

# Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos

Alexandre Aleixo<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Coordenação de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Caixa Postal 399, Belém, PA. E-mail: aleixo@museu-goeldi.br

<sup>2</sup> Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos

Recebido em 30 de junho de 2007; aceito em 29 de agosto de 2007

**ABSTRACT. Species concepts and the ever lasting conflict between continuity and operationality: a proposal of guidelines for assigning species rank by the Brazilian Check-list Committee.** Here I review two of the most important species concepts in ornithology (the Biological Species Concept – BSC and the Phylogenetic Species Concept – PSC), and contrast them with the General Lineage Species Concept (GLSC) put forward recently as a synthesis of all species concepts proposed to date. Explicit guidelines already in practice by the Brazilian Check-list Committee for assigning species rank based on the GLSC are presented, with the aim to assist anyone interested in understanding the rationale behind the committee's taxonomic recommendations.

**KEY-WORDS:** Brazil's bird checklist, Brazilian Checklist Committee, Speciation, Species concepts, Taxonomy.

**RESUMO.** Reviso aqui dois dos mais importantes conceitos de espécie em ornitologia (o Conceito Biológico de Espécie – CBE e o Conceito Filogenético de Espécie – CFE), contrastando-os com o Conceito Filético Geral de Espécie (CFG), proposto recentemente como uma síntese de todos os conceitos de espécie propostos até então. Critérios explícitos para o reconhecimento de espécies já em uso pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO) e baseados no CEGE são apresentados com o objetivo de assistir aqueles interessados em compreender a lógica adotada pelas recomendações taxonômicas do CBRO.

**PALAVRAS-CHAVE:** Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos, Conceitos de espécie, Especiação, Lista das Aves do Brasil, Taxonomia.

É difícil imaginar um ramo da biologia que tenha enfrentado mais problemas epistemológicos do que aquele ligado à definição do que constitui uma espécie; historicamente, os avanços principais aconteceram gradual e lentamente durante a consolidação da disciplina, como foi o caso da substituição do conceito tipológico por conceitos calcados na teoria da evolução, evento que levou cerca de quase 100 anos para se concretizar após a publicação da principal teoria de Charles Darwin em 1859 (Mayr 1982). Apesar da teoria da evolução estar hoje consagrada como a lei mais geral da biologia e da sua integração com a definição do conceito de espécie ter sido sistematizada já a partir do início dos anos 1940's (Mayr 1942), a segunda metade do século XX testemunhou o início de um amplo debate em torno de uma pergunta até hoje sem uma resposta precisa e unânime entre os especialistas: o que é uma espécie?

Paradoxalmente, a palavra espécie é reputadamente uma daquelas de mais fácil compreensão pela mente humana, onde definições de diferentes sociedades e etnias parecem convergir em torno de conceitos análogos como “formas”, “tipos” e “variedades” de organismos vivos ou até mesmo objetos inanimados (Mayr 1982, obs. pess.). Ainda que seja óbvio que existam diferenças conceituais significativas entre a definição antropogênica ampla de espécie mencionada acima e aquela atualmente em discussão por biólogos evolucionistas, é igualmente inegável que existe também uma grande sobreposição

entre elas. A maior prova disso é que, tanto historicamente como nos dias de hoje, a palavra “espécie” está consolidada tanto no jargão popular, na mídia de massa e especializada, quanto no meio acadêmico, como a definição da unidade mais básica do mundo natural, aí incluída a tão amplamente debatida biodiversidade (Mallet 2001).

No meio ornitológico brasileiro, a situação não poderia ser diferente. A partir do final da década de 90, o ornitólogo José Fernando Pacheco passou a liderar a iniciativa de consolidação de uma lista de espécies de aves do Brasil que pudesse ser continuamente revisada e amplamente divulgada, nos moldes do que é feito nos países da América do Norte e Europa (BOU 1992, AOU 1998). A criação do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (daqui em diante abreviado CBRO), posteriormente agregado à Sociedade Brasileira de Ornitologia como um dos seus grupos de estudo, foi o início da materialização deste plano, que se concretizou finalmente com a divulgação da primeira versão da Lista das Aves do Brasil em 1º de fevereiro de 2005 (hoje a lista se encontra na sua 6ª edição; CBRO 2007). Durante a condução deste trabalho, ficou claro que a questão do conceito de espécie seria central para a definição da lista, pois para vários gêneros e grupos de espécie existem interpretações na literatura bastante distintas dos limites taxonômicos inter-específicos; um exemplo didático é o caso do complexo *Pyrrhura picta* (Psittacidae), cujo número de espécies reconhecidas varia entre um e cinco,

dependendo da referência ou autoridade consultada (Peters 1937, Joseph 2002, Ribas *et al.* 2006, Remsen *et al.* 2007). Ficou claro, portanto, que o CBRO deveria adotar critérios consistentes para o tratamento destes casos onde mais de uma interpretação em relação a limites inter-específicos é possível dentro de uma mesma perspectiva evolutiva, a pergunta central sendo: que critérios devemos seguir para adotarmos uma determinada interpretação taxonômica em detrimento de uma ou mais alternativas disponíveis?

O presente artigo tem como objetivo fornecer uma proposta de normatização destes critérios com base, principalmente, no contraste entre os dois conceitos de espécie mais amplamente discutidos na ornitologia (o biológico e o filogenético) e em uma mais recente perspectiva de integração destes e outros conceitos apresentada em diferentes oportunidades desde o final da década de 90 pelo evolucionista Kevin de Queiroz (de Queiroz 1998, 2005). É importante ressaltar que não se pretende aqui fazer uma revisão, ainda que preliminar, dos conceitos de espécie disponíveis (as revisões disponíveis em de Queiroz 1998 e Sites e Marshall 2004 se prestam muito bem para esse fim), mas simplesmente focar na questão específica da normatização operacional necessária para se consolidar consistentemente a taxonomia da Lista das Aves do Brasil no âmbito do CBRO. A principal finalidade do artigo é esmiuçar um assunto relativamente complexo da maneira mais didática possível para que interessados possam ter acesso ao embasamento teórico do processo de decisão taxonômica no âmbito do CBRO e, portanto, da elaboração da Lista das Aves do Brasil. Não menos importante, por ser o primeiro artigo no meio ornitológico brasileiro a tratar especificamente da questão do conceito de espécie, pretende-se também ampliar o debate em torno deste assunto e, mais especificamente, dos critérios normativos de reconhecimento específico aqui propostos.

#### O CONCEITO BIOLÓGICO DE ESPÉCIE: DESENVOLVIMENTO, CONSAGRAÇÃO E LIMITAÇÕES

*“...the BSC is theoretically flawed because it can lead to, and accept, misleading historical groupings, and because there has not been a satisfactory resolution to the problem of classifying allopatric populations”* Zink (1997: 107)

O Conceito Biológico de Espécie (daqui em diante abreviado CBE) se consolidou a partir da segunda metade do século XX como o principal conceito de espécie em uso na biologia evolutiva (Futuyma 2003). Um fator que contribuiu decisivamente para isso foi a verdadeira revolução conceitual que o CBE representou frente ao conceito de espécie praticado até então há vários séculos, baseado numa definição tipológica de espécie, perspectiva essa intimamente relacionada à definição essencialista de espécie vigente desde Platão (Mayr 1982). Na verdade, o CBE foi o primeiro conceito de espécie proposto explicitamente com base na teoria da evolução, constituindo

uma peça chave da então chamada “Síntese Evolutiva” trabalhada em conjunto predominantemente pelo geneticista Theodosius Dobzhansky, o ornitólogo Ernst Mayr e o paleontólogo George Gaylord Simpson nas décadas de 30 e 40 do século XX (Mayr 1982, Futuyma 2003). O principal avanço do CBE foi finalmente incorporar a perspectiva da genética populacional no processo de formação de espécies, conexão essa estabelecida com segurança de modo experimental para populações de moscas *Drosophila* por três eminentes geneticistas nas décadas de 20 e 30 do século XX: Ronald Fisher, John Haldane e Sewall Wright (Mayr 1982, Futuyma 2003, de Queiroz 2005).

Basicamente, uma espécie passou a ser definida com base no CBE como um grupo de organismos ou uma população de organismos isolada reprodutivamente de outros grupos ou populações (Mayr 1942, 1982). Portanto, a capacidade de grupos de organismos ou populações se entrecruzarem e deixarem descendentes férteis ou não, passou a ser o critério chave para se definir limites inter-específicos. Populações que, mesmo separadas geograficamente ou diferenciadas em maior ou menor grau, mantiveram a capacidade de se entrecruzarem e produzirem descendentes férteis quando em contato eventual, seriam consideradas como integrantes (populações) de uma mesma espécie, a despeito de quaisquer outras diferenças entre elas. A justificativa para a escolha do critério do isolamento reprodutivo foi que a sua aquisição representaria um caminho sem volta em termos evolutivos, selando, por assim dizer, a independência evolutiva de duas linhagens reciprocamente isoladas do ponto de vista reprodutivo, que ficariam assim impossibilitadas de trocar genes entre si. No que pesem os problemas de verificação experimental no campo do isolamento reprodutivo efetivo entre populações, a principal justificativa do CBE é válida até hoje e, indiscutivelmente, constitui um evento chave no processo de cladogênese, ou formação de linhagens evolutivas diferenciadas (Avice 2000, de Queiroz 1998, 2005, mas veja Grant e Grant 2006).

