



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Biogeografia e Bioacústica aplicadas à *Myrmotherula axillaris* (Aves:  
Thamnophilidae)**

Renata Pasini Barbosa

Vitória, ES

2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Renata Pasini Barbosa

Orientador: Sérgio Lucena Mendes

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Doutora em Biologia Animal.

Vitória, ES

2022

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

---

P282b Pasini Barbosa, Renata, 1980-  
Biogeografia e Bioacústica aplicadas à *Myrmotherula axillaris* (Aves: *Thamnophilidae*) / Renata Pasini Barbosa. - 2022.  
89 f. : il.

Orientador: Sérgio Lucena Mendes.  
Coorientador: Pedro Diniz Alves.  
Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.

1. Biogeografia. 2. Bioacústica. 3. Ornitologia. 4. *Thamnophilidae*. 5. Mata Atlântica. 6. Amazônia. I. Mendes, Sérgio Lucena. II. Alves, Pedro Diniz. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

---

**Renata Pasini Barbosa**

**Biogeografia e Bioacústica aplicadas à *Myrmotherula axillaris* (Aves:  
Thamnophilidae)**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Doutora em Biologia Animal.

Aprovada em 22 de junho de 2022.

Comissão Examinadora:

**Prof. Dr. Sérgio Lucena Mendes (UFES)**

Orientador e presidente da banca

**Prof. Dr. Albert David Ditchfield (UFES)**

Examinador Interno

**Prof. Dr. Yuri Luiz Reis Leite (UFES)**


Examinador Interno


**Prof. Dr. Henrique Batalha Filho (UFBA)**


Examinador Externo

**Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Marina Henriques Lage Duarte (PUC-MG)**

Examinadora Externa

Documento assinado digitalmente  
 **SERGIO LUCENA MENDES**  
Data: 29/08/2022 10:29:25-0300  
Verifique em <https://verificador.itl.br>

Documento assinado digitalmente  
 **HENRIQUE BATALHA FILHO**  
Data: 31/08/2022 08:41:39-0300  
Verifique em <https://verificador.itl.br>

Documento assinado digitalmente  
 **YURI LUIZ REIS LEITE**  
Data: 03/09/2022 11:15:07-0300  
Verifique em <https://verificador.itl.br>



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
ALBERT DAVID DITCHFIELD - SIAPE 1351110  
Departamento de Ciências Biológicas - DCB/CCHN  
Em 06/09/2022 às 08:23

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/555836?tipoArquivo=O>



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO

**PROTOCOLO DE ASSINATURA**



O documento acima foi assinado digitalmente com senha eletrônica através do Protocolo Web, conforme Portaria UFES nº 1.269 de 30/08/2018, por  
ROBERTA PARESQUE - SIAPE 3342367  
Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - PPGCBA/CCHN  
Em 16/09/2022 às 10:24

Para verificar as assinaturas e visualizar o documento original acesse o link:  
<https://api.lepisma.ufes.br/arquivos-assinados/562090?tipoArquivo=O>

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço imensamente a todas as pessoas que contribuíram para a realização desta tese. Primeiramente à UFES, PPGBAN, CAPES pela bolsa e professores do programa que nos auxiliam a incrementar nosso conhecimento. Agradeço ao meu orientador por me aceitar como orientanda e me incluir no LBCV, onde conheci colegas incríveis, cuja convivência senti muita falta durante a pandemia. E também ao amigo Ganso pelo incentivo e lições sobre nossa querida profissão.

Agradeço especialmente à Dani, por me apresentar o ModleR e conduzir na modelagem, e por todas as dicas e conversas e também ao Pedro, que se tornou meu coorientador, me guiou pelos caminhos da bioacústica, me auxiliando na elaboração da pesquisa e da tese. Ambos são pessoas espetaculares que me doaram seu tempo, sua paciência e sem os quais o projeto de tese não teria se realizado.

Enfim agradeço aos meus amores Vinicius e Maria Fernanda por me aguentarem durante o percurso, me dando o ânimo e a força necessária para prosseguir a cada dia. Os bastidores são nossos!

À todas as aves que nos dão seu canto como presente



## RESUMO

*Myrmotherula axillaris luctuosa*, conhecida popularmente como choquinha-do-flanco-branco é uma ave Thamnophilidae residente de áreas florestais de Mata Atlântica, sendo encontrada em diversos ambientes. Na Amazônia encontramos as subespécies *albigula*, *axillaris*, *melaena*, *fresnayana* e *heterozyga*. Apesar de bastante documentadas e serem aves muito comuns, as medidas de distribuição das espécies de *Myrmotherula* estão geralmente erradas ou incompletas, cada repositório de registros acaba por formular a própria distribuição, resultando em mapas diferenciados. Não existem modelagens feitas com *Myrmotherula axillaris luctuosa*. A modelagem com o ModleR foi algo inovador neste estudo. A distribuição modelada ficou próxima ao que já se concebia para a subespécie, adicionando, contudo, locais no Nordeste que antes não se supunha, mas que convidam para levantamentos locais.

Devido à variação latitudinal e às quebras filogeográficas da Mata Atlântica encontradas na extensão da Mata Atlântica, poderíamos encontrar diferenças fenotípicas perceptíveis entre populações dentro da mesma subespécie. Portanto, para investigar a variação geográfica no canto de *Myrmotherula axillaris luctuosa* na Mata Atlântica foram testados três possíveis padrões de variação geográfica no canto da subespécie: padrão de variação discreta, gradual e clinal. As hipóteses relacionadas esperaram que a estrutura acústica do canto variasse entre os blocos formados pelas quebras filogeográficas, devido ao isolamento histórico entre essas populações; ou que a estrutura do canto se relacionasse a um gradiente climático ou ambiental, representado pela latitude; ou, finalmente, que a variação acústica do canto aumentasse com a distância entre os indivíduos, devido ao tempo de isolamento por distância e considerando toda a extensão da distribuição da espécie. Os resultados das análises sugerem que o ritmo dos cantos é mais distinto entre indivíduos que estão mais distantes geograficamente ao longo de toda a distribuição da subespécie na Mata Atlântica e na parte central do bioma. Os cantos conservam muita semelhança acústica entre si, levando a crer que é maior a semelhança do que a dissemelhança entre eles. Mesmo não havendo grandes diferenças populacionais na área de distribuição da *Myrmotherula axillaris luctuosa*, a variação ocorre provavelmente devido à adaptação das vocalizações às condições ambientais.

A migração da biota entre Amazônia e Mata Atlântica teria ocorrido diversas vezes em períodos climáticos mais úmidos, como durante o final do Pleistoceno, quando matas de galeria transpuseram o Cerrado e a Caatinga. Na conexão entre Amazônia e Mata Atlântica também existiriam duas possibilidades distintas, as populações podem formar uma disjunção tendo pouca variação acústica entre elas, ou ser consideradas espécies distintas, pela grande distinção acústica. Além disso, a subespécie *M. a. axillaris* se distribui na porção mais à leste na Amazônia do que as outras subespécies amazônico-andinas. Esta subespécie pode ter tido uma maior chance de interação com a população atlântica no passado geológico em relação às demais subespécies amazônico-andinas. Portanto, foi observado se existe uma maior semelhança acústica entre a subespécie *axillaris* e a subespécie atlântica do que entre outras subespécies amazônico-andinas e a subespécie *axillaris* e também como a presença Cordilheira dos Andes entre as populações pode implicar em diferença acústica perante as outras subespécies. Foi realizada a análise da variação acústica de *Myrmotherula axillaris* na Amazônia e entre a Amazônia e Mata Atlântica, a fim de observar a dissemelhança acústica entre as subespécies e apreciar a ambiguidade sobre o status taxonômico para a subespécie residente na Mata Atlântica. A vocalização da subespécie de *Myrmotherula axillaris* que ocorre na região atlântica guarda semelhança com as subespécies amazônicas, em especial com a *axillaris*. Entre os blocos amazônicos e os blocos atlânticos a diferença nos componentes analisados observados pelo PCA, somado aos resultados observados nos inclina a afirmar que as populações atlânticas da ave de estudo, podem ainda se tratar de uma subespécie de *Myrmotherula axillaris*, porém mostram a tendência da especiação por alopatria. Deve-se desta forma, adotar globalmente a nomenclatura brasileira e o status de subespécie para as populações atlânticas, como hoje é realizado pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos.

Palavras-chave: Suboscines, modelagem de distribuição, variação acústica

## ABSTRACT

*Myrmotherula axillaris luctuosa*, popularly known as white-flanked-antwren, is a Thamnophilidae bird that lives in forested areas of the Atlantic Forest, being found in diverse forested environments. In the Amazon we find the subspecies *albigula*, *axillaris*, *melaena*, *fresnayana* and *heterozyga*. Although well documented and very easy to find birds, the distribution measurements of *Myrmotherula* species are usually wrong or incomplete, and each record repository ends up formulating its own distribution, resulting in different maps. There are no modelings done with *Myrmotherula axillaris luctuosa*. Modeling with ModleR was innovative in this study. The modeled distribution was close to what was already conceived for the subspecies, adding, however, locations in the Northeast that were not previously assumed, but that invite local surveys.

Due to the latitudinal variation and phylogeographic breaks in the Atlantic Forest found in the extent of the Atlantic Forest, we could find noticeable phenotypic differences between populations within the same subspecies. Therefore, to investigate geographic variation in the song of *Myrmotherula axillaris luctuosa* in the Atlantic Forest, three possible patterns of geographic variation in the subspecies' song were tested: discrete, gradual and clinal variation patterns. It was expected that the acoustic structure of the song varies between the blocks formed by phylogeographic breaks, due to the historical isolation between these populations; or that the song structure relates to a climatic or environmental gradient, represented by latitude; or, finally, that the acoustic variation of the song increases with distance between individuals, due to the isolation time by distance and considering the entire extent of the species' distribution. The results of the analyses suggest that the song rhythm is more distinct among individuals that are more geographically distant throughout the subspecies' distribution in the Atlantic Forest and in the central part of the biome. The songs retain much acoustic similarity among themselves, leading us to believe that similarity is greater than dissimilarity between them. Even though there are no large population differences in the distribution area of *Myrmotherula axillaris luctuosa*, the variation probably occurs due to the adaptation of the vocalizations to the environmental conditions.

Migration of biota between the Amazon and Atlantic Forest would have occurred several times in wetter climatic periods, such as during the late Pleistocene, when gallery forests crossed the Cerrado and Caatinga. In the connection between the Amazon and the Atlantic Forest there would also be two distinct possibilities, if the populations form a disjunction having little acoustic variation between them, or they could be considered distinct species, because of the great acoustic distinction. In addition, the subspecies *M. a. axillaris* is distributed further east in the Amazon than the other Amazonian-Andean subspecies. This subspecies may have had a greater chance of interaction with the Atlantic population in the geological past relative to the other Amazonian-Andean subspecies. Therefore, it was observed whether there is a greater acoustic similarity between the subspecies *axillaris* and the Atlantic subspecies than between other Amazonian-Andean subspecies and the subspecies *axillaris*, and also how the presence of the Andes among the populations may imply acoustic difference from the other subspecies. Analysis of acoustic variation of *Myrmotherula axillaris* in the Amazon and between the Amazon and Atlantic Forest was performed to observe the acoustic dissimilarity between the subspecies and to appreciate ambiguity about the taxonomic status for the subspecies resident in the Atlantic Forest. The vocalization of the subspecies of *Myrmotherula axillaris* that occurs in the Atlantic region bears similarity to the Amazonian subspecies, especially to *axillaris*. Between the Amazon and Atlantic blocks, the difference in the analyzed components observed by the PCA, added to the results observed, inclines us to affirm that the Atlantic populations of the bird, may still be a subspecies of *Myrmotherula axillaris*, but show the tendency of speciation by allopatry. Therefore, the Brazilian nomenclature and subspecies status for the Atlantic populations should be adopted globally, as is currently done by Brazilian Ornithological Records Committee.

Keywords: Suboscines, distribution modeling, acoustic variation

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Bioma Mata Atlântica. Área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006. ....	21
Figura 2. Casal de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> no município de Mata de São João – BA. Fêmea à esquerda e macho à direita. ....	22
Figura 3. Distribuição de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> ( <i>Myrmotherula luctuosa</i> ) indicada pela IUCN.....	23
Figura 4. Área de Mata Atlântica e seu respectivo buffer utilizado como área de estudo. ....	26
Figura 5. Consensos binários dos algoritmos executados pelo pacote ModleR de adequabilidade ambiental de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> .....	29
Figura 6. Adequabilidade ambiental modelada para <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> .	31
Figura 7. Áreas de adequabilidade ambiental para <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> consideradas ( $\geq 50\%$ ).....	31
Figura 8. Predição de distribuição de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> .....	32
Figura 9. Consenso entre os algoritmos na área de estudo .....	34
Figura 10. Pontos de registro de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> e altitude na área de estudo. Áreas coloridas no mapa correspondem a altitudes iguais ou maiores do que 800 metros.....	35
Figura 11. Distribuição potencial de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> e pontos notáveis no Nordeste .....	36
Figura 12. Distribuição potencial de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> . Detalhamento do ponto 1. ....	38

Figura 13. Áreas consideradas pela Reserva da Biosfera da Mata Atlântica na Paraíba. O círculo vermelho se aproxima da área adequada fora do litoral. Fonte: UNESCO, 2021 .....	39
Figura 14. Localização aproximada das quebras filogeográficas da Mata Atlântica.....	49
Figura 15. Esquema de organização dos blocos para análise de variação acústica de <i>Myrmotherula axillaris luctuosa</i> .....	52
Figura 16. Espectrogramas dos cantos dos três blocos da mata Atlântica .....	57
Figura 17. Parâmetros de tempo, frequência e ritmo reunidos na Análise de Componentes Principais (PCA) para os blocos da Mata Atlântica .....	59
Figura 18. Rotas principais de intercâmbio biológico entre Amazônia e Mata Atlântica. A largura do traço se relaciona à importância da rota.....	70
Figura 19. Pontos de ocorrência das subespécies de <i>Myrmotherula axillaris</i> na Amazônia .....	72
Figura 20. Esquema de blocos com as subespécies de <i>Myrmotherula axillaris</i> amazônicas. ....	75
Figura 21. Componentes de tempo, frequência e ritmo observados nos biomas estudados, calculados pela segunda Análise de Componentes principais - PCA.....	78
Figura 22. Áreas utilizadas para as análises biogeográficas por Belmonte-Lopes (2013). (1) Floresta Atlântica, (2), Cerrado-Chaco, (3) Nordeste do Brasil, (4) Amazônia, (5) Escudo das Guianas-Llanos, (6), Andes e (7) América do Sul trans-Andina e América Central. ....	82
Figura 23. Diferença de faixa de frequência do ruído ambiental na Amazônia e na Mata Atlântica.....	85

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. AUC (Area Under the ROC curve) e TSS (True Skill Statistics) dos algoritmos utilizados na modelagem.....	30
Tabela 2. Descrição dos parâmetros acústicos utilizados nas análises .....	53
Tabela 3. Média, desvio padrão, valores máximos e mínimos dos cantos nos blocos da Mata Atlântica .....	56
Tabela 4. Probabilidade de significância (p-valor) obtida no teste de Mantel (Mantel 2) para os três blocos da Mata Atlântica. Valor em negrito indica significância. ....	59
Tabela 5. Probabilidade de significância (p-valor) obtida na componente pc1 do Modelo Linear Misto - influência dos blocos e da latitude na variação acústica.....	60
Tabela 6. Probabilidade de significância (p-valor) obtida na componente pc3 do Modelo Linear Misto - influência dos blocos e da latitude na variação acústica. Valor em negrito indica significância. ....	60
Tabela 7. Proporção de cada componente nas Análises de Componentes Principais...	77
Tabela 8. Resultados dos critérios de informação de Akaike (AIC) dos Modelos Lineares Mistos realizados com os indivíduos da Amazônia. Valores em negrito expressam melhor ajuste ao modelo. ....	79
Tabela 9. Probabilidade de significância (p-valor) obtidos no Modelo Linear Misto avalista do efeito dos blocos Amazônicos e Atlânticos na variação acústica (nível de significância de 5%). ....	80
Tabela 10. Resultados dos critérios de informação de Akaike (AIC) dos Modelos Lineares Mistos realizados com os indivíduos da Amazônia e Mata Atlântica. Valores em negrito expressam melhor ajuste ao modelo. ....	81

## LISTA DE QUADROS

Quadro 1. Resumo das variáveis ambientais para os pontos de ocorrência .....	33
Quadro 2. Autovalores dos parâmetros acústicos analisados e variância explicada pelos componentes principais na primeira e segunda Análise de Componentes Principais (PCA). .....	58



## SUMÁRIO

### **Capítulo 1 - Distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa***

1. INTRODUÇÃO .....	20
2. METODOLOGIA.....	25
2.1. Pré- análise .....	26
2.2. Modelagem.....	27
2.3. Pós-análise .....	28
3. RESULTADOS .....	28
4. DISCUSSÃO .....	33
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	40

### **Capítulo 2 - Variação acústica de *Myrmotherula axillaris luctuosa* na Mata Atlântica**

1. INTRODUÇÃO .....	47
2. METODOLOGIA.....	50
2.1. Testes estatísticos.....	54
3. RESULTADOS .....	55
4. DISCUSSÃO .....	60
5. REFERÊNCIAS.....	64

### **Capítulo 3 - Análise comparativa do canto de *Myrmotherula axillaris* na Mata Atlântica e na Amazônia**

1. INTRODUÇÃO .....	69
2. METODOLOGIA.....	74
3. RESULTADOS .....	77
4. DISCUSSÃO .....	81

5. REFERÊNCIAS.....	87
---------------------	----

## CAPÍTULO 1

Distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa*

## 1. INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica abriga uma parcela importante da biodiversidade mundial, sendo considerada um dos 25 *hotspots* mundiais, comportando rica biota endêmica e sob ameaça de extinção (MUYLEAERT e col., 2018). Esse alto índice está ligado à heterogeneidade dos ambientes, promovida por variações latitudinais, longitudinais e altitudinais, oferecendo uma variedade de habitats e microhabitats (BATALHA-FILHO e MIYAKI, 2014).

São identificadas como fisionomias vegetais que compõem a Mata Atlântica (Figura 1), formações florestais ombrófilas, densa, aberta ou mista; florestas estacionais semidecíduais e decíduais, áreas de formações pioneiras como vegetação da Restinga, a vegetação do Manguezal e dos campos salinos e as comunidades aluviais; áreas não florestadas (Savanas), os campos (Estepe), Áreas de Tensão Ecológica - geralmente ecótonos e enclaves inseridos em outros biomas. É limitada por florestas secas e Savanas, e por causa da transição gradual da floresta úmida para ambientes mais secos, alguns organismos associados a florestas úmidas também podem ser encontrados nesses espaços intermediários.

Além dos animais invertebrados, peixes, anfíbios, répteis e mamíferos, as aves têm grande notoriedade na Mata Atlântica, sendo a ordem Passeriformes com grande destaque (MOREIRA-LIMA, 2013). Dentro desta ordem, duas subordens são identificadas: os Oscines (ou Passeri), mais numerosos e Suboscines (ou Tyranni), grupo com menos representantes, mas que vêm despertando o interesse de alguns pesquisadores, como Joseph Tobias, Nathalie Seddon e Morton Isler.

Os Thamnofílídeos pertencem à ordem Passeriformes e subordem Suboscines e são restritos à região Neotropical. São aves insetívoras, geralmente silvestres e que ocupam todos os extratos florestais, compreendendo três subfamílias e 195 espécies (BELMONTE-LOPES, 2013).

Suboscines correspondem a aproximadamente 10% da biodiversidade de aves e metade da diversidade dos Passeriformes. Apesar dos números expressivos, ainda não receberam tanta atenção em comparação aos Oscines, presentes nas zonas

temperadas. A falta de atenção atinge ainda mais famílias traqueofones, como a dos *Thamnophilidae*, que estão ausentes nas zonas temperadas (TOBIAS e col., 2012).

