

## Sistemática e biogeografia da superespécie *Nystalus maculatus* (Piciformes: Bucconidae)

José Maria Cardoso da Silva\*

Departamento de Zoologia, Museu Paraense Emílio Goeldi, Caixa Postal 399, 66040 Belém, PA, Brasil

Recebido em 3 de dezembro de 1990; aceito em 23 de julho de 1991

**ABSTRACT.** Systematics and biogeography of the superspecies *Nystalus maculatus* (Piciformes: Bucconidae). A new systematic revision of the *Nystalus maculatus* is presented. Two monotypic species are now recognized, *N. maculatus* and *N. striatipectus*. *N.m. parvirostris* and *N.m. pallidigula* are synonymous of *N. maculatus* and *N. striatipectus*, respectively. The position of the contact zone between the two allopecies of the superspecies *N. maculatus* is very similar to those recorded for some other subspecies and allopecies of birds with wide distributions in corridors formed by caatinga, cerrado and chaco domains. These data support the hypothesis that the vicariant event responsible for the differentiation of these taxa was the establishment of a link between the rainforests of the southeastern Atlantic region and the southwest Amazon.

**KEY WORDS:** systematics, biogeography, Neotropical birds, speciation, Piciformes.

**RESUMO.** Uma nova revisão sistemática de *Nystalus maculatus* é apresentada. Duas aloespécies formando uma superespécie são reconhecidas: *N. maculatus* e *N. striatipectus*. *N.m. parvirostris* e *N.m. pallidigula* são sinonimizadas com *N. maculatus* e *N. striatipectus*, respectivamente. A posição da zona de contato entre as duas aloespécies da superespécie *N. maculatus* é similar à das registradas para outras subespécies e aloespécies de aves que possuem ampla distribuição pelo corredor formado pela Caatinga, Cerrado e Chaco. Esses dados apóiam a hipótese de que o evento vicariante responsável pela diferenciação desses táxons foi o estabelecimento de uma ligação extensa de floresta úmida entre o sudeste da Floresta Atlântica e o sudoeste da Amazônia.

**PALAVRAS-CHAVE:** sistemática, biogeografia, aves neotropicais, especiação, Piciformes.

A primeira revisão da variação geográfica de *Nystalus maculatus* foi feita por Hellmayr (1908), que reconheceu três subespécies: *N.m. maculatus* (Gmelin), do Nordeste brasileiro e de algumas localidades dispersas no Estado do Pará; *N.m. parvirostris* (Hellmayr), descrita de Leopoldina (hoje Aruanã), Goiás, e *N.m. striatipectus* (Sclater), descrita com base em espécimes provenientes do leste da Bolívia.

Cory (1919) descreveu *N.m. nuchalis*, determinando como localidade-tipo Juá, próximo a Iguatu, Ceará. Cherrie e Reinchenberger (1923) descreveram *N.m. pallidigula*, que tem como localidade-tipo Urum, próximo a Corumbá, Mato Grosso do Sul, e, adicionalmente, propuseram que *nuchalis* deveria ser sinonimizado com *maculatus*. Peters (1948) acatou a sugestão de Cherrie e Reinchenberger (1923) e reconheceu apenas quatro subespécies para *N. maculatus*: *maculatus*, *parvirostris*, *pallidigula* e *striatipectus*. Este é o arranjo taxonômico aceito atualmente (Pinto,

1978), sendo que Short (1975) discrimina nesse conjunto dois grupos de subespécies: *maculatus* (*maculatus* e *parvirostris*) e *striatipectus* (*striatipectus* e *pallidigula*).

Neste artigo faz-se uma nova revisão da sistemática de *N. maculatus*, discutindo-se adicionalmente os possíveis eventos paleoecológicos que determinaram o padrão atual de distribuição e diferenciação das populações envolvidas.

