



WESLEY RODRIGUES SILVA

PADRÕES ECOLÓGICOS, BIOACÚSTICOS, BIOGEOGRÁFICOS E FILOGENÉTICOS
DO COMPLEXO Basileuterus culicivorus (AVES, PARULIDAE) E DE MAIS
ESPÉCIES BRASILEIRAS DO GÊNERO.

Tese apresentada à Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do grau de
Doutor em Ciências Biológicas (Ecologia).

Orientador: Prof. Dr. JACQUES M.E. VIELLIARD

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

CAMPINAS

1991

Si38p

13485/BC

UNIVERSIDADE
BIBLIOTECA

este exemplar corresponde a redação final da
tese defendida pelo candidato Wesley Rodrigues
Silva e aprovada pela comissão julgadora.

Jaqueline 28/02/11

Dedico este trabalho à minha família,
M. Celeste, Juliana e Débora,
pelo apoio e compreensão nesse
momento importante de minha vida.

Agradecimentos

Ao Dr. Jacques Marie Edme Vielliard, meu colega e orientador, pelo apoio, experiência e amizade que me transmitiu ao longo de todo este trabalho.

Aos Drs. Paulo Emílio Vanzolini, Paulo Nogueira Neto, Luiz Octávio Marcondes Machado, Adão José Cardoso, Ivan Sazima e Douglas Forrester Stotz, pela leitura crítica da tese, enriquecida com sugestões que considero importantes não somente para o aperfeiçoamento deste trabalho, mas também para a minha formação profissional.

Ao Dr. Keith Spalding Brown Jr., pela leitura e revisão do "Abstract".

Ao Dr. Hélio F. de Almeida Camargo, pelo acompanhamento de minhas visitas ao Museu de Zoologia da USP, além da amizade e fecunda troca de idéias sobre ornitologia.

Ao Dr. José Carlos Reis de Magalhães, pela acolhida na Fazenda Barreiro Rico, em Anhembi, e pelo encorajamento à realização deste trabalho.

Ao Dr. Richard D. Ranft, da British Library of Wildlife Sounds (BLOWS), pela confecção dos sonogramas que ilustram este trabalho e pelo fornecimento de gravações de *B. flavenus*.

Aos amigos Paulo de Marco e Márcio Zikan Cardoso, pelo auxílio no tratamento estatístico dos dados e na confecção dos gráficos.

Ao Prof. Ismael Góia e Srta. Ita Paiva, pelo auxílio no processamento do texto em microcomputador.

Ao Prof. Frederico Lencioni Neto, pela requintada ilustração das espécies de Basileuterus no frontispício deste trabalho.

Ao amigo Luiz dos Anjos, pelo fornecimento de registros de ocorrência de espécies de Basileuterus, em várias localidades no estado do Paraná.

À DURATEX S. A., pelas facilidades oferecidas para a realização do trabalho de campo na Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista.

À Fundação Florestal, pelo apoio logístico dado às observações de campo realizadas na Fazenda Intervalles, em Capão Bonito.

Ao CNPq, pela bolsa de pesquisa concedida.

À Fundação MB, pelas excelentes condições proporcionadas para o desenvolvimento de pesquisas ornitológicas no Departamento de Zoologia.

Aos alunos, estagiários e orientados ligados ao grupo de ornitologia da UNICAMP, pelo apoio, solidariedade e compreensão com que me suportaram durante este trabalho.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Zoologia, que de muitas maneiras e por diversas vezes forneceram-me sua ajuda indispensável e amiga.

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	1
MATERIAIS E MÉTODOS.....	5
1. Áreas de estudo.....	5
2. Procedimento.....	7
2.1. Distribuição geográfica.....	7
2.2. Ocorrência em diferentes habitats.....	8
2.3. Índices de abundância.....	9
2.4. Morfometria.....	10
2.5. Hibridação natural.....	11
2.6. Vocalizações.....	12
RESULTADOS.....	15
1. Distribuição geográfica.....	15
1.1. <u>B. culicivorus</u>	15
1.2. <u>B. flaveolus</u>	19
1.3. <u>B. leucoblepharus</u> e <u>B. leucophrys</u>	19
1.4. <u>B. rivularis</u>	22
2. Ocorrência em diferentes habitats.....	26
3. Índices de abundância.....	31
4. Morfometria.....	33
5. Hibridação natural no complexo <u>Basileuterus culicivorus</u>	37
6. Vocalizações.....	46
6.1. Caracterização geral do canto.....	46
6.2. Experimentos com "play-back" em <u>Basileuterus culicivorus</u>	57

DISCUSSÃO.....	62
1. Padrões de distribuição.....	62
2. Adaptações ao ambiente e modo de vida.....	71
2.1. Ocorrência em diferentes habitats e abundância.....	71
2.2. Ecomorfologia.....	77
2.3. Vocalizações.....	79
3. Interação das formas <u>auricapillus</u> e <u>hypoleucus</u> nas zonas de contato secundário.....	83
4. Análise bioacústica e filogenia.....	88
CONCLUSÕES.....	95
RESUMO.....	97
ABSTRACT.....	101
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	104
APÊNDICES.....	119
Apêndice I. Localidades com registros de <u>B. flaveolus</u>	119
Apêndice II. Localidades c/ registros de <u>B. c. auricapillus</u>	121
Apêndice III. Localidades c/ registros de <u>B. c. hypoleucus</u>	125
Apêndice IV. Localidades c/ registros de <u>B. leucoblepharus</u>	127
Apêndice V. Localidades c/ registros de <u>B. leucophrys</u>	129
Apêndice VI. Localidades c/ registros de <u>B. rivularis</u>	130

Introdução

A ornitologia tem contribuído de modo decisivo para o desenvolvimento de conceitos e teorias nas áreas de comportamento, ecologia e evolução (Tinbergen, 1953; Lack, 1954; Mayr, 1963; MacArthur & Wilson, 1967). Se a princípio as aves marinhas ou as do hemisfério norte eram as mais estudadas, nos últimos anos um número crescente de trabalhos vem sendo realizado nas regiões tropicais, notadamente nos neotrópicos (Buckley *et al.*, 1985).

Apesar da grande contribuição representada pelas obras ornitológicas com enfoques gerais (Ruschi, 1979; Sick, 1985b), a avifauna brasileira ainda carece de estudos mais profundos, nos quais grupos filogeneticamente relacionados sejam analisados num contexto ecológico e comportamental mais amplo, sem falar na situação particular de dezenas de espécies cujo "status" taxonômico precisa ser reavaliado (Sick, 1985b). Para essa finalidade, a ornitologia dispõe hoje, paralelamente aos métodos tradicionais baseados na morfologia e na anatomia, de recursos modernos para avaliar as relações filogenéticas, como por exemplo a técnica de hibridação de moléculas de DNA (Sibley & Ahlquist, 1983), ou as técnicas de gravação e análise bioacústica (revisão em Vielliard, 1987).

Dentre as espécies de aves brasileiras que apresentam um potencial para estudos dessa natureza, destacam-se as espécies do gênero *Basileuterus* Cabanis, 1849 (Parulidae), composto por aves insetívoras de pequeno porte, que vivem no sub-bosque das

florestas neotropicais. Ao contrário dos parulídeos neárticos, mais diversificados e intensamente estudados sob os mais diferentes aspectos (MacArthur, 1958; Stein, 1962; Ficken & Ficken, 1969; Hubbard, 1969; Gill & Murray Jr., 1972; Keast, 1980; Morse, 1980; Morrison, 1982; Borror & Gunn, 1985), os parulídeos sul-americanos, excluindo as 22 espécies migratórias procedentes da América do Norte, são agrupados principalmente em dois gêneros taxonomicamente complexos: Myioborus, com 10 espécies distribuídas ao longo dos Andes e "tepui", e Basileuterus, com 20 espécies de distribuição grosseiramente dividida entre a região andina e o escudo brasileiro (Todd, 1929).

O gênero Basileuterus até agora mereceu pouca atenção por parte dos ornitólogos que trabalham nos neotrópicos. A rigor, os pula-pulas ou mariquitas não são considerados pássaros muito populares, talvez pelo fato de não possuírem colorido vistoso ou um canto com características estéticas apreciáveis, ou ainda porque habitam o interior quase sempre sombrio das florestas (Sick, 1985b).

Recentemente, Ridgely & Tudor (1989) reordenaram estas 20 espécies sul-americanas em quatro grupos supostamente naturais. Das seis espécies que ocorrem no Brasil, quatro pertencem a um desses grupos, caracterizado por formas florestais semiterícolas, a maioria delas associada à água em maior ou menor grau: B. flaveolus, B. leucophrys, B. leucoblepharus e B. rivularis. Muita divergência existe sobre a posição sistemática de B. fulvicauda (Ridgely & Tudor, 1989), forma que considero

coespecífica com B. rivularis pelas razões apontadas mais adiante. Uma outra espécie, B. culicivorus, pertence a um grupo mais diversificado, composto por formas que habitam os estratos médio e superior das florestas primárias e secundárias. Outra espécie desse mesmo grupo é B. bivitatus, cuja ocorrência no Brasil restringe-se ao extremo norte, em Roraima e na fronteira com Venezuela e Guiana.

O taxon B. culicivorus, abordado neste estudo, inclui duas formas que se distinguem pelo colorido da região ventral: B. c. auricapillus, com a região ventral totalmente amarela, e B. c. hypoleucus, cuja região ventral é predominantemente branca. A afinidade entre estas duas formas, principalmente na semelhança do canto e do comportamento, foi primeiramente apontada por Sick (1985b). Posteriormente, testes com "play-back" cruzado, a observação no campo de indivíduos de hypoleucus com coloração intermediária entre as duas formas e a descoberta de vários casais mistos em localidades em que ambas as formas são simpátricas e sintópicas, forneceram as evidências necessárias para propor a sua coespecificidade (Silva & Vielliard, 1986), podendo-se considerar hypoleucus como uma raça geográfica de B. culicivorus. Além disso, a existência, em coleções, de indivíduos de hypoleucus com a plumagem da região ventral profusamente amarelada, já havia merecido comentários por parte de renomados ornitólogos (Pinto, 1944): Allen (1891 *apud* Pinto, 1944) procurou relacionar o excesso de amarelo na plumagem com a idade dos indivíduos; Todd (1929) também reconheceu essa possibilidade, mas, assim como Sick (1985b), sugeriu a afinidade desta forma com

a forma auricapillus.

A forma hypoleucus, no entanto, ainda é reconhecida como espécie distinta (B. hypoleucus) em todas as publicações que tratam da avifauna sul-americana e, em particular, da avifauna brasileira (Pinto, 1944; Schauensee, 1970; Ruschi, 1979; Frisch, 1981; Dunning, 1982; Sick, 1985b; Ridgely & Tudor, 1989). Não só a diferença na plumagem parece justificar a separação dessas formas em duas espécies, mas também a sua distribuição: enquanto culicivorus é encontrado em populações disjuntas desde a Argentina até o México, hypoleucus ocupa um área praticamente restrita ao Brasil centro-meridional e Paraguai (Sick, 1985b; Ridgely & Tudor, 1989).

O presente estudo tem o propósito principal de elucidar as relações existentes no complexo B. culicivorus por meio de uma análise ornitológica multidisciplinar, envolvendo a sua biogeografia, ecologia, comportamento e bioacústica no contexto evolutivo e adaptativo do gênero Basileuterus no Brasil. Numa perspectiva mais ampla, é oferecida aqui uma abordagem modelo, tipo estudo de caso, que poderá subsidiar futuros estudos sobre a avifauna neotropical.

Materiais e Métodos

1. Áreas de estudo.

O trabalho de campo foi desenvolvido basicamente no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil, onde foram feitas observações em diversas localidades do interior e litoral, sob o domínio de diferentes formações vegetais. Nas áreas onde originalmente predominava a floresta estacional tropical pluvial do Planalto Paulista (*sensu* Lima, 1966), foram visitadas as localidades de Águas da Prata, Anhembi, Botucatu, Brotas, Campinas, Cosmópolis, Espírito Santo do Pinhal, Lençóis Paulista e São Carlos. Manchas remanescentes de cerrado e cerradão (*sensu* Eiten, 1983), entrecortadas por matas ciliares, foram visitadas em Assis, Itirapina e Mogi-Guaçu. As observações na mata atlântica (*sensu* Lima, 1966) foram feitas em Boracéia, Capão Bonito, Ilha do Cardoso, Estação Ecológica da Juréia, São Miguel Arcanjo, Sete Barras e Ubatuba. Zonas elevadas com características de transição entre a vegetação das Serras do Mar e da Mantiqueira foram visitadas em Atibaia (Parque do Itapetinga), Jundiaí (Serra do Japi) e no Parque Estadual de Campos do Jordão. Fora do Estado de São Paulo foram feitas observações esporádicas em Fênix, Paraná (floresta estacional subtropical pluvial, *sensu* Lima, 1966) e no Parque Nacional de Brasília, Distrito Federal (cerrado e matas ciliares).

A coleta de dados comportamentais e dos parâmetros quantitativos das populações estudadas concentrou-se na Fazenda Rio Claro no município de Lençóis Paulista, na Serra do Japi em

Jundiaí, na Fazenda Intervalos em Capão Bonito e na Fazenda Santa Genebra em Campinas. A primeira localidade situa-se entre as latitudes de $22^{\circ} 45' S$ e $22^{\circ} 48' S$ e longitudes de $48^{\circ} 54' W$ e $48^{\circ} 57' W$, e pertence a Duratex Florestal S.A., que ali explora a silvicultura de eucalipto. A Fazenda possui, no entanto, 592 ha de mata de planalto em boas condições de conservação, denominada Reserva do Matão, além de diversos corredores de matas ciliares que entrecortam as quadras de eucaliptos, produzindo um grande mosaico de vegetação nativa e exótica, que inclui também pequenos trechos de cerrado (*sensu* Jafo) e brejos. Ali foram realizadas 35 visitas mensais de dois ou três dias, entre agosto de 1984 e setembro de 1988.

A área amostrada da Serra do Japi localiza-se a oeste do município de Jundiaí, entre as latitudes de $22^{\circ} 10' S$ e $22^{\circ} 17' S$ e longitudes de $46^{\circ} 53' W$ e $47^{\circ} 00' W$. Sua estrutura geológica faz parte do complexo cristalino atlântico, estando os topos suavemente nivelados em torno de 1200 m (Moreira & Camelier, 1977). A vegetação tem fisionomia variada, o que se deve em parte à existência de um gradiente altitudinal.

A Fazenda Intervalos possui uma área de 38000 ha distribuídos em cinco municípios da região sudeste do estado, mas cuja sede está instalada em Capão Bonito. É administrada pela Fundação para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo e situa-se entre as coordenadas de $24^{\circ} 11' S$ a $24^{\circ} 15' S$ e $48^{\circ} 03' W$ a $48^{\circ} 32' W$, acompanhando a crista da Serra de Paranapiacaba (altitude máxima de aprox. 1100 m) e descendo até seus contrafortes no vale do rio Ribeira (altitude mínima de

aprox. 60 m). Predomina na região a floresta perenifolia latifoliada higrófila costeira (*sensu* Lima, 1966), entremeada com trechos de capoeira e brejos.

A Fazenda Santa Genebra é uma reserva municipal localizada ao norte de Campinas, situada aproximadamente nas coordenadas 22° 49' S e 47° 07' W, com área de 250 ha. Uma descrição pormenorizada desta área pode ser encontrada em Willis (1979) e Sazima (1988).

2. Procedimento.

No presente estudo foram selecionados alguns critérios que permitiriam estabelecer com maior clareza as relações entre Basileuterus culicivorus auricapillus e B.c. hypoleucus e sua posterior comparação com as demais espécies brasileiras do gênero. Alguns destes critérios foram aplicados a todas as espécies consideradas, ao passo que outros apenas às duas formas sub-específicas.

2.1. Distribuição geográfica.

O quadro geral da distribuição das espécies brasileiras de Basileuterus foi obtido a partir de quatro fontes: espécimes depositados em museus (Museu de Zoologia da USP e Museu de História Natural da UNICAMP), observações de campo, registros da literatura e informações contidas no Arquivo Sonoro Neotropical, do Departamento de Zoologia da UNICAMP.

2.2. Ocorrência em diferentes habitats.

Devido à existência de ambientes diversificados na Fazenda Rio Claro, este local oferece oportunidades de aproveitamento e exploração de habitats diferentes por parte das espécies de Rasileuterus residentes. Portanto, em cada visita a esta área de estudo foram realizadas caminhadas ou percursos, em diferentes horas do dia, quando era então registrada a presença de cada espécie nos habitats percorridos, bem como o tipo de contato estabelecido (visual e/ou auditivo). As observações visuais foram feitas com auxílio de binóculo 7x35 mm.

A frequência de ocorrência das espécies de Rasileuterus foi calculada de forma independente entre os diferentes habitats, a cada visita. Por exemplo, uma determinada espécie poderia apresentar, nas 35 visitas realizadas, frequência de 100% para um tipo de habitat e 20% para outro. O número de horas observação em cada habitat foi repartido de modo equivalente em cada visita, o que permite determinar, com certa confiança, o grau de ligação de cada espécie com os diversos habitats, classificados nas seguintes categorias: mata de planalto (M), mata de galeria ou ciliar (G), plantações de eucalipto (P), cerrado (C), brejos (B), jardins e pomares (J) e áreas abertas, como campos e pastagens (A).

As frequências de B. culicivorus foram registradas em separado para as formas auricapillus e hypoleucus, com a finalidade de verificar a existência de diferenças no padrão de seleção de habitat entre as duas formas.

2.3. índices de abundância.

Para a obtenção desse parâmetro populacional, foram abertas trilhas na Reserva do Matão da Fazenda Rio Claro, ao longo das quais foram locados 51 pontos em malha geométrica, com intervalos de 200 m (ver esquema da Fig. 8). A cada visita mensal (um total de 34 excluindo a primeira, de agosto de 1984) eram amostrados, numa única manhã, cinco pontos escolhidos por sorteio, geralmente entre 06:00 e 10:30 h. As sessões de observação, em cada ponto, duravam 20 min, após o que o observador dirigia-se ao ponto seguinte, obedecendo a ordem de sorteio. Em cada ponto eram registradas as aves vistas e ouvidas, tomando-se o cuidado de distinguir a localização dos contatos obtidos com indivíduos diferentes, bem como de acompanhar os seus eventuais deslocamentos dentro do raio de detecção. Tal medida era necessária para evitar que contatos diferentes fossem atribuídos ao mesmo indivíduo e vice-versa (Vielliard & Silva, 1990).

Cada contato de uma amostra corresponde à ocupação de um território ou presença de um indivíduo ou casal no raio de detecção da espécie, que varia em função do alcance de sua manifestação sonora e do grau de ruído ambiental durante a amostragem. Ao todo foram obtidas 170 amostras (34 visitas x 5 pontos p/visita), que permitiram calcular o índice Pontual de Abundância (IPA), ou seja o número de contatos por amostra registrado para cada espécie. Detalhes da aplicação, na área de estudo, desta metodologia desenvolvida por Blondel *et. al.* (1970), acham-se em Vielliard & Silva (1990).

Método semelhante foi aplicado na Estação Experimental de Assis, do Instituto Florestal, em área de cerradão arbóreo, bastante alterado em alguns setores. Ao longo de uma trilha que cortava o cerradão, com aproximadamente 3 km de extensão, foram locados 30 pontos de amostragem distantes 100 m entre si. Durante cinco dias não consecutivos, no período de 19/02 a 08/03/88, foram amostrados seis pontos por manhã, entre 06:00 e 09:00 h, escolhidos aleatoriamente por sorteio.

2.4. Morfometria.

As características morfológicas das espécies de Rasileuterus foram estudadas com base nos espécimes depositados no Museu de Zoologia da USP (MZUSP) e no Museu de História Natural da UNICAMP (ZUEC). Para permitir uma comparação mais detalhada dos parâmetros morfológicos, foram consideradas em separado as formas subespecíficas de R. culicivorus e R. rivularis. De cada taxon foi escolhido, quando possível, um lote máximo de 30 exemplares para a obtenção das seguintes medidas: comprimento do bico desde a ponta até a base do crânio (culmen), largura e altura do bico na base, comprimentos da asa, cauda e tarso. As medidas, tomadas segundo o método apresentado por Sick (1985b), foram transformadas em logaritmos naturais e submetidas à análise de componentes principais (PCA) pela matriz de covariância, exceto para R. leucophrys e R. r. fulvicauda, cuja amostragem pequena não permitiu esse tipo de análise.

2.5. Hibridação natural.

A quantificação do grau de hibridação nas zonas de contato secundário entre *B. c. auricapillus* e *B.c. hypoleucus* foi feita através da elaboração de um índice de hibridação, baseado na coloração das partes inferiores das aves, à semelhança do método apresentado por Sibley & Short (1959, 1964), West (1962) e Kroodsmma (1975). Estas partes foram subdivididas em seis regiões (subcaudal, coxas, flancos, abdomen, peito e garganta) e a cada uma foi atribuída uma pontuação, dependendo da sua cor local predominante. Se a região considerada fosse totalmente branca, receberia uma pontuação igual a 0 (zero); se apresentasse uma tonalidade ligeiramente amarelada a pontuação seria 0,5; e se a cor predominante fosse amarelo vivo a pontuação seria 1. O índice de hibridação de um determinado indivíduo seria, portanto, o somatório dos pontos obtidos para cada região corporal considerada, podendo ir de 0 (para o indivíduo cujas partes inferiores fossem totalmente brancas) a 6 (partes inferiores totalmente amarelas).

Este índice foi utilizado em duas situações diferentes: na análise de espécimes de museus e na observação de aves vivas na natureza. No intervalo com que foi concebido (0; 0,5 e 1), o índice de hibridação mostrou-se eficiente apenas quando foi aplicado a espécimes taxidermizados, que permitiam um exame mais acurado de suas cores. No campo, dada à dificuldade natural de observação, muitas vezes sob condições inadequadas de luminosidade, a escala foi reduzida para as pontuações 0 e 1, o que mesmo assim ainda permitia uma precisão suficiente para

quantificar a hibridação. Em diversas localidades visitadas foram feitos percursos onde eram registrados os índices de hibridação dos indivíduos observados.

Ao longo de todo o trabalho de campo procurou-se evitar a captura e coleta de indivíduos, pois estas atividades requerem um tempo excessivamente longo para a obtenção de poucos resultados, além de representarem um fator adicional de perturbação no ambiente estudado. Basileuterus culicivorus, por exemplo, não é capturado facilmente com redes de neblina ("mist nets"), principalmente porque seus deslocamentos dão-se, com frequência, fora do alcance das redes (acima de 2 m).

2.6. Vocalizações.

Os cantos das espécies de Basileuterus foram estudados tanto no campo como nas gravações depositadas no Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP (ASN). No campo, os cantos foram gravados em fita magnética a uma velocidade de 19 cm/s, utilizando-se um gravador Nagra E e microfone Sennheiser MKH 816 T. A análise dessas vocalizações foi feita em analisador de sons em tempo real FFT Uniscan, modelo 4600, no Laboratório de Bioacústica da UNICAMP. Os sonogramas foram elaborados em sonógrafo digital Voice Identification RT-1000, da British Library of Wildlife Sounds (BLOWS), sendo a nomenclatura das notas a mesma utilizada por Fandino-Marino (1989).

Com relação a B. c. auricapillus e B. c. hypoleucus, foram feitos experimentos com "play-back" em diversas localidades nas áreas de estudo, apresentando a cada casal localizado, ora o

canto da forma auricapillus, ora o canto da forma hypoleucus, com o objetivo de verificar se ambas as formas respondiam da mesma maneira aos dois tipos de canto apresentados. Uma síntese dos experimentos, que se subdividem em três etapas, é dada a seguir.

Etapa I. No campo, as aves a serem testadas eram primeiramente localizadas e identificadas, sendo escolhidos apenas os casais que não estivessem exibindo comportamento de defesa territorial frente a casais vizinhos, para evitar que o estado de excitação dos indivíduos afetasse o nível de resposta. Devido à ausência de dimorfismo sexual nas espécies de Basileuterus, indivíduos isolados não foram considerados para os testes. Um gravador cassette GE modelo nº 3-5313A era posicionado nas proximidades do casal, geralmente entre 1,5 e 2,0 m de altura, contendo frases do canto de B. c. auricapillus e de B. c. hypoleucus. O experimento tinha início ao ligar-se o gravador. Durante os dois minutos iniciais (fase "pré-play-back") a fita rodava em silêncio, enquanto era registrado o número de cantos emitido pelo macho. Também durante esta fase era anotado o comportamento geral do casal, sendo que o experimento prosseguia apenas quando o casal, ou pelo menos o macho presente, se mantivesse no campo de visão do observador. A presença física do observador aparentemente não induzia modificações comportamentais nas aves observadas.

Etapa II. A partir do terceiro minuto iniciava-se a fase de "play-back", com a gravação apresentando frases completas do canto de uma das subespécies consideradas, a intervalos regulares

de 15 s. Assim, durante esta fase eram apresentadas 13 frases ao casal testado. Nesse ínterim era registrado da mesma forma o número de cantos emitidos pelo macho, além do comportamento geral do casal. Este procedimento foi adotado por ser o canto territorial um dos parâmetros mais utilizados para avaliar respostas de reconhecimento específico em experimentos de "play-back" envolvendo parulídeos e outros Passeriformes (Milligan, 1966; Morse, 1967; Ficken e Ficken, 1969; Morrison, 1982).

Etapa III. A fase "pós-play-back" iniciava-se a partir do sexto minuto, quando, à semelhança da etapa anterior, o número de cantos emitido pelo macho era registrado. Nesta fase a fita rodava também em silêncio durante 2 min, após o que o experimento era encerrado.

Ao todo foram realizados 64 experimentos com "play-back", sendo que em nenhum deles um casal foi testado mais de uma vez, no mesmo dia, para evitar os mecanismos de habituação (Catchpole, 1977).

Resultados

1. Distribuição geográfica.

1.1. B. culicivorus.

O mapa da Fig. 1 mostra a distribuição de B. culicivorus (*sensu lato*). As 13 subespécies reconhecidas por Lowery & Monroe (1968) na Peters' Checklist, foram englobadas nesta distribuição, junto com o taxon B. hypoleucus, que todos os autores consideram espécie distinta, mas tratado aqui na nova combinação B. c. hypoleucus. Wolters (1982) reconhece a separação dessas 13 subespécies nos seguintes grupos:

I. Grupo culicivorus. Neste grupo incluem-se as subespécies centro-americanas, distribuídas do México ao Panamá: flavescens, brasherii, culicivorus e godmani, das quais a forma típica (culicivorus) é a mais amplamente distribuída em sua área de ocorrência (Lowery & Monroe, 1968; Davis, 1972).

II. Grupo cabanisi. Engloba as formas occultus, indignus e cabanisi, distribuídas tanto localmente, como indignus na região de Santa Marta, ao norte da Colômbia, como em áreas mais extensas, nas regiões tropicais e subtropicais da Venezuela e Colômbia, tanto a oeste como a leste dos Andes (Lowery & Monroe, 1968).

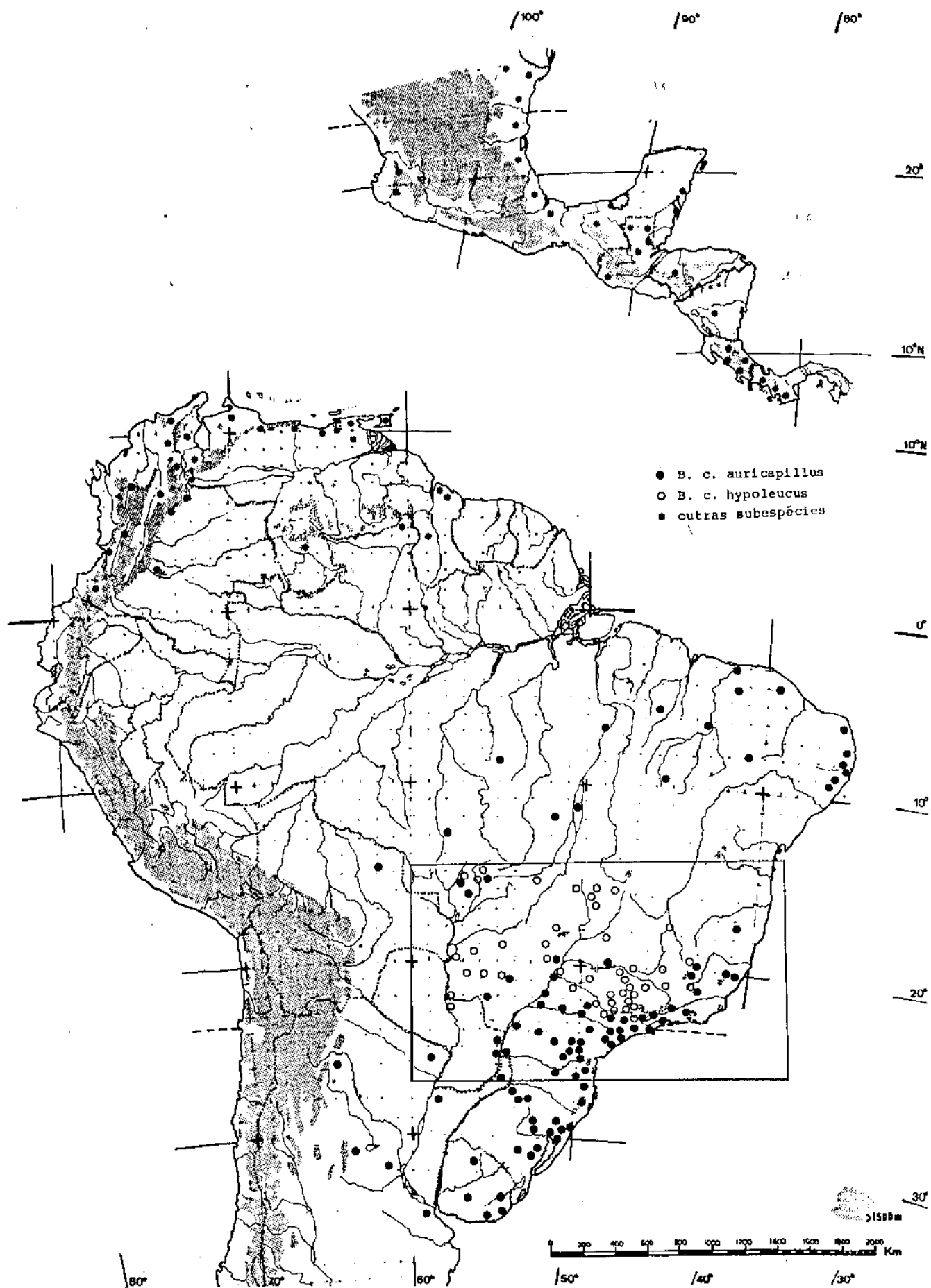


Fig. 1. Distribuição do complexo *B. culicivorus*. Em destaque a distribuição das formas *auricapillus* e *hypoleucus*, detalhada na Fig. 2.