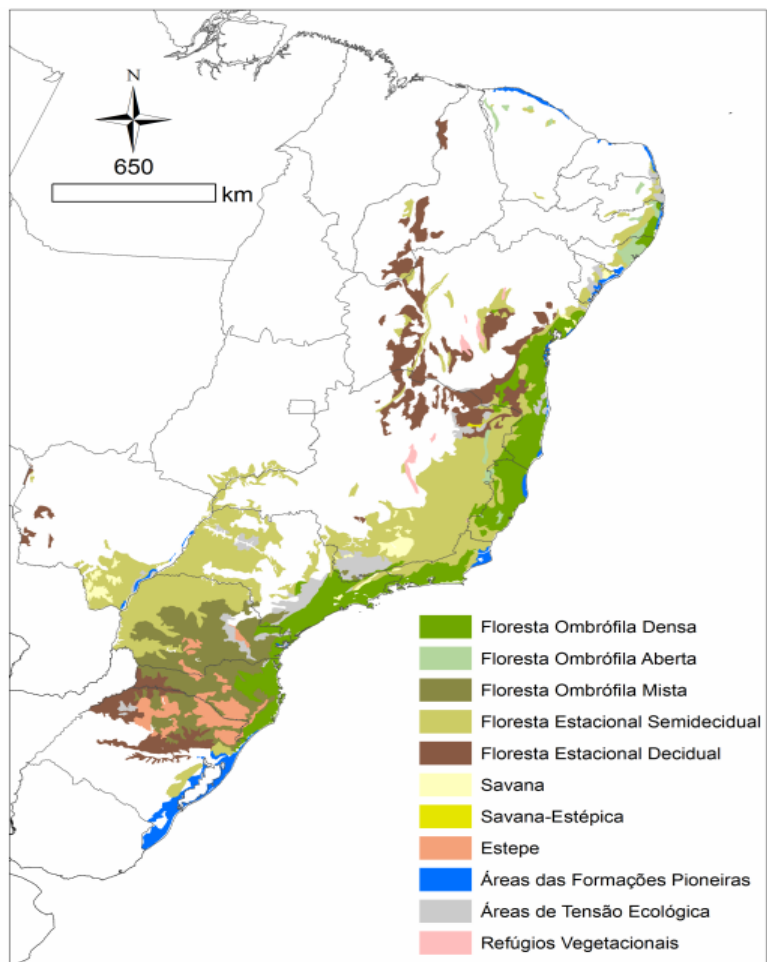


Figura 1. Bioma Mata Atlântica. Área de aplicação da Lei nº 11.428 de 2006. Fonte: MOREIRA-LIMA, 2013

Entre os 63 gêneros de *Thamnophilidae*, encontramos *Myrmotherula*. O gênero *Myrmotherula* é o mais numeroso entre os *Thamnofilídeos*, são 35 espécies de aves insetívoras florestais (BRAVO e col., 2014), sendo 22 espécies reconhecidas pelo CBRO como presentes no Brasil (PIACENTINI e col., 2015).

Na Mata Atlântica encontramos cinco espécies entre o Rio Grande do Norte e o Rio Grande do Sul, sendo que algumas possuem distribuição mais restrita, como *Myrmotherula fluminensis* e outras com distribuição mais ampla, como a subespécie *Myrmotherula axillaris luctuosa* (WHITNEY e PACHECO, 1995).

*Myrmotherula axillaris luctuosa*, conhecida popularmente como choquinha-do-flanco-branco (Pelzeln, 1868) (Figura 2) é residente de áreas florestais de Mata Atlântica, sendo encontrada em diversos ambientes, como fitofisionomias florestais de Restinga, Unidades de Conservação ou áreas de silvicultura, vivendo em altitudes até 800 metros (RIDGELY e TUDOR, 2009). A subespécie *luctuosa* está isolada geograficamente das subespécies amazônicas (WHITNEY e PACHECO, 1995). Na Amazônia encontramos as subespécies *albigula* (sudeste de Honduras a oeste da Colômbia a oeste do Equador), *axillaris* (leste da Venezuela até as Guianas e Amazônia brasileira ao nordeste da Bolívia), *melaena* (leste da Colômbia ao nordeste do Peru, oeste da Venezuela e norte da Amazônia brasileira), *fresnayana* (extremo sudeste do Peru e noroeste da Bolívia) e *heterozyga* (leste do Peru e sudoeste da Amazônia Brasileira - Acre) (CLEMENTS, 2021).



Figura 2. Casal de *Myrmotherula axillaris luctuosa* no município de Mata de São João – BA. Fêmea à esquerda e macho à direita. Fonte: WIKIAVES (2021)

Assim como outras espécies da família Thamnophilidae, *Myrmotherula axillaris* apresenta dimorfismo sexual nas plumagens, sendo que a coloração da espécie pode variar de cinza a preto nos machos, dependendo da subespécie, com uma grande mancha negra que vai do pescoço ao abdômen e penas de tom mais claro, branco ou acinzentado, abaixo das asas que funcionam como sinal distintivo conspícuo, e fêmeas com coloração parda. Como uma espécie típica da família, habita o sub-bosque denso e

forma casais permanentes que defendem o território o ano todo (BELMONTE-LOPES, 2013).

Atualmente existe uma discordância taxonômica, tendo a mesma espécie um nome adotado pela CBRO (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos), que a considera uma subespécie e outro pelas sociedades internacionais de ornitologia que modificaram seu status para espécie independente, *Myrmotherula luctuosa*, sem que houvesse maior estudo ou explicações para tal modificação. Desta forma, cada repositório de registros acaba por formular a própria distribuição, resultando em mapas diferenciados, como exemplo o mapa de distribuição da IUCN (International Union for Conservation of Nature and Natural Resources) (Figura 3) que apresenta uma quebra entre Salvador e Alagoas (locais com inúmeros registros). A falta de unidade e clareza na distribuição da espécie deixa uma falha no entendimento de como esta espécie ocupa seu nicho e da biodiversidade da Mata Atlântica.



Figura 3. Distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa* (*Myrmotherula luctuosa*) indicada pela IUCN. Fonte IUCN (2021)

Apesar de bastante documentadas e serem aves muito comuns, as medidas de distribuição das espécies de *Myrmotherula* estão geralmente erradas ou incompletas, e a falta de informações básicas como estas dificulta o planejamento e implantação de medidas de conservação para estas espécies (WHITNEY e PACHECO, 1995).

A distribuição de uma espécie é o resultado de diversos fatores complexos, ecológicos e evolutivos aliados à sua capacidade de dispersão (GIANINI e col., 2012). Para entender o alcance da distribuição da espécie se faz uso de modelagem computacional.

Conhecer a distribuição geográfica de uma espécie sem auxílio de ferramentas computacionais é uma tarefa árdua, que demandaria bastante tempo, recursos humanos e financeiros, dados o grande custo de registros maciços em campo (PAGLIA e col., 2012).

A modelagem pode ser utilizada com diversas finalidades como análises biogeográficas, conservação de espécies raras ou ameaçadas, impactos sobre espécies e estudos de reintrodução e até prever mudanças na distribuição ao longo do tempo (GIANINI e col., 2012; JIMÉNEZ-VALVERDE e col., 2008; PAGLIA e col., 2012). No tocante à Biogeografia tem uma grande importância, pois preenche lacunas de conhecimento sobre a ocorrência geográfica das espécies (NEGRÃO e LÖWENBERG-NETO, 2018).

A modelagem preditiva de distribuição de espécie se configura em um processamento computacional que combina pontos de registro da espécie com variáveis ambientais (GIANINI e col., 2012). O cruzamento de dados de presença e dados ambientais nos apresenta parte do nicho fundamental da espécie.

O resultado da modelagem se manifesta em uma escala de adequabilidade, que mostra o quão satisfatório um ambiente é para uma espécie, mas não determina se está ocupado ou não (GIANINI e col., 2012). Os mapas de adequabilidade indicam a semelhança dos ambientes em uma escala numérica contínua que dão base à ponderação de distribuição potencial. Nesses locais, as condições ambientais são semelhantes àquela onde foi registrada a espécie, e considera que os indivíduos de uma espécie respondem da mesma forma a condições e recursos ambientais, se baseia então



na estimativa de seu nicho fundamental. A modelagem também gera medidas estatísticas utilizadas em tomadas de decisão (RODRIGUES, 2012; PAGLIA e col., 2012).

Suboscines são bons modelos para modelagem, pois muitas espécies são muito comuns, fáceis de serem encontradas, e permitem serem seguidas para serem observadas, assim é possível obter um grande número de amostras para testes estatísticos (TOBIAS e col., 2012).

Já foram realizados alguns trabalhos de modelagem para aves da Mata Atlântica, o primeiro estudo pode ser considerado o de Cerqueira (1995). Mais recentemente também são encontrados trabalhos com Thamnofílídeos, como em Costa (2010) e Silva (2018), contudo não existiam modelagens feitas com *Myrmotherula axillaris luctuosa*.

Os modelos de distribuição potencial nos auxiliam a compreender a distribuição da espécie em relação a uma ou mais variáveis ambientais e também dentro de um gradiente, e perceber como os fatores climáticos estabelecem os limites de distribuição da subespécie de estudo. Modelagens como esta são peças importantes no entendimento da Biodiversidade da Mata Atlântica, e que suportam a evolução e biologia das aves deste Bioma (MELLO, 2018).

Este capítulo tem como objetivo prever a distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa* utilizando a modelagem preditiva de distribuição geográfica baseada no nicho ecológico e deste modo conhecer a possível distribuição da espécie a partir dos seus registros de ocorrência e também obter outras informações ambientais, auxiliando na compreensão de parte do nicho da espécie.

## 2. METODOLOGIA

A metodologia empregada no capítulo 1 pode ser dividida em três etapas: pré-análise, modelagem e pós-análise.

## 2.1. Pré- análise

Os dados de presença da *M. axillaris luctuosa* foram reunidos a partir de diversas fontes: sites colaborativos: Wikiaves (<https://www.wikiaves.com.br>), E-bird (<https://ebird.org>), GBIF (Global Biodiversity Information Facility) (<https://www.gbif.org>), Planos de Manejo e artigos pertinentes. Após organizados os dados foram refinados no sentido da seleção de registros a partir do ano 1970, gerando uma planilha com 234 pontos de ocorrência.

Os dados bioclimáticos, Elevação e Variáveis Bioclimáticas, foram extraídos do site WorldClim com resolução 2.5 minutos e datam de 1970. O ajuste dos dados climáticos foi realizado no Software QGis (versão 3.10); ao bioma Mata Atlântica, e seus enclaves, foi adicionado de um buffer de 260 quilômetros delimitado ao território brasileiro (Figura 4) - esta distância foi adotada por ser a menor que gerava uma área íntegra - e utilizado como máscara de corte para os arquivos obtidos no WorldClim.

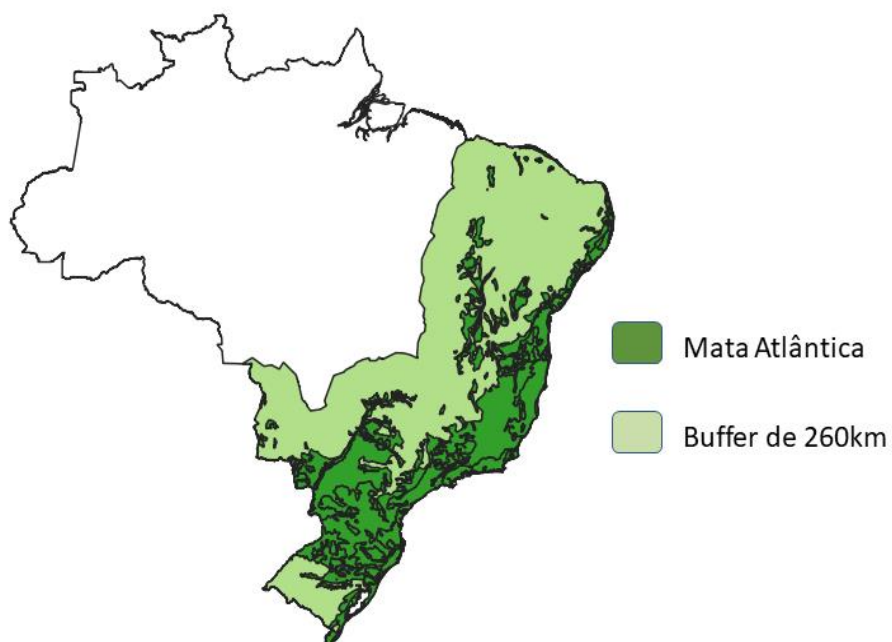


Figura 4. Área de Mata Atlântica e seu respectivo buffer utilizado como área de estudo.

## 2.2. Modelagem

O ModleR, anteriormente chamado de Model-R, é um pacote na linguagem R baseado no pacote dismo (HIJMANS e col., 2017) que realiza a modelagem em várias etapas, desde a entrada de dados, processamento com dez algoritmos, e a elaboração de métricas úteis para a validação dos algoritmos.

Diversos algoritmos já foram utilizados na modelagem de distribuição potencial em ornitologia, sendo o mais utilizado atualmente o Maxent, o qual mostra bom resultado com poucos pontos de ocorrência, contudo o emprego do pacote ModleR é utilizado com foco na ornitologia pela primeira vez neste trabalho. Não existe um consenso sobre qual algoritmo, ou algoritmos, devem ser adotados, ou quais desempenham melhor papel na predição de distribuição (GIANINI e col., 2012).

A modelagem foi realizada com auxílio do software RStudio, versão 1.4.1103A e foi conduzida sob a abordagem correlativa, onde as condições ambientais são estimadas pelo cruzamento de pontos de ocorrência e valores obtidos pelas variáveis ambientais. A correlação das variáveis ambientais foi realizada através análise de correlação de Pearson para avaliar a probabilidade de que a diferença observada não seja ao acaso e a força de associação entre as variáveis (LEOTTI e col., 2019), através do complemento NTBox, que selecionou as variáveis que resumiam a informação ambiental (Bio1, Bio2, Bio3, Bio5, Bio6, Bio12, Bio13, Bio14, Bio18, Bio19, Elevação).

O pacote ModleR (Hijmans e col. 2017) permitiu realizar a modelagem com 10 algoritmos ao mesmo tempo: Bioclim, Domain, GLM (Modelos Lineares Generalizados), SVMK (Máquina de vetores de suporte com pacote Kernlab), SVME (Máquina de vetores de suporte com pacote e1071), Maxent, Maxnet, Random forest, Distância de Mahalanobis e BRT (Boosted Regression Trees). Foram realizadas 10 repetições com 10 partições para cada algoritmo.

O processamento do ModleR produz arquivos de imagem (extensão PNG) e raster (extensão TIFF) de média, incerteza e consenso binário de cada algoritmo, além de planilhas com dados estatísticos, realizando também um consenso de todos os mapas (ensemble), gerando arquivos de adequabilidade ambiental.

### 2.3. Pós-análise

Como validador do processamento, foi utilizado o AUC (Area Under the ROC curve), e TSS (True Skill Statistics). A AUC varia de 0 a 1 e indica a qualidade do modelo, e seu valores se dividem em muito ruim (0,5 a 0,6), ruim (0,6 a 0,7), médio (0,7 a 0,8) bom (0,8 a 0,9) e excelente (0,9 a 1,0); quanto mais próximo de 1 representam locais com maior probabilidade de ocorrência (GLADSON e col., 2018). O TSS, que também avalia o desempenho do modelo, varia de -1 a 1, com valores positivos sendo melhores do que os resultados aleatórios.

Após a modelagem, foram analisadas as planilhas estatísticas e o resultado final (ensemble) foi analisado no software QGis, onde foram realizadas considerações para elaboração da área de distribuição utilizando conhecimento estabelecido na literatura sobre a biologia e preferências de habitat do animal. A avaliação biológica é feita por interpretação visual, e é uma etapa importante, que alia o processamento computacional ao conhecimento sobre a espécie (GIANNINI e col., 2012). Também no QGis foram obtidos dados de todas as variáveis bioclimáticas disponíveis no WordClim através da sobreposição destas e dos pontos de ocorrência da espécie utilizados na modelagem, auxiliando na compreensão de parte de seu nicho. O QGis fornece a informação quantitativa das camadas bioclimáticas em cada ponto de ocorrência.

## 3. RESULTADOS

A modelagem realizada com o ModleR gerou arquivos de consenso binário para todos os algoritmos evidenciando a diferença de método que usam para cálculo da adequabilidade ambiental de *Myrmotherula axillaris luctuosa* (Figura 5).

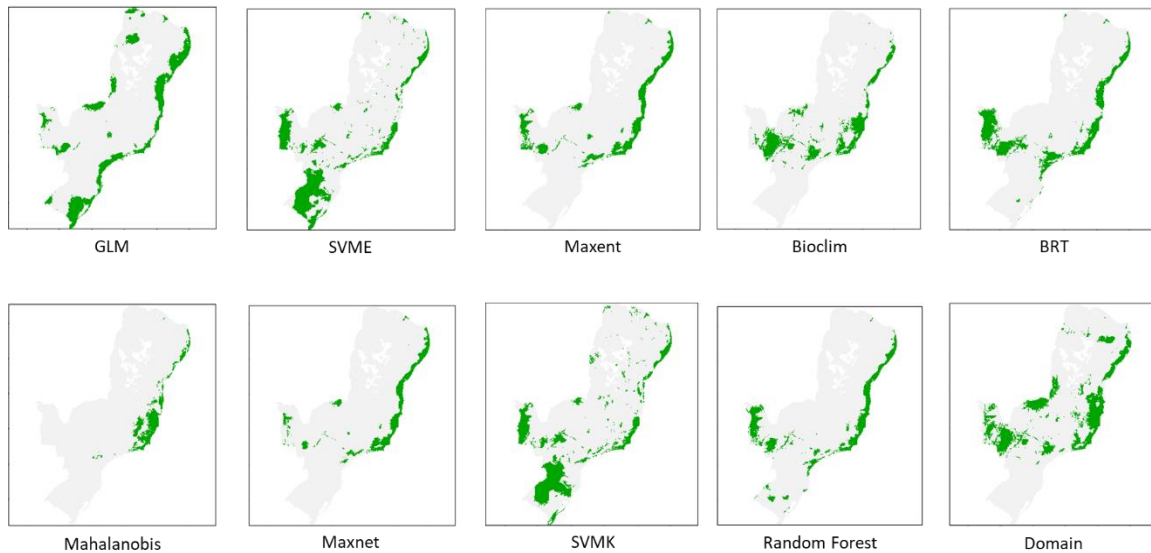


Figura 5. Consensos binários dos algoritmos executados pelo pacote ModleR de adequabilidade ambiental de *Myrmotherula axillaris luctuosa*

Podemos notar que os algoritmos elegem áreas diferentes, com a variação do entendimento da inclusão ou não de área ao sul do Brasil, pontos do Cerrado ou Pantanal.

Na planilha estatística podemos observar os estimadores de validação destes modelos considerados neste estudo: AUC e TSS. Por apresentarem bons valores, todos os algoritmos foram mantidos para a análise (Tabela 1). Em função da validação foram utilizados para gerar a hipótese de distribuição potencial.

Tabela 1. AUC (Area Under the ROC curve) e TSS (True Skill Statistics) dos algoritmos utilizados na modelagem

<b>Algoritmo</b>	<b>AUC</b>	<b>TSSmax</b>
Bioclim	0.860462	0.657386
BRT	0.934778	0.823161
Domain	0.857475	0.687666
GLM	0.89367	0.706266
Mahalanobis	0.944015	0.826582
Maxent	0.952837	0.868287
Maxnet	0.955276	0.874883
RF	0.943623	0.846733
Svme	0.932335	0.820933
Svmk	0.90123	0.77837

A junção de todos os algoritmos gerou um arquivo que leva em consideração todas essas ponderações, gerando a escala de adequabilidade ambiental para a espécie (Figura 6).

O valor mais alto gerado pelo ensemble para adequabilidade foi de 0,8455. Como etapa de análise visual foi considerado o conhecimento sobre a espécie aliado ao arquivo gerado de adequabilidade para delimitar a área de adequabilidade a partir de 50% deste valor ( $\cong 0,42$ ), este valor de corte é utilizado em estudos de distribuição, como em SILVA e col., 2019 e AMOÊDO e col., 2020. Este valor foi definido, por considerar áreas importantes para a distribuição e formar uma área íntegra do Rio de Janeiro até o Rio Grande do Norte (Figura 7).

