) (Whitney & Pacheco, 1997), *Gyalophylax* e *Megaxenops* (Furnariidae; Suboscines) (Whitney & Pacheco, 1994), o complexo *Dendroica virens* (Parulidae; Oscines) (Payne, 1986), o complexo *Phylloscopus collybita* (Phylloscopidae; Oscines) (Helbig *et al.*, 1996), o complexo *Dendrocolaptes certhia* (Tietze *et al.*, 2008), o complexo *Percnostola* (Thamnophilidae; Suboscines) (Isler *et al.*, 2007), o complexo *Dysithamnus plumbeus* (Thamnophilidae; Suboscines) (Isler *et al.*, 2008), vários gêneros de Charadriiformes (Miller, 1996), Icteridae (Price & Lanyon, 2002). Porém, a reduzida amostra para algumas espécies pode ter influenciado os resultados, subestimando o valor filogenético dos dados. O uso dos caracteres vocais em conjunto com dados moleculares e morfológicos pode render melhores resultados, como explorado por diversos autores em diversos grupos de aves (Tubaro, 1999; Zimmer, 2002; Robbins & Zimmer, 2005; Qvarnström *et al.*, 2006; Isler *et al.*, 2007; Isler *et al.*, 2008; Zimmer, 2008; Isler *et al.*, 2009; Isler & Whitney, 2011; Hosner *et al.*, 2015).

É amplamente aceito que os Suboscines, apresentam canto quase inteiramente herdado geneticamente, o que lhe confere característica bem conservativa e alta congruência com a evolução filogenética do grupo (Tubaro, 1999; Price & Lanyon,

2002; Tobias *et al.*, 2012; Cavarzere-Júnior, 2014; Touchton *et al.*, 2014). Porém, no caso dos Furnariinae, de acordo com os resultados obtidos no presente estudo, os caracteres vocais não se mostraram tão informativos como o esperado.

Esses resultados denotam a necessidade de mais estudos em relação ao aprendizado do canto em Oscines e Suboscines e ao valor filogenético diferencial que é dado aos caracteres vocais dos grupos. Essa consideração é feita com base no conhecimento que se tem de uma parcela ínfima do número total de espécies e famílias dentro dos grupos, como criticou Raposo & Höfling (2003). Vários estudos com diversos grupos de Oscines mostraram variações vocais bem congruentes com variações genéticas, como é o caso de Icteridae (Price & Lanyon, 2002), o complexo *Dendroica virens* (Payne, 1986), o complexo *Phylloscopus collybita* (Helbig *et al.*, 1996). Nos Furnariinae, por serem Suboscines, era esperada uma maior congruência entre a variação vocal e a genética do que nos Oscines (Shutler & Weatherhead, 1990; Miller, 1996; McCracken & Sheldon, 1997; Van Buskirk, 1997; Slabbekoorn *et al.*, 1999), o que não foi o caso.

Talvez a evolução vocal de outros grupos tenha seguido padrões distintos, moldada por diferentes pressões seletivas, o que confere aos caracteres vocais diferentes graus de homoplasia e, conseqüentemente, diferentes valores filogenéticos. Esse pode ser o caso dos Thamnophilidae, grupo em que os caracteres vocais parecem ser bem informativos em relação à filogenia, como comentado por Cavarzere-Júnior (2014) e explorado em vários estudos (Isler *et al.*, 2007; Isler *et al.*, 2008; Zimmer, 2008; Isler *et al.*, 2009; Isler & Whitney, 2011).

Influências diversas levaram a evolução vocal dos Furnariinae a um nível elevado de homoplasias, corroborando estudos que discordavam de Tubaro (1999), que diz que os caracteres vocais apresentam marcante falta de homoplasias. Além disso, muitos caracteres vocais parecem ter sido muito conservados evolutivamente, não sofrendo muita mudança ao longo da árvore. Estudo vocal com o gênero *Sclerurus*, um Furnariidae, mostrou que os padrões vocais do grupo são muito conservativos, o que diminui a informação desse tipo de dado para estudos filogenéticos (Cooper & Cuervo, 2017).

Os Furnariidae geralmente não apresentam vocalização complexa nem cortes elaboradas para a atração de fêmeas. O canto, na maioria das espécies, é realizado em dueto do casal e essas apresentações incluem *displays* corporais (Sick, 2001; Del Hoyo *et al.*, 2013). Aparentemente, o principal objetivo dos comportamentos vocais na

família é a defesa de território, que geralmente é muito extenso (Bowman, 1979; Ryan & Brenowitz, 1985; Handford & Loughheed, 1991; Badyaev & Leaf, 1997; Remsen, 2017). Talvez isso tenha moldado a evolução vocal dessas aves no sentido de maximizar a propagação acústica, o que seria mais importante do que o desenvolvimento de um canto elaborado, como comentado por Handford & Loughheed (1991). Em um estudo com Suboscines e não Passeriformes da Amazônia, incluindo Furnariidae, Thamnophilidae, Rhynchocyclidae, Picidae e Tinamidae, em dois ambientes, mata de terra firme e mata de bambus, a estrutura acústica do canto das aves se mostrou predita pelas características de transmissão do ambiente (Tobias *et al.*, 2010).

Derryberry *et al.* (2011) enunciam que a evolução dos Furnariidae foi influenciada por diversos eventos geológicos, ecológicos e climáticos pelos quais a América do Sul passou. De acordo com Fjeldså *et al.* (2007) e Irestedt *et al.* (2009), a evolução convergente, causada pela adaptação independente de diversos grupos florestais aos novos habitats abertos que surgiam com a mudança ambiental, provocou um grande acúmulo de homoplasias nos caracteres morfológicos e comportamentais desse grupo.

4.3 *Cinclodes espinhacensis*

Os resultados de PCA reforçam a elevada sobreposição presente nos caracteres vocais dos Furnariinae, inclusive entre espécies não proximamente relacionadas, e a falta de informação filogenética dos dados. Na classificação de *Cinclodes espinhacensis* como espécie plena, uma das características mais criticadas é a extrema semelhança vocal entre ela e sua espécie irmã, *Cinclodes pabsti*. As diferenças vocais são poucas e os valores se sobrepõem muito. Zimmer (Remsen, 2012) argumenta que as vocalizações de *C. espinhacensis* não são diagnosticáveis daquelas de *C. pabsti* e que eles respondem ao *playback* trocado na mesma intensidade que o fazem ao *playback* próprio. Por essas razões, ele considera que os táxons devem ser tratados como coespecíficos.