III. Grupo auricapillus. Composto pelas formas austerus, olivascens, segregex, auricapillus, azaras e viridescens. A primeira delas ocupa as zonas tropicais e subtropicais das encostas dos Andes orientais colombianos (Lowery & Monroe, 1968). As formas olivascens e segregex distribuem-se desde os contrafortes orientais dos Andes colombianos até regiões mais baixas ao longo do rio Orinoco, alcançando os "tepui" até a fronteira com o Brasil, em Roraima (Lowery & Monroe, 1968). As formas auricapillus e azaras ocupam todo o território brasileiro ao sul do rio Amazonas. A primeira ocorre desde o Maranhão e os estados do nordeste até o Brasil Central em Goiás e Minas Gerais, estendendo-se a leste para o Espírito Santo e Rio de Janeiro. A segunda ocorre a partir de São Paulo (faixa litorânea e centro-oeste) em direção aos estados do sul, alcançando o Uruguai, Argentina e penetrando pelo Chaco paraguaio até o norte de Mato Grosso (Lowery & Monroe, 1968). No entanto, Pinto (1944), a exemplo de Todd (1929), não reconhece a forma azaras, atribuindo a auricapillus todos os registros de ocorrência ao sul do Amazonas, nos países platinos e na região do Chaco, posição esta que também é adotada neste trabalho. Já viridescens é restrito ao estado de Santa Cruz, no leste da Bolívia. Neste estudo serão analisadas somente as formas do grupo auricapillus distribuídas ao sul do rio Amazonas.

A Fig. 2 detalha a área de distribuição da forma hypoleucus, incrustada na área de ocorrência de auricapillus. Estende-se do sul de Mato Grosso ao noroeste do Paraguai e do centro-sul de Goiás ao interior de São Paulo e centro-leste de

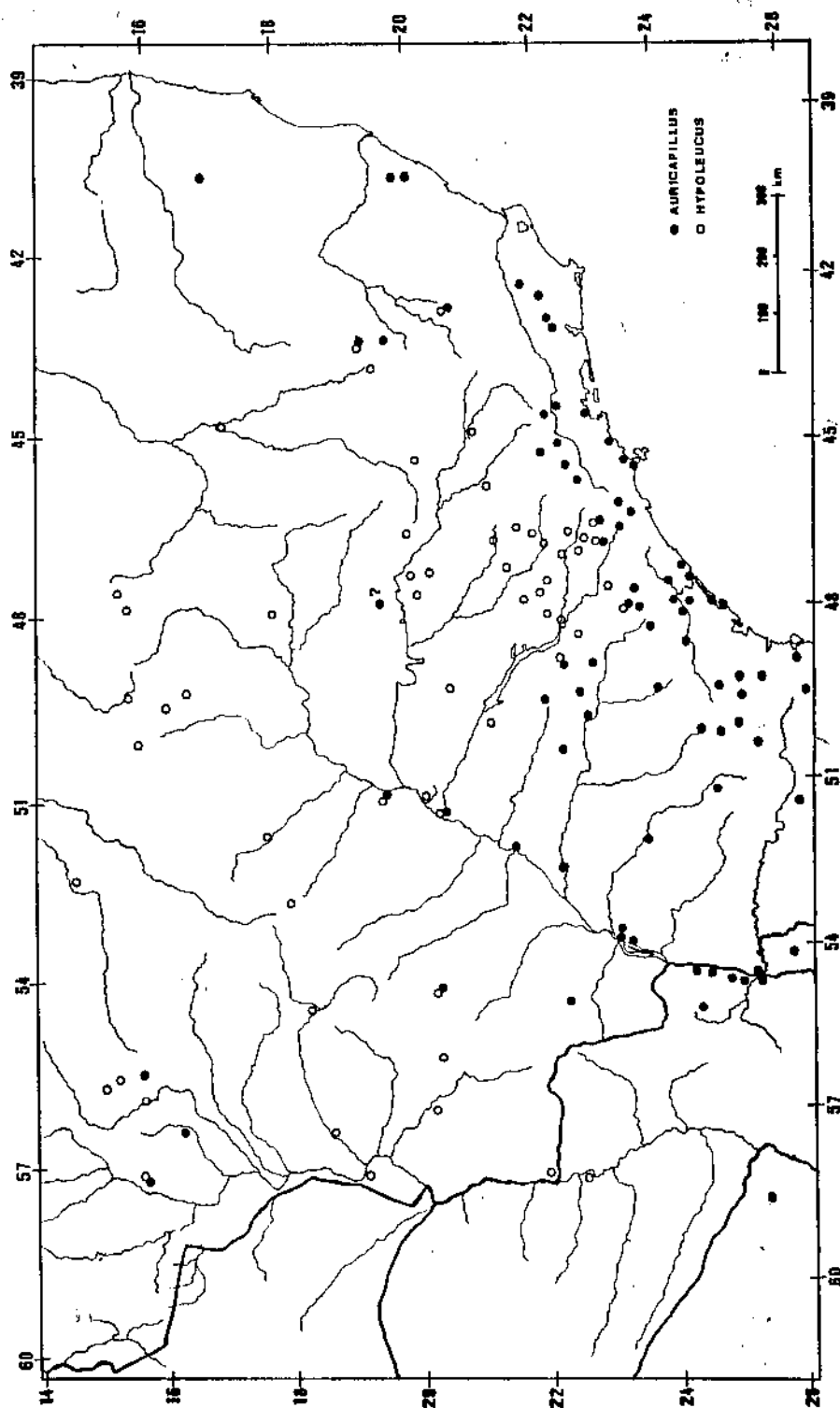


Fig. 2. Distribuição de *B. c. auricapillus* e *B. c. hypoleucus* no sudeste e parte das regiões sul e centro-oeste do Brasil e no Chaco paraguaio.

Minas Gerais, sendo, em diversas localidades, sintópica com auricapillus. Com relação ao estado de São Paulo, na porção centro-ocidental hypoleucus parece deter-se à altura do rio Tietê e, na região sudeste, a cadeia montanhosa atlântica (serras de Paranapiacaba, Mar e Mantiqueira) representa seu limite austral de distribuição.

No quadro geral da distribuição de B. culicivorus fica bem caracterizada a exclusão da Amazônia, além de uma notável ausência na Bahia, fato já mencionado por Pinto (1944).

1.2. B. flaveolus.

Apesar de possuir distribuição disjunta (Fig. 3), B. flaveolus não possui raças geográficas reconhecidas. A exemplo de B. c. segrex, algumas populações desta espécie instalaram-se no norte da Venezuela, merecendo, portanto, uma avaliação das suas relações filogenéticas com as populações sul-amazônicas. Basileuterus flaveolus acompanha, em grande parte, o padrão de distribuição de B. culicivorus, mas não penetra nas formações florestais atlânticas do sul e sudeste, além de ser a única espécie do gênero com registros regulares no interior dos estados do nordeste, inclusive na Bahia. A ocorrência da espécie em Santa Catarina baseia-se num registro de campo sem localidade definida (Sick *et. al.*, 1981), não sendo considerada neste trabalho.

1.3. B. leucoblepharus e B. leucophrys.

Estas duas espécies possuem modo de vida e morfologia semelhantes. Suas populações não têm raças geográficas



Fig. 3. Distribuição de *B. flaveolus*.

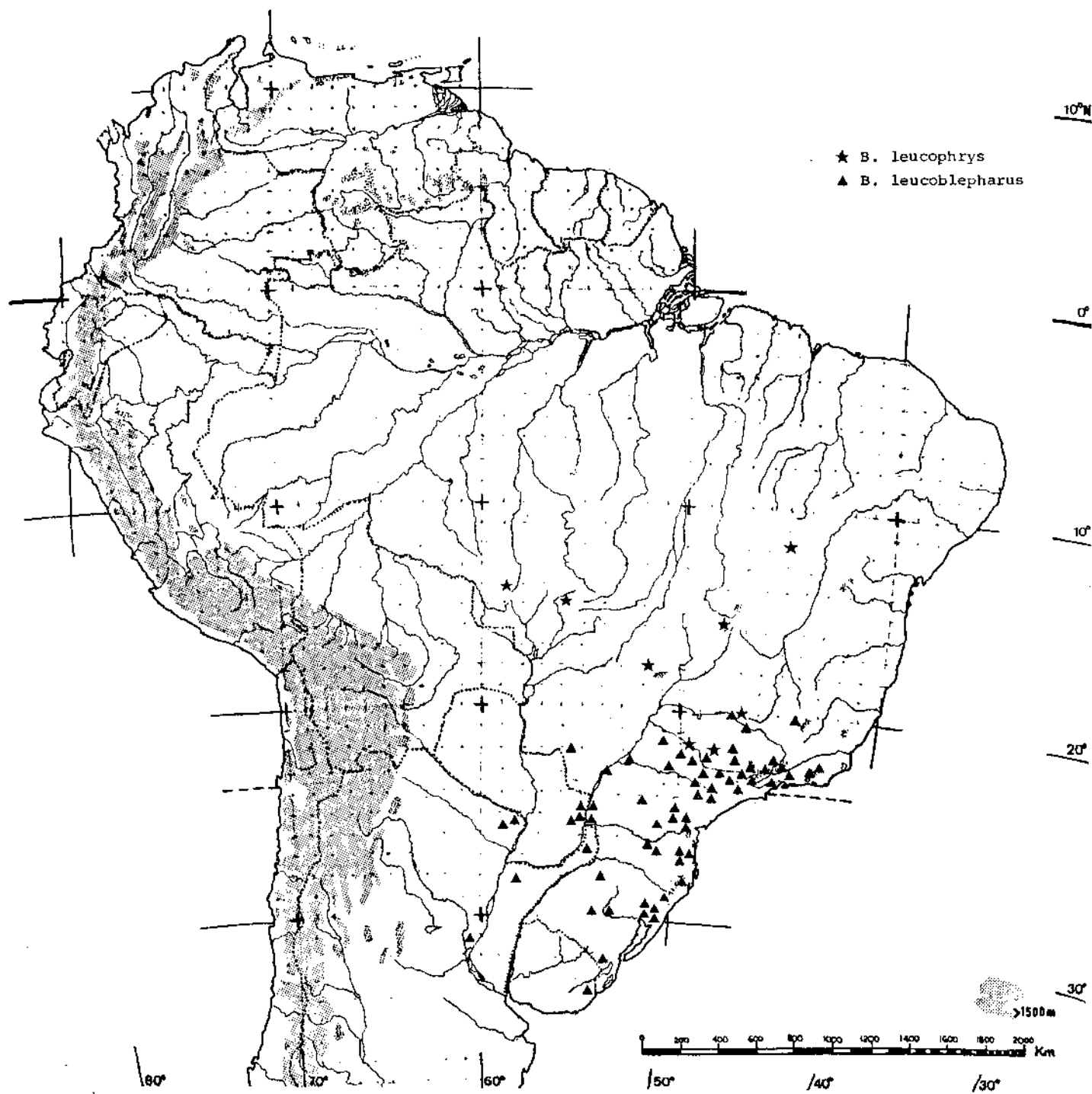


Fig. 4. Distribuição de *B. leucophrys* e *B. leucoblepharus*.

reconhecidas e sua distribuição parece complementar-se no sentido norte-sul (Fig. 4). *B. leucoblepharus* é espécie abundante nas formações florestais, desde a região platina até o sul de Minas Gerais, ao passo que *B. leucophrys* ocorre no Brasil Central, chegando até as matas de galeria do interior de São Paulo, onde pode encontrar-se com *B. leucoblepharus*. De todas as espécies brasileiras do gênero, *B. leucophrys* parece ser a de distribuição mais restrita e a que possui menor quantidade de registros de ocorrência, tanto antigos como recentes (Todd, 1929; Ridgely & Tudor, 1989).

1.4. *B. rivularis*.

À semelhança de *B. culicivorus*, as nove raças geográficas de *B. rivularis* podem ser divididas em três grupos: *fulvicauda*, *mesoleucus* e *rivularis* (Fig. 5), sendo que *fulvicauda* recebe "status" específico por parte de alguns autores (Lowery & Monroe, 1968; Ridgely & Tudor, 1989), numa opinião diversa da adotada neste trabalho. Segundo aqueles autores, *B. fulvicauda* reuniria seis formas, cuja distribuição se estenderia desde o centro-norte de Honduras até o Panamá, descendo pelos vales andinos e penetrando na Amazônia brasileira através do leste peruano, alcançando então o estado de Rondônia. Neste trabalho, estas seis formas são colocadas no grupo *fulvicauda*. O grupo *mesoleucus* é composto por uma única subespécie que ocupa a Amazônia setentrional, desde o delta do Orinoco e Guiana em direção ao sul até os rios Tapajós e Xingu, e para leste através do Pará até o litoral maranhense. O grupo *rivularis* é composto



Fig. 5. Distribuição do complexo *B. rivularis*.

pela forma nominal *rivularis*, que ocorre do norte da Argentina e leste do Paraguai ao sudeste brasileiro, onde acompanha as florestas da faixa costeira até o sul da Bahia, e pela forma *boliviana*, que ocorre a leste dos Andes bolivianos. A exemplo de *H. c. auricapillus*, o rio Tietê parece impor um limite à expansão deste grupo para o norte, vindo do Paraná e sul de São Paulo. Penetra ainda no interior de Minas Gerais pelo vale do rio Doce.

Como representação geral dos padrões de distribuição, a Fig. 6 ilustra a sobreposição das áreas de ocorrência das cinco espécies brasileiras de *Basileuterus*, indicando duas situações fundamentais no quadro biogeográfico deste gênero: 1. a falta de registros na Amazônia central, com apenas uma única espécie (*B. rivularis*) esparsamente distribuída nas regiões adjacentes da bacia amazônica; 2. o alto grau de simpatria e sintopia na região sudeste do Brasil.

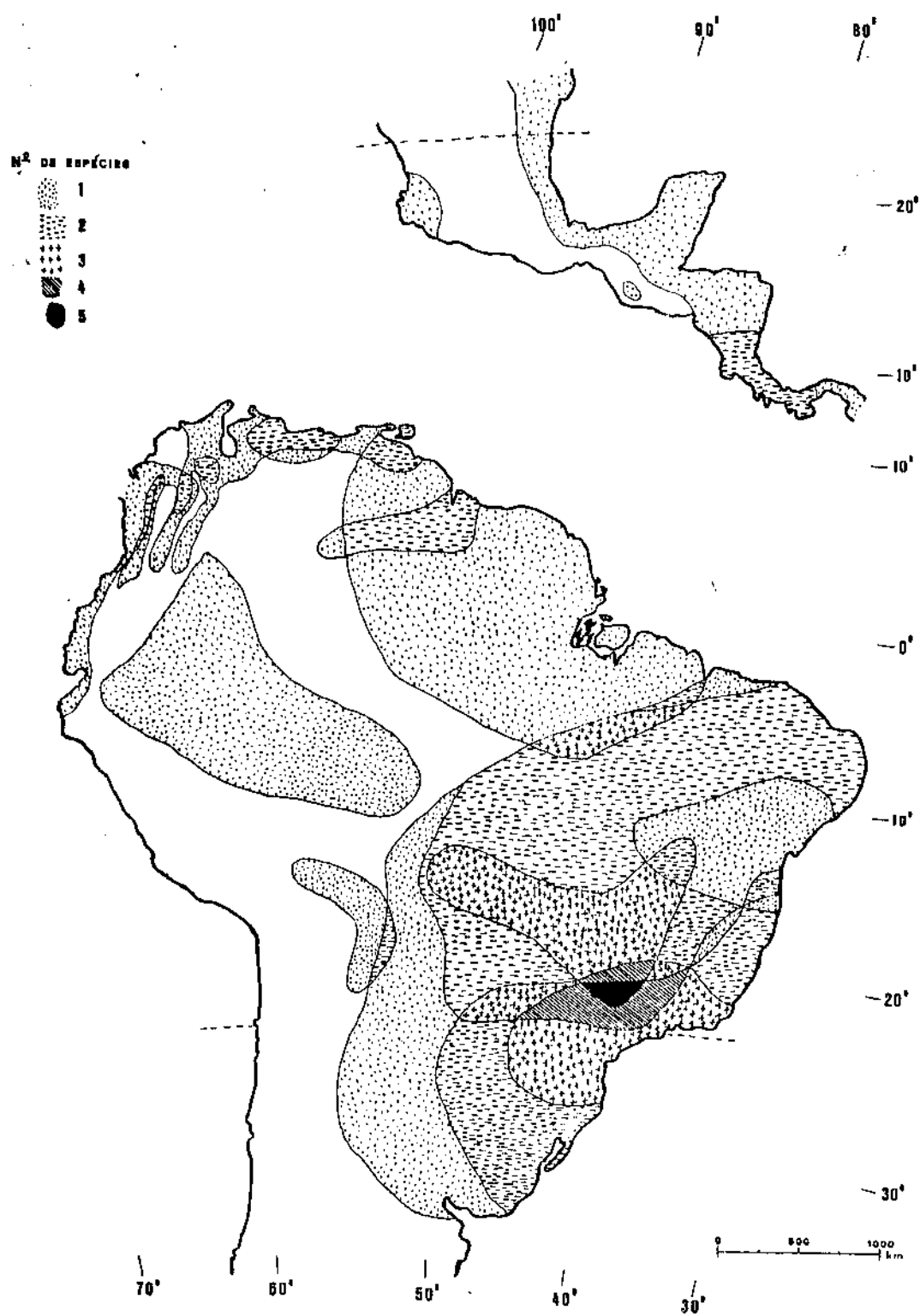


Fig. 6. Distribuição global, com sobreposição das áreas de ocorrência, de cinco espécies de *Basileuterus*.

2. Ocorrência em diferentes habitats.

Após a visita a 24 localidades e o levantamento da bibliografia, foi constatada, nas espécies de Basileuterus, uma estreita associação com habitats de estrutura predominantemente florestal, apesar dos variados graus de alteração florística ou fisionômica presentes nessas formações.

Em sua área de distribuição, B. flaveolus é a espécie que mais se restringe a matas e cerradões caracterizados por baixa umidade. Em trechos mais extensos de mata úmida não penetra em seu interior, preferindo a sua orla, como foi observado em Lençóis Paulista e na Serra do Japi. Em formações mais secas, como por exemplo nos cerradões de Assis, distribui-se regularmente por toda a sua extensão, assim também quando a mata está sujeita a uma condição de isolamento e degradação concomitantes, como em Santa Genebra e Pinhal.

Nas localidades visitadas, no estado de São Paulo, B. culicivorus foi encontrado nos mesmos ambientes que B. flaveolus, com preferência maior, entretanto, para matas mais úmidas, como ao longo de toda a faixa florestal atlântica. Aparentemente, sua ocorrência não é afetada pelo grau de alteração do habitat, pois, para uma mesma localidade, era encontrado tanto no interior de mata alta primária quanto em capoeiras arbóreas pouco estratificadas, como na Fazenda Intervales, em Capão Bonito. Em geral, na região sudeste do Brasil, a forma hypoleucus substitui a forma auricapillus fora da mata atlântica, embora pontos de penetração desta última existam em São Paulo, Minas Gerais e

Mato Grosso do Sul. Principalmente no Brasil Central, a forma hypoleucus estabeleceu-se nas matas de galeria que cortam regiões com o predomínio do cerrado.

Um endemismo característico das matas de galeria do Brasil Central é B. leucophrys, que ocupa os estratos inferiores dessas formações, geralmente próximo à água. Mesmo quando no limite da sua área de ocorrência, como no interior de São Paulo, a espécie acha-se restrita a este tipo de ambiente.

B. leucoblepharus vive no solo das matas mais úmidas do sul e sudeste brasileiro, preferindo habitats semelhantes aos de B. culicivorus, mas, ao contrário desta última espécie, não parece adaptar-se a ambientes muito degradados, sendo raramente encontrado em capoeiras ou em matas muito abertas. Como a espécie anterior, também pode ser encontrada perto d'água.

B. rivularis, mesmo considerado no conjunto de suas três subespécies, é característico de um ambiente muito particular: os cursos d'água que correm no interior de matas primárias e secundárias. De todas as espécies de Basileuterus esta é a que está mais estreitamente associada à água, pois caça com frequência artrópodos ribeirinhos, muitas vezes locomovendo-se sobre as pedras semi-submersas do leito dos rios. No sudeste do Brasil, esta espécie é mais comum ao longo da faixa litorânea, mas penetra no interior seguindo as bacias de rios caudalosos, como o Doce, Tietê, Paranapanema e Paraná.

As frequências de ocorrência por habitat das espécies de Basileuterus, encontradas na Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista, acham-se na Fig. 7.

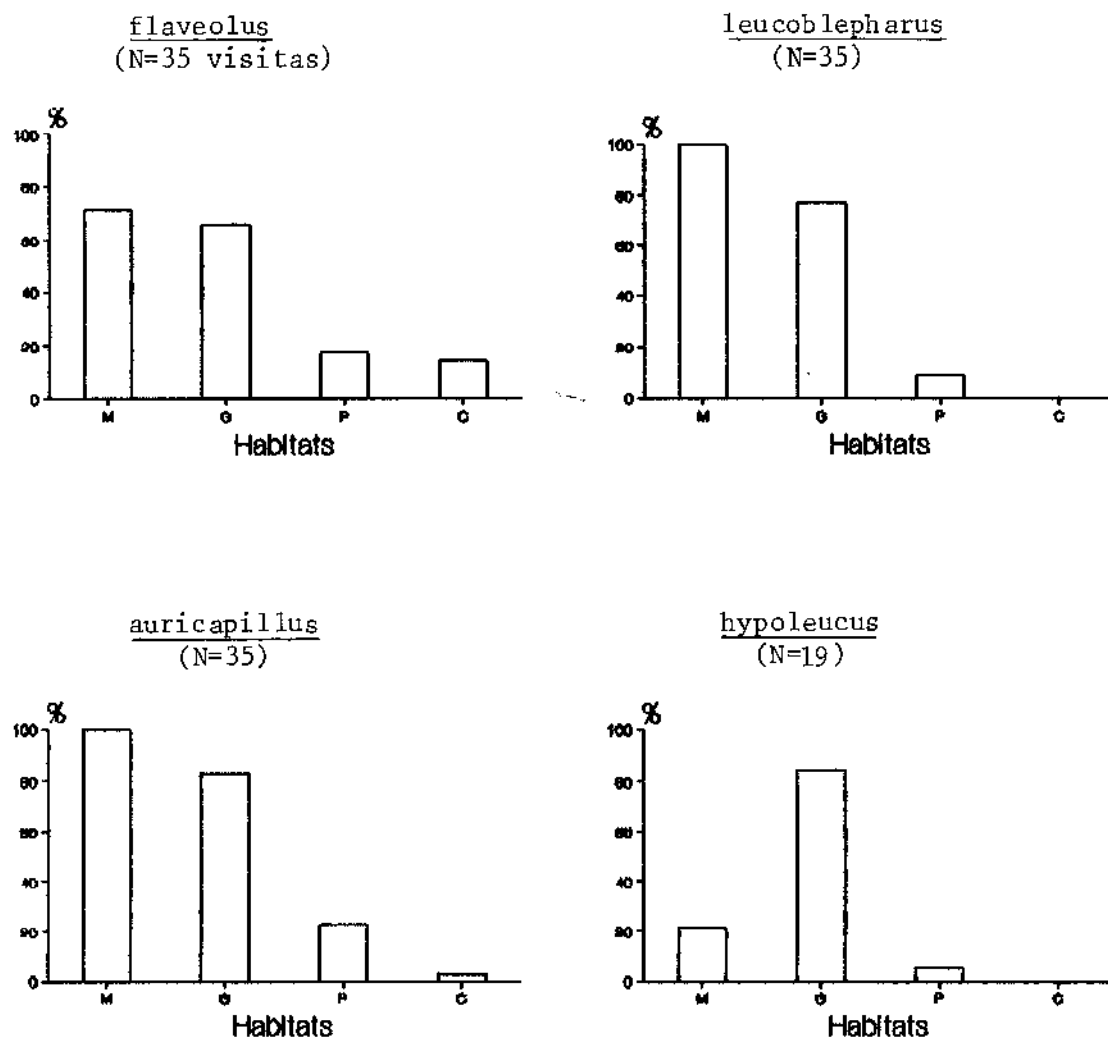


Fig. 7. Frequência de ocorrência de *Basileuterus* spp. em diferentes habitats da Fazenda Rio Claro, Lençóis Paulista (M = mata; G = mata de galeria; P = plantações; C = cerrado).

As matas ciliares foram o único habitat em que as quatro formas foram registradas praticamente na mesma frequência. *R. flaveolus* ocupava a Reserva do Matão principalmente na sua borda, onde originalmente havia uma zona ecotonal com o cerrado. A Fig. 8 mostra a distribuição desta espécie na Reserva, de acordo com os registros obtidos no levantamento quantitativo, que será tratado a seguir. Nessa parte do ambiente, a luminosidade era mais intensa devido ao maior espaçamento entre as copas e no solo podiam ser encontrados gravatás. Foi também a espécie registrada mais vezes nos trechos de cerrado e a segunda mais registrada nas plantações de eucalipto.

R. leucoblepharus e *R. c. auricapillus* foram registrados na Reserva do Matão em todas as visitas, sendo o padrão de distribuição dessas espécies, amostrado pelo levantamento quantitativo, muito semelhante entre si (Fig. 8). Dentre todas as espécies, a forma *auricapillus* é a que mais explora as plantações de eucalipto da Fazenda, principalmente nas quadras próximas às áreas de mata em que o sub-bosque é bem desenvolvido. Mesmo quando registrado em cerrado, sua presença era atribuída a movimentos exploratórios a partir das matas ciliares adjacentes.

A forma *hypoleucus* prefere nitidamente as matas ciliares que entrecortam os talhões de eucalipto (Fig. 7), sendo encontrada com pouca frequência na Reserva do Matão e nas plantações.

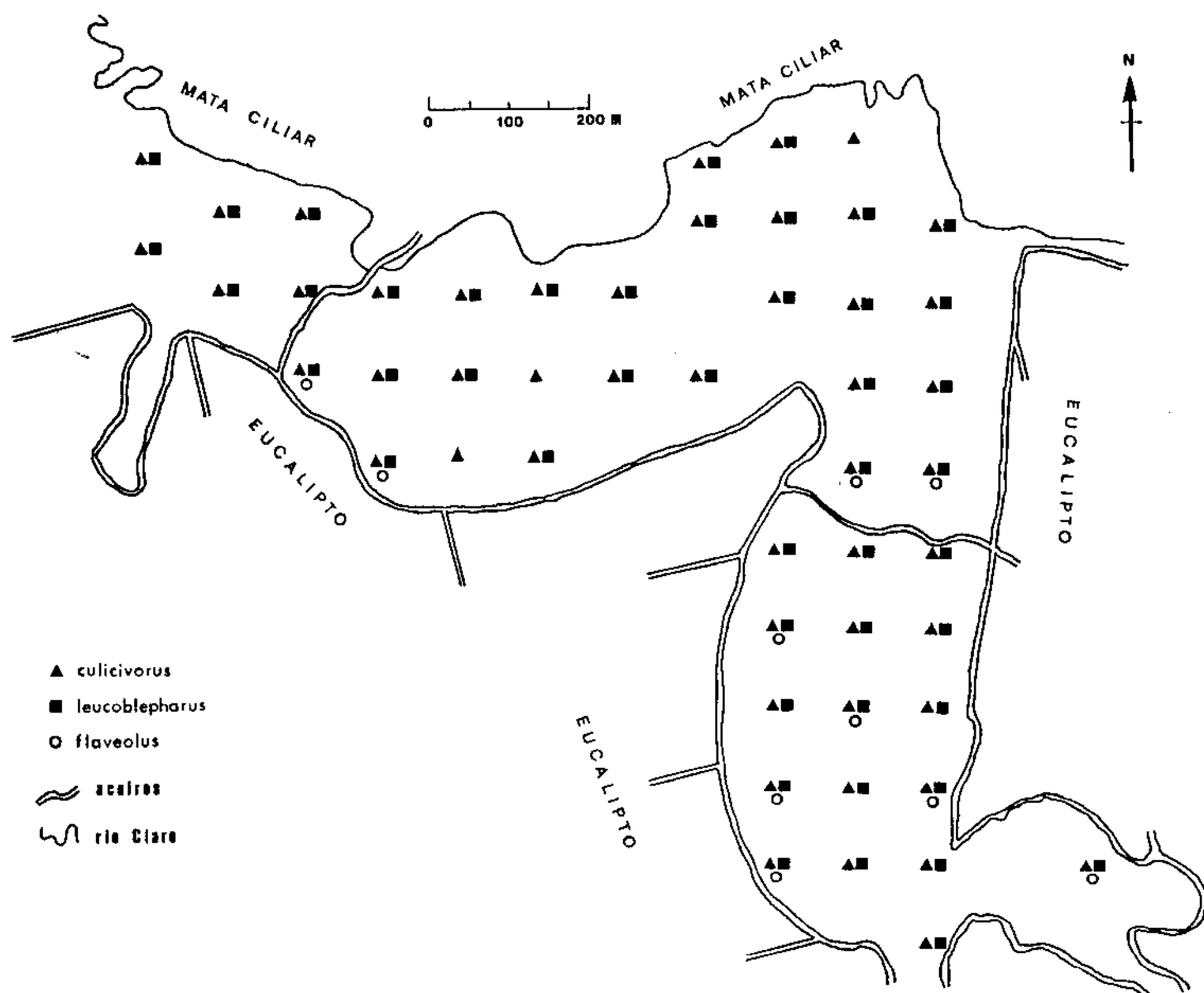


Fig. 8. Ocorrência de *B. flaveolus*, *B. culicivorus* e *B. leucoblepharus* nos pontos de escuta do levantamento quantitativo realizado na Reserva do Matão, em Lençóis Paulista.