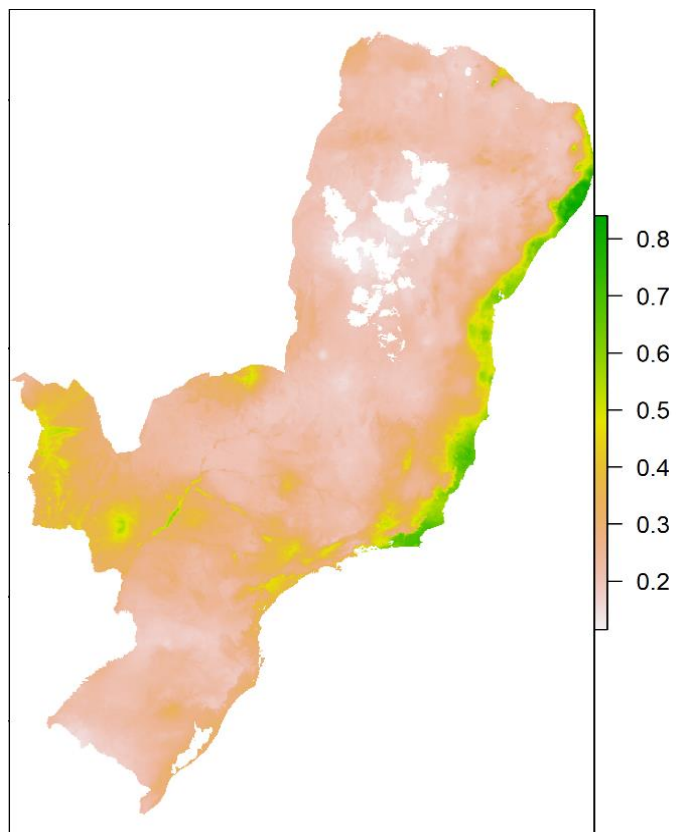


Figura 6. Adequabilidade ambiental modelada para *Myrmotherula axillaris luctuosa*

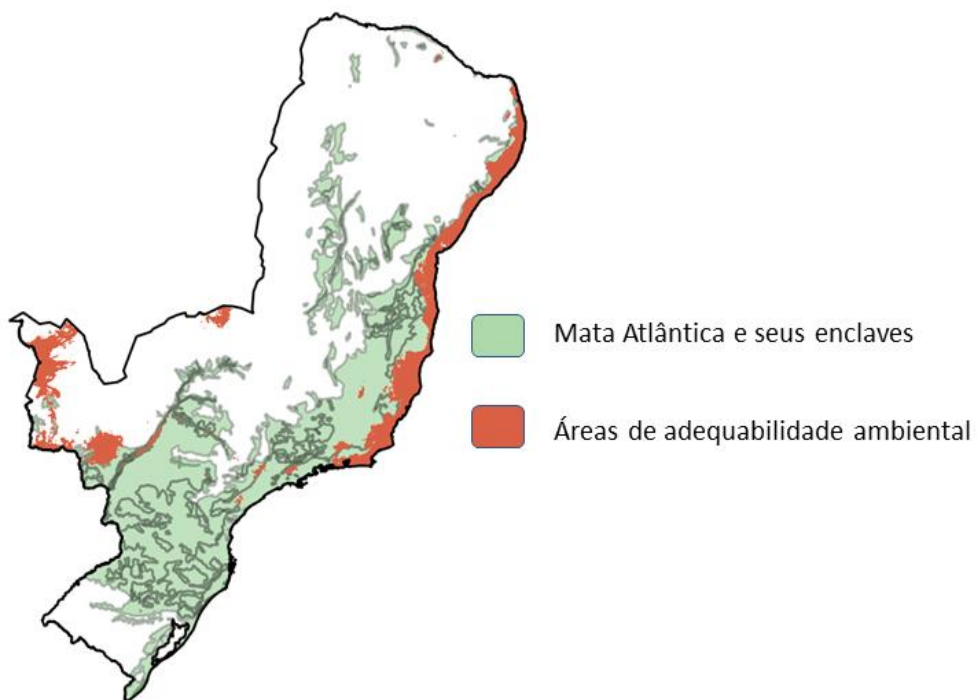


Figura 7. Áreas de adequabilidade ambiental para *Myrmotherula axillaris luctuosa* consideradas ( $\geq 50\%$ )

A partir da análise visual, aliada às suas localidades de ocorrência e literatura pertinente podemos demarcar como distribuição para a espécie uma área contínua do Rio de Janeiro ao Rio Grande do Norte, além de um fragmento no Ceará. A figura abaixo demonstra a predição da área de distribuição da espécie (Figura 8).

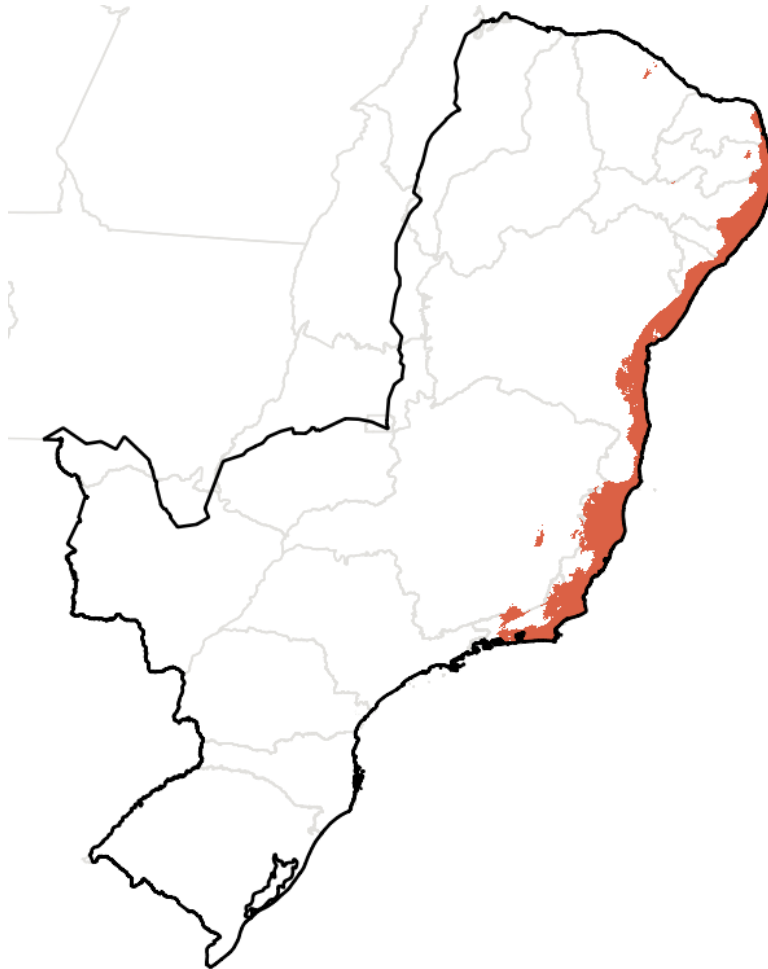


Figura 8. Predição de distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa*

Os valores das variáveis ambientais mensurados em cada ponto de ocorrência da espécie (pontos utilizados para a modelagem) foram utilizados para elaboração do Quadro 1, com o cálculo de média, moda, máximo e mínimo de cada variável. A caracterização do nicho, estabelecendo os limites de alcance de uma espécie contribui para o entendimento do seu contexto biogeográfico através do enquadramento em determinados requisitos ambientais (MELLO, 2018).



Quadro 1. Resumo das variáveis ambientais para os pontos de ocorrência

Variáveis	Média	Moda	Máximo	Mínimo
Bio1 - Temperatura média anual	23,262	22,848	25,823	18,418
Bio2 - Média da amplitude térmica diária	9,080	9,770	12,186	5,931
Bio3 - Isotermalidade	63,919	61,043	76,787	53,833
Bio4 - Sazonalidade térmica	175,276	201,575	237,322	19,013
Bio5 - Temperatura máxima no mês mais quente	30,225	30,886	32,292	26,180
Bio6 - Temperatura mínima no mês mais frio	15,880	14,881	19,744	8,588
Bio7 - Amplitude térmica anual	14,345	16,005	19,704	9,140
Bio8 - Temperatura média no trimestre mais úmido	24,193	25,484	26,443	19,717
Bio9 - Temperatura média no trimestre mais seco	21,874	20,702	26,516	15,633
Bio10 - Temperatura média no trimestre mais quente	25,321	25,484	27,016	20,888
Bio11 - Temperatura média no trimestre mais frio	20,987	20,569	24,421	15,633
Bio12 - Precipitação anual	1370,846	1133,000	2257,000	820,000
Bio13 - Precipitação no mês mais úmido	213,943	199,000	354,000	118,000
Bio14 - Precipitação no mês mais seco	40,081	26,000	139,000	10,000
Bio15 - Sazonalidade da precipitação	54,684	50,307	86,512	10,616
Bio16 - Precipitação no trimestre mais úmido	589,260	466,000	968,000	339,000
Bio17 - Precipitação no trimestre mais seco	141,650	126,000	446,000	36,000
Bio18 - Precipitação no trimestre mais quente	390,667	466,000	788,000	154,000
Bio19 - Precipitação no trimestre mais frio	280,195	135,000	817,000	36,000
Elevação	154,398	10,000	800,000	3,000

#### 4. DISCUSSÃO

A modelagem com o ModleR foi algo inovador neste estudo. Ela trouxe a possibilidade de utilização de dez algoritmos ao mesmo tempo, com o mesmo conjunto de dados. Os consensos binários resultantes de cada algoritmo sobrepostos, geraram uma imagem

de repetições de adequabilidade, ou seja, concordância de locais que seriam adequados à espécie segundo o processamento de cada algoritmo (Figura 9) auxiliando no entendimento da construção do mapa de adequabilidade final de identificação de áreas que não seriam adequadas de nenhuma forma, como pode ser identificada quase toda a extensão da Caatinga.

O conhecimento sobre a ave foi utilizado para construir a área de predição de distribuição. O resultado da modelagem mostra que a área adequada à existência de *Myrmotherula axillaris luctuosa* se estenderia além dos limites da Mata Atlântica, à oeste, em locais onde atualmente encontramos enclaves de Mata Atlântica, corroborando da possibilidade de um nicho adequado, contudo não são registrados indivíduos nestes locais, dada a falta de acesso. Segundo RIDGELY e col. (2015) esta ave só ocupa até 800 metros de altitude, desta forma o relevo seria uma barreira importante para a dispersão destes animais como pode ser observado na Figura 10, excluindo, desta forma, a presença da ave nestes locais.

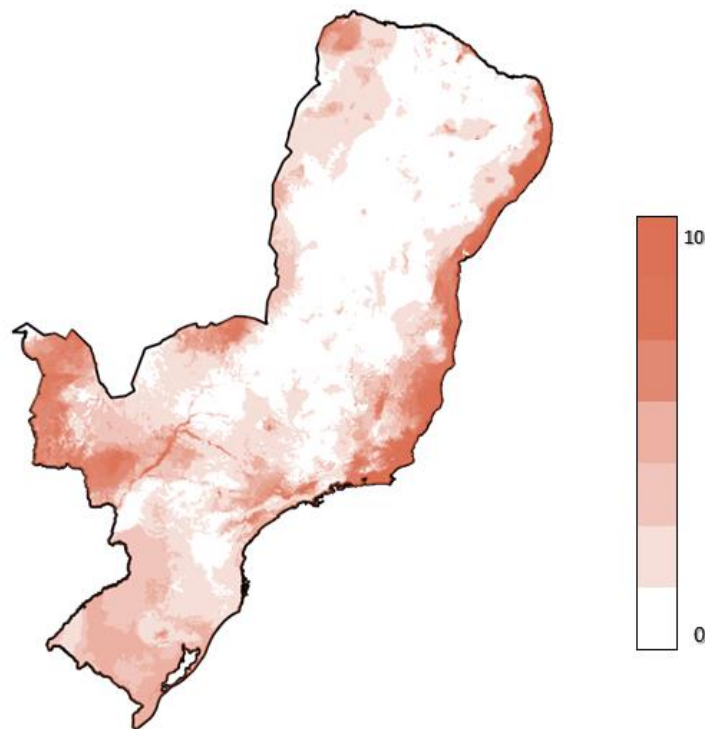


Figura 9. Consenso entre os algoritmos na área de estudo

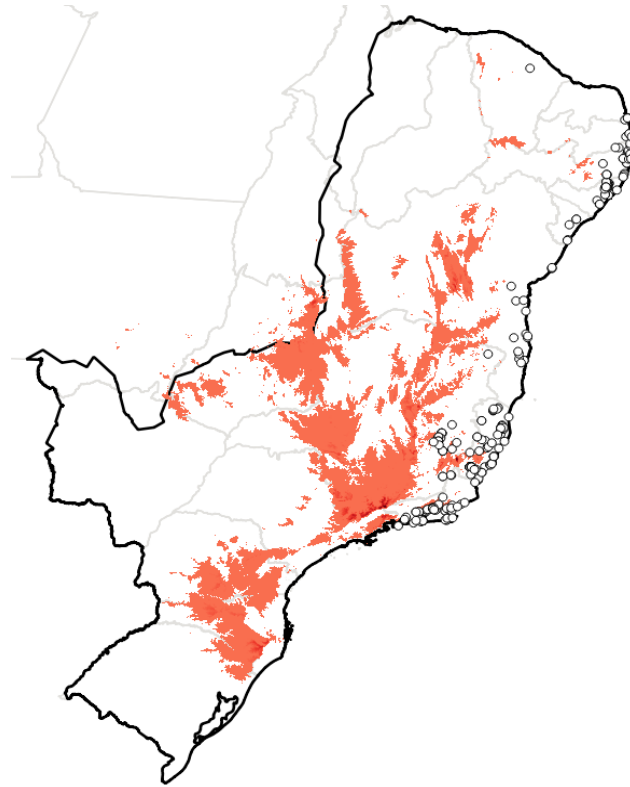


Figura 10. Pontos de registro de *Myrmotherula axillaris luctuosa* e altitude na área de estudo. Áreas coloridas no mapa correspondem a altitudes iguais ou maiores do que 800 metros

Foi descartada a possibilidade de distribuição no estado de São Paulo, onde existe uma particular discussão sobre o fato. O consenso é que seu limite seja o estado do Rio de Janeiro, como defende Mallet-Rodrigues (2012). O Rio de Janeiro seria o limite sul e norte de diversas aves, e no caso da *Myrmotherula axillaris luctuosa* poderíamos usar argumentos biogeográficos históricos e mesmo a geografia para este fato.

A distribuição das aves na Mata Atlântica parece bastante influenciada pelos ciclos glaciais ocorridos no Pleistoceno. A instabilidade florestal no final do Pleistoceno na área ocupada por São Paulo, e a retomada da tropicalidade recente, por volta de 13 mil anos, pode ter sido uma variável de grande importância para a inexistência da espécie em seu território. A localização das áreas de maior estabilidade florestal nesta época é observada atualmente em concordância com a distribuição geográfica de linhagens de aves e outros grupos animais e como promotores de sua manutenção (BATALHA-FILHO, 2012 e CARVALHO, 2014).

O relevo é outra peça importante para entender sua distribuição. Como pode ser observado na Figura 10, a existência de elevações acima de 800 metros entre São Paulo e Minas Geras e no Litoral de São Paulo pode constituir uma barreira eficaz mais recente à dispersão de *Myrmotherula axillaris luctuosa* para este estado. Esta mesma prerrogativa pode ser utilizada à parca área de distribuição no estado de Minas Gerais, aliada aqui às mudanças de fisiologia vegetais de Mata Atlântica e condições de nicho pouco favoráveis à espécie.

Na compilação de dados de registro de ocorrência da subespécie, notou-se que a maior parte dos registros da ave são realizados em locais de Floresta Ombrófila Densa, entretanto foi possível notar que além desta fitofisionomia também foi registrada em outras, como Floresta Estacional Semidecidual, Área de formações Pioneiras, Área de Tensão Ecológica, Floresta Ombrófila Aberta. Em ambientes de Restinga ela prefere ambientes mais sombreados, e com vegetação mais fechada.

A distribuição no Nordeste tem dois pontos notáveis que merecem atenção, detalhados na Figura 11.

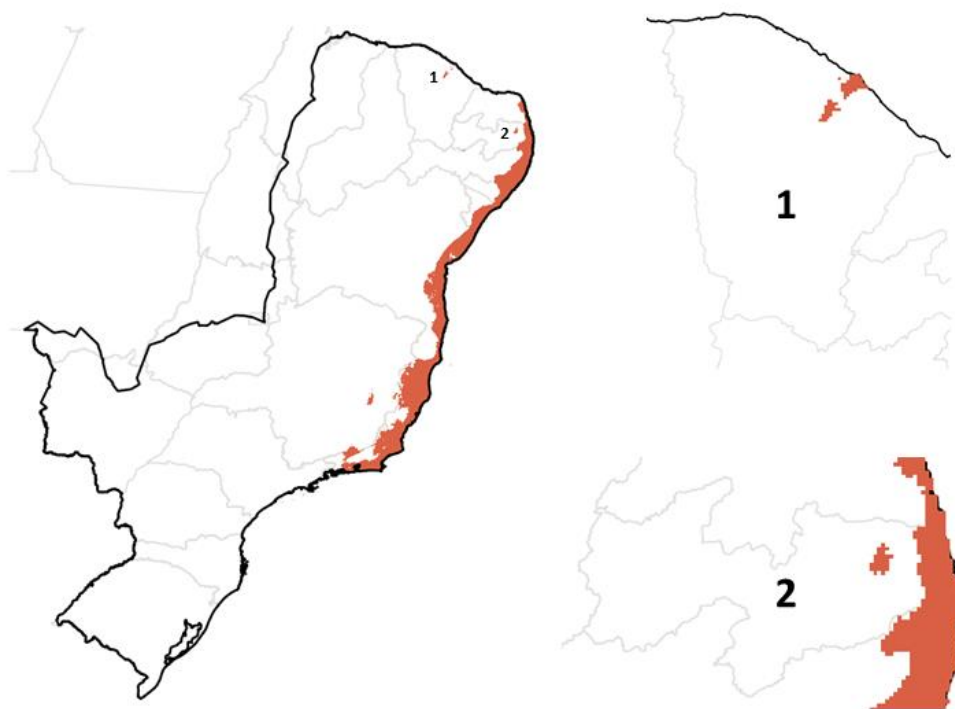


Figura 11. Distribuição potencial de *Myrmotherula axillaris luctuosa* e pontos notáveis no Nordeste

O ponto 1, no estado do Ceará, compreende a Serra do Baturité, um enclave de Mata Atlântica, e o Município de Fortaleza e arredores deste. O único ponto de registro no Ceará se deu na Serra do Baturité por levantamento primário (RODRIGUES e col., 2004), e este ponto é considerado para a elaboração da distribuição de forma exclusiva neste estudo. Outras distribuições disponíveis o ignoram.

Os ambientes florestais de altitude inseridos na Caatinga, chamados de brejos de altitude, são relacionados à Floresta Atlântica. Esses enclaves florestais são considerados refúgios de espécies florestais que teriam avançado em um período geológico mais úmido do que o atual e que ao retornarem à sua distribuição original, permaneceram em ilhas de Floresta Atlântica em locais favoráveis (MARIANO, 2014).

Já Fortaleza não seria um local adequado para a espécie, pois se insere em uma região com grande urbanização, e a subespécie, por sua vez, habita ambientes com maior cobertura vegetal, se escondendo entre galhos da vegetação de sub-bosque (PARRINI, 2015). Em estudo realizado por Melo (2013) no litoral do estado da Paraíba *Myrmotherula axillaris luctuosa* estaria associada às áreas de grande umidade, árvores grandes e sub-bosque denso, pela oferta de recurso alimentar destes habitats.

Não existe registro da presença da ave em Fortaleza, e seria pouco provável que a *M. axillaris luctuosa* pudesse ser encontrada lá dada a grande urbanização local. portanto seria mais factível considerar para a distribuição as áreas de Mata Atlântica próximas, observadas na Figura 12.

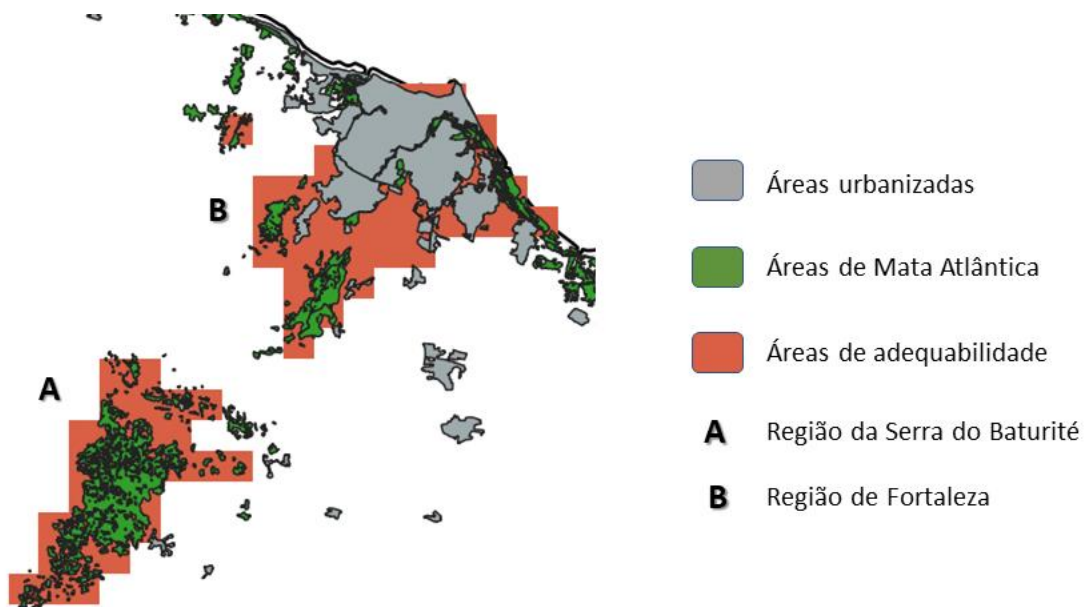


Figura 12. Distribuição potencial de *Myrmotherula axillaris luctuosa*. Detalhamento do ponto 1.

O segundo ponto, no estado da Paraíba, compreende área próxima ao Parque Estadual Mata do Pau-Ferro e Área de Proteção Ambiental Roncador, em região considerada para Reserva da Biosfera da Mata Atlântica (Figura 13). Também é uma área sem registro de presença da espécie, mas possível de ser ocupada pela espécie, devido às suas características ambientais gerais. Pela falta de registro no local, a região não tinha considerada em distribuições anteriores a este estudo.