Nossos resultados de PCA corroboram a primeira afirmação, mostrando uma grande sobreposição entre os dados vocais de ambos os táxons. Porém, a presença de resposta ao *playback* trocado não é uma evidência forte em relação ao *status* taxonômico. De acordo com Freeman & Montgomery (2017) o não reconhecimento de *playback* trocado entre populações alopátricas implica em espécies diferentes, mas o

contrário não é verdade. Em simpatria, espera-se que aconteça uma divergência dos caracteres vocais (Grether *et al.*, 2009), já que esses mediam o reconhecimento espécie-específico (West-Eberhard, 1938; Grether *et al.*, 2009; Seddon & Tobias, 2010). Em alopatria, essa divergência não é necessária, visto que as duas populações não se encontram e a barreira geográfica resolve o problema do isolamento reprodutivo.

Tendo em vista todos os resultados obtidos com diferentes análises, pode-se argumentar que, por apresentar muita homoplasia e pouco valor filogenético, os dados vocais dos Furnariinae e, por consequência, do gênero *Cinclodes*, não oferecem base sólida para qualquer discussão taxonômica. Este estudo preenche de certa forma a lacuna que Areta e Pearman (Remsen, 2012) comentam, dando algum resultado acerca da evolução vocal em Furnariinae e em *Cinclodes*.

5 CONCLUSÃO

Os resultados deste estudo nos dão subsídios para afirmar que, muito embora diversos autores tenham encontrado baixas taxas de homoplasia e alto valor filogenético nos caracteres vocais de diversos grupos de aves, nos Furnariinae esses dados não se mostraram informativos para estudos filogenéticos. Devido a apresentarem muita homoplasia e retenção de caracteres plesiomórficos, a informação filogenética desses caracteres é muito baixa. Isso contradiz a ideia de vários autores da possibilidade de se realizar estudos filogenéticos baseados inteiramente em dados vocais, pelo menos no caso dos furnarídeos, e mostra a necessidade de se ter mais cautela e conhecimento da evolução vocal do grupo em questão antes de se realizar estudos desse tipo.

Os dados vocais de *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis* revelam uma importante sobreposição, o que indica que não existe diferenciação vocal significativa entre os dois táxons. Porém, levando-se em consideração a natureza das características vocais da subfamília Furnariinae e do gênero *Cinclodes*, não é possível se basear nesses resultados para se discutir e tirar conclusões taxonômicas entre os dois táxons.

Este estudo traz informações importantes em relação ao uso de dados vocais em estudos filogenéticos e ao padrão evolutivo desses dados na subfamília Furnariinae, além de proporcionar uma discussão a respeito do status taxonômico de *Cinclodes espinhacensis*. Também mostra a necessidade de cautela ao se considerar que a vocalização dos Suboscines apresenta maior valor filogenético do que dos Oscines. Porém, estudos mais detalhados e abrangentes, com o uso de um maior tamanho amostral, seriam de grande valia para nos dar um entendimento mais completo da evolução vocal em toda a família Furnariidae.

REFERÊNCIAS

- ALSTRÖM, P. & RANFT, R. 2003. The use of sounds in avian systematics and the importance of bird sound archives. **Bull. B.O.C.**, 123A: 114-135.
- ALVES, R. J. V., SILVA, N. G., OLIVEIRA, J. A. & MEDEIROS, D. 2014. Circumscribing *campo rupestre* – megadiverse Brazilian rocky montane savanas. **Braz. J. Biol.**, 74(2): 355-362.
- BADYAEV, A. V. & LEAF, E. S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers. **The Auk**, 14(1): 40-46.
- BARD, S. C., HAU, M., WIKELSKI, M. & WINGFIELD, J. C. 2002. Vocal distinctiveness and response to conspecific playback in the spotted antbird, a neotropical suboscine. **The Condor**, 104(2): 387-394.
- BARDIN, J., ROUGET, I. & CECCA, F. 2016. The phylogeny of Hildoceratidae (Cephalopoda, Ammonitida) resolved by an integrated coding scheme of the conch. **Cladistics**, 0 (2016): 1-20.
- BENEDICT, L. & BOWIE, R. C. K. 2009. Macrogeographical variation in the song of a widely distributed African warbler. **Biol. Lett.**, 5: 484-487.
- BIOACOUSTICS RESEARCH PROGRAM. 2011. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.4) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Disponível em: <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- BLUMSTEIN, D. T. & TURNER, A. C. 2005. Can the acoustic adaptation hypothesis predict the structure of Australian birdsong? **Acta Ethol**, 15: 35-44.
- BOTERO, C. A., BOOGERT, N. J., VEHRENCAMP, S. L. & LOVETTE, I. J. 2009. Climatic patterns predict the elaboration of song displays in mockingbirds. **Current Biology**, 19(13): 1151-1155.
- BOWMAN, R. I. 1979. Adaptive morphology of song dialects in Darwin's finches. **J. Orn.**, 120: 353-389.
- BRENOWITZ, E. A. 1982. The active space of red-winged blackbird song. **J. Comp. Physiol.**, 147: 511-522.
- BRETAGNOLLE, V. 1995. Systematics of the soft-plumaged petrel *Pterodroma mollis* (Procellariidae): new insight from the study of vocalizations. **Ibis**, 137: 207-218.
- BUSKIRK, J. V. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers. **Proc. R. Soc. Lond. B**, 264: 755-761.

CADENA, C. D., LÓPEZ-LANÚS, B., BATES, J. M., KRABBE, N., RICE, N. H., STILES, F. G., PALACIO, J. D. & SALAMAN, P. 2007. A rare case of interspecific hybridization in the tracheophone suboscines: chestnut-naped antpitta *Grallaria nuchalis* X chestnut-crowned antpitta *G. ruficapilla* in a fragmented Andean landscape. **Ibis**, 149: 814-825.

CAIAFA, A.N. & SILVA, A.F. 2005. Composição florística e espectro biológico de um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Minas Gerais – Brasil. *Rodriguésia*, 56:163-173.