3. índices de Abundância.

Para as 170 amostras obtidas na Reserva do Matão em Lençóis Paulista, foram calculados os índices pontuais de abundância (IPA) de *R. flaveolus*, *R. culicivorus* e *R. leucoblepharus*, que foram respectivamente 0,07; 1,10 e 1,31. A Fig. 9 mostra a variação média do IPA em 34 amostras mensais para cada espécie. O baixo IPA de *R. flaveolus* deve-se ao fato desta espécie não penetrar na mata, restringindo-se a sua periferia. Das 13 amostras em que essa espécie foi registrada, 11 eram pontos periféricos da reserva, situados próximos do eucaliptal ou de mata ciliar (Fig. 8). Ao contrário, *R. culicivorus* e *R. leucoblepharus* são espécies que se distribuem de forma regular (Fig. 8), apresentando valores de IPA sempre positivos.

Fora dessa área, o único levantamento equivalente foi realizado em Assis, SP, pelo mesmo método de pontos de escuta. Ali, numa área de cerradão mais ou menos degradado, o IPA de *R. flaveolus* foi de 0,80 e o de *R. culicivorus* de 0,56 para um conjunto de apenas 30 amostras obtidas num curto período de oito dias.

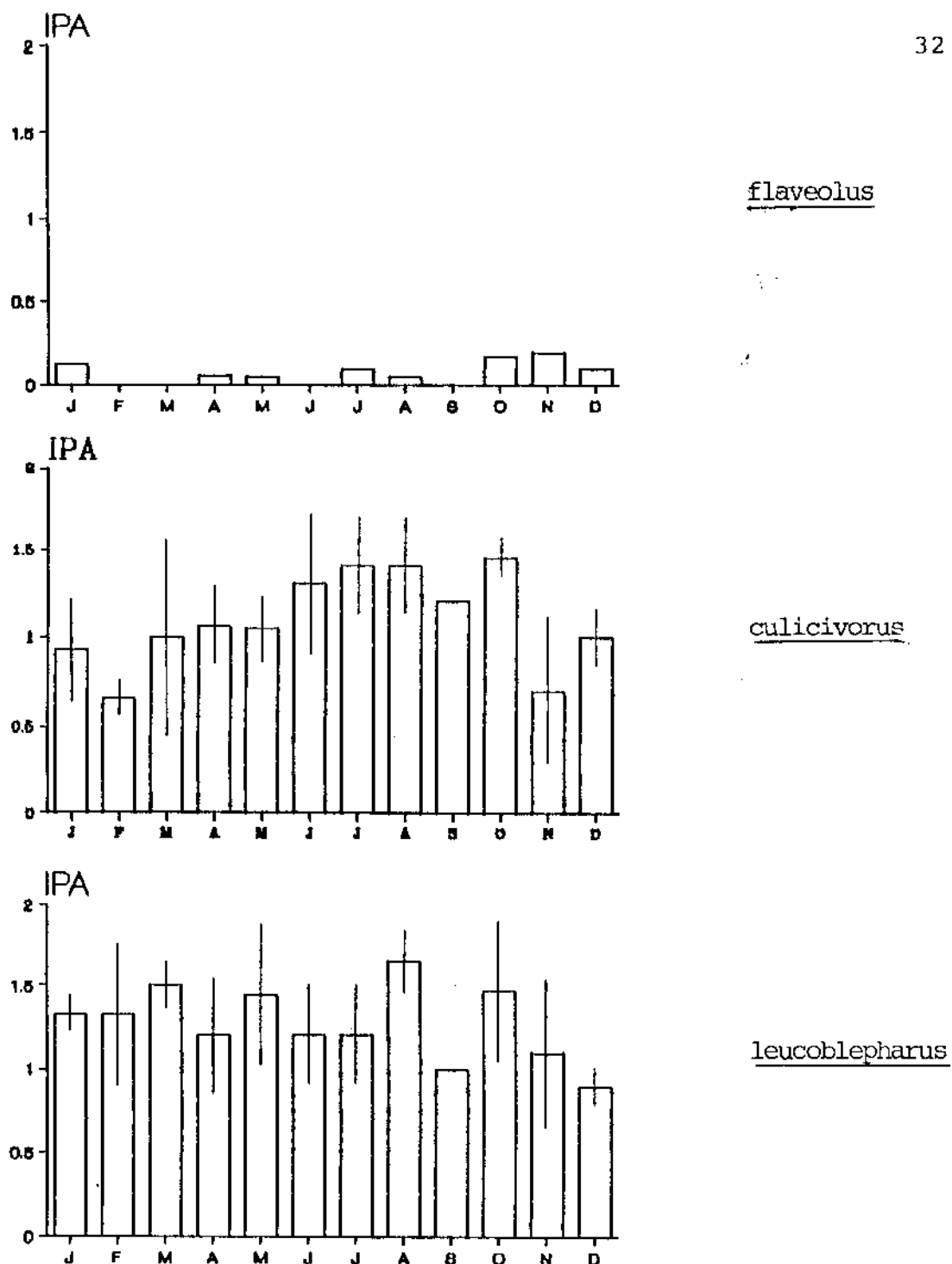


Fig. 9. Valores médios em diferentes meses do Índice Pontual de Abundância (IPA) de Basileuterus spp. na Reserva do Matão, em Lençóis Paulista, em 34 amostras realizadas entre outubro/84 e setembro/88. O traço vertical corresponde ao desvio padrão. O número de amostras realizadas por mês foi: JAN=3; FEV=3; MAR=2; ABR=3; MAI=4; JUN=2; JUL=2; AGO=4; SET=1; OUT=4; NOV=2; DEZ=4.

4. Morfometria.

As médias, desvios e amplitudes de medidas do bico, asa, cauda e tarso das espécies de Basileuterus, acham-se na Fig. 10. Dentre as características analisadas, a altura do bico é a mais uniforme entre as espécies, ao passo que a maior variação foi encontrada no comprimento da cauda. Na análise de componentes principais, os eixos definidos pelos fatores 1 e 2 mostraram uma nítida separação entre o complexo B. culicivorus e as demais espécies (Fig. 11). O fator 1 (eixo horizontal) representa o tamanho geral do corpo, para o qual o comprimento do tarso influi significativamente. As formas auricapillus e hypoleucus sobrepõem-se num dos extremos desse eixo, o mesmo ocorrendo com as demais espécies no outro extremo. O fator 2 (eixo vertical) representa a largura do bico. Entre as formas auricapillus e hypoleucus a sobreposição é quase completa, mas entre as demais espécies a separação é mais evidente, mostrando que B. r. mesoleucus é a forma que possui o bico mais largo e B. leucoblepharus o mais estreito, sendo que B. flaveolus e B. r. rivularis ocupam posições intermediárias. Embora não representadas na Fig. 11, B. leucophrys e B. r. fulvicauda também se separam do complexo B. culicivorus, tanto no tamanho geral do corpo quanto no comprimento do tarso e largura do bico, como pode ser visto na Fig. 10. Para o conjunto das espécies, os dois primeiros eixos da análise de componentes principais perfazem, juntos, 75% da variação encontrada (Tabela I).

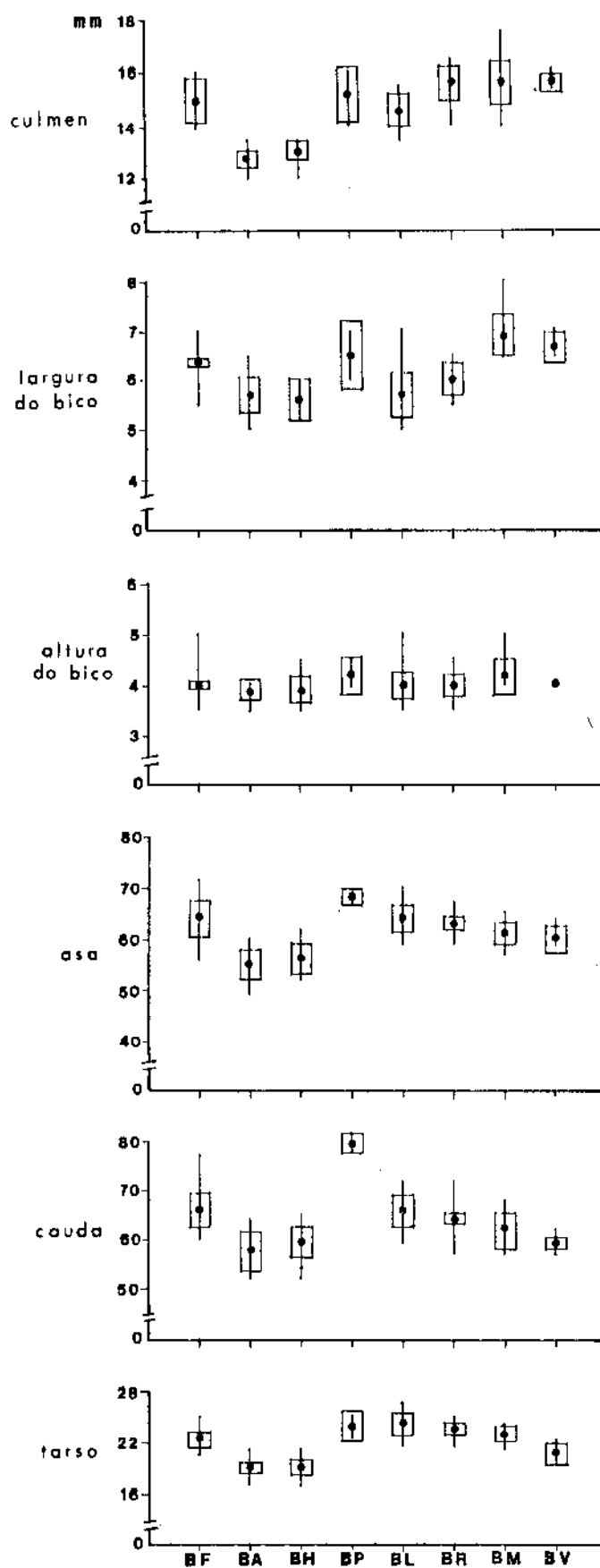


Fig. 10. Médias (pontos), desvios (quadrículas) e amplitudes (traços) das medidas de seis características morfológicas de oito taxa de Basileuterus: BF=flaveolus (N=30); BA=auricapillus (N=30); BH=hypoleucus (N=30); BP=leucophrys (N=2); BL=leucoblepharus (N=30); BR=rivularis (N=30); BM=mesoleucus (N=12); BV=fulvicauda (N=3).

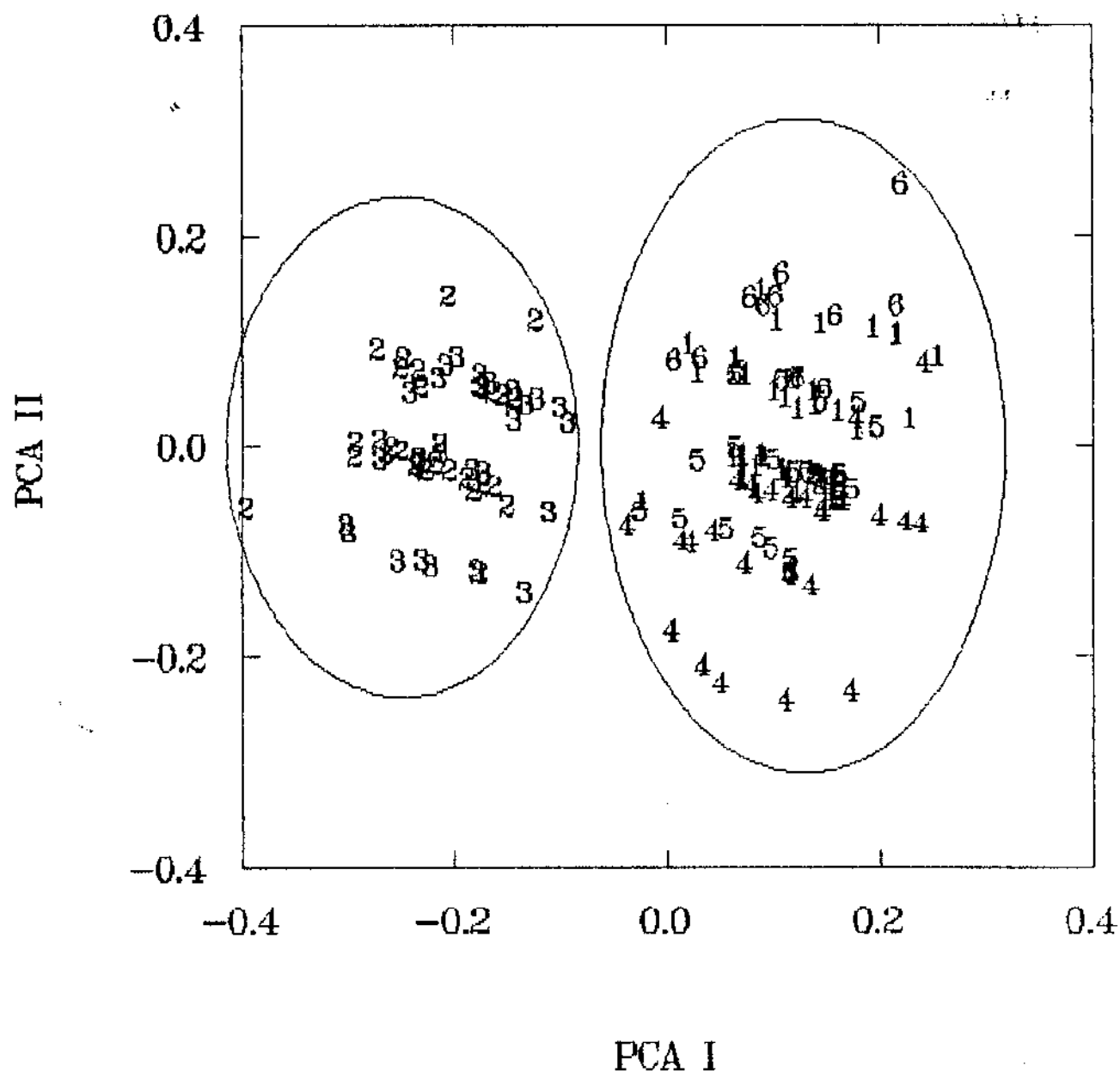


Fig. 11. Distribuição de seis taxa de *Basileuterus* no espaço delimitado por componentes principais (PCA), baseada em seis medidas morfométricas: (1 = flaveolus; 2 = auricapillus; 3 = hypoleucus; 4 = leucoblepharus; 5 = rivularis; 6 = mesoleucus).

Tabela I. Análise de componentes principais de seis taxa de Basileuterus: pesos atribuídos às variáveis morfométricas e correlação das variáveis com os fatores.

	FATORES		CORRELAÇÕES	
	fator 1	fator 2	fator 1	fator 2
culmen	0,076	0,005	0,894	0,032
largura do bico	0,048	0,077	0,524	0,840
altura do bico	0,018	0,003	0,255	0,053
asa	0,067	-0,013	0,879	-0,177
cauda	0,061	-0,012	0,779	-0,150
tarso	0,102	-0,024	0,992	-0,212
auto valor	0,027	0,007		
variância explicada	60,836	15,254		

5. Hibridação natural no complexo Basileuterus culicivorus.

Basileuterus c. auricapillus possui a região inferior do corpo uniformemente amarelada, exceto pequenas diferenças sutis na sua tonalidade, somente percebidas no exame manual, que podem ser devidas, inclusive, à ação do tempo sobre alguns dos espécimes depositados em museus.

Ao contrário, a forma originalmente descrita como B. hypoleucus apresenta variações bem visíveis, tanto na intensidade quanto na distribuição das cores da região inferior do corpo. Embora predomine o branco nessa região, o amarelo sempre está presente de modo ora difuso, ora mais localizado. Nos 72 espécimes examinados em museus, observei que a grande maioria possui as coberteiras inferiores da cauda e as penas que revestem as coxas (tíbias) em diferentes tons de amarelo. O amarelo ainda é a cor predominante nos flancos de muitos indivíduos, embora alguns os apresentem brancos. Pouco mais de metade dos indivíduos examinados possuía o abdomen branco, apresentando os restantes diferentes tons de amarelo. Na altura do peito, o predomínio do branco é absoluto entre os espécimes, aparecendo o amarelo apenas em alguns, assim mesmo numa tonalidade mais fraca. Todos os indivíduos examinados apresentaram a garganta totalmente branca. A distribuição percentual das cores branca e amarela em B. c. hypoleucus, cuja gradação de tonalidade é dada por meio de pontos de 0 a 1, acha-se na Fig. 12. Como tendência geral, observa-se que o amarelo predomina nas regiões ínfero-posteriores e o branco nas ínfero-anteriores, havendo uma distribuição mais ou menos

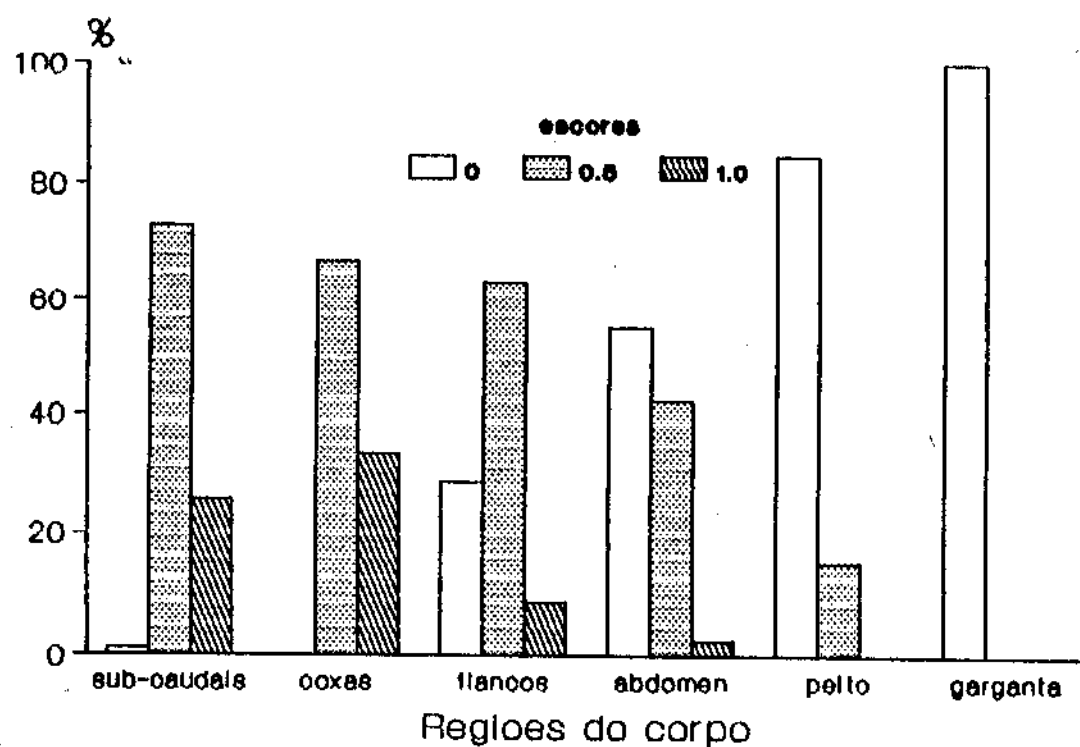


Fig. 12. Distribuição percentual dos pontos atribuídos às cores branca e amarela, entre as regiões inferiores do corpo de *B. c. hypoleucus* (N = 78 espécimes de coleção).

proporcional destas cores na altura do abdomen.

Os índices de hibridação (IH) procuram refletir o grau de semelhança na coloração das partes inferiores de *B. c. hypoleucus* em relação a *B. c. auricapillus*, fornecendo a quantidade total de amarelo na plumagem. Para cada região considerada na Fig. 12 foi atribuída uma pontuação de 0 a 1, sendo o IH de cada indivíduo o somatório dos pontos de cada uma das seis regiões. A Fig. 13 mostra a distribuição percentual dos índices de hibridação entre todos os indivíduos da forma *hypoleucus* examinados em museus, evidenciando uma maior frequência de IH com valores de 1,0 a 2,0, o que corresponde a indivíduos que possuem, no mínimo, as coberteiras subcaudais amarelas (IH = 1), e , no máximo, desde as subcaudais ao abdomen amarelados (IH = 0,5 + 0,5 + 0,5 + 0,5). A rigor não existem indivíduos da forma *hypoleucus* totalmente brancos, pelo menos quando examinados manualmente.

A partir da amostra da forma *hypoleucus* examinada em museus, foi verificada a frequência dos índices de hibridação em duas condições de ocorrência: em simpatria e em alopatria com a forma *auricapillus*. A Fig. 14 mostra o padrão de distribuição dos IH nas duas situações. Em contato com *auricapillus*, a forma *hypoleucus* exibe maior amplitude na presença de amarelo na plumagem. O IH situou-se ao redor de 2,5 ($\bar{x} = 2,4$; SD = 1,08), alcançando valores relativamente altos como 4,0 e 4,5. Fora da influência de *auricapillus*, o IH de *hypoleucus* manteve-se entre os valores de 1,5 e 2,0 ($\bar{x} = 1,7$; SD = 0,76), predominando nessas populações indivíduos proporcionalmente mais brancos. Para se

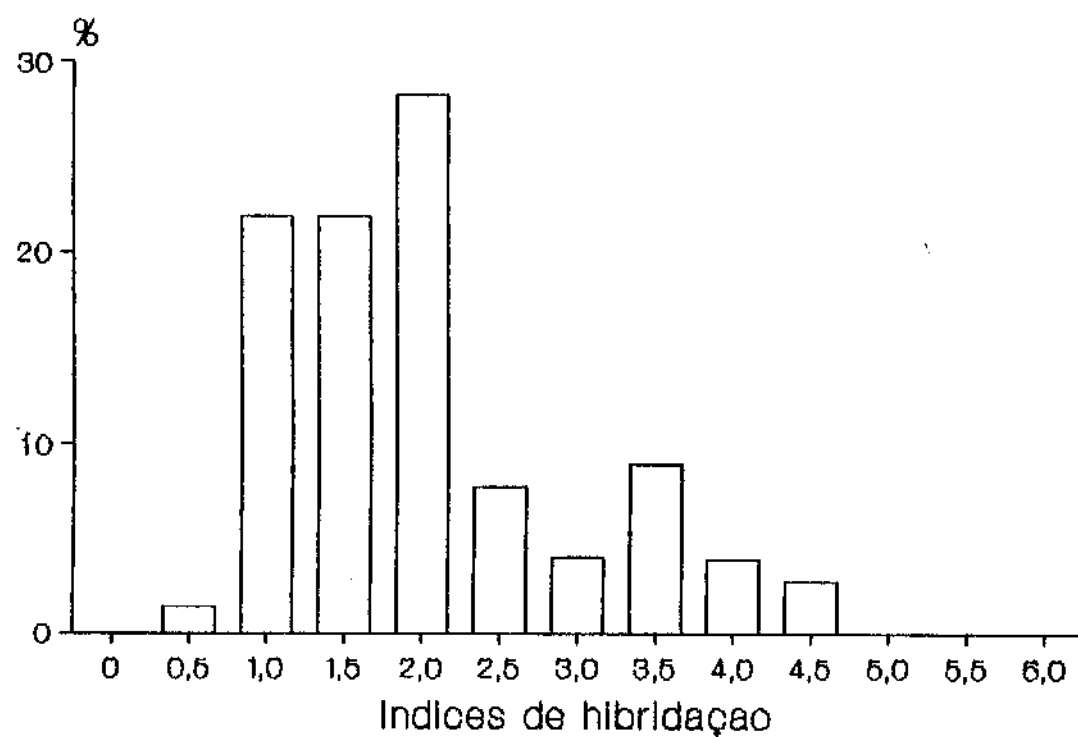


Fig. 13. Distribuição percentual dos índices de hibridação (IH) em *B. c. hypoleucus* (N = 78 espécimes de coleção).

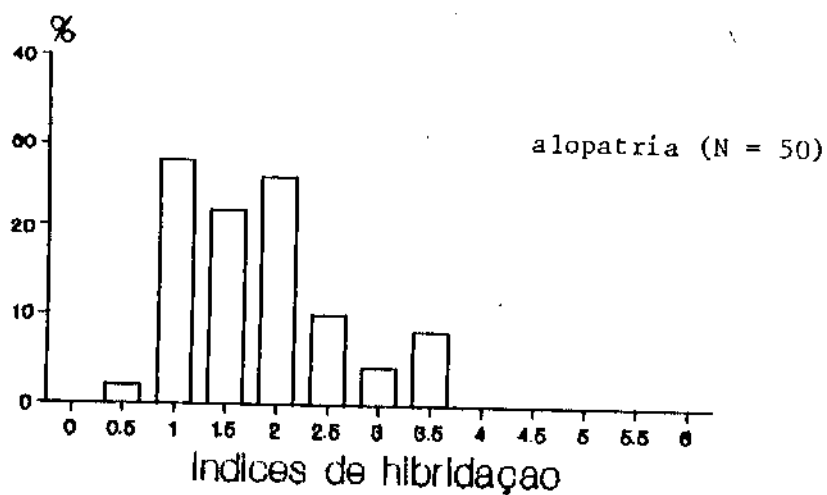
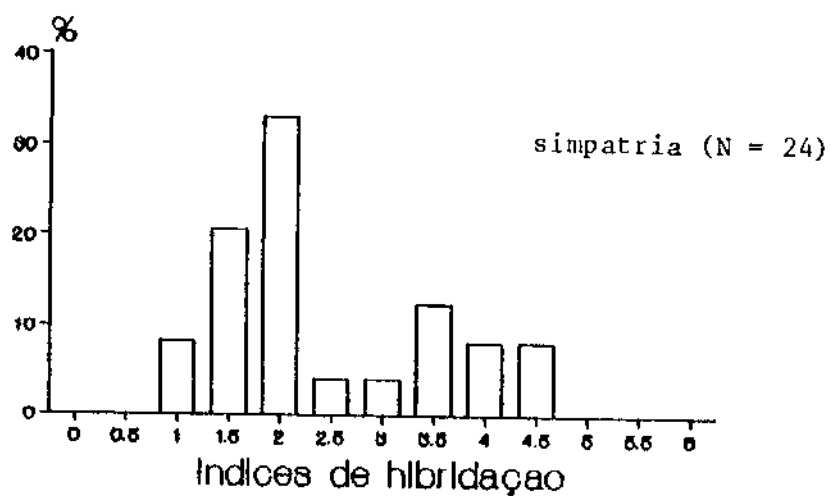


Fig. 14. Distribuição percentual dos Índices de Hibridação (IH) em B. c. hypoleucus em áreas de sympatria e alopatria com B. c. auricapillus (espécimes de museu).

comparar a distribuição do IH na forma hyoleucus nas duas situações, os valores de IH foram agrupados em tabela de contingência sob três classes: 0,5 a 1,5; 2,0 a 2,5 e 3,0 a 4,5. O valor do qui-quadrado obtido pelo teste de Pearson (5,807; $P = 0,05$) esteve próximo do nível de significância, indicando que a distribuição do IH nas populações de B. c. hyoleucus pode ser influenciada pela condição de simpatria ou alopatria com B. c. auricapillus.

Nos transectos de campo, a escala de pontos utilizada para determinar o IH foi simplificada, devido à impossibilidade de exame manual dos indivíduos, eliminando-se os pontos correspondentes às tonalidades mais fracas de amarelo (0,5). Do mesmo modo, foram calculadas separadamente as distribuições percentuais do IH para as áreas de simpatria e alopatria entre as formas auricapillus e hyoleucus (Fig. 15), observando-se a mesma tendência geral evidenciada no tratamento dado aos espécimes de museus. Nas áreas em que as duas formas se encontram, a frequência dos IH obedece a uma distribuição normal, com os valores mais frequentes em torno de 2,0 ($\bar{x} = 2,3$; $SD = 1,17$), dispersando-se mais ou menos proporcionalmente em direção aos extremos da escala. O registro de indivíduos com $IH = 0$ nos transectos de campo é um artifício produzido pela simplificação da escala de pontos, uma vez que os matizes de amarelo tornam-se pouco perceptíveis ou até imperceptíveis num ambiente sombreado. Nas áreas de alopatria a distribuição dos IH é bastante assimétrica em relação à escala de pontos, com a maioria dos indivíduos exibindo plumagens predominantemente brancas ($\bar{x} = 0,9$;

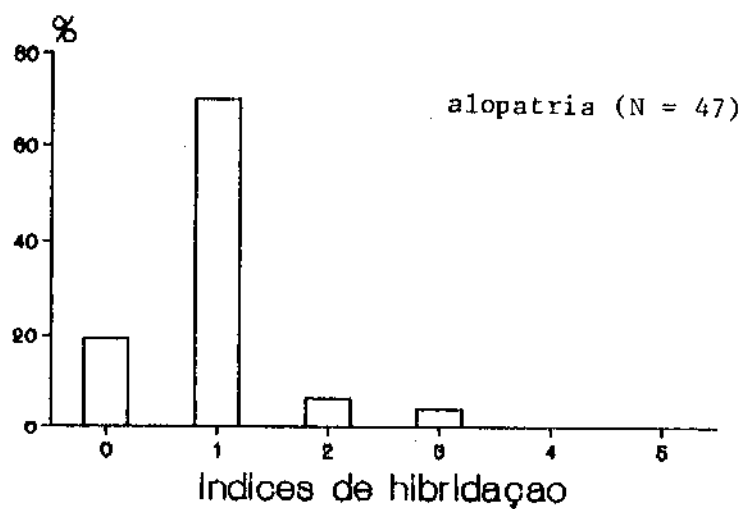
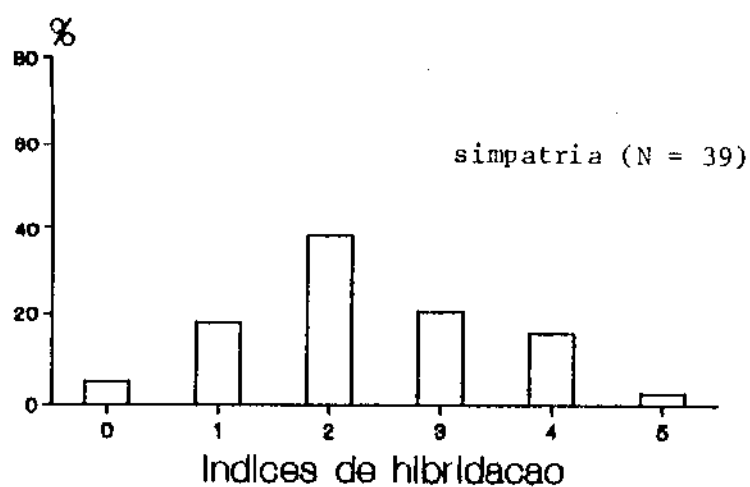


Fig. 15. Distribuição percentual dos Índices de Hibridação (IH) em B. c. hypoleucus, em transectos de campo nas áreas de sympatria e alopatria com B. c. auricapillus.