Segundo Mariano (2014) o conhecimento da avifauna nas florestas de altitude do Nordeste é insuficiente. Entre os estados da Paraíba e Pernambuco existiriam mais de 30 enclaves, com conhecimento em apenas 6 destes.

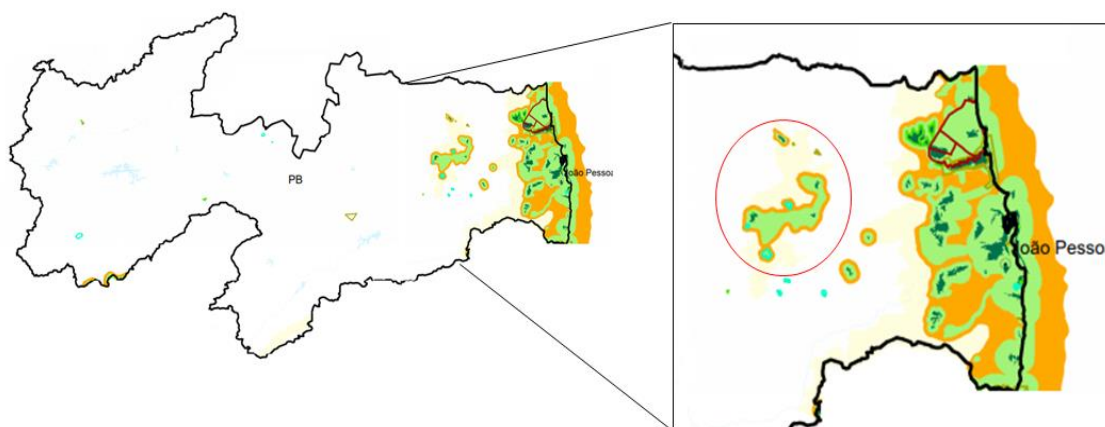


Figura 13. Áreas consideradas pela Reserva da Biosfera da Mata Atlântica na Paraíba. O círculo vermelho se aproxima da área adequada fora do litoral. Fonte: UNESCO, 2021

As variáveis ambientais extraídas dos pontos de ocorrência observadas no Quadro 1 nos apresentam informações importantes sobre a amplitude do nicho da espécie. As medidas estão de acordo com o que se imagina para a subespécie, inclusive a elevação, que teve seu máximo em 800 metros, mas que na maior parte das vezes é de valores bem mais baixos, concordando que a *Myrmotherula axillaris luctuosa* ocupa, preferencialmente as florestas em terras baixas.

A choquinha-do-flanco-branco possui muitos registros desde que foi primeiramente descrita por Pelzeln em 1868. Alguns destes locais já não poderiam fazer parte de seu habitat pelas grandes transformações de uso do solo. O grande número de registros é um ponto positivo para a modelagem e o conhecimento que temos sobre sua biologia auxilia na delimitação da sua distribuição, quase como uma etapa adicional da modelagem, a que alguns se referem como avaliação do especialista (GIANNINI e col., 2012).

Apesar destas características favoráveis, nunca houve uma modelagem para esta delimitação e interpretação de seu alcance. Quando cada órgão ou site delimita de forma diferenciada sua distribuição, de acordo com seus dados, gera uma divergência de informação que pode levar à inconformidade e prejudicar o conhecimento da fauna de alguns estados, da Mata Atlântica e o entendimento das dinâmicas populacionais.

A distribuição modelada ficou próxima ao que já se concebia para a subespécie, adicionando, contudo, locais no Nordeste que antes não se supunha, mas que convidam para levantamentos locais, especialmente no estado da Paraíba.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMOÊDO, S. C.; VASCONCELOS, C. C.; DIELE-VIEGAS, L. M.; FERRAZ, I. D. K.; VICENTINI, A. Previsão da distribuição atual e futura de *Carapa guianensis aubl.* (Meliaceae) frente às mudanças climáticas. **Anais do 40º Encontro Regional de Botânicos**, XI Jornada Capixaba de Botânica, 07 a 10 de dezembro de 2020.

BATALHA-FILHO, H. **Padrões e processos de diversificação em aves da Amazônia e da Mata Atlântica**. Tese apresentada à Universidade de São Paulo. São Paulo, 2012.

BATALHA-FILHO, H.; FJELDSA, J.; FABRE, P.-H.; MIYAKI, C. Y. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **J Ornithol.**, v. 154, n.41–50, 2013.

BATALHA-FILHO, H.; MIYAKI, C. Y. Filogeografia da Mata Atlântica. **Revista da Biologia**. v. Esp. Biogeografia: 31-34, 2011.

BATALHA-FILHO, H.; MIYAKI, C. Y. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica. **Fronteiras**, v.3, n.2, p.34-44, jul-dez. 2014.

BELMONTE-LOPES, R. **Investigando o isolamento esplêndido da América do Sul: filogenia e biogeografia histórica dos *Thamnophilidae* (aves: passeriformes: Tyranni)**. Tese apresentada à Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2013.

BRAVO, G. A.; REMSEN JR, J. V., and BRUMFIELD, R. T. Adaptive processes drive ecomorphological convergent evolution in antwrens (*Thamnophilidae*). **Evolution**, v.68, n.10: 2757–2774, 2014.



CARVALHO, C. J. B. e ALMEIDA, E. A. B. (organizadores). **Biogeografia da América do Sul: Análise de Tempo, Espaço e Forma**. 2ª ed., São Paulo, Editora Roca, 2016.

CARVALHO, C. S. **Relações Biogeográficas entre Comunidades de Aves Suportam Diferentes Histórias na Mata Atlântica**. Dissertação apresentada à Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2014.

CERQUEIRA, R. Determinação de distribuições potenciais de espécies. *in*: Peres-Neto, P. R.; Valentin, J. L.; Fernandez, F. A. S. (Eds.). Vol. II. Tópicos em tratamentos de dados biológicos. Rio de Janeiro: **Oecologia Brasiliensis**, p. 141-161, 1995

CLEMENTS, J. F.; SCHULENBERG, T. S.; ILIFF, M. J.; BILLERMAN, S. M.; FREDERICKS, T. A.; SULLIVAN, B. L., and WOOD, C. L. 2019. **The eBird/Clements Checklist of Birds of the World: v2019**. Disponível em <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/> acesso em 15/01/2021.

COSTA, M. A. S. M. **Efeitos das mudanças climáticas na distribuição geográfica de Thamnophilidae endêmicos da Mata Atlântica, baseado em modelagem de nichos ecológicos**. Dissertação submetida à Universidade Federal do Espírito Santo. Vitória, 2010.

CRACRAFT, J. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation Within the South American Avifauna: Areas of Endemism. **Ornithological Monographs**, n. 36, Neotropical Ornithology, pp. 49-84, 1985.

DANTAS, G. P. M.; CABANNE, G. S. & SANTOS, F. R. How past vicariant events can explain the Atlantic Forest biodiversity, pp. 429–442. In: Grillo, O. & Venora, G. (Orgs.), **Ecosystems Biodiversity**. Rijeka: InTech, 2011.

GIANNINI, T. C.; SIQUEIRA, M. F.; ACOSTA, A. L.; BARRETO, F. C.C.; SARAIVA, A. M. & ALVES-DOS-SANTOS, I. Artigo de Revisão: Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. **Rodriguésia**, v.63, n.3: 733-749, 2012.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889. 11, 1969.

HIJMANS, R. J.; PHILLIPS, S.; LEATHWICK, J.; and ELITH, J. **Dismo: Species Distribution Modeling**. R Package Version 1.1-4, 2017.

IRESTEDT, M.; FJELDSA, J.; JOHANSSON, U.S.; ERICSON, P.G.P. Systematic relationships and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). **Mol Phylogenet Evol**, v.23:499–512, 2002.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. Disponível em <https://www.iucnredlist.org/species/103657471/112309679> acesso em 10/08/2021

JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LOBO, J.M. & HORTAL, J. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modeling. **Diversity and Distributions**, v. 14: 885-890, 2008.

KUPRIYANOV, V. M. S. **Análise de conteúdo estomacal de aves Furnariida (Passeriformes)**. Dissertação apresentada à Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

LEDO, R. M. D., & COLLI, G. R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic Forest revisited. **Journal of Biogeography**, v.44, n. 11, 2551–2563, 2017.

LIMA, N. E.; CARVALHO, A. A.; LIMA-RIBEIRO, M. S. & MANFRIN, M. H. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. **Rodriguésia**, v.69, n.4: 2209-2222, 2018.

MALDONADO-COELHO, M. Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic Forest fire-eye antbirds (Aves: Thamnophilidae). The Linnean Society of London, **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 105, 900–924, 2012.

MARIANO, E. F. Relações **Biogeográficas entre A Avifauna de Florestas de Altitude no Nordeste do Brasil**. Tese apresentada a Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2014.

MELLO, R. C. **Modelagem de nicho ecológico de espécies do grupo *Rhinella granulosa* (Amphibia, Anura, Bufonidae): definindo os limites de distribuição atual**. Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Universidade Federal Rural da Amazônia, Capitão Poço- PA, 2018.

MELO, D. C. **Comunidades de aves de sub-bosque de remanescentes florestais de Mata Atlântica do Nordeste do Brasil: composição, diversidade e habitat.** Dissertação apresentada à Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2013.

MOREIRA-LIMA, L. e SILVEIRA, L. F. Aves da Mata Atlântica. *in: Revisões em Zoologia: Mata Atlântica.* MONTEIRO-FILHO, Emygdio Leite De Araujo E CONTE, Carlos Eduardo (Orgs.). Editora UFPR, 2018.

MOREIRA-LIMA, L. **Aves da Mata Atlântica: riqueza, composição, status, endemismos e conservação.** Dissertação apresentada ao Instituto à Universidade de São Paulo. São Paulo, 2013.

MUYLAERT, R. L.; VANCINE, M. H.; BERNARDO, R.; OSHIMA, J. E. F.; SOBRAL-SOUZA, T.; TONETTI, V. R.; NIEBUHR, B. B. & RIBEIRO, M. C. Uma nota sobre os limites territoriais da Mata Atlântica. **Oecologia Australis.** V.22, n.3: 302–311, 2018.

NEGRÃO, D. S. G.; & LÖWENBERG-NETO, P. Seleção das Variáveis Preditoras para Modelagem Correlativa de Distribuição de Espécies na América do Sul. **Oecologia Australis**, v.22, n.2: 117–129, 2018.

PAGLIA, A. P; REZENDE, D. T.; KOCH, I.; KORTZ, A. R. & DONATTI, C. Modelos de Distribuição de Espécies em Estratégias para a Conservação da Biodiversidade e para Adaptação Baseada em Ecossistemas Frente a Mudanças Climáticas. **Natureza & Conservação**, v.10, n.2:231-234, 2012.

PIACENTINI, V. Q.; ALEIXO, A., AGNE, C. E.; MAURÍCIO, G. N.; PACHECO, J. F.; BRAVO, G. A.; BRITO, G. R. R.; NAKA, L. N.; OLMOS, F.; POSSO, S.; SILVEIRA, L. F.; BETINI, G. S.; CARRANO, E.; FRANZ, I.; LEE, A. C.; LIMA, L. M.; PIOLI, D.; SCHUNCK, F.; AMARAL, F. R. do; BENCKE, G. A.; COHN-HAFT, M.; FIGUEIREDO, L. F. A.; STRAUBE, F. C. and CESARI, E. Lista comentada das aves do Brasil pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v.23, n.2, 91-298, 2015.

RIDGELY, R. S. and TUDOR G. **Field Guide to the Songbirds of South America: The Passerines.** University of Texas Press, 1ª ed., 2009.

RIDGELY, R. S.; GWYNNE, J.; TUDOR, G. e ARGEL, M. **Aves do Brasil: Mata Atlântica do Sudeste**. Editora Horizonte. São Paulo, 2015.

RODRIGUES, F. A. **Um Método de Referência para Análise de Desempenho Preditivo de Algoritmos de Modelagem de Distribuição de Espécies**. Tese apresentada à Universidade de São Paulo. São Paulo, 2012.

RODRIGUES, R. C; AMARAL, A. C. A do; SALES JÚNIOR, L. G. **Aves do Maciço do Baturité, Ceará**. João Pessoa: Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, 2004.

SENE, F. M. **Cada Caso, Um Caso... Puro Acaso: Os processos de evolução biológica dos seres vivos**. Ribeirão Preto, SP: Sociedade Brasileira de Genética, 2009.

SILVA, E. A. **Modelagem de Distribuição do Complexo de Espécies *Thamnophilus punctatus* (Aves, Thamnophilidae): Uma Linhagem de Florestas Secas dos Neotrópicos**. Dissertação apresentada ao Programa à Universidade Federal Rural de Pernambuco. Serra Talhada, 2018.

SILVA, J. M. C. biogeographic analysis of the South American avifauna. **Steenstrupia**, v. 21, p. 49-67, 1995.

SILVA, R. S. A; MACHADO, A. F; SILVA, C. A; COSTA, D. A; SILVA, R. J. Implicações das mudanças climáticas na distribuição de habitat adequados para poaia (*Psycothria ipecacuanha*). **Anais do XIV Congresso de Ecologia**, São Lourenço – MG, 22 a 26 de setembro de 2019.

SNETHLAGE, E. **Boletim do Museu Goeldi (Museu Paraense) de História Natural e Ethnographia, Tomo VIII: Catálogo das Aves Amazônicas**. Pará, 1914.

TOBIAS, J. A.; BRAUN, J. D.; BRUMFIELD, Robb T.; DERRYBERRY, Elizabeth P.; KIRSCHER, Alexander N. G. & SEDDON, Nathalie. The importance of suboscine birds as study systems in ecology and evolution. **Ornitologia Neotropical**, v.23:261-274, 2012.

TOBIAS, J. A.; SEDDON, N.; SPOTTISWOODE, C. N.; PILGRIM, J. D.; FISHPOOL, L. D. C. & COLLAR, N. J. Quantitative criteria for species delimitation. **Ibis**, v.152, 724–746, 2010.

WHITNEY, B. M. and PACHECO, J. F. Distribution and conservation status of four *Myrmotherula* antwrens (Formicariidae) in the **Atlantic Forest of Brazil**. **Bird Conservation International**, v.5:421-439, 1995.

WIKIAVES. **choquinha-de-flanco-branco**. Disponível em <https://www.wikiaves.com.br/552816&tm=f&t=b&o=dp&desc=1&o=dp> acesso em 10/08/2021.

ZANELLA, F. C. Evolução da Biota da Diagonal de Formações Abertas Secas da América do Sul. *In*: Carvalho e Almeida. **Biogeografia da América do Sul**. Roca, 2011.

## Capítulo 2

Varição acústica de *Myrmotherula axillaris luctuosa* na Mata Atlântica

## 1. INTRODUÇÃO

Existe um aumento recente no interesse em se estudar as aves da subordem Suboscines e com elas a natureza da sua vocalização. A grande diferença desta subordem em relação à subordem Oscines é a limitação ou mesmo inexistência de aprendizagem vocal (TOBIAS e col., 2012). Suboscines sofreram radiação evolutiva na região Neotropical e é possível encontrar algumas espécies ocupando uma área de distribuição extensa, como é o caso do bem-te-vi (*Pitangus sulphuratus*, Tyrannidae). A ligação genética ao canto dos Suboscines pode ser usada para identificação de subpopulações em diferentes regiões, separar uma suposta espécie ou unir supostas espécies (LOVETTE e FITZPATRICK, 2016).

A vocalização inata e relativamente simples em Suboscines pode sugerir que existe pouca variação acústica entre indivíduos ou populações de espécies desse grupo. No entanto, estudos demonstram a existência de diferentes padrões de variação geográfica na estrutura de sinais acústicos em Suboscines. Por exemplo, o canto do bem-te-vi varia geograficamente acompanhando a variação em características ambientais abióticas (*i.e.*, variação clinal), apesar de não haver diferenças acústicas no canto entre subespécies ou em relação à distância geográfica entre indivíduos (RODRIGUES, 2017). Em *Empidonax alnorum* (Tyrannidae), por outro lado, existem pequenas diferenças estruturais no canto entre seis regiões diferentes, relacionadas com a posição geográfica (LOVELL e LEIN, 2013), mas não a subespécies (LOVELL e LEIN, 2004). Isler e col. (2005) demonstraram variação clinal no número de notas por segundo em populações contíguas de *Thamnophilus caerulescens* (Thamnophilidae) e, mais recentemente, temos outro exemplo da mesma família; subespécies de *Taraba major* diferem acusticamente em parâmetros de tempo e frequência (variação discreta), assim como existe um aumento nestas diferenças com a distância geográfica entre indivíduos (variação gradual) (SEMENTILI-CARDOSO e col., 2018).

As diferenças encontradas nos cantos dos Suboscines podem ocorrer devido a fenômenos como o da adaptação acústica, em que diferenças no clima ou habitat entre regiões geográficas provocariam alterações nas vocalizações para maximizar sua propagação espacial no ambiente (MORTON, 1975). De acordo com essa hipótese,

poderíamos esperar uma variação clinal na estrutura acústica do canto acompanhando a variação geográfica na estrutura do habitat ou clima. Por outro lado, o isolamento por distância sugere que diferenças na estrutura acústica do canto aumentam com a distância geográfica entre indivíduos (variação gradual), possivelmente devido ao tempo de isolamento e ao acúmulo de diferenças genéticas entre esses indivíduos. Finalmente, barreiras filogeográficas podem favorecer a evolução de um terceiro de padrão de variação geográfica, a variação discreta, quando há variação acústica entre populações de regiões isoladas umas das outras atualmente ou no passado (RAPOSO e HÖFLING, 2003; ISLER e col., 2005). Portanto, para compreender os padrões atuais de variação geográfica no canto das aves, é fundamental entender a filogeografia histórica da espécie ou táxon.

As aves na Mata Atlântica se distribuem de forma heterogênea no bioma. As chamadas áreas de endemismo podem ser vistas como unidades históricas da Biogeografia com táxons de diferentes origens e especial potencial evolutivo local (CARVALHO e ALMEIDA, 2016).

Na Mata Atlântica, são reconhecidas pelo menos cinco regiões que preenchem os requisitos e poderiam ser consideradas áreas de endemismo. Para os passeriformes, três áreas de endemismo já foram apontadas por Silva e col. (2004) no alcance da distribuição de *Myrmotherula axillaris luctuosa*, sendo elas: Pernambuco, que engloba as florestas verdes, semidecíduas e caducifólias ao norte do rio São Francisco, incluindo o litoral dos estados da Paraíba, Pernambuco e Alagoas; Litoral da Bahia, configurando uma área de florestas de planícies sempre verdes entre os rios Jiquiriçá e Jequitinhonha; e Serra do Mar, composta por ambientes mais heterogêneos, com Restingas e florestas, se estendendo de Santa Catarina ao Espírito Santo (até o rio Doce), estando a *Myrmotherula axillaris luctuosa* presente em apenas parte desta área, como observado no capítulo 1.

A história da diversificação evolutiva na Mata Atlântica aparenta ser profundamente influenciada pelos mecanismos de oscilação climática do Pleistoceno em toda a sua extensão latitudinal (MALDONADO-COELHO, 2012). Contudo, existe discussão se as atuais áreas de endemismo teriam correspondência com áreas de refúgio do Pleistoceno



(CRACRAFT, 2014). Modelos indicaram a existência de um refúgio grande e estável no estado da Bahia, e de refúgios menores ao longo da costa do Nordeste, sendo uma de importância relevante, o refúgio de Pernambuco. Existe ainda a possibilidade de refúgios menores ao sul do rio Doce, destacando-se a paisagem florestada instável em São Paulo no final do Pleistoceno (DANTAS e col., 2011; BATALHA-FILHO e MIYAKI, 2014). Estas quebras filogeográficas estariam ligadas aos ciclos glaciais Pleistocênicos e à teoria dos refúgios florestais, com efeito vicariante em algumas linhagens observadas como é apontado na Figura 14 (BATALHA-FILHO e MIYAKI, 2011; BATALHA-FILHO, 2012).



Figura 14. Localização aproximada das quebras filogeográficas da Mata Atlântica.

Fonte: BATALHA-FILHO e MIYAKI, 2011

Alternativamente, regiões contíguas podem apresentar características diferentes, exercendo forças seletivas diferenciadas que fazem organismos divergirem fenotipicamente ao longo de um gradiente. Essa hipótese, conhecida como gradiente ecológico, poderia ser uma das explicações para diferenças fenotípicas dentro da mesma espécie com uma grande área de distribuição (DANTAS e col., 2011). O

entendimento sobre gradientes ecológicos parece ser aplicável à Mata Atlântica, visto que sua extensão latitudinal permitiria diversificações populacionais parapátricas, aliado a diferentes pressões seletivas causadas por diferenças regionais de fatores bióticos e abióticos observáveis nesta extensão (BATALHA-FILHO, 2012).

