

Análise biogeográfica da avifauna da região oeste do baixo Rio Negro, amazônia brasileira

Sérgio H. Borges

Fundação Vitória Amazônica. Rua Estrela D'Alva, casa 7, Conjunto Morada do Sol, Aleixo, 69060-510 Manaus, Amazonas.
E-mail: sergio@fva.org.br

ABSTRACT. Biogeographical analysis of the avifauna in the lower western Rio Negro region in the Brazilian Amazon. This study makes a detailed biogeographical analysis of Central Amazon avifauna west of the Rio Negro, where Parque Nacional do Jaú (PNJ) is located. The geographical distribution of 383 bird taxa (species or subspecies) recorded in PNJ was analyzed through qualitative and quantitative biogeographic methods (cluster analysis and parsimony analysis of endemism). Results showed that the avifauna of PNJ is strongly influenced by the northwestern and western regions of the Amazon Basin. Three biogeographic units were identified and PNJ grouped with sites in the upper Orinoco river and Guiana. Similarly, JNP grouped with the upper Orinoco river and Guiana is the sister-group in the area cladogram with strongest support. Different subgroups of species reveal area cladograms with different topologies, suggesting complex scenarios of avifauna diversification. These scenarios may have been influenced by geological events occurring during the Miocene and Pleistocene. In this study was identified an area of endemism previously not described for the Amazon, the Rio Negro endemic area. The avifauna of PNJ is representative of the northwestern and western Amazon and has taxa with distributions restricted to the central region of the Amazon, reinforcing its importance in protecting the biodiversity of the Amazon.

KEY WORDS. Amazon biogeography; areas of endemism; Miocene; Neotropical birds; parsimony analysis of endemism; Pleistocene.

RESUMO. Neste estudo é realizada uma análise biogeográfica detalhada da avifauna da Amazônia Central a oeste do Rio Negro, região onde está localizado o Parque Nacional do Jaú (PNJ). As distribuições geográficas de 383 táxons (espécies e subespécies) de aves registradas no PNJ foram analisadas através de métodos biogeográficos qualitativos e quantitativos (análise de agrupamento e análise de parcimônia de endemismo). A avifauna do PNJ é fortemente influenciada pelas regiões noroeste e oeste da bacia amazônica. Foram identificadas três unidades biogeográficas e o PNJ se agrupa com sítios localizados no alto Rio Orinoco e na Guiana. De modo similar, o PNJ se agrupa com o sítio do alto Rio Orinoco tendo a Guiana como grupo-irmão no cladograma de área com maior suporte. Diferentes sub-grupos de espécies revelaram cladogramas de áreas com variadas topologias, sugerindo complexos cenários de diversificação da avifauna amazônica. Estes cenários biogeográficos podem ter sido influenciados por eventos geológicos ocorridos durante o Mioceno e Pleistoceno. Neste estudo foi identificada uma área de endemismo não descrita para a Amazônia – a área de endemismo Rio Negro. A avifauna da região do PNJ, além de ser representativa dos setores noroeste e oeste da Amazônia, possui táxons de distribuição restrita à região central da Amazônia, reforçando ainda mais sua importância na proteção da biodiversidade amazônica.

PALAVRAS-CHAVE. Aves neotropicais; análise de parcimônia de endemismo; áreas de endemismos; biogeografia da Amazônia; Mioceno; Pleistoceno.

Hipóteses sobre como as espécies evoluíram no tempo e no espaço são construídas e testadas a partir da interação de fases distintas e complementares de estudos biogeográficos que incluem a construção de uma sólida base de dados sobre a distribuição das espécies, a identificação de padrões de distribuição, a delimitação de áreas de endemismo de espécies que comparti-

lham histórias evolutivas comuns, o estabelecimento de interrelações entre estas áreas de endemismo e a identificação de processos físicos e biológicos que podem atuar como mecanismos causais destas distribuições (BALL 1975, CRACRAFT 1983, ROSEN 1995a). O desenvolvimento dos estudos biogeográficos sobre as aves amazônicas seguiram, em linhas gerais, estas fases.

Naturalistas nos séculos passados e ornitólogos modernos vêm continuamente acumulando dados sobre a distribuição geográfica das aves amazônicas. Pesquisadores também começaram a notar padrões recorrentes na distribuição de espécies de aves na Amazônia. Um dos padrões melhor conhecido é a influência do sistema hidrográfico sobre a distribuição das aves, onde várias espécies aparentadas (mesmo gênero ou diferentes subespécies) se substituem em margens opostas dos grandes tributários da bacia amazônica como os rios Negro, Madeira e o próprio Solimões/Amazonas (SICK 1967, HAFFER 1992).

Outros padrões de distribuição de aves amazônicas também começaram a ser identificados a partir dos trabalhos do ornitólogo alemão Jürgen Haffer. Haffer reuniu e analisou uma enorme quantidade de dados de coletas de aves identificando as grandes unidades biogeográficas da América do Sul baseadas na distribuição das aves (HAFFER 1969, 1974). Os estudos de Haffer foram ampliados por CRACRAFT (1985), que identificou 33 áreas de endemismo para a avifauna da América do Sul.

Além de auxiliarem na delimitação de unidades biogeográficas, ornitólogos e outros especialistas propuseram vários mecanismos de especiação para explicar a grande diversidade de espécies da biota amazônica. Entre estas hipóteses biogeográficas estão aqueles que destacam a importância dos gradientes ecológicos na geração de espécies simpátricas (ENDLER 1982, SMITH *et al.* 1997), a suposta existência de refúgios florestais pleistocênicos (HAFFER 1969), a influência do sistema hidrográfico na diversificação da biota (AYRES & CLUTTON-BROCK 1992, HAFFER 1992), os arcos geológicos espalhados pela bacia amazônica como indicadores de processos de vicariância (SILVA & PATTON 1998, PATTON & SILVA 2001) e o papel biogeográfico dos mares e lagos salobros que invadiram a bacia amazônica (MARROIG & CERQUEIRA 1997, NORES 1999, BATES 2001). Estas hipóteses biogeográficas são complexas e descrições mais completas podem ser encontradas em HAFFER (2001) e COLINVAUX *et al.* (2001).

Análises biogeográficas da distribuição de aves na Amazônia são importantes por ajudarem na delimitação de áreas de endemismos, na geração de hipóteses sobre mecanismos causais de especiação e na identificação de áreas relevantes para a conservação da biodiversidade (SICK 1967, HAFFER 1969, 1974, WETTEBERG *et al.* 1976, CRACRAFT 1983, 1985, RYLANDS 1991, BATES *et al.* 1998). A relativa escassez de conhecimento sobre a distribuição das espécies de aves em alguns setores da bacia, entretanto, têm dificultado estas aplicações. Mesmo locais considerados como bem amostrados ainda podem revelar importantes registros ornitológicos (OREN & ALBUQUERQUE 1991, ALEIXO *et al.* 2000). Estudos mais regionalizados, portanto, podem revelar aspectos importantes e desconhecidos da biogeografia de aves na bacia amazônica.

A região oeste do baixo Rio Negro foi apontada como uma área de grande relevância para estudos ornitológicos (OREN & ALBUQUERQUE 1991). Os trabalhos de campo nesta região iniciaram-se com os inventários intensivos e estudos ecológicos sobre a aves do Parque Nacional do Jaú (BORGES & CARVALHAES 2000,

BORGES *et al.* 2001, BORGES 2004). O Parque Nacional do Jaú (PNJ) está localizado entre os rios Negro, Japurá e Solimões, uma posição intermediária entre as áreas de endemismos já mapeadas para aves amazônicas (HAFFER 1974, 1978, CRACRAFT 1985, SILVA *et al.* 2002). A região também é reconhecida como uma área de contato secundário entre espécies que, hipoteticamente, se originaram na periferia da bacia amazônica (HAFFER 1985).

No presente artigo, é apresentado um estudo biogeográfico detalhado da avifauna do setor oeste do Rio Negro através de uma análise da distribuição geográfica das aves registradas no PNJ. As principais questões que nortearam o estudo foram: Quais são as afinidades biogeográficas entre o setor oeste do baixo Rio Negro e outras regiões da Amazônia? Quais espécies de aves caracterizam a posição biogeográfica da região do PNJ e como estes elementos se distribuem ecologicamente? Qual a relação biogeográfica entre a região do Parque e as áreas de endemismos de aves amazônicas? A região central da Amazônia, em sua porção oeste do Rio Negro, é uma região de transição entre áreas de endemismos ou existem espécies restritas a este setor?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O Parque Nacional do Jaú (PNJ) é uma das maiores unidades de conservação do bioma amazônico, ocupando uma área de 2.272.000 hectares localizados entre os rios Negro, Solimões e Japurá (Fig. 1). A região do Parque incorpora um mosaico de vários tipos de vegetação florestal e não florestal classificadas em: matas de terra firme, matas inundadas por rios de água preta ou matas de igapó, vegetações de campinas e campinaranas associadas a solos arenosos e outros tipos de vegetação com distribuições mais restritas como capoeiras e vegetações sobre solos hidromórficos dos setores interfluviais do Parque (FERREIRA 1997, FERREIRA & PRANCE 1998, BORGES *et al.* 2001, VICENTINI 2004). A avifauna de vários destes tipos de vegetação foi alvo de estudos específicos permitindo um bom entendimento do uso de habitat pelas aves do PNJ (BORGES & CARVALHAES 2000, BORGES 2004). Informações mais detalhadas sobre o PNJ incluindo descrições de vegetação, clima, solos e geologia podem ser obtidas em (FERREIRA 1997, FERREIRA & PRANCE 1998, FVA/IBAMA 1998, BORGES *et al.* 2001, VICENTINI 2004).

Distribuição geográfica e taxonomia

Este estudo é baseado em uma análise detalhada da listagem publicada de aves do PNJ, atualizada em trabalhos de campo mais recentes (BORGES *et al.* 2001). Aves aquáticas (*e.g.* Ardeidae e Scolopacidae), migrantes (*e.g.* Hirundinidae, *Tyrannus savana* Vieillot, 1808 – Tyrannidae) e espécies cujas identificações não foram conclusivas foram excluídas das análises, o que corresponde a cerca de 18,5% das espécies registradas no PNJ. Todas as espécies polítípicas de aves foram identificadas em nível de subespécie utilizando informações das seguintes fontes: a) *coleta de espécimens na região*: aproximadamente 114 espécies de aves que ocorrem no PNJ estão representadas por

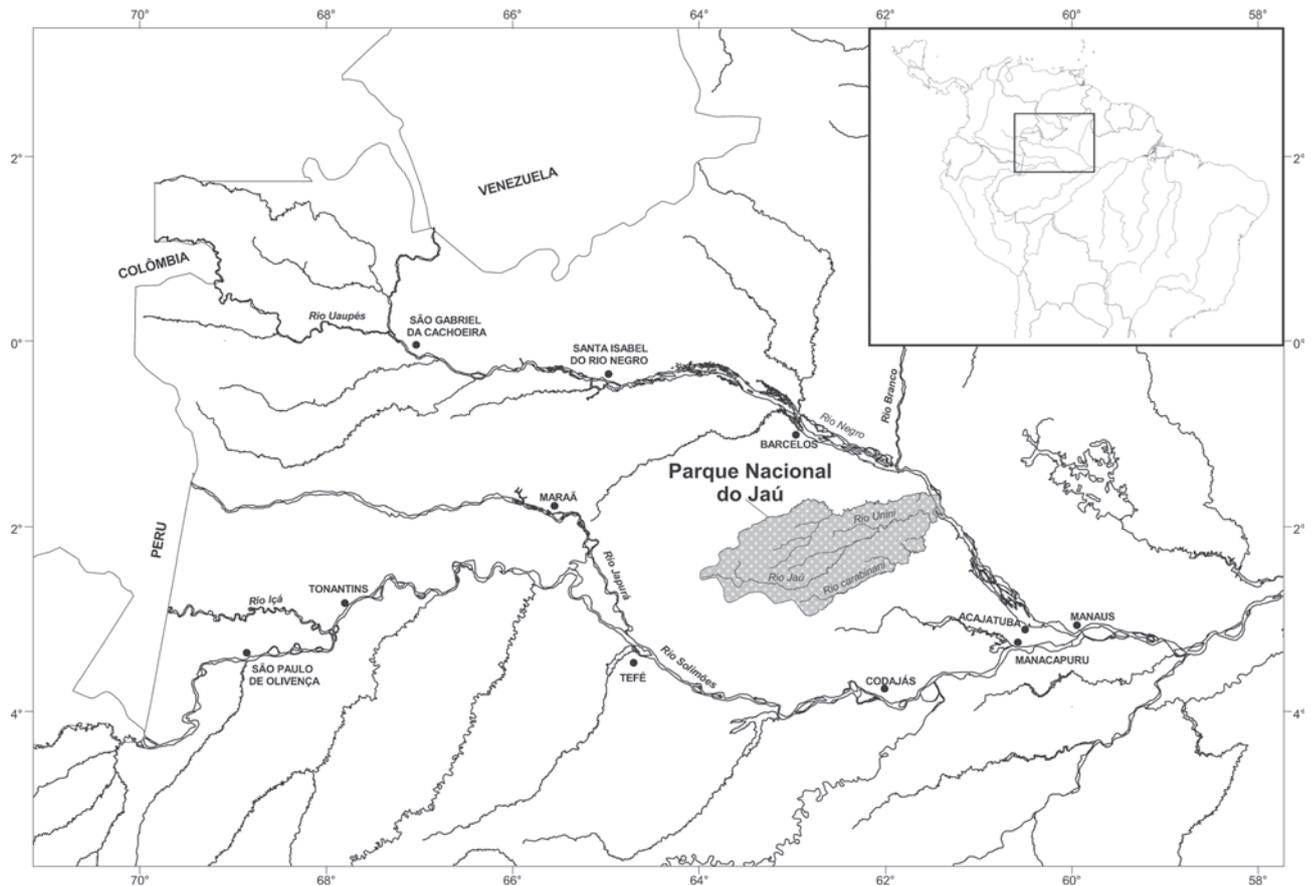


Figura 1. Mapa do noroeste da Amazônia com a localização do Parque Nacional do Jaú. Os pontos se referem às sedes dos municípios citados no texto.

espécimens coletados e depositados na coleção de aves do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). Comparações deste material com exemplares já identificados na coleção do MPEG e descrição de subespécies na literatura especializada permitiram identificações seguras destes exemplares; b) *análise de espécimens coletados no interflúvio Negro/Japurá*: o MPEG possui uma coleção de aves coletadas nas proximidades do município de Maraã localizado na margem esquerda do Rio Japurá. Além disto, existem vários exemplares coletados em Barcelos e Moura, municípios localizados a cerca de 50 quilômetros ao norte da foz do Rio Jaú (NOVAES 1994). Estes municípios estão localizados no mesmo interflúvio que o PNJ (Fig. 1), sendo razoável admitir que as subespécies coletadas nestes setores são as mesmas que ocorrem no Parque. De fato, comparações entre exemplares coletados em Maraã, Barcelos, Moura e PNJ indicam que estas subespécies devem se distribuir de modo contínuo pelo interflúvio Negro/Japurá. Foram analisados exemplares de 295 espécies ou subespécies de aves coletadas no interflúvio Negro/Japurá representando 77% dos taxóons analisados no presente estudo; c) *identificação por proximidade geográfica*: as dis-

tribuições geográficas das espécies de aves registradas no PNJ que não possuem exemplares coletados, foram estudadas utilizando como referências principais os catálogos de PINTO (1944, 1978), FRIEDMANN (1948) e outras obras de referência (RIDGELY & TUDOR 1989, 1994, DEL HOYO *et al.* 1992, 1993, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2003, 2004). Nestes casos, a identificação das subespécies foi feita por proximidade geográfica com o setor oeste do Rio Negro.

A taxonomia e a distribuição geográfica dos táxons de aves adotadas no presente estudo segue PINTO (1944, 1978), NORGAARDEN-OLESEN (1973, 1974), ISLER & ISLER (1987), DEL HOYO *et al.* (1992, 1993, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2003, 2004), RIDGELY & TUDOR (1989, 1994) e revisões taxonômicas mais recentes de espécies ou grupos de espécies (ver notas taxonômicas e biogeográficas no Anexo I).

