



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
FACULDADE UnB PLANALTINA - FUP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS - PPGCA

PEDRO HENRIQUE VOGLEY C. S. DE CERQUEIRA

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E
ECOMORFOLOGIA DA ROLINHA-DO-PLANALTO (*Columbina*
***cyanopis*, Columbidae: Aves)**

BRASÍLIA - DF

2024



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
FACULDADE UnB PLANALTINA - FUP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS - PPGCA

PEDRO HENRIQUE VOGLEY C. S. DE CERQUEIRA

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E
ECOMORFOLOGIA DA ROLINHA-DO-PLANALTO (*Columbina
cyanopsis*, Columbidae: Aves)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais da Universidade de Brasília como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Renato Caparroz
Coorientador: Prof. Dr. Arthur Ângelo
Bispo

BRASÍLIA - DF
2024



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
FACULDADE UnB PLANALTINA - FUP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS - PPGCA

PEDRO HENRIQUE VOGLEY C. S. DE CERQUEIRA

**RELAÇÕES FILOGENÉTICAS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E
ECOMORFOLOGIA DA ROLINHA-DO-PLANALTO (*Columbina
cyanopis*, Columbidae: Aves)**

CC416r

Cerqueira, Pedro Henrique Vogley
Relações filogenéticas, história evolutiva e
ecomorfologia da rolinha-do-planalto (*Columbina cyanopis*,
Columbidae: Aves) / Pedro Henrique Vogley Cerqueira;
orientador Renato Caparroz; co-orientador Arthur Ângelo
Bispo. Brasília, 2024.
99 p.

Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) Universidade
de Brasília, 2024.

1. *Columbina cyanopis*. 2. Filogenia. 3. Taxonomia. 4. DNA
mitocondrial. 5. Conservação. I. Caparroz, Renato, orient.
II. Bispo, Arthur Ângelo, co-orient. III. Título.



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA - UnB
FACULDADE UnB PLANALTINA - FUP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS - PPGCA

PEDRO HENRIQUE VOGLEY C. S. DE CERQUEIRA

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS, HISTÓRIA EVOLUTIVA E
ECOMORFOLOGIA DA ROLINHA-DO-PLANALTO (*Columbina*
***cyanopsis*, Columbidae: Aves)**

Banca examinadora:

Prof. Dr. Renato Caparroz / PPGCA – UnB (Presidente/Orientador)

Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini / PGECL – UnB (Membro Titular)

Prof. Dr. Vítor de Queiroz Piacentini / PPGZOO – UFMT (Membro Titular)

Profa. Dra. Lilian Gimenes Giugliano / PPGZOO – UnB (Membro Suplente)

Prof. Dr. Gustavo Sebastián Cabanne / CONICET (Membro Suplente)

BRASÍLIA - DF

2024

“O sertão é bom. Tudo aqui é perdido, tudo aqui é achado...”

João Guimarães Rosa

“O princípio da sabedoria é chamar as coisas pelo seu próprio nome.”

Confúcio

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a meus pais, Ricardo Cerqueira e Shirley Vogeley, que sempre me apoiaram e incentivaram a seguir meus interesses, e com quem primeiro adquiri o fascínio pela natureza. O seu suporte foi fundamental para a realização deste projeto, e seus valores me guiam sempre.

Dedico minha mais sincera gratidão e admiração a meus orientadores, Prof. Dr. Renato Caparroz e Prof. Dr. Arthur Bispo. Para além dos conhecimentos compartilhados, a competência e empatia genuína de vocês me motivaram a desenvolver este trabalho da melhor forma possível, e representam verdadeiras inspirações profissionais e pessoais. Obrigado pela oportunidade de estudar essa fração tão especial da nossa biodiversidade.

Expresso minha profunda gratidão e admiração também à SAVE Brasil e todos os demais colaboradores envolvidos na história de conservação da rolinha-do-planalto, especialmente Edson Ribeiro Luiz, Albert Gallon Aguiar, Marcelo Lisita Junqueira, Tony Andrey Bichinski, Gledison Carlos Rodrigues e Hugo Neri. Sua incansável dedicação à conservação é inspiradora, e seu generoso e constante suporte foram indispensáveis para a realização dessa pesquisa. Agradeço o compartilhamento de valiosas informações, oriundas dos monitoramentos e estudos prévios da espécie, a respeito de sua reprodução, dieta, uso de habitat, dinâmica populacional, dentre outros, além do fornecimento de amostras biológicas. À SAVE Brasil e toda sua equipe destino particular gratidão pela oportunidade e confiança, através do amplo suporte logístico, financeiro, e informativo fornecido durante todo este projeto.

Dedico aqui minha apreciação por Rafael Bessa, cuja redescoberta histórica dessa espécie enigmática possibilitou não apenas todo o subsequente trabalho para sua conservação, como também permitiu que estudássemos a história natural e evolutiva deste precioso patrimônio incógnito da biodiversidade brasileira.

Grande admiração e apreço dedico também aos membros da comunidade local de Botumirim, guardiões da rolinha-do-planalto e de seu habitat de beleza ímpar. Exalto seu trabalho em defesa da “joia do Cerrado”, e reconheço e agradeço a crucial assistência concedida durante as atividades de campo, sempre com ótima disposição, especialmente por Maria Ferreira 'Nenzinha' e Maria Áurea de Moraes, além do já citado Gledison Rodrigues. Saúdo ainda Leila de Moura e demais artesãs da Associação de Mulheres Artesãs de Botumirim, que com tanto esmero retratam a biodiversidade única da região, ajudando a divulgá-la e aproximá-la do cotidiano de quem passa por seu ateliê.

Agradeço a meus irmãos e amigos que, na proximidade e na distância, na cidade ou no mato, de alguma forma estiveram comigo e me apoiaram nos últimos anos. Ainda, sou grato ao Afonso Santiago de O. Meneses pela ajuda na elaboração dos mapas.

A Marco Silva e sua família, agradeço por tão generosamente terem me recebido em sua casa durante minhas estadias em São Paulo, e ao Eduardo Gomes, do Instituto Grande Sertão em Montes Claros, por me apresentar à belíssima região do Parque Estadual de Botumirim, e me orientar quanto à operação de drones.

Agradeço também a Dione Seripierri, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, e Berg Hans-Martin, do Museu de História Natural de Viena, pela prestativa ajuda no fornecimento de material bibliográfico complementar. Ainda, agradeço ao Cornell Lab of Ornithology por permitir a reprodução das ilustrações de Claravinae do *Handbook of the Birds of the World*, e a Brian L. Sullivan, pela cortesia de fornecê-las.

Expresso minha profunda gratidão pelos grandes professores que me incentivaram a enveredar pela ornitologia ao longo da minha formação acadêmica, especialmente os queridos Roberto Cavalcanti, Regina Macedo, e meu orientador, Renato Caparroz.

Agradeço também à Universidade de Brasília, particularmente o Instituto de Ciências Biológicas, e o Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais (PPGCA), incluindo todo seu corpo docente e equipe de servidores, por seus constantes compromissos com a excelência, e imensuráveis contribuições à minha formação pessoal.

Aos membros da banca examinadora, o Prof. Dr. Miguel Marini e Prof. Dr. Vítor Piacentini, agradeço pelas valiosas contribuições e sugestões prestadas durante a qualificação e defesa deste projeto.

Por fim, agradeço às instituições financiadoras desta pesquisa. À CAPES, que proveu uma bolsa de mestrado, e novamente à SAVE Brasil (BirdLife International no Brasil), que cobriu todos os custos decorrentes das atividades de campo.

SUMÁRIO

RESUMO.....	ix
ABSTRACT	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS	xiv
LISTA DE APÊNDICES	xiv
1. INTRODUÇÃO	15
2. OBJETIVOS	23
3. MATERIAIS E MÉTODOS	24
Amostragem e Sequenciamento Genético	24
Análises Filogenéticas.....	26
Caracteres Morfológicos	27
Reconstrução de Estados Ancestrais	30
Estrato de Nidificação e Ecologia.....	31
4. RESULTADOS	33
Análises Filogenéticas.....	33
Caracteres Morfológicos	35
Reconstrução de Estados Ancestrais	37
Estrato de Nidificação	40
5. DISCUSSÃO	41
Considerações Taxonômicas.....	41
<i>Oxypelia</i>	47
Espécie-tipo	47
Espécies incluídas	47
Etimologia	47
Considerações diagnósticas.....	48
Habitat e Ecologia.....	49
História Evolutiva.....	55
Implicações para a Conservação	64
6. CONCLUSÃO.....	70
7. REFERÊNCIAS	71
8. APÊNDICES	92

RESUMO

A criticamente ameaçada rolinha-do-planalto (*Columbina cyanopsis*) representa uma das espécies de aves mais raras, enigmáticas, e em risco de extinção do mundo. Endêmica ao Cerrado, a espécie passou 74 anos sem registros documentados, sendo considerada possivelmente extinta, até ser redescoberta em 2015, em Botumirim, Minas Gerais. Apesar dos recentes esforços de monitoramento por parte da ONG SAVE Brasil, *C. cyanopsis* permanece pouco compreendida ecologicamente. Ao mesmo tempo, a espécie é alvo de um debate taxonômico histórico, sendo previamente atribuída a um gênero monotípico (*Oxypelia* Salvadori, 1893), presumivelmente mais próximo a *Paraclaravis* e/ou *Claravis* do que a *Columbina*. No entanto, *C. cyanopsis* permanece a única espécie na subfamília Claravinae sem sequenciamentos de DNA, e, portanto, ainda não investigada filogeneticamente. Neste trabalho, sequenciamos 3 genes mitocondriais para *C. cyanopsis*, recuperamos árvores filogenéticas bayesianas, e estimamos tempos de divergência para todas as espécies de Claravinae. Adicionalmente, para melhor compreender os processos por trás da história evolutiva do clado, reconstruímos estados ancestrais de 4 relevantes caracteres ecomorfológicos para Claravinae. Por fim, visando preencher lacunas básicas de conhecimento acerca de *C. cyanopsis*, coletamos dados morfométricos e florístico/estruturais de nidificação. Resultados indicam que *C. cyanopsis* representa uma linhagem irmã a *Paraclaravis*, da qual divergiu há cerca de 10 milhões de anos. Dados morfológicos e ecológicos fornecem embasamento para as relações filogenéticas inferidas, e, portanto, é proposto um rearranjo taxonômico para a revalidação do gênero monotípico *Oxypelia* Salvadori, 1893. A divergência entre *Oxypelia* e *Paraclaravis* coincide com o desenvolvimento e expansão dos ecossistemas incipientes do Cerrado, sugerindo que a história evolutiva de *Oxypelia cyanopsis* possa estar ancestralmente relacionada com o bioma. Além disso, a nova linhagem descrita *Oxypelia* / *Paraclaravis* compreende um clado de Columbiformes notoriamente raro, ameaçado, e ecologicamente especializado. Nosso estudo fornece novos entendimentos acerca da evolução e ecologia de *O. cyanopsis*, e atribui uma maior relevância para a conservação da espécie ao demonstrar que a mesma consiste em uma linhagem única e antiga, representante de uma história evolutiva compartilhada por um clado ecologicamente distinto e em crítico estado de conservação.

Palavras-chave: *Columbina cyanopsis*, rolinha-do-planalto, filogenia, DNA mitocondrial, taxonomia, história evolutiva, conservação, Claravinae, Cerrado

ABSTRACT

The critically endangered Blue-eyed Ground Dove (*Columbina cyanopsis*) comprises one of the world's rarest, most enigmatic and threatened bird species. Endemic to Cerrado, the central Brazilian savannas, the species underwent 74 years without documented records, being considered possibly extinct, until its rediscovery in 2015, in Botumirim, Minas Gerais state, Brazil. Despite recent monitoring efforts by the NGO SAVE Brasil, *C. cyanopsis* remains poorly understood ecologically. At the same time, the species is subject to a historic taxonomic debate, being formerly designated in a monotypic genus (*Oxypelia* Salvadori, 1893), presumably more closely related to *Paraclaravis* and/or *Claravis* than *Columbina*. However, *C. cyanopsis* remains the only species in the Claravinae subfamily lacking DNA sequencing, and thus not addressed phylogenetically. In this work, we sequenced 3 mitochondrial genes for *C. cyanopsis*, recovered Bayesian phylogenetic trees, and estimated divergence times obtained for all Claravinae species. Additionally, in order to better understand the driving processes behind its evolutionary history, we reconstructed ancestral states of 4 key Claravinae ecomorphological traits. Finally, aiming to fill basic knowledge shortfalls regarding *C. cyanopsis*, we collected morphometric and structural/floristic nesting data. Results recovered *C. cyanopsis* as a sister clade to *Paraclaravis*, from which it diverged ~10 mya. Morphological and ecological data provide support for the inferred phylogenetic relationships, and thus a taxonomic rearrangement is proposed for the revalidation of the monotypic *Oxypelia* Salvadori, 1893. The divergence between *Oxypelia* and *Paraclaravis* is concurrent with the development and expansion of Cerrado incipient ecosystems, suggesting that the evolutionary history of *Oxypelia cyanopsis* may be ancestrally related with the biome. Furthermore, the newly described *Oxypelia* / *Paraclaravis* lineage comprise a notoriously rare, endangered and ecologically specialized Columbiformes clade. Our study provides new insights into the evolution and ecology of *O. cyanopsis*, and assigns greater relevance to the species conservation by demonstrating that it consists of a unique and ancient lineage, representing an evolutionary history shared by an ecologically distinct clade of critical conservation status.

Keywords: *Columbina cyanopsis*, Blue-eyed Ground Dove, phylogeny, mitochondrial DNA, taxonomy, evolutionary history, conservation, Claravinae, Cerrado

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Indivíduo de rolinha-do-planalto (*Columbina cyanopis*) em seu habitat natural, no Parque Estadual de Botumirim. Foto: Pedro Cerqueira 15
- Figura 2.** Pontos de ocorrência atual e histórica de *Columbina cyanopis*. As localidades dos espécimes históricos são, de norte a sul: Cuiabá, Cachoeira Alta, e Itapura. Os relatos não documentados de localização identificável representam, de norte a sul: Estação Ecológica Serra das Araras, e Campo Grande 16
- Figura 3.** Indivíduo de *Columbina cyanopis* expondo a face inferior da asa ao se alongar, revelando a primária mais externa (P10) atenuada e encurtada, além de um painel ferrugíneo na asa (i.e., primárias externas e respectivas coberteiras subterminalmente castanhas). Foto: Pedro Cerqueira 20
- Figura 4.** Atenuação da primária mais externa (P10) de *Paraclaravis geoffroyi* (espécime fêmea depositado na coleção do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo: USP 830). Foto: Pedro Cerqueira 21
- Figura 5.** Árvore filogenética bayesiana gerada a partir do conjunto concatenado de dados (ND2+COI+Cytb). Os valores de suporte com probabilidade posterior <1.0 estão indicados em cada nó. *Columbina* (exceto *C. cyanopis*) está destacada em cinza, *Columbina cyanopis* em laranja, e a linhagem monofilética *C. cyanopis* / *Paraclaravis* em amarelo. A barra de escala indica substituições de nucleotídeos por sítio. O nome de cada táxon inclui o número de voucher, exceto *C. cyanopis* (Tabela 1), uma vez que seus dois vouchers não mostraram diversidade genética. Ilustrações de Martin Elliott e Lyn Wells, reproduzidas com permissão do *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo et al. 2017) 33
- Figura 6.** Árvore filogenética com relógio molecular gerada a partir do conjunto concatenado de dados (ND2+COI+Cytb). O tempo ao longo do eixo inferior está mostrado em milhões de anos atrás (mya), e as barras cinzas sobre cada nó indicam os intervalos de 95% de credibilidade para as idades estimadas dos nós 34
- Figura 7.** Gráficos de distribuição de pontos para relevantes proporções anatômicas de Claravinae. Os pontos representam as medidas morfométricas médias de cada espécie da subfamília (Apêndice 2). Linhas de tendência (linha preta) e erros padrão (área cinza) estão representados. (A) Massa corporal de *Paraclaravis geoffroyi* é desconhecida; * Comprimento corporal *sensu* Ricklefs & Travis (1980), representando o comprimento total menos os comprimentos de culmen e cauda. (B) Valores mais altos de HWI indicam asas mais projetadas, enquanto valores mais baixos indicam asas mais arredondadas (Sheard et al. 2020) 36
- Figura 8.** Reconstrução de estados ancestrais das modificações estruturais nas primárias de Claravinae, com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). A

reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente (cinza indica probabilidades <5%). Ilustrações representam a face interna das bissecções terminais das asas abertas das espécies indicadas, exibindo da 10ª primária à 1ª secundária, com primárias estruturalmente modificadas destacadas. Ilustrações baseadas em referências fotográficas de asas abertas das espécies indicadas, e seus respectivos comprimentos médios de asa e primeira secundária (Apêndice 2). * Algumas *Columbina* incluem uma protrusão adicional na P6, e *Claravis pretiosa* possui protrusões adicionais em P9 e P8 (Niese et al. 2020). Ilustrações: Pedro Cerqueira..... 37

Figura 9. Análises de reconstrução de estado ancestral para Claravinae: (A) configuração de habitat, e (B) amplitude de nicho de habitat (i.e., especialização de habitat), com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). Os resultados da reconstrução ancestral por parcimônia são indicados pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). Os resultados da reconstrução ancestral por máxima verossimilhança são indicados por gráficos de fatias sobre cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente..... 38

Figura 10. Análise de reconstrução de estado ancestral para dimorfismo cromático sexual em Claravinae, com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). Os resultados da reconstrução ancestral por parcimônia são indicados pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). Os resultados da reconstrução ancestral por máxima verossimilhança são indicados por gráficos de fatias sobre cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente. * Embora *Columbina cyanopsis* não exiba um claro dimorfismo cromático sexual, as fêmeas são sutilmente mais pálidas que os machos, levemente mais opacas na parte superior e de um branco menos puro na parte inferior (Pinto 1949, Gibbs et al. 2001) 39

Figura 11. Morfologia externa do macho adulto de *Oxypelia cyanopsis*. As características ilustradas diagnósticas de *Oxypelia* incluem a íris azul escura, a plumagem predominantemente ferrugínea (i.e., cabeça e pescoço, coberteiras menores e medianas, e coberteiras superiores da cauda), e a cor e configuração geral das manchas metálicas azuis nas coberteiras das asas (Apêndice 3). Ilustração de Martin Elliott, reproduzida com permissão do *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo et al. 2017)..... 47

Figura 12. Espécime de *Humiria balsamifera* localizado no habitat de *Oxypelia cyanopsis*, no Parque Estadual de Botumirim. Foto: Pedro Cerqueira 49