O CBE foi o conceito de espécie que exerceu maior influência sobre a ornitologia; na verdade, o seu nascimento aconteceu no Departamento de Ornitologia do então Museu de Zoologia de Berlim na década de 1920, tendo como seus principais formuladores os ornitólogos Erwin Stresemann e Bernhard Rensch com base em grupos de espécies de aves da região Paleártica (Haffer 1997a). Ernst Mayr, que foi aluno de Doutorado de E. Stresemann e colega de B. Rensch, teve o grande mérito de não só divulgar o CBE fora da Alemanha, mas de também integrá-lo a outras disciplinas da biologia como a genética e a paleontologia na “Síntese Evolutiva”. Portanto, devido a esse histórico de nascimento, é natural que, como em nenhum outro grupo zoológico reconhecido, a influência do CBE tenha sido tão grande quanto na ornitologia.

Na região Neotropical, na qual se insere o Brasil, a situação não foi diferente. Ernst Mayr, articulador pioneiro do CBE na “Síntese Evolutiva”, transferiu-se em 1930 para o American Museum of Natural History em Nova York, EUA (Haffer 1997a). Nesta instituição, suas idéias influenciaram

grandemente os ornitólogos Norte-Americanos Frank M. Chapman e John T. Zimmer que, em conjunto, revisaram de modo amplo com base no CBE a taxonomia de aves Neotropicais, particularmente da América Central e região norte da América do Sul. Não menos importante foi a influência de Ernst Mayr e do CBE na consolidação da obra intitulada “Check-list of birds of the world”, trabalho esse sem precedentes desenvolvido entre 1934 e 1986 e iniciado pelo ornitólogo James L. Peters, razão pela qual a referida obra, de escopo global, é frequentemente chamada de “Peters’ Check-list”. Essencialmente, a taxonomia adotada hoje para as aves Neotropicais é predominantemente baseada na “Peters’ Check-list”, onde a adoção do CBE foi irrestrita.

O domínio do CBE na biologia passou a ser questionado já a partir da década de 1970 pelo desenvolvimento da sistemática filogenética, baseada originalmente nas idéias de Willy Hennig (1966), que passou a oferecer uma visão do processo de especiação baseada na delimitação ou diagnose em grupos monofiléticos ao invés de processos biológicos como o isolamento reprodutivo (Rosen 1979, Nelson e Platnick 1981, Mayr 1982). Particularmente na ornitologia, Joel L. Cracraft e posteriormente Robert M. Zink se tornaram nos maiores críticos do CBE, advogando em contrapartida um conceito diferente, batizado de Conceito Filogenético de Espécie (daqui em diante abreviado CFE) e que será tratado logo abaixo (Cracraft 1983, 1989, Zink e McKittrick 1995, Zink 1997, 2003). Em resumo, as três principais críticas conceituais ao CBE feitas por estes autores foram:

- 1) O fato de que duas linhagens diferentes possam eventualmente produzir descendentes férteis quando em eventual contato não deve ser automaticamente interpretado como evidência de co-especificidade, pois em termos filogenéticos a capacidade de hibridização é um caráter ancestral retido (simplesiomórfico) destas linhagens, que o mantiveram por qualquer motivo a despeito de acumularem grande diferenciação em outros caracteres, a ponto de se situarem a tempos em trajetórias evolutivas distintas (Zink e McKittrick 1995). Prova disso é a ocorrência freqüente de casos de hibridização em aves entre linhagens ou táxons não irmãos, ou seja, linhagens ou táxons que não compartilham um mesmo ancestral comum (Funk e Omland 2003). Em outras palavras, hibridização por si só não deve ser sinônimo de co-especificidade, sendo mais relevante, num contexto evolutivo, avaliar sua real contribuição para a manutenção ou não da diagnose e independência evolutiva entre dois grupos de organismos que se hibridizam.
- 2) A determinação do isolamento reprodutivo e co-especificidade entre táxons de distribuição alopátrica (ou seja, cujas distribuições geográficas não estão em contato) é impossível de ser testada diretamente em condições naturais e quase nunca testada experimentalmente, sendo, portanto, de atribuição completamente subjetiva na grande maioria dos casos (Cracraft 1983, Zink e McKittrick 1995).

- 3) O CBE faz uso do conceito de subespécie para descrever populações que, apesar de teoricamente manterem entre si uma coesão reprodutiva, exibem diferenças apreciáveis em características como tamanho, plumagem e vocalizações, por exemplo. O problema é que, tradicionalmente, por colocar ênfase na questão do isolamento reprodutivo entre espécies, o CBE não nasceu com uma concomitante definição conceitual ou operacional rigorosa do que constitui uma subespécie. Consequentemente e em razão da sua enorme influência na taxonomia ornitológica, os milhares de táxons hoje considerados subespécies pelo CBE podem representar tanto linhagens evolutivas válidas, completamente diagnósticas e separadas (Aleixo 2002), como populações híbridas (Brumfield 2005), fenótipos extremos de variações clinais (Novaes e Lima 1991), ou, frequentemente, puros artefatos taxonômicos (Amaral e Silveira 2004). Vale a pena ainda mencionar um questionamento feito com relação ao uso do termo subespécie para se referir a linhagens evolutivas independentes que se encontram sob risco de extinção devido a pressões antrópicas, um evento infelizmente cada vez mais comum (IBAMA 2003); a argumentação neste caso, é que o tratamento destas populações de características únicas como subespécies minimiza perante a opinião pública a sua importância como alvos prioritários para o conservação, o que não aconteceria caso as mesmas fossem tratadas explicitamente como espécies distintas (Zink 2003).

Collar (1997), Johnson *et al.* (1999) e Remsen (2005) responderam a essas críticas principais propondo um CBE mais objetivo em vários aspectos, particularmente na questão do tratamento taxonômico de táxons alopátricos. No entanto, estes autores voltaram a reafirmar o papel central do isolamento reprodutivo na delimitação de espécies e a defender o uso de subespécies “funcionais”, como proposto por Barrowclough (1982), argumentando que as várias alternativas propostas pelos defensores do CFE aos problemas do CBE são precárias do ponto de vista conceitual por estarem baseadas unicamente em critérios operacionais, conforme detalhado mais abaixo. Portanto, apesar das várias críticas, o CBE continua a ter uma grande influência e aplicação no meio ornitológico, tendo sido recentemente “revitalizado” devido à necessidade de resposta às críticas dos defensores do CFE resumidas acima (Johnson *et al.* 1999, Remsen 2005); desse modo, o debate continua bastante ativo e, pelo menos na ornitologia, mais polarizado do que nunca.

#### O CONCEITO FILOGENÉTICO DE ESPÉCIE: INOVAÇÕES E LIMITAÇÕES

“...many phylogenetic species run the permanent risk of representing not ‘irreducible, basal taxa’ but, on the contrary, merely the point at which the search for further diagnosable characters has been abandoned” Collar (1997: 129-130)

Na verdade, existem pelo menos três classes de CFEs, cada uma delas com características próprias, mas tendo em comum a associação com a filosofia taxonômica cladista ou sistemática filogenética (de Queiroz 1998). O CFE nasceu dentro da ornitologia numa época onde o uso do CBE era considerado a única alternativa disponível para uma definição evolutiva de espécie (Cracraft 1983). Em parte devido às limitações conceituais e operacionais do CBE já enumeradas acima, o CFE nasceu do postulado que, se taxonomia deve refletir a história evolutiva dos organismos, espécies devem ser delimitadas primordialmente com base em filogenias, ou seja, hipóteses explícitas de parentesco e ancestralidade entre unidades operacionais (populações ou táxons). Historicamente, o CFE surgiu no início da década de 1980 concomitantemente à incorporação de métodos cladísticos na formulação de hipóteses de relações filogenéticas entre as grandes ordens da classe Aves, área da ornitologia estagnada há praticamente um século, desde os trabalhos pioneiros de Fürbringer no final do século XIX (Stresemann 1959, Cracraft 1981, Cracraft *et al.* 2004).

Conforme definido por Cracraft (1983, 1989), espécies são definidas no CFE como o menor grupo diagnóstico de indivíduos onde exista um padrão de ancestralidade e descendência, que em conjunto passam a constituir unidades diagnósticas basais. Na prática, essa definição implica, por exemplo, que se dois grupos de indivíduos podem ser diagnosticados um do outro por quaisquer caracteres ou mesmo um único caráter, eles devem ser tratados como espécies distintas, uma vez que a diagnose recíproca só pode ter sido adquirida através de histórias evolutivas independentes, refletidas numa filogenia através de ramos terminais distintos. Portanto, fica claro que o ponto chave do CFE consiste na diagnose consistente de grupos de indivíduos uns em relação aos outros. Indiscutivelmente, o CFE se aproxima muito mais da prática taxonômica observada em outras disciplinas da zoologia, como, por exemplo, a ictiologia e herpetologia, onde tradicionalmente a diagnose pura e simples basta para classificar um determinado grupo de organismos como espécie, ao contrário da ornitologia, onde a influência “Mayriana” claramente impôs uma definição mais teórica do que unicamente prática (Zink 1997, Watson 2005).