SD = 0,65). A comparação das duas distribuições em tabela de contingência (teste de Pearson) foi feita agrupando-se os valores de IH em três classes (0 a 1; 2; e 3 a 5), obtendo-se uma diferença altamente significativa entre as áreas de simpatria e alopatria ($X^2 = 38,886$; $P = 0,001$).

Para determinar a existência ou não de prevalência de uma forma sobre a outra nas áreas de simpatria, dentro do complexo *B. culicivorus*, foi calculada a distribuição dos IH de todos os indivíduos da espécie registrados ao longo dos transectos em três localidades: Lençóis Paulista, Serra do Japi e Atibaia. Em Lençóis Paulista e Atibaia (Fig. 16: A e B), cujos transectos tiveram a duração total de 11,8 e 5,0 h respectivamente, foi nítida a superioridade numérica da forma *auricapillus* sobre a *hyppoleucus*. Os poucos indivíduos da forma *hyppoleucus* encontrados, contudo, apresentaram índices de hibridação relativamente altos, evidenciando a forte influência da forma dominante. Já na Serra do Japi (13,5 h de transecto), a forma *hyppoleucus* é a mais abundante, sendo composta por indivíduos que apresentam toda a variação possível na escala cromática dos índices de hibridação (Fig. 16: C).

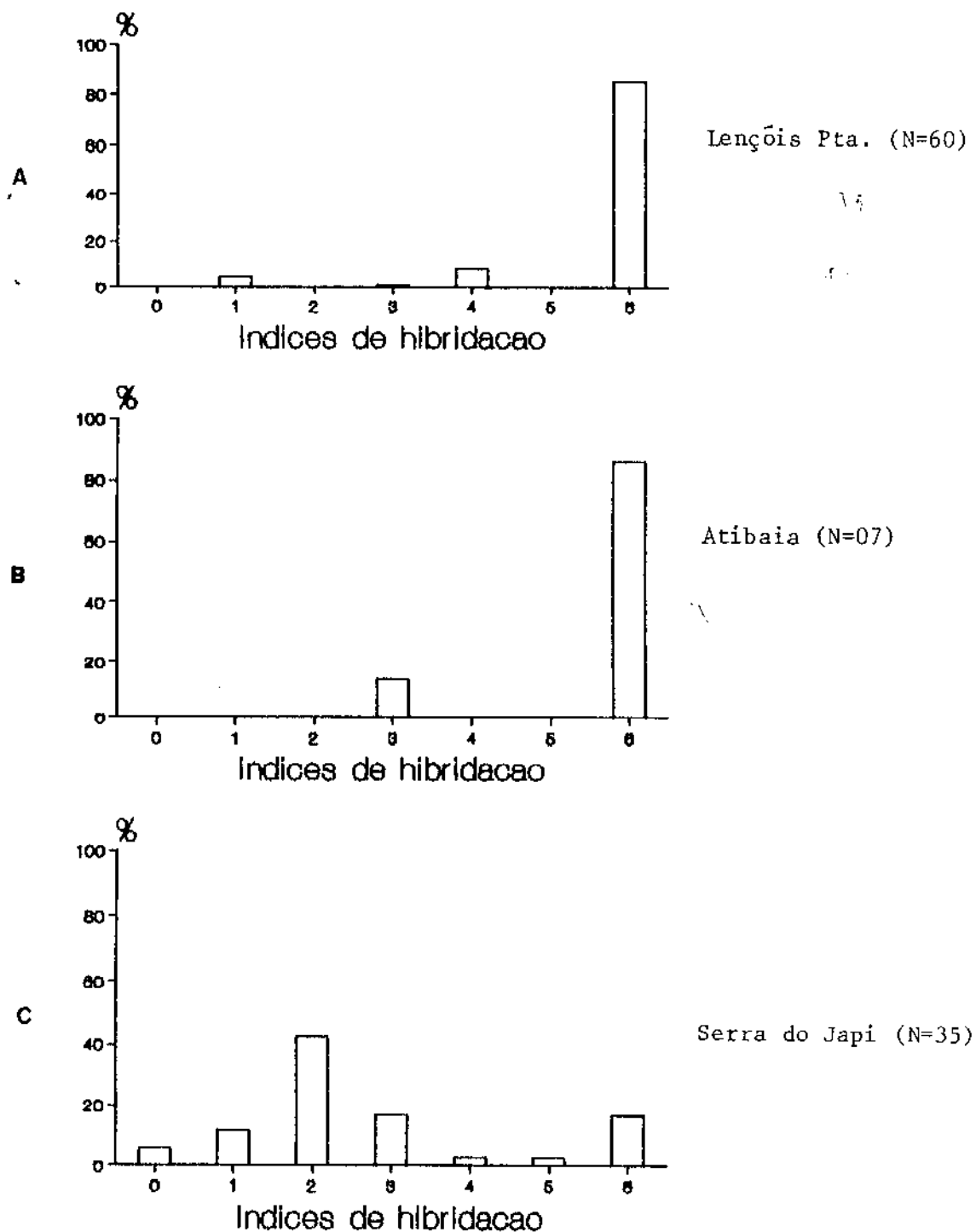


Fig. 16. Distribuição percentual dos índices de hibridação (IH) em *E. culicivorus* em transectos de campo em três áreas de sintopia entre as duas formas.

6. Vocalizações.

6.1. Caracterização geral do canto.

Entre as espécies estudadas de Basileuterus, o canto é uma sequência elaborada e variável de notas melódicas, sem harmônicos e com características temporais bem definidas, apresentando diferentes graus de modulação. Auditivamente o canto assemelha-se a assobios puros em escala ascendente ou descendente.

Em geral, o canto é emitido apenas pelo macho ao longo do ano todo, mas com maior frequência na época reprodutiva. Variações individuais estão presentes em todas as populações das espécies estudadas, mas variações a nível regional são menos nítidas. O canto, como sinal de reconhecimento específico (*sensu* Vielliard, 1987), é emitido pelos machos também nos confrontos territoriais e na formação e manutenção dos casais. Em todas as espécies, após a apresentação de "play-back", foram verificadas alterações no ritmo e intensidade da emissão, como resultado de graus variados de motivação individual, mas não na sua estrutura.

As características do canto de cada espécie são dadas a seguir.

B. culicivorus. O canto é composto por uma sequência de notas melódicas puras, formando uma frase que é repetida pelo macho a intervalos muito irregulares: desde 3 a 4 s, num estado de excitação elevado como, por exemplo, num confronto territorial, a 20 s ou mais, quando a ave está se alimentando, aparentemente sem

estar alarmada. A duração da frase varia de 1 a 2 s e as notas, cujo número varia de 5 a 14, dividem-se em três tipos fundamentais: notas introdutórias, notas medianas e notas finais.

As notas introdutórias são aquelas que iniciam a frase do canto. Possuem baixa intensidade sonora (sendo então às vezes pouco visíveis no sonograma, principalmente as primeiras) e ocupam uma faixa de frequência entre 3,5 a 5,2 kHz, com duração de aproximadamente 150 ms (Fig. 17: A). Têm a forma de um "V", às vezes invertido, dada por uma modulação de frequência ascendente-descendente ou vice-versa.

As notas medianas vêm logo após as introdutórias na frase do canto (Fig. 17: B). Com relação ao padrão de modulação são de dois tipos: descendentes e ascendentes. As notas descendentes têm estrutura semelhante a das notas finais, descritas a seguir, porém ocupam uma faixa de frequência mais baixa, como pode ser visto na Fig. 17: 2B, onde aparecem duas notas medianas descendentes seguidas de uma mediana ascendente. Alguns indivíduos chegam mesmo a omitir as notas descendentes. No total podem aparecer de três a cinco notas medianas por frase. A frequência das notas descendentes varia de 4,0 a 6,2 kHz com duração de 220 ms e as ascendentes têm frequência entre 4,1 e 5,6 kHz e duração de 210 ms.

As notas finais encerram a frase do canto, ocorrendo geralmente duas por frase e, mais raramente, uma ou três. A forma básica é uma modulação descendente seguida ou não de outra ascendente um pouco menor (Fig. 17: C). Na maioria das frases analisadas com mais de uma nota final, a primeira abrange uma

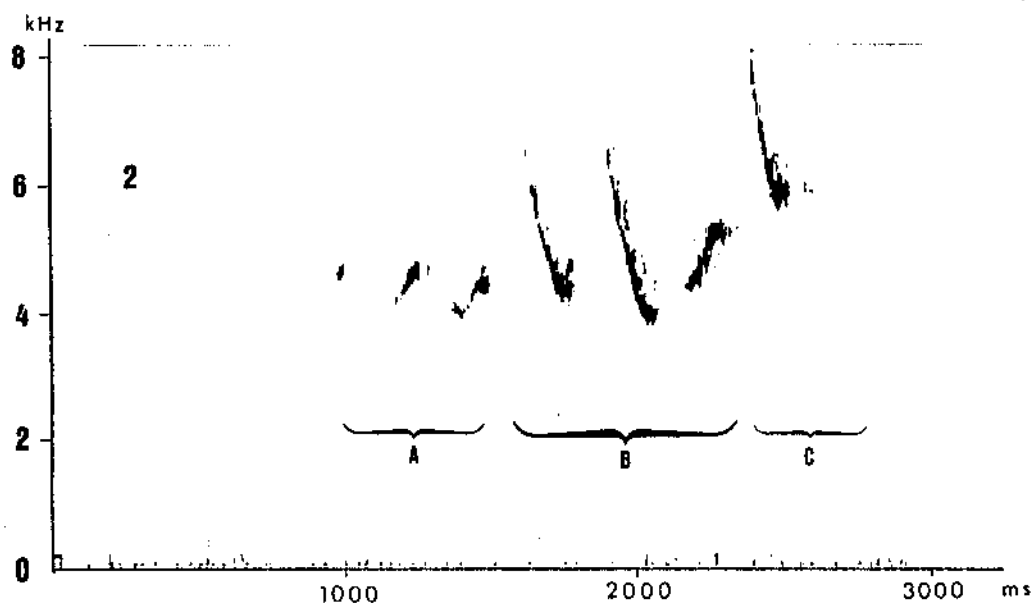
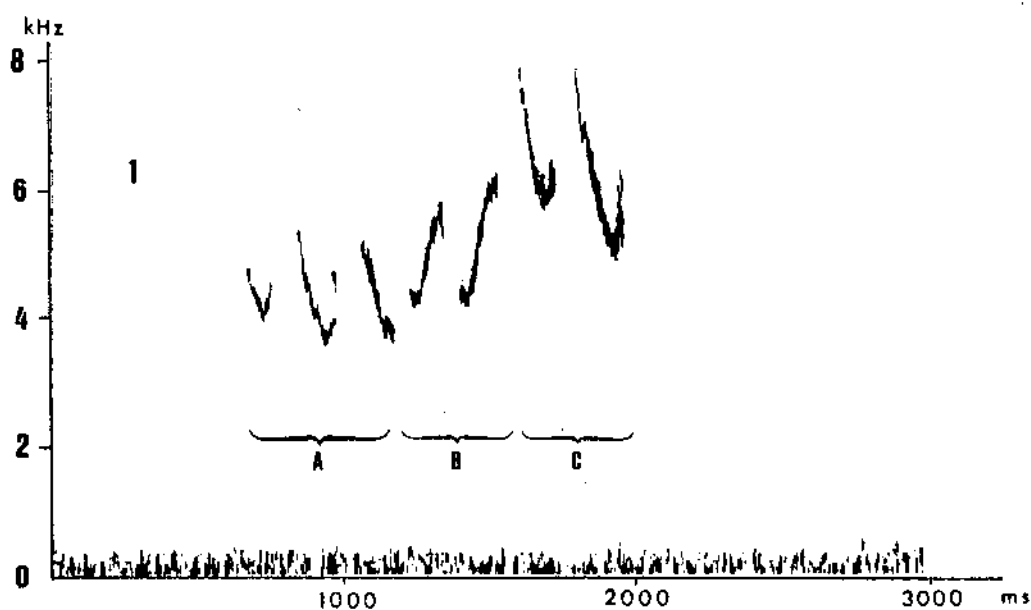


Fig. 18. Sonogramas de vocalizações de B. culicivorus. 1. canto de B. c. auricapillus, Petrópolis (RJ), 19/10/76 (JV 223/1a). 2. canto de B. c. hypoleucus, Campinas (SP), 02/07/81 (WRS 01/06). Tipos de nota: introdutórias (A); medianas (B); finais (C).

faixa de frequência menor que a segunda (5,3-8,3 kHz e 4,2-8,3 kHz, respectivamente), mas ambas duram aproximadamente 200 ms.

Dentro dos limites da variação individual, as frases do canto das formas auricapillus e hypoleucus são muito semelhantes (Fig. 17: 1 e 2), não se distinguindo diferenças marcantes mesmo entre populações geograficamente distantes. Em todas as gravações analisadas, as notas medianas e finais são as que menos variam em número e forma. Indivíduos cantando sob alto grau de excitação podem repetir, quase sem intervalo, os segmentos B e C após uma frase típica.

Os gritos de R. culicivorus também foram analisados, sendo encontrados, a nível regional, dois tipos distintos dessa vocalização. O primeiro tipo (Fig. 18: A) é formado por uma modulação ascendente-descendente muito rápida, sem estrutura harmônica, abrangendo uma faixa de frequência de 3,0 a 8,0 kHz, com duração de aproximadamente 70 a 80 ms. Ocorre nas populações de ambas as formas a partir do norte de Minas Gerais (bacia do São Francisco), planalto central e nordeste. O segundo tipo (Fig. 18: B) forma pseudo-pulsos com ressonância harmônica, de frequência entre 3,0 e 9,0 kHz e duração variável (70 a 500 ms), embora as notas mais comuns durem em torno de 100 ms.

R. flaveolus. O canto dessa espécie assemelha-se, na estrutura geral, ao do complexo auricapillus/hypoleucus. No sonograma (Fig. 19: 1), podem ser distinguidos dois tipos de notas na frase. O primeiro tipo compõe uma sequência que varia de duas a oito notas, equivalente às notas introdutórias de R. culicivorus,

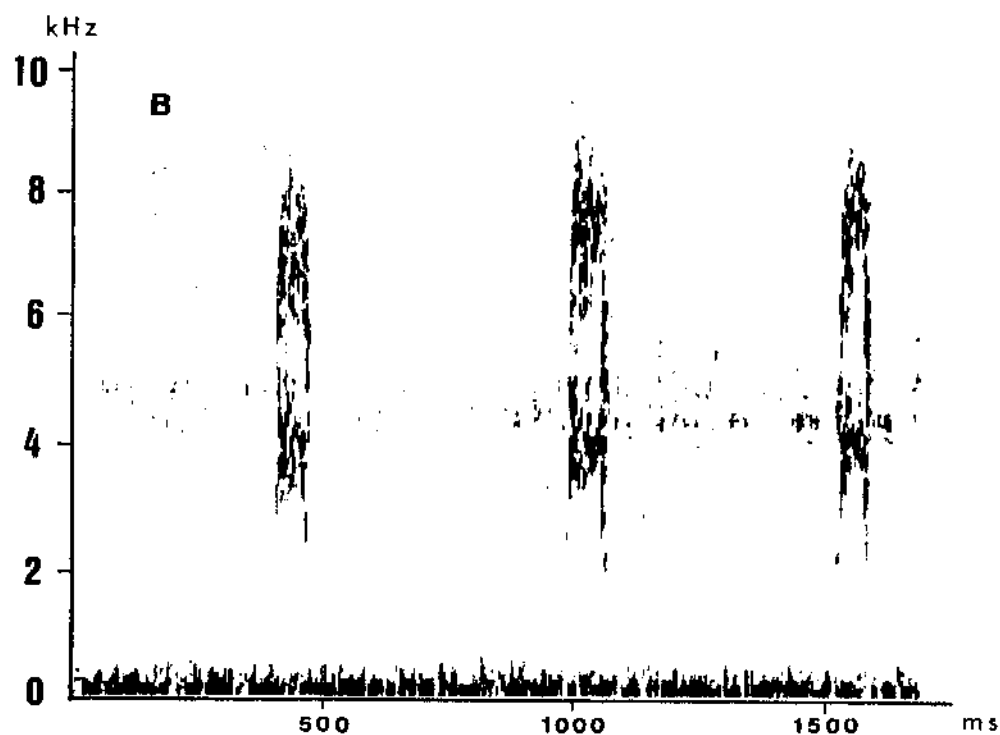
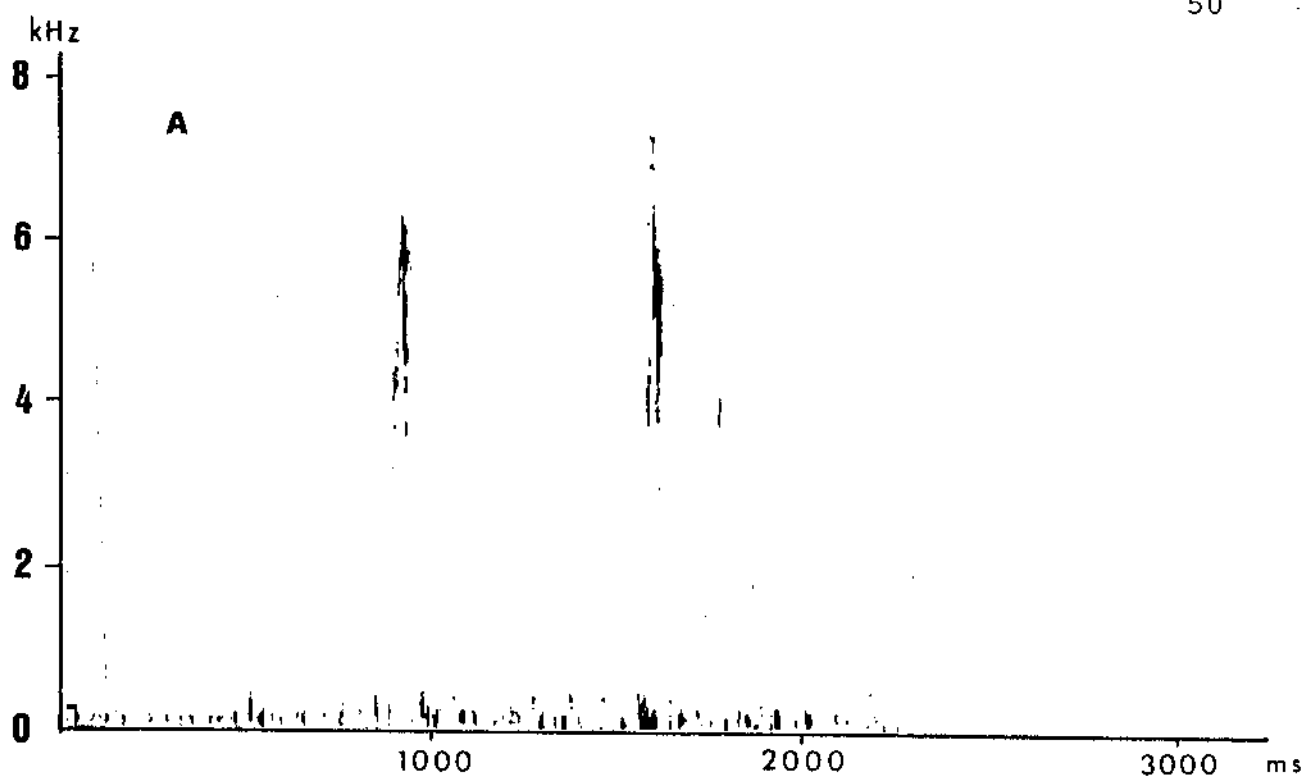


Fig. 19. Sonogramas de vocalizações de B. culicivorus. A: grito típico das populações do planalto central e nordeste, Quebrângulo (AL) 26/01/81 (JV 417/9c). B: grito típico das populações do sul e sudeste, Carapão (MS), 06/10/70 (JV 358/7a).

porém ocupando faixa de frequência mais estreita. Alguns indivíduos omitem tal tipo de notas, mas, quando está presente, a característica marcante desse segmento da frase é a alternância entre notas mais agudas (6,0 kHz) e mais graves (5,0 kHz), às vezes com modulação também alternada. O segundo tipo é uma modulação descendente muito rápida (7,0 a 2,0 kHz em menos de 100 ms), repetida em sequência de cinco a dez vezes. A frase completa tem a duração de aproximadamente 1700 ms. A variação individual é grande, mas o padrão básico do canto é mantido tanto nas populações do sul como do nordeste do Brasil e Guiana, conforme foi verificado nas gravações desta espécie depositadas no Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP (ASN) e nas gravações cedidas pela British Library of Wildlife Sounds (BLOWS).

B. leuconchrys. Esta espécie é a que possui o padrão mais elaborado de canto, não apenas na sua estrutura física, mas também no seu aspecto comportamental, pois é a única forma brasileira do gênero em que a fêmea emite uma sequência de notas acompanhando sincronicamente o canto do macho, à semelhança de um dueto (Fig. 19: 2).

Esta sequência da fêmea é formada por notas de frequência alta (6,0 a 8,0 kHz), sendo dividida em duas fases. A primeira fase, com notas breves entre 8,0 e 6,0 kHz, quase sempre tem início cerca de 300 ms antes da primeira nota do macho e termina com uma nota de frequência mais grave (entre 6,0 e 4,0 kHz), emitida logo após as notas introdutórias do macho (Fig. 19: 2a). A fêmea faz então uma pausa de aproximadamente 1000 ms, para

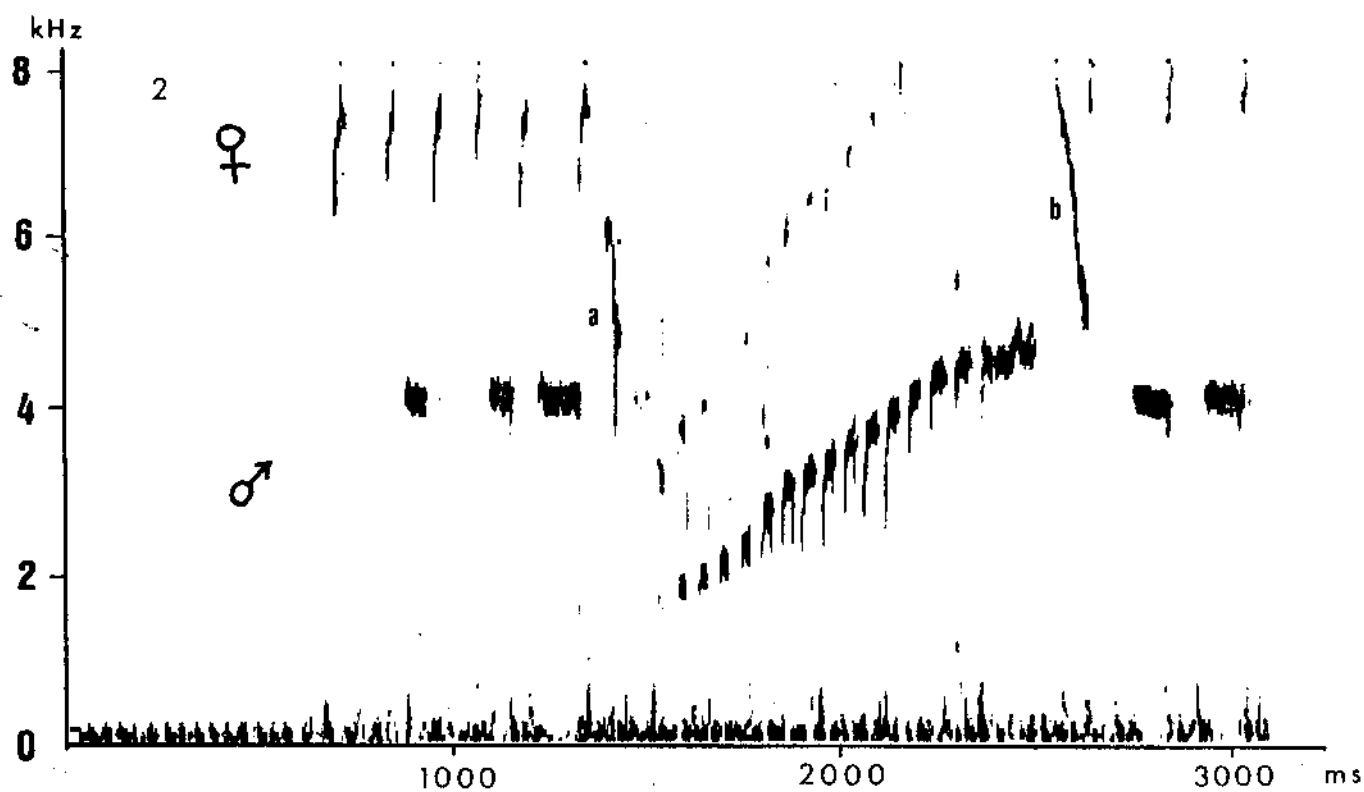
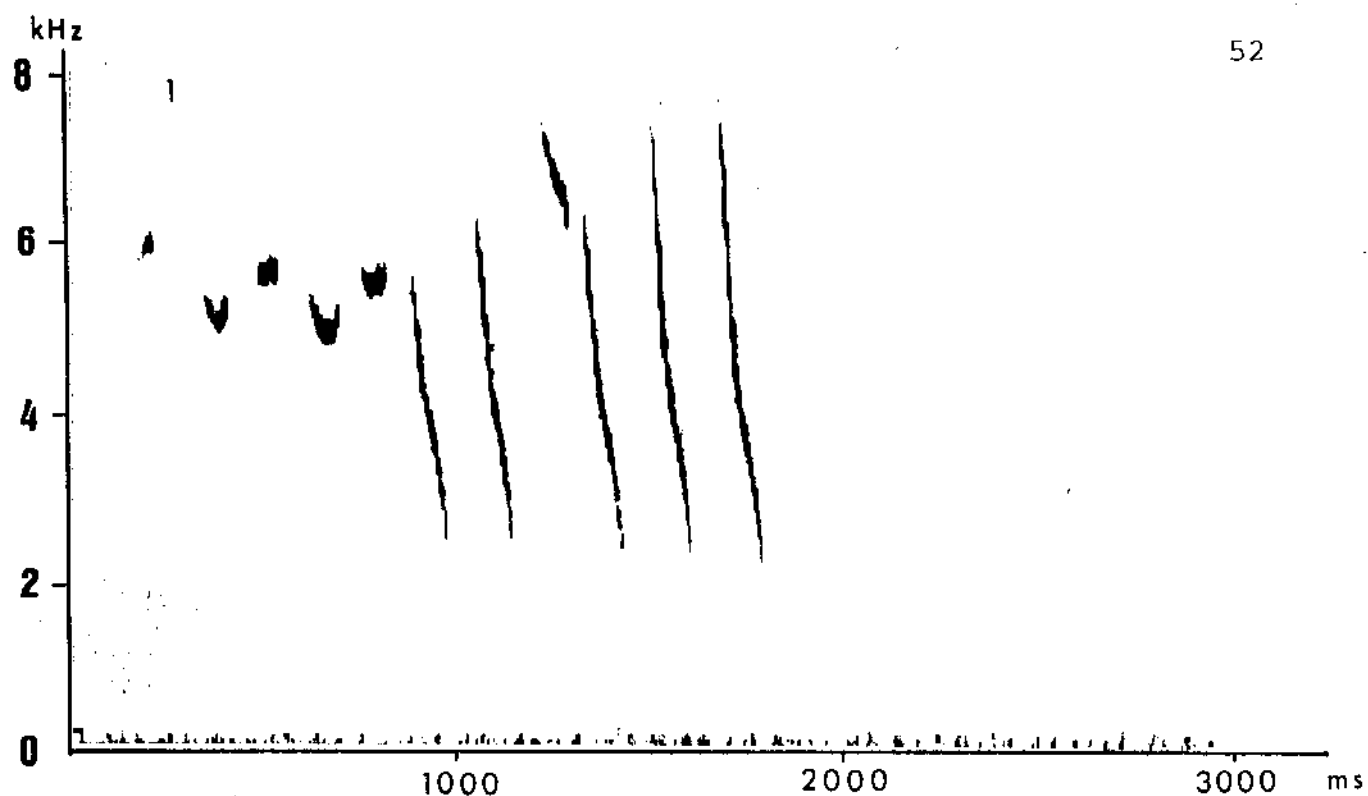


Fig. 20. Sonogramas de vocalizações de B. flaveolus e B. leucophrys. 1. canto de B. flaveolus, Campinas (SP), 10/09/81 (JV 456/2). 2. canto em dueto de B. leucophrys, Brasília (DF), 03/01/75 (JV 116/1,2,3). Primeira e segunda notas graves da fêmea assinaladas respectivamente com a e b.

depois recomeçar com uma nota modulada fortemente descendente (de 8,0 a 5,0 kHz em 60 ms; Fig. 19: 2b), emitindo ainda mais duas ou três notas breves entre 8,0 e 7,0 kHz, e terminando sua frase quase no mesmo instante que o macho. A frase do macho começa com duas ou três notas não moduladas, na faixa de 4,0 kHz e com duração de 100 a 170 ms. Em seguida, após a primeira nota grave da fêmea e durante a pausa que ela faz no dueto, o macho inicia uma série de aproximadamente 15 notas em escala ascendente, de modulação ascendente-descendente, e com duração aproximada de 1000 ms. Esta escala começa em 1,6 kHz e termina em quase 5,0 kHz. Após a segunda nota grave da fêmea o macho ainda emite uma ou duas notas de mesma frequência e duração que as do início da frase. Alguns indivíduos cantam ainda uma terceira nota, geralmente mais grave que as anteriores, e podem também apresentar muita variação no segmento que compõe a escala. A frase completa em dueto dura aproximadamente 2500 ms. Em algumas gravações analisadas, o macho cantou a mesma frase sem a participação da fêmea.