CATCHPOLE, C. K. & SLATER, P. J. B. 2008. **Bird song: biological themes and variations**. 2ª edição: Cambridge University Press, New York, USA.

CAVARZERE-JÚNIOR, V. A. 2014. **Taxonomia, filogenia e distribuição de *Cercomacra Sclater, 1858 (Aves: Thamnophilidae)***. Tese de doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo: São Paulo, Brasil.

CHARIF, RA, CW CLARK, AND KM FRISTRUP. 2004. **Raven 1.2 User's Manual**. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.

CHAVES, A. V., FREITAS, G. H. S., VASCONCELOS, M. F. & SANTOS, F. R. 2015. Biogeographic patterns, origin and speciation of endemic birds from eastern Brazilian montaintops: a review. **Systematics and Biodiversity**, 13(1): 1-16.

CHAVES, J. C., CUERVO, A. M., MILLER, M. J. & CADENA, C. D. 2010. Revising species limits in a group of *Myrmeciza* antbirds reveals a cryptic species within *M. laemosticta* (Thamnophilidae). **The Condor**, 112(4): 718-730.

CHESSER, R. T. 2004. Systematics, evolution and biogeography of the South American ovenbird genus *Cinclodes*. **The Auk**, 121(3): 752-766.

CHESSER, R. T., BARKER, F. K. & BRUMFIELD, R. T. 2007. Fourfold polyphyly of the genus formerly known as *Upucerthia*, with notes on the systematics and evolution of the avian subfamily Furnariinae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 44(2007): 1320-1332.

CLEMENTS, J. F.; SCHULENBERG, T. S.; ILIFF, M. J.; ROBERSON, D.; FREDERICKS, T. A.; SULLIVAN, B. L. & WOOD, C. L. 2015. **The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2015**. Disponível em: <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.

CODY, M. L. 1969. Convergent characteristics in sympatric species: a possible relation to interspecific competition. **The Condor**, 71: 222-239.

COLLIAS, N. E. 1997. On the origin and evolution of nest building by passerine birds. **The Condor**, 99: 253-270.

CRACRAFT, J. (1997). Species concepts in systematics and conservation biology – an ornithological viewpoint, p. 325-339. Em: Claridge, M. F., H. A. Dawah e M. R. Wilson(eds) *Species the Units of Biodiversity*. Systematics Association Special Volume. London: Chapman & Hall.

DABELSTEEN, T.; LARSEN, O. N. & PEDERSEN, S. B. 1993. Habitat-induced degradation of sound signals: Quantifying the effects of communication sounds and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. **J. Acoust. Soc. Am.**, 93(4): 2206-2220.

DEL HOYO, J.; ELLIOTT, A.; SARGATAL, J., CABOT, J. & CHRISTIE, D. A. (Eds). 1992-2013. **Handbook of the Birds of the World, 17 vols.** Barcelona: Lynx Edicions.

DERRYBERRY, E. P., CLARAMUNT, S., DERRYBERRY, G., CHESSER, R. T., CRACRAFT, J., ALEIXO, A., PÉREZ-EMÁN, J., REMSEN JR, J. V. & BRUMFIELD, R. T. 2011. Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). **Evolution**, 35(10): 2973-2986.

DERRYBERRY, E. P., SEDDON, N., CLARAMUNT, S., TOBIAS, J. A., BAKER, A., ALEIXO, A. & BRUMFIELD, R. T. 2012. Correlated evolution of beak morphology and song in the neotropical woodcreeper radiation. **Evolution**, 1-14.

DIAS, A. F. S. 2009. **Comparação e descrição de parâmetros acústicos do canto de *Volatinia jacarina* (Aves: Emberizidae) no contexto de seleção sexual.** Dissertação de mestrado. Instituto de Biologia da Universidade de Brasília: Brasília, DF.

DOUTRELANT, C. & LAMBRECHTS, M. 2001. Macrogeographic variation in song – a test of competition and habitat effects in blue tits. **Ethology**, 107: 533-544.

FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, 5: 417–419.

FERRER, J., WINGERT, J. M. & MALABARBA, L. R. 2014. Description of a new species and phylogenetic analysis of the subtribe Cynopoecilina, including continuous characters without discretization (Cyprinodontiformes: Rivulidae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 172: 846-866.

FITZSIMMONS, L. P., BARKER, N. K., MENNILL, D. J. 2008. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. **The Auk**, 125(4): 908-914.

FJELDSÅ, J. IRESTEDT, M., JØNSSON, K. A., OHILSON, J. I. & ERICSON, P. G. P. 2007. Phylogeny of the ovenbird genus *Upucerthia*: a case of independent adaptations for terrestrial life. **The Norwegian Academy of Science and Letters**, 36(2): 133-41.

FJELDSÅ, J., IRESTEDT, M. & ERICSON, G. P. 2005. Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. **J. Ornithol.**, 146: 1-13.

FOTHERINGHAM, J. R., MARTIN, P. R. & RATCLIFFE, L. 1997. Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). **Anim. Behav.**, 53: 1271-1285.

FOTHERINGHAM, J. R., MARTIN, P. R. & RATCLIFFE, L. 1997. Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). **Anim. Behav.**, 53: 1271-1285.

FREEMAN, B. G. & MONTGOMERY, G. A. 2017. Using song playback experiments to measure species recognition between geographically isolated populations: A comparison with acoustic trait analyses. **The Auk**, 134(4): 857-870.

FREITAS, G. H. S., CHAVES, A. V., COSTA, L. M., SANTOS, F. R. & RODRIGUES, M. 2012. A new species of *Cinclodes* from the Espinhaço Range, southeastern Brazil: insights into the biogeographical history of the South American highlands. **Ibis**, 154: 738-755.

FREITAS, G. H. S., COSTA, L. M., FERREIRA, J. D. & RODRIGUES, M. 2008. The range of Long-tailed Cinclodes *Cinclodes pabsti* extends to Minas Gerais (Brazil). **Bull. B.O.C.**, 128(3): 215-216.

GALL, M. D., RONALD, K. L., BESTROM, E. S. & LUCAS, J. R. 2012. Effects of habitat and urbanization on the active space of brown-headed cowbird song. **J. Acoust. Soc. Am.**, 132(6): 4053-4062.