Biogeografia descritiva

As distribuições das espécies e subespécies de aves do PNJ foram categorizadas seguindo uma divisão da bacia amazônica em quatro setores como sugerido por WALLACE (1852): os seto-

res leste e oeste do Rio Negro e os setores leste e oeste do Rio Madeira. Esta divisão biogeográfica se justifica pelo fato de que os limites de distribuição de várias espécies e subespécies de aves na Amazônia coincidem com os grandes rios da bacia, principalmente o Madeira, Amazonas e Negro (HAFFER 1992). As distribuições geográficas das aves do PNJ foram classificadas em: (a) espécies de distribuição ampla pela Amazônia que ocorrem em três ou mais dos setores definidos acima; (b) espécies restritas ao noroeste da Amazônia no sul da Venezuela, noroeste do Brasil e sudeste da Colômbia. Uma boa parte destas espécies só ocorre na margem direita do Rio Negro. As distribuições de algumas espécies classificadas nesta categoria se estendem até Roraima e Guianas, mas não ocorrem na Amazônia Central a leste do Rio Negro (e.g. Manaus); (c) espécies de distribuição ampla ao norte do Rio Solimões/Amazonas incluindo ambas as margens do Rio Negro (e.g. *Microbates collaris collaris* Pelzeln, 1868 – Sylviidae); (d) espécies que se distribuem no noroeste e oeste da Amazônia em ambas as margens do Rio Solimões/Amazonas; (e) espécies que se distribuem no noroeste e oeste da Amazônia, mas são restritas ao norte do Rio Solimões/Amazonas; (f) espécies do oeste da Amazônia em ambas as margens do Solimões/Amazonas, mas aparentemente não registradas na porção noroeste da bacia; (g) espécies restritas ao centro-oeste da Amazônia entre os rios Negro e Solimões; (h) espécies registradas no oeste da Amazônia ao norte do Rio Solimões/Amazonas, mas não encontradas no noroeste da bacia; (i) espécies com outros tipos de distribuição: neste caso são incluídas espécies que não se enquadram nas grandes categorias geográficas definidas acima. Um exemplo de ave desta categoria é o pequeno passeriforme *Myrmotherula klagesi* Todd, 1927 – Thamnophilidae, encontrada na região do médio Amazonas (Santarém) e baixo Rio Negro (RIDGELY & TUDOR 1994).

Biogeografia quantitativa

As análises biogeográficas quantitativas foram baseadas nas comparações entre as listagens de espécies de aves das seguintes regiões da Amazônia (Fig. 2): 1) Quebrada Sucusari, Peru, a oeste do Rio Napo. Uma listagem de aves desta região foi gentilmente cedida pelo ornitólogo Bret Whitney (B. Whitney, Museum of Natural Science – Louisiana State University, com. pess.), 2) região do alto Rio Orinoco na Venezuela (ZIMMER & HILTY 1997), 3) Parque Nacional do Jaú (presente estudo), 4) região norte de Manaus (COHN-HAFT *et al.* 1997), 5) região de Belém e proximidades (NOVAES & LIMA 1998), 6) Alta Floresta no norte do Mato Grosso (ZIMMER *et al.* 1997), 7) Cachoeira de Nazaré na região oeste de Rondônia (STOTZ *et al.* 1997) e 8) Rio Uruçu no oeste da Amazônia (PERES & WHITTAKER 1991). Comparações entre listagens de espécies de aves para diferentes propostas apresentam problemas intrínsecos incluindo técnicas utilizadas nos estudos, habilidade dos ornitólogos em identificar as espécies, esforço de amostragem e habitats estudados (REMSEN 1994). Foram adotados alguns critérios para tornar as listagens mais comparáveis entre si. Com exceção da listagem de Belém (NOVAES & LIMA 1998), nenhuma das listas acima apresenta identificação subespecífica.

Para lidar com este problema, as subespécies de aves de cada uma das listagens foram identificadas por proximidade geográfica utilizando como base o catálogo de PINTO (1978), FRIEDMANN (1948) e os volumes já publicados do Handbook of Birds of the World (DEL HOYO *et al.* 1992, 1993, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2003, 2004). Também foram consultados inventários locais para conferir a identidade de alguns táxons (PINTO & CAMARGO 1957, NOVAES & LIMA 1991). Não foram considerados casos onde as descrições das distribuições geográficas fossem ambíguas ou tornassem difíceis a identificação dos táxons.

O uso de subespécies em análises biogeográficas é problemático, já que parte dos táxons descritos na literatura ornitológica não são unidades evolutivas e sim variações clinais subjetivas (CRACRAFT 1985). Por outro lado, um grande número de espécies que ocorrem na bacia amazônica são politípicas e parte das subespécies que as compõem são válidas. Assim, tratar espécies politípicas como entidades homogêneas tende a “uniformizar” as distribuições geográficas de entidades potencialmente importantes para análises biogeográficas e de conservação (BATES & DEMOS 2001). Além disso, estudos recentes têm demonstrado que o uso de subespécies em análises biogeográficas pode ser informativo (BATES *et al.* 1998).

As listagens discriminam os diferentes tipos de habitats onde cada espécie foi registrada (campinas, matas de várzea, matas de terra firme, savanas, etc.). Nem todos os habitats ocorrem em todas as localidades e a ausência de algumas espécies de aves num sítio pode ser explicada pela ausência de habitat apropriado. As matas de terra firme são o único tipo de vegetação distribuído amplamente nas localidades comparadas. Nas comparações entre as listagens foram consideradas somente aves de matas de terra firme das famílias não Passeriformes e parte dos Passeriformes Suboscines (Dendrocolaptidae, Furnariidae, Thamnophilidae e Formicariidae). Estes grupos taxonômicos foram escolhidos porque existe um tratamento taxonômico mais integrado e recente para estes táxons (PINTO 1978, DEL HOYO *et al.* 1992, 1993, 1996, 1997, 1999, 2001, 2002, 2003, 2004).

Análises quantitativas

Análises fenéticas e de parcimônia foram utilizadas a fim de determinar as regiões de maior similaridade com a avifauna do PNJ e estabelecer hipóteses de relações históricas entre a região oeste do Rio Negro e outras regiões da Amazônia. As listas de espécies foram comparadas através de uma análise de agrupamento com dados de presença ou ausência utilizando o índice de Jaccard como distância de similaridade e a associação pelas médias como método de ligação (McCUNE & GRACE 2002). A aplicação de métodos fenéticos em biogeografia baseia-se no fato de que regiões com altos níveis de similaridade podem compartilhar, ao menos parcialmente, histórias biogeográficas comuns (ROSEN 1995b). Para testar a hipótese de correlação entre similaridade faunística e distância geográfica entre os sítios foi realizado um teste de Mantel. As distâncias geográficas aproximadas entre os sítios comparados foram calculadas através de um Sistema de Informações Geográficas (SIG).

As listas de espécies foram analisadas através de uma análise de parcimônia de endemismos (PAE – do original em inglês parsimony analysis of endemism) para identificar hipóteses de relações de área entre os sítios. As análises PAE têm sido aplicadas em estudos recentes de distribuição de vários grupos de vertebrados neotropicais como anuros (RON 2000), lagartos (ÁVILA-PIRES 1995), mamíferos (FERNANDES *et al.* 1995, SILVA & OREN 1996, COSTA *et al.* 2000) e aves (BATES *et al.* 1998). Para uma revisão mais completa de estudos que aplicaram o método PAE consultar NIHEI (2006). Estes estudos se utilizaram das áreas de endemismos identificadas para aves (BATES *et al.* 1998, RON 2000), os grandes interflúvios da bacia amazônica (SILVA & OREN 1996) ou quadros de tamanho uniforme (COSTA *et al.* 2000) como unidades geográficas operativas. No presente estudo foram analisadas listagens de aves que são representativas das unidades biogeográficas já identificadas para a Amazônia (Fig. 2).

A PAE tem sido aplicada em biogeografia para identificar áreas de endemismos (MORRONE 1994, GARCIA-BARRROS *et al.* 2002) e estabelecer hipóteses de relações históricas entre áreas (SILVA & OREN 1996, BATES *et al.* 1998). Entre as principais críticas ao método está o fato do mesmo não levar em consideração as relações filogenéticas entre as espécies que se distribuem nas áreas analisadas e considerar a vicariância como o único processo responsável pelos padrões biogeográficos ignorando outros processos importantes como dispersão (HUMPHRIES 1989, BISCONTI *et al.* 2001, BROOKS & VAN VELLER 2003, SANTOS 2005). Apesar destas limitações, algumas características tornam a PAE um método legítimo na elaboração de hipóteses de relações entre áreas (NIHEI 2006). As relações históricas entre áreas podem ser parcialmente recuperadas através da PAE, ainda que o mesmo tenda a simplificar os cenários históricos devido a suas assunções mais restritivas (BROOKS & VAN VELLER 2003). Existe certa congruência entre os cladogramas de área obtidos pela PAE e aqueles obtidos através de métodos estritamente cladísticos (CRACRAFT & PRUM 1988, BATES *et al.* 1998). Além disso, a maior parte dos processos identificados como responsáveis pelos padrões de distribuição de aves e outros vertebrados na Amazônia implica algum mecanismo de vicariância (LYNCH 1989, HAFFER 2001).

A base para as análises PAE é um matriz de espécies (caracteres) x regiões onde a ocorrência de uma espécie é codificada como 1 (presente) ou 0 (ausente) (ROSEN 1995b, MORRONE & CRISCI 1995). Espécies que ocorrem em todos os sítios (simplesiomorfias regionais) e aquelas restritas a somente uma localidade (autapomorfias regionais) foram omitidas das análises (ROSEN 1995b). Uma localidade externa sem espécies (0) foi introduzida nas análises para representar uma área ancestral hipotética (enraizamento de Lundberg cf. ROSEN 1995b).

Além das análises da matriz completa de dados, foram realizadas análises individuais com aves não Passeriformes, aves Passeriformes, com as famílias Furnariidae e Dendrocolaptidae juntas e com as famílias Thamnophilidae e Formicariidae juntas. Estas análises separadas foram realizadas com o objetivo de investigar se a utilização de diferentes sub-grupos de aves

resultariam em diferentes topologias nas relações históricas entre as áreas analisadas.

As análises foram feitas utilizando-se o programa PAUP* (SWOFFORD 1991). As árvores de consenso foram construídas a partir da opção “50% majority rule”. A estabilidade das árvores foi acessada através do índice de decaimento (= índice ou suporte de Bremer) que pode ser interpretado como o número de passos extras necessários para “desfazer” um ramo ou relação entre táxons em um cladograma de consenso (BREMER 1994). Valores mais altos do índice de decaimento indicam relações filogenéticas e, neste caso relações entre áreas, mais estáveis (BREMER 1994). Os índices de decaimento foram calculados utilizando-se o programa Autodecay versão 5.3. Para comparar as árvores individuais foi calculado o índice de suporte total, que é a soma dos índices de decaimento de todos os ramos da árvore de consenso dividido pelo número de passos da árvore mais parcimoniosa (BREMER 1994).

RESULTADOS

Biogeografia descritiva

As distribuições geográficas de 383 táxons (espécies ou subespécies) das cerca de 470 espécies de aves registradas para a região do Parque Nacional do Jaú foram analisadas neste estudo (Anexo I). A maioria das espécies (> de 50%) apresenta uma ampla distribuição pela Amazônia (Tab. I). Um pequeno número de aves deste grupo apresenta registros pontuais pela Amazônia, sendo algumas delas especialistas de habitats de ocorrência restrita na bacia como savanas e campinas de areia branca (*e.g.* *Neopipo cinnamomea* (Lawrence, 1869) – Tyrannidae; *Rhytipterna immunda* (Sclater & Salvin, 1873) – Tyrannidae) ou devem apresentar baixas densidades populacionais (*e.g.* *Nyctibius aethereus* (Wied, 1820) – Nyctibiidae).

A avifauna do PNJ exhibe maior afinidade com aquelas encontradas nas regiões oeste e noroeste da Amazônia (Tab. I, Figs 3-6). Várias destas espécies parecem ter suas distribuições associadas à bacia do Rio Negro como *Rhegmatorhina cristata* (Pelzeln, 1868) – Thamnophilidae; *Dolospingus fringilloides* (Pelzeln, 1870) – Emberizidae e *Hylophilus brunneiceps* Sclater, 1866 – Vireonidae. A distribuição de algumas das espécies do noroeste da Amazônia está associada a habitats típicos da bacia do Rio Negro como vegetações alagáveis de igapó e campinas de areia branca (*e.g.* *Myrmeciza disjuncta* Friedmann, 1945 – Thamnophilidae; *H. brunneiceps* e *D. fringilloides*).

O oeste da Amazônia é outro setor com forte influência na avifauna do PNJ (Tab. I). A maioria destas espécies se distribui amplamente do oeste do Rio Negro até a alta Amazônia ao sul e norte do Rio Amazonas/Solimões nas terras baixas do Peru e Equador (*e.g.* *Nothocrax urumutum* (Spix, 1825) – Cracidae e *Celeus torquatus occidentalis* (Hargitt, 1889) – Picidae). Uma parte importante das espécies da alta Amazônia ocorre somente ao norte do Rio Amazonas/Solimão (*e.g.* *Deconychura longicauda connectens* J.T. Zimmer, 1929 – Dendrocolaptidae e *Dendrocolaptes certhia radiolatus* Sclater & Salvin, 1868 – Dendrocolaptidae). Um nú-



Figura 2. Área de endemismos para aves amazônicas segundo HAFFER (1974), HAFFER (1978), CRACRAFT (1985) and SILVA *et al.* (2002) mostrando os sítios comparados neste estudo: 1) Quebrada Sucusari (Bret Whitney, com. pess.), 2) alto Rio Orinoco, Venezuela (ZIMMER & HILTY 1997), 3) Parque Nacional do Jaú (presente estudo), 4) Manaus (COHN-HAFT *et al.* 1997), 5) Belém (NOVAES & LIMA 1998), 6) Alta Floresta (ZIMMER *et al.* 1997), 7) Cachoeira Nazaré (STOTZ *et al.* 1997) e 8) Rio Uruçu (PERES & WHITTAKER 1991).

Tabela I. Número de espécies de aves registradas no Parque Nacional do Jaú distribuídas nas categorias biogeográficas adotadas neste estudo.

| Categorias de distribuição geográfica | Número de espécies |
|---|--------------------|
| Espécies de distribuição ampla | 200 (52%) |
| Noroeste da Amazônia | 45 (11%) |
| Distribuição ampla ao norte do Rio Solimões/Amazonas | 45 (11%) |
| Noroeste e oeste da Amazônia em ambas as margens do Rio Solimões/Amazonas | 38 (10%) |
| Noroeste e oeste da Amazônia ao norte do Rio Solimões/Amazonas | 28 (7%) |
| Oeste da Amazônia em ambas as margens do Rio Solimões/Amazonas | 9 (2%) |
| Amazônia Central entre os rios Negro e Solimões | 9 (2%) |
| Oeste da Amazônia ao norte do Rio Solimões/Amazonas | 5 (1%) |
| Outros tipos de distribuição | 4 (1%) |
| Total de espécies | 383 |

mero restrito de espécies da alta Amazônia parece não alcançar o noroeste amazônico (*e.g.* *Formicarius analis zamorae* – Chapman, 1923 – Formicariidae e *Lanio fulvus peruvianus* Carriker, 1934 – Thraupidae). Algumas poucas subespécies ($n = 11$) encontradas no PNJ parecem ser substituídas por outras subespécies no alto Rio Negro (Anexo I).

A avifauna do PNJ possui espécies consideradas restritas às áreas de endemismo Imeri, Napo, Inambari e Guiana (Figs 3-6). A área de endemismo Imeri é suportada por 18 táxons (HAFFER 1978, CRACRAFT 1985) sendo nove deles registrados no PNJ: *Selenidera nattereri* (Gould, 1836) – Ramphastidae; *M. disjuncta*; *Myrmotherula ambigua* Zimmer, 1932 – Thamnophilidae; *Myrmotherula cherriei* Berlepsch & Hartert, 1902 – Thamnophilidae; *R. cristata*; *Gymnophithys leucaspis lateralis* Todd, 1927 – Thamnophilidae; *Heterocercus flavivertex* Pelzeln, 1868 – Pipridae; *Hylophilus b. brunneiceps* Sclater, 1866; *D. fringilloides*. As áreas de endemismos do oeste da Amazônia (Napo e Inambari) também exercem uma certa influência sobre a avifauna do PNJ com treze espécies registradas na região: *N. urumutum*, *Pionopsitta barrabandi* (Kuhl, 1820) – Psittacidae; *Amazona festiva festiva* (Linnaeus, 1758) – Psittacidae; *Topaza pyra* (Gould, 1846) –



Figuras 3-6. Espécies de aves representativas das afinidades biogeográficas do Parque Nacional do Jaú: (3) *Selenidera natereri*, um araçari de matas de terra firme amplamente distribuído pela região noroeste da bacia amazônica. Esta é uma das espécies que dão suporte a area de endemismo Imeri, (4) *Pteroglossus azara azara* um táxon restrito a área de endemismo Rio Negro registrado em vários habitats como matas de terra firme, campinaranas e matas de igapó, (5) *Nonnula amaurocephala* um joão-bobo especializado em matas de igapó do baixo Rio Negro, (6) *Dolospingus fringilloides* um papa-capim especializado em campinas e igapós abertos ao longo do Rio Negro.

Trochilidae; *Pharomachrus pavoninus* (Spix, 1824) – Trogonidae; *Eubucco richardsoni* (Gray, 1846) – Capitonidae; *Dendrexetastes rufigula devillei* (Lafresnaye, 1850) – Dendrocolaptidae; *Frederickena unduligera* (Pelzeln, 1868) – Thamnophilidae; *Myrmotherula assimilis* Pelzeln, 1868 – Thamnophilidae; *Hypocnemis hypoxantha* Sclater, 1869 – Thamnophilidae; *Attila citriniventris* Sclater, 1859 – Tyrannidae; *Phoenicircus nigricollis* Swainson, 1832 – Cotingidae; *Ramphocelus nigrogularis* Spix, 1825 – Thraupidae. Poucos táxons de distribuição considerada restrita à região biogeográfica da Guiana foram registrados no PNJ (e.g. *Polioptila guianensis* Todd, 1920 – Sylviidae; *Pachyramphus surinamus* (Linnaeus, 1766) – Tyrannidae).