B. leucoblepharus. O canto dessa espécie é uma sequência de notas com modulação variável, formando uma longa escala melódica descendente (Fig. 20: A). O número total de notas varia de 16 a 26 e a duração da frase completa vai de 4500 a até 7000 ms. A frase pode ser dividida em dois segmentos distintos. No segmento anterior, as notas são de intensidade mais fraca e possuem modulações numa faixa de 6,0 a 8,0 kHz, algumas notas podendo apresentar uma tripla modulação. O segmento posterior da frase

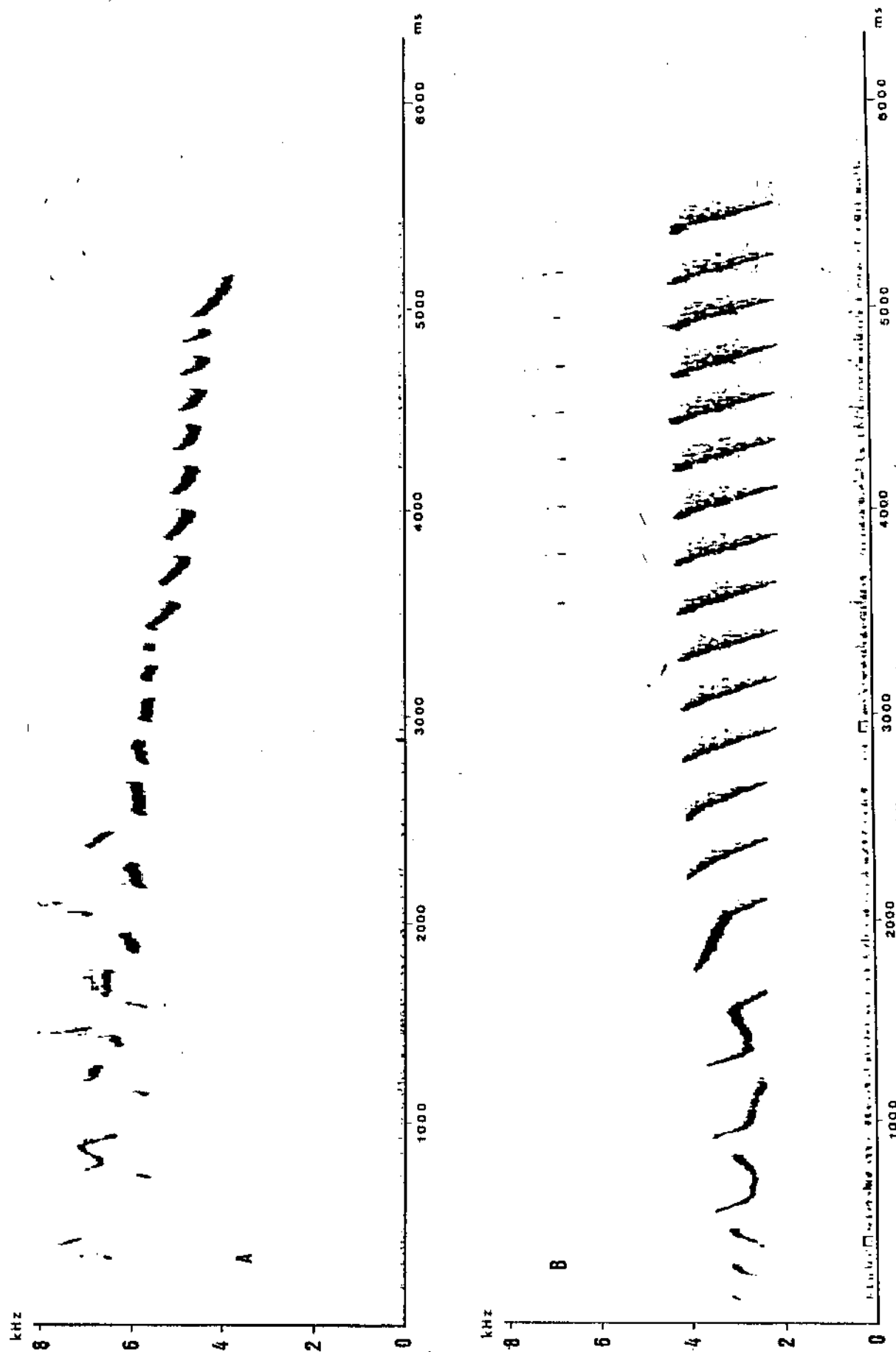


Fig. 20. Sonogramas de vocalizações. A: canto de *B. leucoblepharus*, Carapó (MS), 10/10/79 (JV 363/1); B: canto de *B.r. rivularis*, Ilha do Cardoso (SP), 26/02/80 (JV 384/5, 6).

consiste de notas de intensidade maior, com modulação mais suave, quase sempre descendente. As notas de frequência mais alta desse segmento ocorrem em torno de 6,0 kHz. As notas terminais da escala possuem modulação descendente ligeiramente mais pronunciada, e descem até 3,5 kHz. O canto de *B. leucoblepharus* é particularmente conspícuo em seu ambiente, sendo ouvido, dependendo da topografia local e da ausência de obstáculos, a mais de 300 m, como verificado nas grotas escarpadas da Serra do Mar.

B. rivularis. Do mesmo modo que a espécie anterior, o canto forte e sonoro de *B. rivularis* pode ser ouvido a boa distância na mata fechada. A frase também pode ser dividida em dois segmentos temporais (Fig. 20: B). O segmento anterior compõe-se de notas com uma, duas ou até três modulações sucessivas, geralmente em número de três a sete, as mais curtas com 200 ms e as mais longas, com modulações triplas, durando até 410 ms. Sua frequência de modulação está compreendida entre 2,2 e 3,5 kHz. Em alguns indivíduos, a última nota desse segmento apresenta caráter de transição em relação ao segmento seguinte, possuindo duas modulações descendentes sucessivas. O segmento posterior é mais sonoro e ritmado, com notas em número variável (10-21), repetidas a intervalos de 250 ms, cuja frequência modula de 4,0 a 2,0 kHz em aproximadamente 200 ms. A duração do canto completo depende principalmente do número de notas presentes em cada frase, sendo registradas frases de 4 a 5 s.

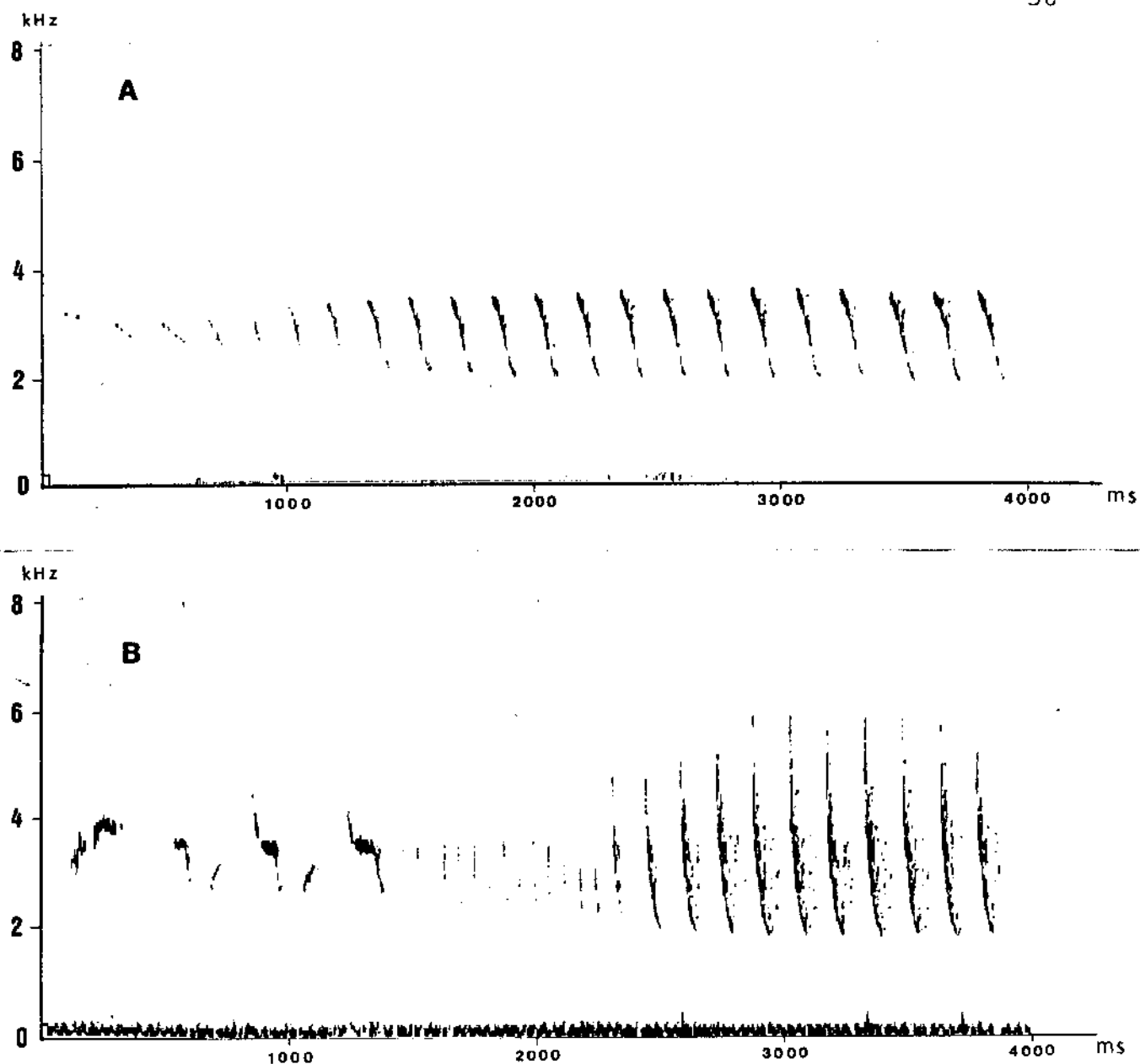


Fig. 22. Sonogramas de vocalizações de raças geográficas de B. rivularis. A: canto de B. r. mesoleucus, Manaus (AM), 11/11/83 (ROB 83-5/10). B: canto de B. r. fulvicauda, Ji-Paraná (RO), 25/03/83 (JV 494/4b+5).

O canto da forma mesoleucus, da amazônia setentrional (Fig. 21: A), possui um padrão muito semelhante ao da forma rivularis do sudeste. No único indivíduo cuja gravação estava disponível para análise, as notas introdutórias, geralmente em número de três a cinco, passam gradativamente de uma modulação descendente mais suave para uma mais rápida, até dar início ao segmento ritmado. Este é formado por 17 notas que modulam de 3,5 a 1,7 kHz em 190 ms. O intervalo entre as notas (150 ms) é, contudo, mais curto que na forma anterior.

A forma fulvicauda, da amazônia ocidental, acrescentou um segmento intermediário entre as notas introdutórias de modulação suave e as notas ritmadas de modulação rápida do segmento posterior da frase do canto (Fig. 21: B). A análise sonográfica da única gravação disponível no ASN revela que este segmento intermediário é composto por 14 notas muito breves, numa faixa de frequência de 2,1 a 3,3 kHz, formando um trinado de baixa intensidade que dura aproximadamente 760 ms. O segmento posterior compõe-se de nove a onze notas moduladas descendentes, com a frequência caindo de 5,6 a 1,6 kHz em 90 ms. A duração total das frases registradas é de aproximadamente 3500 ms.

6.2. Experimentos com "play-back" em Basileuterus culicivorus.

A reação comportamental dos casais de B. culicivorus, submetidos aos experimentos com "play-back", pode ser generalizada para todas as localidades e épocas do ano. Tanto nas áreas de simpatria como nas de alopatria, as respostas foram qualitativamente semelhantes para as formas auricapillus e

hypoleucus

Ao se iniciar a fase de "play-back" o macho imediatamente orientava-se em direção ao gravador. A aproximação era feita geralmente em silêncio ou acompanhada de gritos e cantos, quase sempre pelo alto, logo abaixo da linha das copas. Durante o primeiro e, às vezes, o segundo minuto dessa fase, o macho tentava estabelecer contato visual com o "intruso", procurando-o ativamente, porém em silêncio, e só depois dando início à resposta vocal. Alguns machos aproximavam-se rapidamente do gravador em voo direto, ao passo que outros, mesmo após uma rápida orientação inicial, aproximavam-se cautelosamente da fonte sonora. Durante toda a fase de "play-back" nenhum indivíduo permanecia em posição fixa a uma mesma distância do gravador. Geralmente ficavam agitados, pulando rapidamente de um poleiro para outro a uma distância que podia variar de 0,5 a 10 m do gravador, gritando e/ou cantando em ritmos variados. Nesse momento, a postura mais agressiva era caracterizada pela cauda erguida num ângulo de aproximadamente 45° em relação ao corpo, e as pontas das asas ligeiramente abaixadas junto ao corpo. A fêmea raramente acompanhava o macho na sua aproximação ao gravador, porém permanecia à distância gritando, quase sempre fora do campo de visão do observador.

Em alguns experimentos, os machos aproximavam-se hesitantes em silêncio ou emitindo gritos muito fracos e pouco frequentes. Essa reação foi observada tanto durante quanto fora da época reprodutiva. Em algumas dessas situações, após alguns instantes do início do "play-back", um outro macho de território

vizinho aproximava-se e adotava o comportamento de defesa territorial. Com a sua chegada, o macho hesitante afastava-se rapidamente da área, muitas vezes não esboçando qualquer comportamento de confronto, ou então ambos limitavam-se a ficar gritando e cantando agressivamente um para o outro, sem ataques ou perseguições. Nesses casos o experimento era interrompido, pois o gravador, provavelmente havia sido colocado fora ou próximo do limite do território do casal sob experimentação, sendo os resultados desses experimentos considerados em separado.

Durante a fase "pós-play-back" os machos geralmente permaneciam excitados, vocalizando nas proximidades do gravador à procura do suposto invasor. Em apenas 20% dos 64 experimentos realizados os machos mantiveram-se a mais de 10 m de distância do gravador após o término do estímulo sonoro, mas ainda assim continuaram gritando e cantando.

O número de cantos emitidos em cada fase dos experimentos foi estabelecido como o parâmetro mais objetivo para estimar a agressividade e o grau de reconhecimento específico nos machos de R. culicivorus (Falls, 1963). Como a duração de cada fase não foi uniforme, o ritmo de canto (cantos/min) expressa mais adequadamente estas características. A Tabela II apresenta o ritmo de canto registrado para cada fase dos experimentos sonoros entre as formas auricapillus e hypoleucus. Para cada tratamento foi aplicado o teste de análise de variância (ANOVA), precedido do teste de Bartlett para homogeneidade de variâncias. Com exceção da fase "pré-play-back", que não obteve homogeneidade de variâncias pelo teste de Bartlett, o teste de ANOVA não

Tabela II. Média e desvio padrão do ritmo de canto (cantos/min) nas três fases do experimento com "play-back" (PB) entre as formas auricapillus (aur.) e hypoleucus (hypo).

FASES	auricapillus		hypoleucus	
	PB de aur. (N = 15)	PB de hypo. (N = 15)	PB de aur. (N = 19)	PB de hypo (N = 15)
PRE	0,6 (± 1,1)	0,3 (± 0,5)	0,2 (± 1,0)	1,0 (± 1,6)
PLAY	2,7 (± 2,0)	2,1 (± 2,1)	1,8 (± 1,8)	1,5 (± 1,8)
PDS	4,9 (± 2,6)	4,8 (± 2,8)	3,2 (± 3,2)	3,5 (± 3,1)

apresentou diferenças significativas entre as quatro combinações possíveis na fase de "play-back" ($F = 1,152$; $P = 0,336$) e na fase de "pós-play-back" ($F = 1,380$; $P = 0,258$).

Discussão

1. Padrões de distribuição.

Apesar da extrema riqueza e da diversidade de espécies da avifauna neotropical, com aproximadamente 2700 espécies (Sick, 1985b), a distribuição de vários grupos de aves tem sido bem estudada, permitindo a elaboração de padrões biogeográficos que têm auxiliado a determinar as zonas de "refúgios" e áreas de endemismo (Haffer, 1974, 1985; Short, 1975; Cracraft, 1985; Vuilleumier, 1985). Entretanto, como pondera Sick (1985a), o estudo dos padrões zoogeográficos das aves brasileiras, especialmente na região sudeste, ainda é incipiente. Nesse contexto, a distribuição das espécies brasileiras do gênero Basileuterus é elucidativa, pois vem reforçar hipóteses sugeridas por outros autores para explicar a situação biogeográfica de outras espécies.

As regiões andinas representam os centros de máxima diversidade para as espécies neotropicais do gênero Basileuterus (Todd, 1929). Aliás, fora daquela região, a única área que abriga um número considerável de espécies do gênero é o sudeste brasileiro. A afinidade entre certos elementos das avifaunas andina e do sudeste brasileiro já foi destacada por Sick (1985a) com relação às espécies que habitam as zonas de altitude do maciço do Itatiaia, e por Vielliard (1990) com relação ao gênero Scytalopus. Sobre este último, Vielliard (1990) propõe que a colonização do sudeste brasileiro teria se dado a partir dos

Andes setentrionais, através do Brasil central. A semelhança do quadro biogeográfico do gênero Rasileuterus com o do gênero Scytalopus no Brasil, parece apoiar a hipótese de uma diversificação desses grupos no sudeste, a partir de um estoque primitivo oriundo dos Andes setentrionais.

Dentre as espécies brasileiras, R. culicivorus é a que apresenta distribuição mais ampla. Provavelmente, de um ancestral andino derivaram as raças que se dirigiram para o norte, através da Colômbia e Venezuela, chegando até o México. As formas ancestrais andinas que deram origem às formas auricapillus e hypoleucus teriam penetrado no sudeste e leste do Brasil através do planalto central, num tipo de colonização semelhante ao que ocorreu no gênero Scytalopus, daí espalhando-se para o nordeste e para o sul, em direção ao Uruguai e norte da Argentina.

Sick (1985b) admite uma expansão primitiva mais ampla de R. culicivorus por quase todo o território brasileiro, ficando as populações setentrionais e meridionais da espécie separadas pela interposição recente da planície amazônica. Atualmente, a ausência de R. culicivorus na Amazônia poderia ser explicada com relação a fatores ecológicos, como a ausência de sub-bosque na mata de terra firme (Pires & Prance, 1985), ou competição com outras espécies, uma vez que não existem barreiras geográficas aparentes que impeçam a colonização daquela região.

A distribuição de R. c. auricapillus, entretanto, não deixa de ser intrigante e não pode ser compreendida à parte dos eventos que teriam provocado o aparecimento da forma hypoleucus. A diferenciação desta última teria relação com fatores

paleoclimáticos. Uma das suposições que aqui apresento é que, com a expansão dos climas secos pela América do Sul oriental no Pleistoceno superior (Ab'Sáber, 1977; Brown & Ab'Sáber, 1979), as populações da forma auricapillus (ou seu tipo ancestral) teriam permanecido nos enclaves mais úmidos de vegetação, como as matas ciliares ou os topos e encostas de acidentes orográficos. Essa condição de isolamento teria levado à diferenciação da forma hypoleucus, provavelmente por alopatria, mas não foi longa o suficiente para alterar o padrão de canto. Com a retração do clima seco, ambas as formas entraram em contato secundário e, graças à manutenção do mesmo sinal de reconhecimento específico, não evoluíram para uma situação de completa especiação. Fry (1970) admite a possibilidade de certas matas ciliares, quando isoladas por ambiente mais seco durante longos períodos, atuarem como áreas de diferenciação para as populações de aves ali residentes, o que sem dúvida representa um argumento favorável a esta suposição.

A ocorrência de E. c. auricapillus ao norte do paralelo de 17° S poderia então ser explicada de duas maneiras: 1. as populações ali presentes fariam parte do mesmo estoque inicial que colonizou a região antes da diferenciação da forma hypoleucus; 2. seria um caso recente de colonização, posterior à diferenciação de E. c. hypoleucus, provavelmente ocorrida a partir da bacia do rio Paraguai. A segunda possibilidade parece-me mais plausível, pois a área atualmente ocupada por estas populações setentrionais de E. c. auricapillus também esteve sujeita à influência de paleoclimas mais secos (Ab'Sáber, 1977;

Brown & Ab'Sáber, 1979), sendo portanto esperado que o mesmo fenômeno que teria ocasionado o surgimento da forma hypoleucus no sudeste, ali produzisse resultados semelhantes.

Ainda não há explicação satisfatória para a aparente ausência de R. culicivorus na Bahia (Finto, 1944). É provável que observações mais cuidadosas possam revelar a presença tanto de R. e. auricapillus como de R. e. hypoleucus naquela região.

Numa escala mais reduzida, a situação das formas auricapillus e hypoleucus no sudeste também encontra apoio na hipótese paleoclimática. Segundo Ab'Sáber (1974), o domínio das caatingas teria se estendido rumo ao sul até atingir o estado de São Paulo, na porção central e norte da Depressão Periférica paulista, e o centro-sul de Minas Gerais, ao norte de Belo Horizonte, nas depressões intermontanas do quadrilátero ferrífero e na Serra do Espinhaço. São essas áreas que hoje correspondem aos limites meridional e oriental de R. e. hypoleucus na região sudeste. Na porção central do estado de São Paulo, desde os limites da Depressão Periférica paulista até a calha do rio Paraná, o rio Tietê parece representar uma importante barreira de separação entre as duas formas.

As várias localidades que apontam registros simultâneos de R. e. auricapillus e R. e. hypoleucus podem constituir avanços recentes tanto de uma como de outra forma. Na região centro-sul de Minas Gerais, por exemplo, a forma auricapillus pode ter atingido localidades como Viçosa e Serra do Cipó a partir da região litorânea, penetrando pelo corredor existente entre o braço nordeste da Serra da Mantiqueira e a Serra do Espinhaço, ou

então pelos tributários do médio e alto rio Doce.

O registro de *R. c. auricapillus* em Uberaba, no Triângulo mineiro, é de natureza duvidosa por se tratar de um ponto incongruente com o padrão apresentado. Trata-se, na verdade, de um registro coligido por Pinto (1950) sobre o material ornitológico coletado por Peter Lund em agosto de 1834 e depositado no museu de Copenhagen. Este material foi posteriormente estudado por J. Reinhardt, que publicou a lista das espécies coletadas por Lund, incluindo as indicações dos rótulos dos espécimes, num periódico dinamarquês em 1870. Como este material não foi pessoalmente examinado por O. Pinto, julguei prudente incluir o registro com reservas neste trabalho. Caso seja comprovado, pode representar o deslocamento de *R. c. auricapillus* pela bacia do rio Grande, ou a partir das suas cabeceiras nas Serra da Mantiqueira, ou vindo de sua desembocadura, através do rio Paraná.

Também poderia ser através da bacia do rio Paraná, a rota que permitiu a chegada de *R. c. auricapillus* até Campo Grande, Mato Grosso do Sul. De toda maneira, o atual quadro biogeográfico de *R. culicivorus* é o que pode ser traçado a partir dos limitados registros de ocorrência disponíveis, juntando-se informações de campo com as contidas na bibliografia e nos museus. É provável que a modificação ambiental provocada por desmatamento e construção de barragens, tenha contribuído para alterações na distribuição. Futuros estudos poderão estabelecer com mais precisão a dinâmica atual de interação dessas formas subespecíficas.

A distribuição de R. flaveolus até certo ponto assemelha-se a de R. culicivorus: a espécie não penetra na Amazônia e possui populações disjuntas no sudoeste da Guiana (cf. British Library of Wildlife Sounds) e no norte da Venezuela e da Colômbia, estas últimas muito semelhantes morfologicamente às populações distribuídas ao sul do Amazonas (Todd, 1929). Todavia, R. flaveolus restringe-se às formações florestais mais secas como as matas decíduas, cerradões e matas de galeria nas regiões do cerrado, sendo mesmo comum até na caatinga (Sick, 1985b). É provável que sua distribuição mais ou menos regular na região baiana, onde R. c. culicivorus se faz ausente, indique a capacidade dessa espécie em tolerar climas semi-áridos, o que leva a supor que seu padrão de distribuição não deve ter sido muito alterado pelas flutuações paleoclimáticas do Pleistoceno. Haffer (1985) aponta para a estreita relação existente entre a avifauna endêmica das áreas não-florestais do leste colombiano, dos "llanos" venezuelanos e da costa do Caribe, com a avifauna não-florestal brasileira, devido à presença comum, nessas áreas, de várias espécies com populações diferenciadas, no máximo, a nível subespecífico, incluindo R. flaveolus. É possível que a dispersão de R. flaveolus em território brasileiro tenha se dado do mesmo modo que em R. culicivorus, ou seja, após colonização realizada a partir dos Andes setentrionais através do planalto central.

Basileuterus leucobryas e R. leucoblepharus caracterizam-se por uma distribuição mais ou menos restrita, porém complementar, o que sugere certo grau de afinidade entre

essas espécies, possibilidade também aceita por Sick (1985b) e Ridgely & Tudor (1989), e que será discutida mais adiante. A aparente preferência por clima mais úmido e ameno restringe *R. leucoblepharus* às florestas tropicais e subtropicais que ocorrem entre as latitudes de 20° S e 35° S, estando seu limite austral de distribuição localizado na região do rio da Prata.

A ocorrência de *R. leucophrys* nas matas de galeria em áreas mais ao norte de *R. leucoblepharus*, principalmente no planalto central, sugere uma especiação por vicariância ecológica, tanto a partir de *R. leucoblepharus* como de um ancestral comum às duas espécies, possivelmente relacionado ao grupo *livularis*. Ao contrário do complexo *R. culicivorus*, as modificações ocorridas no sinal de comunicação sonora de *R. leucophrys*, levaram ao isolamento reprodutivo entre essas duas espécies. A afinidade por ambientes mais úmidos tornou a presença de *R. leucophrys* quase que obrigatoriamente ligada às matas ciliares, sendo possivelmente esse o ambiente utilizado como "refúgio" quando do avanço dos climas semi-áridos do Pleistoceno, referidos por Ab'Sáber (1974, 1977). A região compreendida entre o centro-norte de São Paulo, onde *R. leucophrys* mantém populações pontuais em algumas matas ciliares (município de São Carlos), e a Serra da Canastra em Minas Gerais, parece representar a zona de contato dos limites de distribuição entre essas duas espécies afins. Um caso semelhante de colonização das matas de galeria do planalto central, seguida de especiação por vicariância ecológica, é apresentado por Vielliard (1990) com relação ao rinocriptídeo *Scotolopus novacapitalis*.

Com relação à distribuição amplamente disjunta das raças geográficas de *B. rivularis*, é possível que, por um lado, formas ancestrais das matas sub-tropicais das encostas andinas tenham atingido o sudeste brasileiro através do planalto central, encontrando ali habitats favoráveis ainda não explorados por nenhuma outra espécie ecologicamente equivalente, como os cursos d'água no interior da mata atlântica. Não está claro o que teria limitado sua expansão para o sul, além de Santa Catarina, e para o norte, além do sul da Bahia. Nota-se, porém, que a distribuição da forma *rivularis* mostra uma sobreposição bem evidente com o segmento meridional da cobertura original da mata atlântica (Collar *et al.*, 1987).

Por outro lado, a situação das formas *fulvicauda* e *mesoleucus*, em parapatría, representam um segundo ramo de colonização, realizada por formas ancestrais que invadiram a Amazônia ocidental vindas das matas do contraforte oriental dos Andes setentrionais ou do planalto das Guianas. Por ser uma espécie essencialmente fluvial-silvestre, é pouco provável que a forma *mesoleucus* tenha alcançado a Amazônia oriental a partir do sudeste, atravessando as zonas não-florestadas do planalto central, ou as zonas semi-áridas do nordeste brasileiro, a não ser que tenha utilizado os corredores florestais representados pelas matas de galeria (Redford & Fonseca, 1986). Infelizmente, a escassez de registros de ocorrência para estas formas impede uma avaliação mais precisa da sua biogeografia. Além disso, faltam evidências de que essas duas formas estabeleçam contato na Amazônia central. Outro fator que contribuiu para a ampla

distribuição dessas formas na Amazônia é a sua capacidade de dispersão através da intrincada rede hidrográfica da região (Sick, 1985b).

Numa avaliação global, é necessário ressaltar a importância da região sudeste do Brasil como uma zona extra-andina de máxima diversidade do gênero Rasileuterus.

2. Adaptações ao ambiente e modo de vida.

2.1. Ocorrência em diferentes habitats e abundância.

Todas as espécies de Basileuterus, consideradas neste estudo têm hábitos marcadamente silvestres, ocupando, porém, ambientes que diferem de algum modo entre si.

B. flaveolus destaca-se como uma espécie associada a habitats mais secos, vivendo próximo do solo nas matas decíduas, cerradões, algumas matas ciliares e até na caatinga (Sick, 1985b). Sua ocorrência em trechos de mata semidecídua no planalto paulista pode ser interpretada como consequência de degradação ambiental, como parece ser o caso na mata de Santa Genebra, em Campinas. Não raro essa ave situa-se na periferia mais iluminada da mata, evitando assim uma competição mais acentuada com B. leucophthalmus, espécie também semiterácola que explora nicho alimentar equivalente na mata úmida mais fechada. Particularmente na Reserva do Matão, em Lençóis Paulista, o padrão de distribuição de B. flaveolus, evidenciado pelos contatos obtidos no levantamento quantitativo, demonstra a sua preferência pela faixa de cerradão que originalmente fazia a transição entre o cerrado e a mata de planalto. A diferença marcante entre o IPA dessa espécie no Matão (0,07) e no cerradão em Assis (0,80), comprova a sua preferência por esse tipo de ambiente. Mesmo para uma amostra temporalmente muito limitada, o IPA de B. flaveolus em Assis foi mais de dez vezes superior ao obtido para a mesma espécie em Lençóis Paulista, enquanto que para B. culicivorus foi

praticamente a metade daquele valor.