GIBBS, H. L., & P. R. GRANT. 1987. Oscillating selection in Darwin's finches. **Nature**, 327: 511-513.

GILL, F. & DONSKER, D. 2015. **IOC World Bird List (v 5.4)**. Available at <http://www.worldbirdnames.org>. doi: 10.14344/IOC.ML.5.4.

GIULIETTI, A.M.; PIRANI, J.R. & HARLEY, R.M. 1997. Espinhaço Range region, eastern Brazil. In: Davis, S.D.; Heywood, V.H.; Herrera-MacBryde, O.; Villa-Lobos, J. & Hamilton, A.C. (Eds.), **Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation**. Volume 3. Information Press, Oxford, p.397-404.

GOLOBOFF, P. A., MATTONI, C. I. & QUINTEROS, A. S. 2006. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics**, 22(2006): 589-601.

GREYER, G. F., LOSIN, N., ANDERSON, C. N. & OKAMOTO, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. **Biol. Rev.**, 84: 617-635.

HAMMER, Ø., HARPER, D. A. T., RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.

HANDFORD, P. & LOUGHEED, S. C. 1991. Variation in duration and frequency characters in the song of the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*, with respect to habitat, trill dialects and body size. **The Condor**, 93:644- 658.

HELBIG, A. J., MARTENS, J., SEIBOLD, I., HENNING, F., SCHOTTLER, B. & WINK, M. 1996. Phylogeny and species limits in the Palearctic chiffchaff *Phylloscopus collybita* complex: mitochondrial genetic differentiation and bioacoustics evidence. **Ibis**, 138:650-666.

HERREL, A., PODOS, J., HUBER, S. K. HUBER & HENDRY, A. P. 2005. Evolution of bite force in Darwin's finches: a key role for head width. **J. Evol. Biol.**, 18: 669-675.

HOESE, W. J., PODOS, J., BOETTICHER, N. C. & NOWICKI, S. 2000. Vocal tract function in birdsong production: experimental manipulation of beak movements. **The Journal of Experimental Biology**, 203: 1845-1855.

HOSNER, P. A., CUETO-APARICIO, L., FERRO-MEZA, G., MIRANDA, D. & ROBBINS, M. B. 2015. Vocal and molecular phylogenetic evidence for recognition of a thistletail species (Furnariidae: *Asthenes*) endemic to the Elfin forests of Ayacucho, Peru. **The Wilson Journal of Ornithology**, 127(4): 724-765.

IRESTEDT, M., FJELDSÅ, J. & ERICSON, G. P. 2006. Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves: Furnariidae) – major shifts in nest architecture and adaptive radiation. **Journal of avian biology**, 37: 260-272.

IRESTEDT, M., FJELDSÅ, J., DALÉN, L. & ERICSON, PER G. P. 2009. Convergent evolution, habitat shifts and variable diversification rates in the ovenbird-woodcreeper family (Furnariidae). **BMC Evolutionary Biology**, 9:268: 1-13.

ISLER, M. L. & WHITNEY, B. M. 2011. Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the Scale-backed Antbird (*Willisornis poecilinotus*) complex. **The Wilson Journal of Ornithology**, 123(1): 1-14.

ISLER, M. L., ISLER, P. R. & BRUMFIELD, R. T. 2005. Clinal variation in vocalizations of an antbird (Thamnophilidae) and implications for defining species limits. **The Auk**, 122(2): 433-444.

ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 2007. Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the Warbling Antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. **The Auk**, 124(1): 11-28.

ISLER, M. L., ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. 2008. Species limits in antbirds (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae): an evaluation of Plumbeous Antwren (*Dysithamnus plumbeus*) based on vocalizations. **Zootaxa**, 1726: 60-68.

ISLER, M. L., ISLER, P. R., WHITNEY, B. M. & ZIMMER, K. J. 2009. Species limits in antbirds (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae): an evaluation of *Frederickena unduligera* (Undulated Antshrike) based on vocalizations. **Zootaxa**, 2305: 61-68.

ISLER, M. L., ISLER, P. R., WHITNEY, B. M. 1998. Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). **The Auk**, 115(3): 577-590.

JOHNSON, N.K. 1980. Character variation and evolution of sibling species in the *Empidonax difficilis-flavescens* complex (Aves: Tyranidae). **Univ. Calif. Publi. Zool.**, 112: 1-151.

KALUTHOTA, C., BRINKMAN, B. E., SANTOS, E. B. & RENDALL, D. 2016. Transcontinental latitudinal variation in song performance and complexity in house wrens (*Troglodytes aedon*). **Proc. R. Soc. B**, 283: 1-7.

KEAR, J. 1968. The calls of very young Anatidae. **Vogelwelt**, Beihefte, 93-113.

KING, L.C. 1956. A geomorfologia do Brasil oriental. *Revista Brasileira de Geografia*, 18:147-265.

KIRSCHER, A. N. G., BLUMSTEIN, D. T. & SMITH, T. B. 2009. Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds. **PNAS**, 106(20): 8256-8261.

KLASSEN, G. J., MOOI, R. D., LOCKE, A. 1991. Consistency indices and random data. **Systematic Zoology**, 40(4): 446-457.

KLUGE, A., & J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. **Syst. Zool.**, 18: 1-32.

KROODSMA, D. E. 1984. Songs of the Alder Flycatcher (*Empidonax alnorum*) and Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. **The Auk**, 101: 13-24.

KROODSMA, D. E. & BAYLIS, J. R. 1982. A world survey of evidence for vocal learning. In: *Acoustic Communication in Birds*. Vol. 2 (Ed. by D. E. Kroodsma & E. H. Miller), pp. 311-337. New York: Academic Press. KROODSMA, D. E. 1984. Songs of the alder flycatcher (*Empidonax alnorum*) and willow flycatcher (*Empidonax traillii*) are innate. **The Auk**, 101: 13-24.

KROODSMA, D. E. & CANADY, R. A. 1985. Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among marsh wren populations have a genetic basis. **The Auk**, 102(3): 439-446.

KROODSMA, D. E. & KONISHI, M. 1991. A suboscine bird (eastern phoebe, *Sayornis phoebe*) develops normal song without auditory feedback. **Anim. Behav.**, 42: 477-487.