### MÉTODOS

O número total de espécimes examinados foi de 84, pertencentes às coleções do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG) e American Museum of Natural History (AMNH). As medidas foram tomadas diretamente com régua metálica milimetrada (asa) ou com ajuda de compasso, cuja abertura era posteriormente sobreposta à régua (bico e cauda). As medidas foram tomadas das seguintes maneiras: asa, comprimida contra a régua ("flat"); bico, da base à ponta; cauda, da intersecção das duas retrizes medianas à ponta. Comparações estatísticas foram feitas utilizando o teste "t" de Student, bicaudal.

\* Bolsista de Desenvolvimento Científico Regional (CNPq).

## SISTEMÁTICA

Com base nas medidas (tabela 1), coloração da plumagem e distribuição geográfica (figura 1), foi possível reconhecer que *N. maculatus* é composto por duas populações com epifenótipos distintos e que possuem uma estreita e pouco conhecida zona de contato na região do Pantanal Matogrossense. Na definição de Wiley (1981:62), populações que apresentam essas características devem ser consideradas espécies independentes, mesmo que exista, na zona de contato entre as alospécies, hibridação esporádica ou introgressão limitada. Assim, *N. maculatus*, tal como hoje reconhecido, engloba duas espécies monotípicas, que podem ser agrupadas em uma superespécie. O resumo destas modificações taxonômicas é dado a seguir.

*Nystalus maculatus* (Gmelin, 1788)

*Nystalus maculatus parvirostris* (Hellmayr, 1908)

*Nystalus maculatus nuchalis* (Cory, 1919)

**Diagnose.** Reconhecida por possuir peito e lados do corpo com contrastantes manchas cordiformes negras.

**Distribuição.** Conhecida de alguns pontos dispersos no Estado do Pará (Santarém, Oriximiná, ilha do Marajó, Baião e Mocajuba), Maranhão, Piauí, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Bahia, Goiás, Mato Grosso e oeste de Minas Gerais (figura 1).

**Comentários.** Não foi encontrada nenhuma diferença entre os espécimes do Ceará e os do restante da área de distribuição de *N. maculatus*, observação esta que apóia as conclusões já estabelecidas por Cherrie e Reinchenberger (1923) sobre a invalidade de *N.m. nuchalis*. *N.m. parvirostris* foi diagnosticada (Hellmayr 1908) pelo menor tamanho da cauda e do bico. A série-tipo desta subespécie foi reexaminada e as medidas obtidas (tabela 1) diferem daquelas apontadas quando de sua descrição por Hellmayr (1908), que registrou uma variação na cauda e no bico de *N.m. parvirostris* de 66 mm a 69 mm e 29 mm a 30 mm, respectivamente.

Independentemente dessas diferenças entre observadores, fica claro que em ambos os casos a variação das medidas da série-tipo de *N.m. parvirostris* está dentro da variação encontrada para as várias populações de *N. maculatus* (tabela 1). Dessa forma, *N.m. parvi-*

Tabela 1. Medidas (em mm) de algumas populações de *Nystalus maculatus* e *N. striatipectus*. Variação, média (entre parênteses), tamanho da amostra (n) e desvio padrão (d.p.).