*Myrmotherula axillaris* tem distribuição disjunta, com subespécies amazônicas previstas e uma subespécie na Mata Atlântica (*Myrmotherula axillaris luctuosa*). Contudo, devido à variação ambiental latitudinal e às quebras filogeográficas da Mata Atlântica encontradas na extensão da Mata Atlântica, poderíamos encontrar diferenças fenotípicas (e.g. no canto) perceptíveis entre populações dentro da mesma subespécie *luctuosa*. Portanto, este capítulo objetiva investigar a variação geográfica no canto de *Myrmotherula axillaris luctuosa* na Mata Atlântica. Foram testados três possíveis padrões de variação geográfica no canto da subespécie: padrão de variação discreta, gradual e clinal. Espera-se que a estrutura acústica do canto varie entre os blocos formados pelas quebras filogeográficas, devido ao isolamento histórico entre essas populações (hipótese da variação discreta); ou que a estrutura do canto se relacione a um gradiente climático ou ambiental, que aqui está sendo representado pela latitude (hipótese de variação clinal); ou, finalmente, que a variação acústica do canto aumente com a distância entre os indivíduos (hipótese da variação gradual), devido ao tempo de isolamento por distância e considerando toda a extensão da distribuição da espécie.

## 2. METODOLOGIA

Os arquivos sonoros dos cantos de *Myrmotherula axillaris luctuosa* em toda a região da Mata Atlântica foram obtidos em bancos de dados digitais até novembro de 2019: xeno-canto (<https://xeno-canto.org/>), WikiAves (<https://www.wikiaves.com.br/>), Macaulay Library (<https://www.macaulaylibrary.org/>) e Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (FNJV) (<https://www2.ib.unicamp.br/fnjv/>). As gravações foram escolhidas segundo critérios que envolveram: arquivos contendo cantos (arquivos contendo somente chamados foram excluídos), ruído ambiental razoável (que não se sobreponha ao

canto), pouco ou nenhum som de chuva. Também foi dada preferência a arquivos em que o canto da *Myrmotherula axillaris* não estivesse sobreposto a cantos de outras espécies e foram excluídos arquivos sinalizados como produto de playback. Foram considerados cantos as vocalizações mais complexas, constituídas por uma série de notas emitidas em sucessão e em maior número do que as vocalizações consideradas como chamados, caracterizadas por um número menor de notas, menor duração e elementos diferentes dos cantos. Os arquivos continham números variados de cantos, desde 1 a 40 cantos utilizáveis para análise.

Os arquivos sonoros foram obtidos em formatos (mp3 ou WAVE) e resoluções variadas (16 ou 24 bits). Todos os arquivos foram padronizados usando software Adobe Audition 2015.0 para WAVE, 44,1 kHz (taxa de amostragem) e 24 bits (resolução). Os arquivos foram organizados em planilha e tiveram atribuídos a cada um a localização geográfica (fornecida pelo site ou por inferência, a partir do local atribuído à gravação) e o bloco ao qual pertencia, de acordo com as quebras filogeográficas observadas na figura 1, obedecendo o seguinte esquema: localização no Rio de Janeiro e Espírito Santo até a margem sul do rio Doce (Bloco I), margem norte do rio Doce à margem sul do rio São Francisco (Bloco II) e ao norte do rio São Francisco (Bloco III), sendo 76 vocalizações no Bloco I (13 indivíduos), 143 vocalizações no Bloco II (33 indivíduos) e 50 vocalizações no Bloco III (13 indivíduos) (Figura 15).

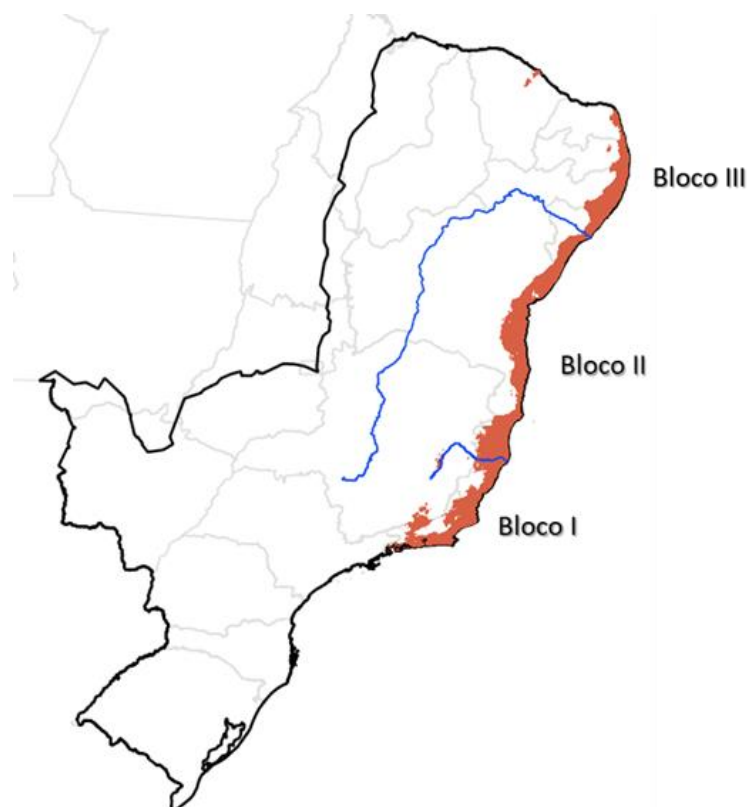


Figura 15. Esquema de organização dos blocos para análise de variação acústica de *Myrmotherula axillaris luctuosa*

O início e o fim de cada seleção foram delimitados usando o software Raven Pro 1.6. O software foi utilizado para gerar as medidas dos cantos e gerou tabelas de informações para cada arquivo analisado que foram reunidas e processadas no software Rstudio (versão 1.4.1103) para extração dos parâmetros acústicos. Antes da extração das métricas acústicas, foram removidas de cada gravação as frequências abaixo de 0,5 kHz e acima de 6 kHz para reduzir o ruído de fundo. O processo resultou em 52 arquivos sonoros, sendo 75 seleções de canto para o Bloco I (12 arquivos), 133 seleções para o Bloco II (28 arquivos) e 45 seleções para o Bloco III (12 arquivos).

Dos parâmetros calculados pelo Rstudio, oito foram eleitos para este estudo, com base no estudo de Araya-Salas e col. (2017) e Sales (2016), que analisou as consequências da compressão de arquivos de áudio para estudos bioacústicos na família Thamnophilidae, e inspeção da distribuição (histograma) dos parâmetros observada no Rstudio (parâmetros com uma distribuição que desviavam muito da normalidade foram

retirados das análises): Duração (s), Frequência média (kHz), Frequência mediana (kHz), Primeiro quartil de frequência (FreqQ25, kHz), Terceiro quartil de frequência (FreqQ75), Tempo mediano (s), Primeiro quartil de tempo (TimeQ25, s), Terceiro quartil de tempo (TimeQ75, s). Uma breve descrição dos parâmetros é observada na Tabela 2

Tabela 2. Descrição dos parâmetros acústicos utilizados nas análises

Parâmetro	Descrição	Unidade
Duração	Corresponde ao comprimento do sinal	segundos
Frequência média	Média ponderada do espectro de frequência	kHz
Frequência mediana	Frequência em que o sinal é dividido em dois intervalos de frequência de igual energia	kHz
FreqQ25	Frequência na qual o sinal é dividido no intervalo de frequência de 25% de energia	kHz
FreqQ75	Ponto que divide a seleção em intervalo de frequência em 75% de energia	kHz
TimeQ25	Momento em que o sinal é dividido em no intervalo de tempo de 25% de energia	segundos
TimeQ75	Momento em que o sinal é dividido em no intervalo de tempo de 75% de energia	segundos

O número de notas foi mensurado manualmente nos espectrogramas com auxílio do programa Raven Pro 1.6 e o ritmo foi calculado pela divisão do número de notas pela duração de cada canto.

É sabido que as análises acústicas podem ser afetadas por formatos compactado de áudio, levando a uma perda de informações que não poderiam ser resgatadas pela alteração de formato, contudo o uso destes formatos compactados é bastante difundido nos trabalhos bioacústicos por serem uma numerosa fonte de informação em bancos de dados acústicos (ARAYA-SALAS e col., 2017). Além disso, foi dada preferência a parâmetros de frequência e tempo que não perdem qualidade com a compressão dos

áudios em MP3 e posterior transformação para WAVE (SALES, 2016; ARAYA-SALAS e col., 2017).

## 2.1. Testes estatísticos

Os testes estatísticos utilizados para verificar a similaridade dos cantos de *Myrmotherula axillaris luctuosa* entre os três blocos analisados foram a Análise de Componentes Principais – PCA, Teste de Mantel e Modelo Linear Misto.

A PCA é uma análise multivariada que condensa a informação de diversas variáveis em um número menor de componentes estatísticos não correlacionados sem que haja perda considerável da informação contida nas variáveis originais. Os componentes principais se tornam as variáveis utilizadas na análise e explicam a maior parte da variação total no conjunto de dados (BRUCE e BRUCE, 2019). Foram realizadas duas PCAs. A primeira com as médias dos parâmetros acústicos por gravação (ou indivíduo), que foi usada nos testes de Mantel e a segunda com todos os dados, usada no Modelo Linear Misto. As premissas para realização da PCA foram checadas por meios de testes de adequação amostral de Kaiser-Meyer-Olkin (0,64 na primeira PCA e 0,71 na segunda PCA) e do teste de esfericidade de Bartlett ( $\chi^2 = 1094,36$ , gl = 45,  $p < 0,0001$  na primeira PCA e  $\chi^2 = 4337,136$ , gl = 45,  $p < 0,0001$  na segunda PCA).

O Teste de Mantel foi utilizado para avaliar se a variação acústica no canto aumenta com a distância entre indivíduos (hipótese da variação gradual). Especificamente, o Teste de Mantel foi utilizado na avaliação da correlação entre a distância geográfica e a distância dos parâmetros acústicos entre indivíduos, através do cálculo da associação entre os elementos dessas duas matrizes de distância advindas dos mesmos indivíduos amostrados, determinando a significância dessa associação (TESSAROLO, 2010). Foram realizados dois tipos deste teste, um com todos os dados, analisando a significância da distância geográfica sobre a distância acústica (Mantel 1) em toda a extensão da distribuição, e outro teste segmentando os dados por blocos (Mantel 2), utilizando o índice de correlação de Pearson entre as matrizes ao nível de significância de 5%. Cada

um foi realizado três vezes, uma vez com cada uma das variáveis resposta (pc1, pc2 e pc3).

O Modelo Linear Misto foi utilizado para testar se existe uma variação acústica no canto entre indivíduos de distintos blocos geográficos na Mata Atlântica, ou se a variação acústica no canto está relacionada com a latitude, o que poderia indicar uma relação entre estrutura do canto e condições ambientais. O Modelo Linear Misto utiliza variáveis preditoras fixas e aleatórias, também ao nível de significância de 5%. Foram construídos três modelos, um tendo pc1, outro com pc2 e outro tendo pc3 como variável resposta. Nos três modelos, a latitude e os blocos foram incluídos como variáveis preditoras fixas e a identidade da gravação (representando a identidade do indivíduo) foi incluída como variável aleatória.

### 3. RESULTADOS

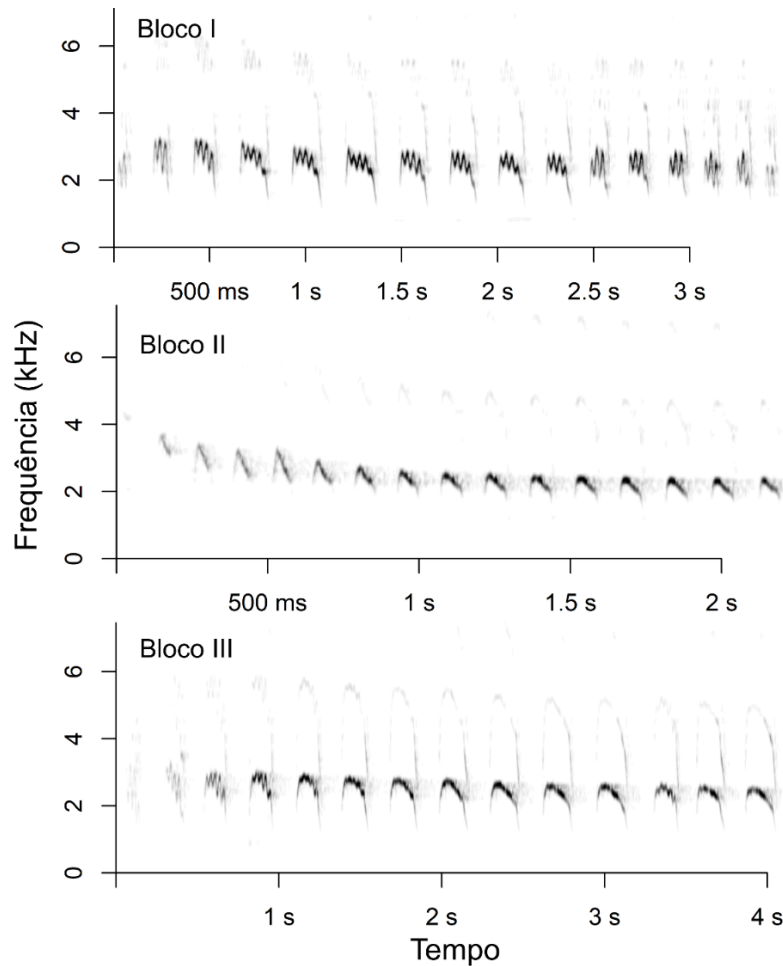
Os cantos nos três blocos da Mata Atlântica apresentam valores próximos, que podem nos ajudar a entender como a variação acústica ocorre entre os três blocos (Tabela 3). Outra observação interessante é que mesmo apresentando pequenas variações, no geral as populações de *Myrmotherula axillaris luctuosa* não possuem grandes diferenças acústicas (Figura 16).

Tabela 3. Média, desvio padrão, valores máximos e mínimos dos cantos nos blocos da Mata Atlântica

Bloco I				
	Média	Desv Pad	Máximo	Mínimo
Duração	2,404	1,020	4,424	1,067
Freq média	2,677	0,203	3,319	2,032
Freq mediana	2,508	0,120	2,751	2,145
FreqQ25	2,233	0,235	2,480	1,104
FreqQ75	2,846	0,413	4,583	2,481
Tempo mediano	1,217	0,450	2,123	0,567
TimeQ25	0,701	0,244	1,209	0,299
TimeQ75	1,771	0,719	3,162	0,771
N notas	10,173	3,971	17,000	5,000
Ritmo	4,321	0,542	5,877	3,442
Bloco II				
	Média	Desv Pad	Máximo	Mínimo
Duração	2,602	0,987	4,959	1,143
Freq média	2,912	0,258	3,642	2,075
Freq mediana	2,703	0,194	3,280	2,191
FreqQ25	2,415	0,208	2,678	1,373
FreqQ75	3,122	0,538	5,549	2,444
Tempo mediano	1,422	0,470	2,580	0,707
TimeQ25	0,865	0,278	1,733	0,327
TimeQ75	1,979	0,693	3,646	0,960
N notas	11,218	4,464	25,000	5,000
Ritmo	4,330	0,469	5,467	3,001
Bloco III				
	Média	Desv Pad	Máximo	Mínimo
Duração	3,055	0,940	4,728	1,215
Freq média	2,720	0,218	3,656	2,321
Freq mediana	2,622	0,144	2,911	2,387
FreqQ25	2,323	0,188	2,663	1,620
FreqQ75	2,883	0,347	4,734	2,583
Tempo mediano	1,646	0,484	2,615	0,633
TimeQ25	0,990	0,318	1,746	0,378
TimeQ75	2,307	0,677	3,427	0,866
N notas	11,111	3,419	18,000	5,000
Ritmo	3,652	0,209	4,115	3,304



Figura 16. Espectrogramas dos cantos dos três blocos da mata Atlântica



As duas PCAs realizadas reduziram as variáveis a apenas três componentes principais (pc1, pc2 e pc3). A primeira PCA considerou o indivíduo (média de parâmetros acústicos de cantos por gravação) como unidade amostral, enquanto a segunda PCA considerou cada canto como uma unidade amostral, englobando cantos de um mesmo indivíduo e de diferentes indivíduos. Os três componentes (pc1, pc2 e pc3) sintetizaram juntos 89% da variação dos dados acústicos originais (47% para pc1, 30% para pc2 e 12% para pc3), considerando a gravação como unidade amostral (primeira PCA) e 89% da variação dos dados (47% para pc1, 30% para pc2 e 12% para pc3), considerando o canto como unidade amostral (segunda PCA). A variação explicada pelos componentes principais e as correlações entre as variáveis acústicas e cada componente foram sumarizados no quadro a seguir (Quadro 2). Em ambas as análises, pc1 se relacionam positivamente a parâmetros de tempo do canto (Duração, Tempo mediano, TimeQ25 e Time Q75) e

número de notas, os altos valores de pc2 indicam maiores valores de frequência acústica do canto (Frequência média, Frequência mediana, FreqQ25 e FreqQ75) e pc3 está relacionado positivamente com o ritmo.

Quadro 2. Autovalores dos parâmetros acústicos analisados e variância explicada pelos componentes principais na primeira e segunda Análise de Componentes Principais (PCA). Os valores em negrito correspondem à seleção ao componente da referida coluna.

Parâmetros	Primeira PCA			Segunda PCA		
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Duração	<b>0,98</b>	-0,06	-0,08	<b>0.98</b>	-0.09	-0.11
Frequência média	-0,02	<b>0,97</b>	0.08	-0.06	<b>0.97</b>	0.07
Frequência mediana	-0.04	<b>0.90</b>	-0.15	-0.15	<b>0.89</b>	-0.23
FreqQ25	-0.09	<b>0.79</b>	-0.25	-0.13	<b>0.79</b>	-0.35
FreqQ75	0.04	<b>0.79</b>	0.27	0.07	<b>0.78</b>	0.33
Tempo mediano	<b>0.99</b>	-0.02	-0.13	<b>0.98</b>	-0.02	-0.13
TimeQ25	<b>0.92</b>	0.01	-0.17	<b>0.93</b>	-0.01	-0.15
TimeQ75	<b>0.99</b>	-0.04	-0.09	<b>0.98</b>	-0.06	-0.11
Número de notas	<b>0.93</b>	-0.07	0.33	<b>0.94</b>	-0.13	0.23
Ritmo	-0.13	-0.03	<b>0.94</b>	-0.19	-0.07	<b>0.89</b>
Proporção de variância explicada (%)	0.47	0.30	0.12	0.47	0.30	0.12

O teste de Mantel 1 retornou um valor não significativo para pc1 ( $p=0,477$ ) e para pc2 ( $p=0,405$ ), sugerindo que não há relação entre a distância geográfica e a distância acústica considerando a média de parâmetros acústicos de cantos dos indivíduos e ampla escala geográfica para os parâmetros de tempo e frequência. Contudo na pc3 p-valor foi bem baixo ( $p=0,001$ ), mostrando significância neste parâmetro.

A análise realizada por blocos (Mantel 2) relacionou somente os indivíduos dentro de cada bloco. Nesta análise não houve relação entre distância geográfica e distância acústica para os blocos analisados, exceto no componente pc3 (ritmo) no Bloco II (Tabela 4).

Tabela 4. Probabilidade de significância (p-valor) obtida no teste de Mantel (Mantel 2) para os três blocos da Mata Atlântica. Valor em negrito indica significância.