O CFE foi advogado, principalmente por Robert M. Zink e vários de seus colaboradores, como a solução para as principais limitações do CBE discutidas anteriormente (Zink e McKittrick 1995, Zink 1997, 2003). Segundo esses autores, o principal critério do CBE para a classificação de espécies (compatibilidade reprodutiva) é equivocado, uma vez que o isolamento reprodutivo nem sempre evolui em concerto com outros caracteres de grande importância que delimitam igualmente a independência evolutiva entre populações (e.g., vocalizações e plumagem), especialmente nos estágios iniciais do processo de cladogênese (Zink 1997). Por isso, frequentemente linhagens agrupadas dentro de uma mesma espécie biológica não compartilham um mesmo ancestral recente comum (i.e., não são monofiléticas), o que leva a existência

de espécies parafiléticas ou polifiléticas e a uma conseqüente taxonomia que não reflete a história evolutiva dos táxons em questão (Zink 1997, Funk e Omland 2003). Portanto, segundo os defensores do CFE, a maneira mais eficiente de se delimitar uma espécie é reconstruindo o processo de cladogênese que a originou, o que só pode ser feito através da construção de hipóteses filogenéticas baseadas em diversos caracteres; somente depois que essas hipóteses estiverem prontas é que se pode verificar a efetiva contribuição do papel do isolamento reprodutivo no processo de cladogênese como um todo.

Segundo Zink (1997), os principais avanços oferecidos pelo CFE frente ao CBE são:

- 1) Delimitação de espécies de modo comparável àquele praticado em outros grupos biológicos, inclusive aqueles mega-diversos como fanerógamas e artrópodes, onde a diagnose pragmática das unidades taxonômicas tem um papel central.
- 2) Adoção de um método objetivo para o teste dos limites inter-específicos entre populações alopátricas, baseado unicamente numa diagnose efetiva e consistente entre elas, ao invés de inferida indiretamente, como praticado pelo CBE.
- 3) Remoção da categoria subespécie, cuja definição é ainda mais contenciosa que a de espécie (todas as subespécies consistentemente diagnósticas e que não representassem populações híbridas, clinas ou artefatos de amostragem, seriam consideradas espécies pelo CFE).
- 4) Oferecer segurança de que limites inter-específicos são consistentes com a história evolutiva dos táxons e populações analisados.

Apesar de contribuir grandemente para o estudo do processo de especiação e para o debate em torno do conceito de espécie, várias críticas foram dirigidas ao CFE, na sua maioria com relação ao descompasso que existe entre o seu embasamento teórico e aplicação, ilustrado talvez da melhor maneira pelo fato de que a maior parte das espécies filogenéticas não é definida com base em uma filogenia, mas apenas com base em descontinuidades observadas, constituindo verdadeiras entidades fenéticas sem uma base necessariamente evolutiva (Collar 1997, Johnson *et al.* 1998).

Não menos importante, os níveis mínimo e máximo de diagnose entre indivíduos para que os mesmos sejam considerados como pertencentes ou não a uma mesma espécie filogenética são ambíguos e, portanto, de definição arbitrária. Remsen (2005) postula que, independentemente do nível crítico de diagnose adotado (100%, 95% ou 75%) para que duas populações sejam consideradas espécies distintas, as definições sempre serão arbitrárias e em grande parte influenciadas pelo regime de amostragem do estudo taxonômico em questão. Como exemplo hipotético, ele discute que um nível pré-estabelecido de 95% de diagnose (i.e., pelo menos 95% dos indivíduos de duas populações devem diferir entre si em pelo

menos um caráter para que possam ser considerados membros de espécies distintas), populações com nível de diagnose pouco abaixo do limite (e.g., 94%) deverão ser consideradas como integrantes de uma mesma espécie, o que não pode ser aceito conceitualmente; mais preocupante ainda é a questão metodológica: a inclusão de um indivíduo adicional na análise pode elevar ou diminuir o nível crítico de diagnose adotado, consequentemente alterando radicalmente o tratamento taxonômico das populações (Remsen 2005). Finalmente, devido à sua aplicação levar em consideração apenas padrões de diagnose (desconsiderando os processos que levaram a ela), uma extensão lógica da definição mais utilizada do CFE seria considerar cada indivíduo uma unidade diagnóstica basal passível de ser diagnosticada genética e fenotipicamente e, portanto, uma espécie independente, reduzindo o CFE ao absurdo (Johnson *et al.* 1998).

#### O CONCEITO FILÉTICO GERAL DE ESPÉCIE: UMA UNIFICAÇÃO CONCEITUAL ENTRE O CBE E O CFE E OUTROS “CONCEITOS” DE ESPÉCIE

*“...it emerges here how little the PSC differs from the BSC in depending, ultimately, on human interpretation of the evidence, which at some point inevitably requires reasoned subjectiveness”* Collar (1997: 131)

Os embates entre os proponentes do CBE e CFE e outros conceitos de espécie frustraram muitos pesquisadores que entendiam que um debate tão acalorado e polarizado poderia levar a conclusão equivocada que espécies não são entidades reais, uma vez que nem mesmo biólogos evolucionistas concordam com uma definição única e objetiva sobre o termo (de Queiroz 1998). Isso poderia ter graves conseqüências na biologia como um todo, em função do papel central que espécies desempenham em vários ramos da disciplina e mesmo fora dela. Foi mérito do geneticista Kevin de Queiroz iniciar uma profunda reflexão sobre o tema, propondo finalmente uma unificação conceitual da definição de espécie consistente com o cerne de todos os conceitos de espécie propostos até então com base na teoria da evolução (de Queiroz 1998).

Uma distinção terminológica fundamental proposta por de Queiroz (1998) é aquela entre “conceito” e “critério” de espécie. Segundo de Queiroz (1998), na realidade todos os “conceitos” de espécie propostos até então são variações de um único conceito de espécie, uma vez que todos eles explícita ou implicitamente consideram espécies segmentos de linhagens evolutivas de nível populacional (não no sentido de uma comunidade reprodutiva como entende o CBE, mas apenas no sentido de um nível de organização evolutiva imediatamente acima do indivíduo). As diferenças conceituais que marcaram as distinções entre “conceitos” de espécie, como o CBE e CFE, dizem respeito apenas à ênfase que cada um deles coloca em diferentes fenômenos que acompanham o processo de cladogênese, não consistindo, contudo, num con-

flição com relação ao tipo de entidade ao qual eles se referem como “espécie”. Portanto, ao invés de “conceitos” de espécie, de Queiroz (1998) advoga que o CBE e CFE, por exemplo, constituem unicamente critérios distintos e alternativos para a definição de espécie dentro de um mesmo conceito unificado de espécie, batizado por ele de Conceito Filético Geral de Espécie (tradução livre de “General Lineage Species Concept”), abreviado daqui em diante CFGE. A chave para entender a nova terminologia proposta por de Queiroz (1998) é considerar o relativamente extenso componente temporal do processo de cladogênese que, no nível micro-evolutivo, culmina com a produção de espécies cujos genomas não mais se misturam.

O processo de cladogênese começa quando num determinado instante (denominado T1) ocorre uma separação entre populações irmãs (denominadas A e B), seja por uma barreira geográfica, ecológica ou comportamental, e que a partir de então passam a acumular diferenças em vários caracteres em função do fluxo gênico severamente reduzido ou interrompido entre elas. Num segundo instante (denominado T2), após várias gerações separadas, as duas populações irmãs já fixaram diferenças em vários caracteres, sendo plenamente diagnosticadas uma da outra. Neste ponto do processo de cladogênese, os caracteres que fazem a diferenciação entre as populações A e B podem ou não ter evoluído em concerto com barreiras ao fluxo gênico. Na verdade, neste estágio do processo de cladogênese, é provável que as populações A e B ainda mantenham a compatibilidade reprodutiva em função da sua relação filogenética ainda próxima. Num terceiro instante (denominado T3), as diferenças iniciais acumuladas entre as populações A e B foram ampliadas para um conjunto ainda maior de caracteres; uma importante mudança é que tanto tempo se passou desde o instante T1, que as populações A e B já não são mais irmãs, uma vez que elas foram sub-divididas por quaisquer barreiras geográficas, ecológicas e comportamentais, exatamente como aconteceu com A e B em T1. Assim, em T3 tanto quanto em T2, a compatibilidade reprodutiva entre A e B pode ou não ter sido mantida. Finalmente, num quarto instante (denominado T4), tantas diferenças se acumularam entre as populações A e B, que elas desenvolveram uma barreira reprodutiva (em aves geralmente barreiras pré-zigóticas evoluem antes das pós-zigóticas; Price e Bouvier 2002). No mundo real, existem muitos instantes intermediários entre T1, T2, T3 e T4, em razão da natureza gradual e contínua do processo de cladogênese.