Biogeografia quantitativa

Três unidades biogeográficas foram identificadas na análise de agrupamento (Fig. 7). As avifaunas dos sítios localizados ao

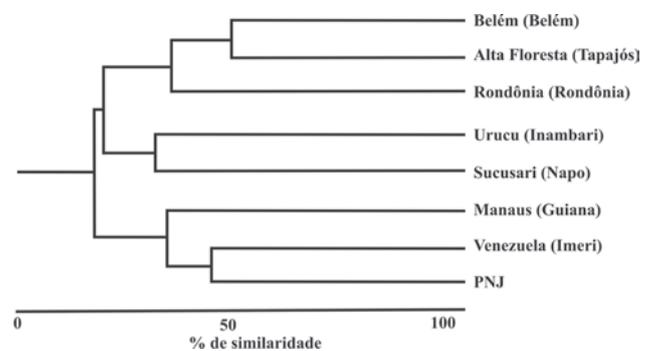


Figura 7. Padrão de agrupamento de oito localidades na Amazônia baseado na similaridade de composição de espécies de aves usando dados de presença ou ausência. Entre parênteses estão as áreas de endemismo mostrado na figura 2.

sul do Rio Amazonas (Belém, Alta Floresta e Rondônia) apresentam uma similaridade relativamente alta; especialmente Belém e Alta Floresta. Os sítios da alta Amazônia (Quebrada Sucusari e alto Rio Urucu) formam o segundo grupo e os sítios localizados ao norte do Rio Amazonas (com exceção de Quebrada Sucusari) se agrupam na terceira unidade biogeográfica (Fig. 7).

A avifauna do PNJ apresenta uma alta similaridade com o noroeste da Amazônia (sítio do alto Rio Orinoco), um resultado similar ao encontrado nas análises descritivas. As avifaunas do PNJ e do alto Rio Orinoco compartilham 45% de suas espécies sendo as regiões com maior similaridade faunística (Fig. 8). A proporção de espécies compartilhadas entre o PNJ e outras regiões da Amazônia varia de 17% a 30% (Fig. 8).

Existe uma correlação significativa entre as distância geográficas e as similaridades faunísticas (calculada pelo índice de Jaccard) nos sítios analisados (teste de Mantel, $r = -0,38$, $p = 0,02$). Os sítios com menor similaridade foram os mais distantes entre si (Quebrada Sucusari e Belém). Por outro lado, sítios relativamente próximos (< de 500 km) como PNJ e Urucu tiveram níveis mais baixos de similaridade do que sítios mais distantes (> de 1000 km) como Alta Floresta e Belém. Este resultado sugere que, ainda que a distância entre sítios explique parte (38%) da similaridade faunística, é possível que a composição das espécies esteja sendo influenciada por fatores históricos já que os sítios comparados estão em áreas de endemismos distintas (Fig. 2).

Cladogramas de área

As análises de parcimônia de endemismo (PAE) revelaram padrões complexos e nem sempre consistentes entre si. Na análise total dos dados com 281 espécies (caracteres) foram identificados três grupos bem definidos (Fig. 9). Os valores dos índices de decaimento foram muito baixos, indicando uma baixa estabilidade nas relações entre as áreas.

Analisando somente as aves não Passeriformes, dois grupos bem distintos foram identificados: um localizado ao sul do Rio Amazonas (com exceção de Quebrada Sucusari) e outro grupo localizado ao norte do Rio Amazonas (Fig. 10). Novamente, o PNJ se posiciona como grupo-irmão de Manaus e Venezuela (Fig. 10). Neste caso, os índices de decaimento são relativamente altos nos cladogramas Alta Floresta e Belém e nos cladogramas que reúnem os sítios ao norte do Rio Amazonas.

Os padrões de relação entre áreas são totalmente diferentes, considerando somente aves Passeriformes com três grupos bem definidos (Fig. 11). Neste caso, o PNJ se agrupa com os

sítios localizados no oeste da Amazônia (Quebrada Sucusari) tendo o sítio Urucu posicionado como grupo-irmão (Fig. 11). Os baixos índices de decaimento, entretanto, indicam uma acentuada instabilidade nas relações entre as áreas.

Nas análises da distribuição das famílias Furnariidae e Dendrocolaptidae, os sítios PNJ, Sucusari e Urucu formam uma tricotomia e os baixos índices de decaimento indicam um suporte muito fraco para os cladogramas encontrados (Fig. 12). O cladograma de área que recebeu maior suporte envolve as famílias Thamnophilidae e Formicariidae (Fig. 13). Neste caso, três grupos bem distintos foram detectados e o PNJ se agrupa com a Venezuela, sendo Manaus o grupo-irmão deste clado (Fig. 13). Esta árvore apresentou uma topologia muito similar a análise de agrupamento, com exceção das posições dos sítios Rondônia, Belém e Alta Floresta (comparar Figs 7 e 13).

Uma análise comparativa mostra que os cladogramas de área obtidos com de aves não Passeriformes (Fig. 10) e Thamnophilidae e Formicariidae juntos (Fig. 13) receberam os maiores suportes e que a árvore com todos os dados (Fig. 9) foi a que apresentou menor estabilidade (Tab. II). Além disso, o cladograma construído com dados de Thamnophilidae e Formicariidae recebeu os maiores índices de consistência e de retenção (Fig. 13).

Aves endêmicas do centro-oeste da Amazônia

Durante as análises de distribuição das aves foram identificados seis táxons aparentemente endêmicos do setor oeste do Rio Negro, não alcançando o noroeste nem os setores da alta Amazônia. Alguns destes táxons são bem diferenciados apresentando caracteres diagnosticáveis, enquanto outros precisam de análises comparativas mais detalhadas para definir seus "status" taxonômicos.

DISCUSSÃO

Afinidades biogeográficas na avifauna do PNJ

O PNJ está localizado em uma região intermediária entre as grandes unidades biogeográficas da Amazônia e sua avifauna mostra uma acentuada afinidade com os setores noroeste e oeste da bacia amazônica (Tab. I, Figs 3-6 e 8). Desde modo, o centro-oeste da Amazônia pode ser caracterizada como uma região composta do ponto de vista da biogeografia já que espécies de diferentes setores da bacia são encontradas juntas, além de contar com espécies de distribuições restritas.

Table II. Medidas de estabilidade nos cladogramas de área obtidos como diferentes bases de dados

| Base de dados | Número de táxons | Número de passos (S) | Suporte total (T) | Índice de suporte total (T/S) |
|-----------------------------------|------------------|----------------------|-------------------|-------------------------------|
| Todas as espécies | 281 | 539 | 8 | 0,015 |
| Somente não Passeriformes | 181 | 354 | 29 | 0,082 |
| Somente Passeriformes | 101 | 175 | 9 | 0,051 |
| Furnariidae mais Dendrocolaptidae | 48 | 85 | 5 | 0,059 |
| Thamnophilidae mais Formicariidae | 50 | 83 | 17 | 0,205 |

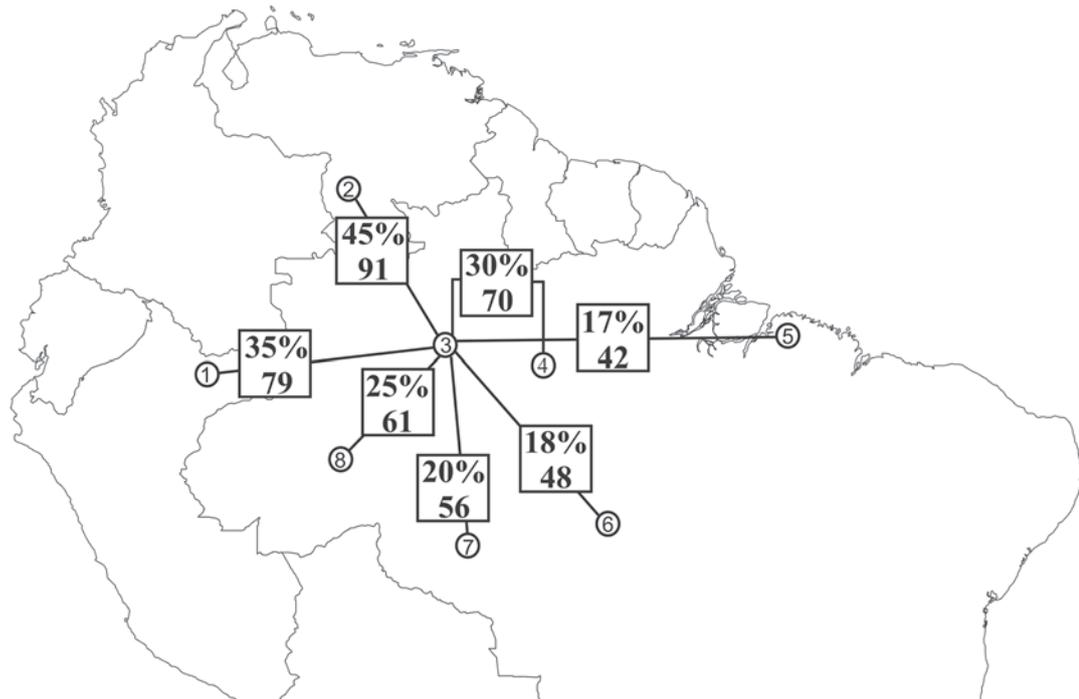


Figura 8. Similaridade avifaunística entre o Parque Nacional do Jaú e outras localidades da bacia amazônica. As localidades estão numeradas como na figura 2. O número na parte de cima da caixa é a percentagem de similaridade calculada através do índice de Jaccard e na parte de baixo estão os número de espécies compartilhadas entre as localidades ligadas.

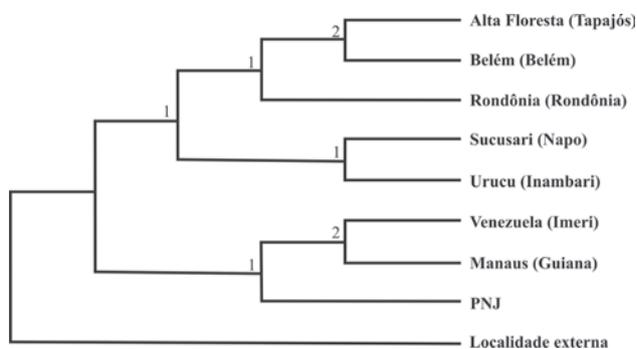
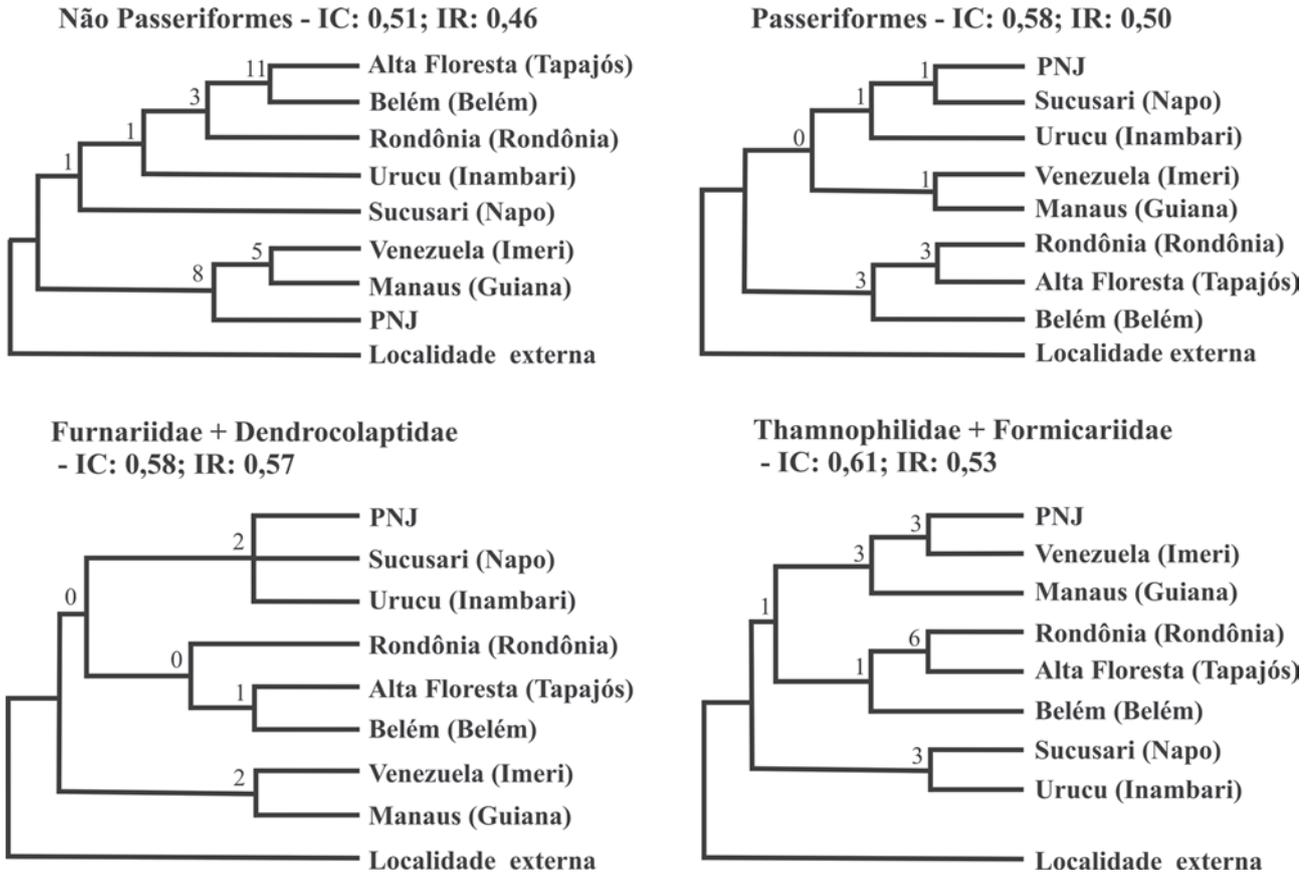


Figura 9. Cladograma de área resultante da análise de parcimônia de endemismo (PAE) incluindo aves não Passeriformes e Passeriformes das famílias Furnariidae, Dendrocolaptidae, Thamnophilidae e Formicariidae. Os números acima de cada ramo são os índices de decaimento. Índice de consistência = 0,52; índice de retenção = 0,45.

A maioria das espécies de aves de interesse biogeográfico registradas no PNJ se distribui amplamente no setor delimitado pelos rios Negro e Solimões, os rios mais importantes para a definição das distribuições geográficas das aves amazônicas (HAFFER 1992). Aproximadamente 50-70 pares de espécies de aves aparentadas se substituem em margens opostas do Rio

Negro em seu baixo curso (HAFFER 1992). Além disso, o Negro é um dos rios mais importantes para a distribuição geográfica de primatas na Amazônia devido a características hidrológicas como distância entre margens e estabilidade do curso (AYRES & CLUTTON-BROCK 1992). Um menor número de espécies de aves é compartilhado entre o PNJ e Manaus, sítios separados por cerca de 200 km em margens opostas do Rio Negro, do que entre o PNJ e o alto Rio Orinoco na Venezuela distantes mais de 1000 km em linha reta (Fig. 8). Neste caso, a similaridade na composição de espécies não está relacionada à proximidade geográfica, mas ao grande poder de isolamento do Rio Negro em seu baixo curso.

A capacidade de um rio separar populações animais varia ao longo de seu canal. Populações isoladas na foz dos rios potencialmente podem entrar em contato nas regiões de cabeceiras (HAFFER 1992). Intercâmbio de espécies de aves entre margens opostas é provável de ocorrer nas cabeceiras do Rio Negro com acontece no alto curso dos rios Madeira e Tapajós (HAFFER 1992). A mistura de avifaunas no alto Rio Negro é ilustrada pelos registros de *S. natereri* (espécie do oeste do Rio Negro) e *Gymnopithys rufigula* (Boddaert, 1783) – Thamnophilidae (espécie do leste do Rio Negro) em um mesmo sítio no alto Rio Orinoco (ZIMMER & HILTY 1997). Outros exemplos de pares de espécies separadas no baixo curso do Rio Negro que se encontram e, em alguns casos se hibridizam, no alto curso incluem *Pionopsitta barrabandi* (Kuhl,



Figuras 10-13. Cladogramas de área resultado da análise de parcimônia de endemismo (PAE) usando diferentes sub-grupos de espécies: (10) espécies não Passeriforme, (11) espécies Passeriformes das famílias Furnariidae, Dendrocolaptidae, Thamnophilidae e Formicariidae, (12) Furnariidae mais Dendrocolaptidae, (13) Thamnophilidae mais Formicariidae. Os números acima de cada ramo são os índices de decaimento. (IC) índice de consistência, (IR) índice de retenção.

1820)/*Pionopsitta caica* (Latham, 1790) – Psittacidae e *Ramphastos tucanus tucanus* Linnaeus, 1758/*Ramphastos tucanus cuvieri* Wagler, 1827 – Ramphastidae (HAFFER 1992).