	Bloco I	Bloco II	Bloco III
PC1	0,079	0,425	0,719
PC2	0,351	0,121	0,209
PC3	0,635	<b>0,003</b>	0,175

O Modelo Linear Misto avaliou a variação na estrutura acústica do canto entre os blocos e em função da latitude. O pc1 variou significativamente entre os blocos ( $p=0,036$ , Figura 17), mas não foi relacionado à latitude ( $p=0,056$ ). Todos os valores das comparações *a posteriori* dos blocos em pares não mostram significância, como observado na Tabela 5

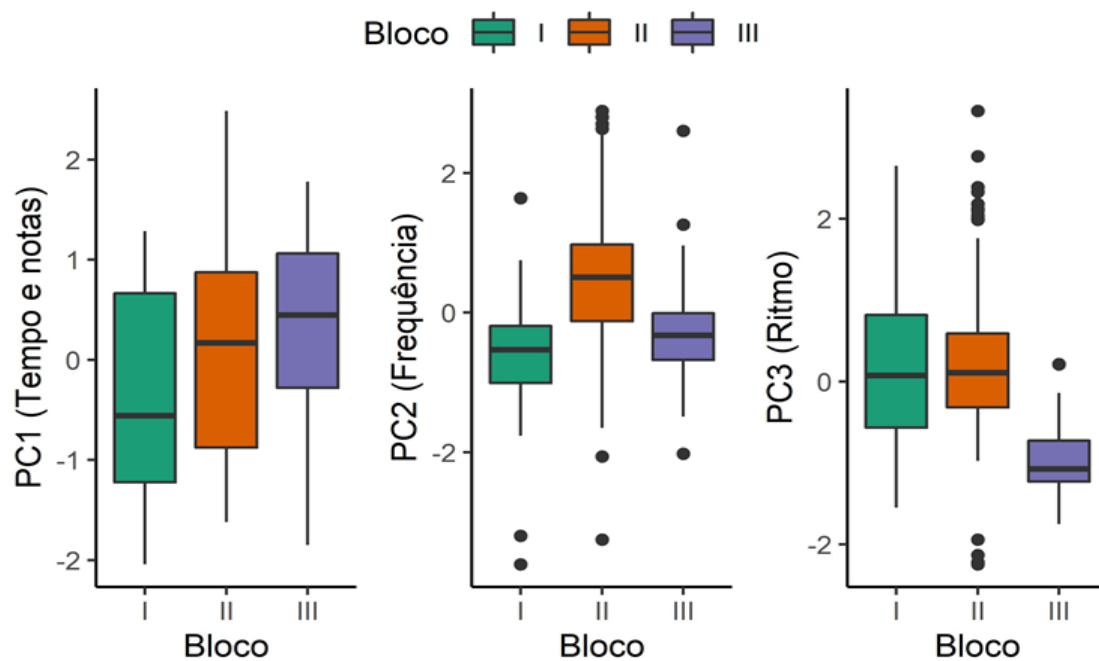


Figura 17. Parâmetros de tempo, frequência e ritmo reunidos na Análise de Componentes Principais (PCA) para os blocos da Mata Atlântica

Tabela 5. Probabilidade de significância (p-valor) obtida na componente pc1 do Modelo Linear Misto - influência dos blocos e da latitude na variação acústica

Blocos	P-valor
I – II	0,5673
I – III	0,5524
II - III	0,1985

Para o segundo componente (pc2), que representa os parâmetros de frequência acústica, os valores obtidos não variaram significativamente entre blocos ( $p=0,1097$ ) ou em relação à latitude ( $p=0,5789$ ). Por outro lado, o componente pc3 (ritmo) variou entre blocos ( $p= 0,0338$ ) e em função da latitude ( $p<0,0001$ ). Os coeficientes indicam que o ritmo do canto de *Myrmotherula axillaris luctuosa* parece se relacionar primariamente com a latitude e variar, secundariamente, entre os blocos. Apesar do valor expressivo, o ritmo do canto diferiu apenas entre os blocos I e II, como observado na Tabela 6. O ritmo do canto de *Myrmotherula axillaris luctuosa* no bloco I foi mais rápido do que nas populações do bloco II (Figura 17).

Tabela 6. Probabilidade de significância (p-valor) obtida na componente pc3 do Modelo Linear Misto - influência dos blocos e da latitude na variação acústica. Valor em negrito indica significância.

Blocos	P-valor
I – II	<b>0,0331</b>
I – III	0,0875
II - III	0,3484

#### 4. DISCUSSÃO

A variabilidade vocal das espécies com grande área de distribuição na Mata Atlântica não é assunto comum de se encontrar em trabalhos científicos, contudo o uso da bioacústica nos auxilia a entender processos ecológicos e dinâmicas evolutivas destas espécies.

No caso da *Myrmotherula axillaris luctuosa*, os resultados das análises do teste de Mantel sugerem que o ritmo dos cantos é mais distinto entre indivíduos que estão mais distantes geograficamente ao longo de toda a distribuição da subespécie na Mata Atlântica e na parte central do bioma (Bloco II).

Nesta tese não foram feitas suposições tratando rios como barreiras devido à natureza de obtenção do material amostral, contudo, apesar da literatura pertinente nos informar que esta espécie é ombrófila, evitar cruzar áreas abertas e ser de baixa dispersão (BELMONTE-LOPES, 2013), ainda não se entende a permeabilidade que uma possível barreira hídrica teria sobre uma população desta espécie.

Além dos Rios Doce e São Francisco, que limitam os blocos de estudos, existem diversos outros cursos hídricos que poderiam dificultar a dispersão populacional caso esse elemento fosse um entrave à dinâmica populacional. O papel dos rios na determinação da distribuição da biota terrestre foi algo observado pelos primeiros exploradores naturalistas (MALDONADO-COELHO, 2012). Para as aves, esse é um assunto ainda controverso. Alguns estudos já se debruçaram sobre este assunto, como Haffer (1969) e Batalha-Filho (2012).

Os blocos conservam muita semelhança acústica entre si, levando a crer que é maior a semelhança do que a dissemelhança entre os blocos. Por ser uma ave facilmente encontrada em áreas florestais, se consideramos a lógica de dinâmica populacional (ou mais seguramente, metapopulacional), é provável que tivéssemos uma maior diferença vocal caso não houvesse intercâmbio genético entre os blocos, mesmo que baixo.

O teste de Mantel limitado às localidades (blocos) – Mantel 2 – veio corroborar o resultado do teste de Mantel 1 com todo o conjunto de dados apresentou valores de significância na componente de ritmo (pc3) dentro do bloco II. As variações de ritmo dentro do bloco II podem ter sido influenciado pela área de endemismo e/ou dadas pelas pequenas diferenças ambientais dos pontos amostrais e da consequente adaptação acústica que os animais devem ter feito para compensar estas diferenças.

A análise realizada pelo Modelo Linear Misto considerando a latitude nos forneceu uma resposta relevante sobre a variação do canto na Mata Atlântica, mesmo não havendo

grandes diferenças populacionais na área de distribuição da *Myrmotherula axillaris luctuosa*, a variação significativa ocorre no mesmo componente (e parâmetro) do teste de Mantel.

Ainda não são bem entendidas as implicações de diferenças de ritmo dentro da mesma subespécie de Thamnofilídeos. Neste estudo só foi observado um tipo de canto funcional sintaticamente semelhantes para as populações atlânticas, descartando a possibilidade de variação de repertório. Certamente o ritmo foi o parâmetro que mais se destacou, pois foi o único que variou entre os blocos e na Mata Atlântica.

Segundo Gaunt (1983) variações do ritmo ou número de notas são consideradas versões do mesmo canto. A variação do ritmo em um intervalo espacial tão breve nos indica que a variação deste parâmetro poderia estar ligada a fatores diferentes da distância geográfica ou genética nesta subespécie, tendo implicações na comunicação entre os indivíduos, podendo ocorrer também como resposta às interrelações locais ou à adaptação das vocalizações às condições ambientais, vista também em Suboscines (MOSELEY e WILEY, 2013).

Uma observação feita nos blocos foi a existência de cantos de duração diferentes produzidos pelo mesmo indivíduo. Segundo Robertson e col (2009), esse tipo de variação pode ser encontrada geralmente no início da estação reprodutiva e é emitida por machos jovens ou subordinados sem par. Sendo que essa variação do canto não refletiria variação geográfica ou repertório. Uma outra possibilidade é que as diferenças nos cantos sejam causadas por indivíduos jovens aprendendo o canto ou parte do canto (TOUCHTON e col, 2014).

A princípio, as condições ambientais onde esses animais são encontrados são semelhantes em uma escala macro. Ainda assim, não poderíamos descartar que existem diferenças ambientais no Sudeste e no Nordeste que poderiam atuar como componentes de seletividade na transmissão sonora em consideração, especialmente por que tratamos do mesmo Bioma, mas existem diferenças regionais nas florestas, como diferentes espécies vegetais, e as diferenças no clima. Correspondendo às diferenciações decorrentes do gradiente ecológico notáveis na extensão da Mata Atlântica.

Além das diferenças decorrentes do gradiente ecológico, poderíamos estabelecer uma provável conexão destes resultados com áreas de refúgios florestais estáveis no passado ou áreas de endemismo atuais. Uma possível afinidade deste animal desta espécie nas áreas de endemismo do Litoral da Bahia e Pernambuco encontraria sentido em Maldonado-Coelho (2012), o qual afirma que a maior parte da floresta ao sul do rio Doce foi substituída por vegetação savânica durante o último período glacial, enquanto que dois refúgios persistiram ao norte do rio: o refúgio da Bahia e o refúgio de Pernambuco.

A Tabela 3 e a Figura 17 e nos mostram numericamente e graficamente que existiria uma diferença na variação dos parâmetros acústicos na extensão da Mata Atlântica. Para os parâmetros de tempo (principalmente) observamos uma tendência crescente com a diminuição da latitude, o mesmo padrão não é observado para os parâmetros de frequência ou ritmo, podendo assumir o maior papel de influência nestes casos outros fatores ambientais.

Como a divergência vocal é leve, pode ser que esteja em estágio inicial, e a velocidade de divergência é outro ponto que não é bem compreendido para os Suboscines. Nesse caso poderíamos incluir também como fatores que poderiam afetar a dinâmica entre as populações e, por consequência, uma maior similaridade entre os blocos, a influência antrópica como a modificação do uso do solo para coberturas não florestais, já que é o habitat típico da espécie, expansão de áreas urbanas, também não compatíveis com o habitat da ave e a fragmentação das áreas florestais, com todas as consequências cabíveis a estes processos.

Não é razoável afirmar que a variação acústica encontrada esteja sendo determinada somente pelas quebras filogeográficas, especialmente pela grande semelhança dos blocos II e III. As hipóteses que melhor respondem a variação acústica na Mata Atlântica seriam a hipótese da variação clinal com pequenas diferenciações ao longo do gradiente latitudinal entre as populações, e pequena variação discreta na relação do bloco I em relação aos demais.

## 5. REFERÊNCIAS

ARAYA-SALAS, M.; SMITH-VIDAURREC, G. and WEBSTERA M. Assessing the effect of sound file compression and background noise on measures of acoustic signal structure. **Bioacoustics**, November, 2017.

BATALHA-FILHO, H. **Padrões e processos de diversificação em aves da Amazônia e da Mata Atlântica**. Tese apresentada à Universidade de São Paulo. São Paulo, 2012.

BATALHA-FILHO, H.; MIYAKI, C. Y. Filogeografia da Mata Atlântica. **Revista da Biologia**. Vol. Esp. Biogeografia: 31-34, 2011.

BATALHA-FILHO, H.; MIYAKI, C. Y. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica. **Fronteiras**, v.3, n.2, p.34-44, jul.-dez. 2014.

BELMONTE-LOPES, R. **Investigando o isolamento esplêndido da América do Sul: filogenia e biogeografia histórica dos *Thamnophilidae* (aves: passeriformes: Tyranni)**. Tese apresentada à Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2013.

BRUCE, P. e BRUCE, A. **Estatística prática para cientista de dados: 50 conceitos essenciais**. Alta Books, 2019.

CARVALHO, C. J. B. e ALMEIDA, E. A. B. (organizadores). **Biogeografia da América do Sul: Análise de Tempo, Espaço e Forma**. 2ª edição, São Paulo, Editora Roca, 2016.

CRACRAFT, J. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. **Ornithological Monographs**, v.36, 49–84, 1985.

DANTAS, G. P. M.; CABANNE, G. S. & SANTOS, F. R. How past vicariant events can explain the Atlantic Forest biodiversity, pp. 429–442. In: Grillo, O. & Venora, G. (Orgs.), *Ecosystems Biodiversity*. Rijeka: In Tech. 2011.

FREEMAN, B. G., MONTGOMERY, G. A., & SCHLUTER, D. Evolution and plasticity: Divergence of song discrimination is faster in birds with innate song than in song learners in Neotropical passerine birds. **Evolution**, 71(9), 2230–2242, 2017.



GAUNT, A. S. An Hypothesis concerning the Relationship of Syringeal Structure to Vocal Abilities. **The Auk**, Vol. 100, No. 4, pp. 853-862, Oct., 1983.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, Volume 165, Number 3889. 11, 1969.

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

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

LOVELL, S. F. and LEIN, M. R. Geographical variation in songs of a suboscine passerine, the alder flycatcher (*Empidonax alnorum*). The Wilson **Journal of Ornithology** 125(1):15–23, 2013

LOVETTE, Irby J. and FITZPATRICK, John W. **Cornell Lab of Ornithology's handbook of bird biology**. Third edition. The Cornell Lab of Ornithology. Wiley-Blackwell, 2016.

MALDONADO-COELHO, M. Climatic oscillations shape the phylogeographical structure of Atlantic Forest fire-eye antbirds (Aves: Thamnophilidae). The Linnean Society of London, **Biological Journal of the Linnean Society**, 105, 900–924, 2012.

MORTON, E. S. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. **The American Naturalist** 109, 17–34. doi:10.1086/282971, 1975.

MOSELEY, D. L., & WILEY, R. H. Individual differences in the vocalizations of the buff-throated woodcreeper (*Xiphorhynchus guttatus*), a suboscine bird of neotropical forests. **Behaviour**, 1–22, 2013.

NETO, E. N. S. **Os passeriformes da Mata Atlântica seguem a regra de Bergmann?** Dissertação apresentada à Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, 2015.

PATIU, F. M. **Biologia Reprodutiva de *Thamnophilus ambiguus* Swainson, 1825 (Aves: Thamnophilidae)**. Dissertação apresentada à Universidade Federal do Rio de Janeiro. Macaé, 2017.

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

ROBERTSON, B. A.; FONTAINE, J. J. and LOOMIS, E. Seasonal Patterns of Song Structure Variation in a Suboscine Passerine. **The Wilson Journal of Ornithology** v.121, n.4:815–818, 2009.

RODRIGUES, F. G. **Análise do repertório vocal de *Pitangus sulphuratus* (Linnaeus, 1766) (Aves: Passeriformes: Tyrannidae) em diferentes regiões do Brasil**. Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista. Botucatu – SP, 2017.

RSTUDIO TEAM, 2021. **RStudio: Integrated Development Environment for R**, Boston, MA. Disponível em < <http://www.rstudio.com/>>

SALES, R. G. **Variação vocal de espécies da família Thamnophilidae (aves) associadas a barreiras ribeirinhas na Amazônia**. Dissertação apresentada à Universidade Federal de Pernambuco. Recife, 2016.

LOVELL, S. F. and LEIN, M. R. Song variation in a population of Alder Flycatchers. **J. Field Ornithol.** v.75, n.2:146–151, 2004.

SEMENTILI-CARDOSO, G.; RODRIGUESA, F. G.; MARTINS, R. M.; GEROTTI, R. W.; VIANNA, R. M. and DONATELLI, R. J. Variation among vocalizations of *Taraba major* (Aves: Thamnophilidae) subspecies. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 53, n. 2, 120–131, 2018.

SILVA, J. M. C.; SOUSA, M. C.; CASTELLETTI, C. H. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, n. 1, p. 85-92, 2004.

TESSAROLO, G. **Varição no canto de anúncio de *Dendropsophus cruzi* (POMBAL & BASTOS, 1998) (Anura: Hylidae)**. Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás. Goiânia, 2010.

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

TOUCHTON, J. M.; SEDDON, N.; TOBIAS, J. A. Captive Rearing Experiments Confirm Song Development without Learning in a Tracheophone Suboscine Bird. **Plos One**, v. 9, Issue 4, April, 2014.

### Capítulo 3

Análise comparativa do canto de *Myrmotherula axillaris* na Mata Atlântica  
e na Amazônia

## 1. INTRODUÇÃO

A biodiversidade Neotropical parece estar ligada à diversificação de habitats e mudanças na América do Sul em decorrência do soerguimento dos Andes no Mioceno e de ciclos glaciais e interglaciais do Pleistoceno (CARVALHO e ALMEIDA, 2016). A diminuição da umidade e temperatura nos trópicos pode ter levado à fragmentação da floresta nesta região, gerando um ciclo de retração e expansão florestal e possibilitando eventos de especiação alopátrica (BATALHA-FILHO, 2012).

Um exemplo notável de retração florestal foi a formação da diagonal seca, que engloba as áreas biogeográficas da Caatinga, Cerrado e o Chaco, e separou geograficamente Amazônia e Mata Atlântica (LIMA e col., 2018). A diagonal seca é considerada como uma barreira efetiva para fauna e flora, porém a existência de espécies animais com distribuição disjunta sugere a conexão entre os biomas florestais no passado geológico (LIMA e col., 2018). O soerguimento do Planalto Central e a subsidência do Chaco entre o Plioceno e o Pleistoceno teriam sido determinantes para a separação das espécies de aves que atualmente observamos com distribuição disjunta (SILVA, 1995, LIMA e col., 2018).

A migração da biota entre Amazônia e Mata Atlântica teria ocorrido diversas vezes em períodos climáticos mais úmidos (Figura 18), como durante o final do Pleistoceno (nos últimos 900 mil anos), quando matas de galeria transpuseram o Cerrado e a Caatinga (BATALHA-FILHO, 2012; LIMA e col., 2018). Essas conexões entre os dois biomas encontram apoio empírico na distribuição disjunta de diversas espécies e em estudos de sistemática, biogeografia e filogeografia (LEDO e COLLI, 2017). Mariano (2014), por exemplo, sugere que aves usavam uma rota costeira a norte da Caatinga ou através do centro-sul da Caatinga em migrações ou dispersões entre o norte da Mata Atlântica e a Amazônia.

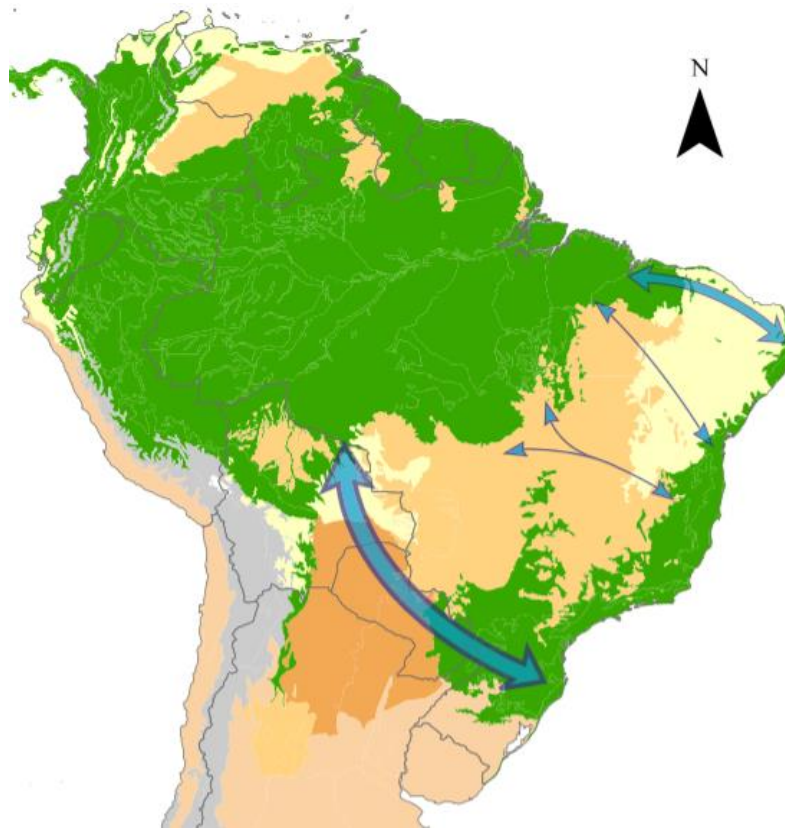


Figura 18. Rotas principais de intercâmbio biológico entre Amazônia e Mata Atlântica. A largura do traço se relaciona à importância da rota. Fonte: Adaptado de Ledo e Colli (2017)

Como exemplo de espécie com distribuição disjunta entre Amazônia e Mata Atlântica, *Formicarius colma* é uma ave Suboscines com distribuição semelhante à de *Myrmotherula axillaris* que foi analisada para esclarecer questões de similaridade acústica entre populações disjuntas. Neste caso, a separação não causou grandes diferenças no canto das diferentes populações (Lima e Mariano, 2019).

Isler e col. (2009) argumentam que populações amazônicas de *Frederickena unduliger* (Thamnophilidae) analisadas por meio de parâmetros acústicos deveriam constituir duas espécies em separado, e não três subespécies, como é empregado atualmente.

Cantos são sinais territoriais ou de anúncio de cada espécie de ave (TOBIAS e col., 2010). Como o aprendizado vocal é inexistente ou rudimentar em Suboscines, o canto nesse grupo atua como unidade evolutiva funcional, visto que é um caráter que não sofre evolução cultural apesar de sofrer pressões seletivas do ambiente físico e biótico. Em

thamnophilídeos, por exemplo, diferenças acústicas podem também refletir diferenças genéticas e distância espacial entre populações (ISLER e col., 1998). Diferenças acústicas entre populações também podem evoluir como adaptações acústicas à propagação sonora em ambientes distintos (CAPELLI e col., 2020) como, por exemplo, aqueles que difiram em densidade da vegetação e clima. Diferenças acústicas podem eliminar a possibilidade de reconhecimento específico entre populações independentemente da variação genética entre elas (SALES, 2016). Portanto, a especificidade das vocalizações permite investigar o nível de divergência acústica entre populações de uma mesma espécie e auxiliar na resolução taxonômica de alguns grupos (VIELLIARD, 1997).