Segundo de Queiroz (1998), o CBE e o CFE diferem simplesmente quanto ao instante T do processo de cladogênese a partir do qual linhagens antes pertencentes a uma única população panmítica (as populações A e B do exemplo acima), passam a ser consideradas distintas e merecedoras de reconhecimento explícito neste sentido (através da sua denominação como espécies). Uma análise comparativa entre o CBE e o CFE com relação ao instante T1 do exemplo acima, indica que embora esse instante seja importante no processo de cladogênese (afinal é nele que o mesmo se inicia), nenhum destes conceitos define espécies a partir de T1, principalmen-

te porque neste estágio as populações já separadas ainda não acumularam diferenças significativas entre si, impedindo ou dificultando bastante a detecção desta distinção evolutiva já presente por parte de taxonomistas (mesmo se já existam diferenças genéticas entre essas populações, elas ainda não estão fixadas, o mesmo valendo para outros caracteres). Um outro motivo é que em T1, o processo de cladogênese que apenas se inicia pode ser fácil e rapidamente revertido caso a barreira primária separando as duas populações deixe de existir. De todo modo, o descompasso que existe entre a importância de T1 no processo de cladogênese e a dificuldade dele ser identificado em condições naturais, ilustra muito bem o fato que o processo de cladogênese só pode ser estudado de modo indireto em razão da sua natureza histórica, ou seja, não há como “modelar” o processo de cladogênese para populações reais, só sendo possível reconstruí-lo *a posteriori* a partir do estudo dos caracteres destas populações. Esta constatação é de extrema relevância, pois revela o viés inevitavelmente introduzido por diferentes metodologias, tipos de caracteres e regimes de amostragem empregados na reconstrução do processo de cladogênese a partir do estudo dos organismos alvo, deixando óbvio que essa limitação independe completamente do critério de espécie adotado, embora influa diretamente na sua aplicação. É pouco justificado, portanto, que tanto os proponentes do CBE quanto os do CFE usem adjetivos com “rigor” para se auto-caracterizar, ou proponham uma superioridade científica em relação ao critério adversário, uma vez que ambos só podem ser aplicados com base em dados que reconstruam o processo de cladogênese com um nível desconhecido de incerteza (Zink 1997, Renssen 2005).

Já com relação aos instantes T2 e T3 do exemplo acima, como a diagnose das populações A e B já é possível, elas já passam a ser reconhecidas como entidades distintas tanto pelo CBE quanto pelo CFE; a grande diferença é que o CBE as denomina subespécies, enquanto o CFE as denomina espécie. Como discutido acima, a razão para isso é o fato de que as populações A e B *podem* ainda não estar isoladas reprodutivamente, ou seja, elas ainda *podem* ser capazes de se entrecruzarem e produzir descendentes férteis, justificando o seu tratamento como subespécies pelo CBE. As ênfases na frase anterior têm uma razão de ser: infelizmente, a grande maioria das espécies biológicas politípicas aceitas hoje foi delimitada na prática através deste raciocínio subjetivo, sem qualquer análise formal (ou com análises simplórias) dos táxons envolvidos. Vale a pena aqui ilustrar esse quadro com um exemplo. A taxonomia das aves da região Amazônica, que ocupa nove países na porção norte da América do Sul, foi grandemente beneficiada pelos “catálogos de Hellmayr” (Hellmayr *et al.* 1918 – 1949), onde o CBE ou qualquer outro conceito de espécie não foi adotado; na verdade, antes desta série de catálogos, a confusão taxonômica na ornitologia Neotropical como um todo era tão grande que a aplicação de conceitos ou critérios de espécie não faria qualquer sentido. A situação mudou completamente com os trabalhos de John T. Zimmer sobre as aves do Peru (1931 – 1953), por exemplo, que passa-

ram a delimitar espécies biológicas simplesmente agrupando com base em critérios puramente subjetivos a maior parte dos táxons anteriormente considerados válidos pelos “catálogos de Hellmayr” (Hellmayr *et al.* 1918 – 1949). Esses arranjos foram adotados por “inércia” e sem qualquer questionamento pelas referências chave mais utilizadas por ornitólogos trabalhando na região Neotropical desde então (e.g., “Peter’s checklist”), situação que perdura até os dias de hoje, tendo sido inclusive amplificada pelos guias de campo lançados para as diferentes partes desta região (de modo compreensível e esperado, guias de campo simplesmente seguiram a taxonomia vigente nas publicações chave, mas em alguns casos [e.g., Ridgely e Tudor 1994] já apontaram várias discrepâncias entre o tratamento vigente e aquele sugerido por estudos de campo). A cada ano, um número de estudos cada vez maior revela a inadequação dos limites de espécies biológicas estabelecidos desta maneira, inclusive por taxonomistas praticantes do próprio CBE (Haffer 1997b, Zimmer 2002, Isler *et al.* 2007a, b). Ou seja, além da distância que existe entre o embasamento e rigor teóricos dos diferentes critérios para delimitações de espécie e as condições de suas aplicações no mundo real, a história da prática taxonômica em uma determinada disciplina (como é o caso da ornitologia) pode introduzir mais um fator independente a ser considerado nos debates sobre critérios de espécie, dificultando ainda mais o entendimento e as consequências de cada um deles.

Voltando ao instante T4 do exemplo de cladogênese discutido acima, as populações A e B já estão separadas há tantas gerações e acumularam tantas diferenças, que não são mais capazes de produzir descendentes férteis, ou seja, o isolamento reprodutivo entre elas se concretizou e o processo de mistura dos seus genomas muito provavelmente não poderá mais ocorrer no futuro. Portanto, tanto o CBE quanto o CFE consideram as populações A e B espécies distintas. Interessante observar que entre T1 e T4, tantas gerações se passaram, que em T4 a antiga população A (que em T1 constituía uma entidade ainda não diagnosticável da população B) foi subdividida em várias sub-populações diagnosticáveis entre si, denominadas espécies pelo CFE ou subespécies pelo CBE. Isso ilustra o caráter contínuo, interminável do processo de cladogênese, onde ao longo do tempo, gradualmente, novas populações diagnósticas surgem, dando origem a outras, enquanto outras se extinguem; critérios de espécies como o CBE e CFE simplesmente procuram “domesticar” o processo de cladogênese, compartimentalizando-o com a finalidade operacional de definir limites entre linhagens consistentes com uma determinada interpretação de limites inter-específicos. Portanto, como o processo de cladogênese é contínuo por natureza, a definição destes limites é necessariamente arbitrária, independentemente do critério adotado.

A proposta do CFGE é que os “limites” defendidos pelo CBE e CFE, por exemplo, passam a não mais delimitar espécies, mas se tornam propriedades inerentes às mesmas ao longo de sua trajetória evolutiva. Considerando o descompasso existente entre as definições teórica e operacional de espécie,

já discutido acima, o CFGE denomina espécies metapopulações (populações diferenciadas) de organismos que estejam em uma trajetória evolutiva independente de outras metapopulações (de Queiroz 1998, 2005). Essas características são passíveis de serem testadas ou verificadas empiricamente através da reconstrução *a posteriori* da trajetória evolutiva destas metapopulações a partir do estudo de vários caracteres (e.g., bioacústicos, morfológicos e genéticos). Qualquer definição teórica de espécie, por mais conceitualmente correta, é de pouca utilidade se ela não pode ser testada com o mesmo rigor no mundo real, ou seja, se ela não permite um teste objetivo dos limites inter-específicos com base em previsões passíveis de serem falsificadas. Assim, o CFGE tem apenas dois critérios claros e objetivos para considerar uma determinada população hipotética denominada “X” uma espécie distinta, enumerados aqui na forma de perguntas: 1) a população “X” é diagnosticável em relação a outras populações? e 2) a população “X” é independente evolutivamente (monofilética) de outras populações? A grande vantagem do uso destes critérios é que é possível combinar uma definição operacional objetiva de espécie com uma definição teórica / conceitual rigorosa. Não menos importante, os caracteres diagnósticos a serem considerados são apenas aqueles que fazem a diagnose a nível metapopulacional, ou seja, aqueles num nível logo acima do indivíduo, conferindo um rigor conceitual ao CFGE num ponto onde existe grande ambigüidade no CFE.

No CFGE, o isolamento reprodutivo não entra como critério para a definição de limites inter-específicos, porque ele não é conveniente tanto do ponto de vista conceitual quanto operacional. Conceitualmente, num exemplo de cladogênese clássica (como o apresentado acima), típico de vertebrados, o isolamento reprodutivo aparece apenas no final do processo de cladogênese, frequentemente quando outros processos de cladogênese iniciados posteriormente já se encontram em curso dentro de espécies biológicas irmãs. Estima-se que para aves de um modo geral o isolamento reprodutivo definitivo (pós-zigótico) leve mais de 2 milhões de anos para se concretizar (Price e Bouvier 2002), período de tempo esse superior, por exemplo, àquele onde evoluiu toda ou quase toda a radiação adaptativa dos tentilhões das ilhas Galápagos (Grant e Grant 2006). Portanto, isolamento reprodutivo é consequência (e não causa) do processo de cladogênese, sem o qual espécies não podem existir; ou seja, metapopulações diferenciadas não podem existir sem cladogênese, mas existem (e por longos períodos, por sinal) sem isolamento reprodutivo (Grant e Grant 2006). O fato resume-se a uma relação causa e efeito: isolamento reprodutivo é simplesmente uma medida do tempo do qual duas linhagens estão evoluindo separadamente, não sendo um fator determinante durante a maior parte do processo de cladogênese, onde as mais diversas barreiras extrínsecas ao fluxo gênico assumem – estas sim – um papel preponderante. Apesar disso, na definição de espécie do CFGE, o sub-critério monofilia para determinação de limites inter-específicos se relaciona intimamente com a questão do isolamento reprodutivo; é amplamente conhecido em genética