O Amazonas é outro rio importante para as características biogeográficas da avifauna do PNJ. As distribuições de cerca de 150 espécies de aves coincidem com o Amazonas na altura da foz do Rio Negro (HAFFER 1992). Este número de espécies diminui gradativamente em direção às cabeceiras (HAFFER 1992). O grupo biogeográfico formado por Quebrado Sucusari (norte do Rio Amazonas) e o alto Rio Urucu (sul do Amazonas) (Fig. 8) provavelmente é resultado desta diminuição no poder de isolamento do Amazonas nas cabeceiras.

Biogeografia do interflúvio Negro/Solimões

Apesar de um grande número de espécies de aves se distribuir de modo contínuo pelo oeste do Rio Negro, esta região não parece ser tão uniforme do ponto de vista biogeográfico. Algumas espécies de aves ocorrem no noroeste da Amazônia (alto

Rio Negro, Rio Orinoco etc.), mas aparentemente não alcançam a porção oeste da bacia (e.g. *Dendrocincla fuliginosa phaeochroa* Berlepsch & Hartert, 1902 – Dendrocolaptidae; *Hylophylax pycilinos duida* Chapman, 1923 – Thamnophilidae), enquanto outras espécies registradas no oeste amazônico não alcançam o região noroeste (e.g. *Odonthophorus gujanensis buckley* Chubb, 1919 – Phasianidae, *Dendrocincla fuliginosa neglecta* Todd, 1948 – Dendrocolaptidae).

A avifauna que ocorre nas campinas do PNJ também parece exibir um padrão biogeográfico similar ao das aves florestais. Estudos recentes realizados em vegetações sobre solos arenosos no Peru, incluindo vegetações similares às campinas do Rio Negro, revelaram a ocorrência de várias espécies novas de aves (WHITNEY & ALONSO 1998, ALONSO & WHITNEY 2001, ISLER *et al.* 2001). Infelizmente, poucos estudos ornitológicos foram feitos neste tipo de ambiente (ALONSO & WHITNEY 2003, BORGES 2004, POLETO & ALEIXO 2005) dificultando o estabelecimento mais detalhado das distribuições geográficas destas espécies.

Entretanto, é possível hipotetizar que estes táxons recém-descritos sejam endêmicos das vegetações sobre solos arenosos do oeste da Amazônia não ocorrendo nas campinas e campinaranas do Rio Negro. De fato, tentativas de encontrar estas espécies nas campinas e campinaranas do PNJ não foram bem sucedidas. É possível que as campinas e campinaranas do oeste e do noroeste da Amazônia tenham se separado tempo suficiente para estes táxons terem se divergido em populações distintas.

A distribuição geográfica das espécies de aves florestais e não florestais sugere que exista uma discontinuidade biogeográfica em algum lugar entre os setores oeste e o noroeste da Amazônia. Quais características físicas do ambiente poderiam auxiliar na delimitação desta região de substituição geográfica entre espécies e subespécies de aves nesta região? Como mencionado acima, os rios são importantes para identificar os limites de distribuição geográfica das espécies de aves na Amazônia. Ao menos dois grandes rios localizados no oeste amazônico ao norte do Amazonas poderiam afetar a distribuição das aves: o Japurá e o Iça. Estes dois rios correm paralelos ao Rio Negro em direção a noroeste (Fig. 1). Foi sugerido que o Rio Putumayo (nome peruano do Rio Iça) coincida com o limite de substituição geográfica de *Percnostola rufifrons jensoni* Capparella *et al.*, 1997 – Thamnophilidae e *Percnostola rufifrons minor* Pelzeln, 1868 – Thamnophilidae (CAPARELLA *et al.* 1997). Infelizmente, a avifauna das regiões próximas destes dois rios é pobremente amostrada (OREN & ALBUQUERQUE 1991, OREN 2001). Existe, ainda, a possibilidade de que a região de contato secundário entre as espécies e subespécies de aves ocorra em regiões interfluviais de matas de terra firme sem estar relacionada ao sistema hidrográfico, como acontece no sul do Rio Amazonas (HAFFER 1992). Neste caso, diferenças sutis nos tipos de matas onde estas espécies ocorrem podem ser percebidas como barreiras pelas aves.

As áreas de endemismo na Amazônia e a avifauna do PNJ

A delimitação de áreas ou centros de endemismo é uma das mais importantes etapas de uma análise biogeográfica já que permite reconhecer as unidades básicas da estrutura histórica na qual as biotas evoluíram (CRACRAFT 1988). Nas terras baixas da Amazônia foram identificadas oito áreas de endemismo suportadas pela distribuição restrita de um variado número de espécies de aves (HAFFER 1974, 1978, CRACRAFT 1985, SILVA *et al.* 2002). A maioria destas áreas de endemismos se distribui em regiões periféricas da bacia amazônica e tem seus limites definidos pelos grandes rios da bacia (Fig. 2).

O PNJ ocupa uma região central entre as áreas de endemismo da Amazônia e sofre uma acentuada influência da área de endemismo Imeri. Como descrito originalmente por HAFFER (1969, 1974, 1978), os limites geográficos desta área coincidem com o noroeste do Brasil, sul da Venezuela e sudeste da Colômbia. Aproximadamente 18 táxons dão suporte a área de endemismo Imeri (HAFFER 1978, CRACRAFT 1985) sendo que vários deles foram registrados mais ao sul no PNJ, indicando que os limites geográficos do Imeri se estendam até o norte do Rio Amazonas como proposto por CRACRAFT (1985).

Uma boa parte das espécies de aves que dão suporte a área de endemismo Imeri são dependentes, em variados níveis, de campinas e matas de igapó, habitats típicos da bacia do Rio Negro (ANDERSON 1981, PIRES & PRANCE 1985, BORGES 2004). As espécies *M. disjuncta*, *Myrmotherula cherriei*, *H. flavivertex*, *H. brunneiceps* e *D. fringilloides* foram registradas em campinas de areia branca e em matas de igapó mais abertas no PNJ e em outros sítios da bacia do Rio Negro (PRUM *et al.* 1996, ZIMMER & HILTY 1997, BORGES & CARVALHAES 2000, BORGES & ALMEIDA 2001, BORGES 2004, NAKA *et al.* 2006). Outras espécies consideradas restritas a área Imeri como *Thripophaga cherriei* Berlepsch & Hartert, 1902 – Furnariidae e *Percnostola caurensis* (Hellmayr, 1906) – Thamnophilidae, apesar de pouco conhecidas na natureza, parecem ser especialistas de matas alagadas e matas que se desenvolvem sobre afloramentos rochosos (RIDGELY & TUDOR 1994, ZIMMER 1999, HILTY 2003). A distribuição de boa parte das espécies de aves que dão suporte a área de endemismo Imeri está condicionada à ocorrência de habitats e micro-habitats específicos, o que reforça a importância de fatores ecológicos atuais para explicar a distribuição geográfica das espécies na Amazônia (TUOMISTO & RUOKOLAINEN 1997).

Neste estudo também foi identificada uma nova área de endemismo na região centro-oeste da Amazônia. HAFFER & FITZPATRICK (1985) já haviam chamado a atenção para a distribuição de um pequeno número de espécies de aves que parecem restritas à Amazônia Central. AMORIN & PIRES (1999) também identificaram uma pequena área de endemismo a oeste do Rio Negro, mas sem oferecer detalhes sobre quais espécies dão suporte a este componente biogeográfico (AMORIN & PIRES 1999: fig. 27).

Relações entre as áreas biogeográficas da Amazônia

Padrões de relação biogeográfica entre áreas nos diferentes estudos com vertebrados amazônicos revelaram consistência em algumas associações. As áreas de endemismos Napo e Inambari parecem formar um clado consistente em todos os estudos realizados com diferentes conjuntos de dados, grupos taxonômicos e abordagens metodológicas (CRACRAFT & PRUM 1988, BATES *et al.* 1998, SILVA & OREN 1996, RON 2000, este estudo). Em contraste, a posição relativa das áreas ao sul do Rio Solimões/Amazonas (Rondônia, Tapajós e Belém) exibem diferentes topologias nos cladogramas de área. Em algumas análises deste estudo, Rondônia se posiciona como grupo-irmão de Belém e Tapajós (Fig. 10) e em outros casos é Belém que se posiciona como grupo-irmão de Tapajós e Rondônia (Fig. 11). Estes resultados são consistentes com os obtidos por BATES *et al.* (1998).

Uma das grandes diferenças nos resultados obtidos em diferentes estudos é a posição da área de endemismo Imeri. A distribuição de espécies e subespécies de aves Passeriformes mostra que Imeri se posiciona como grupo-irmão do clado (Napo/Inambari) na maioria dos cladogramas obtidos (BATES *et al.* 1998). Resultados similares foram obtidos por CRACRAFT & PRUM (1988), analisando diferentes táxons de papagaios

(Psittacidae) e tucanos (Ramphastidae) numa abordagem filogenética. A distribuição de primatas revela que Imeri forma um clado não resolvido (tricotomia) com Inambari e Napo (SILVA & OREN 1996). Na maioria dos cladogramas obtidas no presente estudo, a área de endemismo Imeri forma um clado com a área Guiana (Figs 9-12). A única exceção é a árvore obtida com dados de distribuição de Thamnophilidae e Formicariidae, onde o Imeri forma uma clado com o PNJ (área de endemismo Rio Negro) com Guiana se posicionando como grupo-irmão deste (Fig. 13). Vale lembrar que esta árvore recebeu o maior índice de suporte total (Tab. II).

Porque existem incongruências entre os diferentes estudos e grupos taxonômicos analisados? Este estudo e o de BATES *et al.* (1998) apresentam algumas similaridades analíticas e uma comparação entre eles pode ser informativo. Apesar de ambos os estudos se utilizaram do PAE com método de análise, existem algumas importantes diferenças entre os mesmos. Nas análises de BATES *et al.* (1998) foram utilizados todos os táxons, mesmo aqueles não informativos que ocorreram em todas as áreas de endemismo ou somente em uma delas. Esta opção aumentou artificialmente o número de caracteres (taxóns) utilizados nas análises. BATES *et al.* (1998) também não levaram em consideração as diferenças no uso de habitats pelas espécies e a codificação de ausência de uma espécie poderia ser atribuída a ausência de habitats apropriados. É possível que estas diferenças na abordagem analítica tenham afetado as relações entre as áreas analisadas.

BATES *et al.* (1998) também chamaram a atenção para o fato de que a própria inconsistência das bases de dados pode afetar, de modo não esclarecido, as conclusões dos estudos. Codificar uma espécie como ausente de um sítio pode ser problemático já que o conhecimento sobre a distribuição de aves na Amazônia ainda é incompleto, apesar dos recentes avanços (OREN & ALBUQUERQUE 1991, OREN 2001). Além disso, hipóteses de relações filogenéticas não estão disponíveis para a maioria das espécies de aves amazônicas e o arranjo taxonômico ainda é baseada em estudos sistemáticos antigos. Assim, as bases de dados estão "contaminadas" por táxons que não são entidades consistentes, mas meras variações clinais. Estes problemas só serão resolvidos através da ampliação das coletas de aves na região e dos estudos taxonômicos e biogeográficos de espécies individuais.

Outras possíveis explicações para estas incongruências podem não estar relacionadas a limitações metodológicas ou analíticas e envolver cenários biogeográficos mais complexos. Múltiplas conexões e separações entre áreas distintas em fases diversas do tempo geológico podem ter resultado em uma mistura de eventos históricos (CRACRAFT 1988, 1994, BATES *et al.* 1998). As incongruências nos cladogramas de áreas obtidos nos diferentes grupos ou sub-grupos de espécies encontradas no presente estudo (*e.g.* Figs 10, 11 e 13) e em outros, sugerem uma complexa história de diversificação da avifauna Amazônica (BUSH 1994, BATES *et al.* 1998).

Possíveis mecanismos de vicariância influenciando a distribuição de aves no noroeste da Amazônia

No noroeste e oeste da bacia amazônica são encontradas três áreas de endemismos para aves: Imeri no noroeste extremo, Napo mais a oeste e Rio Negro na região central (Fig. 2). Quais processos de vicariância podem ter levado à diferenciação das avifaunas encontradas nestas unidades biogeográficas? A história geológica das regiões noroeste e oeste da Amazônia, incluindo sítios amostrados na Colômbia, Peru e Brasil tem sido amplamente estudada (HOORN 1993, 1994a,b, RASÄNEN *et al.* 1995, LUNDBERG *et al.* 1998) permitindo a elaboração de alguns cenários biogeográficos hipotéticos.

Os eventos geológicos melhor estudados nesta região dizem respeito à penetração do oceano Pacífico e caribenho no interior da alta Amazônia, o soerguimento da cordilheira dos Andes e o estabelecimento do atual sistema de drenagem da bacia amazônica. Todos estes eventos ocorreram ao longo do Mioceno, ou seja, entre 5 e 25 milhões de anos antes do presente (AP). HOORN (1993) resume a série de eventos geológicos que ocorreram no oeste e noroeste da Amazônia nas etapas descrita a seguir. No início do Mioceno, o sistema fluvial drenava no sentido leste-oeste transportando sedimentos originários do escudo das Guianas. Neste período, incursões marinhas esporádicas podem ter alcançado a região através do proto-Orinoco e de um portal provavelmente localizado na região oeste dos Andes. Durante o Mioceno médio a direção de deposição dos sedimentos foi alterada para o sentido oeste-leste devido ao soerguimento do setor leste da cordilheira andina, estabelecendo o atual sentido da drenagem na bacia. Os sedimentos depositados no noroeste da Amazônia tinham como fonte o leste da Cordilheira dos Andes. Neste período foi estabelecido um sistema fluvio-lacustre com influência estuarina devido à continuidade das incursões marinhas através da conexão com o mar do Caribe. Do final do Mioceno ao início do Plioceno a conexão entre a alta Amazônia e o mar do Caribe deve ter sido fechada devido ao intenso soerguimento dos Andes dando origem ao atual sistema de deposição de sedimentos e da malha hidrográfica. Este período também coincidiu com uma queda do nível do mar em escala global (MORNER *et al.* 2001).

Grandes quantidades de sedimentos andinos foram depositadas no noroeste e oeste da Amazônia do médio ao final do Mioceno e o paleo-ambiente regional foi extensivamente dominado por rios, lagos e brejos com predomínio de palmeiras (*e.g.* *Mauritia* – Arecaceae), plantas associadas a ambientes ribeirinhos (*e.g.* *Amanoa* e *Alchornea* – Euphorbiaceae), capins e outras herbáceas flutuantes (HOORN 1994a). Esta paisagem alagadiça teve influência marinha intermitente documentada pela presença de pólen fossilizado de *Rhizophora* (Rhizophoraceae), foraminíferos, moluscos e peixes de origem marinha nos sedimentos analisados (NUTTAL 1990, HOORN 1994b, LUNDBERG *et al.* 1998). NUTTAL (1990) descreve a região da alta Amazônia durante o Mioceno como sendo uma região de mais de 500 km de extensão ocupada por pântanos, lagos e rios com diferentes níveis de salinidade

devido a conexões intermitentes com o mar do Caribe. LUNDBERG *et al.* (1998) interpretam a paleo-paisagem desta mesma região como sendo formada por um extensivo sistema de água doce, com variados graus de salinidade, composto de lagos permanentes denominados em seu conjunto de “Lago Pebas”.

Como a história de diversificação da avifauna das regiões oeste e noroeste da Amazônia foi influenciada pelos eventos geológicos descritos acima? Os extensos alagados registrados no Mioceno da alta Amazônia, incluindo o “Lago Pebas”, podem ter isolado o setor noroeste da Amazônia (área Imeri) das regiões que ocupavam terrenos em cotas mais altas do oeste da Amazônia (áreas Napo e Inambari) que não tenham sido inundadas durante as transgressões marinhas que se misturaram aos acúmulos de água doce vinda dos Andes. As incursões marinhas que alimentavam as áreas alagadas da alta Amazônia terminaram no final do Mioceno (HOORN 1993, LUNDBERG *et al.* 1998). Assim a avifauna das áreas de endemismo Napo e Inambari pode ter se separado da avifauna da área de endemismo Imeri à cerca de 8-10 milhões de anos.

Um aspecto importante deste potencial mecanismo de vicariância é a extensão de área que deve ter sido alagada pelas incursões marinhas em associação com o sistema de água doce. Devido ao baixo relevo, boa parte das regiões noroeste e oeste da Amazônia deve ter sido submersa inclusive as áreas Napo e Inambari (BATES 2001). É possível, entretanto, que porções de terreno não alagados tenham se distribuído nas regiões mais próximas da recém-formada cordilheira do Andes onde um relevo um pouco mais elevado tenha possibilitado a ocorrência de vegetação de terra firme onde as aves podem ter se refugiado. BATES (2001) hipotetizou, também, que durante as incursões marinhas do Mioceno, a área Imeri estaria submersa, mas o arco de Vaupés localizado no noroeste da Amazônia, pode indicar uma região com porções mais altas de relevo (LUNDBERG *et al.* 1998).