Figura 13. (A) Touceiras de *Lagenocarpus rigidus* e (B) moitas de *Pouteria subcaerulea* no habitat natural de *Oxypelia cyanopsis*, no Parque Estadual de Botumirim. Fotos: Pedro Cerqueira 51

Figura 14. Habitat natural de *Oxypelia cyanopsis* no Parque Estadual de Botumirim, exibindo a configuração de savana aberta (i.e., campo sujo) com areia branca, extrato herbáceo dominado por *Lagenocarpus rigidus*, intercalado a solo exposto, e grandes arbustos globulares dispersos, principalmente de *Humiria balsamifera*. Foto: Pedro Cerqueira 53

Figura 15. Indivíduos de *Oxypelia cyanopsis* abrigados no interior arbustivo de *Humiria balsamifera* em seu habitat natural, no Parque Estadual de Botumirim: (A) exibindo plumagem ferrugínea e ocrácea relativamente críptica, e (B) destacados olhos e manchas metálicas azuis na asa. Fotos: Pedro Cerqueira..... 62

Figura 16. Distribuição da linhagem *Oxypelia* / *Paraclaravis*. As localidades dos espécimes históricos de *Oxypelia cyanopsis* são, de norte a sul: Cuiabá, Cachoeira Alta e Itapura. O status de conservação das espécies estão inclusos, e as distribuições geográficas de *Paraclaravis* foram obtidas de BirdLife International e do *Handbook of the Birds of the World* (2013, 2018). ¹ Extensão histórica de ocorrência documentada; ² *P. geoffroyi* é considerada possivelmente extinta (Sweet & Johnson 2015, Niese et al. 2020, Lees et al. 2021)..... 63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Sequências gênicas analisadas neste trabalho e seus respectivos números de acesso ao GenBank, incluindo novas sequências descritas para *Columbina cyanopsis* .. 26

Tabela 2. Dados florísticos e estruturais médios do estrato de nidificação de *Columbina cyanopsis*, com medidas médias informadas para ninhos construídos entre dez. 2021 e mar. 2023, incluindo desvio padrão e tamanho amostral (i.e., $\pm$ DP [n]). Dados coletados e identificações botânicas obtidas com base em estudos reprodutivos de Tony Bichinski e demais colaboradores da SAVE (SAVE Brasil, dados não publicados)..... 41

LISTA DE APÊNDICES

Apêndice 1. Espécimes amostrados de *Columbina cyanopsis*, incluindo coletas históricas, e coleta e capturas recentes. As medidas morfométricas são informadas em milímetros (mm), referentes ao comprimento dos respectivos caracteres (a não ser que especificado diferentemente), e gramas (g)..... 92

Apêndice 2. Valores morfométricos de Claravinae. Para cada medida morfométrica é informada a média (M) em milímetros (mm) e gramas (g), seguida do respectivo desvio padrão (DP) e tamanho amostral (n). 93

Apêndice 3. Caracteres ecomorfológicos de Claravinae. 94

Apêndice 4. Resultados dos testes t de Welch bilaterais entre valores morfométricos médios de cada *Columbina* e *Paraclaravis* com *Columbina cyanopsis*. São informados os valores do teste t , o grau de liberdade do teste (GL), e o valor de p para as medidas analisadas (i.e., amostras normalmente distribuídas). Resultados significativos de p ($< 0,05$) estão em negrito. 95

Apêndice 5. Reconstruções de estados ancestrais de caracteres realizadas a partir da filogenia obtida neste estudo (Figura 5). 96

Apêndice 6. Dados florísticos e estruturais brutos para estrato de nidificação de *Oxypelia cyanopsis*. Dados coletados em maio de 2023. Ninho destacados em cinza foram utilizados para cálculos de valores médios (Tabela 2). Dados coletados e identificações botânicas obtidas com base em estudos reprodutivos de Tony Bichinski e demais colaboradores da SAVE (SAVE Brasil, dados não publicados). 99

1. INTRODUÇÃO

A ordem Columbiformes é uma das linhagens mais antigas e diversas de aves não passeriformes do mundo, representada por 351 espécies existentes, e 33 espécies recentemente extintas, habitando uma variedade de ecossistemas em todos os continentes, exceto a Antártica (Gibbs et al. 2001, Pereira et al. 2007, Martínez-Rubio et al. 2024). Pombos e afins divergiram de demais grupos externos (e.g., Caprimulgiformes e Apodiformes) durante o período Cretáceo, entre 87 e 110 milhões de anos atrás (mya), o que inclui o clado dentre as ordens de aves que sobreviveram à extinção em massa do Cretáceo-Terciário (Pereira et al. 2007). No geral, Columbiformes constitui um grupo relativamente bem conhecido, sujeito a diversos estudos sobre filogenia e conservação (e.g., Pereira et al. 2007, Walker 2007, Johnson & Weckstein 2011, Soares et al. 2016, Martínez-Rubio et al. 2024). No entanto, alguns de seus táxons mais raros e elusivos permanecem pouco compreendidos, como a rolinha-do-planalto *Columbina cyanopsis* (Pelzeln, 1870) (Figura 1), um Columbidae criticamente ameaçado (CR C2a(i,ii); BirdLife International 2019, MMAMC 2022), da qual as informações ecológicas atualmente disponíveis permanecem escassas (Gibbs et al. 2001, Baptista et al. 2020).



Figura 1. Indivíduo de rolinha-do-planalto (*Columbina cyanopsis*) em seu habitat natural, no Parque Estadual de Botumirim. Foto: Pedro Cerqueira

Endêmica ao Cerrado do Brasil central, essa espécie pequena e extremamente rara habita campos com vegetação arbustiva esparsa e savanas abertas reguladas pela ação periódica do fogo (Gibbs et al. 2001, Baptista et al. 2020), ocupando um micro-habitat específico de campo sujo com solo de areia branca em sua única localidade atualmente conhecida (Lopes et al. 2024). É uma das espécies de aves mais ameaçadas do mundo (Develey 2021), com uma população remanescente em vida livre de menos de 20 indivíduos confirmados (SAVE Brasil, dados não publicados), restritos a uma pequena área em Botumirim, no norte de Minas Gerais. A espécie está ameaçada pelos efeitos combinados de algumas das principais pressões sobre o Cerrado, como incêndios ilegais, mudanças climáticas, gramíneas invasoras, e perda e fragmentação de habitat em larga escala em função da pecuária extensiva e monoculturas de *commodities* (Gibbs et al. 2001, Şekercioğlu et al. 2012, BirdLife International 2019). Por mais de um século e meio, *C. cyanopsis* era conhecida a partir de apenas 8 espécimes históricos, todos coletados em três localidades dispersas pelo Brasil central (Figura 162), e devido à sua raridade histórica, a espécie é considerada um dos maiores mistérios da ornitologia (Collar et al. 1992, Baptista et al. 2020).

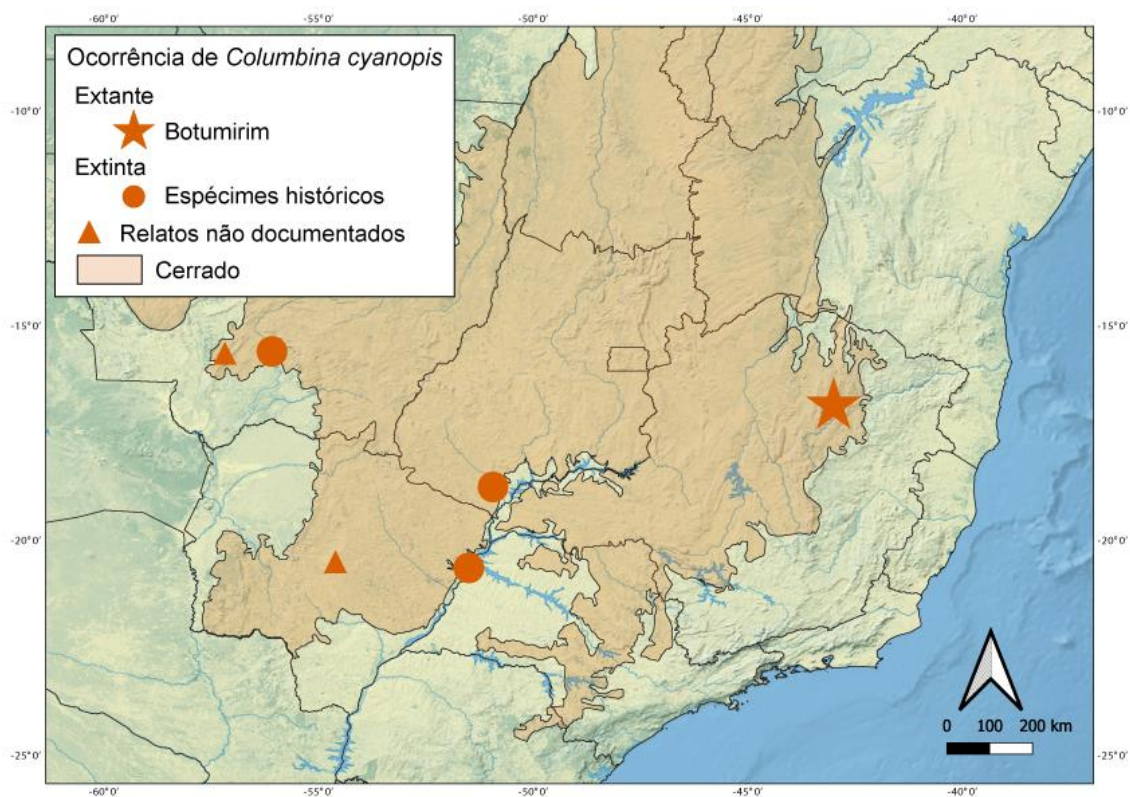


Figura 2. Pontos de ocorrência atual e histórica de *Columbina cyanopsis*. As localidades dos espécimes históricos documentados são, de norte a sul: Cuiabá, Cachoeira Alta, e Itapura. Os

relatos não documentados de localização identificável representam, de norte a sul: Estação Ecológica Serra das Araras, e Campo Grande

Os primeiros registros de *C. cyanopsis* foram feitos por Johann Natterer entre 1823 e 1825, em Cuiabá, Mato Grosso, quando cinco espécimes foram coletados (números de acesso aos vouchers e coleções de depósito de quatro espécimes em Apêndice 1) (Pelzeln 1870, Collar et al. 1992), dos quais a localização do 5º espécime é atualmente desconhecida (Schifter et al. 2007). A espécie foi reencontrada 79 anos depois por Ernst Garbe, em 1904, no município de Itapura, no noroeste do estado de São Paulo, onde um macho foi coletado (Pinto 1945, 1949). Apesar de múltiplos esforços de busca, entre os quais se incluiu a grande expedição Roosevelt-Rondon (Pinto 1937, 1945, 1949, Barbour 1940, Peters 1940), novos registros de *C. cyanopsis* foram feitos apenas em 1940 e 1941, por Walter Garbe, na região próxima a Rio Verde, sul do Goiás, no atual município de Cachoeira Alta (Collar et al. 1992, Garber 2018), onde dois indivíduos foram coletados (Pinto 1945, 1949).

Até recentemente, as poucas informações ecológicas provenientes de registros documentados de *C. cyanopsis* eram oriundas principalmente das coletas de W. Garbe, nas quais as aves foram encontradas sozinhas ou em pares, alimentando-se no chão entre arbustos baixos em campos abertos, com outros indivíduos vistos, mas não em grupos (Barbour 1940, Pinto 1949, Gibbs et al. 2001). Tal relato da espécie condiz com as condições atualmente observadas, documentadas pelos relatórios técnicos daqueles que a monitoraram sistematicamente em campo (e.g., Marcelo Lisita, Tony Bichinski), de um granívoro terrícola especializado nos campos sujos do Cerrado, alimentando-se de sementes de gramínoide, se organizando em pequenos agrupamentos populacionais formados por pares territoriais, com territórios próximos ou adjacentes (SAVE Brasil, dados não publicados), vivendo em pares ou solitário (Baptista et al. 2020).

Além disso, uma série de registros não documentados foram reportados para *C. cyanopsis* entre as décadas 1980 e 2000. O primeiro relato foi feito em Minas Gerais (Mattos et al. 1984), porém esse registro carece de detalhes, e já foi previamente refutado (Collar et al. 1992). Posteriormente, a espécie foi reportada em 1986 na Estação Ecológica Serra das Araras, Mato Grosso, em área de cerrado campestre (Silva & Oniki 1988), e depois novamente perto de Cuiabá, em um arrozal após a colheita (D.M. Teixeira *in litt.* 1987 *apud* Collar et al. 1992). Ainda, em 1992 a espécie foi reportada em um fragmento de floresta urbana, junto a indivíduos de *Columbina*

talpacoti, em Campo Grande, Mato Grosso do Sul (Parker & Willis 1997), mas tal relato é considerado duvidoso (Marques et al. 2018), e em 2007 novamente na ESEC Serra das Araras, também junto a um grupo de *C. talpacoti* (Valadão 2012).

No geral, esses registros não documentais devem ser vistos com cautela, uma vez que atuais noções ecológicas e comportamentais contradizem muitos dos relatos. Excetuando-se Silva e Oniki (1988), e o vago registro de Mattos et al. (1984), tais observações relataram *C. cyanopsis* em grupos mistos com *C. talpacoti* e/ou em matrizes intensamente alteradas (i.e., monoculturas e áreas urbanas), o que não foi documentado até então. Ainda, esforços posteriores de busca não conseguiram relocalizar a espécie (Parker & Willis 1997, Collar et al. 1992, Valadão, 2012, Marques et al. 2018). *C. cyanopsis* possui semelhanças superficiais com *C. talpacoti* (Sick 1997, Gibbs et al. 2001), e esta poderia ser erroneamente identificada como tal, especialmente considerando a falta de familiaridade dos observadores com espécimes vivos de *C. cyanopsis* na época.

Portanto, de 1941 em diante, a espécie permaneceu 74 anos sem registros documentais, com alguns autores a considerando possivelmente extinta (e.g., Perlo 2009, ICMBio 2015, Sweet & Johnson 2015). No entanto, em abril de 2015 a rolinha-do-planalto foi redescoberta pelo ornitólogo Rafael Bessa em Botumirim, no norte de Minas Gerais, em uma região montanhosa e remota da Cadeia do Espinhaço, fora do que se acreditava ser sua distribuição global (Lees et al. 2021). Desde então, a espécie se beneficiou da criação de uma reserva privada (Reserva Natural Rolinha-do-Planalto) de 593 ha, estabelecida em 2016 pela ONG SAVE Brasil (BirdLife International no Brasil) com apoio do Rainforest Trust, e da criação do Parque Estadual de Botumirim em 2018, com 35.682 ha (Develey 2021). Essas áreas protegidas fornecem refúgio para toda a população conhecida em vida livre da espécie, que é monitorada por um projeto de conservação desenvolvido pela SAVE Brasil (Develey 2021).

No âmbito do projeto de conservação da rolinha-do-planalto, a SAVE Brasil desenvolve censos populacionais anuais, monitoramento das populações conhecidas, buscas por novas populações, um programa de turismo para a observação da espécie em seu habitat natural, e outras iniciativas de conservação e engajamento comunitário em conjunto com entidades locais e internacionais. Tais esforços forneceram mais informações sobre a ecologia de *C. cyanopsis* e possibilitaram a coleta de novas medidas

morfométricas e amostras de tecidos para análise genética. Além disso, um programa de conservação *ex-situ* foi recentemente iniciado, liderado pelo Parque das Aves e SAVE Brasil, onde atualmente encontram-se os três primeiros indivíduos da espécie sob cuidados humanos, no Parque das Aves, em Foz do Iguaçu, Paraná. Esses indivíduos compõem uma população de segurança, protegida contra casualidades no habitat natural da espécie, representando uma importante estratégia de conservação.

C. cyanopsis integra a subfamília Claravinae Todd, 1913, um clado composto por rolinhas e pararus, representado por 17 espécies majoritariamente da América do Sul e Central, atualmente distribuídas em cinco gêneros: *Claravis* Oberholser, 1899, *Uropelia* Bonaparte, 1855, *Paraclaravis* Sangster et al. 2018, *Metriopelia* Bonaparte, 1855 e *Columbina* Spix, 1825. As relações taxonômicas dentre essa subfamília foram objeto histórico de debate, especialmente no gênero *Columbina*, que atualmente inclui um grupo de 9 pequenas espécies anteriormente atribuídas a gêneros diferentes, como *Chamaepelia*, *Columbigallina*, *Columbula*, *Eupelia* e *Scardafella* (Hellmayr & Conover 1942, Goodwin 1959, Johnston 1961).

Como parte desse debate, *C. cyanopsis* esteve previamente designada no gênero monotípico *Oxypelia* Salvadori, 1893, atribuindo relevância a suas características morfológicas distintas, como a peculiar coloração ferrugínea acanelada, sua proporção única entre asas curtas e arredondadas e uma cauda de tamanho similar, mas ligeiramente mais curta, caracteristicamente larga e levemente graduada, e, principalmente, a redução terminal acentuada no vexilo interno de sua pena primária mais externa (aqui chamada de atenuação da P10; Figura 3) (Salvadori 1893, Hellmayr & Conover 1942, Pinto 1949, Gibbs et al. 2001). No entanto, *Oxypelia* Salvadori, 1893 foi eventualmente sinonimizada com *Columbina* Spix, 1825, considerando-se que as características únicas da espécie não apresentam relevância genérica, e sim apenas específica (Goodwin 1959). Apesar de certa discordância em torno dessa classificação (Johnston 1961), a mesma vem sendo seguida desde então.



Figura 3. Indivíduo de *Columbina cyanopsis* expondo a face inferior da asa ao se alongar, revelando a primária mais externa (P10) atenuada e encurtada, além de um painel ferrugíneo na asa (i.e., primárias externas e respectivas coberteiras subterminalmente castanhas). Foto: Pedro Cerqueira

Adicionalmente, a distinta atenuação da P10 representa uma notável semelhança estrutural com as espécies florestais de *Claravis* e *Paraclaravis* (previamente *Claravis*), incitando a histórica suposição de uma associação taxonômica entre *C. cyanopsis* e esses dois gêneros (Hellmayr & Conover 1942, Pinto 1949, Gibbs et al. 2001). Tal suposição é evidente na descrição original de *C. cyanopsis* (Pelzeln 1870), que a designou como congênere exclusivo das atuais espécies de *Claravis* e *Paraclaravis* no gênero *Peristera* Swainson 1827 (antecedido por *Peristera* Rafinesque, 1815, Gastropoda; Oberholser 1899). Apesar de estudos recentes virem abordando a história evolutiva de Claravinae por meio de filogenias moleculares e reconstruções de caracteres ancestrais (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017, Sangster et al. 2018), *C. cyanopsis* permanece como a única espécie do clado sem sequências de DNA disponíveis, e, portanto, ainda não inclusa em análises filogenéticas moleculares.