de populações que populações em divisão durante o processo de cladogênese evoluem de modo crescente da polifilia e parafilia para a monofilia e que a monofilia recíproca entre elas só é atingida depois de muitas gerações após a interrupção do fluxo gênico (Avice 2000). Portanto, populações reciprocamente monofiléticas são, de fato, isoladas reprodutivamente entre si por longos períodos de ausência de fluxo gênico; se elas já estão ou não isoladas intrinsecamente, ou seja, por incompatibilidade reprodutiva, será de interesse unicamente como uma medida da probabilidade delas continuarem distintas no futuro caso entrem em contato secundário. Aqui entra em consideração a principal limitação operacional em se utilizar o isolamento reprodutivo potencial (como faz o CBE) como o critério para o estabelecimento de limites inter-específicos. Toda e qualquer previsão sobre como duas metapopulações diagnósticas reciprocamente monofiléticas e separadas geograficamente se comportarão no futuro, caso elas tenham a chance de se encontrar, são totalmente especulativas; embora, teoricamente, isso possa ser testado em condições naturais, na prática um experimento como esse enfrentaria vários entraves para sua realização, um não menos importante sendo a questão da bio-segurança envolvendo a translocação de indivíduos destas populações. A adoção de uma série de critérios comparativos (dentro de um mesmo gênero, por exemplo), para a delimitação de limites inter-específicos, como proposto por Johnson *et al.* (1999) e Remsen (2005), só evidencia a dificuldade em se abordar a questão do isolamento reprodutivo com uma solução operacional que avalie diretamente o grau de compatibilidade reprodutiva entre as duas populações envolvidas. Cabe a pergunta: se o isolamento reprodutivo é um dos efeitos e não causa do processo de cladogênese, e se ele não pode ser avaliado direta e objetivamente e de modo padronizado na grande maioria das situações, para que então utilizá-lo? Quando o CBE apareceu, há mais de 60 anos atrás, o critério do isolamento reprodutivo talvez fosse o mais “biológico” ou “evolutivo” possível de ser adotado, mas hoje a sistemática filogenética (em particular a filogeografia) permite estimar historicamente a história evolutiva de um grupo de organismos próximos, reconstruindo todo o processo de cladogênese, através de respostas às seguintes perguntas: 1) quando a divergência em duas populações começou e se completou? 2) quais caracteres estão envolvidos e fixados entre elas? e 3) em que estágio (T1, T2, T3 ou T4) do processo de cladogênese elas se encontram?

Não menos importante, uma inconveniência adicional em se utilizar o isolamento reprodutivo como limite inter-específico é a delimitação de “espécies” bastante inclusivas em termos evolutivos. Um exemplo, entre muitos igualmente ilustrativos, é aquele envolvendo o tiranídeo *Cnemotriccus fuscatus*. Apenas no sudeste brasileiro, as duas populações conhecidas (de distribuição parapátrica) são bastante distintas vocal e ecologicamente, sendo uma associada a estratos inferiores do cerrado e matas semidecíduas do interior e a outra associada ao dossel / sub-dossel da floresta Atlântica costeira (Belton 1984, obs. pess.). A inclusão de ambas populações

numa mesma espécie não faz justiça a essas importantes diferenças evolutivas e, pior ainda, não permite um “resgate” pronto das mesmas por bancos de dados com informações biológicas utilizados amplamente, por exemplo, na definição de políticas de conservação em vários níveis geopolíticos (e.g., Oren 2001). Como o isolamento reprodutivo entre populações irmãs geralmente evolui tardiamente durante o processo de cladogênese (Price e Bouvier 2002), a sua utilização como critério de limite inter-específico necessariamente leva a espécies com populações tão distintas em vários níveis, que as mesmas podem requerer soluções específicas e diferenciadas para sua conservação. Indiscutivelmente, o apelo heurístico da palavra espécie é bem maior para a esmagadora maioria da população humana (e em especial os tomadores de decisão) do que subespécie, uma unidade taxonômica considerada de baixa prioridade para a inclusão em bancos de dados, em grande parte também devido à imprecisão quanto à sua definição. O impacto de diferentes critérios de delimitação de espécies na biologia da conservação é um assunto amplamente debatido em função das suas grandes repercussões (Peterson e Navarro-Siguenza 1999, Zink 2003, Isaac *et al.* 2004, Mace 2004, Navarro-Siguenza e Peterson 2004, Watson 2005).

Como amplamente discutido acima, se a arbitrariedade é inerente ao processo de estabelecimento de limites inter-específicos, então, mesmo com a adoção do CFGE (ou especialmente em decorrência disto) faz-se necessário uma normatização explícita dos critérios “arbitrários” a serem adotados. A seguir, esses critérios são sugeridos para a aplicação no âmbito do CBRO.

#### APLICANDO O CFGE I: DIAGNOSE, MONOFILIA E FLUXO GÊNICO

*“Since taxon diagnosis is a purely practical undertaking of the human observer...it does not matter whether or not characters used in the diagnosis are relevant to the birds themselves, for instance in mate recognition. The mere fact that they differ between taxa indicates that there has been a period during which genetic differences have accumulated”* Helbig *et al.* (2002: 519-520)

A pergunta central a ser explorada nesta seção é a seguinte: quais critérios vamos utilizar para reconhecer “espécies” na Lista das Aves do Brasil? Como discutido amplamente acima, a definição destes critérios explícitos é essencial, uma vez que, por definição, a delimitação de espécies ao longo do processo maior de cladogênese é necessariamente um procedimento arbitrário, com uma finalidade em grande parte operacional.

Um aspecto prático essencial ligado à delimitação de espécies (independentemente do critério adotado) é que elas devem ser reciprocamente diagnósticas, ou seja, diferentes entre si. Portanto, a definição de critérios para o reconhecimento de espécies deve começar com critérios de diagnose, ou seja, definições sobre um nível mínimo de distinção entre caracte-

teres de plumagem, vocalização, genéticos ou anatômicos que distinguem mutuamente duas populações e que, portanto, permitem que elas sejam reconhecidas como metapopulações dentro do CFGE. Abaixo, esses critérios são enumerados, na sua maior parte extraídos diretamente de uma proposta operacional de diagnose para aves da região paleártica (Helbig *et al.* 2002). Neste primeiro momento, a única preocupação é simplesmente delimitar essas metapopulações com uma finalidade meramente operacional, sem necessariamente se preocupar com suas trajetórias evolutivas.

Duas populações (ou táxons já descritos) serão considerados reciprocamente diagnósticos (ou válidos, no caso dos táxons) se eles:

1. Se diferenciarem em pelo menos um caráter de variação discreta (presença / ausência). É importante nestes casos que essas diferenças sejam fixadas; por exemplo: todos indivíduos da população A possuem três barras na asa, ao passo que todos os da população B possuem apenas duas barras. Portanto, diferenças no número de barras nas asas estão fixadas entre as populações A e B, permitindo sua completa diagnose.
2. Se diferenciarem em pelo menos um caráter de variação contínua com baixa (não estatisticamente significativa) ou nenhuma sobreposição. Obviamente, a aplicação desse critério deve ser feita com base em análises quantitativas com regimes de amostragem e testes estatísticos adequados.
3. Se diferenciarem significativamente em análises estatísticas multivariadas de diversos caracteres (e.g., Análise Discriminante Funcional). Novamente, a aplicação desse critério deve ser feita com base em análises quantitativas com regimes de amostragem e testes estatísticos adequados.
4. Se diferenciarem por uma combinação de 2 ou 3 caracteres funcionalmente independentes e que, isoladamente, não podem fazer a diagnose entre elas, mas que o fazem quando avaliados em conjunto, como por exemplo: plumagem, DNA mitocondrial e vocalizações. É importante estabelecer um limite máximo em relação ao número total de caracteres independentes permitidos neste caso, pois a diagnose sempre tende a aumentar com um número maior de caracteres. Novamente aqui, análises rigorosas são necessárias para aplicação deste critério.

É essencial lembrar que, obviamente, existirão níveis diferentes de distinção entre duas ou mais populações reciprocamente diagnósticas. Por exemplo, uma determinada população A difere de uma determinada população B por apenas uma substituição nucleotídica na posição 15.459 do gene mitocondrial Citocromo *b*, ou apenas uma primária ou secundária a mais; num extremo oposto, outras populações se distinguirão



por diferenças genéticas e morfológicas (e até vocais) bem maiores. Uma comparação entre estas situações bastante diferentes é instrutiva, pois revela que embora nesses dois casos ambas as populações sejam diagnosticáveis, no segundo exemplo a magnitude maior na diagnose pode revelar um período mais longo de evolução separada entre essas populações e isso pode ser levado em consideração para inferir o grau de independência evolutiva entre elas. O ponto central aqui é que, uma vez feita a diagnose, o segundo passo para a aplicação do CFGE será determinar se as populações A e B constituem de fato unidades monofiléticas, ou seja, populações com um histórico (ainda que relativamente recente) de evolução independente. Dentro de uma perspectiva cladística ou sistemática filogenética / filogeográfica, o teste da monofilia recíproca entre duas populações é bastante simples e objetivo; no entanto, por vários motivos, essa metodologia relativamente recente nem sempre é utilizada em estudos taxonômicos, o que geralmente não inviabiliza a adequação destes últimos em servir de base para decisões sobre a aplicação de limites inter-específicos. A recomendação que se faz aqui é que, na ausência de filogenias / filogeografias para as populações ou táxons estudados, uma suposta independência evolutiva ao nível de monofilia só seja inferida a partir de níveis maiores de diagnose do que aqueles discutidos no exemplo hipotético acima, onde duas populações são diagnosticáveis apenas por uma diferença bastante sutil de caracteres. Idealmente, recomenda-se que pelo menos dois dos critérios de diagnose discutidos acima estejam presentes entre duas metapopulações para que elas sejam consideradas detentoras de trajetórias evolutivas distintas.