Análises filogenéticas moleculares de mutuns e jacutingas (Cracidae) e curicas (gênero *Pionopsitta* – Psittacidae) sugerem que incursões marinhas, eventos tectônicos e de dinâmica de rios que ocorreram durante o Mioceno médio tiveram um importante papel na história de diversificação destes grupos (PEREIRA & BAKER 2004, GRAU *et al.* 2005, RIBAS *et al.* 2005). Incursões marinhas também têm sido indicadas como os principais eventos de vicariância associados à especiação de raias (família Potamotrygonidae) da América do Sul (LOVEJOY *et al.* 1998).

Se este mecanismo estiver correto, a especiação das aves do noroeste/oeste da Amazônia deve ter ocorrido em um período de tempo muito mais antigo do que o preconizado por alguns biogeógrafos que acreditam que o Pleistoceno tenha sido o período em que a maioria das espécies tenha surgido na Amazônia (HAFFER 1969). De fato, estudos realizados com aloenzimas e DNA mitocondrial de algumas poucas espécies de aves e mamíferos amazônicos sugerem períodos mais antigos do que o Pleistoceno para a diversificação destes grupos de espécies (MORITZ *et al.* 2000). Datações de eventos de especiação em aves

do gênero *Gymnopithys* Bonaparte, 1857 – Thamnophilidae e *Ramphocelus* Desmarest, 1805 – Thraupidae (HACKETT 1993, 1996) e mães-da-lua da família Nyctibidae (BRUMFIELD *et al.* 1997) variam de 2.35 a 7 milhões de anos AP, o que coincide, grosso modo, como o final do Mioceno e início do Plioceno.

O estabelecimento de um sistema fluvio-lacustre com influência marinha pode estar associado à separação das áreas de endemismo Imeri e Napo/Inambari, mas o que dizer da área de endemismo Rio Negro? Este caso talvez não esteja associado aos eventos geológicos do Mioceno. Atualmente, a área Rio Negro é contígua com a área Imeri. Entretanto, um imenso bloco de vegetações mais abertas de campina e campinarana se estende entre o médio e o alto Rio Negro (IBGE 1997). Estes tipos de vegetações podem ter ocupado uma extensão ainda maior durante o Pleistoceno. Paleodunas encontradas entre os rio Branco e Negro foram depositadas durante as fases mais secas do Holoceno (CARNEIRO FILHO *et al.* 2002). A formação destas dunas de areia aparentemente foi intermediada por ventos regionais (deposição eólica) sugerindo uma paisagem dominada por vegetações abertas no período de deposição (CARNEIRO FILHO *et al.* 2002). Ainda precisa ser melhor estabelecido se as vegetações predominantemente abertas encontradas no médio Rio Negro representam uma barreira ecológica para a distribuição de aves. Se este for o caso, a avifauna da área de endemismo Rio Negro talvez tenha se isolado do Imeri durante períodos de tempo mais recentes do Quaternário.

Neste ponto é importante lembrar uma das mais controvertidas questões sobre os paleo-ambientes da Amazônia que postula períodos de aridez durante o Pleistoceno quando a vegetação florestal da região foi substituída por savanas abertas. Esta controvérsia é a base para a mais famosa hipótese para explicar a diversificação da avifauna na Amazônia – a teoria dos refúgios de HAFFER (1969). Esta teoria postula períodos secos durante o Pleistoceno onde a paisagem amazônica foi dominada por savana e as florestas se restringiram às porções mais úmidas da bacia (HAFFER 1969). O isolamento das populações de aves nestes blocos de florestas (denominados refúgios) iniciou um processo de diferenciação alopátrica (HAFFER 1969). Alguns pesquisadores afirmam que as evidências geológicas, palinológicas e geomorfológicas não são consistentes com uma savanização extensa da Amazônia durante o Pleistoceno (SALO 1987, COLINVAUX *et al.* 2001). Outros admitem que regiões atualmente cobertas por florestas podem ter sido ocupadas por vegetações mais abertas do tipo savana ou por florestas mais secas distribuídas em matas de galeria (PENNINGTON *et al.* 2000, HAFFER 2001).

O debate sobre como foi a paisagem que ocupou a bacia amazônica durante o Quaternário está longe de ser finalizado e não é objetivo deste estudo oferecer evidências diretas para esta questão. Entretanto, um período mais seco onde vegetações mais abertas dominaram o médio Rio Negro parece consistente com o isolamento entre as porções baixa (área de endemismo Rio Negro) e alta (área de endemismo Imeri) do Rio Negro.

Este cenário contrasta diretamente com as proposições de divergência mais antiga das aves amazônicas discutidas acima. Entretanto, estudos de diferenciação genética em araçaris (*Pteroglossus* Illiger, 1811 – Ramphastidae) sugerem eventos de divergência recentes que podem ter ocorrido durante o Pleistoceno (HACKET & LEHN 1997). Um dos táxons que dão suporte à área de endemismo Rio Negro é um araçari do mesmo gênero estudado por HACKET & LEHN (1997) – *Pteroglossus azara* Vieillot, 1819. Os estudos moleculares sugerem que aves amazônicas de linhagens antigas e recentes convivem lado a lado na mesma avifauna.

A história de diversificação da avifauna dos setores noroeste e oeste da bacia Amazônica pode ter sido influenciada por eventos antigos (transgressões marinhas do Mioceno) e eventos recentes (vegetações abertas do Quaternário). Esta linha de argumentação sobre os processos que levaram à diferenciação das espécies de aves precisa ser testada através de revisões taxonômicas mais detalhadas, estabelecimento de filogenias explícitas e análises filogeográficas dos táxons envolvidos (MORITZ *et al.* 2000, ARBOGAST & KENAGY 2001).

AGRADECIMENTOS

Os estudos de aves no Parque Nacional do Jaú têm sido financiados pela Fundação Vitória Amazônica (FVA), European Commission, WWF-Brasil, Gordon & Betty Moore Foundation e CNPq. Este estudo também recebeu auxílio financeiro da CAPES através de um bolsa de doutorado e WWF-Brasil através do programa Natureza & Sociedade. Teresa C. Ávila-Pires, Maria L. Marceliano, Maria A. dos S. Alves, Alexandre Aleixo e Luiz P. Gonzaga deram importantes contribuições a este estudo. Fátima Lima, Dionísio Pimentel, Ramiro, Fernando Novaes (*in memoriam*) e Maria Luiza ajudaram no uso da coleção de aves do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). Mario Cohn-Haft, Alexandre Aleixo e José M.C. da Silva contribuíram com importantes “insights” para este estudo. Bret Whitney gentilmente providenciou a lista de aves de Quebrada Sucusari utilizada nas análises. Simone Iwanaga, Roni von Lira, Marcelo Moreira e Ricardo Almeida ajudaram na produção de mapas e edição das figuras.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEIXO, A. 2002. Molecular systematics and the role of the “várzea-terra firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk* **119**: 621-640.
- ALEIXO, A. & B. WHITNEY. 2002. *Dendroplex* (= *Xiphorhynchus*) *necopinus* Zimmer, 1934 (Dendrocolaptidae) is a junior synonym of *Dendroornis kienerii* (= *Xiphorhynchus picus kienerii*) Des Murs, 1855. *Auk* **119**: 520-523.
- ALEIXO, A.; B.M. WHITNEY & D. OREN. 2000. Range extensions of birds in southeastern Amazonia. *Wilson Bulletin* **112**: 137-142.
- ALONSO, J.A. & B.M. WHITNEY. 2001. A new *Zimmerius* tyrannulet (Aves: Tyrannidae) from white sand forests of northern Amazonian Peru. *Wilson Bulletin* **113**: 1-9.
- ALONSO, J.A. & B.M. WHITNEY. 2003. New distributional records of birds from white-sand forests of the northern Peruvian Amazon, with implications for biogeography of northern South America. *Condor* **105**: 552-566.
- AMORIM, D.S. & M.R. PIRES. 1999. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, p. 183-219. In: C.E.M. BICUDO & N.A. MENEZES (Eds). *Biodiversity in Brazil: a first approach. Proceedings of the Workshop Methods for the Assessment of Biodiversity in Plants and Animals*. São Paulo, Instituto de Botânica, CNPq, 326p.
- ANDERSON, A. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* **13**: 199-210.
- ARBOGAST, B.S. & G.J. KENAGY. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* **28**: 819-825.
- ÁVILA-PIRES, T.C.S. 1995. *Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata)*. Zoologische Verhandelingen Nationaal Natuurhistorisch Museum, 709p.
- AYRES, M. & T.H. CLUTTON-BROCK. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist* **140**: 531-537.
- BALL, I.R. 1975. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology* **24**: 407-430.
- BATES, J.M. 2001. Avian diversification in Amazonia: evidence for historical complexity and a vicariance model for a basic diversification pattern, p. 119-138. In: I.C.G. VIEIRA; J.M.C. DA SILVA; D.C. OREN & M.A. D'INCAO (Eds). *Diversidade cultural e biológica da Amazônia*. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, 421p.
- BATES, J.M.; S. HACKETT & J. CRACRAFT. 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of Passerine birds. *Journal of Biogeography* **25**: 783-793.
- BATES, J.M. & T. DEMOS. 2001. Do we need to devalue Amazonia and other large tropical forests? *Diversity and Distributions* **7**: 249-255.
- BIERREGAARD, R.O.; M. COHN-HAFT & D. STOTZ. 1997. Cryptic biodiversity: an overlooked species and new subspecies of antbird (Aves: Formicariidae) with a revision of *Cercomacra tyrannina* in north-eastern South America. *Ornithological Monographs* **48**: 111-128.
- BISCONTI, M.; W. LANDINI; G. BIANUCCI; G. CANTALAMESSA; G. CARNEVALE; L. RAGAINI & G. VALERI. 2001. Biogeography relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analysis of endemism based on reptiles, land birds and Scalesia land plants. *Journal of Biogeography* **28**: 495-510.
- BORGES, S.H. & A.M.P. CARVALHAES. 2000. Bird species of black water inundation forests in the Jaú National Park (Amazonas State, Brazil): their contribution to regional species richness. *Biodiversity and Conservation* **9**: 201-214.

- BORGES, S.H.; M. COHN-HAFT; A.M.P. CARVALHAES; L.M. HENRIQUES; J.F. PACHECO & A. WHITTAKER. 2001. Birds of Jaú National Park, Brazilian Amazon: species check-list, biogeography and conservation. *Ornitologia Neotropical* 12: 109-140.
- BORGES, S.H. 2004. Species poor but distinct: bird assemblages in white sand vegetation in Jaú National Park, Amazonian Brazil. *Íbis* 146: 114-124.
- BORGES, S.H. & R.A. ALMEIDA. 2001. First Brazilian record of the Yapacana Antbird (*Myrmeciza disjuncta*, Thamnophilidae) with additional notes on its natural history. *Ararajuba* 9: 163-165.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- BROOKS, D.R. & M.G.P. VAN VELLER. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819-825.
- BRUMFIELD, R.T.; D.L. SWOFFORD & M.J. BRAUN. 1997. Evolutionary relationships among the potoos (Nyctibiidae) based on isozymes. *Ornithological Monographs* 48: 129-146.
- BUSH, M. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21: 5-17.
- CAPPARELA, A.P.; G.H. ROSENBERG & S. CARDIFF. 1997. A new subspecies of *Percnostola rufifrons* (Formicariidae) from northeastern Amazonian Peru, with a revision of the *rufifrons* complex. *Ornithological Monographs* 48: 165-170.
- CARNEIRO-FILHO, A.; D. SCHWARTZ; S.H. TATUMI & T. ROSIQUE. 2002. Amazonian paleodunes provide evidence for drier climate phases during the Late Pleistocene-Holocene. *Quaternary Research* 58: 205-209.
- COHN-HAFT, M.; A.WHITTAKER & P.C. STOFFER. 1997. A new look at the "species-poor" central Amazon: the avifauna north of Manaus, Brazil. *Ornithological Monographs* 48: 205-235.
- COLINVAUX, P.A.; G. IRION; M.E. RASANEN; M.B.BUSH & J.A.S.N. MELLO. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana* XVI: 609-646.
- COSTA, L.P.; Y.L.R. LEITE; G. FONSECA & M.T. FONSECA. 2000. Biogeography of South America forest mammals: endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 872-881.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1: 159-187.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemisms. *Ornithological Monographs* 36: 49-84.
- CRACRAFT, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology* 37: 221-236.
- CRACRAFT, J. 1994. Species diversity, biogeography, and the evolution of biotas. *American Zoology* 34: 33-47.
- CRACRAFT, J. & R. PRUM. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 1992. *Handbook of the Birds of the World. Ostrich to Ducks*. Linx Edicions, Barcelona, vol. 1, 696p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 1993. *Handbook of the Birds of the World. New World Vultures to Guineafowl*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 2, 638p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 1996. *Handbook of the Birds of the World. Hoatzin to Auks*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 3, 821p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 1997. *Handbook of the Birds of the World. Sandgrouse to Cuckoos*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 4, 679p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 1999. *Handbook of the Birds of the World. Barn-Owls to Hummingbirds*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 5, 759p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 2001. *Handbook of the Birds of the World. Mousebirds to Hornbills*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 6, 589p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 2002. *Handbook of the Birds of the World. Jacamars to Woodpeckers*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 7, 613p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 2003. *Handbook of the Birds of the World. Broadbills to Tapaculos*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 8, 845p.
- DEL HOYO, J.; A. ELLIOT & J. SARGATAL. 2004. *Handbook of the Birds of the World. Cotingas to Wagtails*. Barcelona, Linx Edicions, vol. 9, 863p.
- EISENMANN, E. & L. SHORT. 1982. Systematics of the avian genus *Emberizoides* (Emberizidae). *American Museum Novitates* 2740: 1-21.
- ENDLER, J. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy, p. 179-200. In: G.T. PRANCE (Ed.). *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press, 714p.
- FERREIRA, L.V. 1997. Effects of the duration of flooding on species richness and floristics composition in three hectares in Jaú National Park in floodplain forest in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6: 1353-1363.
- FERREIRA, L.V. & G.T. PRANCE. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forests in Central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 7: 1349-1364.
- FERNANDES, M.E.B.; J.M.C. DA SILVA & J.S. SILVA JR. 1995. The monkeys of the islands of the Amazon estuary, Brazil: a biogeographic analysis. *Mammalia* 59: 213-221.
- FRIEDMANN, H. 1948. Birds collected by the National Geographic Society's expeditions to northern Brazil and southern Venezuela. *Proceedings of the United States National Museum* 97: 373-570.
- FVA/IBAMA. 1998. *Plano de manejo do Parque Nacional do Jaú*. Fundação Vitória Amazônica, IBAMA, Manaus, 258p.
- GARCIA-BARROS, E.; P. GURREA; M.J. LUCIÁÑEZ; J.M. CANO; M.L. MUNGUIRA; J.C.MORENO; H. SAINZ; M.J. SANZ & J.C. SIMÓN. 2002.

- Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). **Journal of Biogeography** 29: 109-124.
- GRAU, E.T.; S.L. PEREIRA; L.F. SILVEIRA; E. HÖFLING & A. WAJNTAL. 2005. Molecular phylogenetic and biogeography of Neotropical piping guans (Aves: Galliformes): *Pipile* Bonaparte, 1856 is synonym of *Aburria* Reichenbach, 1853. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 35: 637-645.
- HACKETT, S. 1993. Phylogenetic and biogeography relationships in the neotropical genus *Gymnophrys* (Formicariidae). **Wilson Bulletin** 105: 301-315.
- HACKETT, S. 1996. Molecular phylogenetics and biogeography of tanagers in the genus *Ramphocelus* (Aves). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 5: 368-382.
- HACKETT, S. & C.A. LEHN. 1997. Lack of genetic divergence in a genus (*Pteroglossus*) of Neotropical birds: the connection between life-history characteristics and levels of genetic divergence. **Ornithological Monographs** 48: 267-280.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science** 165: 131-137.
- HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. **Publications of the Nuttall Ornithological Club** 14: 1-390.
- HAFFER, J. 1978. Distribution of Amazon forest birds. **Bonner Zoologische Beiträge** 29: 38-78.
- HAFFER, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. **Ornithological Monographs** 36: 113-145.
- HAFFER, J. & J.W. FITZPATRICK. 1985. Geographic variation in some amazonian forest birds. **Ornithological Monographs** 36: 147-168.
- HAFFER, J. 1992. On the "river effect" in some forest birds of southern Amazonia. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia**, 8: 217-245.
- HAFFER, J. 2001. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia, p. 45-118. *In*: I.C.G. VIEIRA; J.M.C. DA SILVA; D.C. OREN & M.A. D'INCAO (Eds). **Diversidade cultural e biológica da Amazônia**. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, 421p.
- HILTY, S.L. 2003. **Birds of Venezuela**. Princeton, Princeton University Press, 2nd ed., 878p.
- HINKELMANN, C. 1996. Systematics and geographic variation in long-tailed hermit hummingbirds, the *Phaethornis superciliosus-malaris-longirostris* species group (Trochilidae), with notes on their biogeography. **Ornitologia Neotropical** 7: 119-148.
- HOORN, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andes tectonics on the Miocene depositional history of north-western Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 105: 267-309.
- HOORN, C. 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene – early Middle Miocene, Colombia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 109: 1-57.
- HOORN, C. 1994b. An environmental reconstruction of the paleo-amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 112: 187-238.
- HU, DA-SHIH; L. JOSEPH & D. AGRO. 2000. Distribution, variation, and taxonomy of *Topaza* hummingbirds (Aves: Trochilidae). **Ornitologia Neotropical** 11: 123-142.
- HUMPHRIES, C.J. 1989. Any advance in assumption 2? **Journal of Biogeography** 16: 101-102.
- IBGE. **Diagnóstico ambiental da Amazonia Legal**. Rio de Janeiro, IBGE [1997, CD-ROM].
- ISLER, M.; J.A. ALONSO; P.R. ISLER & B.M. WHITNEY. 2001. A new species of *Percnostola* antbird (Passeriformes: Thamnophilidae) from Amazonian Peru, and an analysis of species limits within *Percnostola rufifrons*. **Wilson Bulletin** 113:164-176.
- ISLER, M.L. & P.R. ISLER. 1987. **The tanagers – natural history, distribution, and identification**. Washington, Smithsonian Institution Press, 406p.
- ISLER, M.L.; P.R. ISLER & B. WHITNEY. 1999. Species limits in antbirds (Passeriformes; Thamnophilidae): the *Myrmotherula surinamensis* complex. **Auk** 116: 83-96.
- LOVEJOY, N.R.; E. BERMINGHAM & A.P. MARTIN. 1998. Marine incursions into South America. **Nature** 396: 421-422.
- LUNDBERG, J.G.; L.G. MARSHALL; J. GUERRERO; B. HORTON; M.C. MALABARBA & F. WESSELINGH. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South America rivers, p. 13-48. *In*: L.R. MALABARBA; R.E. REIS; R.P. VARI; C.A.S. LUCENA & Z.M.S. LUCENA (Eds). **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes**. Porto Alegre, EDIPUCRS, 603p.
- LYNCH, J.D. 1989. The gauge of speciation, p. 527-533. *In*: D. OTTE & J.A. ENDLER (Eds). **Speciation and its consequences**. Sunderland, Sinauer, 679p.
- MARANTZ, C. 1997. Geographic variation of plumage patterns in the woodcreeper genus *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae). **Ornithological Monographs** 48: 399-430.
- MARROIG, G. & R. CERQUEIRA 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon laggon hypothesis: a piece in the puzzle of amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology** 2: 103-119.
- MARTUSCELLI, P. & C. YAMASHITA. 1997. Rediscovery of the White-cheeked Parrot *Amazona kawalli* (Grantsau and Camargo, 1989), with notes on its ecology, distribution, and taxonomy. **Ararajuba** 5: 97-113.
- MCCUNE, B. & J. GRACE. 2002. **Analysis of ecological communities**. Glendon Beach, MjM Software Design, 304p.
- MORITZ, C.; J.L. PATTON; C.J. SCHNEIDER & T.B. SMITH. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematic** 31: 533-563.
- MORNER, N.; D. ROSSETI & P.M. TOLEDO. 2001. The Amazon rainforest only 6-5 millions years old, p. 3-18. *In*: I.C.G. VIEIRA; J.M.C. DA SILVA; D.C. OREN & M.A. D'INCAO (Eds). **Di-**

- versidade cultural e biológica da Amazônia.** Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, 421p.
- MORRONE, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- MORRONE, J.J. & J.V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematic* 26: 373-401.
- NAKA, L.N.; M. COHN-HAFT; F. MALLETT-RODRIGUES; M.P.D. SANTOS & M.F. TORRES. 2006. The avifauna of the Brazilian state of Roraima: bird distribution and biogeography in the Rio Branco basin. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14: 197-238.
- NIHEI, S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33: 2099-2106.
- NORES, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26: 475-485.
- NORGAARD-OLESEN, E. 1973. *Tanagers*. Denmark, Skibby Books, vol. 1, 255p.
- NORGAARD-OLESEN, E. 1974. *Tanagers*. Denmark, Skibby Books, vol. 2, 216p.
- NOVAES, F.C. 1994. Aves da floresta de igapó, Rio Negro (Estado do Amazonas), Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio, Série Zoológica*, 10: 155-167.
- NOVAES, F.C. & M.F.C. LIMA. 1991. As aves do Rio Peixoto de Azevedo, Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 7: 351-381.
- NOVAES, F.C. & M.F.C. LIMA, 1998. *Aves da Grande Belém, municípios de Belém e Ananindeua, Pará*. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, 415p.
- NUTTAL, C.P. 1990. A review of the Tertiary non marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of north-western South America. *Bulletin British Museum of Natural History, Geology*, 45: 165-371.
- OREN, D. 2001. Biogeografia e conservação de aves na região amazônica, p. 268-286. *In*: J.P. CAPOBIANCO; A. VERÍSSIMO; A. MOREIRA; D. SAWYER; I DOS SANTOS & L.P. PINTO (Eds). **Biodiversidade na Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios**. São Paulo, Estação da Liberdade, Instituto Socioambiental, 540p.
- OREN, D.C. & H.G. ALBUQUERQUE. 1991. Priority areas for new avian collections in Brazilian Amazonia. *Goeldiana, Zoologia*, 6: 1-11.
- PATTON, J. & M.N. SILVA. 2001. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals. p. 139-166. *In*: I.C.G. VIEIRA; J.M.C. DA SILVA; D.C. OREN & M.A. D'INCAO (Eds). **Diversidade cultural e biológica da Amazônia**. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, 421p.
- PENNINGTON, R.T.; D.E. PRADO & C. PENDRY. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- PEREIRA, S.L. & A.L. BAKER. 2004. Vicariant speciation of curassows (Aves, Cracidae): a hypothesis based on mitochondrial DNA phylogeny. *Auk* 121: 682-694.
- PERES, C. & A. WHITTAKER. 1991. Annotated checklist of the bird species of the upper Rio Urucu, Amazonas, Brazil. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 111: 156-171.
- PINTO, O. 1944. *Catálogo de aves do Brasil*. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio, parte 2, 700p.
- PINTO, O. 1978. *Novo catálogo das aves do Brasil*. São Paulo, Brasil, parte 1, 446p.
- PINTO, O. & E.A. CAMARGO. 1957. Sobre uma coleção de aves da região de Cachimbo (Sul do Estado do Pará). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia* 13: 51-69.
- PIRES, J.M. & G.T. PRANCE. 1985. The vegetation types of Brazilian Amazon, p. 109-145. *In*: G.T. PRANCE & T.E. LOVEJOY (Eds). **Key environment - Amazonia**. New York, Pergamon Press, 442p.
- POLETO, F. & A. ALEIXO. 2005. Implicações biogeográficas de novos registros ornitológicos em um enclave de vegetação de campina no sudoeste da Amazônia brasileira. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 1196-1200.
- PRUM, R.; J.D. KAPLAN & J.E. PIERSON. 1996. Display behavior and natural history of the Yellow-crowned Manakin (*Heterocercus flavivertex*: Pipridae). *Condor* 98: 722-735.
- RASÄNEN, M.; A.M. LINNA; J.C.R. SANTOS & F.R. NEGRI. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazon foreland basin. *Science* 269: 386-390.
- REMSEN, J.V. 1994. Use and misuse of bird lists in community ecology and conservation. *Auk* 111: 225-227.
- RIBAS, C.C., R. GABAN-LIMA, C.Y. MIYAKI & J. CRACRAFT. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography* 32: 1409-1427.
- RIDGELY, R.S. & G. TUDOR. 1989. **The birds of South America. The Oscines Passerines**. Austin, University of Texas, vol. 1, 596p.
- RIDGELY, R.S. & G. TUDOR. 1994. **The birds of South America. The Suboscines Passerines**. Austin, University of Texas, vol. 2, 940p.
- ROBBINS, M.B. & T.A. PARKER. 1997. Voice and taxonomy of *Caprimulgus (rufus) otiosus* (Caprimulgidae), with a reevaluation of *Caprimulgus rufus* subspecies. *Ornithological Monographs* 48: 601-608.
- RON, S.R. 2000. Biogeographical area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distributions of vertebrates groups. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 379-402.
- ROSEN, B.R. 1995a. Biogeographic patterns: a perceptual overview, p. 21-55. *In*: A. MYERS & P. GILLER (Eds). **Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution**. Londres, Chapman & Hall, 584p.
- ROSEN, B.R. 1995b. From fossils to earth history: applied historical biogeography, p. 437-481. *In*: A. MYERS & P. GILLER (Eds). **Analytical biogeography: an integrated approach to the**

- study of animal and plant distribution.** Londres, Chapman & Hall, 584p.
- RYLANDS, A.B. 1991. **The status of conservation areas in the Brazilian Amazon.** Washington, World Wildlife Fund, The Conservation Foundation, 146p.
- SALO, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. *Annales Zoologici Fennici* 24: 203-211.
- SANTOS, C.M. 2005. Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph? *Journal of Biogeography* 32: 1281-1286.
- SICK, H. 1967. Rios e enchentes na Amazônia como obstáculo para a avifauna. Manaus, **Atas Simpósio Sobre a Biota amazônica** 5: 495-520.
- SICK, H. 1997. **Ornitologia brasileira.** Rio de Janeiro, Nova Fronteira, 912p.
- SILVA, J.M.C. & D.C. OREN. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 427-437.
- SILVA, J.M.C.; F.C. NOVAES & D.C. OREN. 2002. Differentiation of *Xiphocolaptes* (Dendrocolaptidae) across the river Xingu, Brazilian Amazonia: recognition of a new phylogenetic species and biogeographical implications. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 122: 185-194.
- SILVA, M.N.F. & J.L. PATTON. 1998. Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology* 7: 475-486.
- SMITH, T.B.; R.K.WAYNE; D.J. GIRMAN & M.W. BRUFORD. 1997. A role of ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science* 276: 1855-1857.
- STOTZ, D.; S.M. LANYON; T.S. SCHULENBERG; D.E. WILLARD; A.T. PETERSON & J. FITZPATRICK. 1997. An avifaunal survey of two tropical forest localities on the middle Rio Jiparaná, Rondônia, Brazil. *Ornithological Monographs* 48: 763-782.
- SWOFFORD, D.L. 1991. **PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony.** Illinois, Center for Biodiversity of the Illinois Natural History Survey.
- TUOMISTO, H. & K. RUOKOLAINEN. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 6: 347-357.
- VICENTINI, A. 2004. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú, p. 105-131. *In:* S.H. BORGES; S. IWANAGA; C.C. DURIGAN & M.R. PINHEIRO (Eds). **Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia.** Manaus, Fundação Vitória Amazônica, WWF-Brasil, USAID, 275p.
- WALLACE, A.R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of Zoological Society of London* 1852: 107-110.
- WETTERBERGER, G.B.; M.T. JORGE-PÁDUA; C.S. CASTRO & J.M.C. VASCONCELOS. 1976. **Uma análise de prioridades em conservação da natureza na Amazônia.** Brasília, Projeto de Desenvolvimento e Pesquisa Florestal, PNUD, FAO, IBDF, BRA 45, Série Técnica, vol. 8, 63p.
- WHITNEY, B. & J.A. ALONSO. 1998. A new *Herpsilochmus* antwren (Aves: Thamnophilidae) from northern Amazon Peru and adjacent Ecuador: the role of edaphic heterogeneity of *terra firme* forest. *Auk* 115: 559-576.
- ZIMMER, K. 1997. Species limits in *Cranioleuca vulpina*. *Ornithological Monographs* 48: 849-864.
- ZIMMER, K. 1999. Behavior and vocalizations of the Caura and the Yapacana Antbird. *Wilson Bulletin* 111: 195-209.
- ZIMMER, K. & S. HILTY. 1997. Avifauna of a locality in the upper Orinoco drainage of Amazonas, Venezuela. *Ornithological Monographs* 48: 865-886.
- ZIMMER, K.; T.A. PARKER; M. ISLER & P. ISLER. 1997. Survey of a southern Amazonian avifauna: the Alta Floresta region, Mato Grosso, Brazil. *Ornithological Monographs* 48: 887-918.
- ZIMMER, K.J. & A. WHITTAKER. 2000. Species limits in Pale-tipped tyrannulets (*Inezia*: Tyrannidae). *Wilson Bulletin* 112: 51-66.

Recebido em 30.XI.2006; aceito em 13.XI.2007.

Anexo I. Lista das espécies de aves registradas no Parque Nacional do Jaú examinada neste estudo. Os números sobrescritos ao lado de algumas espécies referem-se às notas taxonômicas e biogeográficas encontradas no final da lista. As letras entre parênteses são as categorias de distribuição geográfica descritas na tabela I e os números referem-se aos registros dos exemplares consultados na coleção de aves do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). A sequência das espécies segue SICK (1997) para as famílias de aves não Passeriforme e RIDGELY & TUDOR (1989, 1998) para famílias Passeriformes. A nomenclatura das espécies foi atualizada seguindo as recomendações do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (www.cbro.org.br).

Tinamidae: *Tinamus major serratus* (Spix, 1825) (b, 31613; 29937), *Crypturellus cinereus*¹ (Gmelin, 1789) (a), *Crypturellus soui soui* (hermann, 1783) (c, 31614), *Crypturellus undulatus yapura* (Spix, 1825) (d), *Crypturellus variegatus*² (Gmelin, 1789) (a). **Accipitridae:** *Leptodon cayanensis cayanensis*³ (Latham, 1790) (a), *Ictinia plumbea* (Gmelin, 1788) (a), *Accipiter bicolor bicolor* (Vieillot, 1817) (a), *Buteo nitidus nitidus* (Latham, 1790) (a), *Rupornis magnirostris magnirostris* (Gmelin, 1788) (a), *Busarellus nigricollis nigricollis* (Latham, 1790) (a), *Buteogallus urubitinga urubitinga* (Gmelin, 1788) (a), *Harpia harpyja* (Linnaeus, 1758) (a), *Spizaetus ornatus ornatus* (Daudin, 1800) (a), *Spizaetus tyrannus serus* (Friedmann, 1950) (a), *Geranospiza caerulescens caerulescens* (Vieillot, 1817) (a). **Falconidae:** *Herpethotes cachinnans cachinnans* (Linnaeus, 1758) (a), *Micrastur semitorquatus semitorquatus* (Vieillot, 1817) (a), *Micrastur ruficollis concentricus*⁴ (Lesson, 1830) (c), *Micrastur gilvicollis*⁵ (Vieillot, 1817) (a, 50523; 42442; 52946), *Micrastur mirandolle*⁶ (Schlegel, 1862) (a), *Daptrius*