KROODSMA, D. E. 1985. Development and use of two song forms by the eastern phoebe. **Wilson Bull.**, 97(1): 21-29.

KROODSMA, D. E. 1989. Male eastern phoebes (*Sayornis phoebe*; Tyrannidae, Passeriformes) fail to imitate songs. **Journal of Comparative Psychology**, 103(3): 227-232.

LANYON, W.E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, 161: 427-628.

LOPES, J. P. 2011. **Análise da comunicação sonora do Curió *Oryzoborus angolensis* (Aves, Passeriformes, Emberizidae)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Pará: Belém, Pará.

MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>.

MARLER, P. & PICKERT, R. 1984. Species-universal microstructure in the learned song of the swamp sparrow (*Melospiza georgiana*). **Anim. Behav.**, 32(3): 679-689.

MARTENS, J. 1996. Vocalizations and speciation of Palearctic birds. *In: Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* (D. E. Kroodsma & E. H. Miller, eds), pp. 221-240. *Cornell University Press, Ithaca, NY*.

MCCRACKEN, K. G. & SHELDON, F. H. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. **Proc. Natl. Acad. Sci. USA**, 94: 3833-3836.

MILLER, E. H. 1996. Acoustic differentiation and speciation in shorebirds. Pp. 241-257. Em: **Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds** (eds. KROODSMA, D. E., & MILLER, E. H.). Comstock/Cornell University Press, Ithaca, New York.

MONTE, A. A. 2012. **Duetos na Amazônia – Análise da sintaxe do canto em dueto do gênero *Thryothorus* (Aves, Troglodytidae)**. Universidade Federal do Pará, Belém, PA.

MORTON, E. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. **The American Naturalist**, 109(965): 17-34.

NOWACKI, S., AND P. MARLER. 1988. How do birds sing? **Music Perception**, 5: 391-426.

NOWICKI, S. 1987. Vocal tract resonances in oscine bird sound production: evidence from birdsongs in a helium atmosphere. **Nature**, 325(1): 53-55.

PALACIOS, M. G. & TUBARO, P. L. 2000. Does beak size affect acoustic frequencies in woodcreepers? **The Condor**, 102: 553-560.

PARIS-FUKUCHI, C. 2017. Continuous characters outperform binary discrete characters in phylogenetic inference. **Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan**. Disponível em: <https://www.biorxiv.org/content/early/2017/03/28/121343>. Acesso em: 15/09/2017.

PAYNE, R. B. & BUDDE, P. 1979. Song differences and map distances in a population of acadian flycatchers. **Wilson Bull.**, 91(1): 29-41.

PAYNE, R. B. (1986) *Curr. Ornithol.* **3**, 87–126.

PIACENTINI, V. Q., ALEIXO, A., AGNE, C. E., MAURICIO, G. N., PACHECO, J. F., BRAVO, G. A., BRITO, G. R. R., NAKA, L. N., OLMOS, F., POSSO, S., SILVEIRA, L. F., BETINI, G. A., CARRANO, E., FRANZ, I., LEES, A. C., LIMA, L. M., PIOLI, D., SCHUNCK, F., AMARAL, F. R., BENCKE, G. A., COHN-HAFT, M., FIGUEIREDO, L. F. A., STRAUBE, F. C. & CESARI, E. 2015. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee / Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. **Revista Brasileira de Ornitologia**, 23(2): 91-298.

PODOS, J. & NOWICKI, S. 2004. Beaks, adaptation and vocal evolution in Darwin's finches. **BioScience**, 54(6): 501-510.

PODOS, J. & WARREN, P. 2007. The evolution of geographic variation in birdsong. **Advan. Study Behav.**, 37: 403-458.

PODOS, J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalisation in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). **Evolution**, 51: 537–551.

PODOS, J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. **Nature**, 409: 185-188.

PODOS, J., SOUTHALL, J. A. & ROSSI-SANTOS, M. R. 2004. Vocal mechanics in Darwin's finches: correlation of beak gape and song frequency. **The Journal of Experimental Biology**, 207: 607-619.

PRICE, J. J. & LANYON, S. M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. **Evolution**, 5(7): 1514-1529.

QUEIROZ, K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 102: 6600-6607.

QUEIROZ, K. 2007. Species concepts and species delimitation. **Syst. Biol.**, 56(6): 879–886.

QVARNSTRÖM, A., HAAVIE, J., SAETHER, S. A., ERIKSSON, D. & PÄRT, T. 2006. Song similarity predicts hybridization in flycatchers. **J. Evol. Biol.**, 19(2006): 1202-1209.

RANDLE, E. & SANSOM, R. S. 2016. Exploring phylogenetic relationships of Pteraspidiformes heterotracheans (stem-gnathostomes) using continuous and discrete characters. **Journal of Systematic Palaeontology**, 15(7): 583-599.

RAPOSO, A. M. & HÖFLING, E. 2003. Overestimation of vocal caracteres in Suboscine taxonomy (Aves: Passeriformes: Tyranni): causes and implications. **Lundiana**, 4(1): 35-42.

REMSEN, J. V. Jr. 2012. Recognize newly described *Cinclodes espinhacensis*. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCprop548.html>. Acesso em: 20 de outubro de 2016.

REMSEN, J. V., JR., J. I. ARETA, C. D. CADENA, S. CLARAMUNT, A. JARAMILLO, J. F. PACHECO, J. PÉREZ-EMÁN, M. B. ROBBINS, F. G. STILES, D. F. STOTZ, AND K. J. ZIMMER. 2017. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>.

REMSEN, J.V. Jr. 2003. Family Furnariidae (Ovenbirds). Pp. 162-357 in: del Hoyo, J., Elliot, A. & Christie, D.A. eds. (2003) Handbook of the Birds of the World. Vol. 8. Broadbills to Tapaculos. Lynx Editions, Barcelona.

REMSEN, J.V. Jr. 2017. Ovenbirds (Furnariidae). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Editions, Barcelona.

REMSEN, J. V., JR., J. I. ARETA, C. D. CADENA, S. CLARAMUNT, A. JARAMILLO, J. F. PACHECO, J. PÉREZ-EMÁN, M. B. ROBBINS, F. G. STILES, D. F. STOTZ, AND K. J. ZIMMER. 2015. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.htm>.