Igualmente, a magnitude do fluxo gênico entre duas metapopulações (medido empiricamente ou inferido) também pode ser considerada uma medida do grau de independência evolutiva entre elas, uma vez que ela constitui uma medida da probabilidade futura da perda da diagnose recíproca entre elas. Claramente, um repentino reinício do fluxo gênico, em larga escala, entre duas metapopulações antes isoladas ecológica ou geograficamente, fará com que, num determinado momento, a diagnose entre elas desapareça, impedindo seu reconhecimento como espécies distintas (Grant e Grant 2006). Portanto, a magnitude do fluxo gênico é também uma importante variável a ser considerada na avaliação do grau de independência evolutiva entre duas metapopulações, mas apenas com relação à sua história progressiva e atual, ou seja, aquele componente temporal do processo de cladogênese que pode ser efetivamente reconstruído ou estimado com base no estudo de caracteres das entidades envolvidas. Como já discutido anteriormente de modo amplo, não é possível avaliar de modo objetivo a magnitude do potencial de fluxo gênico futuro em populações entre as quais hoje ele não se faz presente, portanto, o critério de isolamento reprodutivo potencial intrínseco entre duas metapopulações não será considerado aqui na delimitação de espécies, ao contrário de outras interpretações (Helbig *et al.* 2002).

Todos os critérios propostos aqui são recomendações que

seguem uma determinada lógica (aquela do CFGE) e que deverão ser aplicados numa grande quantidade de casos com níveis diferentes de complexidade e tipos distintos de particularidades. Num cenário ideal, metapopulações diagnósticas por dois ou mais caracteres que se encaixam nos critérios de diagnose acima, reciprocamente monofiléticas (como comprovado por uma filogeografia) e que não experimentam qualquer grau de fluxo gênico ao longo de sua história recente serão consideradas espécies independentes. Num segundo cenário, quando dados moleculares não estão presentes, populações diagnósticas por caracteres diferentes como plumagem, morfometria e voz e que também não experimentam qualquer grau de fluxo gênico ao longo de sua história recente (inferido através da presença ou ausência de indivíduos com características intermediárias ao longo das suas distribuições) serão consideradas espécies independentes. Obviamente, espera-se aplicar esses mesmos critérios a casos mais difíceis, onde não haja necessariamente uma concordância entre graus de variação morfológica, distinção vocal / genética e fluxo gênico. Para tornar o processo de decisão nestes casos um pouco mais fácil, são apresentados na sessão seguinte critérios para a delimitação de espécies incorporando também o componente espacial (não somente o temporal, como feito até agora) do processo de cladogênese.

#### APLICANDO O CFGE II: O CONTEXTO ESPACIAL DO PROCESSO DE CLADOGÊNESE

*"The likelihood that allopatric taxa will remain distinct can only be judged by the degree of their divergence, preferably in comparison with taxa that are closely related to the group under investigation and that are known to coexist in sympatry. Assignment of species rank in such cases will necessarily be based on a hypothesis, rather than on proven facts"* Helbig *et al.* (2002: 521)

Essencialmente, no que se refere à suas distribuições, duas ou mais metapopulações se encaixam em um dos três tipos distintos de distribuição enumerados abaixo (para exemplos veja Haffer 1998 e Sigrist 2006):

1. **Simpatria.** Duas metapopulações ou táxons são simpátricos se eles co-ocorrem numa mesma localidade e num mesmo ambiente (sintopia). O fato de que duas ou mais metapopulações distintas ocorram em simpatria / sintopia e ainda assim mantenham sua diagnose recíproca intacta é a maior prova da sua completa independência evolutiva, que já é provavelmente tão antiga que evoluiu para algum grau de incompatibilidade reprodutiva.
2. **Parapatria.** Duas metapopulações são parapátricas se as suas distribuições são contíguas espacialmente, ou seja, elas não são simpátricas, mas se substituem geograficamente em lados opostos de uma barreira, como, por exemplo, um rio,

ou em altitudes distintas de uma cadeia montanhosa. Geralmente, metapopulações parapátricas que mantêm a sua diagnose já adquiriram um elevado grau de independência evolutiva, uma vez que o impedimento físico presente impedindo o contato entre elas geralmente não é tão rigoroso como aquele operando entre populações alopátricas, como descrito abaixo. Num grande número de casos, metapopulações ou espécies parapátricas já estão diferenciadas em vários níveis, exceto o ecológico, o que inviabiliza a sua sobreposição espacial (simpatria; Haffer 1992).

3. Alopatria. Duas metapopulações são alopátricas se suas distribuições são completamente disjuntas, ou seja, não se sobrepõe (simpatria) e não são contíguas (parapatria). Ao contrário dos casos de simpatria e parapatria, o padrão alopátrico de distribuição não funciona por si só como um “experimento natural” que permite a verificação *in loco* do grau de independência evolutiva entre as metapopulações ou táxons envolvidos. Tipicamente, a independência evolutiva entre essas metapopulações só pode ser inferida a partir de filogenias ou, indiretamente, a partir de níveis comparativos de divergência em caracteres morfológicos e bioacústicos (para estes últimos, ver Isler *et al.* 1998 para uma proposta operacional explícita baseada em dados empíricos). Frequentemente, a verificação do grau de independência evolutiva entre metapopulações alopátricas se confunde com a busca pela determinação do seu grau de compatibilidade reprodutiva (Helbig *et al.* 2002, Remsen 2005), o que é de comprovação bem mais difícil ou mesmo inviável na grande maioria dos casos, conforme discutido anteriormente. Por esse motivo, na presente proposta de critérios, não será absolutamente necessário abordar a questão da compatibilidade reprodutiva para a determinação dos limites inter-específicos entre metapopulações alopátricas.

Embora zonas de intergradação não sejam consideradas síndromes de distribuição geográfica de espécies / metapopulações (como simpatria, parapatria e alopatria), elas representam espaços geográficos de conexão evolutiva entre linhagens, estando, portanto, igualmente envolvidas na determinação de limites inter-específicos (Grant e Grant 2006). Essas zonas indicam algum tipo de restrição histórica ou atual recente ao fluxo gênico entre metapopulações, que podem evoluir tanto para um aumento quanto para um decréscimo, não sendo necessariamente possível prever uma direção.

Como uma regra geral, quanto maior a extensão de uma zona de intergradação em relação ao poder de dispersão dos organismos envolvidos, maior a conexão evolutiva entre as metapopulações em questão. Essencialmente, dois tipos de zonas de intergradação são reconhecidas:

1. Zonas de hibridização. São caracterizadas pela co-existência geográfica ao longo de uma zona relativamente restrita entre indivíduos “puros” e “híbridos” (resultantes do inter cruzamento) de duas metapopulações distintas.

2. Zonas de transição clinal. São caracterizadas pela existência em seus extremos geográficos de metapopulações diagnósticas conectadas ao longo de uma ampla zona onde apenas indivíduos com características intermediárias entre elas são encontrados. Tipicamente, zonas de transição clinal são interpretadas como amplas áreas de conexão evolutiva (via fluxo gênico) entre metapopulações num estágio ainda intermediário de independência evolutiva.

Abaixo, são propostos critérios explícitos para a determinação de limites inter-específicos entre metapopulações nos diferentes contextos geográficos de diferenciação.

#### SIMPATRIA

Metapopulações / táxons diagnósticos simpátricos serão considerados espécies quando pelo menos um dos critérios abaixo for satisfeitos:

- Existe monofilia recíproca entre as entidades envolvidas, como inferido diretamente a partir de filogenias / filogeografias;
- Não existe inter cruzamento ou ele acontece tão raramente hoje entre as metapopulações / táxons envolvidos que a independência evolutiva dos mesmos não é comprometida, como inferido a partir da ausência ou uma frequência não significativa de indivíduos com caracteres intermediários entre as duas metapopulações / táxons.

#### PARAPATRIA

Metapopulações / táxons diagnósticos parapátricos serão considerados espécies quando pelo menos um dos critérios abaixo for satisfeitos:

- Existe monofilia recíproca entre as entidades envolvidas, como inferido diretamente a partir de filogenias / filogeografias;
- Não existe inter cruzamento ou ele acontece tão raramente hoje entre as metapopulações / táxons envolvidos que a independência evolutiva dos mesmos não é comprometida, como inferido a partir da ausência ou uma frequência não significativa de indivíduos com caracteres intermediários entre as duas metapopulações / táxons.

#### ALOPATRIA

Metapopulações / táxons diagnósticos alopátricos serão considerados espécies quando pelo menos dois dos seguintes critérios forem satisfeitos:

- Existe monofilia recíproca entre as entidades envolvidas, como inferido diretamente a partir de filogenias / filogeografias;

- Pelo menos dois dos critérios de diagnose enumerados e discutidos anteriormente diferenciam as duas metapopulações / táxons sendo comparados;
- A magnitude da variação dos caracteres entre as entidades envolvidas é no mínimo equivalente àquela que se observa entre pares de táxons / metapopulações simpátricos aparentados (dentro do mesmo gênero, por exemplo), como revelado a partir de estudos comparativos, preferencialmente baseados em mais de um único tipo de caráter (morfológicos e bioacústicos, por exemplo). Entende-se que essa abordagem comparativa é importante para a determinação do grau de independência evolutiva entre as metapopulações / táxons quando filogenias / filogeografias não estão disponíveis.