Figura 4. Atenuação da primária mais externa (P10) de *Paraclaravis geoffroyi* (espécime fêmea depositado na coleção do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo: USP 830). Foto: Pedro Cerqueira

Portanto, apesar de incompletas no geral (i.e., não incluindo *C. cyanopsis*), prévias investigações foram conduzidas em torno da evolução do dimorfismo cromático sexual em Claravinae (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017), e de suas notáveis modificações estruturais nas penas primárias (Mahler & Tubaro 2001, Niese et al. 2020). Além disso, a contrastante variedade de ambientes ocupados por espécies de Claravinae (e.g., *C. cyanopsis* e *Paraclaravis*), e seus distintos graus de especialização de habitat (e.g., *C. cyanopsis* e *C. talpacoti*; Gibbs et al. 2001, Billerman et al. 2022) sugerem uma história evolutiva ecologicamente diversa para a subfamília. Visto que especialização ecológica pode ser adequadamente analisada por meio de categorias discretas bem definidas de uma determinada dimensão de nicho (e.g., configuração de habitat; Nosil & Mooers 2005, Devictor et al. 2010, Clavel et al. 2011), investigar estados ancestrais para amplitude de nicho e configuração de habitat de Claravinae, assim como completar suas reconstruções ancestrais de dicromatismo sexual e morfologia das penas primárias, pode contribuir significativamente para o nosso entendimento acerca da história evolutiva de *C. cyanopsis* e o restante da subfamília.

Considerando o conceito de nicho ecológico definido por Hutchinson (1957) como um hipervolume n -dimensional cujos eixos representam os gradientes de recursos e variáveis ambientais com os quais uma espécie interage em seu meio, especialização ecológica se manifesta através de um padrão de utilização ou tolerância mais restrito ao longo de tais eixos (i.e., estreita amplitude de nicho) em relação a outros táxons

(Futuyma & Moreno 1988, Devictor et al. 2010, Poisot et al. 2011). Estudos prévios de modelos de distribuição de espécies (*species distribution models*, SDM) e de nicho ecológico (*ecological niche model*, ENM) não conseguiram modelar satisfatoriamente o nicho de *C. cyanopis* (Marini et al. 2010, Ribeiro et al. 2016, respectivamente), devido principalmente ao pequeno tamanho amostral de seus pontos de ocorrência. Todavia, dado a natureza multidimensional e multiescala do conceito de nicho ecológico, o mesmo é, por definição, impossível de ser completamente quantificado (Colwell & Futuyma 1971). Quantificações de especialização ecológica são, portanto, relativas ao contexto em análise, não dependendo necessariamente de uma escala em particular (Devictor et al. 2010).

Outras distinções conceituais podem ser pertinentemente aplicadas à teoria de nicho Hutchinsoniana. Portanto, enquanto o conjunto de variáveis ambientais que determinam as condições necessárias para a sobrevivência e reprodução de uma espécie constituem seu nicho Grinnelliano, o conjunto de atributos funcionais, interações ambientais, e impactos ecossistêmicos desta mesma espécie constituem o nicho Eltoniano (Rosenfeld 2002, Mouillot et al. 2007, Devictor et al. 2010). Adicionalmente, conforme “nichos fundamentais” simboliza o conjunto total de variáveis ambientais com as quais uma espécie poderia prosperar e interagir, “nichos realizados” corresponde às condições e variáveis nas quais a espécie se encontra e interage na prática, restringido pelas combinações limitadas de condições ambientais disponíveis em dado espaço e tempo (i.e., ambiente realizado) (Vázquez 2005, Devictor et al. 2010). Por fim, a porção do ambiente realizado na qual a espécie não se encontra, mas poderia prosperar, representa o “nichos potenciais”, condicionado por, dentre outras coisas, dinâmicas de fonte-sumidouro, restrições de dispersão, e estocasticidades demográficas (Vázquez 2005, Devictor et al. 2010).

Táxons especializados se adaptam a utilizar apenas um subconjunto de todos os recursos disponíveis, em uma dinâmica evolutiva resultante do balanço de custo-benefício entre se explorar uma ampla gama de recursos e a capacidade de se explorar cada um deles em melhor performance (Futuyma & Moreno 1988, Devictor et al. 2010, Poisot et al. 2012). Portanto, ao se avaliar o nível de especialização de um táxon, é importante se considerar a “intensidade de associação” desse táxon com outras espécies ou recursos, dimensionada pela frequência de interações ou consequências de *fitness* dessa associação (Poisot et al. 2012). O substrato de nidificação, por exemplo, é um

componente crucial para o *fitness* de aves (Martin 1998, Lima 2009), e a estrutura da vegetação e componentes florísticos desempenham um papel importante na seleção do local para nidificação (Newell & Rodewald 2011).

No geral, a competição por recursos é um dos principais fatores a fomentar especialização ecológica (MacArthur & Levins 1964, Dykhuizen & Davies 1980, Futuyma & Moreno 1988), que também é impulsionada pela maior frequência de encontros de parceiros resultante da especificidade de habitats (“*rendez-vous* reprodutivo”), e o maior sucesso reprodutivo e pressão seletiva positiva subsequentes, especialmente em populações de baixa densidade (Rohde 1979, Colwell 1986, Futuyma & Moreno 1988). Por fim, disparidades de especialização de nicho interespecíficas estão associadas a divergências morfológicas e fisiológicas, fundamentalmente oriundas de divergências genômicas (Futuyma & Moreno 1988).

Neste trabalho, obtivemos as primeiras sequências de DNA mitocondrial para a rolinha-do-planalto, possibilitando a reconstrução de suas relações filogenéticas dentro da subfamília Claravinae. Com base nisso, em estimativas de tempo de divergência, e caracteres morfológicos e ecológicos combinados, fizemos uma reavaliação do posicionamento taxonômico de *C. cyanopsis* entre *Columbina* e demais Claravinae. Visando investigar mais a fundo a história evolutiva do clado, especialmente no que diz respeito a *C. cyanopsis* e suas linhagens irmãs, também reconstruímos estados ancestrais para quatro relevantes caracteres morfológicos e ecológicos da subfamília. Ainda, dados estruturais e florísticos relativos à nidificação de *C. cyanopsis* foram obtidos em campo, de forma a complementar uma caracterização de seu nicho ecológico. Por fim, são discutidas as implicações dos resultados para a conservação dessa enigmática espécie.

2. OBJETIVOS

Objetivo Geral

O objetivo desse trabalho foi reconstruir a história evolutiva e as relações filogenéticas da rolinha-do-planalto, e investigar aspectos relevantes de sua ecologia e morfologia.

Objetivos Específicos

1. Estimar relações filogenéticas e tempos de divergência entre *C. cyanopis* e demais espécies de Claravinae por meio de análises moleculares.
2. Revisar a classificação taxonômica da espécie com base nos resultados moleculares e diagnoses ecomorfológicas complementares.
3. Reconstruir a história evolutiva de *C. cyanopis* e suas linhagens irmãs com base em análises de estados ancestrais de caracteres ecomorfológicos e considerações paleogeográficas.
4. Descrever a ecologia da espécie através da análise qualitativa de seu estrato de nidificação, integrada a noções filogenéticas e ecomorfológicas novas e/ou preexistentes.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

Amostragem e Sequenciamento Genético

Coletamos amostras de tecido muscular de dois indivíduos de *C. cyanopis*, um embrião e um adulto. As aves foram encontradas mortas no Parque Estadual de Botumirim, no norte de Minas Gerais (16.895806°S, 42.991513°W), e foram coletadas pela SAVE Brasil sob as licenças SISBIO 72277-1 (emitida em 21 de julho de 2021), e 85761-1 (emitida em 3 de janeiro de 2023). O embrião (voucher UFG 6554, Tabela 1) foi encontrado em fevereiro de 2022, caído no chão sob o ninho com marcas de bicadas e pedaços da casca de seu ovo, sugerindo uma tentativa de predação por uma pequena ave. O adulto (amostra UFG 6937) foi encontrado morto de causas desconhecidas em fevereiro de 2023, e representa o 9º espécime da espécie depositado em uma coleção zoológica (UFMT 5904, Apêndice 1). O DNA total foi extraído individualmente de amostras de tecido utilizando o kit comercial Qiagen DNAeasy, seguindo os protocolos do fabricante.

Amplificamos três fragmentos mitocondriais: (I) subunidade 2 da NADH desidrogenase (ND2) usando os primers Lmet (Groth, J. *apud* Ribas et al. 2005) e H6313 (Sorenson et al. 1999); (II) subunidade I da citocromo-oxidase (COI) usando os primers L5981 (5' AACCACCAGCCCTCTCACAGTACC3') e H6779

(5'TCTGGGTAGTCTGAGTATCGTC3') (desenvolvidos neste estudo); e (III) citocromo b (Cytb) usando os primers L14841 (Kocher et al. 1989) e H15298 (Johnson & Sorenson 1998). Purificamos os produtos amplificados usando ExoSAP-IT (Thermo-Fisher) e sequenciamos os amplicons usando ABI Prism BigDye Terminators (Applied Biosystems, Foster City, CA, EUA). As sequências foram analisadas em um analisador de DNA AB 3130 (Applied Biosystems) nas instalações da Universidade Católica de Brasília, Brasília, DF. Avaliamos as sequências quanto à qualidade e ambiguidades usando o Geneious 8.1.2 (Biomatters).

Obtivemos do Genbank sequências homólogas dos três genes aqui estudados para as demais espécies de Claravinae (Tabela 1), previamente analisadas por Sweet e Johnson (2015), Sweet et al. (2017) e Sangster et al. (2018). Também obtivemos sequências homólogas de dois grupos externos, *Ducula bicolor* e *Geopelia cuneata*, que foram selecionados com base em um estudo filogenético conduzido por Pereira et al. (2007). O alinhamento foi feito pelo algoritmo Muscle (Edgar 2004) usando Geneious 8.1.2.

Tabela 1. Sequências gênicas analisadas neste trabalho e seus respectivos números de acesso ao GenBank, incluindo novas sequências descritas para *Columbina cyanopsis*

Gênero	Espécie	Voucher	Origem	Cytb	ND2	CO1
<i>Claravis</i>	<i>pretiosa</i>	KUMNH B85	Paraguai	KJ639096	KJ645739	KJ630881
<i>Claravis</i>	<i>pretiosa</i>	KUMNH B2154	México	KJ639087	KJ645730	KJ630872
<i>Uropelia</i>	<i>campestris</i>	LSU CCW925	Bolívia	KJ639098	KJ645741	KJ630883
<i>Paraclaravis</i>	<i>mondetoura</i>	LSU B16221	Costa Rica	KJ639093	KJ645736	KJ630878
<i>Paraclaravis</i>	<i>geoffroyi</i>	FMNH 417529	Brasil	KX169277	KX169278	KX169279
<i>Metriopelia</i>	<i>ceciliae</i>	LSU CCW382	Bolívia	KJ639081	KJ645724	KJ630866
<i>Metriopelia</i>	<i>ceciliae</i>	LSU B23851	Cativeiro	KJ639085	KJ645728	KJ630870
<i>Meteriopelia</i>	<i>morenoi</i>	NMNH B05812	Argentina	KJ639083	KJ645726	KJ630868
<i>Metriopelia</i>	<i>melanoptera</i>	REW 273	Peru	KJ639086	KJ645729	KJ630871
<i>Metriopelia</i>	<i>melanoptera</i>	KGM443	Argentina	KJ639092	KJ645735	KJ630877
<i>Metriopelia</i>	<i>aymara</i>	KGM432	Argentina	KJ639099	KJ645742	KJ630884
<i>Columbina</i>	<i>passerina</i>	176	EUA: Texas	KJ639082	KJ645725	KJ630867
<i>Columbina</i>	<i>passerina</i>	ANSP 8166	Equador	KJ639095	KJ645738	KJ630880
<i>Columbina</i>	<i>passerina</i>	LSU B16864	Bahamas	KJ639091	KJ645734	KJ630876
<i>Columbina</i>	<i>passerina</i>	KUMNH B1878	México	KJ639097	KJ645740	KJ630882
<i>Columbina</i>	<i>passerina</i>	KUMNH B1755	EUA: Missouri	KJ639102	KJ645745	KJ630887
<i>Columbina</i>	<i>minuta</i>	DFS92–210	Brasil	KJ639100	KJ645743	KJ630885
<i>Columbina</i>	<i>talpacoti</i>	NMNH B09763	Guiana	KJ639101	KJ645744	KJ630886
<i>Columbina</i>	<i>talpacoti</i>	FMNH SML86–107	Bolívia	KJ639088	KJ645731	KJ630873
<i>Columbina</i>	<i>buckleyi</i>	LSU RCF956	Peru	KJ639079	KJ645722	KJ630864
<i>Columbina</i>	<i>squammata</i>	SML88–153	Venezuela	KJ639104	KJ645747	KJ630889
<i>Columbina</i>	<i>inca</i>	1	EUA: Arizona	KJ639103	KJ645746	KJ630888
<i>Columbina</i>	<i>inca</i>	123	EUA: Texas	KJ639090	KJ645733	KJ630875
<i>Columbina</i>	<i>picui</i>	KGM 458	Argentina	KJ639080	KJ645723	KJ630865
<i>Columbina</i>	<i>picui</i>	KUMNH B153	Paraguai	KJ639094	KJ645737	KJ630879
<i>Columbina</i>	<i>cruziana</i>	REW 85	Peru	KJ639089	KJ645732	KJ630874
<i>Columbina</i>	<i>cruziana</i>	REW154	Peru	KJ639084	KJ645727	KJ630869
<i>Columbina</i>	<i>cyanopsis</i>	UFG 6554	Brasil	PQ540301	PQ540302	PQ754479
<i>Columbina</i>	<i>cyanopsis</i>	UFMT 5904 / UFG 6937	Brasil	PQ540304	PQ540303	PQ754480
Grupos externos						
<i>Ducula</i>	<i>bicolor</i>	LSU B19214	Cativeiro	AF182705	KF446740	KJ630891
<i>Geopelia</i>	<i>cuneata</i>	KUMNH B1586	Cativeiro	AF182711	KC484595	KJ630890

Análises Filogenéticas

Para as análises filogenéticas, nós alinhamos cada lócus separadamente e depois concatenamos todos os lócus para obter um único banco de dados alinhado. Buscamos o modelo de evolução apropriado tratando cada lócus e as três posições de códon

separadamente, usando o PartitionFinder 1.1 (Lanfear et al. 2012). Usamos busca heurística e escolhemos o melhor modelo de evolução com base nos valores de BIC (critério de informação bayesiano). De acordo com isso, aplicamos o seguinte modelo: K80+I para COI-pos2 + ND2-pos1, F81 para COI-pos3 + ND2-pos2, GTR+G para COI-pos1 + Cytb-pos3 + ND2-pos3, HKY+G para Cytb-pos1 e HKY+I para Cytb-pos2. As análises filogenéticas foram realizadas usando o MrBayes 3.1.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2001, Ronquist & Huelsenbeck 2003). As análises foram executadas usando quatro cadeias e *priors* de Dirichlet padrões, por 10 milhões de gerações, com um *burnin* de 2 milhões de gerações e um intervalo de amostragem de 1.000 de réplicas.

Para estimar os tempos de divergência, realizamos uma análise de inferência bayesiana usando o BEAST 1.8.2 (Drummond et al. 2012), executando MCMC (múltiplas cadeias de Monte Carlo) por 20 milhões de gerações, amostrando a cada 1.000 árvores e descartando as primeiras 20% das árvores como *burnin*. Visualizamos os arquivos de rastreamento no Tracer 1.4 (Rambaut & Drummond 2007) para garantir que nossas execuções de MCMC atingissem estabilidade e convergência, e usamos TreeAnnotator no BEAST para resumir as árvores. Os tempos de divergência foram estimados aplicando a taxa de divergência média de 2% por milhão de anos (Weir & Schluter 2008) à porção Cytb do alinhamento gênico, seguindo outros estudos filogenéticos prévios sobre Claravinae (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017), possibilitando comparações adequadas para nossos resultados de relógio molecular.

Caracteres Morfológicos

Visto que caracteres morfológicos representam ferramentas epistemológicas para a distinção de entidades geneticamente independentes (Stigall 2013), compilamos informações acerca de 13 medidas morfométricas e 10 caracteres de coloração para todas as espécies de Claravinae, visando apoiar comparações taxonômicas diagnósticas com base nas relações filogenéticas recuperadas e aprofundar o atual entendimento sobre a biologia de *C. cyanopis*. Novos dados morfométricos para *C. cyanopis* foram coletados de quatro indivíduos adultos (Apêndice 1). Para isso, colaboramos com a SAVE Brasil para medir e pesar três indivíduos, dois em junho de 2022, e um em fevereiro de 2023, por meio do uso de redes de neblina. As aves foram medidas com paquímetros digitais e pesadas com pesolas, por Arthur Bispo e colaboradores da SAVE. O quarto indivíduo medido consiste no adulto coletado recentemente (UFMT

5904). Os protocolos de captura, manuseio e coleta foram aprovados pelas mesmas licenças SISBIO mencionadas anteriormente. As medidas foram obtidas de acordo com o protocolo descrito por Tobias et al. (2022), a partir do qual compilamos dados morfométricos correspondentes para os demais táxons de Claravinae (Apêndice 2), exceto massa corporal inferida ou estimada. Os dados de massa corporal para *Metriopelia morenoi* foram obtidos de Camperi e Darrieu (2004).

Entre os dados medidos e compilados, inclui-se o *hand-wing index* (HWI), uma função do formato da asa que representa a projeção das penas primárias em relação às secundárias, diretamente associado à capacidade de dispersão (Sheard et al. 2020). Tal índice é obtido por $100 \cdot dK/ca$, onde “dK” refere-se à distância de Kipp (i.e., distância da ponta da 1ª secundária à ponta da maior primária na asa fechada, equivalente a comprimento de asa menos comprimento da 1ª secundária), e “ca” corresponde ao comprimento de asa, de forma que HWI essencialmente representa a distância de Kipp corrigida para o tamanho da asa (Sheard et al. 2020, Tobias et al. 2022). Portanto, aves com valores altos de HWI possuem asas proporcionalmente mais prolongadas (i.e., projetadas, “pontiagudas”), mais adequadas a voos de deslocamentos longos e forrageio aéreo (e.g., Apodiformes, aves marinhas), enquanto aves com valores baixos de HWI (e.g., Passeriformes) possuem asas proporcionalmente mais curtas (i.e., arredondadas), associadas a voos de menores distâncias (Claramunt et al. 2012, Claramunt & Wright 2017, Sheard et al. 2020), sendo que o conjunto total dos valores varia de 74,8 (*Phaethornis ruber*) a 0,016 (*Rhea pennata*; Sheard et al. 2020).