	asa	cauda	bico
<i>N. maculatus</i>			
Santarém	75,0-80,0 (77,3) n = 7 d.p. = 1,7	64,0-74,0 (68,7) n = 7 d.p. = 3,6	28,0-31,5 (29,5) n = 7 d.p. = 1,4
Marajó	79,5-83,0 (77,4) n = 5 d.p. = 0,9	68,0-78,5 (72,7) n = 4 d.p. = 4,3	37,5-41,5 (39,7) n = 5 d.p. = 1,5
Nordeste (MA, CE e BA)	74,0-83,0 (77,8) n = 15 d.p. = 2,2	61,0-78,5 (70,1) n = 14 d.p. = 3,3	29,0-38,0 (33,9) n = 15 d.p. = 3,2
Centro-Oeste (Sul do PA, MG, GO e MT)	75,0-82,0 (78,1) n = 14 d.p. = 2,5	62,0-74,0 (69,2) n = 13 d.p. = 4,1	28,0-40,5 (33,1) n = 14 d.p. = 4,3
" <i>N.m. parvirostris</i> "	76,0-78,0 (77,1) n = 4 d.p. = 0,8	62,0-67,0 (64,2) n = 4 d.p. = 2,0	32,0-34,5 (33,5) n = 4 d.p. = 1,0
" <i>N.m. pallidigula</i> "	74,0-79,5 (77,2) n = 9 d.p. = 1,7	66,0-71,0 (69,4) n = 6 d.p. = 2,9	32,5-38,0 (34,1) n = 9 d.p. = 1,7
<i>N. striatipectus</i>			
Bolívia	80,0-85,0 (83,7) n = 6 d.p. = 1,9	70,5-76,0 (73,5) n = 4 d.p. = 2,9	36,5-40,0 (38,6) n = 6 d.p. = 1,3
Paraguai	80,0-84,0 (81,6) n = 5 d.p. = 1,8	70,0-76,0 (72,2) n = 5 d.p. = 2,3	33,0-38,5 (35,9) n = 5 d.p. = 1,9
Argentina	76,0-84,0 (80,5) n = 17 d.p. = 2,1	68,0-77,0 (72,9) n = 16 d.p. = 2,6	32,0-38,5 (35,6) n = 17 d.p. = 2,2