Fry (1970), trabalhando nas proximidades da Serra do Roncador, em Mato Grosso, encontrou essa espécie ocorrendo de forma generalizada nos habitats daquela região, que é caracterizada principalmente por cerrado, cerradão e matas ciliares. As cinco localidades em que essa espécie foi registrada por Willis & Oniki (1981), no estado de São Paulo, caracterizam-se também pela presença de cerrados e cerradões, ou de matas moderadamente secas. O cerrado (*sensu stricto*) também foi um dos ambientes esporadicamente frequentados por esta espécie em Lençóis Paulista (este estudo) e em São Carlos (Motta Jr., 1990). Em Lençóis Paulista, embora *B. flaveolus* seja uma espécie frequente na Reserva do Matão, sua ocorrência nesse habitat é restrita à periferia. Essa distribuição ecológica de *B. flaveolus* torna improvável, ou no mínimo acidental, a ocorrência da espécie nos estados do sul, embora Sick *et al.* (1981) a tenham registrado no interior de Santa Catarina.

B. culicivorus talvez seja a espécie mais eurióica do grupo cisandino de *Basileuterus*, pois foi encontrada em ambientes florestais e não-florestais com características variadas de estrutura e fisionomia. Aparentemente tem facilidade para atravessar extensas áreas ensolaradas sem vegetação florestal, como pôde ser verificado na Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista, quando um indivíduo foi observado numa mancha de cerrado, isolada por campo de cultivo, separada por quase um quilômetro da mata ciliar mais próxima. Embora Antas & Cavalcanti (1988) registrem que no planalto central a espécie (forma

hyoleucus) é restrita às matas ciliares, no estado de São Paulo. E. culicivorus pode ser observado em fragmentos muito pequenos e isolados de vegetação alterada, desde que apresentem alguma estratificação entre o solo e o nível mais alto da vegetação. Ainda no estado de São Paulo, apesar da forma hyoleucus ter sua distribuição coincidente com as matas mais secas da região centro-norte, a forma auricapillus está presente tanto ao longo das matas úmidas costeiras, como nas matas secas e cerradões do oeste e centro-oeste paulista (Willis & Oniki, 1981). Fry (1970) registrou essa espécie (forma auricapillus) em mata de galeria e cerradão na Serra do Roncador, em Mato Grosso, embora D. F. Stotz (com. pess.) levante a possibilidade de que as duas formas subespecíficas estejam presentes naquela região.

Apesar da sua versatilidade ecológica, é possível que E. culicivorus tenha preferência por habitats florestais mais úmidos, como parece demonstrar a diferença entre o IPA obtido na mata semidecídua de planalto em Lençóis Paulista (1,10) e no cerradão em Assis (0,56). No ambiente da mata de planalto, E. culicivorus é uma das espécies mais abundantes, explorando o sub-bosque à procura de insetos, que são capturados na superfície de ramos e folhas. O valor de 1,10 do IPA obtido para esta espécie na Reserva do Matão, foi o segundo mais alto daquela comunidade de aves, em amostras realizadas no mesmo período (J. M. E. Vielliard & W. R. Silva, *in prep.*). A ausência de um decréscimo acentuado do IPA ao longo do ano, indica que E. culicivorus é ativo praticamente o ano todo, mantendo uma atividade vocal elevada.

A abundância de R. culicivorus nas diversas localidades estudadas parece ter relação com o tamanho do habitat, o seu tipo de vegetação e a sua riqueza específica. Durante a realização dos experimentos com "play-back", casais de R. culicivorus eram frequentemente encontrados na Reserva do Matão, e mais ainda na mata de Santa Genebra, em Campinas, onde os territórios pareciam ser pequenos e vigorosamente defendidos. Nos transectos realizados na Serra do Japi, o encontro de casais era todavia menos frequente que nessas duas áreas anteriores. Numa situação extrema, o encontro dos casais na Fazenda Intervales, em mata atlântica, era muito menos frequente, sendo que os casais pareciam ocupar territórios mais amplos. Willis & Oniki (1981), comparando diversas áreas do estado de São Paulo, também registraram menor abundância de indivíduos nas populações de R. culicivorus da mata atlântica.

Ao que parece, a baixa densidade de R. culicivorus na mata atlântica é a condição original das populações que habitam áreas extensas de mata primária pouco perturbadas. Ali, a exploração do sub-bosque bem estratificado tem de ser partilhada com várias outras espécies insetívoras de hábitos semelhantes, às vezes mais especializadas, principalmente das famílias Furnariidae, Formicariidae e Tyrannidae, com as quais R. culicivorus forma bandos interespecíficos (Sick, 1985b; C.G.M. Santos, com. pess.).

O aumento progressivo na abundância populacional de R. culicivorus, proporcionalmente à redução do tamanho do habitat, parece estar relacionado à eliminação de espécies potencialmente

competidoras. Willis (1979) observa que a redução da área em habitats florestais é acompanhada pela redução do número de espécies que participam de determinadas guildas, mas que espécies insetívoras de pequeno porte que utilizam os estratos intermediários não seriam muito afetadas. Das espécies relacionadas por Willis (1979) na mesma categoria ecológica ("understory birds eating small foliage arthropods"), R. culicivorus foi a mais abundante nas três áreas remanescentes de mata estudadas no planalto paulista. Várias espécies de aves dessa mesma guilda, que ocorrem juntamente com R. culicivorus na mata atlântica, já desapareceram ou tiveram suas populações reduzidas nas matas residuais do interior de São Paulo (Willis, 1979; Willis & Oniki, 1981; J. M. E. Vielliard & W. R. Silva, *in prep.*).

Estes fatos permitem concluir que R. culicivorus é uma espécie generalista de sub-bosque, que parece estar sendo beneficiada pela degradação e fragmentação de seu habitat, aumentando suas populações como resultado do desaparecimento de espécies potencialmente competidoras mais especializadas.

Situação semelhante parece ocorrer com R. leucoblepharus. Willis & Oniki (1981) observaram mais indivíduos nas matas do interior que nas matas litorâneas do estado de São Paulo, onde sua abundância parece ser ainda menor que a de R. culicivorus. Na Reserva do Matão em Lençóis Paulista, o IPA de 1,31 para esta espécie foi superior ao de todas as outras espécies amostradas no mesmo período por J. M. E. Vielliard & W. R. Silva (*in prep.*). Contribui para isso, entretanto, o fato de

B. leucoblepharus manter intensa atividade vocal durante praticamente todo o ano e seu canto ser facilmente audível no sub-bosque, o que poderia eventualmente superestimar sua amostragem particular, devido ao seu coeficiente de detecção.

Em algumas localidades, B. leucoblepharus poderia estar em sobreposição alimentar com B. flaveolus, já que ambos são semiterrícolas. Na Fazenda Rio Claro, as duas espécies foram algumas vezes observadas alimentando-se juntas na borda da mata de planalto, em matas ciliares ou até mesmo no sub-bosque arbustivo do eucaliptal. Em ambientes de mata sujeitos a processos de degradação, tanto pela diminuição da área como pela alteração das condições de luz e umidade, B. flaveolus poderia deslocar B. leucoblepharus por competição alimentar, quando as duas espécies entram em sintopia. Analisando os dados de Willis (1979), observa-se que em três áreas remanescentes de mata no planalto paulista, B. leucoblepharus foi 1,3 vezes mais abundante que B. flaveolus na área com 1400 ha; 5,2 vezes menos abundante na área com 250 ha, e não foi encontrado na área com 21 ha, onde sua ocorrência era esperada. Nessa última área, B. flaveolus manteve praticamente o mesmo nível de abundância que na área com 250 ha.

De todas as espécies de Basileuterus tratadas nesse estudo, B. leucophrys e B. rivularis podem ser consideradas as mais estenóicas, pois ambas são dependentes de cursos d'água: B. leucophrys no interior de matas de galeria no domínio fitogeográfico do cerrado, e B. rivularis nas florestas atlântica e amazônica. É provável que seus territórios sejam estreitos e

lineares, como parece ser frequente em espécies que utilizam habitats com estas características espaciais (Welty & Baptista, 1988; Vielliard, 1990). Nesses casos, as fronteiras a serem defendidas são também maiores (Welty & Baptista, 1988), ocasionando pressões seletivas sobre os mecanismos de comunicação sonora. Há poucos registros sobre a abundância dessas duas espécies em seus respectivos habitats, mas Stotz & Bierregaard Jr. (1989) atribuíram o "status" de "incomum" a *R. rivularis*, num levantamento de sete anos realizado em mata de terra firme ao norte de Manaus.

2.2. Ecomorfologia.

São poucos os estudos que interrelacionam as características morfológicas, comportamentais, ecológicas e filogenéticas de aves silvestres neotropicais (Pearson, 1977; Schulenberg, 1983; Moermond & Denslow, 1985; Fitzpatrick, 1985; Hackett & Rosenberg, 1990).

A característica morfológica que separa de modo mais evidente as espécies de *Basileuterus* em dois grupos distintos é o comprimento do tarso, que é mais curto em *R. culicivorus*. De modo geral, entre os Passeriformes, tarsos longos estão associados a hábitos alimentares ou locomoção no solo, ao passo que tarsos curtos são característicos de aves que exploram a vegetação pousando nas folhas e nos ramos de pequeno diâmetro (Osterhaus, 1962; Fretwell, 1968; Partridge, 1976; Norberg, 1979; Leisler & Winkler, 1985). *Basileuterus culicivorus* vasculha a vegetação do

sub-bosque à procura de insetos localizados sobre a folhagem, podendo ser considerado predominantemente um "perch-gleaner", na classificação proposta por Fitzpatrick (1980) para as técnicas de captura de presa. Este comportamento depende fundamentalmente, entre outras características morfológicas, de tarsos mais curtos.

As demais espécies, possuindo hábitos semiterrícolas, estão adaptadas a explorar a serapilheira e a vegetação mais rasteira, pulando e fazendo pequenos vôos sobre substratos mais planos e firmes, como folhas mortas no chão ou troncos caídos. Diferentemente de alguns formicarídeos semiterrícolas, que frequentemente pousam em poleiros verticais a pouca altura do solo (Sick, 1985b), as aves desse grupo de Basileuterus, quando não pousam no solo, escolhem poleiros quase sempre horizontais para pousar. Para este modo de vida, tarsos mais longos são uma das características fundamentais (Norberg, 1979). Estas espécies semiterrícolas de Basileuterus podem ser enquadradas na categoria comportamental "ground-foraging" de Fitzpatrick (1980).

Quando comparados a outros Passeriformes terrícolas mais especializados, como certos formicarídeos e rinocriptídeos, as espécies semiterrícolas de Basileuterus parecem constituir um grupo ainda pouco adaptado à vida no solo, talvez explorando mais eficientemente a vegetação rasteira, do que propriamente capturando insetos na serapilheira. Willis & Oniki (1978) relatam, por exemplo, que os parulídeos neotropicais apenas ocasionalmente seguem formigas de correição, um comportamento muito utilizado até mesmo por outras espécies insetívoras menos especializadas, que ocupam o mesmo ambiente. Esse grupo

semiterrícola retém assim algumas características morfológicas e comportamentais relacionadas à vida arborícola, da qual B. culicivorus é o representante mais legítimo.

2.3. Vocalizações.

Para desempenhar sua função biológica, o canto das aves deve ser audível a uma distância adequada, podendo a sua transmissão física ser influenciada pela estrutura da vegetação (Nottebohn, 1975). Num trabalho clássico com parulídeos norte-americanos, Ficken & Ficken (1962) observaram que as espécies que se alimentam no topo das árvores possuem cantos com notas de frequência mais alta que aquelas espécies que se alimentam no chão da floresta. Isto porque comprimentos de onda curtos são parcialmente refletidos nos troncos e folhas, ao passo que os longos contornam esses obstáculos (Morton, 1975; Nottebohn, 1975; Wiley & Richards, 1982). É de se esperar, portanto, que as características estruturais e temporais do canto das espécies de Basileuterus estejam adaptadas às condições de propagação nos diferentes habitats que essas espécies ocupam.

Basileuterus rivularis, por exemplo, vive num ambiente marcado pelo ruído constante da água, às vezes acentuado por um leito pedregoso e irregular, formando pequenas quedas, como é comum na mata atlântica. Além disso, essa espécie canta ao nível do chão, o que aumenta a interferência por reverberação no sinal acústico (Wiley & Richards, 1982). Para superar estas restrições ambientais, B. rivularis desenvolveu um canto forte e sonoro,

formando frases com notas curtas e ritmadas, geralmente numa frequência pura, que sobressai ao ruído de fundo e garante não só um alcance mais longo do sinal acústico, como também a manutenção da mensagem biológica nele contida (Wiley & Richards, 1982; Sick, 1985b). Padrões semelhantes de adaptação do sinal acústico ocorrem em outras espécies de aves e anfíbios que vivem ao longo de riachos (Dubois & Martens, 1984; Vielliard & Cardoso, 1990).

A vocalização simultânea do macho e da fêmea de *B. leucophrys* pode ser considerado um caso de dueto verdadeiro, segundo os padrões propostos por Farabaugh (1982): existe sobreposição, precisão temporal e ordenação nos elementos da frase. Duetos são comuns em espécies de aves tropicais que vivem em habitats com vegetação densa, defendem seus territórios ao longo do ano todo e acasalam-se monogamicamente por períodos prolongados (Hooker & Hooker, 1969; Campbell & Lack, 1985). Sua função básica seria a manutenção coordenada do território e do estado de acasalamento (Farabaugh, 1982). Uma das vantagens apontada para o envolvimento da fêmea na defesa territorial seria a de garantir um controle mais eficiente do território, principalmente em regiões de clima mais sazonal, onde os recursos alimentares poderiam tornar-se escassos em determinadas épocas do ano (Farabaugh, 1982).

As matas de galeria do planalto central, habitat típico de *B. leucophrys*, constituem importantes abrigos para a fauna do cerrado adjacente, principalmente em períodos de severas flutuações de recursos (Fonseca & Redford, 1984; Redford & Fonseca, 1986). Motta Jr. (1990), estudando a avifauna de mata

ciliar e cerrado na região de São Carlos (São Paulo), observou deslocamentos de algumas espécies frequentadoras do cerrado para a mata ciliar, onde penetravam à procura de alimento durante o período mais seco (abril a setembro). Mesmo mantendo uma oferta alimentar mais abundante que o habitat adjacente, a mata ciliar provavelmente sofre uma ligeira redução na abundância de insetos no período seco, condição comum a vários tipos de florestas tropicais (Janzen & Schoener, 1968; Karr, 1976), ficando sua avifauna residente sujeita ainda à competição alimentar com as espécies do cerrado que ali se refugiam (Motta Jr. , 1990).

Este conjunto de fatores pode ter favorecido o desenvolvimento, em *B. leucophrys*, de uma estrutura social em que a participação da fêmea no canto do macho confere maior eficiência na defesa e exploração de um território extenso e linear, seja por meio do reforço dos comportamentos que mantêm o vínculo do par, seja como forma de impedir tanto a penetração de outros casais, como de machos e de fêmeas não-acasalados (Farabaugh, 1982).

Basileuterus flaveolus e *B. culicivorus* possuem cantos com notas moduladas, cuja estrutura é mais adaptada à comunicação em ambientes com menos obstáculos à propagação do som, como é o caso de *B. culicivorus*, que ocupa os estratos intermediários do sub-bosque. Embora vivendo junto ao solo, *B. flaveolus* tem preferência por florestas mais secas e abertas, além de garantir a audibilidade de seu canto com notas fortes. O canto de *B. leucoblepharus* situa-se numa posição intermediária, pois possui os mesmos elementos ritmados das frases de *B. leucophrys* e *B.*

rivularis, mas também exibe um padrão de modulação e frequência semelhante a *R. culicivorus* e *R. flaveolus*. Não há evidência marcante de que esse tipo de canto esteja adaptado a um ambiente particular. Por ser audível a distâncias consideráveis, poderia ser um sinal eficiente nas regiões serranas, entrecortadas por vales e grotões.

3. Interação das formas auricapillus e hypoleucus nas zonas de contato secundário.

Entre as aves brasileiras, as espécies do gênero Ramphocelus (Novaes, 1959), Coryphospingus (Marcondes-Machado, 1980; Sick, 1985b; Vielliard, 1987) e Pyriaglena (Willis & Oniki, 1982) constituem bons exemplos de como o estudo da variação geográfica em caracteres morfológicos e comportamentais pode levar à elucidação de problemas taxonômicos e biogeográficos. Em todos esses estudos existem registros sobre casos de hibridação nas zonas de contato das espécies envolvidas. A análise dos mecanismos de hibridação é uma ferramenta útil para entender a dinâmica dessas populações sob uma perspectiva ecológica e evolutiva (Barrowclough, 1980).

Conforme discutido anteriormente, a forma hypoleucus pode ter se diferenciado da forma auricapillus por meio de isolamento geográfico em alopatria, sendo que posteriormente as duas raças entraram em contato secundário. Estas zonas de contato secundário podem ser evidenciadas pela ocorrência sintópica das duas formas em várias localidades, onde a sua hibridação parece ser um fenômeno comum, conforme indicam os registros de vários casais mistos. As zonas de contato secundário localizam-se ao longo da Serra do Espinhaço em Minas Gerais, na porção centro-oriental de São Paulo, na bacia do rio Paraná e no extremo norte da planície do Pantanal mato-grossense. Uma procura mais minuciosa ao longo dos limites de distribuição das duas formas poderá ampliar os pontos de contato secundário e hibridação. O

termo hibridação é utilizado neste trabalho significando o cruzamento de indivíduos pertencentes a duas populações naturais diferentes, que secundariamente entram em contato (Mayr, 1977).

"índices de hibridação" baseados na graduação contínua de um caráter fenotípico, como por exemplo a coloração, têm se mostrado funcionais no estudo dos mecanismos de hibridação em diversas espécies de aves (Sibley & Short, 1959, 1964; West, 1962; Short, 1963; Kroodsmá, 1975; Rising, 1983). Na forma hypoleucus, praticamente todos os indivíduos examinados possuíam as subcaudais e as coxas amareladas. Dos flancos até a garganta, o amarelo era gradualmente substituído pelo branco. Isto indica que a cor das partes inferiores da região ventral (subcaudais e coxas) em B. culicivorus têm um caráter conservativo, não tendo sofrido grandes alterações quando da diferenciação da forma hypoleucus.

A grande proporção de indivíduos da forma hypoleucus com baixos índices de hibridação, entre os espécimes depositados em museus é, sem dúvida, resultado de coletas mais intensas nas áreas em que essa forma é exclusiva, um fato que pode ter contribuído para ocultar a coespecificidade das duas formas à investigação científica durante tantos anos. Quando se separam estes espécimes de B. c. hypoleucus entre as regiões de simpatria e alopatria com B. c. auricapillus, percebe-se que o caráter dominante de B. c. auricapillus manifesta-se deslocando os valores médios do índice de hibridação para o extremo amarelo da escala. A mesma tendência foi observada no campo, realizando uma amostragem mais equilibrada entre as áreas de simpatria e

alopatria, mesmo com a simplificação da escala de pontos.

Os híbridos de populações que se encontram num estado de contato secundário podem interagir de três modos distintos com o ambiente (Endler, 1977): 1. sofrem seleção negativa e são eliminados; 2. têm aptidão igual ou superior aos tipos parentais em todos os habitats; 3. têm aptidão igual ou superior aos tipos parentais na zona de contato secundário, mas sofrem seleção negativa fora dela. Embora a aptidão natural e os mecanismos genéticos responsáveis pela variação morfológica não tenham sido investigados no presente estudo, as observações de campo em diferentes localidades sugerem que ambas as formas, incluindo os híbridos, podem estar adaptadas a explorar com eficiência os diversos tipos de habitats em que ocorrem. Desse modo, a zona de contato secundário tenderia a se expandir e tornar-se menos distinta, podendo até mesmo desaparecer (Endler, 1977; Rising, 1983), situação que, no caso de *E. culicivorus*, não pode ser avaliada num estudo de campo temporal e espacialmente limitado como esse.

A distribuição normal de frequências dos índices de hibridação em simpatria, para os indivíduos da forma hypoleucus observados no campo, é marcadamente unimodal, o que caracteriza uma livre hibridação pelo menos na zona de contato secundário, isto é, sem impedimentos para o cruzamento aleatório dos indivíduos (Schueler & Rising, 1976). A distribuição bimodal para a área de simpatria entre os indivíduos depositados em museus, pode constituir um simples artifício de amostragem, pois caso contrário, seria preciso admitir uma hibridação restrita nas

zonas de contato secundário, em que a seleção natural atuaria contra as categorias intermediárias de fenótipos, levando então a uma divergência de caracteres (Schueler & Rising, 1976).

A predominância de *B. c. auricapillus* em Lençóis Paulista indica que esta poderia ser a forma originalmente presente naquela região. Sua ocorrência abundante num trecho nativo de mata semidecídua de planalto também parece confirmar esta suposição. A penetração de *B. c. hypoleucus* pode ter ocorrido mais recentemente, apesar da barreira geográfica representada pelo rio Tietê, e deu-se provavelmente pelos corredores de matas ciliares, conforme sugere sua frequência de ocorrência nesse habitat da Fazenda Rio Claro. É interessante notar que na Fazenda Barreiro Rico, distante aproximadamente 60 km a leste da Reserva do Matão, *B. c. auricapillus* não ocorre em nenhum tipo de ambiente, sendo *B. c. hypoleucus* a subespécie que habita a mata nativa de planalto (Willis, 1979).

Em Atibaia, a amostragem muito reduzida não permite conclusões seguras, mas é provável que *B. c. auricapillus* seja a forma predominante nos contrafortes orientais e ocidentais da Serra da Mantiqueira, sendo substituída por *B. c. hypoleucus* somente nas terras mais baixas da Depressão Periférica paulista.

Na Serra do Japi, a situação se inverte com o predomínio de *B. c. hypoleucus* sobre *B. c. auricapillus*. Como esta área é caracterizada pelo contato entre avifaunas de regiões biogeográficas diferentes (Silva, no prelo), pode ter recebido uma influência mais forte da avifauna do planalto paulista. Além disso, a Serra do Japi poderia representar um bom exemplo de uma

área florestal que permaneceu isolada por vegetação xerófita durante a expansão dos climas semi-áridos do Quaternário (Ab'Sáber, 1970, no prelo), reforçando assim a hipótese de diferenciação geográfica por alopatria em *R. c. hypoleucus*.

Um outro aspecto menos evidente de variação geográfica em *R. culicivorus* é a estrutura do grito de contato ou alarme. O padrão de distribuição desse caráter não corresponde ao da variação morfológica da plumagem. O grito típico das populações do planalto central e nordeste ocorre tanto em *R. c. auricapillus* como em *R. c. hypoleucus*, sendo encontrado já a partir do centro-norte de Minas Gerais, em Pirapora (rio São Francisco), e no Parque Nacional das Emas, em Goiás (aproximadamente 18° S). O grito das populações do sudeste e sul do Brasil também ocorre em ambas as formas e a gravação mais ao norte disponível foi obtida em Arcos, Minas Gerais (aproximadamente 20° S). O registro dessas vocalizações é insuficiente para se fazer uma análise mais criteriosa, mas aparentemente existe uma diferenciação na estrutura do grito no sentido norte-sul. Pelo menos em Minas Gerais, dentro da forma *hypoleucus*, a transição provavelmente ocorre numa faixa de aproximadamente 300 km entre Arcos e Pirapora. Esta diferenciação provavelmente representa um caso de variação geográfica independente de caracteres (Wilson & Brown, 1953), como é apontado por Vielliard (1987) para o tico-tico *Zonotrichia caensis*, e indica que novas combinações raciais poderiam ser reconhecidas no complexo *R. culicivorus* em futuros estudos com enfoque bioacústico.

4. Análise bioacústica e filogenia.

O canto das aves tem sido utilizado como subsídio a estudos sistemáticos e filogenéticos, principalmente ao nível de espécie (Lohr1, 1963; Lanyon, 1969; Selander, 1971; Vielliard, 1987, 1989). É necessário, porém, que a análise dos parâmetros físicos das vocalizações seja feita em relação aos parâmetros morfológicos, biogeográficos, comportamentais e ecológicos das espécies estudadas (Lanyon, 1978; Payne, 1986). No presente estudo é apresentada uma suposição sobre as relações filogenéticas entre as espécies cisandinas de Basileuterus, com base numa análise bioacústica e, particularmente em relação a B. culicivorus, é testada a coespecificidade das formas auricapillus e hyppoleucus por meio de experimentos com "play-back". O canto foi o único tipo de vocalização escolhido para análise, pois, ao contrário dos gritos, o canto transmite informações destinadas ao reconhecimento específico, estando portanto sujeito ao refinamento das forças seletivas (Becker, 1982).

Os sonogramas das Figuras 17 a 21, apesar de revelarem certa variabilidade nos cantos das cinco espécies estudadas, permitem contudo extrair vários padrões comuns. Todas as espécies iniciam suas frases com notas melódicas puras, com modulação simples, dupla ou tripla, geralmente de baixa intensidade e com duração bastante variável (100 a 400 ms), independentemente da faixa de frequência que ocupam (a exceção parece ser B. leucophrys). A presença de harmônicos ao longo da frase não é frequente e, mesmo quando presentes, são pouco visíveis no

sonograma, pois a energia sonora é liberada quase toda na frequência do fundamental. Existe um aumento geral na amplitude (intensidade sonora) em direção às notas finais da frase, que são frequentemente mais fortes que as dos segmentos iniciais e intermediários. Todas as espécies podem apresentar notas com modulação muito rápida, geralmente descendente, abrangendo uma faixa de aproximadamente 2 kHz (até 5 kHz em *R. flavenolus*).

Basileuterus culicivorus e *R. flavenolus* são as espécies que possuem as frases mais curtas, geralmente de 1 a 2 s. O intervalo entre as notas é semelhante, assim como a alternância de notas com modulações ora ascendentes, ora descendentes, tanto no início como no meio da frase. As frases ficam compreendidas numa faixa de frequência também similar (entre 4 e 8 kHz), exceto pelas notas finais de *R. flavenolus*. No campo, a sensação auditiva dada pelo timbre das notas torna o canto dessas espécies muito semelhante, dependendo das circunstâncias locais. Por exemplo, o canto forte e modulado de *R. flavenolus* pode chegar a ser confundido com o de *R. culicivorus*, se ouvido à distância. Em ambas as espécies, as notas dos segmentos mediano e final da frase parecem ser as mais estereotipadas do canto, pois são as que menos variam em número e forma. Indivíduos de *culicivorus*, quando excitados pelo "play-back", podem repetir os segmentos B e C da Fig. 17 logo após o fim de uma frase completa. Isto permite supor que, nessas duas espécies, o segmento final do canto é que deve conter a informação essencial ao reconhecimento específico, ficando os segmentos anteriores sujeitos à influência da variação

individual, conforme verificado para outras espécies de aves por Becker (1982) e por Vielliard (1987).

Os experimentos com "play-back" em *B. culicivorus* fornecem uma forte evidência em favor da coespecificidade das formas *auricapillus* e *hyppoleucus*, uma vez que não houve diferença significativa nas respostas entre as quatro combinações possíveis na apresentação das gravações (Tabela II). Apesar da complexidade das variáveis intrínsecas aos experimentos com "play-back" (Falls, 1969; Payne, 1986), foi possível verificar nesses experimentos que a emissão do sinal sonoro, mesmo quando desvinculada da apresentação de um sinal visual, representa um estímulo suficiente para desencadear uma forte resposta territorial em *B. culicivorus*, mesmo fora da época reprodutiva. Em todas as quatro combinações dos experimentos, os machos passaram de um estado motivacional não-alterado (*sensu* Ficken & Ficken, 1969), caracterizado pelo baixo ritmo de emissão de canto e ausência de posturas agressivas durante a fase "pré-play-back", para um estado de franca agressividade, em que o ritmo de emissão sofreu uma nítida aceleração (fases "play-back" e "pós-play-back").

O aumento acentuado no ritmo de emissão de cantos, ilustrado na Tabela II, pode ser explicado pelo fato de que, durante a fase "play-back", os machos utilizavam os minutos iniciais para tentar estabelecer contato visual com o "intruso", por meio de uma procura silenciosa. Em persistindo o estímulo sonoro, os machos começavam a vocalizar intensamente, continuando a responder mesmo após cessado o "play-back".

Não foi possível demonstrar nesses experimentos a existência de discriminação a nível de indivíduo em *B. culicivorus*, como parece ocorrer em outras espécies de parulídeos (Wedden & Falls, 1959; Falls, 1982). O comportamento hesitante ou quase indiferente apresentado por alguns machos quando o "play-back" era tocado no limite extremo ou mesmo fora de seu território, sugerem que, nessa espécie, o canto é um sinal de comunicação eficiente e suficiente para a manutenção dos limites territoriais (Vielliard, 1987).

Basileuterus leucophrys e *B. leucoblepharus* possuem como característica comum do canto um segmento composto de notas moduladas, com intervalo pequeno entre elas, formando uma escala tonal que pode ser ascendente (*B. leucophrys*) ou descendente (*B. leucoblepharus*). As notas que precedem e sucedem a escala ascendente de *B. leucophrys* têm estrutura muito semelhante às notas do início da escala descendente de *B. leucoblepharus*. O padrão mais elaborado do canto de *B. leucophrys* pode ser consequência da colonização de um ambiente com menor diversidade específica e, portanto, com menor competição pela ocupação do espaço sonoro, liberando assim as coações exercidas sobre os parâmetros sonoros, numa situação análoga ao do rinocriptídeo *Scytalopus novaeaeitalis*, analisada por Vielliard (1990).