No caso de metapopulações / táxons envolvidos em uma determinada zona de intergradação, são propostos abaixo critérios explícitos para a determinação de limites inter-específicos.

### ZONAS DE HIBRIDIZAÇÃO

Metapopulações / táxons diagnósticos que se hibridizam através de zonas de contato secundárias (e.g., que ocorrem entre metapopulações / táxons de distribuição parapátrica) serão considerados espécies quando:

- A hibridização é recente e/ou ocorre numa frequência tão baixa que a independência evolutiva dos táxons não é comprometida, como inferido a partir da ausência ou uma frequência não significativa de indivíduos com caracteres intermediários entre as duas metapopulações / táxons.
- A zona híbrida é inferida ou demonstrada como estável temporal e geograficamente e inclui fenótipos parentais “puros”, que convivem com híbridos F1 e F2.

### ZONAS DE TRANSIÇÃO CLINAL

Metapopulações / táxons dos extremos de uma clina (como demonstrado através de quaisquer caracteres genéticos ou com base genética), mesmo se plenamente diagnosticáveis, não devem ser classificados como espécies, uma vez que ambos ainda estão conectados evolutivamente em grande escala (não atingiram monofilia recíproca, ver Brumfield 2005), não satisfazendo, portanto, o critério de trajetórias evolutivas independentes, como requerido pelo CFGE (de Queiroz 1998). Tampouco, a diagnose entre estas metapopulações, mesmo se verificada circunstancialmente através de estudos com uma amostragem parcial, é um artefato, uma vez que ela só existe em função da distância geográfica ou dos setores populacionais sendo comparados, sendo, portanto, relativa e não absoluta, ao contrário dos demais casos tratados acima. Em outras palavras: a diagnose não decorre de um processo histórico de evolução independente entre duas linhagens, mas simplesmente em função de um isolamento contemporâneo

por distância entre populações que podem, inclusive, estar sofrendo pressões seletivas distintas. Remsen (2005) sugere que a categoria taxonômica subespécie se presta bem para descrever, por exemplo, populações diagnósticas em extremos geográficos conectadas por uma zona de intergradação, e que isso representaria uma vantagem em relação a uma interpretação alternativa de simplesmente considerá-las parte de uma espécie politípica sem qualquer reconhecimento taxonômico formal para as unidades diferenciadas. A argumentação principal é que o reconhecimento taxonômico formal destas unidades como subespécies permite um pronto resgate da informação de sua diferenciação (ainda que incipiente), cujo futuro é incerto, na medida em que ela pode evoluir tanto para um aumento (entende-se aqui, monofilia recíproca), quanto para um decréscimo (coalescência e conseqüente perda de diagnose). Embora a argumentação teórica seja válida do ponto de vista evolutivo, o maior desafio neste caso será fornecer uma diagnose objetiva de uma determinada população / subespécie (mesmo seguindo-se os critérios sugeridos por Patten e Unitt 2002) que se sustente mesmo quando indivíduos intermediários da zona de intergradação (que no caso de uma clina é geralmente bastante ampla) são avaliados. Entende-se aqui que a impossibilidade de uma diagnose absoluta impede que qualquer táxon seja definido de modo objetivo, o que obviamente se aplica inclusive no caso de subespécie, não justificando, portanto, o seu uso.

### CONSIDERAÇÕES FINAIS

*“Recent attention to conservation of biodiversity could catalyze quantitative, comprehensive overhauls of subspecies taxonomy, but because this type of research is applied rather than conceptually oriented, it...will more likely proceed on a case-by-case basis as needs or opportunities arise. Alternatives are needed”* Remsen (2005: 409)

O historicamente longo domínio do CBE na ornitologia de quase 70 anos levou à consolidação na disciplina de um grande número de espécies politípicas subdivididas em subespécies (Peters 1934 – 1986). A incerteza em relação à validade destes arranjos do ponto de vista evolutivo (afinal, a maior parte destas espécies foi delimitada com base num conjunto de dados e abordagens bastante limitados) e suas potenciais conseqüências deletérias em várias áreas do conhecimento, têm gerado uma grande demanda por estudos que testem a validade evolutiva das espécies de aves reconhecidas atualmente, particularmente em regiões mega-diversas onde políticas de conservação ainda estão em fase de consolidação (Peterson e Navarro-Siguenza 1999, Zink 2003, Navarro-Siguenza e Peterson 2004, Watson 2005, Silveira e Olmos 2007). Atualmente, novas tecnologias permitem não somente o estudo de caracteres tão distintos como vocalizações e DNA, como também a análise dos mesmos com equipamentos e técnicas quantitativas inovadoras. Portanto, a maior contribuição po-

tencial para a revisão de limites inter-específicos em aves não vem por parte da adoção de determinados critérios para o reconhecimento de espécies, como aqueles propostos aqui, mas sim do uso das novas tecnologias em estudos taxonômicos com regimes de amostragem rigorosos; os critérios são simplesmente balizadores de decisões cujo embasamento deve ocorrer nos resultados obtidos por estudos taxonômicos integradores. Isso não é surpreendente, na medida em que hoje já existe uma unificação do conceito de espécie em biologia evolutiva (CFGE), ao mesmo tempo em que se reconhecem e se acomodam diferentes critérios (“pontos de corte”) para delimitação de espécies dentro deste mesmo conceito.

O impacto sobre a Lista das Aves do Brasil da proposta de normatização para o reconhecimento de espécie aqui apresentada só poderá ser conhecido com exatidão daqui algum tempo. Provavelmente, a grande mudança será um aumento no número de espécies da Lista, motivado em grande parte por estudos taxonômicos que validem e, portanto, elevem ao nível de espécie táxons antes considerados subespécies; discussões interessantes sobre as conseqüências de um aumento significativo no número de espécies de aves em função de diferentes critérios de espécie podem ser encontradas em Mace (2004) e Watson (2005). Todavia, é importante ressaltar que essa tendência de aumento no número de espécies reconhecidas em função da validação e elevação de subespécies ao nível de espécie, não está obrigatoriamente correlacionada com a adoção de novos critérios de limites inter-específicos, como aqueles apresentados aqui. Prova disso é o número cada vez maior de estudos que atestam que vários táxons antes agrupados dentro de uma mesma espécie biológica representam entidades com histórias evolutivas bastante distintas, que só podem ser classificadas de modo consistente como espécies, mesmo quando o critério mais conservador para a delimitação destas (CBE) é adotado (e. g., Isler *et al.* 2007a, b e várias resoluções constantes em Remsen *et al.* 2007). O que está acontecendo na verdade é uma revisão dos limites inter-específicos propostos de modo informal e subjetivo durante os “heydays” do CBE (Peters 1934 – 1986) com base em análises rigorosas e integradoras, onde dados de campo, laboratório e coleções biológicas são interpretados nos contextos filogenéticos temporal e espacial. Isso representa um importante avanço na ornitologia e uma multiplicação de oportunidades que fortalece bastante a linha de pesquisa em taxonomia, que já chegou a ficar restrita no Brasil a poucos círculos no final do século XX. Particularmente o Brasil tem um potencial enorme nessa área, que começa finalmente a se concretizar. Como atualmente estudos taxonômicos integram várias perspectivas e são em grande parte baseados em estudos de campo e/ou coleta de espécimes e material genético, recai principalmente sobre os pesquisadores residentes no país a tarefa de reunir material necessário para as revisões taxonômicas, situação completamente diferente daquela da maior parte do século XX, quando estes estudos eram feitos principalmente por autores residentes na Europa e Estados Unidos. Nesse sentido, o verdadeiro processo de revitalização que grande parte das coleções ornitológicas

brasileiras experimenta atualmente, representa uma perspectiva sem precedentes de expansão da linha de pesquisa em taxonomia na ornitologia no país. Iniciativas como aquelas em prática, por exemplo, nas coleções ornitológicas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (Manaus), Museu Paraense Emílio Goeldi (Belém) e da Universidade de São Paulo (São Paulo), que já dispõe de espécimes modernos para os quais tanto vocalizações quanto material genético também se encontram registrados e disponíveis em coleções específicas e separadas destes tipos de material, são o esteio para a consolidação de um amplo programa de sistemática e taxonomia na ornitologia brasileira. Espera-se, por fim, que os critérios apresentados aqui sirvam não somente para a avaliação de propostas de arranjos taxonômicos já existentes no âmbito do CBRO, mas que também norteiem o processo de planejamento e condução de novas revisões neste futuro promissor da sistemática e taxonomia na ornitologia brasileira.

#### AGRADECIMENTOS

As idéias contidas e discutidas ao longo deste trabalho resultam de um processo de 10 anos de aprendizado e reflexão. Ao longo da maior parte desse período fui bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – auxílios nº. 200099/97-3 e 35.0415/2004-8). Contribuições essenciais para a consolidação deste artigo foram recebidas dos seguintes colegas, cujas idéias e posições nem sempre concordaram necessariamente com as minhas, mas que sempre me instigaram: J. V. Remsen Jr., Fred H. Sheldon, J. McGuire, Jason D. Weckstein, Chris Witt, Rob Moyle, Joel L. Cracraft, José Maria Cardoso da Silva, Mario Cohn-Haft, John M. Bates, Luís Fábio Silveira, Marcos Raposo, David C. Oren, Luis Antônio Pedreira Gonzaga e Fernando C. Novas (*in memoriam*). Agradeço ainda aos colegas do núcleo de taxonomia do CBRO por comentários e sugestões a uma primeira versão deste artigo.