Também incluímos comprimento total, medido para *C. cyanopsis* através de uma régua posicionada abaixo do indivíduo horizontalmente estendido, e compilado para Claravinae de Gibbs et al. (2001) e Rodrigues et al. (2019). A partir das morfometrias médias compiladas, obtivemos ainda “comprimento corporal” *sensu* Ricklefs e Travis (1980), que representa o comprimento total menos os comprimentos de culmen e cauda (daqui em diante, comprimento corporal) como uma medida derivada, para garantir independência da variância no tamanho da cauda em considerações anatômicas proporcionais. Dados morfométricos independentemente obtidos por múltiplos coletores tendem a mostrar forte correlação, sendo, portanto, adequados para análises macroecológicas de múltiplas espécies (Claramunt & Wright 2017, McEntee et al. 2018, Sheard et al. 2020).

Portanto, o conjunto dos 13 caracteres morfométricos obtidos e compilados para Claravinae corresponde a: (I) massa corporal, (II) comprimento total, (III) comprimento corporal, (IV) comprimento de asa, (V) comprimento da 1ª secundária, (VI) distância de Kipp, (VII) HWI, (VIII) comprimento de cauda, (IX) comprimento do culmen, (X) comprimento da ponta do bico à borda anterior das narinas, (XI) largura do bico, (XII) altura do bico, e (XIII) comprimento do tarso. Discrepâncias anatômicas foram avaliadas através de testes *t* de Welch de duas amostras, visando verificar a significância estatística das diferenças entre os valores morfométricos médios de *C. cyanopsis* e aqueles de cada uma das demais *Columbina* e recuperadas linhagens irmãs. Para tal, o nível de significância adotado foi de 0,05, correspondendo a uma probabilidade de 5% de ocorrer um falso positivo (i.e., assumir uma discrepância estatisticamente relevante quando a mesma não existe; erro tipo I). A normalidade das amostras foi avaliada por testes de Shapiro-Wilk, e ambos os testes foram realizados no ambiente R (R Core Team 2023). Dessa forma, a discrepância de 11 caracteres morfométricos foi analisada, excetuando-se comprimento corporal, pois o mesmo é derivado de outras medidas médias, e, portanto, não possui amostras individuais, e massa corporal, pois os valores médios fornecidos por Tobias et al. (2022), obtidos de Dunning (2008), não possuem os parâmetros estatísticos descritivos das amostras (i.e., desvio padrão [DP] e tamanho amostral [*n*]), necessários para o cálculo do teste *t*.

Finalmente, os 10 caracteres de coloração compilados para Claravinae foram classificados categoricamente, representando padrões cromáticos de 7 diferentes caracteres de plumagem e 3 partes nuas: (I) frente e face, (II) coberteiras superiores da cauda, (III) penas primárias, (IV) pequenas e (V) grandes e médias coberteiras da asa, (VI) terciárias, (VII) escapulares, (VIII) anel ocular, (IX) íris e (X) bico. Em espécies sexualmente dicromáticas, caracteres discordantes entre os sexos foram adotados com base na coloração do macho, exceto caso a plumagem da fêmea se assemelhe à de *C. cyanopsis*, assinalando-se de acordo (ver Apêndice 3) Esses caracteres foram majoritariamente adaptados de Gibbs et al. (2001), combinados com a observação de referências fotográficas disponíveis em plataformas online (i.e., eBird e WikiAves), e a inspeção dos indivíduos de *C. cyanopsis* capturados e recentemente coletados (UFMT 5904).

Reconstrução de Estados Ancestrais

De forma a compreender melhor a história evolutiva de *C. cyanopsis*, reconstruímos os estados ancestrais de outros quatro caracteres ecomorfológicos de Claravinae: (I) dimorfismo cromático sexual, (II) modificações estruturais nas penas primárias, (III) configuração de habitat, e (IV) especialização de habitat. Os dados sobre dimorfismo sexual foram adaptados de Sweet et al. (2017), com a inclusão de um terceiro estado intermediário, para garantir uma representação abrangente da variação de plumagem no grupo, categorizando espécies de acordo com seu nível de dimorfismo sexual como: ausente ou sutil ($n = 9$ spp.), moderado ($n = 5$ spp.) e acentuado ($n = 3$ spp.).

Os dados sobre modificações estruturais das primárias de Claravinae foram obtidos de Gibbs et al. (2001), Mahler e Tubaro (2001) e Niese et al. (2020), e as espécies foram categorizadas de acordo, como: atenuação na P10 ($n = 4$ spp.), protrusão na P7 ($n = 8$ spp.), indentações na P10 e P9 ($n = 4$ spp.), e ausente ($n = 1$ sp.). Considerando que nosso objetivo é investigar a evolução de conjuntos específicos de modificações nas rêmiges, particularmente a atenuação da P10 de *C. cyanopsis*, e não cada primária separadamente, modificações adicionais em *Claravis* e algumas *Columbina* (Niese et al. 2020) foram simplificadas, a fim de possibilitar uma reconstrução independente das características focais deste estudo.

Dados sobre preferências de habitat foram adaptados de Gibbs et al. (2001), Billerman et al. (2022), Tobias et al. (2022), e Martínez-Rubio et al. (2024), complementados para *C. cyanopsis* por informações de Lopes et al. (2024) e observações de campo, feitas entre 2022 e 2024. As espécies de Claravinae foram categorizadas de acordo com preferências de configuração estrutural do habitat: habitat aberto ($n = 14$ spp.) ou florestal ($n = 3$ spp.). Habitats abertos incluem campos, formações arbustivas, savanas, brejos, capoeiras com árvores esparsas, puna (i.e., ecossistema andino altimontano), e desertos, enquanto habitats florestais incluem diferentes tipos de florestas primárias e secundárias, incluindo matas secas decíduas ou semidecíduas, florestas montanas úmidas e florestas nebulares.

Ainda, de acordo com os respectivos conjuntos de diferentes tipos de habitats ocupados pelas espécies, tais foram categorizadas com base na amplitude de nicho de habitat: especialistas (i.e., nicho restrito; $n = 4$ spp.) ou generalistas (i.e., nicho amplo; n

= 13 spp.). A amplitude do nicho de habitat foi considerada como um indicador de especialização Grinnelliana, quantificada pela gama de condições que influenciam o desempenho de uma espécie e a diversidade de recursos que ela utiliza em seu habitat (Devictor et al. 2010), e os termos “especialista” e “generalista” são aqui usados como equivalentes a euritópico (ou euribionte) e estenotópico (ou estenobionte), respectivamente (Futuyma & Moreno 1988). Assim, espécies que ocupam predominantemente habitats naturais preservados dentro de uma faixa ecológica limitada (i.e., até três tipos diferentes de habitats previamente citados dentro da mesma categoria de configuração estrutural) foram consideradas especialistas de habitat, enquanto espécies que ocupam majoritariamente habitats intensamente alterados (i.e., áreas agrícolas ou urbanas), ou uma ampla variedade de diferentes tipos de habitat (i.e., >3 tipos de habitat, ou habitats através das duas categorias de configuração estrutural), foram consideradas generalistas de habitat.

Para realizar as análises de reconstrução de estados ancestrais, utilizamos ambos os métodos de parcimônia e máxima verossimilhança implementados no Mesquite 3.04 (Maddison & Maddison 2015). As reconstruções de verossimilhança levam em consideração o comprimento dos ramos para estimar taxas de transição entre diferentes estados de caracteres, e foram feitas usando o modelo Mk1 de evolução de caracteres (Lewis 2001). Escolhemos adotar uma topologia filogenética descrita por Sweet et al. (2017) para as análises de estados ancestrais, uma vez que suas relações intergenéricas receberam valores de suporte no geral mais altos do que os recuperados neste estudo, especificamente para a posição de *Uropelia campestris*, que representa a única discrepância em nossa topologia (ver Resultados).

Estrato de Nidificação e Ecologia

Visando complementar o entendimento básico sobre a ecologia de *C. cyanopis*, dados descritivos sobre o estrato de nidificação da espécie foram obtidos em campo. No total, 26 ninhos foram amostrados, todos previamente encontrados por Tony Bichinski, Gledison Rodrigues, e demais colaboradores da SAVE Brasil. Todos os ninhos estão inseridos dentro do Parque Estadual de Botumirim, e representam diferentes temporadas reprodutivas da população monitorada. Os ninhos mais antigos datam de 2018, e todos já se encontravam abandonados no momento da amostragem, em maio de 2023.

A localização dos ninhos foi feita com o auxílio de coordenadas geográficas fornecidas pela SAVE Brasil, e de Gledison Rodrigues (SAVE). Os dados amostrados representam: (I) espécie vegetal usada como estrato de suporte para nidificação (ou nível taxonômico mais próximo), (II) altura da planta em relação ao solo, (III) altura do ninho em relação ao solo, e (IV) nível de ocultamento do ninho (i.e., distância horizontal entre o ninho e o limite externo horizontalmente mais próximo do espécime vegetal em que o ninho se encontra, incluindo folhas e galhos apicais, representando a interiorização do ninho no estrato arbustivo).

As medidas foram obtidas com uma trena metálica, e as identificações botânicas foram feitas adotando a nomenclatura botânica do projeto Flora e Funga do Brasil (2024), com o auxílio de Souza et al. (2018), e baseadas principalmente em estudos prévios da flora local realizados por Tony Bichinski e demais colaboradores da SAVE Brasil. A partir dos dados de altura do arbusto, e altura e ocultamento do ninho, obtivemos medidas médias. Considerando a influência das diferentes taxas de crescimento das múltiplas espécies vegetais, e os distintos períodos de construção de cada ninho, medidas médias foram calculadas a partir apenas de ninhos construídos nas duas últimas temporadas reprodutivas antecessoras à coleta (i.e., construídos aproximadamente entre dez. 2021 – mar. 2023). No entanto, sempre que possível, ninhos antigos também tiveram medidas amostradas.

Por fim, buscando uma descrição qualitativa complementar dos comportamentos e ecológica de *C. cyanopis*, foram feitas observações não sistemáticas de múltiplos indivíduos durante cinco campanhas de monitoramento, anilhamento, contagem populacional, e busca em novas áreas de habitat potencial, coordenadas pela SAVE Brasil, entre junho de 2022 e dezembro de 2024 no Parque Estadual de Botumirim. Durante atividades de monitoramento ou busca pela espécie, acompanhamentos de indivíduos focais foram feitos oportunisticamente. Observações atentaram-se especialmente ao uso do habitat em seus diferentes componentes/estratos, deslocamentos, e comportamentos no geral. Essas campanhas totalizaram, incluindo as coletas de dados morfométricos e de nidificação, cerca de 35 dias de trabalho de campo efetivo, com uma média de 6 h de esforço diário, somando ~210 h de esforço de campo em habitat realizado ou potencial da espécie.

4. RESULTADOS

Análises Filogenéticas

O conjunto concatenado de DNA analisado aqui possui 1440 pares de bases (pb), compreendendo 378 pb de COI + 330 pb de Cytb + 732 pb de ND2. Nossa análise de inferência bayesiana recuperou uma árvore com a maioria dos nós internos (18/24) altamente suportados ($>0,95$ de probabilidade posterior) (Figura 5). Os dois indivíduos de *C. cyanopsis* não mostraram diversidade genética mitocondrial entre si, sendo representados como um único terminal na topologia. Como os táxons e o conjunto de dados de DNA analisados neste trabalho são basicamente os mesmos estudados por Sweet & Johnson (2015), Sweet et al. (2017) e Sangster et al. (2018), as relações filogenéticas aqui recuperadas foram amplamente congruentes com as obtidas por esses estudos.

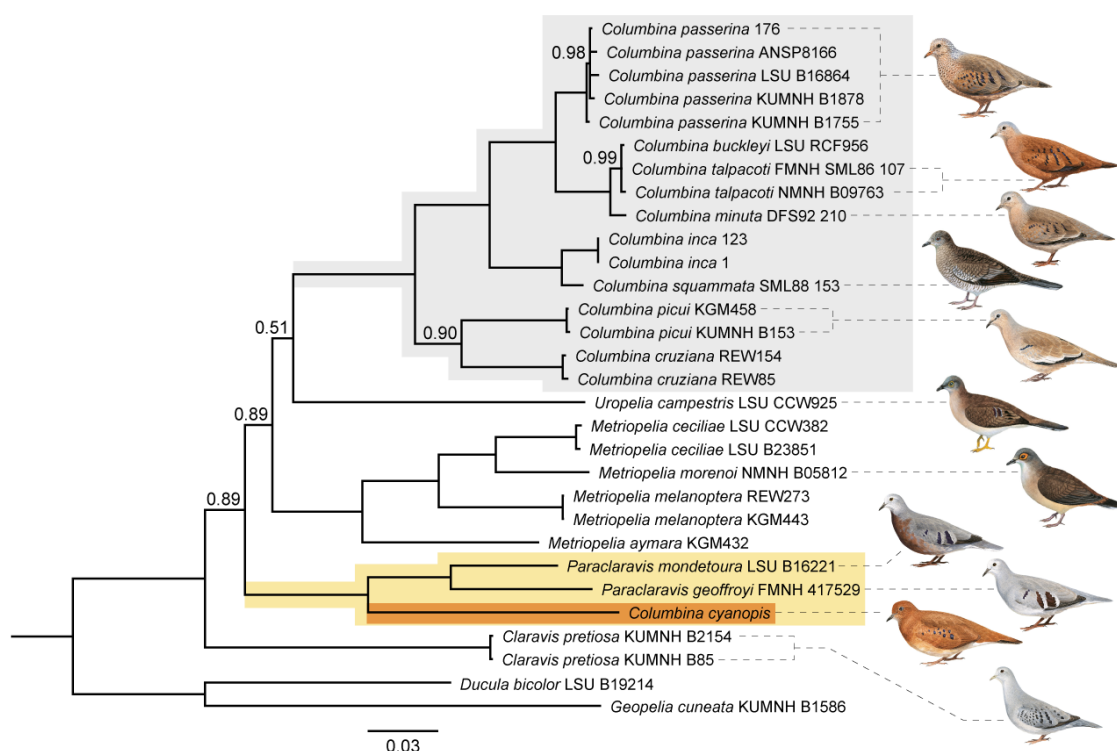


Figura 5. Árvore filogenética bayesiana gerada a partir do conjunto concatenado de dados (ND2+COI+Cytb). Os valores de suporte com probabilidade posterior <1.0 estão indicados em cada nó. *Columbina* (exceto *C. cyanopsis*) está destacada em cinza, *Columbina cyanopsis* em laranja, e a linhagem monofilética *C. cyanopsis* / *Paraclaravis* em amarelo. A barra de escala indica substituições de nucleotídeos por sítio. O nome de cada táxon inclui o número de voucher, exceto *C. cyanopsis* (Tabela 1), uma vez que seus dois vouchers não mostraram diversidade genética. Ilustrações de Martin Elliott e Lyn Wells, reproduzidas com permissão do *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo et al. 2017)

Nossas análises filogenéticas recuperaram *C. cyanopsis* como uma linhagem irmã a *Paraclaravis*, criando um grupo monofilético distinto e com alto grau de suporte composto por *C. cyanopsis*, *Paraclaravis mondetoura* e *Paraclaravis geoffroyi* (Figura 5). Esse novo arranjo torna polifilética a atual constituição de *Columbina*. O gênero monotípico *Claravis* é indicado como o primeiro a divergir, representando uma linhagem irmã dos demais gêneros de Claravinae. Embora todos os gêneros restantes tenham sido anteriormente recuperados como monofiléticos, suas relações intergenéricas ainda não estão bem resolvidas ($<0,95$ de probabilidade posterior), especialmente entre *Columbina*, *Metriopelia* e *Paraclaravis* (juntamente a *C. cyanopsis*), como previamente reportado (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017, Sangster et al. 2018). A única inconsistência entre nossos resultados e os anteriores foi o posicionamento de *Uropelia* (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017, Sangster et al. 2018), aqui recuperada como uma linhagem irmã a *Columbina*, mas com baixo grau de suporte. Estudos anteriores recuperaram *Uropelia* com alto grau de suporte como a segunda linhagem mais antiga no grupo após *Claravis*, irmã tanto de *Columbina*, quanto de *Metriopelia* e *Paraclaravis* (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017).