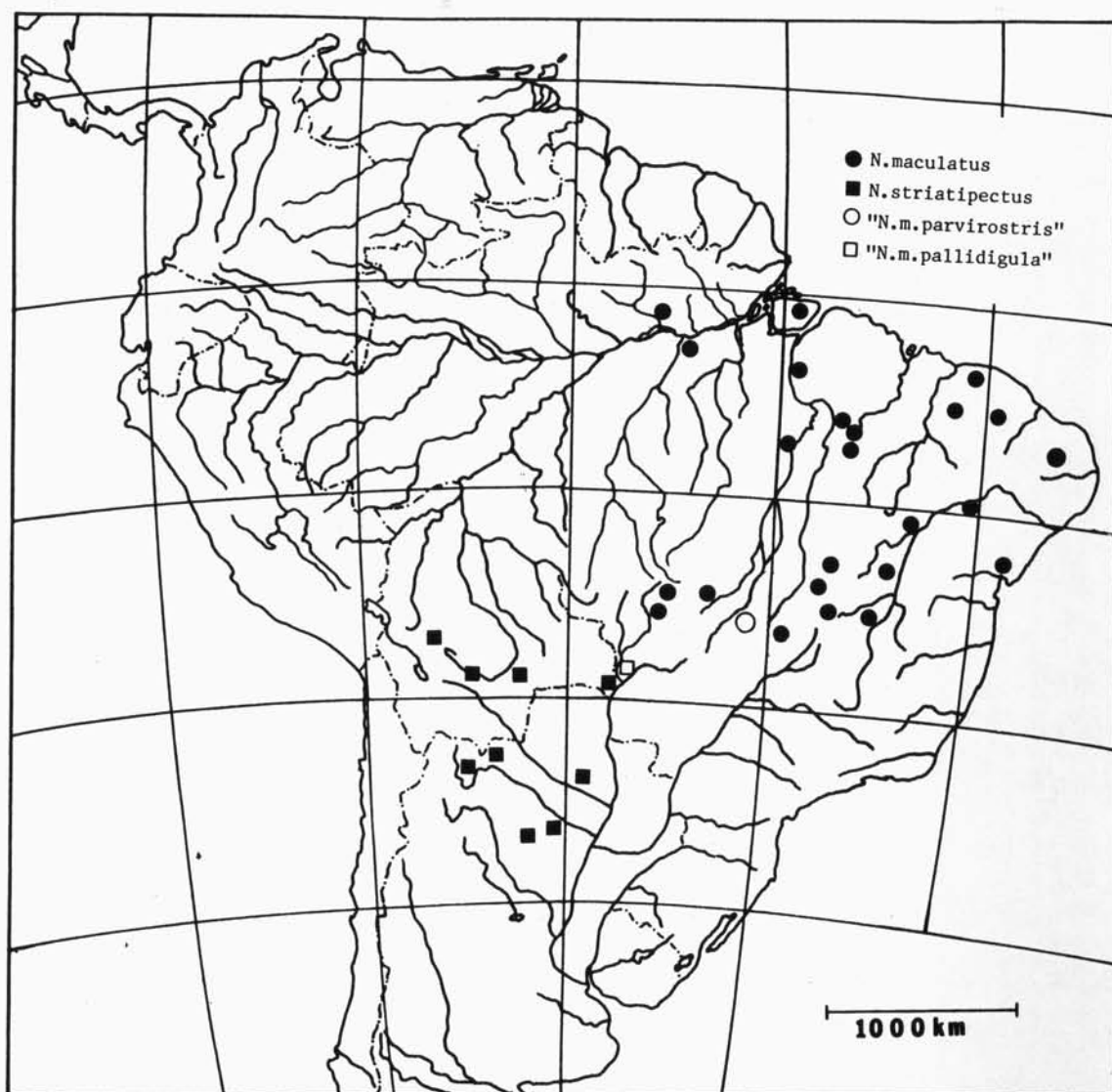


Figura 1. Distribuição na América do Sul das espécies da superespécie *Nystalus maculatus*.

*rostris* também deve ser incluída na sinonímia de *N. maculatus*.

**Material examinado.** BRASIL. *Pará*: Santarém (7), ilha do Marajó (5), Conceição do Araguaia (4); *Maranhão*: Imperatriz (2), Amarante (1), Riachão (4); *Ceará*: Camorim (2), Serra do Castelo (1), Ipuí (1), Ladeira Grande (1); *Bahia*: Coribe (3); *Minas Gerais*: Arinos (1); *Goiás*: Iaciara (4), Aruanã (= Leopoldina) (4); *Mato Grosso*. Chavantina (2), Chapada dos Guimarães (3).

*Nystalus striatipectus* (Sclater, 1853)

*Nystalus maculatus pallidigula* Cherrie & Reinchenberger, 1923

**Diagnose.** Difere de *N. maculatus* por possuir pei-

to e lados do corpo com finas estrias longitudinais negras, ao invés de manchas negras cordiformes.

**Distribuição.** Leste da Bolívia, Paraguai, norte da Argentina e extremo sudoeste do Brasil, no Estado do Mato Grosso do Sul (figura 1).

**Comentários.** *N. m. pallidigula* foi separada de *N. striatipectus* com base nas suas menores medidas de asa, cauda e bico (Cherrie e Reinchenberger 1923). As medidas de *striatipectus* apresentam variação clinal no sentido norte-sul, ocorrendo uma diminuição das médias populacionais da Bolívia em direção ao norte da Argentina (tabela 1). Quando comparada com a série de menores medidas de *striatipectus*, a série de *pallidigula* tem médias significativamente menores de asa ( $t = 4,05$ ;  $gl = 24$ ,  $p < 0,001$ ) e cauda ( $t = 2,73$ ;

gl = 20;  $p < 0,05$ ), apresentando, entretanto, sobreposição em ambas as medidas (tabela 1). A melhor solução neste caso, onde há falta de caracteres diagnósticos consistentes, é considerar *N.m. pallidigula* como sinônimo de *N. striatipectus*. O espécime de Chapada (AMNH 34365), referido a *striatipectus* por Allen (1893) e a *pallidigula* por Cherrie e Reinchenberger (1923), é claramente referível a *maculatus* pela coloração da plumagem. Espécimes coletados recentemente na mesma região (MPEG 38891-38892) são também referíveis a *N. maculatus*. Dessa forma, deve haver uma zona de contato entre as duas aloespécies da superespécie *N. maculatus* entre a região de Chapada dos Guimarães e Corumbá (figura 1).

*Material examinado.* BRASIL. Mato Grosso do Sul: Urucum (8), Corumbá (2). PARAGUAI. Chaco: Lichtenau (5). ARGENTINA. Chaco: Avia Terai (1), Gal. Pinedo (1); Salta: Embarcación (4), Rosário de Lerma (8); Santiago del Estero: Suncho Corral (2); Tucuman: Tucuman (1). BOLÍVIA. Santa Cruz: Chilon (2), Valle Grande (1); Cochabamba: Mizque (1), Parotani (1); Sucre: Rio Pilcomayo (1).