O canto das três formas estudadas de *B. rivularis* difere da estrutura geral das outras espécies, exceto pela semelhança com a duração da frase de *B. leucoblepharus*, uma vez que é de aproximadamente 5,5 s em ambas as espécies. Conforme já foi discutido anteriormente, um canto forte e sonoro, com notas

curtas e ritmadas, pode ser considerado adaptativo num ambiente de riachos com corredeiras. A divisão da frase em pelo menos dois segmentos, o primeiro com notas mais longas e lentamente moduladas e o último com notas curtas de modulação rapidamente descendente, parece ser antes uma evidência da coespecificidade dessas formas do que um caso de convergência do sinal sonoro. Numa única oportunidade em que o canto de *B. r. fulvicauda* foi apresentado a um indivíduo de *B. r. rivularis*, a resposta comportamental deste último foi ambígua, nada se podendo concluir deste experimento isolado. O trinado baixo com notas curtas, que se interpõe entre os segmentos anterior e posterior do canto na forma *fulvicauda*, pode ser uma simples variação individual, tornando a frase aparentemente mais elaborada. Neste grupo de espécies, o segmento posterior do canto apresenta a estereotípia necessária para ser considerado como o elemento mais fixo da frase, portador do código de reconhecimento específico (Becker, 1982; Vielliard, 1987).

Com base nessas características bioacústicas e nos padrões morfológicos, comportamentais, ecológicos e biogeográficos, é possível traçar um esboço da suposta filogenia das cinco espécies de *Basileuterus* estudadas, que é ilustrado na Figura 22.

Possivelmente este grupo possua origem monofilética no estoque andino primitivo, com a derivação mais antiga produzindo ancestrais morfológicamente adaptados à vida arborícola (*B. culicivorus*) e ancestrais semiterrícolas. Uma segunda derivação separou as espécies semiterrícolas em função da preferência por

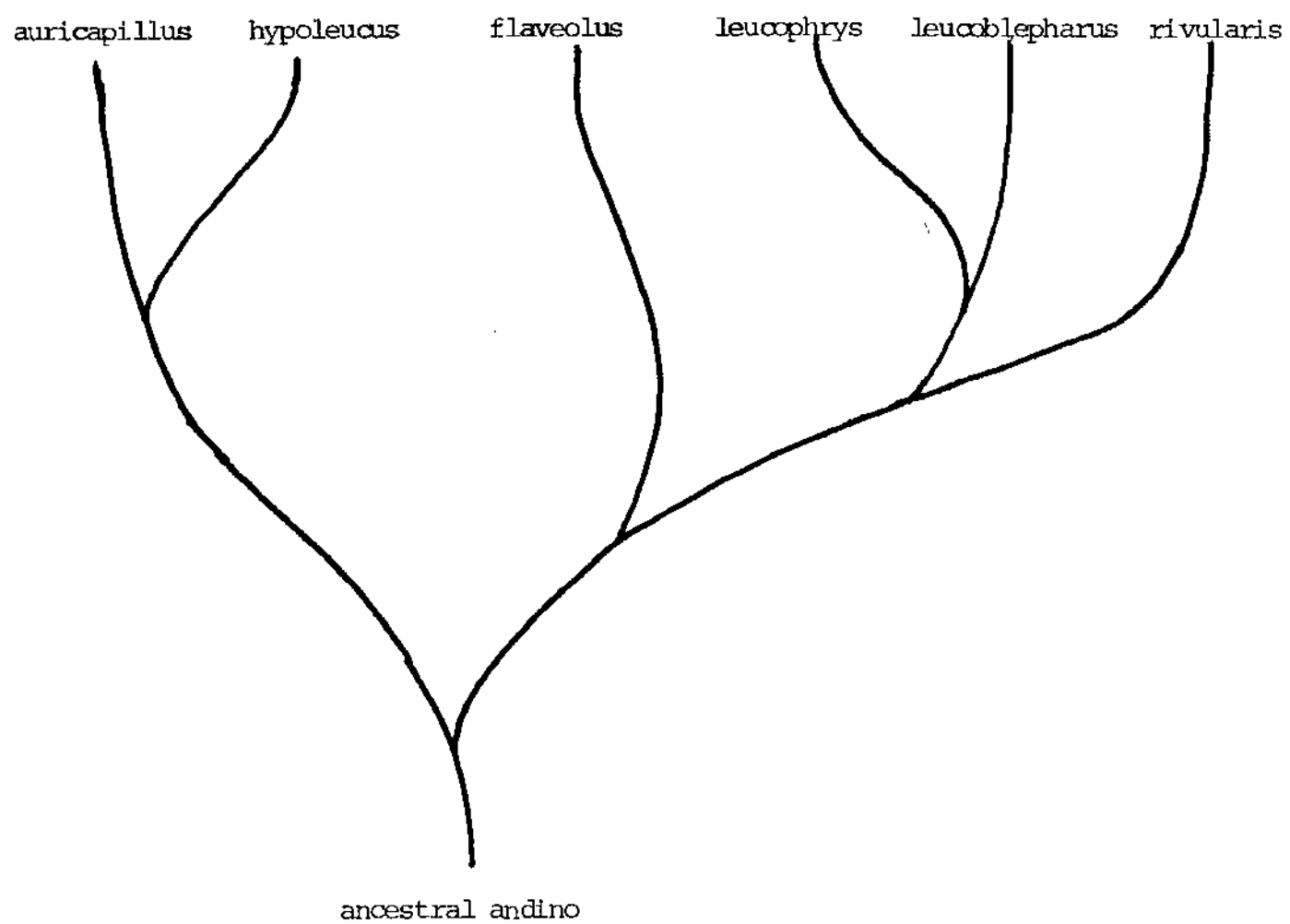


Fig. 22. Esquema da derivação filogenética das formas de Basileuterus encontradas no sudeste do Brasil, a partir de um ancestral andino.

habitats mais secos (*E. flaveolus*) e mais úmidos (proto-*rivularis*). Nesse ponto teria ocorrido a colonização múltipla do território brasileiro a partir dos Andes setentrionais, com três formas atravessando o planalto central e se instalando no sudeste e leste (*E. culicivorus*, *E. flaveolus* e proto-*rivularis*), ao passo que um outro ramo de proto-*rivularis* dirigiu-se para leste através da planície amazônica, dando origem a *E. r. fulvicauda* e *E. r. mesoleucus*. No sudeste e no planalto central do Brasil, a ação das flutuações climáticas sobre a vegetação possibilitou a diferenciação mais recente da forma *hyppoleucus*, a partir de *E. culicivorus*. *Basileuterus leucoblepharus*, *E. leucophrys* e *E. r. rivularis* teriam todos se diferenciado a partir de um ancestral comum (proto-*rivularis*), ou então *E. leucophrys* teria se diferenciado diretamente de *E. leucoblepharus*.

Embora seja morfológica e ecologicamente relacionado ao grupo semiterrícola, *E. flaveolus* aproxima-se de *E. culicivorus* na estrutura do canto e na coloração amarela da plumagem.

Basileuterus leucoblepharus e *E. leucophrys* são espécies que mostram maior afinidade, tanto no padrão mais elaborado de canto, com semelhança na estrutura de algumas notas e execução de escalas tonais, como na morfologia, colorido da plumagem, comportamento e dependência moderada de cursos d'água.

Com pequenas diferenças, mas muitas semelhanças na estrutura melódica e organização temporal do canto, as três raças geográficas estudadas de *E. rivularis* podem ser reunidas num único taxon, apesar da distribuição disjunta que possuem.

Conclusões

1. Apesar de sua notável diversidade nas regiões andinas, o gênero Basileuterus colonizou outras regiões do continente sul-americano, estabelecendo um centro extra-andino de máxima diversidade no sudeste brasileiro.
2. A evolução desse grupo pode ter ocorrido monofileticamente, com a derivação posterior de três grupos ecológicos distintos: uma espécie adaptada à vida arborícola no sub-bosque de florestas com fisionomia variada (B. culicivorus); uma espécie semiterrícola adaptada às florestas secas e cerradões (B. flaveolus); três espécies semiterrícolas associadas em maior ou menor grau à presença de cursos d'água no interior de florestas mesófilas (B. leucoblepharus e B. rivularis) ou de matas ciliares (B. leucnebrus).
3. De modo geral, com exceção da região amazônica, ocupada pelas populações parapatricas de B. l. fulvicauda e B. l. mesoleucus, na maioria dos ambientes florestais pode ser encontrado quase sempre um par de espécies de Basileuterus, formado por um representante arborícola (B. culicivorus) e um dos representantes semiterrícolas.
4. Os padrões atuais de distribuição dessas espécies têm relação com as flutuações climáticas ocorridas no Pleistoceno superior, numa situação paralela à verificada para outras espécies da avifauna neotropical. A versatilidade ecológica de B. culicivorus pode ser responsável pela expansão generalizada da espécie no Brasil extra-amazônico.

5. A diferenciação entre as formas *auricapillus* e *hypoleucus* afetou somente a coloração da região ventral, mantendo-se inalteradas as demais características morfológicas e comportamentais, além do mesmo sinal de comunicação sonora. A ausência de isolamento reprodutivo possibilitou a formação de híbridos nas zonas de contato secundário.

Resumo

Este estudo apresenta uma análise ecológica, bioacústica, biogeográfica e filogenética das cinco espécies brasileiras do gênero Basileuterus, enfocando particularmente o complexo B. culicivorus.

A distribuição das espécies foi obtida principalmente a partir de registros de campo, dos dados de coleta de espécimes de museus, das informações contidas na bibliografia e das gravações depositadas no Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP. Na Fazenda Rio Claro, em Lençóis Paulista, foram calculados as frequências de ocorrência em diferentes habitats e o índice Pontual de Abundância para B. flavenus, B. culicivorus e B. leucoblepharus, de agosto de 1984 a setembro de 1988. A proporção de indivíduos híbridos entre B. c. auricapillus e B. c. hypoleucus foi verificada tanto no campo como em espécimes de museus, através da aplicação de uma escala de "índices de hibridação", para as áreas de simpatria e alopatria entre as duas subespécies. Em algumas localidades foram realizados experimentos com "play-back", para avaliar o grau de reconhecimento específico entre as formas auricapillus e hypoleucus. Também foram estudadas algumas características morfométricas das espécies de Basileuterus, com base em espécimes depositados em museus.

O mapeamento dos registros de ocorrência dessas cinco espécies sugere que o sudeste brasileiro pode ser considerado um centro de máxima diversidade para as espécies cisandinas, que colonizaram aquela região a partir de formas ancestrais oriundas

dos Andes setentrionais, através do planalto central brasileiro. A diferenciação de *B. c. hypoleucus* provavelmente deu-se a partir de populações de *B. c. auricapillus* que permaneceram isoladas durante flutuações climáticas no Quaternário. Após um período de isolamento geográfico, *B. c. auricapillus* e *B. c. hypoleucus* estabeleceram contato secundário em várias áreas ao longo dos seus limites de distribuição, onde ocorre a hibridação entre os indivíduos de ambas as formas. A proporção entre indivíduos das formas *auricapillus* e *hypoleucus* varia entre as zonas de contato secundário, em função da diferença na abundância local de cada forma.

B. leucoblepharus e *B. leucophrys* são parapatricos, sendo aqui proposta a especiação por vicariância ecológica de *B. leucophrys* a partir de *B. leucoblepharus*, ou então a partir do estoque ancestral de *B. rivularis*. A ocorrência de *B. r. rivularis* no sudeste brasileiro pode ser explicada pelo processo de colonização múltipla que estabeleceu as demais espécies do gênero naquela região. *B. r. fulvicauda* e *B. r. mesoleucus* representam um ramo divergente deste processo, pois colonizaram a planície amazônica diretamente a partir dos Andes setentrionais.

Todas as cinco espécies estudadas têm hábitos florestais. *Basileuterus flaveolus* vive em florestas secas e cerradões de quase todo o Brasil. *Basileuterus culicivorus* vive numa gama variada de ambientes, desde as matas úmidas costeiras até os cerradões e matas de galeria do planalto central. Em matas mais degradadas ou isoladas no planalto paulista, torna-se mais abundante possivelmente pela eliminação de espécies

potencialmente competidoras, mais sensíveis à alteração ambiental. Basileuterus leucoblepharus tem preferência por matas mais úmidas e fechadas do sul e sudeste, mas é substituído por B. flaveolus nas matas mais secas e abertas do sudeste. Basileuterus leucophrys é endêmico das matas de galeria do Brasil central e B. rivularis restringe-se aos cursos d'água no interior das florestas atlântica e amazônica.

A análise de componentes principais das variáveis morfométricas separou as espécies estudadas em dois grupos distintos: de um lado o complexo B. culicivorus, com porte menor e tarsos mais curtos, condição que favorece a exploração da folhagem densa do sub-bosque; e de outro as demais espécies com hábitos semiterícolas, que possuem tarsos mais longos e bicos mais largos, adaptados ao deslocamento próximo do solo. Apesar destas características, este grupo semiterícola de Basileuterus não pode ser considerado muito adaptado à vida no solo.

As vocalizações de algumas espécies de Basileuterus parecem estar adaptadas à estrutura física do habitat. O canto de B. rivularis é forte, sonoro e composto por notas curtas e ritmadas de frequência mais baixa, capaz de sobrepujar o ruído de fundo dos riachos com corredeiras. Em B. leucophrys, macho e fêmea cantam em dueto, o que pode conferir maior vantagem na defesa de um território extenso e linear, em ambientes sujeitos a períodos de escassez de recursos, quando a competição intra e interespecífica por alimento torna-se mais acentuada.

A existência de vários padrões comuns no canto das cinco espécies estudadas permite supor uma origem monofilética

para este grupo. As espécies mais relacionadas são *R. leucoblepharus* e *R. leucophrys*, embora o canto mais elaborado desta última possa ser resultado de uma diferenciação em ambientes com baixa diversidade específica. A grande semelhança no canto das formas *auricapillus* e *hypoleucus* é uma forte evidência da sua coespecificidade, assim como o alto grau de reconhecimento específico verificado nos experimentos com "play-back".

Abstract

This study presents an analysis of the ecology, bioacoustics, biogeography, and phylogeny of five Brazilian Basileuterus species, with especial emphasis on the Basileuterus culicivorus auricapillus.

The distribution patterns were elaborated mainly from field, museum, and bibliography data, also including recordings from the Arquivo Sonoro Neotropical at UNICAMP. From August 1984 to September 1988, the frequencies of occurrence per habitat and the "punctual index of abundance" for B. flaveolus, B. culicivorus, and B. leucoblepharus were registered at the Fazenda Rio Claro, Lencóis Paulista. The proportion of hybrids between B. c. auricapillus and B. c. hyoleucus was estimated from field data and collected museum specimens, based on a scale of "characters or hybrid indices", applied to both sympatric and allopatric populations. Some morphological features of Basileuterus species were also taken into account in this study.

The distribution patterns suggest that southeastern Brazil may represent a maximum diversity center for cis-Andean species of Basileuterus, a region probably colonized by north-Andean ancestors. The differentiation of B. c. hyoleucus occurred late in the Quaternary, from populations of B. c. auricapillus that remained isolated by climatic fluctuations. After some time under geographical isolation, B. c. auricapillus and B. c. hyoleucus established secondary contact in many areas where they hybridize.

The parapatric distribution of *B. leucoblepharus* and *B. leucophrys* lead to the hypothesis that the latter suffered speciation by ecological vicariance. In regard to *B. rivularis*, the nominal race *rivularis* probably derived from the primitive stock of north-Andean forms that reached southeastern Brazil through the planalto central, while *B. r. mesoleucus* and *B. r. fulvicauda* reached the Amazon basin directly from north-andean slopes.

All the five species studied are forest-dwelling birds. *B. flaveolus* is a dry forest adapted species. *B. culicivorus* lives in a great variety of environments, from coastal rain forests to gallery forests and "cerradões" of the Brazilian plateau. In remnant woodlots of the interior of São Paulo State, this species seems to replace other less adaptable species more sensitive to habitat degradation. *B. leucoblepharus* prefers more shady and humid forests, but is dislodged by *B. flaveolus* when the forest becomes more open or dry. *B. leucophrys* is endemic and specialized in the gallery forests of central Brazil and *B. rivularis* is restricted to streams inside Atlantic and Amazon forests.

Principal components analysis of morphometric variables separated the *Basileuterus* species into two distinct groups: a small sized and short-legged group, of which the *B. culicivorus* complex is representative, and a semiterrestrial long-legged and large-billed group, comprising the other four species. Short legs are suitable for foraging among dense foliage, while long tarsi and large bills are useful in ground foraging.

The songs of Basileuterus species are also well adapted to their environment. B. rivularis has a loud song with short notes forming a rhythmic phrase which enables the bird to overcome the noisy background of rushing streams. The male and female of B. leucophrys sing in duet. This behavior is supposed to strengthen the pair bond, allowing the pair to defend more efficiently their narrow and linear territory.

The fact that there are many similarities between the song patterns in Basileuterus species allows the suggestion of a monophyletic origin for this group, where B. leucoblepharus and B. leucophrys show the closest affinity. The latter developed an elaborated song pattern probably due to colonization of a habitat with low competition for acoustical niches.

The conspecific status of B. c. auricapillus and B. c. hypoleucus is reinforced by the same basic song pattern and by strong vocal responses to play-back experiments.

Referências Bibliográficas

- Ab'Sáber, A. N. 1970. Os lajedos da Serra de São Francisco; um exemplo de aridez rochosa no estado de São Paulo. *In*: Simpósio de Ecologia Intertropical, Bahia, 1970. São Paulo, USP. *Resumos*, p. 29-32 (Caderno de Ciências da Terra, 6).
- Ab'Sáber, A. N. 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43, IGEOG - USP, São Paulo.
- Ab'Sáber, A. N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, 3. IGEOG - USP. São Paulo.
- Ab'Sáber, A. N. no prelo. A Serra do Japi e a teoria dos refúgios. *In*: Morellato, L. P. C. (ed.). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Campinas, Editora da UNICAMP.
- Andrade, M. A. & Freitas, M. V. 1989. Levantamento e distribuição altitudinal de aves no Parque Estadual do Ibitipoca, MG. *In*: Congresso Brasileiro de Zoologia, 16. João Pessoa, 1989. *Resumos*, p. 133-134.
- Anjos, L. dos & Laroca, S. 1989. Abundância relativa e diversidade específica em duas comunidades urbanas de aves em Curitiba (sul do Brasil). *Arq. Biol. Tecnol.* 32: 637-643.
- Antas, P. T. Z. & Cavalcanti, R. B. 1988. *Aves comuns do planalto central*. Brasília, Editora Univ. Brasília.

- Barrowclough, G. F. 1980. Genetic and phenotypic differentiation in a wood warbler (genus *Dendroica*) hybrid zone. *Auk* 97: 655-668.
- Becker, P.H. 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. *In*: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). *Acoustic communication in birds*. vol. 1. New York, Academic Pr. p. 213-252.
- Belton, W. 1985. Birds of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 2. Formicariidae through Corvidae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 180, art. 1, 1-242.
- Blondel, J.; Ferry, C. & Frochot, B. 1970. La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par "stations d'écoute". *Alauda* 38: 55-71.
- Borrer, D. J. & Gunn, W. W. H. 1985. *Songs of warblers of North America*. New York, Cornell Laboratory of Ornithology and Federation of Ontario Naturalists (+ 3 discs).
- Brown Jr., K. S. & Ab'Sáber, A. N. 1979. Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation on paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. *Paleoclimas* 5, IGEOG-USP, São Paulo.
- Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. 1985. Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.* 36.
- Campbell, B. & Lack, E. 1985. *A dictionary of birds*. Vermillion, Buteo Books.

- Carbonari, M. P. 1989. Estimativa populacional de 12 espécies de aves em uma pequena mata residual da região agrícola de Rio Claro, SP. *In*: Congresso Brasileiro de Zoologia, 16. João Pessoa, 1989. *Resumos*, p. 142-143.
- Catchpole, C. K. 1977. Aggressive responses of male sedge warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) to playback of species song and sympatric species, before and after pairing. *Anim. Behav.* 25: 489-496.
- Coelho, A. G. M. 1979. As aves da Estação Ecológica de Tapacurá, Pernambuco. *Notulae Biologicae*, Nova Série 2: 1-18.
- Collar, N. J.; Gonzaga, L. A. P.; Jones, P. J. & Scott, D. A. 1987. Avifauna da mata atlântica. *In*: Seminário sobre desenvolvimento econômico e impacto ambiental em áreas de trópico úmido brasileiro. Rio de Janeiro. *Anais*, p. 73-84.
- Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. *In*: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F.G. (eds.). Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.*, 36. p. 49-84.
- Cuello, J. & Gerzenstein, E. 1962. Las aves del Uruguay. *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 6: 1-191.
- Davis, L. I. 1972. *A field guide to the birds of Mexico and Central America*. Austin, Univ. Texas Pr.
- Dubois, A. & Martens, J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *J. Ornithol.* 125: 455-463.

- Dunning, J. S. 1982. *South American land birds, a photographic aid to identification*. Pennsylvania, Harrowood Books.
- Eiten, G. 1983. *Classificação da vegetação do Brasil*. Brasília, CNPq.
- Endler, J. A. 1977. *Geographic variation, speciation and clines*. Princeton, Princeton Univ. Pr. (Monographs in Population Biology, 10).
- Erickson, H. T. & Mumford, R. E. 1976. Notes on birds of the Viçosa, Brazil region. Dept. Forestry and Natural Resources of Purdue Univ., Station Bull. No. 131.
- Falls, J. B. 1963. Properties of bird song eliciting responses from territorial males. *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*: 259-271.
- Falls, J. B. 1969. Functions of territorial song in the White-throated sparrow. In: Hinde, R. A. (ed.). *Bird vocalizations*. Cambridge, Cambridge Univ. Pr. p. 207-232.
- Falls, J. B. 1982. Individual recognition by sounds in birds. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). *Acoustic communication in birds*. vol. 2. New York, Academic Pr. p. 237-278.
- Fandino-Marino, H. 1989. *A comunicação sonora do anu-branco, avaliações eto-ecológicas e evolutivas*. Campinas, Editora da UNICAMP.
- Farabaugh, S. M. 1982. The ecological and social significance of duetting. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). *Acoustic communication in birds*. vol. 2. New York, Academic. p. 85-124.

- French, R. 1980. *A guide to the birds of Trinidad and Tobago*. Newtown Square, Harrowood Books.
- Ficken, M. S. & Ficken, R. W. 1962. The comparative ethology of wood warblers: a review. *Living Bird* 1: 103-122.
- Ficken, M. S. & Ficken, R. W. 1969. Responses of Blue-winged warblers and Golden-winged warblers to their own and the other species' song. *Wilson Bull.* 81: 69-74.
- Fitzpatrick, J. W. 1980. Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. *Condor* 82: 43-57.
- Fitzpatrick, J. W. 1985. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. In: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds.). Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.*, 36. p. 447-470.
- Fonseca, G. A. B. & Redford, K. H. 1984. The mammals of IBGE's Ecological Reserve, Brasília, and an analysis of the role of gallery forests in increasing diversity. *Revta Bras. Biol.* 44: 517-523.
- Fretwell, S. 1969. Ecotypic variation in the non-breeding season in migratory populations: a study of tarsal length in some Fringillidae. *Evolution* 23: 406-420.
- Frisch, J. D. 1981. *Aves brasileiras*. vol. I. São Paulo, Dalgas-Ecoltec Editora.
- Fry, C. A. 1970. Ecological distribution of birds in north-eastern Mato Grosso State, Brazil. *An. Acad. bras. Ciênc.* 42: 275-318.
- Gardner, N. & Gardner, D. 1990. Birding trip to Brazil. Publ. pess.

- Gill, F. B. & Murray Jr., B. G. 1972. Discrimination behavior and hybridization of the Blue-winged and Golden-winged warblers. *Evolution* 26: 282-293.
- Hackett, S. J. & Rosenberg, K. V. 1990. Comparison of phenotypic and genetic differentiation in South American antwrens (Formicariidae). *Auk* 107: 473-489.
- Haffer, J. 1974. *Avian speciation in tropical South America*. Publ. Nuttall Ornithol. Club, 14.
- Haffer, J. 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. In: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds.). *Neotropical ornithology. Ornithol. Monogr.*, 36. p. 113-146.
- Hilty, S. L. & Brown, W. L. 1986. *A guide to the birds of Colombia*. Princeton, Princeton Univ. Pr.
- Hooker, T. & Hooker, B.I. 1969. Duetting. In: Hinde, R. A. (ed.). *Bird vocalizations*. Cambridge, Cambridge Univ. Pr. p. 185-205.
- Hubbard, J. P. 1969. The relationships and evolution of the Dendroica coronata complex. *Auk* 86: 393-432.
- Janzen, D. H. & Schoener, T. W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology* 49: 96-110.
- Karr, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.* 110: 973-994.
- Keast, A. 1980. Spatial relationships between migratory parulid warblers and their ecological counterparts in the neotropics.

- In: Keast, A. & Morton, E. S. (eds.) *Migrant birds in the neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation*. Washington, Smithsonian Inst. Pr.
- Kroodsma, R. L. 1975. Hybridization in buntings (*Passerina*) in the North Dakota and Eastern Montana. *Auk* 92: 66-80.
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animals numbers*. Oxford, Claredon Pr.
- Land, H. C. 1970. *Birds of Guatemala*. Wynnewood, Livingston.
- Lanyon, W. E. 1969. Vocal characters and avian systematics. In: Hinde, R.A. (ed.). *Bird vocalizations*. Cambridge, Cambridge Univ. Pr. p. 291-310.
- Lanyon, W. E. 1978. Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 161: 427-628.
- Leisler, B. & Winkler, H. 1985. Ecomorphology. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithol.* vol 2. New York, Plenum Pr. p. 155-186.
- Lima, D. A. 1966. Vegetação. In: Brasil. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Rio de Janeiro. *Atlas Nacional do Brasil*. II: 11.
- Lohrl, H. 1963. The use of bird calls to clarify taxonomic relationship. *Proc. XIII Internat. Ornithol. Congr.* p. 544-552.
- Loverly Jr., G. H. & Monroe Jr., B. L. 1968. Family Parulidae. In: Paynter Jr., R. A. (ed.). *Check-list of birds of the world*. vol. XIV. Worcester, Hefferman Pr. p. 3-93.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.

- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton Univ. Pr.
- Maia, J. L. S.; Dente, E. & Cia Agro-Florestal Monte Alegre. 1985. Estudo da avifauna em vegetação nativa conservada em área de reflorestamento do município de Agudos. In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 12. Campinas, 1985. *Resumos*, p. 277-278.
- Marcondes-Machado, L. O. 1980. Aspectos da coespecificidade de Coryphospingus pileatus (Wied, 1821) e C. cucullatus (Muller, 1776) (Passeriformes, Emberezidae). In: Reunião Anual da SBPC, 32. Rio de Janeiro, 1980. *Resumos*, p. 822-823.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, Harvard Univ. Pr.
- Mayr, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Trad. H. Reichardt. São Paulo, Nacional e EDUSP.
- Milligan, M. 1966. Vocal responses of White-crowned sparrows to recorded songs of their own and another species. *Anim. Behav.* 14: 356-361.
- Moermond, T. C. & Denslow, J. S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. In: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds.). Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.*, 36. p. 865-897.
- Moreira, A. A. N. & Camelier, C. 1977. Relevo. In: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Rio de Janeiro. *Geografia do Brasil; região sudeste*. Rio de Janeiro,

Centro de Serviços Gráficos. v. 3, p. 1-50.

- Morrison, M. L. 1982. The structure of western warbler assemblages: ecomorphological analysis of the Black-throated gray and Hermit warblers. *Auk* 99: 503-513.
- Morse, D. H. 1967. The contexts of songs in Black-throated green and Blackburnian warblers. *Wilson Bull.* 79: 64-74.
- Morse, D. H. 1980. Foraging and coexistence of Spruce-woods warblers. *Living Bird* 18: 7-25.
- Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.* 109: 17-34.
- Motta Jr., J. C. 1990. Estrutura trófica e composição das avifaunas de três habitats terrestres na região central do estado de São Paulo. *Ararajuba* 1: 65-71.
- Naumburg, E. M. B. 1930. The birds of Matto Grosso, Brazil. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 60: 1-432.
- Norberg, U. M. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to the locomotor pattern and feeding station selection. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 287: 131-165.
- Nottebohn, F. 1975. Vocal behavior in birds. In: Farner, D. S. & King, J. R. (eds.). *Avian Biology*. vol. 5. New York, Academic Pr. p. 289-332.
- Novaes, F. C. 1959. Variação geográfica e o problema da espécie nas aves do grupo Ramphocelus carbo. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, N. S., Zool.* 22: 1-63.

- Osterhaus, M. B. 1962. Adaptive modifications in the leg structure of some North American warblers. *Am. Midl. Nat.* 68: 474-486.
- Partridge, L. 1976. Some aspects of the morphology of Blue tits (*Parus caeruleus*) and Coal tits (*Parus ater*) in relation to their behaviour. *J. Zool.* 179: 121-133.
- Payne, R. B. 1986. Bird songs and avian systematics. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. vol. 3. New York, Plenum Pr. p. 87-126.
- Pearson, D. L. 1977. Ecological relationships of small antbirds in Amazonian bird communities. *Auk* 94: 283-292.
- Peterson, R. T. & Chalif, E. L. 1973. *A field guide to Mexican birds and adjacent Central America*. Boston, Houghton.
- Pinto, D. M. O. 1944. *Catálogo das aves do Brasil*. Parte 2. São Paulo, Depto de Zoologia, Secretaria da Agricultura.
- Pinto, D. M. O. 1950. Peter W. Lund e sua contribuição à ornitologia brasileira. *Papéis Avulsos Zool.* 9: 269-283.
- Pinto, D. M. O. 1966. Estudo crítico e catálogo remissivo das aves do território federal de Roraima. *Cadernos da Amazônia*, 8: 1-176. Manaus, INPA.
- Pinto, D. M. O. & Camargo, E. A. 1961. Resultados ornitológicos de quatro recentes expedições do Departamento de Zoologia no nordeste do Brasil, com a descrição de seis novas subespécies. *Arg. Zool.*, S. Paulo. 11(9): 193-284.
- Pires, J. M. & France, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: France, G. T. & Lovejoy, T. E. (eds.). *Amazonian: key environments*. New York, Pergamon Pr. p.

109-145.