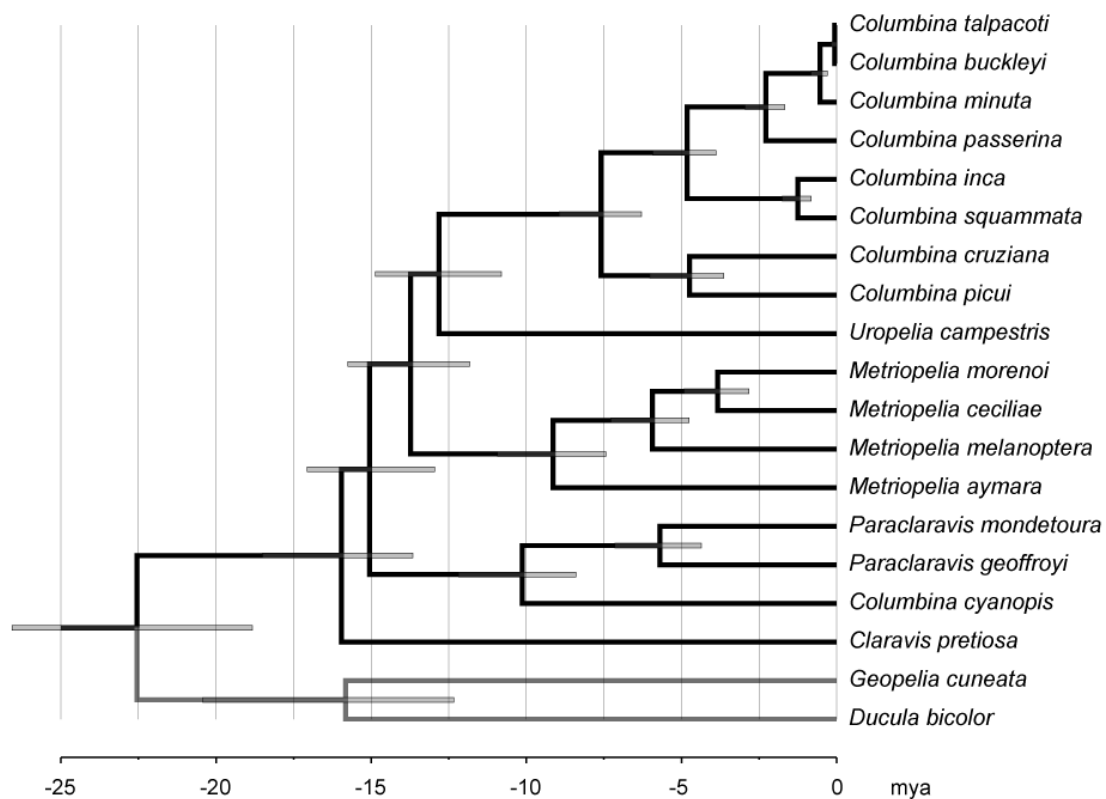


Figura 6. Árvore filogenética com relógio molecular gerada a partir do conjunto concatenado de dados (ND2+COI+Cytb). O tempo ao longo do eixo inferior está mostrado em milhões de

anos atrás (mya), e as barras cinzas sobre cada nó indicam os intervalos de 95% de credibilidade para as idades estimadas dos nós

Os tempos de divergência estimados (Figura 6) foram semelhantes aos de estudos anteriores (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017), embora ligeiramente mais antigos, especialmente para as divergências entre gêneros. A divergência basal de Claravinae foi recuperada em cerca de 22,5 mya, no início do Mioceno. As principais diversificações entre gêneros ocorreram ainda no final do Mioceno, de 8,4 a 18,5 mya, segundo intervalos de 95% de credibilidade, com a divisão genérica mais recente representada por *Paraclaravis* e *C. cyanopsis*, que divergiram entre ~8,4 e 12,2 mya. Todavia, *C. cyanopsis* foi recuperada como uma das linhagens monotípicas mais antigas entre as Claravinae extantes, originando-se no final do Mioceno com uma idade estimada de 10,1 mya. Assim, a especiação de *C. cyanopsis* é retratada como ligeiramente mais antiga do que a diversificação interna de *Columbina*, que começou entre ~6,3 e 8,9 mya. A linhagem *C. cyanopsis* / *Paraclaravis* divergiu das demais Claravinae entre ~12,9 e 17,1 mya.

Caracteres Morfológicos

A massa corporal de *C. cyanopsis* obtida neste estudo representa a primeira a ser reportada para a espécie, enquanto a única informação faltante dentre os dados morfométricos aqui medidos e compilados (Apêndice 2) é a massa corporal de *P. geoffroyi*. As distribuições de comprimento corporal médio e massa corporal média de Claravinae, bem como de comprimento e formato de asa (i.e., HWI), estão exibidas na Figura 7. Caracteres diagnósticos morfológicos e de habitat (Apêndice 3) são detalhados mais adiante, apoiando considerações taxonômicas (ver Discussão).

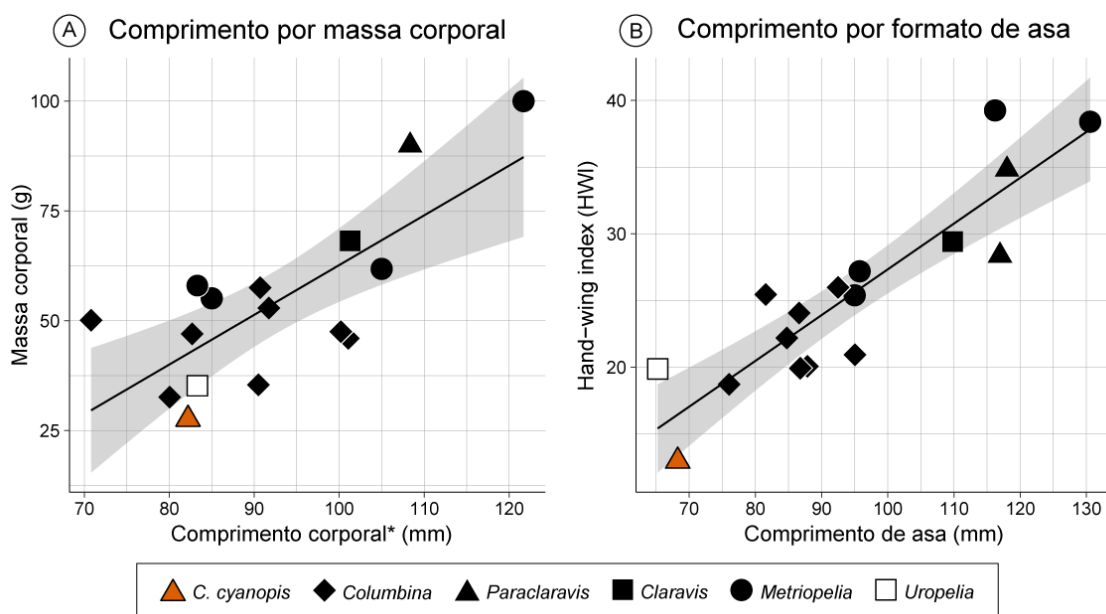


Figura 7. Gráficos de distribuição de pontos para relevantes proporções anatômicas de Claravinae. Os pontos representam as medidas morfométricas médias de cada espécie da subfamília (Apêndice 2). Linhas de tendência (linha preta) e erros padrão (área cinza) estão representados. (A) Massa corporal de *Paraclaravis geoffroyi* é desconhecida; * Comprimento corporal *sensu* Ricklefs & Travis (1980), representando o comprimento total menos os comprimentos de culmen e cauda. (B) Valores mais altos de HWI indicam asas mais projetadas, enquanto valores mais baixos indicam asas mais arredondadas (Sheard et al. 2020)

As principais medidas morfométricas obtidas para *C. cyanopsis*, dadas em média $\pm$ DP (*n*), são: massa corporal: 27,37 g $\pm$ 1,52 (4); comprimento total: 160,80 mm $\pm$ 9,43 (3); comprimento corporal: 82,20 mm; comprimento da cauda: 66,67 mm $\pm$ 3,56 (6); comprimento da asa: 68,27 mm $\pm$ 1,36 (6); primeira secundária: 59 mm $\pm$ 5,29 (3); HWI: 12,89 $\pm$ 6,07 (3); comprimento do culmen: 11,93 mm $\pm$ 2,13 (7); largura do bico: 3,20 mm $\pm$ 0,96 (6); altura do bico: 3,03 mm $\pm$ 0,83 (6); comprimento do tarso: 17,40 mm $\pm$ 2,7 (7). Tamanhos amostrais variam entre diferentes medidas pois nem todos os dados foram coletados em todas as capturas, visto a priorização do bem-estar dos indivíduos durante o manuseio considerando-se o status crítico de conservação da espécie.

Os resultados dos testes *t* de Welch (Apêndice 4) indicam que *C. cyanopsis* se assemelha às demais *Columbina* em diversas dimensões morfométricas, para quais as diferenças entre médias não se mostraram significativas (e.g., comprimento total, de cauda, tarso, e largura e altura de bico). Todavia, discrepâncias significativas ($p < 0,05$) foram apontadas entre *C. cyanopsis* e diversas espécies de *Columbina* para comprimento de culmen, distância da ponta do bico às narinas, distância de Kipp, e comprimento de

asa (este último em significativa discrepância a todas as espécies de *Columbina* para quais tal caráter foi possível de ser analisado).

Visto que no geral *P. mondetoura* é a espécie ligeiramente menor dentre as *Paraclaravis* (Apêndice 2), esta simboliza a discrepância morfométrica mínima entre *C. cyanopsis* e *Paraclaravis*, recuperadas como linhagens irmãs. Portanto, considerando *P. mondetoura* como representante de seu gênero, os testes *t* indicaram discrepâncias morfométricas significativas entre *C. cyanopsis* e *Paraclaravis*, especificamente no comprimento total de *C. cyanopsis*, que é 23% menor ($t_{3,81} = 3,06$; $p = 0,04$), seu comprimento de asa, 41% menor ($t_{11,52} = 40,24$; $p < 0,001$), seu HWI 54% menor ($t_{2,21} = 4,29$; $p = 0,04$), 34% menor comprimento de culmen ($t_{10,37} = 6,47$; $p < 0,001$) e 21% menor comprimento de tarso ($t_{12,4} = 3,64$; $p = 0,003$). A altura e largura do bico, e o comprimento do bico da ponta até as narinas não apresentaram diferenças significativas entre os táxons ($p > 0,05$).

Reconstrução de Estados Ancestrais

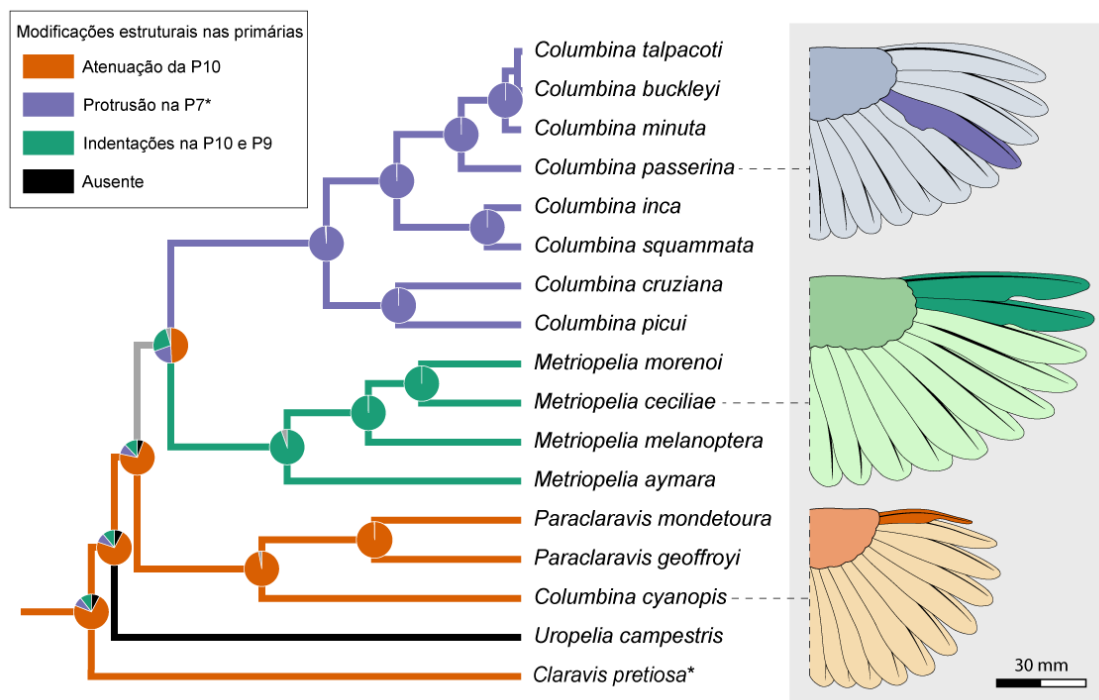


Figura 8. Reconstrução de estados ancestrais das modificações estruturais nas primárias de Claravinae, com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). A reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente (cinza indica probabilidades <5%). Ilustrações representam a face interna das bissecções terminais das asas abertas das espécies indicadas, exibindo da 10ª primária à 1ª

secundária, com primárias estruturalmente modificadas destacadas. Ilustrações baseadas em referências fotográficas de asas abertas das espécies indicadas, e seus respectivos comprimentos médios de asa e primeira secundária (Apêndice 2). * Algumas *Columbina* incluem uma protrusão adicional na P6, e *Claravis pretiosa* possui protrusões adicionais em P9 e P8 (Niese et al. 2020). Ilustrações: Pedro Cerqueira

A reconstrução do estado ancestral das modificações estruturais das primárias (Figura 8Figura 8) recuperou a atenuação da P10 como um caráter plesiomórfico para Claravinae. Esse resultado indica que a característica foi perdida pelo menos duas vezes no clado, uma vez em *Uropelia*, e outra no ancestral em comum de *Columbina* e *Metriopelia*. Dado o desenho experimental da nossa análise, a mesma não reconstruiu o conjunto completo de modificações nas rêmiges da linhagem basal de Claravinae, mas sim indicou que o mesmo provavelmente incluía uma atenuação da P10.

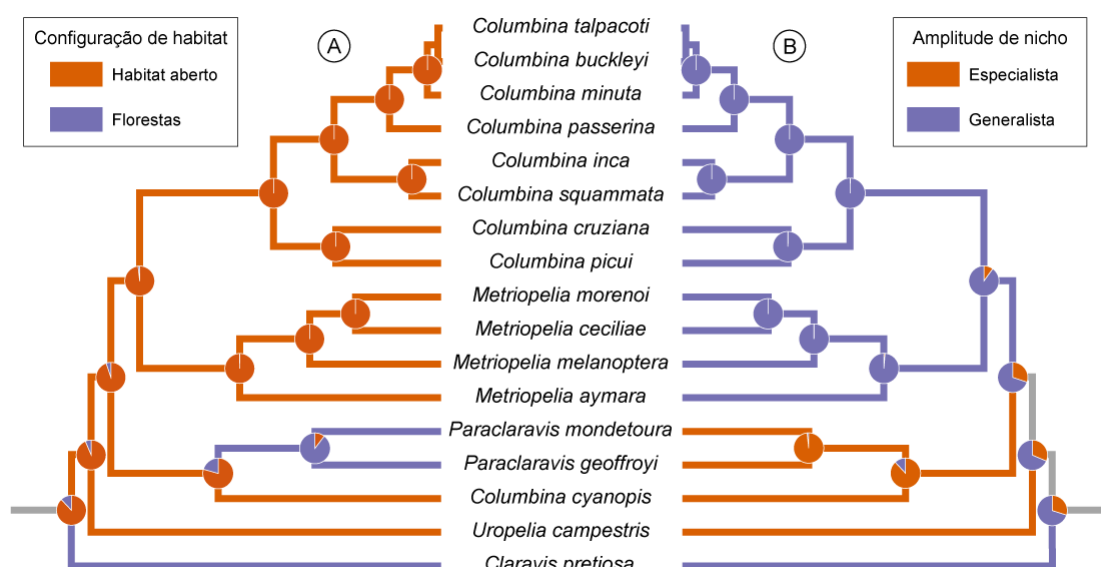


Figura 9. Análises de reconstrução de estado ancestral para Claravinae: (A) configuração de habitat, e (B) amplitude de nicho de habitat (i.e., especialização de habitat), com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). Os resultados da reconstrução ancestral por parcimônia são indicados pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). Os resultados da reconstrução ancestral por máxima verossimilhança são indicados por gráficos de fatias sobre cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente

As análises de configuração de habitat (Figura 9A) recuperaram tanto a linhagem ancestral de *C. cyanopsis* / *Paraclaravis* quanto a linhagem ancestral de Claravinae como habitantes de habitats abertos. Portanto, a ocupação de habitats florestais parece ser um estado derivado que evoluiu duas vezes na subfamília, uma vez em *Claravis*, e outra na linhagem de *Paraclaravis*, os mesmos clados que desenvolveram dicromatismo sexual acentuado com plumagem azul masculina (Figura 10). Nossa reconstrução de amplitude de nicho de habitat (Figura 9B) recuperou um

nicho amplo como o estado plesiomórfico mais provável para a linhagem ancestral de Claravinae. Assim, a especialização de habitat parece ter evoluído duas vezes na subfamília, uma vez em *Uropelia*, e uma vez na linhagem ancestral de *C. cyanopsis* / *Paraclaravis*.

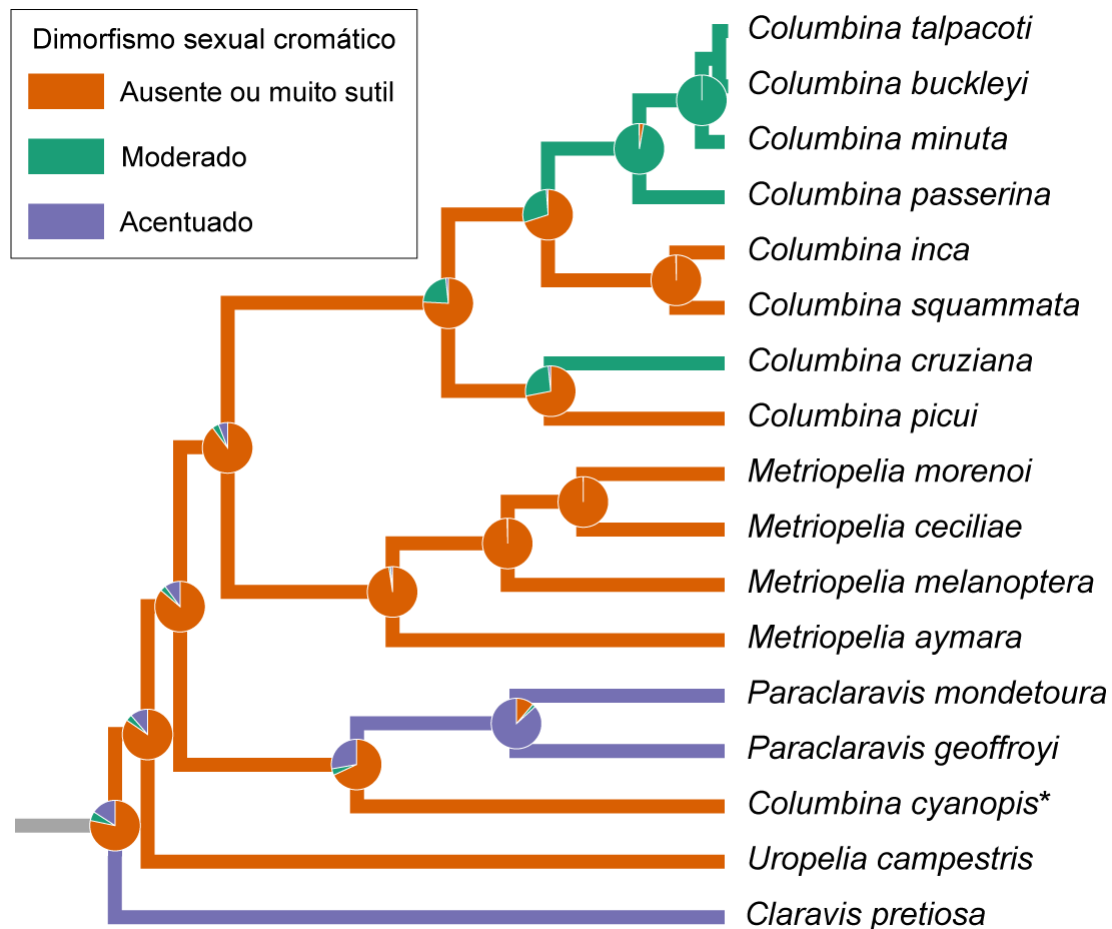


Figura 10. Análise de reconstrução de estado ancestral para dimorfismo cromático sexual em Claravinae, com base em topologia filogenética descrita em Sweet et al. (2017). Os resultados da reconstrução ancestral por parcimônia são indicados pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). Os resultados da reconstrução ancestral por máxima verossimilhança são indicados por gráficos de fatias sobre cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se manifestarem na linhagem precedente. * Embora *Columbina cyanopsis* não exiba um claro dimorfismo cromático sexual, as fêmeas são sutilmente mais pálidas que os machos, levemente mais opacas na parte superior e de um branco menos puro na parte inferior (Pinto 1949, Gibbs et al. 2001)

A análise de reconstrução de dimorfismo cromático sexual (Figura 10) recuperou resultados semelhantes aos obtidos por Sweet et al. (2017). É indicado um estado ancestral monocromático mais provável para Claravinae, com múltiplas transições do monocromatismo sexual para algum nível de dicromatismo. Nesse contexto, o dicromatismo acentuado se desenvolveu duas vezes, uma em *Claravis*, e

outra na linhagem de *Paraclaravis*. Portanto, nossas análises recuperaram o ancestral de *C. cyanopis* / *Paraclaravis* como sexualmente monocromático.