Alguns estudos bioacústicos investigaram diferenças intra e entre populações atlânticas e amazônicas de aves Suboscines da família Thamnophilidae. Lima e Mariano (2019) não encontraram diferenças acústicas significativas entre populações de *Formicarius colma* dos dois biomas. Análises de *Frederickena unduliger* sugerem a existência de duas espécies distintas (ISLER e col. 2009), e não três subespécies, como é empregado atualmente (ZIMMER e col., 2020).

A distribuição das subespécies amazônicas parece não estar delimitada pelas áreas de endemismo ou por rios, contudo o soergimento da região dos Andes parece ter promovido o surgimento e manutenção das subespécies em seu entorno (BURNEY e BRUMFIELD, 2009). Sobre todas as subespécies de *Myrmotherula axillaris* são necessários estudos sobre diferenças vocais, aspectos estruturais e funcionais do canto ou seu repertório vocal, da mesma forma, e não há informações sobre a função ou contextos sociais das vocalizações nesta espécie.

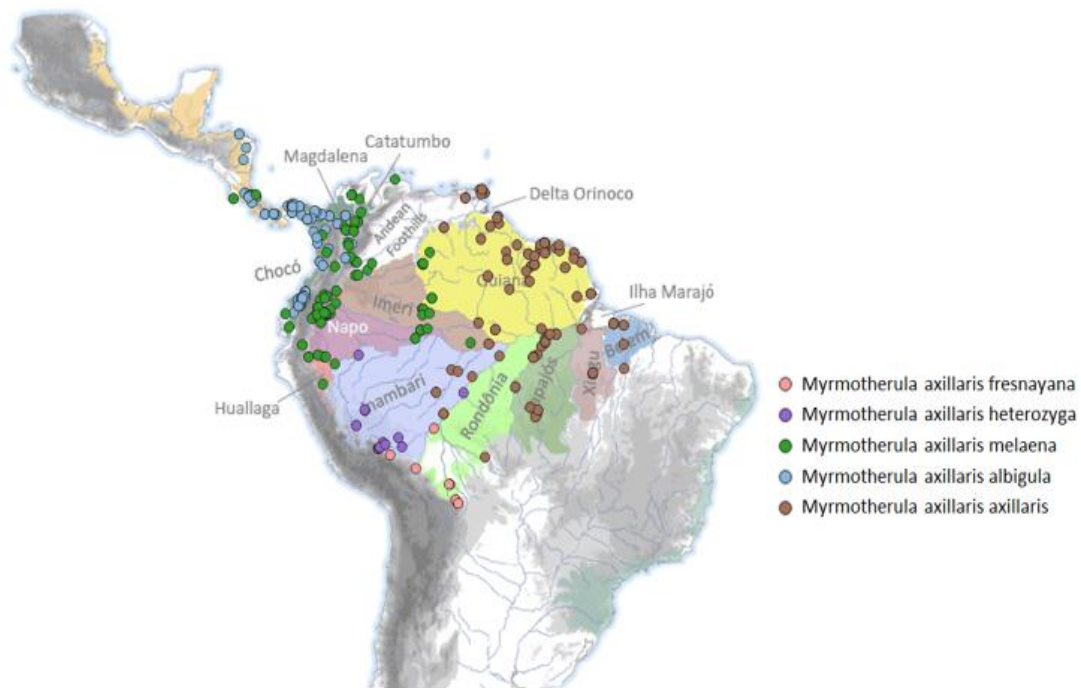


Figura 19. Pontos de ocorrência das subespécies de *Myrmotherula axillaris* na Amazônia. Fonte: Adaptado de GBIF, 2022; XENO-CANTO, 2022

A complexidade do estudo do processo evolutivo de *Myrmotherula axillaris* é complexo pois a evolução é um evento único para cada espécie. Esta irrepetibilidade é resultado de uma série de eventos estocásticos e adaptativos (SENE, 2009). A diferença da coloração das penas nas diferentes subespécies pode ter neste ponto sua explicação, e ao se separarem, Amazônia e Mata Atlântica formaram ambientes que possuem semelhanças, mas, ainda apresentam diferentes pressões seletivas.

A espécie de estudo se encontra em uma situação taxonômica particular por receber dois nomes científicos diferentes. A subespécie presente na Mata Atlântica é nomeada como *Myrmotherula axillaris luctuosa* (PELZELN, 1868) pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos e algumas publicações seguem essa norma (PACHECO e col., 2021). Porém, em outros estudos, a mesma ave recebe o nome de *Myrmotherula luctuosa* (choquinha-do-flanco-prateado/silvery-flanked antwren), sem que houvesse um estudo ou razão consistente para essa mudança de status. São vários exemplos de sites de referência que trazem essa nomenclatura, como a lista vermelha da IUCN (<https://www.iucnredlist.org/species/103657471/112309679>), Encyclopedia of Life



(EOL) (<https://eol.org/pt-BR/pages/45512689>), Xeno-canto (<https://xeno-canto.org/species/Myrmotherula-luctuosa>), Bird Life (<http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/silvery-flanked-antwren-myrmotherula-luctuosa>), e publicações como Vale e col (2018) e Silva e col (2019).

Poderíamos pensar então em hipóteses para a variação acústica em relação às subespécies amazônicas e entre a Amazônia e a Mata Atlântica. Na Amazônia, áreas de endemismo e cursos hídricos não parecem exercer influência na distribuição das cinco subespécies do bioma. Contudo, a Cordilheira dos Andes aparenta ser uma barreira efetiva para a espécie, pois além de nitidamente separar duas subespécies, possui uma altitude maior do que a altitude máxima habitada pela espécie (800 metros). Com isso haveriam algumas possibilidades de variação acústica dentro da região amazônico-andina: (1) pensando na semelhança na estrutura do habitat ao longo da distribuição da espécie, não haveria uma diferença acústica considerável entre as subespécies; (2) alternativamente, gradientes geográficos (latitude e longitude) que podem representar gradientes ambientais e sociais estariam relacionados a variação acústica; (3) existiria diferença entre as subespécies amazônicas dada a história biogeográfica da região; (4) As subespécies divididas pela Cordilheira dos Andes apresentam uma diferenciação em relação às demais. A subespécie *albigula* teria o canto mais distinto por estar distribuída à oeste do Andes, dada sua natureza de barreira ao fluxo gênico.

Na conexão entre Amazônia e Mata Atlântica também existiriam duas possibilidades distintas. Caso as populações formem uma disjunção tendo pouca variação acústica entre elas, ou possam ser consideradas espécies distintas, pela grande distinção acústica. Além disso, a subespécie *axillaris* se distribui na porção mais à leste na Amazônia do que as outras subespécies amazônico-andinas. Esta subespécie pode ter tido uma maior chance de interação com a população atlântica no passado geológico em relação às demais subespécies amazônico-andinas. Portanto, foi observado se existe uma maior semelhança acústica entre a subespécie *axillaris* e a subespécie atlântica do que entre outras subespécies amazônico-andinas e a subespécie *axillaris*. Também a presença Cordilheira dos Andes entre as populações também pode se manifestar em uma diferença acústica perante as outras subespécies,.

O objetivo deste capítulo trata da análise da variação acústica de *Myrmotherula axillaris* na Amazônia e entre a Amazônia e Mata Atlântica, a fim de observar a dissemelhança acústica entre as subespécies e apreciar a ambiguidade sobre o status taxonômico para a subespécie residente na Mata Atlântica.

## 2. METODOLOGIA

Os arquivos sonoros dos cantos foram obtidos nas mesmas ocasiões que constam no capítulo 2, ou seja, em bancos de dados digitais Xeno-canto (<https://xeno-canto.org/>), Wikiaves (<https://www.wikiaves.com.br/>), Macaulay Library (<https://www.macaulaylibrary.org/>) e Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (FNJV) (<https://www2.ib.unicamp.br/fnjv/>), com o diferencial de obtenção de 168 arquivos também registrados na Amazônia. Sendo escolhidos os arquivos com gravações contendo cantos (arquivos contendo somente chamados foram excluídos), ruído ambiental razoável (que não se sobreponha ao canto), pouco ou nenhum som de chuva. Também foi dada preferência a arquivos onde em que o canto da *Myrmotherula axillaris* não estivesse sobreposto a cantos de outras espécies.

Os arquivos sonoros foram obtidos em formatos (mp3 ou WAVE) e resoluções variadas (16 ou 24 bits). Todos os arquivos foram padronizados usando software Adobe Audition 2015.0 para WAVE, 44,1 kHz (taxa de amostragem) e 24 bits (resolução).

Os arquivos foram organizados em planilha e tiveram atribuídos a cada um a localização geográfica (fornecida pelo site ou por inferência, a partir do local atribuído à gravação) e o bloco ao qual pertencia. Os arquivos localizados na Mata Atlântica seguiram a mesma metodologia do capítulo 2, ou seja, organizados de acordo com as quebras filogeográficas observadas na Figura 16, obedecendo o seguinte esquema: localização no Rio de Janeiro e Espírito Santo até a margem sul do rio Doce (Bloco I), margem norte do rio Doce à margem sul do rio São Francisco (Bloco II) e ao norte do rio São Francisco

(Bloco III), sendo 76 vocalizações no Bloco I (13 indivíduos), 143 vocalizações no Bloco II (33 indivíduos) e 50 vocalizações no Bloco III (13 indivíduos).

Para definição de blocos na Amazônia foram considerados os registros das subespécies de *Myrmotherula axillaris* amazônicas fornecidas pelo GBIF (Global Biodiversity Information Facility) e xeno canto (<https://xeno-canto.org>), conforme Figura 20 foram definidos três blocos de acordo com os registros das subespécies: Bloco A (*albigula* e *melaena*), Bloco B (*fresnayana* e *heterozyga*) e Bloco C (*axillaris*).

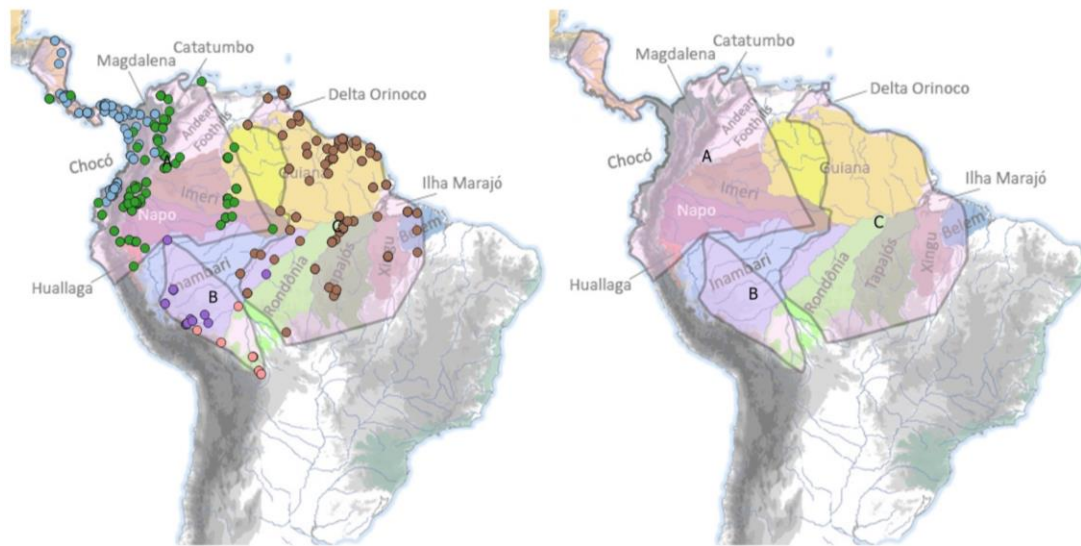


Figura 20. Esquema de blocos com as subespécies de *Myrmotherula axillaris* amazônicas.

O início e o fim de cada canto em cada gravação foram delimitados usando o software Raven Pro 1.6 e tiveram as vocalizações de todas as subespécies de *Myrmotherula axillaris* selecionadas. O software gerou tabelas de informações para cada arquivo analisado que foram reunidas e processadas no software Rstudio para extração dos parâmetros acústicos. Antes da extração das métricas acústicas, foram removidas de cada gravação as frequências abaixo de 0,5 kHz e acima de 6 kHz para reduzir o ruído de fundo. Para os cantos da Mata Atlântica o processo resultou em 52 arquivos sonoros, sendo 75 seleções de canto para o Bloco I (12 arquivos), 133 seleções para o Bloco II (28 arquivos) e 45 seleções para o Bloco III (12 arquivos); para os cantos da Amazônia este

processo resultou em 156 arquivos, sendo 71 arquivos no Bloco A (287 seleções), 19 arquivos no Bloco B (106 seleções) e 66 arquivos no Bloco C (277 seleções).

Também foram utilizados a Análise de Componentes Principais – PCA, Teste de Mantel e Modelo Linear Misto, no ambiente do Rstudio. Os parâmetros acústicos considerados foram quase os mesmos do capítulo 2, com a diferença que não foram incluídos a frequência Q25 e número de notas, e foi incluída a frequência IQR, que descreve os 50% médios dos valores de frequência. A adição ou exclusão de parâmetros se deu após uma análise inicial da distribuição e da conformidade com as premissas da PCA.

A primeira PCA (PCA 1) teve como finalidade de reduzir a dimensionalidade dos dados acústicos e foi realizada com dados agregados por indivíduo e a segunda PCA (PCA 2) foi elaborada com dados não agregados por indivíduos. A PCA1 foi utilizada nos testes de Mantel e a PCA 2 nos Modelos Lineares Mistos.

Também foram executados dois testes de Mantel utilizando o índice de correlação de Pearson entre as matrizes ao nível de significância de 5% para analisar a relação da variação acústica com a distância geográfica somente com as populações da Amazônia e para os indivíduos da Mata Atlântica e Amazônia.

A segunda PCA (PCA 2) foi utilizada nos Modelos Lineares Mistos. Foram realizados cinco Modelos com os dados da Amazônia e com os dados da Amazônia e Mata Atlântica nos quais se buscou analisar o efeito da latitude e longitude, dos blocos e da região (Amazônia e Mata Atlântica) na variação acústica. Em todos os Modelos Lineares Mistos foi considerado nível de significância de 5%.

Os Modelos Lineares Mistos foram, ainda, avaliados pelo critério de informação de Akaike (AIC), sendo este um método tradicional de seleção de modelos, como uma medida da qualidade do ajuste dos modelos estatísticos aqueles que apresentaram os menores valores do AIC (EMILIANO, 2009).

### 3. RESULTADOS

As duas PCAs foram checadas pelos testes de adequação amostral de Kaiser-Meyer-Olkin (0,69 na primeira PCA e 0,67 na segunda PCA), e teste de esfericidade de Bartlett ( $\chi^2 = 3668,425$ , gl = 36, p = 0 na primeira PCA e  $\chi^2 = 15156,71$ , gl = 36, p = 0 na segunda PCA).

As PCAs tiveram como resultado três autovalores: pc1 (Tempo) positivamente relacionado à Duração, Tempo mediano, Primeiro quartil de tempo e Terceiro quartil de tempo; pc2 (Frequência) positivamente relacionada à Frequência média, Frequência mediana, Terceiro quartil de frequência e frequência IQR, e pc3 (Ritmo) positivamente relacionada ao parâmetro ritmo. Com as proporções de cada componente de acordo com a Tabela 7.

Tabela 7. Proporção de cada componente nas Análises de Componentes Principais

	PCA1			PCA2		
	pc1	pc2	Pc3	pc1	pc2	Pc3
Proporção explicada	48%	39%	13%	48%	38%	14%

Com os dados da segunda PCA, foi elaborada a figura onde observamos a distinção dos dados dos três componentes computados para cada bioma (Figura 21).

Os testes de Mantel foram conduzidos em triplicata, seguindo o resultado da PCA1, em duas versões: uma com os dados da Amazônia e outra com os dados da Mata Atlântica e Amazônia, estimando a correspondência entre a distância acústica e a distância geográfica. Para o teste realizado apenas com os dados da Amazônia houve significância (p=0,001) no pc1, não houve no pc2 (p=0,417) e ocorreu no pc3 (p=0,001). No teste com os dados da Mata Atlântica e Amazônia os resultados de significância sobre os componentes foram bem similares; houve significância positiva no componente pc1 (p=0,021), e novamente não houve no pc2 (0,997) e ocorreu no pc3 (0,0289).

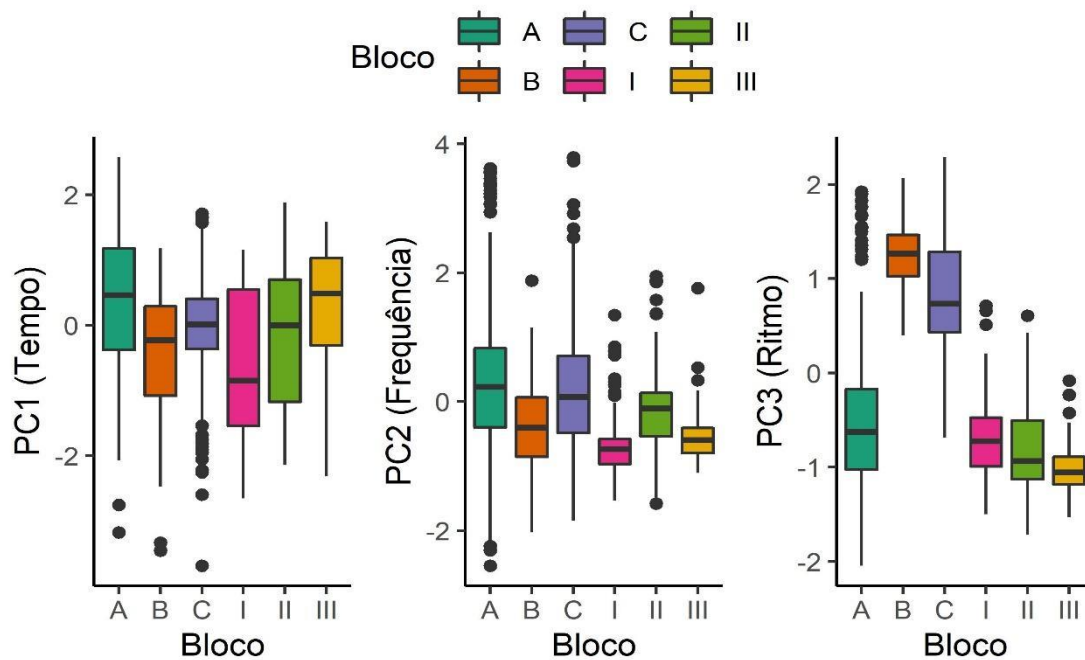


Figura 21. Componentes de tempo, frequência e ritmo observados nos biomas estudados, calculados pela segunda Análise de Componentes principais - PCA

O Modelo Linear Misto elaborado com os dados da Amazônia que busca avaliar o efeito dos blocos na variação acústica mostrou alta significância nos componentes pc1 e pc3. Para pc1,  $p=0,2396 \times 10^{-4}$ , na relação do bloco A como o bloco B,  $p=0,002$  e na relação do bloco A com o bloco C,  $p<0,001$ .

O segundo componente, pc2, não apresentou significância, com  $p=0,1708$ ; contudo novamente vemos a relação de significância no terceiro componente, pc3, com  $p=0,0022 \times 10^{-13}$  e na relação dos blocos A em relação ao bloco B,  $p<0,001$ , mesmo valor de p-valor encontrado na relação do bloco A em relação ao bloco C.

Um outro Modelo Linear Misto foi realizado a fim de analisar o efeito da latitude e longitude na variação vocal dentro da Amazônia, com resultados significantes em todos os componentes. Na pc1 obtivemos  $p=0,0036$  para a latitude e  $p=0,2588 \times 10^{-4}$  para longitude. Na pc2, a latitude teve  $p=0,0351$  e a longitude  $p=0,5006$ , o único valor não significativo deste teste. Para o componente pc3,  $p=0,0091$  para a latitude e  $p=0,4123 \times 10^{-9}$ .

Para avaliar qual dos Modelos Lineares Mistos melhor descreveu a variação vocal para cada componente, foi realizada uma comparação, aferindo os resultados dos AICs dos modelos (Tabela 8).

Tabela 8. Resultados dos critérios de informação de Akaike (AIC) dos Modelos Lineares Mistos realizados com os indivíduos da Amazônia. Valores em negrito expressam melhor ajuste ao modelo.

Modelo	PC1	PC2	PC3
Bloco	1465,897	1237,076	<b>683,9349</b>
Lat Long	<b>1456,960</b>	<b>1235,045</b>	781,7238

Também foram realizados Modelos Lineares Mistos de modo a analisar a influência dos biomas, dos blocos e da latitude e longitude entre os indivíduos da Amazônia e Mata Atlântica.

O Modelo Linear Misto dedicado aos biomas não mostrou significância na diferença do ambiente para a variação vocal para pc1, com  $p=0,08048$ ; entretanto para pc2 houve significância, com  $p=0,0011$ . Nesse caso o bioma Amazônia em relação à Mata Atlântica apresentou um p-valor igualmente significativo ( $p=0,001$ ). No componente pc3 novamente encontramos alta significância, com  $p=0,2912 \times 10^{-8}$  e o bioma Amazônia em relação à Mata Atlântica com  $p < 0,001$ .