#### BIOGEOGRAFIA

Com base em estudos de campo em várias localidades no Brasil Central e Nordeste brasileiro, é possível afirmar que *Nystalus maculatus* é uma ave de formações arbóreas da caatinga (caatinga arbórea) e do cerrado (cerradão), além das florestas que ocorrem na forma de enclaves no domínio desses dois tipos de vegetação: florestas mesofíticas decíduas ou semidecíduas e borda de florestas de galeria (raramente). Esta associação é também corroborada pelas observações de Short (1975), que registra *N. striatipectus* para as formações arbóreas do Chaco e florestas secas subtropicais.

Em grande parte de sua distribuição, *N. maculatus* é simpátrico mas não sintópico com *N. chacuru*, que é típico das formações mais abertas de caatinga e cerrado, não sendo encontrado nas formações arbóreas mais fechadas. Possivelmente neste caso, temos um quadro de substituição ecológica entre duas espécies congêneres. Nos enclaves de vegetações abertas no interior da Amazônia, *N. maculatus* ocorre nos enclaves de Santarém, Marajó e Oriximiná, mas não nos campos de Humaitá, onde ocorre *N. chacuru* (Hellmayr 1907). Nas savanas de Roraima e Amapá não foi registrada até agora nenhuma espécie de *Nystalus*. Se admitirmos que a floresta tropical úmida, hoje dominante na região amazônica, foi substituída por vegetações associadas a climas mais secos durante os períodos glaciais do Quaternário (Ab'Saber 1977) é possível admitir que tanto *N. maculatus* como *N. chacuru* expandiram suas distribuições para essa região. Neste caso então, como explicar a não coexistência das duas espécies nas ilhas de formações abertas? Por que existe este padrão de substituição de es-

pécie entre os enclaves? Duas hipóteses podem ser propostas: a de exclusão ecológica via competição e a de dispersão diferencial associada à estrutura do habitat.

Na primeira hipótese admite-se que o processo de dispersão das duas espécies para dentro da bacia amazônica foi semelhante, sem nenhuma restrição quanto à qualidade do habitat disponível. Desta forma, o padrão de distribuição hoje encontrado seria produto de um processo de exclusão competitiva entre as duas espécies, desencadeado quando da redução da área de seus habitats preferenciais, em virtude da retomada da umidade regional e concomitante reexpansão da floresta tropical úmida.

Na segunda hipótese admite-se que as formações associadas a climas secos que expandiram sua distribuição para o interior da bacia amazônica eram extremamente variáveis em termos de estrutura, possibilidade esta aliás bem ressaltada por Ab'Saber (1977). Assim, nas faixas de expansão em que predominavam cerradões e caatingas arbóreas, penetrava *N. maculatus*, enquanto nas faixas de expansão em que predominavam estoques abertos de cerrado e caatinga, penetrava *N. chacuru*. Dos poucos dados paleopalinoológicos que existem para a bacia amazônica, as informações apresentadas por Absy e van der Hammen (1981) para Rondônia, um pouco ao sul de Humaitá, parecem apoiar parcialmente esta hipótese. Esses autores indicam que a vegetação dominante no último período glacial nessa região era um tipo de "grass savanna", o que poderia corresponder a vegetações fitofisionomicamente similares aos campos sujos e cerrado *sensu stricto*, que são variações mais abertas do cerrado e, portanto, habitat de *N. chacuru*. É, portanto, possível supor que as vegetações secas que penetraram na Amazônia Oriental (do Tapajós para leste) eram estruturalmente e floristicamente distintas daquelas da Amazônia Ocidental. Esta hipótese pode ser avaliada quando se dispuser de mais estudos paleopalinoológicos na borda e no interior da bacia amazônica.