Análises de reconstrução de estados ancestrais realizadas com a topologia obtida neste estudo, em que *Uropelia* foi recuperada como uma linhagem irmã de *Columbina* (Figura 5), propõem cenários alternativos de evolução de caracteres (Apêndice 5, Figuras Suplementares S1 – S4), todavia menos plausíveis, devido ao baixo suporte de nosso posicionamento para *Uropelia*. Em tais cenários, o ancestral comum de Claravinae, assim como a linhagem ancestral *C. cyanopis* / *Paraclaravis*, foram recuperados como mais provavelmente especialistas florestais dicromáticos, com nenhuma diferença significativa na reconstrução das modificações estruturais das primárias.

Estrato de Nidificação

Os 26 ninhos amostrados (Apêndice 6) foram construídos sobre 7 espécies vegetais, sendo que *Humiria balsamifera* (família Humiriaceae, localmente conhecida como “feijãozinho-preto”) representa o estrato preferencial de suporte para nidificação de *C. cyanopis*, sendo utilizado 61,54% das vezes ($n = 16$). A segunda alternativa de estrato mais utilizado é *Pouteria subcaerulea* (família Sapotaceae, localmente conhecida como “lambe-lambe”), onde a nidificação ocorreu em 19,23% dos casos ($n = 5$), enquanto os demais cinco ninhos foram feitos em espécies variadas. Estruturalmente, o estrato de nidificação médio utilizado pela espécie consiste em arbustos com ~2,15 m de altura, onde o ninho é construído a ~1,3 m do solo, e a ~ 90 cm para o interior da vegetação. Todavia, *H. balsamifera* e *P. subcaerulea* apresentam conformações estruturais e padrões de usos ligeiramente distintos, com as primeiras formando arbustos mais altos e redondos, onde os ninhos são feitos mais elevados e menos interiorizados na vegetação, enquanto as segundas formam moitas mais baixas e extensas, onde os ninhos são construídos mais abaixo e mais interiorizados. As identificações botânicas de espécies ainda não identificadas (e.g., sp. Y) serão eventualmente providenciadas.

Tabela 2. Dados florísticos e estruturais médios do estrato de nidificação de *Columbina cyanopis*, com medidas médias informadas para ninhos construídos entre dez. 2021 e mar. 2023, incluindo desvio padrão e tamanho amostral (i.e., $\pm$ DP [*n*]). Dados coletados e identificações botânicas obtidas com base em estudos reprodutivos de Tony Bichinski e demais colaboradores da SAVE (SAVE Brasil, dados não publicados)

Estrato de Nidificação		Posição do Ninho	
Espécie	Altura (cm)	Altura (cm)	Ocult. Horizontal (cm)
<i>Humiria balsamifera</i>	238 $\pm$ 26 (5)	159 $\pm$ 24 (5)	48 $\pm$ 28 (5)
<i>Pouteria subcaerulea</i>	177 $\pm$ 29 (4)	107 $\pm$ 17 (4)	153 $\pm$ 128 (4)
sp. Y	256 (1)	75 (1)	40 (1)
Total	215 cm $\pm$ 41 (10)	130 cm $\pm$ 37 (10)	89 cm $\pm$ 94 (10)

5. DISCUSSÃO

Considerações Taxonômicas

Este trabalho é o primeiro a obter sequências de genes mitocondriais para *C. cyanopis*, permitindo-nos reconstruir as relações filogenéticas entre todos os táxons existentes de Claravinae, e assim, preencher uma lacuna na história evolutiva da subfamília. Nossos resultados estiveram amplamente alinhados com estudos anteriores (Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017, Sangster et al. 2018), tanto nas relações filogenéticas (Figura 5) e nos tempos estimados de divergência (Figura 6), quanto na reconstrução de dicromatismo sexual (Figura 10). No entanto, as relações filogenéticas entre os gêneros do grupo precisam ser melhor investigadas, especialmente entre *Columbina*, *Metriopelia* e *Paraclaravis* / *C. cyanopis*, visto que ainda não estão totalmente elucidadas (i.e., baixos valores de suporte; Sweet & Johnson 2015, Sweet et al. 2017, Sangster et al. 2018).

A descoberta relevante que emerge de nosso estudo é a indicação de que *C. cyanopis* não pertence ao mesmo clado das demais *Columbina*, e na verdade representa uma linhagem irmã a *Paraclaravis*, tornando *Columbina* polifilética em sua atual constituição. Tal resultado pode ser surpreendente devido a algumas similaridades morfológicas entre *C. cyanopis* e demais *Columbina*, mas não é sem precedentes para columbídeos neotropicais, visto que outros estudos constataram polifilia em demais clados anteriormente reconhecidos como gêneros compostos por espécies morfológicamente similares, como *Geotrygon* (Johnson & Weckstein 2011) e *Claravis* (Sweet et al. 2017). Além disso, tal descoberta reitera a discussão histórica de que a

atenuação da P10 em *C. cyanopis*, compartilhada com *Paraclaravis* (anteriormente *Claravis*), pode ser considerada evidência de alta proximidade evolutiva entre os táxons (Pelzeln 1870, Hellmayr & Conover 1942, Pinto 1949, Gibbs et al. 2001). Os resultados apresentados aqui, portanto, levam à reclassificação de *C. cyanopis* à luz de sua história evolutiva, e características morfológicas e ecológicas, como discutido abaixo.

Considerando que *C. cyanopis* forma um clado monofilético com *Paraclaravis* com alto grau de suporte (Figura 5), e que essa linhagem compartilhada representa uma das mais antigas dentre Claravinae (~15 mya, Figura 6), é evidente que os processos evolutivos que levaram à formação de tais táxons foram distintos daqueles que levaram à formação de espécies dentro de *Columbina*. Ao mesmo tempo, *C. cyanopis* representa ainda uma antiga linhagem monotípica (~10,1 mya), provavelmente divergindo de demais Claravinae antes da radiação inicial de *Columbina* (~7,6 mya). Tais processos evolutivos independentes se expressam através das características díspares de ambos os clados, das quais as mais significativas morfológicamente representam seus respectivos conjuntos de modificações estruturais nas primárias.

Dado que modificações estruturais nas rêmiges são amplamente expressas em Columbidae, presentes em 101 espécies (i.e., ~1/3 da família; Niese et al. 2020), e geralmente variando entre diferentes clados, ao invés de diferentes espécies, tais são consideradas caracteres taxonomicamente relevantes (Johnston 1961, Goodwin 1983, Gibbs et al. 2001). Visto que *Claravis* apresenta protrusões adicionais em P9 e P8 (Niese et al. 2020), nossos resultados destacam o forte sinal filogenético na morfologia das rêmiges em Claravinae, com cada linhagem principal no clado expressando uma ou mais modificações estruturais nas primárias como característica diagnóstica (Figura 8). Assim, embora a atenuação de P10 não possa ser considerada uma sinapomorfia de *C. cyanopis* / *Paraclaravis*, ela distingue a linhagem dos demais gêneros de Claravinae, incluindo *Claravis*, por ser exclusivamente expressa como a única modificação estrutural nas primárias. Enquanto isso, todas as demais espécies de *Columbina* exibem uma protrusão na 7ª primária (Figura 8), com algumas apresentando uma protrusão adicional na 6ª (e.g., *C. squammata* e *C. inca*; Niese et al. 2020). Portanto, a distinta morfologia das penas primárias entre *C. cyanopis* e demais *Columbina* fornece forte evidência da distância evolutiva entre os táxons.

Por outro lado, os principais caracteres compartilhados entre *C. cyanopsis* e demais *Columbina* representam a ocupação similar de habitats abertos (Figura 9A) como granívoros terrícolas, e o semelhante tamanho reduzido (Figura 7A), como refletido pelos resultados não significativos do teste *t* para comprimento total e de tarso (Apêndice 4). Tais semelhanças morfológicas e ecológicas podem parecer embasar a hipótese de que *C. cyanopsis* é filogeneticamente próxima às demais *Columbina*, no entanto, considerando que o comprimento total de *Columbina* (incluindo *C. cyanopsis*) varia de 144,84 mm (*C. minuta*) a 205 mm (*C. inca*), enquanto o comprimento corporal varia de 70,8 mm (*C. cruziana*) a 101,07 mm (*C. talpacoti*), constata-se que tais semelhanças também são compartilhadas por múltiplos táxons de Claravinae independentes (i.e., *U. campestris*, *Metriopelia ceciliae* e *M. morenoi*). Tais táxons se enquadram nos limites morfométricos e ecológicos compartilhados por *Columbina* e *C. cyanopsis*, ocupando habitats abertos (Figura 9A) como granívoros terrícolas de tamanho reduzido (Figura 7A). Portanto, tais caracteres compartilhados representam ou simplesiomorfias, ou aquisições convergentes resultantes de pressões seletivas similares através de seus independentes processos evolutivos, não necessariamente indicando qualquer proximidade taxonômica entre *C. cyanopsis* e *Columbina* maior que aquela compartilhada entre *Columbina*, *Metriopelia* e *Uropelia*.

Além disso, as díspares origens filogenéticas de *C. cyanopsis* e demais *Columbina* estão expressas ainda nos distintos padrões cromáticos de plumagem e bico compartilhados entre *C. cyanopsis* e *Paraclaravis* (Apêndice 3). Estes representam o bico totalmente preto, a configuração distinta nas manchas metálicas das médias e grandes coberteiras das asas (i.e., largas e ligeiramente quadradas, contrastadas por bordas internas mais escuras e bordas externas esbranquiçadas no bordo posterior), e a fronte, face, e coberteiras superiores da cauda ferrugíneas (nas plumagens femininas de *Paraclaravis*; *P. geoffroyi* excetua-se por não apresentar ferrugíneo na fronte e face). Finalmente, a linhagem *C. cyanopsis* / *Paraclaravis* pode ser significativamente distinguida por sua ecologia, com pronunciada especialização de habitat, e notável raridade e endemismo, enquanto todas as demais espécies de *Columbina* são generalistas de habitats abertos (Figura 9B) bastante comuns, com nichos ecológicos consideravelmente mais amplos, abundâncias demográficas mais elevadas, e distribuições geográficas maiores (Gibbs et al. 2001, Billerman et al. 2022).

Para manter a monofilia de *Columbina*, e designar corretamente *C. cyanopsis*, duas alternativas de rearranjo taxonômico surgem: (I) revalidar o gênero *Oxypelia* Salvadori, 1893, recuperando *Oxypelia cyanopsis* como sua espécie monotípica, ou (II) agrupar todas as espécies do novo clado formado por *C. cyanopsis* e *Paraclaravis* Sangster et al. 2018 em um gênero só, para qual *Oxypelia* Salvadori, 1893 seria o nome sênior disponível. As disparidades de dicromatismo sexual (Figura 10) e de configuração estrutural de habitat (Figura 9A), juntamente com as significativas discrepâncias morfométricas (Figura 7) refletidas nos resultados significativos dos testes *t* (Apêndice 4), opõem *C. cyanopsis* notoriamente a *Paraclaravis*, cujos dois táxons semelhantes e alopátricos são considerados uma superespécie, de nichos e aparências coerentemente distintos dentre Claravinae (Goodwin 1983, Gibbs et al. 2001).

Dados morfométricos indicam que, enquanto *C. cyanopsis* representa a mais leve e uma das menores espécies de Claravinae (Figura 7A), expressando a asa mais arredondada e segunda mais curta do clado (Figura 7B), *P. mondetoura* e *P. geoffroyi* contrastantemente integram, junto a *Metriopelia melanoptera*, os táxons mais pesados, maiores, e com asas mais longas e projetadas do grupo. Tal contraste morfométrico, acumulado durante ~10 milhões de anos de processos evolutivos distintos, provavelmente está associado aos nichos ecológicos divergentes das espécies. Enquanto *C. cyanopsis* ocupa a vegetação dos estratos inferiores de habitats abertos como um gránívoro de gramínoídes sexualmente monocromático e territorialmente residente (SAVE Brasil, dados não publicados), especializado em formações únicas dos campos sujos do Cerrado (Lopes et al. 2024), vivendo em casais ou solitário (Baptista et al. 2020), *Paraclaravis* são nômades especialistas em florestas montanas úmidas, sexualmente dicromáticas, com plumagem azul nos machos, hábitos mais arbóreos, e formando grande colônias reprodutivas temporárias em torno de eventos de frutificação em massa de bambu, cujas sementes compõem quase que exclusivamente sua dieta (Gibbs et al. 2001, Greeney et al. 2007, Sangster et al. 2018, Lees et al. 2021). Considerando tamanho contraste ecomorfológico, portanto, se faz condizente a revalidação do gênero monotípico *Oxypelia* Salvadori, 1893 para *C. cyanopsis*.

Mais suporte é fornecido para a classificação de *Oxypelia* e *Paraclaravis* como gêneros separados pelas distintas cores nas penas primárias de ambos os táxons, diferentes padrões de manchas nas pequenas coberteiras das asas, e discrepância de displays sonoros mecânicos. Enquanto *Paraclaravis* não possui castanho nas penas de

voo nem é reportado por produzir sons mecânicos com as asas (Mahler & Tubaro 2001), além de apresentar manchas nas pequenas coberteiras alares alinhadas em uma única banda, *C. cyanopsis* exibe um painel ferrugíneo na asa (i.e., primárias mais externas e coberteiras das primárias basalmente ferrugíneas; Figura 3), possui manchas nas pequenas coberteiras alares dispersas ao longo de múltiplas fileiras de penas, e realiza sonorizações com as asas. Tais sonorizações consistem em estalos acelerados sequenciais (semelhantes a palmas), realizados durante um rápido voo de exibição ascendente (~5 m), que segue em um planeio descendente prolongado (~10 - 15 m) (observação pessoal).

Embora igualmente atenuada, a P10 de *C. cyanopsis* é proporcionalmente mais curta do que a de *Paraclaravis* (Pinto 1949). Considerando que o formato das penas primárias e suas modificações estruturais estão relacionados à produção de sons mecânicos em Columbidae, particularmente em Claravinae (Johnston 1961, Niese et al. 2020) (e.g., o ruído emitido durante o voo de *C. squammata*, produzido pelo tremular da protrusão em P7 se chocando contra P6 durante o movimento ascendente da asa; Niese et al. 2020), o notável encurtamento de P10 em *C. cyanopsis*, juntamente com sua atenuação, podem estar ligados à exibição sonora única da espécie. Ao mesmo tempo, espaços vazios entre as primárias ajudam a reduzir a razão entre o arrasto e a sustentação das batidas de asas (Tucker 1993, 1994), favorecendo voos rápidos ascendentes, como o realizado no display sonoro de *C. cyanopsis*, e voos de fuga necessários à evasão de predadores terrestres (Mahler & Tubaro 2001), especialmente útil para granívoros terrícolas de áreas abertas. Por fim, tal encurtamento da P10 também contribui ainda mais para as asas notoriamente pequenas e arredondadas de *C. cyanopsis* (Figura 8), distintas das demais *Columbina* (Figura 7B, Apêndice 4), e semelhantes em comprimento às de *Uropelia* (Helmayr & Conover 1942), embora mais acentuadamente redondas e ligeiramente maiores. Tal similaridade morfométrica com *U. campestris* pode estar associada à relativa similaridade ecológica entre as espécies, que compartilham exclusivamente o nicho de especialistas de habitats abertos dentre Claravinae (Figura 9).

C. cyanopsis possui o menor valor de HWI (12,89) dentre os Columbidae existentes (68,27 mm), evidenciado pela projeção muito reduzida da primária em sua asa fechada (Gibbs et al. 2001), e apresenta a segunda asa mais curta da família, após *U. campestris*. Tal formato extremo de asa é notório, considerando que, enquanto a maioria

dos columbídeos apresentam asas pronunciadamente projetadas, associadas à normalmente alta capacidade dispersiva do clado (Sheard et al. 2020), Columbidae também inclui táxons majoritariamente terrícolas, como o pombo-faísão (*Otidiphaps nobilis*), que possui o segundo menor valor de HWI (15,2; Tobias et al. 2022). Asas curtas e arredondadas proporcionam maior manobrabilidade durante o voo, favorecendo o desvio de obstáculos e a evasão de predadores aéreos, sendo geralmente relacionadas a voos mais curtos e ágeis entre vegetação fechada (Goodwin 1959, 1983, Lovette & Fitzpatrick 2016, Mahler & Tubaro 2001, Sheard et al. 2020). Tal correlação é constatada na preferência de *C. cyanopsis* por repousar, nidificar, e se deslocar no interior de arbustos densos, com frequência ascendendo verticalmente do solo diretamente abaixo do interior desses arbustos.

Embora os testes *t* não terem obtido resultados significativos para a discrepância entre o HWI médio de *C. cyanopsis* e demais *Columbina* (Apêndice 4), tais resultados possivelmente se devem ao pequeno tamanho amostral dos valores de HWI obtidos para *C. cyanopsis*, e consequentemente, pequeno grau de liberdade para a análise. Ainda, dados morfométricos novos e compilados (excetuando-se dados inferidos; Tobias et al. 2022) também revelaram que *C. cyanopsis* representa a espécie de Columbidae mais leve do mundo (27,37 g). Seu corpo leve a proporciona tanto a menor massa de Claravinae por comprimento corporal, quanto a menor massa por comprimento de asas, apesar do tamanho e formato reduzidos de suas asas, sugerindo as menores densidade corporal e carga de asa dentro da subfamília.