ater (Vieillot, 1816) (a), *Ibycter americanus*⁷ (Boddaert, 1783) (a), *Milvago chimachima cordatus* (Bangs & Penard, 1918) (c), *Falco ruficularis ruficularis* (Daudin, 1800) (a). **Cracidae:** *Penelope jacquacu orienticola* (Todd, 1932) (b, 118), *Pipile cumanensis cumanensis* (Jacquin, 1784) (c), *Mitu tuberosum*⁸ (Spix, 1825) (a), *Nothocrax urumutum* (Spix, 1825) (d). **Phasianidae:** *Odontophorus gujanensis buckley*⁹ (Chubb, 1919) (h, 50524; 31672). **Opisthocomidae:** *Opisthocomus hoazin* (Sclater, 1880) (a). **Psophiidae:** *Psophia crepitans ochroptera*¹⁰ (Pelzen, 1857) (g). **Rallidae:** *Aramides cajanea cajanea* (P.L.S. Müller, 1776) (a), *Laterallus melanophaius oenops* (P.L. Sclater & Salvin, 1880) (a). **Columbidae:** *Patagioenas speciosa* (Gmelin, 1789) (a), *Patagioenas cayennensis cayennensis* (Bonaterre, 1792) (c, 17472), *Patagioenas subvinacea purpureotincta* (Ridgway, 1888) (c, 42446-47), *Patagioenas plumbea wallacei* (Chubb, 1917) (c, 52497), *Columbina passerina griseola* (Spix, 1825) (a, 27847-51), *Columbina talpacoti talpacoti* (Temminck, 1811) (a), *Leptotila verreauxi brasiliensis* (Bonaparte, 1856) (a), *Leptotila rufaxilla dubusi* (Bonaparte, 1825) (d, 42448; 27843-45), *Geotrygon montana montana* (Linnaeus, 1758) (a). **Psittacidae:** *Ara ararauna* (Linnaeus, 1758) (a), *Ara macao macao* (Linnaeus, 1758) (a), *Ara chloropterus* (Gray, 1859) (a), *Orthopsittaca manilata* (Boddaert, 1783) (a), *Aratinga leucophthalma callogenyus* (Salvadori, 1891) (d), *Aratinga pertinax chrysoyenyus* (Massena & Souancé, 1854) (b), *Pyrrhura melanura melanura*¹¹ (Spix, 1824) (e, 42454; 17457), *Brotogeris chrysoptera tenuifrons* (Friedmann, 1945) (b, 29985), *Touit purpuratus viridiceps*¹² Chapman, 1929 (d), *Touit huetii* (Temminck, 1830) (a), *Pionites melanocephalus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) (c), *Pionopsitta barrabandi barrabandi* (Kuhl, 1820) (e), *Pionus menstruus menstruus* (Linnaeus, 1766) (a), *Pionus fuscus fuscus*¹³ (Stadius Muller, 1776) (a), *Amazona autumnalis diadema* (Spix, 1824) (a), *Amazona festiva festiva* (Linnaeus, 1758) (a, 42460), *Amazona amazonica*¹⁴ (Linnaeus, 1766) (a), *Amazona farinosa farinosa* (Boddaert, 1783) (a), *Amazona kawalli*¹⁵ Grantsau & Camargo, 1989 (a), *Derophtys accipitrinus accipitrinus* (Linnaeus, 1758) (c). **Cuculidae:** *Piaya cayana cayana*¹⁶ (Linnaeus, 1766) (c, 17535), *Piaya melanogaster melanogaster* (Vieillot, 1817) (a), *Coccyua minuta minuta* (Vieillot, 1817) (a, 42461), *Crotophaga ani* Linnaeus, 1758 (a), *Crotophaga major* Gmelin, 1788 (a), *Tapera naevia naevia* (Linnaeus, 1766) (a). **Tytonidae:** *Tyto alba hellmayri* Griscom & Greenway, 1937 (c). **Strigidae:** *Megascops choliba crucigerus* (Spix, 1824) (a, 27841), *Megascops watsonii usta* (P.L. Sclater, 1859) (d, 52948; 42462), *Lophostrix cristata cristata* (Daudin, 1800) (a), *Pulsatrix perspicillata perspicillata* (Latham, 1790) (a), *Glaucidium brasilianum ucayale* Chapman, 1929 (f), *Strix huhula huhula* Daudin, 1800 (a), *Asio stygius stygius* (Wagler, 1832) (a). **Nyctibiidae:** *Nyctibius grandis grandis* (J. F. Gmelin, 1789) (a), *Nyctibius aethereus longicaudatus* (Spix, 1825) (a), *Nyctibius griseus griseus* (J. F. Gmelin, 1789) (a, 50525), *Nyctibius leucopterus*¹⁷ (Wied, 1821) (a, 50526-27; 46870), *Nyctibius bracteatus* Gould, 1846 (a, 52954). **Caprimulgidae:** *Lurocalis semitorquatus semitorquatus* (J. F. Gmelin, 1789) (c, 52956; 30008-09), *Nyctidromus albicollis albicollis* (Gmelin, 1789) (a), *Caprimulgus rufus rufus*¹⁸ Boddaert, 1783 (a), *Caprimulgus cayennensis cayennensis* Gmelin, 1789 (c), *Caprimulgus nigrescens* Cabanis, 1848 (a), *Hydropsalis climacocerca schomburgki* P.L. Sclater, 1866 (b). **Trochilidae:** *Glaucis hirsutus hirsutus* (Gmelin, 1788) (a), *Phaethornis malaris insolitus*¹⁹ Zimmer, 1950 (b, 30363-65; 31655; 17272; 42466-67), *Phaethornis bourcierii bourcierii*²⁰ (Lesson, 1832) (c, 50529-30), *Phaethornis ruber nigricinctus* Lawrence, 1858 (d, 50531), *Campylopterus largipennis largipennis* (Boddaert, 1783) (c, 34087), *Florisuga mellivora mellivora* (Linnaeus, 1758) (a, 50534-35), *Anthracothonax nigricollis*²¹ (Vieillot, 1817) (a), *Chrysolampis mosquitus* (Linnaeus, 1758) (a), *Thalurania furcata nigrofasciata* (Gould, 1861) (b, 17270-71; 42480; 45505; 43649), *Hylocharis sapphirina* (Gmelin, 1788) (a, 50532), *Hylocharis cyanus viridiventris* Berlepsch, 1880 (a, 50533), *Polytmus theresiae leuchorous* P.L. Sclater & Salvin, 1867 (e, 54458; 34092), *Amazilia versicolor milleri* (Bourcier, 1847) (a, 34095-96; 17275), *Amazilia fimbriata fimbriata* (Gmelin, 1788) (c, 42481; 27859), *Heliodoxa aurescens* (Gould, 1846) (a, 17277), *Topaza pyra pyra*²² (Gould, 1846) (b), *Heliostyris auritus auritus* (Gmelin, 1788) (c, 34098), *Heliomaster longirostris longirostris* (Audebert & Vieillot, 1801) (a). **Trogonidae:** *Pharomachrus pavoninus pavoninus* (Spix, 1824) (a), *Trogon melanurus eumorphus* Zimmer, 1948 (f, 30234; 33315; 43018; 42482-83), *Trogon viridis viridis* Linnaeus, 1766 (a), *Trogon rufus sulphureus* Spix, 1824 (d, 43484), *Trogon curucui peruvianus* Swainson, 1937 (a), *Trogon violaceus ramonianus* Deville & Dês Murs, 1849 (d). **Alcedinidae:** *Ceryle torquatus torquatus* (Linnaeus, 1766) (a), *Chloroceryle amazona amazona* (Latham, 1790) (a), *Chloroceryle americana americana* (Gmelin, 1788) (a), *Chloroceryle inda inda* (Linnaeus, 1766) (a), *Chloroceryle aenea aenea* (Pallas, 1764) (a, 27865; 43025; 50536). **Momotidae:** *Momotus momota microstephanus* Sclater, 1858 (e, 29955-6; 43651; 42491; 17548; 31667). **Galbulidae:** *Galbula albirostris chalcocephala* Deville, 1849 (e, 42492-93; 52974-78), *Galbula galbula* (Linnaeus, 1766) (a, 43819-20), *Galbula leucogastra*²³ Vieillot, 1817 (a, 27854-55; 52985), *Galbula dea brunneiceps* Todd, 1943 (a, 50537; 30035), *Jacamerops aureus aureus* (Stadius Muller, 1776) (c). **Bucconidae:** *Notharchus macrorhynchus hyperrhynchus* Sclater, 1855 (a, 42495), *Notharchus ordii* (Cassin, 1851) (a), *Notharchus tectus tectus* (Boddaert, 1783) (a, 17546; 52988), *Bucco tamatia tamatia* Gmelin, 1788 (c, 27856-58), *Bucco capensis* Linnaeus, 1766 (a, 29047; 42496), *Malacoptila fusca*²⁴ (Gmelin, 1788) (c, 50538-40; 52995), *Micromonacha lanceolata*²⁵ (Deville, 1849) (f), *Nonnulla amaurocephala* Chapman, 1921 (g), *Monasa nigrifrons nigrifrons* (Spix, 1824) (a, 43821), *Monasa morphoeus peruana* Sclater, 1855 (d, 17544-45), *Chelidoptera tenebrosa tenebrosa* (Pallas, 1782) (a). **Capitonidae:** *Eubucco richardsoni nigriceps*²⁶ Chapman, 1928 (h). **Ramphastidae:** *Pteroglossus castanotis castanotis* Gould, 1834 (d, 42501), *Pteroglossus pluricinctus* Gould, 1835 (e), *Pteroglossus azara azara*²⁷ (Vieillot, 1819) (g, 42507), *Selenidera nattereri* (Gould, 1836) (b, 52998), *Ramphastos vitellinus culminatus* Gould, 1833 (c, 50544), *Ramphastos tucanus cuvieri* Wagler, 1827 (d). **Picidae:** *Picumnus lafresnayi pusillus*²⁸ Pinto, 1936 (g), *Colaptes punctigula guttatus*²⁹ Spix, 1824 (d, 27868), *Piculus flavigula magnus* (Cherrie & Reichenberger, 1921) (a, 42508; 43823; 43704), *Piculus chrysochloros capistratus* (Malherbe, 1861) (e, 50545; 41591), *Celeus elegans jumanus* (Spix, 1824) (a), *Celeus grammicus grammicus* (Natterer & Malherbe, 1845) (e, 17505; 42510), *Celeus flavus peruvianus* (Cory, 1919) (d), *Celeus torquatus occidentalis* (Hargitt, 1889) (d), *Dryocopus*

lineatus lineatus (Linnaeus, 1766) (a), *Melanerpes cruentatus*³⁰ (Boddaert, 1783) (a), *Veniliornis affinis orenocensis* Berlepsch & Hartert, 1902 (b, 17501-02), *Campephilus melanoleucos melanoleucus* (Gmelin, 1788) (a), *Campephilus rubricollis rubricollis* (Boddaert, 1783) (c, 42512; 29063). **Furnariidae/Furnariinae:** *Synallaxis rutilans confinis* Zimmer, 1935 (g), *Cranioleuca vulpina vulpina*³¹ (Pelzeln, 1856) (a), *Xenops milleri* (Chapman, 1914) (a, 50577; 54946; 17746), *Xenops minutus remoratus* Zimmer, 1935 (e, 50574-76; 45522; 53049), *Berlepschia rikeri* (Ridgway, 1886) (a, 53051-52), *Hylocistis subulatus subulatus* (Spix, 1824) (a, 42573-74; 50578-79), *Ancistrops strigillatus strigillatus* (Spix, 1825) (a, 42575-76), *Philydor pyrrhodes* (Cabanis, 1848) (a, 43170; 42577; 43783; 53040), *Automolus infuscatus badius* Zimmer, 1935 (b, 42587-89; 50580-81; 53043-44; 42520), *Automolus ochrolaemus turdinus* (Pelzeln, 1859) (c, 53041-42), *Automolus rubiginosus venezuelanus* Zimmer & Phelps, 1947 (b), *Sclerurus ruficularis brunescens*³² Todd, 1948 (g, 50582-83; 53048; 30429; 31690), *Sclerurus caudacutus brunneus* Scater, 1857 (f, 42590-92). **Furnariidae/Dendrocolaptinae:** *Dendrocincla fuliginosa neglecta*³³ Todd, 1948 (f, 50566-67; 42516; 43084), *Dendrocincla merula bartleti* Chubb, 1919 (d, 42521-22; 50568-69), *Deconychura longicauda connectens* Zimmer, 1929 (e), *Deconychura stictolaema secunda* Hellmayr, 1904 (d, 50558-61; 43825), *Glyphorhynchus spirurus ruficularis* Zimmer, 1934 (c, 53015-16; 50562-63), *Sittasomus griseicapillus amazonus* Lafresnaye, 1850 (d, 28302-03; 30414), *Nasica longirostris* (Vieillot, 1818) (a), *Dendrexetastes rufigula devillei* (Lafresnaye, 1850) (f, 43099-10; 53020-21), *Hylexestastes stresemanni stresemanni*³⁴ Sneathlage, 1925 (g, 50548), *Dendrocolaptes certhia radiolatus*³⁵ Scater & Salvin, 1868 (e, 42555; 49900; 43102; 50549), *Dendrocolaptes picumnus validus*³⁶ (Tschudi, 1844) (d, 43105-06), *Xiphocolaptes promeropirhynchus orenocensis* Berlepsch & Hartert, 1902 (d), *Xiphorhynchus picus picus* (Gmelin, 1788) (a, 53025; 53027; 43111; 42556-57), *Xiphorhynchus kienerii*³⁷ (Des Murs, 1855) (i, 43828; 43116), *Xiphorhynchus obsoletus notatus* Eyton, 1852 (e, 43120-21; 42558; 43128), *Xiphorhynchus guttatooides*³⁸ (Lafresnaye, 1850) (d, 43139-41; 42570-71), *Lepidocolaptes albolineatus duidae* Zimmer, 1934 (b). **Thamnophilidae:** *Cymbilaimus lineatus intermedius* (Hartert & Goodson, 1917) (a, 50584-85; 42593; 30044), *Frederickena unduligera unduligera* (Pelzeln, 1868) (b), *Taraba major semifasciata* (Cabanis, 1872) (a), *Sakesphorus canadensis loretoyacuensis* Bartlett, 1882) (a, 28297; 28292-93; 43833-34), *Thamnophilus nigrocinereus cinereoniger* Pelzeln, 1868 (b, 43834-35), *Thamnophilus aethiops polionotus* Pelzeln, 1868 (b, 50589; 5862), *Thamnophilus schistaceus heterogynus* (Hellmayr, 1907) (f, 42597-98; 42603; 43177; 43180), *Thamnophilus murinus murinus* Scater & Salvin, 1868 (a, 30435; 17344-48; 53059; 43673), *Thamnophilus amazonicus cinereiceps* Pelzeln, 1868 (b, 53064-65; 28289-90; 49967-68), *Megastictus margaritatus* (Scater, 1855) (a, 53068-69), *Pygiptila stellaris occipitalis* Zimmer, 1932 (b, 43225; 42610; 43186), *Thamnomanes ardesiacus obidensis* (Sneathlage, 1914) (c, 42611-13; 42636; 42633), *Thamnomanes caesius glaucus* (Cabanis, 1847 (c, 50587-88; 53073), *Herpsilochmus dorsimaculatus* Pelzeln, 1868 (c, 53110, 53112), *Myrmotherula brachyura brachyura* (Hermann, 1783) (a, 50601; 53075-76), *Myrmotherula ambigua* Zimmer, 1932 (b, 53081), *Myrmotherula multostriata*³⁹ Scater, 1858 (d), *Myrmotherula cherriei*⁴⁰ Berlepsch & Hartert, 1902 (e, 50595-98), *Myrmotherula klagesi* Todd, 1927 (i), *Myrmotherula haematonota pyrrhonota* Scater & Salvin, 1857 (c, 50599-00; 42644-45), *Myrmotherula axillaris axillaris*⁴¹ (Vieillot, 1817) (a, 50593-94; 53086; 43839; 28285-86), *Myrmotherula longipennis longipennis* Pelzeln, 1868 (c, 50592; 43840; 53096; 53094), *Myrmotherula menetriesii pallida* Berlepsch & Hartert, 1902 (e, 53101; 43841; 53103), *Myrmotherula assimilis assimilis* Pelzeln, 1868 (a, 43842; 43188-89; 50025), *Terenura spodioptila signata* Zimmer, 1932 (b), *Formicivora grisea rufiventris*⁴² Carriker, 1936 (b, 34162-63), *Cercomacra cinerascens cinerascens* (Scater, 1857) (b, 17356), *Cercomacra tyrannina tyrannina*⁴³ (Scater, 1855) (b, 52530-31; 52536; 50586; 43190), *Myrmoborus lugubris stictopterus* Todd, 1927 (g, 43843-44), *Myrmoborus myotherinus ardesiacus*⁴⁴ Todd, 1927 (g, 50616; 50620; 50618; 42660; 42668; 17342), *Dichrozona cincta cincta* (Scater & Salvin, 1880) (b), *Hylophylax naevius consobrina* Todd, 1913 (b, 50602-03; 43851; 42728; 42733), *Hylophylax punctulatus punctulatus* (Des Murs, 1856) (a, 46023; 50008), *Hylophylax poecilnotus duidae*⁴⁵ Chapman & Salvin, 1880 (b, 50611-13; 43183; 42738), *Hypocnemis cantator saturata* Carriker, 1930 (e, 17345; 53115; 30436), *Hypocnemis hypoxantha hypoxantha* Scater, 1869 (d, 42677-80; 50604; 50605-07), *Hypocnemoides melanopogon occidentalis* Zimmer, 1932 (e, 50623; 43222), *Scalateria naevia argentata* (dès Murs, 1856) (d, 43226; 50013), *Percnostola minor minor*⁴⁶ Pelzeln, 1868 (b, 43846-48; 45536-37; 53117), *Schistocichla leucostigma infuscata*⁴⁷ (Todd, 1927) (e, 50590-91; 53119-22; 42691), *Myrmeciza disjuncta*⁴⁸ Friedmann, 1945 (b), *Pithys albifrons brevisbarba* Chapman, 1928 (e, 50624-25; 42693-96; 30423-26), *Gymnophithys leucaspis laterallis* Todd, 1927 (b, 50627-29; 42707-709), *Rhegmatorhina cristata* (Pelzeln, 1868) (b, 42724-25), *Phlegopsis erythroptera erythroptera* (Gould, 1855) (e, 42742-43; 50635-38). **Formicariidae:** *Formicarius analis zamorae* Chapman, 1923 (h, 42744), *Formicarius colma colma* Boddaert, 1783 (c, 50641; 30430; 42746), *Grallaria varia cinereiceps* Hellmayr, 1903 (b), *Myrmothera campanisona dissors* Zimmer, 1934 (b, 37523), *Hylopezus macularius diversus* (Zimmer, 1934) (e, 42749-50). **Conopophagidae:** *Conopophaga aurita inexpectata* Zimmer, 1931 (b, 42755; 42752; 45547). **Tyrannidae/Tyranninae:** *Elaenia ruficeps*⁴⁹ Pelzeln, 1868 (a, 34284-65; 34281), *Myiopagis gaimardii guianensis* (Berlepsch, 1907) (a), *Myiopagis flavivertex* (Scater, 1887) (a), *Myiopagis caniceps cinerea* (Pelzeln, 1868) (e, 50675-76; 53240; 17357; 17299), *Phaeomyias murina wagaie* (Taczanowski, 1877) (a), *Camptostoma obsoletum napaeum* (Ridgway, 1888) (a, 43863), *Tyrannulus elatus* (Latham, 1790) (a), *Ornithion inerme* Hartlaub, 1853 (a), *Zimmerius gracilipes gracilipes* (Scater & Salvin, 1868) (e, 17306-07; 17312), *Inezia subflava subflava*^{50,51} (Scater & Salvin, 1873) (a, 28777; 28282), *Mionectes oleagineus chloronotus* (Lafresnaye & d'Orbigny, 1837) (a, 50677; 42889; 42882-3; 34299), *Mionectes macconnelli amazonus* Tood, 1921 (a), *Myiornis ecaudatus ecaudatus* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837) (a), *Hemitriccus zosterops zosterops*⁵² (Pelzeln, 1868) (d), *Hemitriccus minor pallens*⁵³ (Todd, 1925) (f), *Todirostrum maculatum anectans* J. T. Zimmer, 1940 (i), *Todirostrum chrysocrotaphum guttatum* Pelzeln, 1868 (d, 53195), *Corythopsis torquatus sarayacuensis* Chubb, 1818 (d, 50644-45; 42891; 42897; 45548), *Platyrrhynchus platyrhynchus*