#### REFERÊNCIAS

- Aleixo, A. (2002) Molecular systematics and the role of the “várzea”-“terra-firme” ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *Auk* 119: 621-640.
- Amaral, F. S. R. e L. F. Silveira (2004) *Tinamus solitarius pernambucensis* Berla, 1946 é sinônimo de *Tinamus solitarius* (Vieillot, 1819). *Ararajuba* 12: 33-41.
- American Ornithologists’ Union (AOU) (1998) Check-list of North American birds, 7ª Ed. Washington D.C.: American Ornithologists’ Union.
- Avise, J. C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Cambridge: Harvard University Press.

- Barrowclough, G. F. (1982) Geographic variation, predictiveness, and subspecies. *The Auk* 99: 601-603.
- Belton, W. (1984) Taxonomy of certain species of birds from Rio Grande do Sul, Brazil. *National Geographic Society Research Reports* 17: 183-188.
- British Ornithologists' Union (BOU) (1992) Check-list of birds of Britain and Ireland, 6<sup>a</sup> Ed. Tring: British Ornithologists' Union.
- Brumfield, R. T. (2005) Mitochondrial variation in Bolivian populations of the variable antshrike (*Thamnophilus caerulescens*). *Auk* 122: 414-432.
- CBRO (2007) Lista das Aves do Brasil. 6<sup>a</sup> Edição (16 de agosto de 2007). Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos, Sociedade Brasileira de Ornitologia. <http://www.cbro.org.br> (acesso em 21/08/2007).
- Collar, N. J. (1997) Taxonomy and conservation: chicken and egg. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 117: 122-136.
- Cracraft, J. (1981) Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *Auk* 98: 681-714.
- \_\_\_\_\_ (1983) Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithol.* 1: 159-187.
- \_\_\_\_\_ (1989) Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation, p. 28-59. Em: D. Otte e J. A. (eds.) *Speciation and its consequences*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Cracraft, J.; F. K. Barker, M. Braun, J. Harshman, G. J. Dyke, J. Feinstein, S. Stanley, A.
- Cibois, P. Schikler, P. Beresford, J. Garcia-Moreno, M. D. Sorenson, T. Yuri e D. Mindell (2004) Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes). Toward an avian tree of life, p. 468-489. Em: J. Cracraft e M. J. Donoghue (eds.) *Assembling the tree of life*. Oxford: Oxford University Press.
- Funk, D. J. e K. E. Omland (2003) Species-level paralogy and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 397-423.
- Futuyma, D. J. (2003) *Biologia evolutiva*, 2<sup>a</sup> Edição. Ribeirão Preto: FUNPEC-RP.
- Grant, P. R. e B. R. Grant (2006) Species before speciation is complete. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 94-102.
- Haffer, J. (1992) Parapatric species of birds. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 112: 250-264.
- \_\_\_\_\_ (1997a) Ornithologen-Briefe des 20. Jahrhunderts. *Ökologie der Vögel*, Band 19. Ludwigsburg.
- \_\_\_\_\_ (1997b) Contact zones between birds of southern Amazonia. *Ornithol. Monog.* 48: 281-305.
- \_\_\_\_\_ (1998) Species concepts and species limits in ornithology, p. 11 – 24. Em: J. de Hoyo, A. Elliott e J. Sargatal (eds.) *Handbook of the birds of the world*, v. 4. Sandgrouse to cuckoos. Barcelona: Lynx Edicions.
- Helbig, A. J., A. G. Knox, D. T. Parkin, G. Sangster e M. Collinson (2002) Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144: 518-525.
- Hellmayr, C. E., C. B. Cory e B. Conover (1918 – 1949). *Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands in Field Museum of Natural History : including all species and subspecies known to occur in North America, Mexico, Central America, South America, the West Indies, and islands of the Caribbean Sea, the Galapagos Archipelago, and other islands which may properly be included on account of their faunal affinities*. Field Museum Zoological Series. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- IBAMA. (2003). Lista nacional da fauna brasileira ameaçada de extinção. <http://www.mma.gov.br/port/sbf/fauna/index.cfm> (acesso em 20/06/2007).
- Isaac, N. J. B., J. Mallet e G. M. Mace (2004) Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 19: 464-469.
- Isler, M. L., P. R. Isler e B. M. Whitney (1998) Use of vocalizations to establish species limits in antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *Auk* 115: 577-590.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ e \_\_\_\_\_ (2007a) Species limits in antbirds (Thamnophilidae): the warbling antbird (*Hypocnemis cantator*) complex. *Auk* 124: 11-28.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ e K. J. Zimmer (2007b) Species limits in the “Schistocichla” complex of *Pernostola* antbirds (Passeriformes: Thamnophilidae). *The Wilson J. Ornithol.* 119: 53-70.
- Johnson, N. K., J. V. Remsen Jr. e C. Cicero (1999) Resolution of the debate over species concepts in ornithology: a new comprehensive biologic species concept, p. 1470-1482. Em: N. J. Adams e R. H. Slotow (eds.) *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr. Durban. Johannesburg: Bird-Life South Africa*.
- Joseph, L (2002) Geographical variation, taxonomy and distribution of some Amazonian *Pyrrhura* parakeets. *Ornithol. Neotr.* 13: 337-363.
- Mace, G. M. (2004) The role of taxonomy in species conservation. *Phil. Trans. Royal Soc. London B* 359: 711-719.

- Mallet, J (2001) Species, concepts of, p. 427-440. Em: S. A. Levin (ed.) *Encyclopedia of biodiversity*, v. 5. Academic Press.
- Mayr, E (1942) *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- \_\_\_\_\_ (1982) *The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Harvard University Press.
- Navarro-Sigüenza, A. G. e A. T. Peterson (2004) An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica* 4: 1-13.
- Nelson, G. e N. Platnick (1981) *Systematics and biogeography. Cladistics and Vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Novaes, F. C e M. F. C. Lima (1991) Variação geográfica e anotações sobre morfologia e biologia de *Selenidera gouldii* (Piciformes: Ramphastidae). *Ararajuba* 2: 59-63.
- Oren, D. C. (2001) Biogeografia e conservação de aves na região Amazônica, p. 97 – 109. Em: J. P. R. Capobianco, A. Veríssimo, A. Moreira, D. Sawyer, I. Santos e L. P. Pinto (eds.) *Biodiversidade na Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios*. São Paulo: Estação Liberdade e Instituto Socioambiental.
- Patten, M. A e P. Unitt (2002) Diagnosability versus mean differences of sage sparrow subspecies. *Auk* 119: 26-35.
- Peters, J. L. (1934 – 1986) *Check-list of birds of the world*, V. 1 - 16. Cambridge: Museum of Comparative Zoology, Harvard University.
- Peterson, A. T. e A. G. Navarro-Sigüenza (1999) Alternative species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Cons. Biol.* 13: 427-431.
- Price, T. D. e M. M. Bouvier (2002) The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. *Evolution* 56: 2083-2089.
- Queiroz, de K (2005) Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 102: 6600-6607.
- \_\_\_\_\_ (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations, p. 57-75. Em: D. J. Howard e S. H. Berlocher (eds.) *Endless forms: species and speciation*. Oxford: Oxford University Press.
- Renssen, J. V (2005) Pattern, process, and rigor meet classification. *Auk* 122: 403-413.
- \_\_\_\_\_, C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, D. F. Stotz e K. J. Zimmer (2007) A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union, versão 28/07/2007. <http://www.museum.lsu.edu/~Renssen/SACCBaseline.html> (acessado em 16/08/2007).
- Ribas C. C., L. Joseph e C. Y. Miyaki (2006) Molecular systematics and patterns of diversification in Pyrrhura (Psittacidae), with special reference to the picta-leucotis complex. *Auk* 123: 660-680.
- Ridgely, R. S. e G. Tudor (1994) *The birds of South America*, v. 2. *The suboscine passerines*. Austin: University of Texas Press.
- Rosen, D. E. (1979) Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162: 267-376.
- Sigris, T. (2006) *Aves do Brasil: uma visão artística*. São Paulo: Fofertil e Ministério da Cultura.
- Silveira, L. F. e F. Olmos (2007) Quantas espécies de aves existem no Brasil? Conceitos de espécie, conservação e o que falta por descobrir. *Rev. Bras. Ornitol.* 15: 289-296.
- Sites Jr., J. W. e J. C. Marshall (2004) Operational criteria for delimiting species. *Ann. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 35: 199-277
- Stresemann, E. (1959) The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk* 76: 269-280.
- Watson, D. M (2005) Diagnosable versus distinct: evaluating species limits in birds. *BioScience* 55: 60-68.
- Zimmer, J. T. (1931 – 1953). *Studies of Peruvian birds*. *Am. Mus. Novit.* no 1 – 65.
- Zimmer, K. J. (2002) Species limits in Olive-backed Foliage-Gleaners (Automolus: Furnariidae). *Wilson Bull.* 114: 20-37.
- Zink, R. M (1997) Species concepts. *Bull. Brit. Ornithol. Club* 117: 97-109.
- \_\_\_\_\_ (2003) The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proc. Royal Soc. London, series B* 27: 561-564.
- \_\_\_\_\_ e M. C. McKittrick (1995) The debate about species concepts and its implications for ornithology. *Auk* 112: 701-719.