ROBBINS, M. B. & ZIMMER, J. K. 2005. Taxonomy, vocalisations and natural history of *Philydor dimidiatum* (Furnariidae), with comments on the systematics of *Syndactyla* and *Simoxenops*. **Bull. B.O.C.**, 125(3): 212-228.

RYAN, M. J. & BRENOWITZ, E. A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. **The American Naturalist**, 126(1): 87-100.

SÆTRE, G., MOUM, T., BUREŠ, S., KRÁL, M., ADAMJAN, M. & MORENO, J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. **Nature**, 387: 589-592.

SARANATHAN, V., HAMILTON, D., POWELL, G. V., KROODSMA, D. E. & PRUM, R. O. 2007. Genetic evidence supports song learning in the three-wattled bellbird *Procnias tricarunculata* (Cotingidae). **Mol. Ecol.**, 16(17): 689-702.

SEDDON, N. & TOBIAS, J. A. 2010. Character displacement from the receiver's perspective: species and mate recognition despite convergent signals in suboscine birds. **Proc. R. Soc. B**, 277: 2475-2483.

SEDDON, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. **Evolution**, 59(1): 200-215.

SHUTLER, D. & WEATHERHEAD, P. J. 1977. Targets of sexual selection: song and plumage of wood warblers. **Evolution**, 44(8): 1967-1977.

SHY, E. & MORTON, E. 1986. Adaptation of amplitude structure of songs to propagation in field habitat in song sparrows. **Ethology**, 72: 177-184.

SICK, H. 2001. **Ornitologia Brasileira**. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 862 p.

SINGH, P. & PRICE, T. D. 2015. Causes of the latitudinal gradient in birdsong complexity assessed from geographical variation within two Himalayan warbler species. **Ibis**, 157: 511-527.

SLABBEKOORN, H. & PEET, M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. **Nature**, 424: 267.

SLABBEKOORN, H., KORT, S. & CATE, C. 1999. Comparative analysis of perch-coo vocalizations in *Streptopelia* doves. **The Auk**, 116(3): 737-748.

SLATER, P. J. B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. **Ethology Ecology & Evolution**, 1(1): 19-46.

SNOW, B. K. 1970. A field study of the bearded bellbird in Trinidad. **The Ibis**, 112(3): 1970.

TIBBETTS, E. A. & DALE, J. 2007. Individual recognition: it is good to be different. **Trends in Ecology and Evolution**, 22(10): 529-537.

TIETZE, D. T., MARTENS, J., SUN, Y. & PÄCKERT, M. 2008. Evolutionary history of treecreeper vocalisations (Aves: *Certhia*). **Organisms, Diversity & Evolution**, 8(2008): 305-324.

TOBIAS, J. A., BRAWN, J. D., BRUMFIELD, R. T., DERRYBERRY, E. P., NIRSCHEL, A. N. G. & SEDDON, N. 2012. The importance of Suboscine birds as study systems in ecology and evolution. **Ornitologia Neotropical**, 23: 261-274.

TOBIAS, J. A. & SEDDON, N. 2002. Female begging in European robins: do neighbors eavesdrop for extrapair copulations? **Behavioral Ecology**, 13(5): 637-642.

TOBIAS, J. A. & SEDDON, N. 2009. Signal design and perception in *Hypocnemis* antbirds: evidence for convergent evolution via social selection. **Evolution**, 63(12): 3168-3189.

TOBIAS, J. A., GAMARRA-TOLEDO, V., GARCÍA-OLAECHEA, D., PULGARÍN, P. C. & SEDDON, N. 2011. Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: social armaments are mutual ornaments. **J. of Evol. Biol.**, 24: 2118-2138.

TOUCHTON, J. M., SEDDON, N. & TOBIAS, J. A. 2014. Captive Rearing experiments confirm song development without learning in a Tracheophone Suboscine bird. **Plos One**, 9(4): 1-9.

TUBARO, P. L. & SEGURA, E. T. 1995. Geographic, ecological and subspecific variation in the song of the rufous-browed peppershrike (*Cclarhis gujanensis*). **The Condor**, 97: 192-803.

TUBARO, P. L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. **Etología**, 7: 19-32.

VASCONCELOS, M. F., LOPES, E. L., MACHADO, C. G. & RODRIGUES, M. 2008a. As aves dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaco: diversidade, endemismo e conservação [The birds of campos rupestres of the Espinhaco: diversity, endemism and conservation]. **Megadiversidade**, 4, 22124. <http://www.conservation.org.br/publicacoes/megadiversidade04.php>, acesso em 20 de julho de 2017.

WARD, S. & SLATER, J. B. 2005b. Raised thermoregulatory costs at exposed song posts increase the energetic cost of singing for willow warblers *Phylloscopus trochilus*. **Journal of avian biology**, 36: 280-286.

WASSERMAN, F. E. 1979. The relationship between habitat and song in the white-throated sparrow. **Condor**, 81:424-426.

WEIR, J. T. & WHEATCROFT, D. 2017. A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length. **Proc. R. Soc. B.**, 278: 1713-1720.

WEST-EBERHARD, M. J. 1938. Sexual selection, social competition, and speciation. **The Quarterly Review of Biology**, 58(2): 155-183.

WHITNEY, B. M. AND PACHECO, J. F. 1994. Behavior and vocalizations of *Gyalophylax* and *Megaxenops* (Furnariidae), two little-known genera endemic to northeastern Brazil. **Condor**, 96: 559–565.

WHITNEY, B.M. & PACHECO, J. F. 1997. Behaviour, vocalizations, and relationships of some *Myrmotherula* antwrens (Thamnophilidae) in eastern Brazil, with comments on the “plain-winged group”. **Orn. Monogr.**, 48: 809–819.

WILEY, R. H. & RICHARDS, D. G. 1982. in **Acoustic Communication in Birds**, eds. KROODSMA, D. E. & MILLER, E. H. (Academic, New York), 1: 132–181.

WINKLER, H. & SHORT, L. L. 1978. A comparative analysis of acoustical signals in pied woodpeckers (Aves, *Picoides*). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 160(1): 1-110.

ZACHOS, J., M. PAGANI, L. SLOAN, E. THOMAS, AND K. BILLUPS. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. **Science**, 292: 686–693.