A posição da zona de possível contato entre as duas aloespécies da superespécie *N. maculatus* é aproximadamente a mesma para vários pares de aloespécies e subespécies bem diferenciadas de uma mesma espécie que apresentam em comum a associação com ambientes de climas mais secos e ampla distribuição pelo corredor formado pela Caatinga, Cerrado e Chaco (Short 1975, Fitzpatrick 1980). Por outro lado, é fato bem conhecido que a flora das florestas do sudoeste da Amazônia (Acre) possui um componente associado à Floresta Atlântica, resultado provável da existência de uma ligação mais extensa entre esses setores (Rizzini 1979). Esse padrão é também sustentado pela distribuição de algumas espécies de aves típicas de florestas úmidas (p. ex. *Ramphotrigon megalcephala*, cf. Novaes 1960) que apresentam populações diferenciadas e disjuntas entre o sudoeste da Amazônia e o sudeste da Floresta Atlântica. Dessa forma, é possível hipotetizar (cf. Fitzpatrick 1980) que o evento paleo-



ecológico que provocou a separação das duas espécies da superespécie *N. maculatus* e, por extensão, dos vários outros táxons-irmãos que apresentam zona de contato com posição similar ou quase similar, foi o estabelecimento de uma conexão de floresta úmida entre o sudeste da Floresta Atlântica e o sudoeste da Amazônia, possivelmente pela borda do Chaco e do Pantanal. A idade desse evento permanece, entretanto, como questão aberta a debate.

#### AGRADECIMENTOS

Sou grato a D.C. Oren, F.C. Novaes, R. Constantino, L.A.P. Gonzaga e um revisor anônimo pela leitura crítica e sugestões da primeira versão deste trabalho, e a R.B. Cavalcanti pelo apoio durante meus estudos sobre a avifauna do Brasil Central. Agradeço também a G. Barrowclough e M. LeCroy pelo apoio concedido quando de meus estudos no AMNH. Esta pesquisa foi realizada com recursos financeiros do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), World Wildlife Fund (WWF-US) e The Frank M. Chapman Memorial Fund.

#### REFERÊNCIAS

- Ab'Saber, A. (1977) Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas* 3:1-9.
- Absy, M.L. e T. van der Hammen (1976) Some paleoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon basin. *Acta Amazonica* 6: 293-299.
- Allen, J.A. (1893) On a collection of birds from Chapada, Mato Grosso, made by Mr. Herbert H. Smith. Parte III. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 5: 107-158.
- Cherrie, G.K. e E.M.B. Reichenberger (1923) Descriptions of proposed new birds from Brazil and Paraguay. *Amer. Mus. Novit.* 58: 1-8.
- Cory, C.B. (1919) Catalogue of birds of the Americas and adjacent Islands, II. *Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser.* 13 (2): 1-607.
- Fitzpatrick, J.W. (1980) Some aspects of speciation in South America flycatchers. In: Congr. Int. Ornith. 17, *Acta... Berlim.* p. 1273-1279.
- Hellmayr, C.H. (1907) On a collection of birds made by Mr. W. Hoffmanns on the rio Madeira, Brazil. *Novit. Zool.* 14: 343-412.
- \_\_\_\_\_ (1908) An account of the birds collected by Mons. G.A. Baer in the State of Goyaz, Brazil. *Novit. Zool.* 15: 13-102.
- Novaes, F.C. (1960) Sobre *Ramphotrigon megacephala* (Swainson) (Tyrannidae, Aves). *Rev. Bras. Biol.* 20: 217-221.
- Peters, J.L. (1948) *Checklist of birds of the world*, VI. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Pinto, O.M.O. (1978) *Novo Catálogo das Aves do Brasil*. São Paulo: Empresa Gráfica da Revista dos Tribunais.
- Rizzini, C.T. (1979) *Tratado de Fitogeografia do Brasil*, 2. São Paulo: EDUSP e HUCITEC.
- Short, L.L. (1975) A zoogeographical analysis of the South American Chaco avifauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 154: 163-352.
- Wiley, E.O. (1981) *Phylogenetics: the theory and practice of Phylogenetic Systematics*. New York: John Wiley.