- Redford, K. H. & Fonseca, G. A. B. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the cerrados's non-volant mammalian fauna. *Biotropica* 18: 126-135.
- Ridgely, R. S. & Tudor, G. 1989. *The birds of South America*. vol. I. Austin, Univ. Texas Pr.
- Rising, J. D. 1983. The Great Plains hybrid zones. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. vol. 1. New York, Plenum Pr. p. 131-157.
- Ruschi, A. 1979. *Aves do Brasil*. São Paulo, Editora Rios.
- Sazima, I. 1988. Um estudo da biologia comportamental de jararaca, Bothrops jararaca, com uso de marcas naturais. *Mem. Inst. Butantan* 50: 83-99.
- Schauensee, R. M. de 1970. *A guide to the birds of South America*. Pennsylvania, Livingston.
- Schauensee, R. M. de & Phelps Jr., W. H. 1978. *A guide to the birds of Venezuela*. Princeton, Princeton Univ. Pr.
- Schueler, F. W. & Rising, J. D. 1976. Phenetic evidence of natural hybridization. *Syst. Zool.* 25: 283-289.
- Schulenberg, T.S. 1983. Foraging behavior, eco-morphology, and systematics of some antshrikes (Formicariidae: Thamnomanes). *Wilson Bull.* 95: 505-521.
- Selander, R. K. 1971. Systematics and speciation in birds. In: Farner, D. S. & King, J. R. (eds.). *Avian biology*. vol. 1. New York, Academic Pr. p. 57-147.
- Short, L. L. 1963. Hybridization in the wood warblers Vermivora pinus and V. chrysoptera. *Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr.*

p. 147-160.

- Short, L.L. 1975. A zoogeographic analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 154: 163-352.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1983. Phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization. In: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology*. vol. 1. New York, Plenum Pr. p. 245-292.
- Sibley, C. G. & Short, L. L. 1959. Hybridization in the buntings (Passerina) of the Great Plains. *Auk* 76: 443-463.
- Sibley, C. G. & Short, L. L. 1964. Hybridization in the orioles of the Great Plains. *Condor* 66: 130-150.
- Sick, H. 1985a. Observations on the Andean-Patagonian component of Southeastern Brazil's avifauna. In: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds.). Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.*, 36. p. 233-237.
- Sick, H. 1985b. *Ornitologia brasileira, uma introdução*. 2 vol. Brasília, Ed. Univ. Brasília.
- Sick, H.; Rosário, L.A. & Azevedo, T.R. 1981. Aves do Estado de Santa Catarina; lista sistemática baseada em bibliografia, material de museu e observação de campo. *Sellowia (Zool.)*, 1.
- Sick, H.; Voss, W. A. & Rauh, T. 1979. Lista preliminar das aves existentes nos parques e reservas biológicas de Santa Catarina. Florianópolis, FATMA.
- Silva, W. R. no prelo. As aves da Serra do Japi. In: Morellato, L. P. C. (ed.). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*.

Campinas, Editora da UNICAMP.

- Silva, W. R. & Vielliard, J. M. E. 1986. Sobre a posição sistemática de Basileuterus culicivorus e B. hypoleucus (Aves, Parulidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 13. Cuiabá, 1986. *Resumos*, p.191.
- Slud, P. 1964. The birds of Costa Rica. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 128: 1-430.
- Snyder, D. E. 1966. *The birds of Guyana*. Salem, Peabody Museum.
- Stein, R. C. 1962. A comparative study of songs recorded from five closely related warblers. *Living Bird* 1: 61-71.
- Stiles, F. G. & Skutch, A. F. 1989. *A guide to the birds of Costa Rica*. New York, Comstock Publ. Ass.
- Stotz, D. F. & Bierregaard Jr., R. O. 1989. The birds of the Fazendas Porto Alegre, Esteio and Dimona north of Manaus, Amazonas, Brazil. *Revta bras. Biol.* 49: 861-872.
- Teixeira, D. M. 1989. Observações preliminares sobre Megaxenops paraguayae Reiser, 1905 (Aves: Furnariidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 16. João Pessoa, 1989. *Resumos*, p. 134-135.
- Tinbergen, N. 1953. *Social life in animals*. London, Methuen.
- Todd, W. E. C. 1929. A revision of the wood-warblers genus Basileuterus and its allies. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 74: 1-95.
- Vielliard, J. M. E. 1987. O uso da bioacústica na observação das aves. In: Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, 2. Rio de Janeiro, 1986. *Anais*, p. 98-121.
- Vielliard, J. M. E. 1989. Uma nova espécie de Glaucidium (Aves, Strigidae) da Amazonia. *Revta bras. Zool.* 6: 685-693.

- Vielliard, J. M. E. 1990. Estudo bioacústico das aves do Brasil; o gênero Scytalopus. *Ararajuba* 1: 5-18.
- Vielliard, J. M. E. & Cardoso, A. J. 1990. Adaptação dos sinais acústicos de anfíbios e aves que vivem próximos a riachos com corredeiras. *In*: Congresso Latino-americano de Herpetologia, 2. Mérida, 1990. *Resumos*, p. 78.
- Vielliard, J. M. E. & Silva, W. R. 1990. Nova metodologia de levantamento quantitativo da avifauna e primeiros resultados no interior do estado de São Paulo, Brasil. *In*: Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, 4. Recife, 1988. *Anais*, p. 117-151.
- Vuilleumier, F. 1985. Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *In*: Buckley, P. A.; Foster, M. S.; Morton, E. S.; Ridgely, R. S. & Buckley, F. G. (eds.). Neotropical ornithology. *Ornithol. Monogr.*, 36. p. 255-304.
- Wedden, J. S. & Falls, J. B. 1959. Differential response of male ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *Auk* 76: 343-351.
- Welty, J. C. & Baptista, L. F. 1988. *The life of birds*. New York, Saunders.
- West, D. A. 1962. Hybridization in the crossbeaks (Pheucticus) of the Great Plains. *Auk* 79: 399-424.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *In*: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (eds.). *Acoustic communication in birds*. vol. 1. New York, Academic

Pr. p. 131-181.

- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papéis Avulsos Zool.* 33: 1-25.
- Willis, E. O. & Oniki, Y. 1978. Birds and army ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 243-263.
- Willis, E. O. & Oniki, Y. 1981. Levantamento preliminar de aves em treze áreas do estado de São Paulo. *Revta bras. Biol.* 41: 121-135.
- Willis, E. O. & Oniki, Y. 1982. Behavior of fringe-backed fire-eyes (*Pyriglena atra*, Formicariidae): a test case for taxonomy versus conservation. *Revta bras. Biol.* 42: 213-223.
- Willis, E. O. & Oniki, Y. 1990. Levantamento preliminar das aves de inverno em dez áreas do sudoeste de Mato Grosso, Brasil. *Ararajuba* 1: 19-38.
- Wilson, E. O. & Brown Jr., W. L. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Syst. Zool.* 2: 97-111.
- Molters, H. E. 1982. *Die Vogelarten der Erde*. Hamburg und Berlin, Paul Parey.

APÊNDICES

Abreviaturas utilizadas:

MZUSP: Museu de Zoologia da USP; ZUEC: Museu de História Natural da UNICAMP; ASN: Arquivo Sonoro Neotropical da UNICAMP; BLOWS: The British Library of Wildlife Sounds; OP: observação pessoal do autor; (*): localidades não-plotadas nos mapas de distribuição.

Apêndice I. Lista das localidades com registros de Basileuterus flaveolus.

País	Localidade	Fonte
Bolívia	Depto de Santa Cruz *	Pinto, 1944
	Chiquitos	"
Brasil	Quebrângulo (AL)	MZUSP
	Palmeira dos índios (AL)	"
	Rio Largo, Canoas (AL)	"
	Mangabeiras (AL)	"
	Santa Rita de Cássia (BA)	"
	Senhor do Bonfim (BA)	"
	Joazeiro (BA)	"
	Ilha dos Frades (BA) *	"
	Camaçari (BA)	ASN
	Santo Amaro (BA)	Pinto, 1944
	Maracujá (BA) *	Pinto & Camargo, 1961
	Boa Nova (BA)	Gardner & Gardner, 1990
	Guaramiranga (CE)	MZUSP
	Crato (CE)	ASN
	Juá (CE)	Pinto, 1944
	Ibiapaba (CE)	"
	Igatú (CE)	"
	Açudinho (CE) *	Pinto & Camargo, 1961
	Brasília (DF)	MZUSP
	Jaraguá (GO)	"
	Goiânia (GO)	"
	Paraúna (GO)	"
	Faz. Transval, Rio Claro (GO) *	"
	Barra do Corda (MA)	Pinto, 1944
	Tranqueira (MA) *	"
	Alto Parnaíba (MA)	"
	Cuiabá (MT)	MZUSP
	Chapada dos Guimarães (MT)	"
	Chavantina (MT)	"
	Cáceres (MT)	Pinto, 1944
	Vila Bela da Santís. Trindade (MT)	"
	Utiariti (MT)	"
	Serra do Roncador (MT)	Fry, 1970
	Água Fria (MT)	Willis & Oniki, 1990
	Porto Jofre (MT)	"
	Bonsucesso (MT)	"
	Porto Limão (MT)	"
	Serra das Araras (MT)	"
	Santana do Paranaíba (MS)	MZUSP
	Coxim (MS)	"

	Palmeiras (MS)	MZUSP
	Aquidauana (MS)	"
	Corumbá (MS)	"
	Água Suja (MG) *	Pinto, 1944
	Arcos (MG)	ASN
	Conceição do Araguaia (PA)	MZUSP
	Cachimbo (PA)	"
	Serra Norte, Carajás (PA)	ASN
	Mamanguape (PB)	MZUSP
	Tapera (PE) *	"
	Vicência (PE)	"
	Agrestina (PE)	"
	Igarassú (PE)	ASN
	Arcoverde (PE)	ASN
	São Lourenço da Mata (PE)	Coelho, 1979
	Parnágua (PI)	Pinto, 1944
	Lagoa Missão (PI) *	"
	Arara (PI)	"
	São Raimundo Nonato (PI)	J. Vielliard (com. pes.)
	Avanhandava (SP)	MZUSP
	São José do Rio Pardo (SP)	"
	Assis (SP)	"
	Avaré (SP)	"
	Macaúbas (SP)	"
	Silvânia (SP) *	"
	Rincão (SP)	"
	José Bonifácio (SP)	ASN
	Campinas (SP)	"
	Lençóis Paulista (SP)	"
	Faz. Barreiro Rico, Anhembi (SP)	"
	Rio das Pedras (SP)	Pinto, 1944
	Sta Rita do Passa Quatro (SP)	Willis & Oniki, 1981
	Gália (SP)	"
	Sta Bárbara do Rio Pardo (SP)	"
	Mogi-Guaçu (SP)	"
	Agudos (SP)	Maia et al., 1985
	Rio Claro (SP)	Carbonari, 1989
	São Carlos (SP)	Motta Jr., 1990
	Jundiaí (SP)	Silva, 1991
	Teodoro Sampaio (SP)	J. Vielliard (com. pes.)
	Itirapina (SP)	OP
	Pinhal (SP)	OP
	Brotas (SP)	OP
Colombia	Cúcuta	Hilty & Brown, 1986
Guiana	Rupununi	BLOWS
Paraguai	Puerto Pinasco	Pinto, 1944
	Sapatero Cué *	"
Venezuela	Caracas	"
	La Guaira	"
	Serra de Carabobo	"
	Falcón	Ridgely & Tudor, 1989
	Lara	"
	Táchira	"
	Miranda	"
	Guárico	"

Apêndice II. Lista das localidades com registros de ocorrência de Basileuterus culicivorus auricapillus.

País	Localidade	Fonte
Argentina	Chaco	Pinto, 1944
	Misiones	"
	Corrientes	"
	Santa Fé	"
	Buenos Aires	"
	Tucumán	"
	Córdoba	"
Bolívia	Beni	Ridgely & Tudor, 1989
Brasil	Quebrângulo (AL)	MZUSP
	Guaramiranga (CE)	"
	Ibiapaba (CE)	Pinto, 1944
	Chapada do Araripe (CE)	Teixeira, 1989
	Pau Gigante (ES) *	MZUSP
	Santa Leopoldina (ES)	"
	Engenheiro Reeve (ES) *	Pinto, 1944
	Nova Lombardia (ES)	Gardner & Gardner, 1990
	Santa Tereza (ES)	A. Aleixo (com. pes.)
	Ilha do Bananal (GO)	MZUSP
	Santo Antônio (GO) *	Pinto, 1944
	Boa Vista (GO) *	"
	Grajaú (MA)	"
	Tranqueira (MA)	"
	São Francisco (MA)	"
	São Domingos (MT)	MZUSP
	Poconé (MT)	ASN
	Utiariti (MT)	Naumburg, 1930
	São Vicente (MT)	Pinto, 1944
	Serra do Roncador (MT)	Fry, 1970
	Serra das Araras (MT)	Willis & Oniki, 1990
	Campo Grande (MS)	MZUSP
	Santana do Paranaíba (MS)	"
	Carapó (MS)	ASN
	Maria da Fé (MG)	MZUSP
	São José da Lagoa (MG) *	"
	Machacalis (MG)	"
	Serra do Cipó (MG)	ZUEC
	Uberaba (MG)	Pinto, 1950
	Viçosa (MG)	Erickson & Mumford, 1976
	São Gonçalo do Rio Abaixo (MG)	Gardner & Gardner, 1990
	Conceição do Araguaia (PA)	MZUSP
	Cachimbo (PA)	"
	Mamanguape (PB)	"
	Porto Camargo, Rio Paraná (PR)	"
	Castro (PR)	"
	Rio Paracai (PR)	"
	Terezina (PR) *	Pinto, 1944
	Barra do Areia (PR)	"
	Curitiba (PR)	Anjos & Laroca, 1989
	Palmeira (PR)	L. dos Anjos (com. pes.)
	Icaraiúna (PR)	"

Ponta Grossa (PR)	L. dos Anjos (com. pes.)
Tijucas do Sul (PR)	"
São João do Triunfo (PR)	"
Foz do Iguaçu (PR)	"
Campo Largo (PR)	"
Rio Branco do Sul (PR)	"
General Carneiro (PR)	"
Tapera (PE)	MZUSP
Vicência (PE)	"
São Lourenço da Mata (PE)	Coelho, 1979
Parnaíba (PI)	Pinto, 1944
Gilbués (PI)	"
Natal (RN)	"
Nova Wurttemberg (= Panambi, RS)	MZUSP
Farroupilha (RS)	"
Gramado (RS)	ASN
Porto Alegre (RS)	Pinto, 1944
Camaquã (RS)	"
São Lourenço (RS)	"
Carazinho (RS)	Belton, 1985
Itapuã (RS)	"
Rincão dos Pereira (RS)	"
Fazenda Primavera (RS)	"
Sete Léguas (RS)	"
Reserva Florestal do Turvo (RS)	"
Capão da Canoa (RS)	"
Terezópolis (RJ)	MZUSP
Parque Nac. do Itatiaia (RJ)	"
Serra da Bocaina (RJ)	"
Angra dos Reis (RJ)	"
Visconde de Mauá (RJ)	"
Petrópolis (RJ)	ASN
Cantagalo (RJ)	Pinto, 1944
Nova Friburgo (RJ)	"
Parque Nac. da Serra dos órgãos (RJ)	Gardner & Gardner, 1990
Rio Cotingo (RR)	Pinto, 1966
Blumenau (SC)	"
Joinville (SC)	"
Pq. Est. Serra do Tabuleiro (SC) *	Sick et al., 1979
Benedito Novo (SC)	"
Orleães (SC)	"
Ilhota (SC)	"
Itapetininga (SP)	MZUSP
Itapura (SP)	"
Itararé (SP)	"
São Paulo (SP)	"
Taboão da Serra (SP)	"
Ribeirão Fundo (SP) *	"
Salesópolis (SP)	"
Eldorado Paulista (SP)	"
Presidente Epitácio (SP)	"
São Miguel Arcanjo (SP)	"
Campos do Jordão (SP)	"
Ourinhos (SP)	"
Iporanga (SP)	"

	Iguape (SP)	MZUSP
	Caraguatatuba (SP)	"
	Paranapiacaba (SP)	"
	São Francisco Xavier (SP)	"
	Juquiá (SP)	"
	Porto Cabral, rio Paraná (SP) *	"
	Pto Marcondes, rio Paranapanema (SP) *	"
	Mogi das Cruzes (SP)	"
	Pilar do Sul (SP)	"
	Assis (SP)	"
	Cananéia (SP)	"
	Barra do rio Guaraú (SP) *	"
	Ilha dos Búzios (SP)	"
	Avaré (SP)	"
	Ilha Vitória (SP) *	"
	Jundiaí (SP)	ASN
	Lençóis Paulista (SP)	"
	Boracéia (SP)	"
	Boissucanga (SP)	"
	Teodoro Sampaio (SP)	"
	Atibaia (SP)	"
	Piquete (SP)	Pinto, 1944
	Gália (SP)	Willis & Oniki, 1981
	Sta Bárbara do Rio Pardo (SP)	"
	Jacupiranga (SP)	"
	Ubatuba (SP)	"
	Sete Barras (SP)	"
	Ilha do Cardoso (SP)	OP
	Est. Ecológica da Juréia (SP)	OP
	Capão Bonito (SP)	OP
Colombia	Montes Macarena	Hilty & Brown, 1986
	Cesar	"
	Santander	"
	Meta	Ridgely & Tudor, 1989
	Vale de Cauca	"
	Alto rio Patía	"
	Valle	"
	Montes Santa Marta	"
	Perijá	"
Costa Rica	Talamanca	Slud, 1964
	Guanacaste	"
	Dota	"
	Térraba	"
Guatemala	sem especificação	Land, 1970
Guiana	Annai	Snyder, 1966
	Blairmont	"
	Atkinson	"
Honduras	sem especificação	Ridgely & Tudor, 1989
México	Nayarit	Davis, 1972
	Jalisco	"
	Nuevo León	"
	Tamaulipas	"
	Chiapas	"
	Oaxaca	Peterson & Chalif, 1973
	Quintana	"

Panamá	Chiriquí	Ridgely & Tudor, 1989
	Veraguas	"
	Herrera	"
Paraguai	Presidente Stroesner	N. Perez (com. pes.)
	Reserva Biol. de Tati Yupi	"
	Reserva Biol. de Itabó	"
	Reserva Biol. de Limoy	"
	Pozuelo	"
Trinidad	Itakyry	"
	sem especificação	French, 1980
Uruguai	Rio Cebollati	Pinto, 1944
	Quebrada de los Cuervos *	"
	Laguna Negra	Cuello & Gerzenstein, 1962
	Tambores	"
	Pozo Hondo	"
	Rincon de Castellanos	"
	Sierra de las Animas	"
	Zulia	Schauensee & Phelps, 1978
Venezuela	Táchira	"
	Mérida	"
	Falcón	"
	Montes Anzoátegui	"
	Sucre	"
	Monagas	"
	Península de Paria	Ridgely & Tudor, 1989
	Bolívar	"
	Amazonas	"

Apêndice III. Lista das localidades com registros de ocorrência de Basileuterus culicivorus hypoleucus.

País	Localidade	Fonte
Brasil	Planaltina (DF)	MZUSP
	Brasília (DF)	ASN
	Jaraguá (GO)	MZUSP
	Jataí (GO)	"
	Goiânia (GO)	"
	Inhumas (GO)	"
	Parque Nacional das Emas (GO)	ASN
	Goiás (GO)	Pinto, 1944
	Rio Jordão (GO)	"
	Chapada dos Guimarães (MT)	MZUSP
	Chavantina (MT)	"
	Água Fria (MT)	Willis & Oniki, 1990
	Bonsucesso (MT)	"
	Serra das Araras (MT)	"
	Campo Grande (MS)	MZUSP
	Aquidauana (MS)	"
	Palmeiras (MS)	"
	Santana do Paranaíba (MS)	"
	Salobra (MS)	"
	Coxim (MS)	"
	Corumbá (MS)	Naumburg, 1930
	Alfenas (MG)	MZUSP
	Serra do Cipó (MG)	ZUEC
	Arcos (MG)	ASN
	Pirapora (MG)	"
	Água Suja (MG) *	Pinto, 1944
	Lagoa Santa (MG)	Pinto, 1950
	Viçosa (MG)	Erickson & Mumford, 1976
	Pq. Nac. Serra da Canastra (MG)	Gardner & Gardner, 1990
	Lavras (MG)	S. R. Silva (com. pes.)
	Amparo (SP)	MZUSP
	Terra Preta (SP)	"
	Itapetininga (SP)	"
	Faz. Barreiro Rico, Anhembi (SP)	"
	Vanuie (SP) *	"
	Ibiti (SP)	"
	Jundiaí (SP)	"
	Pedregulho (SP)	"
	Itatiba (SP)	"
	Ituverava (SP)	"
	Franca (SP)	"
	Itapura (SP)	"
	Avanhandava (SP)	"
	São José do Rio Pardo (SP)	"
	Icatu (SP) *	"
	Campinas (SP)	ZUEC
	Lençóis Paulista (SP)	ASN
	Vitória (SP)	Pinto, 1944
	São José do Rio Preto (SP)	"
	Ipanema (SP)	"

	Mogi-Guaçu (SP)	Willis & Oniki, 1981
	Sta Rita do Passa Quatro (SP)	"
	Rio Claro (SP)	Carbonari, 1989
	São Carlos (SP)	Motta Jr., 1990
	Itirapina (SP)	OP
	Cosmópolis (SP)	OP
	Botucatu (SP)	OP
	Atibaia (SP)	OP
	Pinhal (SP)	OP
	Águas da Prata (SP)	OP
	Brotas (SP)	OP
Paraguai	Puerto Pinasco	Pinto, 1944
	Rio Apa	Ridgely & Tudor, 1989

Apêndice IV. Lista das localidades com registros de ocorrência de Basileuterus leucoblepharus.

País	Localidade	Fonte
Argentina	Chaco	Pinto, 1944
	Formosa	"
	Misiones	"
	Corrientes	"
	Santa Fé	"
Brasil	Carapó (MS)	ZUEC
	Viçosa (MG)	Erickson & Mumford, 1976
	Lima Duarte (MG)	Andrade & Freitas, 1989
	Pq. Nac. da Serra da Canastra (MG)	Gardner & Gardner, 1990
	Lavras (MG)	S. R. Silva (com. pes.)
	Porto Camargo, rio Paraná (PR)	MZUSP
	Castro (PR)	"
	Cândido de Abreu (PR)	Pinto, 1944
	Porto Mendes (PR)	"
	Vermelho (PR) *	"
	Curitiba (PR)	Anjos & Laroca, 1989
	Palmeira (PR)	L. dos Anjos (com. pes.)
	Ponta Grossa (PR)	"
	Tijucas do Sul (PR)	"
	São João do Triunfo (PR)	"
	Foz do Iguaçu (PR)	"
	Campo Largo (PR)	"
	Rio Branco do Sul (PR)	"
	General Carneiro (PR)	"
	Nova Wurttemberg (= Panambi, RS)	MZUSP
	Farroupilha (RS)	"
	Santa Maria (RS)	"
	Canela (RS)	ASN
	Porto Alegre (RS)	Pinto, 1944
	Taquara (RS)	"
	Arroio Grande (RS)	"
	Gramado (RS)	Belton, 1985
	Cachoeira do Sul (RS)	"
	Pq. Nac. Aparados da Serra (RS)	Gardner & Gardner, 1990
	Terezópolis (RJ)	MZUSP
	Parque Nacional do Itatiaia (RJ)	"
	Serra da Bocaina (RJ)	"
	Visconde de Mauá (RJ)	"
	Pq. Nac. da Serra dos órgãos (RJ)	Gardner & Gardner, 1990
	Rio das Antas (SC)	MZUSP
	Pq. Est. Serra do Tabuleiro (SC) *	Sick et al., 1979
	Benedito Novo (SC)	"
	Orleães (SC)	"
	Ilhota (SC)	"
	Blumenau (SC)	"
	Campo Grande (SP) *	MZUSP
	Terra Preta (SP)	"
	Itapetininga (SP)	"
	Faz. Barreiro Rico, Anhembi (SP)	"
	Icatu (SP) *	"
	Itararé (SP)	"

	São Paulo (SP)	MZUSP
	Taboão da Serra (SP)	"
	São Francisco Xavier (SP)	"
	Porto Cabral, rio Paraná (SP) *	"
	Mogi das Cruzes (SP)	"
	Avaré (SP)	"
	Valparaíso (SP)	"
	Embu-Guaçu (SP)	"
	Serra Negra (SP)	"
	Jundiaí (SP)	ASN
	Lençóis Paulista (SP)	"
	Campos do Jordão (SP)	"
	Atibaia (SP)	"
	Ipanema (SP)	Pinto, 1944
	Itatiba (SP)	"
	Salto Grande (SP)	"
	Teodoro Sampaio (SP)	Willis & Oniki, 1981
	Gália (SP)	"
	Campinas (SP)	OP
	Botucatu (SP)	OP
	Pinhal (SP)	OP
	Águas da Prata (SP)	OP
	Capão Bonito (SP)	OP
Paraguai	Puerto Bertoni (= Ciudad del Este)	Pinto, 1944
	Sapucay	"
	Villa Rica	"
	Reserva Biol. de Tati Yumi	N. Perez (com. pes.)
	Reserva Biol. del Limoy	"
	Pozuelo	"
Uruguai	San Vicente *	Pinto, 1944
	Lazcano	"
	Quebrada de los Cuervos *	"

Apêndice V. Lista das localidades com registros de ocorrência de Basileuterus leucophrys.

Localidade	Fonte
Barreiras (BA)	ASN
Brasília (DF)	MZUSP
Parque Nacional das Emas (GO)	ASN
Chapada dos Guimarães (MT)	Naumburg, 1930
Aldeia Queimada (MT)	"
Ribeirão Antonio Correa (MT) *	"
Rio Manso (MT) *	"
Parque Nacional da Serra da Canastra (MG)	Gardner & Gardner, 1990
Sucuri (SP)	MZUSP
São Carlos (SP)	Motta Jr., 1990

Apêndice VI. Lista das localidades com registros de ocorrência de Basileuterus rivularis.

País	Localidade	Fonte
Argentina	Misiones	Pinto, 1944
Bolívia	La Paz	Ridgely & Tudor, 1989
	Santa Cruz	"
	Tarija	"
Brasil	Cruzeiro do Sul (AC)	ASN
	Tucano, rio Camburis (AM) *	MZUSP
	Igarapé Grande, alto Juruá (AM)	"
	Manaus (AM)	ASN
	Rio Atabani (AM)	Pinto, 1944
	São Paulo de Olivença (AM)	"
	Calama, rio Madeira (AM)	"
	Hiutanaã, rio Purús (AM)	"
	Conceição (AM)	"
	Ilhéus (BA)	MZUSP
	Belmonte (BA)	Pinto, 1944
	Boa Nova	Gardner & Gardner, 1990
	Santa Leopoldina (ES)	MZUSP
	Rio São José (ES)	"
	Turiassú (MA)	Pinto, 1944
	Rio Doce (MG)	MZUSP
	Rio Piracicaba (MG)	Pinto, 1944
	Fordlândia (PA)	MZUSP
	Gorotira (PA)	"
	Belém (PA)	"
	Capim (PA)	"
	Rio Tapajós (PA)	Pinto, 1944
	Serra dos Carajás (PA)	J. Vielliard (com. pes.)
	Jacarezinho (PR)	MZUSP
	Curitiba (PR)	Pinto, 1944
	Paranaguá (PR)	"
	Salto de Guaira (PR)	"
	Salto de Ubá (PR)	"
	Salto das Bananeiras (PR) *	"
	Porto Mendes (PR)	"
	Cantagalo (RJ)	"
	Nova Friburgo (RJ)	"
	Registro do Sai (RJ) *	"
	Cachoeira de Nazaré (RO) *	MZUSP
	Ji-Paraná (RO)	ASN
	Lago da Cobra, rio Mucajaí (RR)	MZUSP
	Blumenau (SC)	Pinto, 1944
	Itararé (SP)	MZUSP
	Ribeirão Fundo (SP) *	"
	São Paulo (SP)	"
	Eldorado Paulista (SP)	"
	Iguape (SP)	"
	Caraguatatuba (SP)	"
	Porto Cabral, rio Paraná (SP) *	"
	Cananéia (SP)	"
	Barra do rio Guaraú (SP) *	"
	Valparaíso (SP)	"

	Baurú (SP)	MZUSP
	Santos (SP)	"
	Rio Juquiá (SP) *	"
	Ubatuba (SP)	"
	Morretinho (SP) *	"
	Quadro Penteado (SP) *	"
	Costão dos Engenhos (SP) *	"
	Rocha (SP) *	"
	Ilha do Cardoso (SP)	ASN
	Capão Bonito (SP)	"
	Boissucanga (SP)	"
	Taipas (SP) *	Pinto, 1944
	Ipanema (SP)	"
	Salto Grande (SP)	"
	Botucatu (SP)	"
	Sete Barras (SP)	Willis & Oniki, 1981
	Jacupiranga (SP)	"
	Est. Ecol. da Juréia (SP)	DP
Colombia	Golfo de Urabá	Hilty & Brown, 1986
	Rio Magdalena	"
	Huila	"
	Montes Macarena	"
Costa Rica	sudoeste	Slud, 1964
	Carara	Stiles & Skutch, 1989
Equador	Rio Suno *	Pinto, 1944
	Rio Zamora	"
Guiana	Demerara (= Georgetown)	"
	Camacusa	"
	Rio Caramang	"
	Rio Ituribisci	"
	Supenaam	"
	Kamakabra	Snyder, 1966
	Rockstone	"
	Minnehara Creek *	"
	Tumatumari	"
	Atkinson	"
	Mabaruma	"
	Nappi Creek	"
Guiana Franc.	Approuague	Pinto, 1944
	St. Jean du Maroni	"
	Ipousin *	"
Panamá	Bocas del Toro	Ridgely & Tudor, 1989
	Área do Canal	"
Paraguai	Puerto Bertoni (= Ciudad del Este)	Pinto, 1944
	Reserva Biol. de Tati Yumi	N. Perez (com. pes.)
	Reserva Biol. del Limoy	"
	Pozuelo	"
Peru	Santa Cruz	Pinto, 1944
	Chanchamayo	"
	Huambo	"
	Yahuarmayo	"
	Chyanetas *	"
	Sarayacu	"
	Tumbes *	Ridgely & Tudor, 1989
Venezuela	Baixo Orenoco	Pinto, 1944

Rio Caura
Monagas
Delta Amacuro
Bolívar

Pinto, 1944
Schauensee & Phelps, 1978
"
"