ZIMMER, K. J. 2002. Species limits in Olive-backed Foliage-gleaners (*Automolus*: Furnariidae). **Wilson Bull.**, 114(1): 20-37.

ZIMMER, K. J. 2008. The White-eyed Foliage-gleaner (Furnariidae: *Automolus*) is two species. **The Wilson Journal of Ornithology**, 120(1): 10-25.

ZIMMER, K. J., AND M. L. ISLER. 2003. Family Thamnophilidae (typical antbirds). Pp. 448–681 in J. del Hoyo, A. Elliott, and D. Christie, eds. **Handbook of birds of the World**. Vol. 8. Lynx Editions, Barcelona.

ZYSKOWSKI, K. & PRUM, R. O. 1999. Phylogenetic analysis of the nest architecture of neotropical ovenbirds (Furnariidae). **Auk**, 116:891-911.

APÊNDICE

Identificação, tipo de vocalização, autoria, fonte, localidade e data de gravação dos indivíduos amostrados. Ind.: Indivíduo; S: Canto; C: Chamado.

Ind.	Espécie	S	C	Autor	Fonte	Local	Data
1	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Fábio Guglielmino	Particular	Santana do Riacho, Minas Gerais, Brasil	out/12
2	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Diego Murta	Particular	Pico da Lapinha, Minas Gerais, Brasil	set/15
3	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17
4	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17
5	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17
6	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17
7	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17
8	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Casa dos Currais, Jaboticatubas, MG, Brasil	mar/09
9	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Casa dos Currais, Jaboticatubas, MG, Brasil	set/09
10	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	nov/09
11	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	nov/09
12	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	nov/09
13	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	dez/09
14	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Serra da Lagoa Dourada, Jaboticatubas, MG, BR	fev/10
15	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Campo do Boi, Itabira, MG, BR	fev/10
16	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Guilherme Freitas	ASEC	Serra da Farofa, Jaboticatubas, MG, BR	fev/10
17	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	X	X	Roney Souza	Coleta	Serra de Altamira, Minas Gerais, Brasil	jul/17
18	<i>Cinclodes espinhacensis</i>		X	Roney Souza	Coleta	Santana do Riacho, MG, BR Serra do Breu,	jan/17

19	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	X		Guilherme Freitas		Serra do Breu, Santana do Riacho, MG, BR	dez/09
20	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	X		Marco Cruz	Particular	São José dos Ausentes, RS, Brasil	ago/12
21	<i>Cinclodes espinhacensis</i>	X		Roney Souza	Coleta	Serra de Altamira, Minas Gerais, Brasil	jul/17
22	<i>Cinclodes pabsti</i>	X	X	José Fernando Pacheco	Particular	Bom Jesus, RS, Brasil	out/91
23	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Marcelo Villegas	Particular	Bom Jardim da Serra, SC, Brasil	nov/14
24	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Eduardo Chiarani	Particular	Jaquirana, RS, Brasil	fev/12
25	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Theodore Parker	Particular	Rio Grande do Sul, Brasil	out/84
26	<i>Cinclodes pabsti</i>	X	X	Davis Finch		Aparados da Serra, RS, Brasil	ago/93
27	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Juan Areta		Fazenda Socorro, RS, Brasil	fev/09
28	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Márcio	Particular	Bom Jesus, RS, Brasil	mar/18
29	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Vitor Piacentini	Particular	Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	set/06
30	<i>Cinclodes pabsti</i>		X	Vitor Piacentini	Particular	Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	fev/07
31	<i>Cinclodes pabsti</i>	X	X	Luiz Gonzaga	ASEC	Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	nov/04
32	<i>Cinclodes pabsti</i>	X	X	Luiz Gonzaga	ASEC	Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	nov/04
33	<i>Cinclodes pabsti</i>	X		William Belton		Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	out/93
34	<i>Cinclodes pabsti</i>	X		Edson Endrigo	Particular	São Joaquim, Santa Catarina, Brasil	mai/10
35	<i>Cinclodes pabsti</i>	X		Edson Endrigo	Particular	São Joaquim, Santa Catarina, Brasil	jun/10
36	<i>Cinclodes pabsti</i>	X		Luiz Gonzaga	ASEC	Morro da Igreja, Urubici, SC, Brasil	nov/04
37	<i>Cinclodes atacamensis</i>		X	Juan Areta	Macaulay	Parque Nacional Lauca, Chile	out/11
38	<i>Cinclodes atacamensis</i>		X	Juan Areta	Macaulay	Mendoz, Argentina	nov/10
39	<i>Cinclodes atacamensis</i>	X		Linda	Macaulay	Tafe del Valle, Argentina	set/01
40	<i>Cinclodes comechingonus</i>		X	Davis Finch	Macaulay	San Luis, Argentina	nov/91
41	<i>Cinclodes comechingonus</i>		X	Davis Finch	Macaulay	San Luis, Argentina	nov/91
42	<i>Cinclodes comechingonus</i>	X		Davis Finch	Macaulay	San Luis, Argentina	nov/91
43	<i>Cinclodes excelsior</i>		X	Linda	Macaulay	Pichincha, Equador	nov/93
44	<i>Cinclodes excelsior</i>		X	Scott Olmstead	Macaulay	Napo, Equador	out/08
45	<i>Cinclodes fuscus</i>		X	Juan Areta	Macaulay	Parque Nacional Lauca, Chile	out/11
46	<i>Cinclodes fuscus</i>	X		Peter Hosner	Macaulay	Junín, Peru	set/08
47	<i>Cinclodes oustaleti</i>	X		Hope Batcheller	Macaulay	Santiago, Chile	jan/12
48	<i>Cinclodes oustaleti</i>		X	Christián Fernández	Particular	Tranque Quebrada Seca, Chile	jul/17
49	<i>Cinclodes albidiventris</i>	X		Steven Hilty	Macaulay	Apartaderos, Venezuela	jan/90