platyrhynchus (Gmelin, 1788) (c, 53166-67; 30384), *Platyrinchus coronatus coronatus* Sclater, 1858 (a, 53168-69; 42873-75), *Tolmomyias poliocephalus poliocephalus* (Taczanowski, 1884) (d, 53186-87; 17298; 17300; 42877), *Tolmomyias assimilis neglectus* J. T. Zimmer, 1939 (b, 53180; 53176; 53178), *Ramphotrigon ruficauda* (Spix, 1825) (a, 50659-60; 39185; 46146; 50114-15), *Cnipodectes subbrunneus minor* P. L. Sclater, 1884 (d, 50661-63; 42876; 50067-68), *Onychorhynchus coronatus castenau* Deville, 1849 (d, 50105-06), *Myiobius barbatus amazonicus* Todd, 1925 (d, 53164-5; 50664-67), *Terentotriccus erythrurus venezuelensis* J. t. zimmer, 1939 (b, 42856-57; 50668-69; 28294; 53163; 30385; 45589), *Lathrotriccus eulérii bolivianus* (J. A. Allen, 1889) (a, 53162; 42855; 43308), *Cnemotriccus fuscatus duidae* J. T. Zimmer, 1938 (b, 54459; 50073; 31730), *Knipolegus poecilocercus* (Pelzeln, 1868) (a, 28269; 28270; 28273), *Attila citriniventris* Sclater, 1859 (d, 48389), *Attila cinnamomeus* (Gmelin, 1789) (a, 42850), *Attila spadiceus spadiceus* (Gmelin, 1789) (a), *Rhytipterna simplex frederici* (Bangs & T. E. Penard, 1918) (a, 50567), *Rhytipterna immunda* (Sclater & Salvin, 1873) (a, 34242; 32241), *Myiarchus ferox ferox* (Gmelin, 1789) (a), *Myiarchus tuberculifer tuberculifer* (d'Orbigny & Lafresnaye, 1837) (a), *Megarynchus pitangua pitanga* (Linnaeus, 1766) (a, 30378; 50092, 39177), *Pitangus sulphuratus sulphuratus* (Linnaeus, 1766) (a), *Philohydor lictor lictor* (Lichtenstein, 1823) (a), *Myiozetetes cayanensis cayennensis* (Linnaeus, 1766) (a, 17318; 53158), *Myiozetetes similis similis* (Spix, 1825) (a), *Conopias trivirgatus berlepschi* E. Snethlage, 1914 (a, 50098; 37526; 12152), *Conopias parvus parvus* (Pelzeln, 1868) (c), *Legatus leucophauius leucophauius* (Vieillot, 1818) (a), *Empidonomus varius rufinns* (Spix, 1825) (a, 34236; 17330-34), *Tyrannopsis sulphurea* (Spix, 1825) (a), *Tyrannus melancholicus melancholicus* Vieillot, 1819 (a, 17326; 30054; 28263; 30053; 30379), *Pachyramphus surinamus* (Linnaeus, 1766) (a), *Pachyramphus polychopterus tristis* (Kaup, 1852) (a), *Pachyramphus marginatus nanus* Bangs & T. E. Penard, 1921 (a, 43234-35), *Pachyramphus rufus rufus* (Boddaert, 1783) (a), *Pachyramphus castaneus saturatus* Chapman, 1914 (d), *Tityra inquisitor albitorques* Du Bus de Gisignies, 1847 (a), *Tityra cayana cayana* (Linnaeus, 1766) (a, 30098-100; 28325). **Tyrannidae/Piprinae:** *Schiffornis turdina amazona* (P. L. Sclater, 1861) (a, 50646-50; 45557-58; 37031), *Schiffornis major major*⁵⁴ Des Murs, 1856 (a, 43860; 43299), *Tyrannetes stolzmanni* (Hellmayr, 1906) (a, 53144; 50053), *Neopelma chrysocephalum* (Pelzeln, 1868) (c, 50658; 53151-52; 34228; 31725-6), *Neopipo cinnamomea cinnamomea* (Lawrence, 1869) (a, 43694), *Piprites chloris tschudii* (Cabanis, 1874) (e, 53153), *Heterocercus flavivertex* Pelzeln, 1868 (c, 28326-7), *Xenopipo atronitens* Cabanis, 1847 (a), *Chiroxiphia pareola regina* P. L. Sclater, 1856 (a, 43298; 50050; 42849), *Lepidothrix coronata carbonata* (Todd, 1925) (e, 50654-56; 42776-77; 42807), *Dixiphia pipra pipra* (Linnaeus, 1758) (c, 50651-53; 53140), *Pipra erythrocephala erythrocephala*⁵⁵ (Linnaeus, 1758) (a, 42761; 42768; 42770; 45550), *Pipra filicauda filicauda* Spix, 1825 (a, 42830-31; 43277-78; 43855-56). **Tyrannidae/Cotinginae:** *Cotinga cayana* (Linnaeus, 1766) (a, 30086-88), *Xipholena punicea* (Pallas, 1764) (a, 30112; 83; 402), *Laniocera hypopyrra* (Vieillot, 1817) (a, 43237), *Lipaugus vociferans* (Wied, 1820) (a, 45540; 43852; 42758; 30506), *Gymnoderus foetidus* (Linnaeus, 1758) (a), *Perissocephalus tricolor* (Statius Muller, 1776) (c), *Phoenicircus nigricollis* (Linnaeus, 1758) (c). **Troglodytidae:** *Thryothorus coraya griseipectus* Sharpe, 1881 (e, 42899; 50682; 53245; 45565), *Thryothorus leucotis albipectus* Cabanis, 1849 (a, 42900), *Troglodytes musculus albicans* Berlepsch & Taczanowski, 1883 (a, 54460; 23742; 31262), *Cyphorhinus arada transfluvialis* Todd, 1932 (e, 42912-11; 42907; 42916-17; 30241; 30238), *Microcerculus bambla albigularis*⁵⁶ (Sclater, 1858) (h, 53246-48; 4556; 42901-05). **Sylviidae:** *Microbates collaris collaris* (Pelzeln, 1868) (a, 50680-81; 53252-53), *Ramphocaenus melanurus duidae* Zimmer, JT, 1937 (b, 53258-59), *Polioptila plumbea plumbea* (Gmelin, 1788) (a, 28323-24), *Polioptila guianensis facilis* Zimmer, 1942 (b, 50678-79; 53260). **Turdidae:** *Turdus leucomelas ephippialis* Sclater, 1862 (a), *Turdus albicollis phaeopygys* Cabanis, 1848 (c, 42922-25; 30375-77; 53250), *Turdus hauxwelli*⁵⁷ Lawrence, 1869 (d), *Turdus fumigatus fumigatus* Lichtenstein, 1823 (a, 28310; 43870). **Vireonidae:** *Cyclarhis gujanensis gujanensis* (Gmelin, 1789) (a), *Vireolanius leucotis leucotis* (Swainson, 1838) (c), *Vireo olivaceus olivaceus* (Linnaeus, 1766) (a, 17566; 17573; 17567; 17569), *Hylophilus semicinerus viridiceps* (Todd, 1929) (c, 42929-30), *Hylophilus thoracicus griseiventris* Berlepsch & Hartert, 1902 (a, 298), *Hylophilus hypoxanthus hypoxanthus*⁵⁸ Pelzeln, 1868 (e, 50683; 33831; 47950), *Hylophilus brunneiceps*⁵⁹ Sclater, 1866 (b, 53284), *Hylophilus ochraceiceps ferrugineifrons* Sclater, 1862 (b, 53281-83-80-79). **Emberezidae/Coerebinae:** *Coereba flaveola minima* (Bonaparte, 1854) (c, 28221-22; 34316-17). **Emberezidae/Thraupinae:** *Dacnis cayana cayana* (Linnaeus, 1766) (a, 28320; 30362; 17443), *Dacnis flaviventer* d'Orbigny & Lafresnaye, 1837 (a, 42933; 17446), *Cyanerpes nitidus* (Hartlaub, 1847) (a), *Cyanerpes caeruleus microrhyncha* Berlepsch, 1884 (d, 34319; 50686; 17438), *Cyanerpes cyaneus dispar* Zimmer, 1942 (b), *Chlorophanes spiza caeruleascens* Cassin, 1864 (d), *Hemithraupis guira nigrigula* (Boddaert, 1783) (a), *Hemithraupis flavicollis auricularis* Cherrie, 1916 (b, 53264; 17401), *Tangara cayana cayana* (Linnaeus, 1766) (a, 27883), *Tangara punctata punctata* (Linnaeus, 1766) (a), *Tangara mexicana boliviana* (Bonaparte, 1851) (d), *Tangara velia iridina* (Hartlaub, 1841) (a, 30368-69), *Tangara chilensis coelicolor* (Sclater, 1851) (b, 50687), *Euphonia chlorotica amazonica* Parkes, 1969 (f), *Euphonia rufiventris* (Vieillot, 1819) (a), *Euphonia plumbea* Du Bus, 1855 (c), *Euphonia chrysopasta chrysopasta* Sclater & Salvin, 1869 (d). **Emberezidae/Catamblyrhynchinae:** *Thraupis palmarum melanoptera* (Sclater, 1857) (a, 30084; 42935; 17388), *Ramphocelus carbo carbo* (Pallas, 1764) (a, 27879-78; 30343-45), *Ramphocelus nigrogularis* (Spix, 1825) (a, 42937), *Habia rubica peruviana* (Taczanowski, 1884) (a, 42939-41), *Eucometis penicillata penicillata* (Spix, 1825) (a, 43872-3), *Lanio fulvus peruvianus* Carriker, 1934 (h, 42945-44), *Tachyphonus luctuosus luctuosus* d'Orbigny & Lafresnaye, 1837 (a), *Tachyphonus cristatus cristatellus* Sclater, 1862 (c, 50684-85; 30075; 17390-93), *Tachyphonus surinamus brevipes* Lafresnaye, 1846 (e, 17389), *Tachyphonus phoenicius* Swainson, 1838 (a, 54461; 34345), *Schistochlamys melanopis aterrima* Todd, 1912 (b), *Cissopis leverianus leverianus* (Gmelin, 1788) (A). **Emberezidae/Icterinae:** *Sturnella militaris militaris* (Linnaeus, 1758) (a), *Lamprospars tanagrinus tanagrinus* (Spix, 1824) (a, 42931-32), *Molothrus oryzivorus oryzivorus* (Gmelin, 1788) (a), *Icterus chryscephalus* (Linnaeus, 1766) (c,

17394, 18785), *Cacicus haemorrhous haemorrhous* (Linnaeus, 1766) (a), *Cacicus cela cela* (Linnaeus, 1758) (a, 28308-9), *Psarocolius decumanus decumanus* (Pallas, 1769) (c). **Emberizidae/Cardinalinae:** *Saltator grossus grossus* (Linnaeus, 1766) (a, 17404), *Caryothraustes canadensis canadensis* (Linnaeus, 1766) (c, 50688; 30057), *Saltator maximus maximus* (Statius Muller, 1776) (a, 17402-03), *Paroaria gularis gularis* (Linnaeus, 1766) (a, 28313), *Cyanocompsa cyanooides rothschildii* (Bartlett, 1890) (a, 17406; 30373; 43875). **Emberizidae/Emberizinae:** *Volatinia jacarina splendens* (Vieillot, 1817) (a, 34360; 17411), *Dolospingus fringilloides* (Pelzelin, 1870) (b), *Sporophila americana americana* (Gmelin, 1789) (a), *Sporophila nigricollis nigricollis* (Vieillot, 1823) (a), *Sporophila castaneiventris* Cabanis, 1849 (a), *Sporophila angolensis torridus* (Scopoli, 1769) (a, 17418; 17420; 17419), *Arremon taciturnus taciturnus* (Hermann, 1783) (a, 17424), *Ammodramus aurifrons aurifrons*⁶⁰ (Spix, 1825) (a, 17332-37), *Emberizoides herbicola sphenurus*⁶¹ (Vieillot, 1818) (i), *Sicalis columbiana goeldii* Berlepsch, 1906 (a).

Notas taxonômicas e biogeográficas

¹ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1992), ² Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1992), ³ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁴ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁵ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁶ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁷ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁸ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1994), ⁹ Aparentemente substituído no alto Rio Negro por *O. g. medius* (FRIEDMANN 1948), ¹⁰ Taxonomia segundo HAFFER (1974), ¹¹ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1997), ¹² Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1997), ¹³ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1997), ¹⁴ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1997), ¹⁵ Para distribuição e ecologia desta espécie ver MARTUSCELLI & YAMASHITA (1997), ¹⁶ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1997), ¹⁷ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1999), ¹⁸ Taxonomia e distribuição geográfica segundo ROBINS & PARKER (1997), ¹⁹ Taxonomia e distribuição geográfica segundo HINKELMANN (1996), ²⁰ Aparentemente substituído no alto Rio Negro por *P. b. whitelyi* (FRIEDMANN 1948), ²¹ Taxonomia segundo DEL HOYO *et al.* (1999), ²² Taxonomia e distribuição geográfica seguem HU *et al.* (2000), ²³ Taxonomia e distribuição geográfica segundo DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁴ Taxonomia e distribuição geográfica segundo DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁵ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁶ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁷ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁸ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ²⁹ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ³⁰ Taxonomia e distribuição geográfica seguem DEL HOYO *et al.* (2002), ³¹ ZIMMER (1997) recomenda tratar *alopecias* sinônimo de *vulpina* tratamento adotado aqui, ³² Aparentemente substituído no alto Rio Negro por *S. r. fulvicularis* (FRIEDMANN 1948), ³³ Aparentemente substituído no alto Rio Negro por *D. f. phaeochroa* (FRIEDMANN 1948), ³⁴ Aparentemente substituído no alto Rio Negro por *H. s. insignis* (FRIEDMANN 1948), ³⁵ Distribuição geográfica segundo MARANTZ (1997), ³⁶ distribuição geográfica segundo MARANTZ (1997), ³⁷ Taxonomia proposta por ALEIXO & WHITNEY (2002), ³⁸ Taxonomia proposta por ALEIXO (2002), ³⁹ Taxonomia e distribuição geográfica propostas por ISLER *et al.* (1999), ⁴⁰ Distribuição geográfica propostas por ISLER *et al.* (1999), ⁴¹ Substituída por *M. a. melaena* no alto Rio Negro e setores ao norte do Rio Branco e região do Solimões (Tefé) (FRIEDMANN 1948, PINTO 1978), ⁴² Para distribuição geográfica desta subespécie consultar DEL HOYO *et al.* (2003), ⁴³ Distribuição geográfica segundo BIERREGAARD *et al.* (1997), ⁴⁴ A forma do alto Rio Negro e Roraima é *elegans* com o ventre mais clara. Material do Jaú e Maraã é de *ardesiacus* com ventre mais cinza (HAFFER & FITZPATRICK 1985), ⁴⁵ Ver nota taxonômica em RIDGELY & TUDOR (1994), ⁴⁶ Taxonomia e distribuição geográfica seguem CAPPARELLA *et al.* (1997), ⁴⁷ Tratado por PINTO (1978) como *Sclateria leucostigma infuscata*, taxonomia segue RIDGELY & TUDOR (1994), ⁴⁸ Para revisão da ecologia e distribuição geográfica da espécie consultar ZIMMER (1999), BORGES & ALMEIDA (2001) e NAKA *et al.* (2006), ⁴⁹ Distribuição geográfica segundo DEL HOYO *et al.* (2004), ⁵⁰ Nomenclatura proposta por ZIMMER & WHITTAKER (2000), ⁵¹ Substituído por *I. s. obscura* no alto Rio Negro (ZIMMER & WHITTAKER 2000), ⁵² Taxonomia e distribuição geográfica segundo DEL HOYO *et al.* (2004), ⁵³ Taxonomia e distribuição geográfica segundo DEL HOYO *et al.* (2004), ⁵⁴ Aparentemente substituído no noroeste da Amazônia por *S. m. duidae* (FRIEDMANN 1948), ⁵⁵ Aparentemente substituído por *P. e. berlespshi* no alto Rio Negro (FRIEDMANN 1948), ⁵⁶ Aparentemente substituído por *M. c. caurensis* no alto Rio Negro (FRIEDMANN 1948), ⁵⁷ Recomendações taxonômicas seguem RIDGELY & TUDOR (1994), ⁵⁸ Para considerações taxonômicas consultar ZIMMER *et al.* (1997), HAFFER (1997) e RIDGELY & TUDOR (1994), ⁵⁹ Taxonomia segue RIDGELY & TUDOR (1994), ⁶⁰ Aparentemente substituído por *A. aurifrons tenebrosus* no alto Rio Negro (FRIEDMANN 1948), ⁶¹ Taxonomia segundo EISENMANN & SHORT (1982).