Quando observamos o Modelo Linear Misto que avalia o efeito do bloco na variação acústica, temos resultados significantes para os três componentes. Para pc1 ( $p=0,1018 \times 10^{-4}$ ), para pc2 ( $p=0,0061$ ) e para pc3 ( $p=0,0022 \times 10^{-13}$ ) para estes componentes as relações entre os blocos podem ser apreciadas na Tabela 9, que podem ser entendidas como similaridade acústica entre os pares de blocos, e a significância de dissimilaridade acústica entre os pares de blocos, a seguir:

Tabela 9. Probabilidade de significância (p-valor) obtidos no Modelo Linear Misto avalista do efeito dos blocos Amazônicos e Atlânticos na variação acústica (nível de significância de 5%).

Blocos	PC1	PC2	PC3
A - B	<b>0,0083</b>	0,1869	<b>&lt;0,0001</b>
A - C	<b>0,0005</b>	0,3114	<b>&lt;0,0001</b>
A - I	<b>0,0018</b>	0,0620	0,6444
A - II	0,7542	0,0682	0,9656
A - III	0,8144	0,0682	0,1307
B - C	0,8144	0,4586	<b>0,0003</b>
B - I	0,4561	0,4158	<b>&lt;0,0001</b>
B - II	<b>0,0463</b>	0,8325	<b>&lt;0,0001</b>
B - III	0,1141	0,4586	<b>&lt;0,0001</b>
C - I	0,2488	0,1368	<b>&lt;0,0001</b>
C - II	<b>0,0284</b>	0,3114	<b>&lt;0,0001</b>
C - III	0,1141	0,1869	<b>&lt;0,0001</b>
I - II	<b>0,0114</b>	0,4586	0,6613
I - III	<b>0,0334</b>	0,8325	0,1262
II - III	0,9635	0,5376	0,1554

O efeito da latitude e longitude na variação vocal da Amazônia e Mata Atlântica também foi testado por um Modelo Linear Misto. Este modelo, o primeiro componente, pc1, apresentou significância para latitude ( $p= 0,02266$ ), mas não para longitude ( $p= 0,84066$ ). Pc2 apresentou significância semelhante, na latitude ( $p= 0,02164$ ) e na longitude ( $p= 0,20404$ ). Para o componente de ritmo (pc3) não houve relação significativa no tocante à latitude ( $p= 0,8235$ ) ou longitude ( $p= 0,3112$ ).

O melhor ajuste destes modelos foi observado pela comparação dos critérios de informação de Akaike (AIC) para mensurar qual preceito melhor representou a variação vocal considerando as vocalizações da Amazônia e Mata Atlântica (Tabela 10).



Tabela 10. Resultados dos critérios de informação de Akaike (AIC) dos Modelos Lineares Mistos realizados com os indivíduos da Amazônia e Mata Atlântica. Valores em negrito expressam melhor ajuste ao modelo.

Modelo	PC1	PC2	PC3
Bioma	2171,553	1571,395	1019,260
Bloco	<b>2150,579</b>	1574,126	<b>856,504</b>
Lat Long	2164,671	<b>1567,678</b>	1051,641

#### 4. DISCUSSÃO

O teste de Mantel nos mostra a relação entre distância geográfica e variação acústica, ou seja, se existe uma relação direta. Quando observamos o resultado entre as subespécies amazônicas os componentes de tempo e ritmo mostram alta significância nestes parâmetros, mas nos componentes de frequência os valores não são significantes. O resultado é semelhante quando a comparação é feita entre a Amazônia e a Mata Atlântica.

Os Modelos Lineares Mistos fragmentam mais esta questão. Ele analisa os fatores que estariam interferindo nesta variação. As investigações feitas entre as subespécies amazônicas servem como parâmetro de comparação em relação à subespécie atlântica.

Na Amazônia os modelos mostraram significância na comparação entre os blocos nos parâmetros de tempo (pc1) e ritmo (pc3), assim como na variação espacial (latitude e longitude) também na pc1, pc3 e na pc2 (em relação à latitude). Como isso percebemos que as subespécies amazônicas variam significativamente entre si.

Existem outras propostas de áreas de endemismo Amazônicas, uma delas é representada na Figura 22; Belmonte-Lopes (2013) construiu este esquema para investigar a família *Thamnophilidae*, indicando ser a Amazônia a área de origem da família, sendo que *Myrmotherula axillaris* teria participado de eventos de colonização da Amazônia a 5 Ma.

As regiões neotropicais utilizadas por Belmonte-Lopes (2013) para a América do Sul representam biomas ou vegetações diferenciadas, os quais geram diferenças também nas relações das comunidades. A questão ligada a esta divisão se relaciona a histórias evolucionárias distintas, como exemplo, o escudo das Guianas é muito mais antigo do que a área dos Andes.

Conforme Silva e col (2019) a bacia amazônica não foi amplamente coberta por vegetação savânica durante o máximo glacial, a composição da floresta ficou sujeita a mudanças guiadas por um gradiente de precipitação durante o período glacial, sendo mais úmido à oeste e mais seco à leste. Teriam existido, então duas regiões que sofreram grande redução sob as condições glaciais: uma faixa através do escudo das Guianas e uma mais ao sudeste (áreas de endemismo Xingu e Belém), as outras áreas mostraram maior estabilidade durante o período.



Figura 22. Áreas utilizadas para as análises biogeográficas por Belmonte-Lopes (2013). (1) Floresta Atlântica, (2), Cerrado-Chaco, (3) Nordeste do Brasil, (4) Amazônia, (5) Escudo das Guianas-Llanos, (6), Andes e (7) América do Sul trans-Andina e América Central.

Ao realizarmos os Modelos Lineares Mistos com os indivíduos amazônicos e atlânticos avaliando a diferença dos biomas observamos que não houve significância nos parâmetros de tempo, mas sim nos de frequência e ritmo. Avaliando a diferença dos blocos (Tabela 9) temos significância em todos os componentes, contudo ao atentarmos para as comparações bloco-a-bloco verificamos algumas diferenças significantes entre blocos amazônicos-amazônicos, amazônicos-atlânticos e atlânticos-atlânticos.

As diferenças entre os blocos atlânticos já foram conhecidas e desmembradas no capítulo 2, contudo há diferenças no componente pc3, especialmente devido ao processamento dos testes estatísticos com um conjunto de dados diferenciado e a inclusão de parâmetros diferentes no processamento.

Ainda na Tabela 9, coluna pc1, reparamos a diferenciação do bloco A em relação ao B e C, especialmente devido à presença da Cordilheira dos Andes, e na coluna pc2, os parâmetros de frequência parecem ter mais similaridade entre as subespécies. A dissemelhança indicada na significância do componente pc1 entre os blocos B e C em relação ao II da Mata Atlântica deve ser observada com atenção, visto que os Blocos II e III apresentam grande semelhança.

Na avaliação da influência da latitude e longitude na variação vocal entre Mata Atlântica e Amazônia, a latitude apresentou significância para parâmetros de tempo e frequência, mas o ritmo não apresentou significância em nenhum dos dois, contrastando com os testes anteriores. Reparamos no capítulo 2 que para *Myrmotherula axillaris luctuosa* o ritmo varia dentro da subespécie, sendo necessário compreender melhor este parâmetro para mensurar diferenças taxonômicas entre as subespécies ou biomas.

A vocalização da subespécie de *Myrmotherula axillaris* que ocorre na região atlântica guarda semelhança com as subespécies amazônicas, em especial com a *axillaris*, sobretudo quando observamos a estrutura sintática das vocalizações. A proximidade das subespécies *luctuosa* e *axillaris* também foi reportada pela filogenia construída por Belmonte-Lopes (2013). A diferença entre as vocalizações amazônicas é dada principalmente pelo ritmo.

A diferença acústica entre as subespécies de *Myrmotherula axillaris* pode ter se desenvolvido por filtragem ambiental pelas diferenças ambientais ao longo do gradiente latitudinal e longitudinal, por competição baseado na possibilidade de que a similaridade filogenética também expressa similaridade ecológica, gerando interações competitivas entre as subespécies quando em contato (DECKER, 2012) e pela conservação de alterações vocais colecionadas durante os ciclos de retração e expansão florestais Pleistocênicos (refúgios).

Podemos observar uma pequena diferença de frequência nas populações amazônicas e atlânticas (Figura 21), com maiores frequências observadas na Amazônia e frequência menores na Mata Atlântica. Neste ponto, as diferenças ambientais podem levar à seleção da frequência.

Segundo Dias (2013) a competição por espaço acústico também pode levar a adaptações da frequência para melhor eficiência da comunicação. Em um ambiente com muitos elementos bióticos ou abióticos que interferem no canto, levam à uma seleção de frequência principalmente se o sinal precisa ser captado a longas distâncias. As aves modificam a frequência para evitar sobreposição acústica com os demais sons ambientais e maximizar a transmissão do sinal.

As aves da Mata Atlântica tiveram por estratégia se posicionar em faixa de frequência mais abaixo, acompanhando os ruídos ambientais em uma faixa mais baixa, como observado na Figura 23, levando à diferenciação das subespécies amazônicas. Desta forma as aves contam com menos competição acústica, especialmente durante o coro matinal, e auxilia na diminuição do mascaramento de sinal (KLEYN e col., 2020).

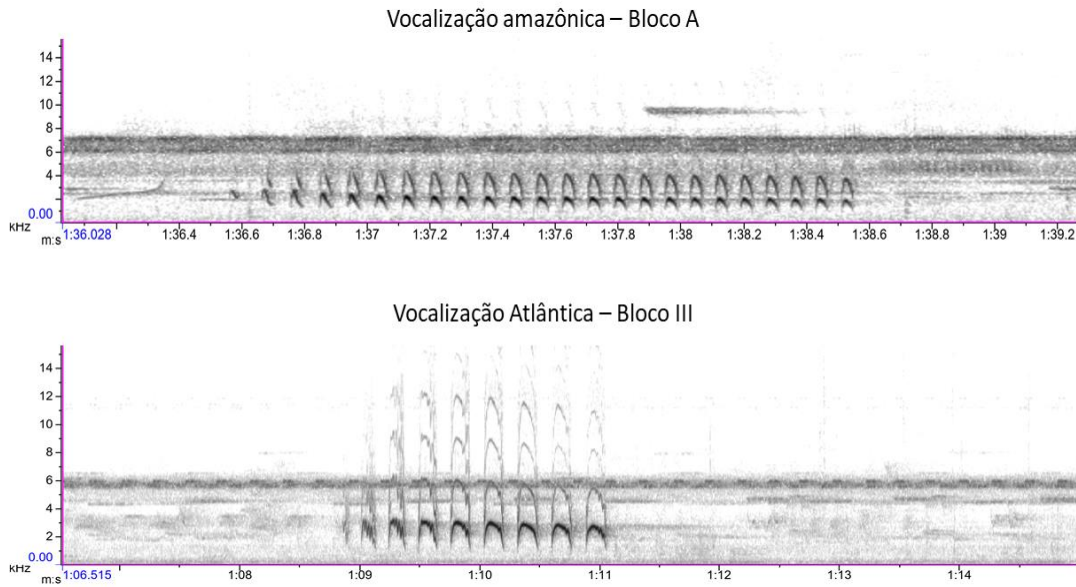


Figura 23. Diferença de faixa de frequência do ruído ambiental na Amazônia e na Mata Atlântica

Segundo Belmonte-Lopes, 2013 algumas características e mudanças ambientais ocorridas na América do Sul provavelmente afetaram as populações de *Myrmotherula axillaris*. A presença dos Andes à oeste, serras à leste e a mudança do ambiente florestal para formações abertas em parte do continente. Além disso, a dinâmica dos refúgios florestais Pleistocênicos têm grande importância.

Na Amazônia a Cordilheira dos Andes separa duas subespécies: *albigula* e *melaena* e aparentemente o bloco formado por elas se diferenciou dos outros dois (B e C). O surgimento de barreiras é um tradicional promotor de especiação, e a cordilheira atua como promotora de especiação e diversidade (RANGEL e col., 2018). Podemos conectar sua existência à teoria dos museus, na qual aves amazônicas foram influenciadas a se isolarem e especiarem em bolsões de habitats montanos no entorno da Amazônia (BELMONTE-LOPES, 2013), e mesmo sem grandes diferenças na vegetação, as populações das subespécies *melaena*, *heterozyga* e *fresnayna* podem ter se mantido próximas à essas áreas, tendo a região central da Amazônia sendo habitada em maior parte pela subespécie *axillaris*.

O soerguimento dos Andes também alterou a circulação atmosférica do continente, a localização de centro de precipitação, resultando em retração das florestas tropicais no noroeste do continente, as quais se recuperaram posteriormente. Estas mudanças levaram às disjunções das florestas amazônicas e do leste (BELMONTE-LOPES, 2013).

A separação da Amazônia e Mata Atlântica causada pela diagonal seca formou uma disjunção populacional entendida como padrão biogeográfico, podendo ser observada também em diversos outros táxons (CARVALHO e ALMEIDA, 2016).

Thamnofilídeos envolvidos com estas disjunções possivelmente utilizaram as rotas formadas por florestas de galeria entre as disjunções que permitiram o intercâmbio de fauna (COSTA, 2003). Observando o relevo limitante à esta espécie na Figura 10, podemos pensar que para *Myrmotherula axillaris* as rotas mais parcimoniosas seriam entre Norte e Nordeste, colonizando, inclusive, os enclaves de Mata Atlântica do Nordeste, concordando com Mariano (2014), e se dispersando para a direção sul até o Rio de Janeiro, onde encontrou barreiras físicas para continuar a dispersão, especialmente a região da Serra da Mantiqueira e Serra do Mar.

A influência dos refúgios Pleistocênicos nas aves da Mata Atlântica foi esclarecida no capítulo 2. O mesmo fenômeno foi importante para *M. axillaris* na região amazônica, com o diferencial de que com o fim dos ciclos o contato dos indivíduos não provocou uma homogeneização das subespécies. Ainda não conhecemos as subespécies amazônicas a ponto de saber se existem populações híbridas ou quais mecanismos seriam os principais influenciadores do isolamento reprodutivo entre elas.

Outras aves Suboscines compartilham do padrão de distribuição disjunta semelhante à *Myrmotherula axillaris*, e podem auxiliar no entendimento da especiação. À primeira vista, a disjunção pode nos levar a pensar espécies separadas. E no caso de *Myrmotherula axillaris* encontramos diferenças vocais entre as subespécies amazônicas, e entre os indivíduos amazônicos e atlânticos.

Entre os blocos amazônicos e os blocos atlânticos a diferença nos componentes analisados, somado aos resultados observados na Tabela 9 nos inclina a afirmar que as populações atlânticas da ave de estudo, podem ainda se tratar de uma subespécie de

*Myrmotherula axillaris*, porém mostram a tendência da especiação por alopatria. Como ainda não existe subsídios que separem *Myrmotherula axillaris luctuosa* como uma espécie, deve-se adotar globalmente a nomenclatura brasileira e o status de subespécie para as populações atlânticas, como hoje é realizado pelo CBRO.

A falta de conhecimento sobre inúmeros pontos sobre esta ave abre um leque de possibilidades de continuidade de estudos com a espécie na região amazônica e atlântica, gerando mais produção científica e mais conhecimento sobre a nossa rica ornitofauna.

## 5. REFERÊNCIAS

BELMONTE-LOPES, R. **Investigando o isolamento esplêndido da américa do sul: filogenia e biogeografia histórica dos Thamnophilidae (aves: passeriformes: Tyranni)**. Tese apresentada à Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2013.

BURNEY, C. W. and BRUMFIELD, R. T. Ecology Predicts Levels of Genetic Differentiation in Neotropical Birds. **The American Naturalist**, v.174, n. 3, september 2009.

CAPELLI, D., BATALHA-FILHO, H., & JAPYASSÚ, H. F. Song variation in the Caatinga subsocine Silvery-cheeked Antshrike (*Sakesphorus cristatus*) suggests latitude and São Francisco River as drivers of geographic variation. **Journal of Ornithology**. doi:10.1007/s10336-020-01779-4, 2020.

CARVALHO, C. J. B. e ALMEIDA, E. A. B. (organizadores). **Biogeografia da América do Sul: Análise de Tempo, Espaço e Forma**. 2ª ed., São Paulo, Editora Roca, 2016.

DECKER, G. **Macroecologia da diversidade de cantos de thamnofilídeos (aves)**. Monografia apresentada à Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 2012.

DIAS, A. F. S. **Competição por espaço acústico: adaptações de cantos de aves em uma zona de alta biodiversidade do Brasil Central.** Tese apresentada à Universidade de Brasília. Brasília, 2013.

EMILIANO, P. C. **Fundamentos e aplicações dos critérios de informação: Akaike e Bayesiano.** Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras. Minas Gerais, 2009.

ISLER, M. L.; ISLER, P. R. & WHITNEY, B. M. Use of Vocalizations to Establish Species Limits in Antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). **The Auk**, v.115, n.3, 577–590, 1998.

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

KLEYN, T.; KAIZER, M. C.; PASSOS, L. F. Sharing sound: Avian acoustic niches in the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v.00:1–13, 2021.

LIMA, M C. e MARIANO, E. F. Similaridade acústica entre populações disjuntas de *Formicarius colma* Boddaert, 1783 (Aves: Formicariidae). **Ciência e Natura**, Santa Maria, v.41, e30, p. 01-07, 2019.

MARIANO, E. F. **Relações Biogeográficas entre A Avifauna de Florestas de Altitude no Nordeste do Brasil.** Tese apresentada a Universidade Federal da Paraíba. João Pessoa, 2014.

PACHECO, J.F.; SILVEIRA, L.F.; ALEIXO, A.; AGNE, C.E.; BENCKE, G.A.; BRAVO, G.A; BRITO, G.R.R.; COHN-HAFT, M.; MAURÍCIO, G.N.; Naka, L.N.; OLMOS, F.; POSSO, S.; LEES, A.C.; FIGUEIREDO, L.F.A.; CARRANO, E.; GUEDES, R.C.; CESARI, E.; FRANZ, I.; SCHUNCK, F. & PIACENTINI, V.Q. Annotated checklist of the birds of Brazil by the Brazilian Ornithological Records Committee, second edition. **Ornithology Research**, v.29, n.2. <https://doi.org/10.1007/s43388-021-00058-x>, 2021.

RANGEL, T. F.; EDWARDS, N. R.; HOLDEN, P. B.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; GOSLING, W. D.; COELHO, M. T. P.; CASSEMIRO, F. A. S.; RAHBEK, C.; COLWELL, R. K. Modeling the ecology



and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. **Science**, v.361, n.244, 2018.

SENE, F. M. **Cada Caso, Um Caso ... Puro Acaso: Os processos de evolução biológica dos seres vivos**. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 2009.

SILVA, C.; AZEVEDO, C. S.; ESPARZA, J. R. & RIBEIRO, A. S. Nest, eggs and nestling description of the Silvery-flanked Antwren *Myrmotherula luctuosa* (Pelzeln, 1868) in the Atlantic Forest of northeast Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v.27, n.4: 238–241. December, 2019.

SILVA, S. M.; PETERSON, A. T.; CARNEIRO, L.; BURLAMAQUI, T. C. T.; RIBAS, C. C.; SOUSA-NEVES, T.; MIRANDA, L. S.; FERNANDES, A. M.; D'HORTA, F. M.; ARAÚJO-SILVA, L. E.; BATISTA, R.; BANDEIRA, C. H. M. M.; DANTAS, S. M.; FERREIRA, M.; MARTINS, D. M.; OLIVEIRA, J.; ROCHA, T. C.; SARDELLI, C. H.; THOM, G.; RÊGO, P. S.; SANTOS, M. P.; SEQUEIRA, F.; VALLINOTO, M.; ALEIXO, A.; A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. **Science Advances**, v. 5, Issue 7, Jul 2019.

TOBIAS, J. A.; SEDDON, N., SPOTTISWOODE, C. N., PILGRIM, John D., FISHPOOL, L. D. C. & COLLAR, N. J. Quantitative criteria for species delimitation. **Ibis** v.152, 724–746, 2010.

VALE, M. M.; TOURINHO, L.; LORINI, M. L.; RAJÃO, H. and FIGUEIREDO, M. S. L. Endemic birds of the Atlantic Forest: traits, conservation status, and patterns of biodiversity. **Journal of Field Ornithology**, v. 89, n. 3, september, 2018.

VIELLIARD, J. E. M. O uso de caracteres bioacústicos para avaliações filogenéticas em aves. **Anais de Etologia**, v.15, 93–107, 1997.

ZIMMER, K.; ISLER, M.L. and GREENEY, H. F. Undulated Antshrike (*Frederickena unduliger*), version 1.0. In: **Birds of the World** (S. M. Billerman, B. K. Keeney, P. G. Rodewald, and T. S. Schulenberg, Editors). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA, 2020.