50	<i>Cinclodes albidiventris</i>	X	Paul Schwartz	Macaulay	Laguna de Mucabaja, Venezuela	ago/70
51	<i>Cinclodes albiventris</i>	X	Arnoud van den Berg	Macaulay	Ancash, Peru	nov/80
52	<i>Cinclodes albiventris</i>	X	Thomas Schulemberg	Macaulay	Pasco, Peru	jul/85
53	<i>Cinclodes albiventris</i>	X	Peter Hosner	Macaulay	Tucumán, Argentina	nov/06
54	<i>Cinclodes antarcticus</i>	X	Gregory Budney	Macaulay	Ilha O'Brien, Chile	fev/90
55	<i>Furnarius leucopus</i>	X	Ignacio Roesle	Macaulay	Minas Gerais, Brasil	jan/03
56	<i>Furnarius leucopus</i>	X	Davis Finch	Macaulay	Essequibo, Guiana	set/95
57	<i>Furnarius leucopus</i>	X	Heinz Remold	Macaulay	Minas Gerais, Brasil	nov/98
58	<i>Furnarius leucopus</i>	X	Jay McGowan/Matt Medler	Macaulay	Paraguai	jul/15
59	<i>Furnarius rufus</i>	X	William Belton	Macaulay	Rio Grande do Sul, Brasil	ago/81
60	<i>Furnarius rufus</i>	X	William Belton	Macaulay	Rio Grande do Sul, Brasil	out/93
61	<i>Furnarius rufus</i>	X	Theodore Parker	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	out/83
62	<i>Furnarius rufus</i>	X	Hennessey Bennett	Macaulay	El Beni, Bolívia	jun/98
63	<i>Furnarius torridus</i>	X	Paul Donahue	Macaulay	Ilha Llarina, Peru	dez/88
64	<i>Furnarius cinnamomeus</i>	X	Theodore Parker	Macaulay	Lambayeque, Peru	jun/80
65	<i>Furnarius cristatus</i>	X	Davis Finch	Macaulay	Chaco, Paraguay	ago/90
66	<i>Furnarius cristatus</i>	X	Krzysztof Zyskowski	Macaulay	Presidente Hayes, Paraguay	out/95
67	<i>Furnarius cristatus</i>	X	Krzysztof Zyskowski	Macaulay	Presidente Hayes, Paraguay	nov/95
68	<i>Furnarius cristatus</i>	X	Krzysztof Zyskowski	Macaulay	Alto Paraguay, Paraguay	set/99
69	<i>Furnarius cristatus</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Formosa, Argentina	jul/13
70	<i>Furnarius longirostris</i>	X	Paul Schwartz	Macaulay	Lara, Venezuela	set/73
71	<i>Geocerthia serrana</i>	X	Mark Robbins	Macaulay	Junín, Peru	set/08
72	<i>Lochmias nematura</i>	X	Heinz Remold	Macaulay	Parati, Rio de Janeiro, Brasil	mar/94
73	<i>Lochmias nematura</i>	X	Curtis Marantz	Macaulay	Parque Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil	jul/98
74	<i>Lochmias nematura</i>	X	Curtis Marantz	Macaulay	Parque Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil	jul/98
75	<i>Lochmias nematura</i>	X	Jay McGowan/Matt Medler	Macaulay	Paraguai	jul/15
76	<i>Phleocryptes melanops</i>	X	Jay McGowan/Matt Medler	Macaulay	Paraguai	jul/15
77	<i>Premnornis guttuliger</i>	X	Thomas Schulemberg	Macaulay	Junín, Peru	jun/97
78	<i>Premnornis guttuliger</i>	X	Linda	Macaulay	Floresta nebulosa Mindo, Equador	set/03
79	<i>Pseudocolaptes boissoneauii</i>	X	Theodore Parker	Macaulay	La Libertad, Peru	set/79

80	<i>Pseudocolaptes boissoneautii</i>	X	Mark Robbins	Macaulay	Cuzco, Peru	out/12
81	<i>Pseudocolaptes lawrencii</i>	X	David Ross	Macaulay	Cartago, Costa Rica	abr/96
82	<i>Tarphonomus certhioides</i>	X	Linda	Macaulay	Salta, Argentina	out/01
83	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Theodore Parker	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	jun/90
84	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Julian Vidoz	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	ago/09
85	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Julian Vidoz	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	jan/10
86	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	set/12
87	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Rose Ann Rowlett	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	out/79
88	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Julian Vidoz	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	jan/10
89	<i>Tarphonomus harterti</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Santa Cruz, Bolívia	set/12
90	<i>Limnornis curvirostris</i>	X	William Belton	Macaulay	Rio Grande do Sul, Brasil	jan/76
91	<i>Limnornis curvirostris</i>	X	Theodore Parker	Macaulay	Est. Biol. Taim, Rio Grande do Sul, Brasil	nov/82
92	<i>Limnornis curvirostris</i>	X	Davis Finch	Macaulay	Mostardas, Rio Grande do Sul	nov/82
93	<i>Limnornis curvirostris</i>	X	Peter Hosner	Macaulay	Entre Ríos, Argentina	nov/06
94	<i>Limnornis curvirostris</i>	X	Peter Hosner	Macaulay	Entre Ríos, Argentina	nov/06
95	<i>Upucerthia albigula</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Putre, Chile	out/11
96	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Davis Finch	Macaulay	Los Menucos, Argentina	nov/91
97	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Linda	Macaulay	Tucumán, Argentina	out/01
98	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Mark Robbins	Macaulay	Argentina	nov/06
99	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Hope Batcheller	Macaulay	Santiago, Chile	jan/12
100	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Linda	Macaulay	Santiago, Chile	out/14
101	<i>Upucerthia dumetaria</i>	X	Linda	Macaulay	Santiago, Chile	out/14
102	<i>Upucerthia saturator</i>	X	Mark Robbins	Macaulay	El Bolsón, Argentina	out/06
103	<i>Upucerthia saturator</i>	X	Mark Robbins	Macaulay	El Bolsón, Argentina	nov/06
104	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Benjamin Clock	Macaulay	Junín, Peru	nov/03
105	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Putre, Chile	out/11
106	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Putre, Chile	out/11
107	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Parque Nacional Lauca, Chile	out/11
108	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Parque Nacional Lauca, Chile	out/11
109	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Parque Nacional Lauca, Chile	out/11

110	<i>Upucerthia validirostris</i>	X	Juan Areta	Macaulay	Putre, Chile	out/11
-----	-------------------------------------	---	------------	----------	--------------	--------