Os caracteres únicos de *C. cyanopsis* dentre Claravinae incluem ainda sua íris azul escura, seu anel ocular cinza escuro e bastante estreito, a cor e configuração completas das manchas azuis metálicas nas coberteiras de suas asas, sua cauda ligeiramente graduada, terminalmente larga e arredondada (Salvadori 1893, Helmayr & Conover 1942, Gibbs et al. 2001), e sua cabeça completamente ferrugínea, assim como seu pescoço, e pequenas e médias coberteiras alares (Figura 11), apesar de menos intensamente e com um leve tom vináceo nestes últimos. Por fim, ao definir limites de gêneros, análises de tempos de divergência fornecem relevantes linhas de evidência taxonômica (Sangster et al. 2018). Nesse sentido, enquanto *C. cyanopsis* divergiu de *Paraclaravis* há cerca de 10 mya, outros pares de gêneros de Columbidae amplamente aceitos, como *Leptotrygon* Swainson, 1837 / *Leptotila* Banks et al., 2013, e *Zentrygon*

Bonaparte, 1838 / *Zenaida* Banks et al., 2013, divergiram mais recentemente (Johnson & Weckstein 2011).

Portanto, alocar *C. cyanopsis* a um gênero distinto é preferível, maximizando o conteúdo de informação dentre os limites de gênero tanto para *Oxypelia* quanto para *Paraclaravis*, e endossando respectivamente suas amplamente reconhecidas particularidades morfológicas e ecológicas (Helmayr & Conover 1942, Pinto 1949, Gibbs et al. 2001, Sangster et al. 2018). Além disso, designar *Oxypelia* e *Paraclaravis* como gêneros distintos otimiza a estabilidade taxonômica no geral, em consonância com apelos prévios (Vences et al. 2013), ao se evitar a sinonimização do recentemente descrito *Paraclaravis* Sangster et al., 2018, poupando assim duas alterações de nomes adicionais (i.e., *P. geoffroyi* e *P. mondetoura*), ao mesmo tempo que se preserva a conformidade fenotípica inerente de *Paraclaravis* (Gibbs et al. 2001, Sangster et al. 2018), e se reconhece devidamente a monotipia historicamente postulada de *Oxypelia cyanopsis* (Salvadori 1893, Johnston 1961).



Figura 11. Morfologia externa do macho adulto de *Oxypelia cyanopsis*. As características ilustradas diagnósticas de *Oxypelia* incluem a íris azul escura, a plumagem predominantemente ferrugínea (i.e., cabeça e pescoço, coberteiras menores e medianas, e coberteiras superiores da cauda), e a cor e configuração geral das manchas metálicas azuis nas coberteiras das asas (Apêndice 3). Ilustração de Martin Elliott, reproduzida com permissão do *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo et al. 2017)

Oxypelia Salvadori, Catalogue of birds in the British Museum, vol. 21, 1893, p. 490.

Espécie-tipo

Peristera cyanopsis Pelzeln, 1870, atualmente *Columbina cyanopsis*.

Espécies incluídas

Oxypelia cyanopsis (Pelzeln, 1870).

Etimologia

Oxypelia (grego): *oxus* afiado, pontiagudo; *peleia* pombo (Jobling 2010). Embora não tenha sido esclarecido por Salvadori (1893), a etimologia é possivelmente uma

referência ao formato da pequena e atenuada primária externa (Figura 3, Figura 8), “arqueada em lâmina de alfange” (Pinto 1949, p. 314).

Vale ressaltar que o epíteto da espécie foi ocasionalmente escrito erroneamente como “*cyanopsis*” (e.g., Goodwin, 1959; Johnston, 1961; Lucca & Aguiar, 1978; Gibbs et al., 2001).

Considerações diagnósticas

A diagnose completa de *Oxypelia* pode ser encontrada em Salvadori (1893), porém algumas comparações morfológicas valem ser destacadas. A distinta plumagem ferrugínea de *Oxypelia*, especialmente na fronte e coberteiras superiores da cauda, se assemelha à das fêmeas de *Paraclaravis*, mais notavelmente de *P. mondetoura*, além de fêmeas de *Claravis*, e mais vagamente *C. talpacoti*, embora essas espécies sejam mais opacas, com castanho ferrugíneo menos intenso e/ou ausente na fronte. A disposição das manchas metálicas nas pequenas coberteiras das asas de *Oxypelia* (dispersas em múltiplas fileiras de penas) se assemelha à de *Columbina passerina* e *Claravis pretiosa* (Apêndice 3). Já as manchas das médias e grandes coberteiras são semelhantes em composição geral (largas e levemente quadradas, com bordos contrastantes) às de *Paraclaravis*, *Claravis* e *Uropelia*, assim como às de outras espécies de Columbidae evolutivamente distantes, como *Phaps chalcoptera* e *Phaps elegans* (Gibbs et al. 2001, Billerman et al. 2022), apesar das manchas de *O. cyanopsis* serem distintamente menores e menos uniformemente contínuas, com destaque mais sutil e menos projetadas para fora da asa.

O painel ferrugíneo na asa de *O. cyanopsis* (Figura 3), ausente em *Paraclaravis*, é semelhante ao de algumas *Columbina* e *Metriopelia*, (Apêndice 3), assim como a outras espécies de Columbidae não relacionadas, como *Turtur*, *Oena*, *Geopelia* e *Leptotila* (Gibbs et al. 2001, Billerman et al. 2022). Ao mesmo tempo, a atenuação da P10 também é expressa em múltiplos táxons externos, como *Leptotila* e *Ptilinopus*, estando presente em um total de 54 columbídeos (Mahler & Tubaro 2001). Tais semelhanças morfológicas sugerem pressões seletivas convergentes e/ou estruturas genéticas preservadas para tais caracteres em Columbidae: (I) manchas metálicas coloridas, largas e levemente quadradas nas médias e grandes coberteiras alares, (II) painel ferrugíneo nas penas de voo (i.e., primárias externas basal a subterminalmente castanhas), e (III) atenuação da primária mais externa (P10).

Habitat e Ecologia

Em Botumirim, *Oxypelia* habita áreas estruturalmente complexas de campo rupestre, ocupando um micro-habitat altamente específico de savana arbustiva com areia branca (Lopes et al. 2024), notavelmente abundante em aglomerados da graminoide *Lagenocarpus rigidus* (Cyperaceae, “capim-arroz”), cujas sementes constituem a principal fonte de alimento da espécie (SAVE Brasil, dados não publicados), e grandes arbustos globulares dispersos, especialmente de *Humiria balsamifera* (Humiriaceae; Figura 12), cujas densas copas são usadas para poleiro, abrigo, e estrato de nidificação (Tabela 2). Tais elementos florísticos e estruturais são ainda intercalados com a presença chave de solo exposto, utilizado para forrageio, composto por areia branca e afloramentos rochosos, e pequenos córregos e poças superficiais acumuladas entre rochas.



Figura 12. Espécime de *Humiria balsamifera* localizado no habitat de *Oxypelia cyanopis*, no Parque Estadual de Botumirim. Foto: Pedro Cerqueira

A preferência de nidificação de *O. cyanopis* em arbustos de *H. balsamifera* (61% dos ninhos amostrados) em Botumirim pode estar correlacionada simplesmente à maior abundância deste arbusto na vegetação do habitat local da espécie, no entanto, não deixa de evidenciar a estrutura preferencial para nidificação de *O. cyanopis*. A distribuição restrita de *O. cyanopis* na região a áreas que apresentam concomitante

abundância de ambas *L. rigidus* e *H. balsamifera* (além de areia branca, afloramentos rochosos, e disponibilidade perene de água), somada a sua notória intensidade de associação com ambas as espécies vegetais em seu habitat natural, são indicativos de sua especialização ecológica aos elementos estruturais representados por tais espécies vegetais, fundamentais para sua dieta e reprodução. O fato de outra espécie vegetal escolhida para estrato de nidificação (sp. Y) se assimilar em altura e nível de ocultamento do ninho (respectivamente, 2,56 m e 0,4 m; Tabela 2) aos espécimes de *H. balsamifera* utilizados (~2,38 m e ~0,48 m), evidencia a preferência de *O. cyanopsis* pela respectiva estrutura vegetacional de tais arbustos, e não necessariamente com a espécie vegetal.

Adicionalmente, uma relevante alternativa estrutural para nidificação de *O. cyanopsis* em Botumirim consiste em *Pouteria subcaerulea* (~19% dos ninhos amostrados), que apesar de um interior arbustivo similarmente denso, forma aglomerados monoespecíficos mais extensos e de menor altura (~1,77 m), onde o ninho é construído mais interiorizado na vegetação (~1,53 m de nível de ocultamento). Essa espécie também é notoriamente abundante nas áreas de ocorrência de *O. cyanopsis*, possivelmente representando um componente importante de seu micro-habitat, com suas baixas e extensas moitas fornecendo bastante estrato arbustivo para os movimentos rasteiros e à menor altura de *O. cyanopsis*. Além disso, *P. subcaerulea* parece se tornar um abrigo ainda mais atrativo com suas folhas largas e projetadas para cima a revelar, com certa variação, uma face abaxial de coloração ocrácea ferrugínea (Figura 13B), semelhante à da própria plumagem de *O. cyanopsis*, potencialmente favorecendo a camuflagem da espécie em meio à folhagem.



Figura 13. (A) Touceiras de *Lagenocarpus rigidus* e (B) moitas de *Pouteria subcaerulea* no habitat natural de *Oxypelia cyanopsis*, no Parque Estadual de Botumirim. Fotos: Pedro Cerqueira

Em conjunto, os dados de nidificação (Tabela 2) apontam para a importância ecológica de arbustos densos, com em média 2,15 m de altura, dispersos pelo habitat aberto graminoso. *O. cyanopsis* se beneficia da obstrução visual e proteção física contra predadores fornecida pela estrutura fechada da vegetação, onde o ninho é construído em média a 1,3 m de altura ao solo e ~90 cm adentro do arbusto. Tal vegetação arbustiva densa compõe a complexidade estrutural única do micro-habitat de campo sujo de *O. cyanopsis*, propiciando também proteção para repouso e deslocamento, visto que a espécie possui o hábito de se manter empoleirada no interior de arbustos, e voar baixo ou caminhar discretamente para o interior dos mesmos ao se espantar, para então passar a se locomover oculta em meio à matriz arbustiva. Estudos prévios de monitoramento focal feitos por Marcelo Lisita, com um tamanho amostral de 315 observações independentes de poleiro, indicam a preferência de *O. cyanopsis* por arbustos verdes (62%) com 2 m de altura em média, onde a ave se mantém no interior do arbusto (81%) (SAVE Brasil, dados não publicados). Seu voo em locais abertos é baixo e curto, composto por batidas rápidas alternadas entre curtos e breves planeios. A larga cauda de *O. cyanopsis* se mostra importante na frenagem aérea próxima à vegetação fechada, enquanto suas asas curtas e arredondadas são apropriadas para o deslocamento no interior de tal vegetação.

É importante notar, porém, que as circunstâncias observadas em Botumirim podem representar apenas uma subamostra do total de condições e hábitos nos quais a espécie prosperou historicamente, representando o nicho realizado da população local, mas não necessariamente o nicho fundamental da espécie. *L. rigidus* (Figura 13A), o principal componente da dieta de *O. cyanopsis*, é uma espécie de graminoide abundante em áreas úmidas e arenosas de campos rupestres (Carvalho et al. 2014, Mucina et al 2018), que forma grandes aglomerados monoespecíficos (Costa et al. 2023), mas dados do GBIF mostram que apesar de também ocorrer em Cuiabá, uma das localidades históricas de *O. cyanopsis*, tal graminoide está ausente, juntamente com *H. balsamifera*, dos demais pontos de coletas históricas (GBIF 2023a, 2023b). Portanto é provável que em tais localidades o nicho realizado de *O. cyanopsis* se direcionasse com pronunciada intensidade de associação a outros elementos florísticos, ecológica e estruturalmente equivalentes a *L. rigidus*, *H. balsamifera*, e possivelmente *Pouteria subcaerulea*.

Ainda, enquanto as localidades históricas de *O. cyanopsis* encontram-se fora das principais áreas de ocorrência das formações de campos rupestres no Cerrado (Vasconcelos 2011, Alves et al. 2014), os relatos históricos dos registros documentados não mencionam a presença de areia ou afloramentos rochosos no habitat, apesar de carentes de informações ecológicas no geral (Pinto 1937, 1945, 1949, Barbour 1940). Todavia, tais relatos confirmam algumas das circunstâncias atualmente observadas, indicando um nicho fundamental para *O. cyanopsis* de um granívoro terrícola especializado em savanas arbustivas do Cerrado (i.e., campos sujos; e.g., Figura 14), vivendo em pequenos agrupamentos de territórios, compostos por alguns casais e indivíduos solitários.



Figura 14. Habitat natural de *Oxypelia cyanopsis* no Parque Estadual de Botumirim, exibindo a configuração de savana aberta (i.e., campo sujo) com areia branca, extrato herbáceo dominado por *Lagenocarpus rigidus*, intercalado a solo exposto, e grandes arbustos globulares dispersos, principalmente de *Humiria balsamifera*. Foto: Pedro Cerqueira

Portanto, algumas das funções estruturais relevantes a *O. cyanopsis* desempenhadas pelo solo arenoso e rochoso no habitat local em Botumirim, acumulando pequenas poças d'água e garantindo trechos de solo exposto livres de vegetação, propícios ao forrageio granívoro e terrícola da espécie, também poderiam ser desempenhados por outros elementos estruturais análogos nas localidades históricas, e em outros possíveis pontos de ocorrência desconhecidos da espécie. Sendo assim, o nicho fundamental de *O. cyanopsis* não necessariamente se restringe a formações de campo rupestre ou campo sujo com solo arenoso, podendo incluir outras composições de cerrados abertos e campos sujos, desde que mantendo alguma disponibilidade de água nas proximidades, áreas com solo livre de cobertura vegetal, e semelhante configuração estrutural da vegetação, adequadas à reprodução e uso de habitat da espécie.

Por fim, a população local de Botumirim se distribui em até três subpopulações (i.e., pequenos agrupamentos de territórios) de até 9 indivíduos, dispersas em uma

ampla área de aproximadamente ~1.026 ha no Parque Estadual de Botumirim. Comportamentos territorialistas que podem ser observados nesses agrupamentos incluem vocalizações repetitivas e por vezes prolongadas, solitárias e em dueto, exibições aéreas (i.e., voo de exibição com sonorização mecânica das asas, previamente descrito), perseguições aéreas, e eventualmente combate físico, incluindo vigorosos golpes laterais com a asa enquanto os indivíduos encontram-se pousados lado a lado (observação pessoal). Todavia, dinâmicas populacionais recentemente observadas (i.e., imigrações e emigrações) indicam que, embora demonstre certa fidelidade territorial, a espécie ainda seja capaz, e por vezes inclinada, a deslocamentos migratórios através da paisagem, como previamente hipotetizado (Gibbs et al. 2001).

Entre as temporadas de chuvas (outubro – março), apesar da maioria dos territórios se manterem, mesmo que com modificações, nas mesmas áreas no geral, alguns indivíduos de *O. cyanopis* ocasionalmente imigram de áreas até então desconhecidas, ou supostamente emigram para áreas desconhecidas. Tal dinâmica é constatada no eventual surgimento de novos indivíduos solitários próximos aos agrupamentos de territórios, quando se excede o saldo reprodutivo daquele agrupamento na temporada anterior, assim como no recorrente desaparecimento em conjunto de casais de seus antigos territórios, incluindo casais anilhados e/ou bastante conhecidos, como no caso dos indivíduos #9 e #10 (Apêndice 1) em 2023, e mais outros dois pares em subpopulações diferentes (SAVE Brasil, dados não publicados). Dessa forma, o tamanho populacional de *O. cyanopis* e a organização exata de suas subpopulações pela paisagem flutuam ao longo dos anos. A frequência da ausência repentina de dois indivíduos é maior do que se esperaria por predação ou outra fatalidade, e em tais casos nenhum indivíduo morto foi encontrado, sugerindo deslocamentos dispersivos.

Tais movimentos dispersivos através de uma região montanhosa e fitofisionomicamente heterogênea poderiam ser motivados por variações na disponibilidade de recursos (Gibbs et al. 2001) e/ou oportunidades reprodutivas, além de eventos climáticos, como queimadas e secas severas, destacando a importância da conectividade entre habitats para a conservação da espécie. O corpo proporcionalmente mais leve de *O. cyanopis*, juntamente com o espaço vago entre suas primárias criado pela atenuação de P10, mitigam as restrições dispersivas de suas asas pequenas e arredondadas, promovendo respectivamente uma carga e arrasto de asa menores, e, portanto, fisicamente favorecendo tais eventos de dispersão. Ao mesmo tempo, a

afinidade filogenética com as notoriamente nômades *Paraclaravis* pode indicar tendências ancestrais intrinsicamente nomádicas ou semi-nomádicas na linhagem, que teriam sido superadas ao longo da história evolutiva de *O. cyanopis* por pressões seletivas a favor do sedentarismo territorial. Por fim, tais variações populacionais sob baixas densidades, juntamente aos hábitos discretos pelo interior da vegetação arbustiva densa, podem estar associados à raridade histórica da espécie.

História Evolutiva

Nossas estimativas indicam que a linhagem *Oxypelia* / *Paraclaravis* originou-se entre o início e o meio do Mioceno, há ~15 mya (Figura 6), como um columbídeo terrícola sexualmente monocromático (Figura 10), restrito a habitats abertos (Figura 9), com a P10 atenuada (Figura 8), manchas metálicas nas coberteiras das asas, bico totalmente preto, coberteiras supra-caudais ferrugíneas, e possivelmente fronte e face também. Considerando as respectivas extensões de ocorrência das espécies extantes, e visto que especiação por vicariância ou dispersão se caracterizam por padrões biogeográficos discretos relativos à distribuição das linhagens ancestrais e descendentes (Stigall 2013), o táxon ancestral de *Oxypelia* e *Paraclaravis* possivelmente se distribuía entre o centro da Bolívia, o centro e sudeste do Brasil, e o Paraguai, quando, entre o meio e o final do Mioceno (~8,4 – 12,2 mya), se dividiu em duas linhagens: *Oxypelia* permaneceu sexualmente monocromática e restrita a habitats abertos, associando-se a savanas abertas dominadas por gramíneas e recorrendo a seu suprimento de sementes de graminoides, enquanto a linhagem de *Paraclaravis* colonizou habitats florestais montanos úmidos, adaptando seu nicho para explorar sementes de bambu e desenvolvendo plumagem azul nos machos. Sequencialmente, há ~5,7 mya, *Paraclaravis* se diversificou em suas duas espécies atuais.

Apesar de *O. cyanopis* representar uma linhagem monotípica antiga (~10 mya), sua notória divergência ecomorfológica com *Paraclaravis* a partir do Mioceno superior representa um processo de especiação ligeiramente mais recente em relação à radiação dos gêneros atuais de Claravinae (Figura 6), e demais Columbiformes no geral, cuja principal diversificação se deu entre o período Paleógeno e o meio do Mioceno (Pereira et al. 2007, Soares et al. 2016). Para elucidar o processo de especiação, é importante investigar as causas do isolamento reprodutivo, considerando múltiplos fatores externos e suas interações, como clima, eventos tectônicos, processos ecossistêmicos, e

estabilidade e disponibilidade relativas de nicho, além das respectivas distribuições das espécies analisadas, e seus caracteres de nicho compartilhados (Stigall 2013).

A maioria dos eventos que levaram à cladogênese dos gêneros extantes de Columbiformes foram influenciados por mudanças significativas na geografia física da Terra, como a formação de grandes cadeias de montanhas, a alteração de bacias hidrográficas, flutuações no nível do mar, e mudanças climáticas (Pereira et al. 2007). Condizentemente, três relevantes processos geológicos e ecossistêmicos atribuídos à diversificação da biota da América do Sul (Rull 2011, Prado et al. 2012) estavam ocorrendo simultaneamente com a divergência de *Oxypelia* e *Paraclaravis* no final do Mioceno, há cerca de 10 mya: (I) um significativo soerguimento dos Andes centrais (Gregory-Wodzicki 2000, Garzione et al. 2008, Whipple & Gasparini 2014); (II) o isolamento entre os Andes e o escudo brasileiro devido a introgressões marinhas (Räsänen et al. 1995, Uba et al. 2009); e (III) a origem dos habitats savânicos dominados por gramíneas e regulados pelo fogo do Cerrado (Simon et al. 2009, Simon & Pennington 2012).

A orogenia andina representa um evento importante na história evolutiva de Claravinae (Sweet & Johnson 2015). Os Andes centrais estavam passando por um período de rápido soerguimentos há ~10 mya (Garzione et al. 2008, Whipple & Gasparini 2014), e as subseqüentes mudanças climáticas e ecológicas, incluindo a criação de novos habitats montanos (Gregory-Wodzicki 2000, Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006, Insel et al. 2010, Rull 2011), provavelmente levaram a profundos impactos na diversificação da ornitofauna sul-americana (Fjeldså et al. 1994, Sweet & Johnson 2015). Ao mesmo tempo que o soerguimento andino incitou um crescente processo de aridificação para a América do Sul, favorecendo ecossistemas abertos e secos, como as formações incipientes do Cerrado (Palazzesi & Barreda 2012, Fiaschi et al. 2016), também foram propiciadas mais precipitação e umidade nas encostas orientais dos Andes na Bolívia e Argentina (Gregory-Wodzicki 2000, Insel et al. 2010, Poulsen et al. 2010).

Tais condições possibilitaram a presença de solos biologicamente produtivos com florestas montanas úmidas na encosta andina oriental boliviana, do meio para o final do Mioceno (Ortiz-Jaureguizar & Cladera 2006, Mulch et al. 2010), o que corresponde ao extremo sul da ocorrência de *P. mondetoura*, e ao período de especiação

entre *Oxypelia* e *Paraclaravis*. Ao mesmo tempo, a Serra do Mar, que representa uma importante área de ocorrência para *P. geoffroyi* (Lees et al. 2021), já era montanhosa e coberta por florestas durante o meio do Mioceno (Almeida & Carneiro 1998, Burnham & Johnson 2004). Portanto, essas antigas florestas montanas representam potenciais centro de origem para o ancestral de *Paraclaravis*, onde a divergência inicial à *Oxypelia* e a colonização de habitats florestais podem ter ocorrido há ~10 mya (Figura 6, Figura 9A). Dessa forma, o soerguimento central andino pode ter influenciado a especiação de *Oxypelia* e *Paraclaravis* por meio da criação de novos nichos disponíveis em seus respectivos habitats atuais, possibilitando a evolução ecologicamente divergente desses táxons, enquanto simultaneamente criou habitats montanos abertos propícios à subsequente radiação de *Metriopelia* (~9 mya).

Ao mesmo tempo, diferentes pulsos de transgressões marinhas ocorreram na América do Sul durante o Mioceno (Uba et al. 2009), com evidências de uma transgressão mais recente do Mar Paranaense, proveniente da foz da bacia do Rio Paraná (entre o leste da Argentina e o sul do Uruguai), de 10 a 5 mya (Räsänen et al. 1995, Hernández et al. 2005). Devido concomitantemente ao último máximo global do nível do mar na idade Serravaliana, e à subsidência flexural resultante do soerguimento andino central (Räsänen et al. 1995, Lundberg et al. 1998), por volta de 10 mya, tanto as transgressões marinhas Caribenha/Amazônica quanto Paranaense alcançaram o centro da América do Sul, possivelmente se conectando em um canal interior de norte a sul que isolou o escudo brasileiro dos Andes e suas encostas orientais (Räsänen et al. 1995, Webb 1995, Hernández et al. 2005, Uba et al. 2009). Tal processo pode ter desempenhado um papel importante na diversificação de *Oxypelia* e *Paraclaravis* por meio do isolamento geográfico de ambas as linhagens, uma vez que transgressões marinhas têm sido atribuídas a promover especiação por vicariância em clados de aves sul-americanas (e.g., papagaios *Gypopsitta* e arapaçus *Xyphorhynchus*; Aleixo 2004, Ribas et al. 2005), e possivelmente outros grupos de vertebrados terrestres de habitats abertos (i.e., lagartos *Tupinambis*; Colli et al. 2005).

Por fim, os processos globais de resfriamento e aridificação que se seguiram ao “ótimo climático” quente e úmido do meio do Mioceno (17 – 15 mya) (Zachos et al. 2001), possivelmente intensificados na América do Sul pelo soerguimento central andino e suas subseqüentes alterações na circulação dos ventos, à exemplo da obstrução dos contra-alísios (Blisniuk et al. 2006, Strecker et al. 2007), favoreceram ecossistemas

mais abertos e secos pelo continente, como o Cerrado (Palazzesi & Barreda 2012, Fiaschi et al. 2016, Lima et al. 2021). Os períodos e fatores envolvidos no surgimento das savanas tropicais permanecem sendo debatidos (Antonelli et al. 2018b), com teorias que buscam explicar a origem do Cerrado se baseando principalmente na influência de três fatores centrais em seus ecossistemas: clima, fogo e solo (Pinheiro & Monteiro 2010). Apesar de hipóteses anteriores sugerirem uma origem do bioma no Cretáceo (Ratter et al. 1997), demais estudos apontam para uma formação mais recente, com modelos indicando condições ambientais e climáticas propícias ao Cerrado desde o meio do Mioceno (Azevedo et al. 2020).

Dessa forma, as origens da diversidade do Cerrado são largamente atribuídas (e.g., Perret et al. 2013, Santos et al. 2017, Lima et al. 2021) à ascensão e domínio global de gramíneas C4 inflamáveis, e à adaptação à ação do fogo nas áreas abertas, a partir do final do Mioceno, há 10 mya (Simon et al. 2009, Simon & Pennington 2012). Esse período corresponde à diversificação inicial de diversas linhagens de plantas adaptadas ao fogo do Cerrado (Pennington et al. 2006, Simon et al. 2009, Simon & Pennington 2012, Lima et al. 2021), ao mesmo tempo em que coincide com o tempo estimado de divergência de *Oxypelia* e *Paraclaravis*. Tal cenário ecológico sugere que as origens e evolução de *Oxypelia* possivelmente estiveram associadas, ou ao menos ocorreram paralelas, ao desenvolvimento dos ecossistemas incipientes do Cerrado, onde a linhagem prosperou em uma savana cada vez mais aberta, dominada por gramíneas, e regulada pelo fogo, como é característico ao bioma. Além disso, as cada vez mais dominantes formações abertas do Cerrado no Brasil central podem eventualmente ter favorecido a similar especialização de *Uropelia* aos habitats abertos do bioma (Gibbs et al. 2001, Billerman et al. 2022; Figura 9), e a futura radiação evolutiva de *Columbina* como generalistas de habitat aberto (~7,6 mya, Figura 9). No entanto, a relevância dos processos paleogeográficos discutidos na história evolutiva de *Oxypelia* e *Claravinae* deve ser vista com cautela, considerando-se que outras estimativas de tempos de divergência poderiam ser obtidas com diferentes taxas de substituição mitocondrial, como aquela proposta por Arcones et al. (2021), através da qual a especiação de *Oxypelia* seria recuperada como mais antiga.

Populações se adaptando a habitats ecologicamente distintos e espacialmente variáveis podem estar sujeitas a seleção disruptiva e especiação parapátrica (Martin & Pfennig 2009, Feder et al. 2017, Trujillo-Arias et al. 2018). Portanto, enquanto algumas

populações do ancestral em comum de *Oxypelia* / *Paraclaravis* se adaptavam à vegetação savânica dominada por gramíneas e regulada por fogo progressivamente dominante a partir de 10 mya, eventualmente culminando em ambas as evoluções de *Oxypelia* e do bioma Cerrado, outras populações desse táxon começaram a explorar habitats florestais montanos ricos em bambu, eventualmente se especiando em *Paraclaravis*. É presumível que essa especiação tenha ocorrido ou alopatricamente por vicariância, com o ancestral de *Paraclaravis* isolado nas encostas orientais dos Andes centrais devido à transgressão marinha Paranaense do final do Mioceno, ou parapatricamente, através de seleção disruptiva, com o ancestral de *Paraclaravis* divergindo ecologicamente de *Oxypelia* possivelmente em regiões montanhosas florestais do sul e sudeste do Brasil, que permaneceram conectadas ao escudo central brasileiro durante a mencionada transgressão marinha (Hernández et al. 2005).

Ainda, o recuo da transgressão Paranaense há cerca de 5 mya (Hernández et al. 2005) precede apenas ligeiramente a diversificação interna de *Paraclaravis* (5,7 mya). Tal correspondência temporal, juntamente com a correspondência espacial das distribuições geográficas de *P. mondetoura* e *P. geoffroyi*, atualmente posicionadas em lados opostos de onde a transgressão Paranaense se encontraria, sugere que tal recuo possa ter influenciado a diversificação do gênero ao possibilitar a recorrente conexão de partes dos respectivos habitats atuais de suas duas espécies, as florestas montanas úmidas dos Andes centrais (i.e., Yungas) e a Mata Atlântica. A troca biótica entre esses dois biomas através da zona de transição Cerrado-Chaco promoveu a diversidade de diversas linhagens de aves restritas a ambos, especialmente espécies montanas ou semi-montanas (Trujillo-Arias et al. 2018, Cabanne et al. 2019), como *Paraclaravis*.

Nossas análises de reconstrução ancestral revelaram transições de habitats abertos para florestas tanto nas linhagens de *Claravis* quanto de *Paraclaravis* (Figura 9A), o que é raro em evolução neotropical (Antonelli et al. 2018a). Eventos de colonização em espécies ecologicamente especializadas podem resultar de mudanças súbitas no ambiente realizado, novas ocupações de nichos potenciais, ou transformações reais do nicho fundamental (Devictor et al. 2010). Ao mesmo tempo que a especialização “por si só” pode estar sujeita à seleção e herança evolutiva através de uma linhagem como um caráter próprio, possivelmente resultando em divergentes nichos especializados (Futuyma & Moreno 1988), como observado em *Oxypelia* / *Paraclaravis* (Figura 9), a especialização ecológica induz a fenótipos extremos de uso

de recursos e/ou habitats, potencialmente mais bem adaptados a nichos alternativos do que fenótipos intermediários, favorecendo assim pressões seletivas ecologicamente disruptivas (Martin & Pfennig 2009) e uma maior diversificação em clados especialistas (Stigall 2013). Portanto, considerando que frutificações em massa de bambu constituem recursos de sementes abundantes e nutritivos para granívoros (Cockle & Areta 2013), o caráter ancestral especialista de *Oxypelia* / *Paraclaravis* (Figura 9B), e as respectivas pressões seletivas de diferentes recursos associados ao habitat podem ter mediado a colonização florestal de *Paraclaravis*.

Durante períodos de instabilidade climática e mudança ambiental, uma provisão abundante, mesmo que inconstante, de sementes de bambu produzidas em massa poderia representar uma convidativa oportunidade de nicho florestal para o ancestral granívoro de nicho restrito e habitats abertos de *Paraclaravis* (Figura 9). Além disso, tal transição de nicho é facilitada na América do Sul devido ao seu complexo mosaico de paisagens abertas intercaladas a formações florestais contíguas (Silva & Bates 2002), e sua notória diversidade de bambus (Ahmad et al. 2021), abrigando 400 espécies lenhosas em conjunto com a América Central (29% do total global; Areta et al. 2009, Cockle & Areta 2013). Tal diversidade poderia fornecer uma oferta de alimento mais consistente para táxons em especiação incipiente através da frutificação assíncrona de diferentes espécies, favorecendo a pressão seletiva pela especialização em sementes de bambu (Areta et al. 2009, Cockle & Areta 2013). No entanto, uma vez que a maioria das sementes de bambu é produzida em amplos, porém breves, pulsos de frutificação em massa, especialistas em sementes de bambu enfrentam variações extremas na disponibilidade de recursos alimentares, e devem se adaptar a percorrer grandes distâncias em busca de bambus em frutificação (Areta et al. 2009, Cockle & Areta 2013).

A colonização de novos habitats, e mudanças na distribuição e abundância espacial e/ou temporal de recursos podem induzir à variabilidade evolutiva de dicromatismo sexual e de capacidade de dispersão em linhagens de aves (Badyaev & Hill 2003, Sheard et al. 2020). A evolução de dicromatismo sexual e asas mais projetadas podem ser esperadas após o desenvolvimento de hábitos migratórios em um táxon, visto que monocromatismo sexual e asas mais arredondadas estão relacionados à territorialidade e residência constante através do ano (Fitzpatrick 1994, Badyaev & Hill 2003, Sheard et al. 2020), enquanto maior dicromatismo está associado a um período

mais curto para seleção de parceiros (Hamilton 1961, Badyaev & Hill 2003), e valores mais altos de HWI no geral indicam estilos de vida mais dispersivos (Sheard et al. 2020). Além disso, a territorialidade favorece cores elaboradas em ambos os sexos, usadas como sinais agonísticos na competição por territórios (Dale et al. 2015, Delhey et al. 2023).

Caracteres sexualmente selecionados e indicadores de *fitness*, como tamanho corporal, cor de plumagem, e sonorizações, estão geneticamente ligados a loci que mediam a isolação pré-cópula, e, portanto, suas constatadas divergências em *Oxypelia* / *Paraclaravis* representam um importante mecanismo evolutivo fomentador de especiação (Merrill et al. 2012, Cooney et al. 2019). Cores ferrugíneas ou castanhas são mais comuns em espécies menores e de estratos mais baixos, onde o ambiente de fundo é primariamente marrom (e.g., serrapilheira, solo, troncos), enquanto azul é mais comum em espécies maiores, de habitats fechados, e em machos de espécies dicromáticas (Dale et al. 2015, Delhey et al. 2023). Ainda, habitats fechados favorecem um aumento no tamanho de uma pequena quantidade de trechos de plumagem altamente reflexivos (Marchetti 1993), como observado nas manchas das médias e grandes coberteiras alares de *Paraclaravis*, proporcionalmente maiores do que em *Oxypelia*. Por fim, a evolução de semelhante dicromatismo sexual em *Claravis* e *Paraclaravis* (Figura 10), com plumagem azul nos machos, sugere uma conformação genética preservada para o traço em Claravinae e/ou uma forte pressão seletiva para tal (Sweet et al. 2017), provavelmente relacionada com a convergente colonização florestal em ambos os táxons (Figura 9A).



Figura 15. Indivíduos de *Oxypelia cyanopsis* abrigados no interior arbustivo de *Humiria balsamifera* em seu habitat natural, no Parque Estadual de Botumirim: (A) exibindo plumagem ferrugínea e ocrácea relativamente críptica, e (B) destacados olhos e manchas metálicas azuis na asa. Fotos: Pedro Cerqueira

Portanto, embora filogeneticamente próximas, as linhagens de *Oxypelia* e *Paraclaravis* divergiram notoriamente uma da outra morfológica e ecologicamente, evoluindo tamanhos e massas corporais, formatos de asa (Figura 7), e estratégias de vida relativamente opostos. Pode-se inferir que a abundante disponibilidade sazonal de sementes graminoides nos habitats abertos do Cerrado possibilitou a evolução e/ou a manutenção de *Oxypelia* em um estilo de vida mais sedentário e territorial, com capacidade de dispersão reduzida e monocromatismo sexual. Sua plumagem predominantemente ferrugínea e ocrácea é propícia a se mesclar visualmente entre os estratos inferiores da vegetação de seu habitat aberto (Figura 15A), enquanto suas asas pequenas e notavelmente arredondadas (Figura 7 e Figura 8) são adequadas para voos curtos e ágeis dentre a densa vegetação arbustiva (Figura 15B), favorecendo o desvio de obstáculos e a evasão de predadores, ao mesmo tempo que sua proporcionalmente leve massa corporal e atenuação da P10 ajudam a reduzir eventuais restrições dispersivas de tais curtas asas. Além disso, seus olhos e manchas metálicas destacadamente azuis (Figura 15B), juntamente com suas sonorizações alares únicas, possivelmente atuam como importante indicadores de *fitness* individual e/ou sinais agonísticos, essenciais à sua territorialidade monogâmica.

Enquanto isso, *Paraclaravis* se adaptou ao recurso imprevisivelmente disponível, mas altamente abundante e nutritivo de sementes de bambus florestais através de um estilo de vida nômade, com asas mais projetadas de alta capacidade de dispersão, dicromatismo sexual, e sem fidelidade territorial. *P. mondetoura* é localmente incomum em manchas isoladas do sul do México até a encosta oriental dos Andes centrais na Bolívia (Sangster et al. 2018, Blomberg et al. 2020) (Figura 16). *P. geoffroyi* é endêmica à Mata Atlântica, extremamente rara, e criticamente ameaçada de extinção, ocorrendo no sul e sudeste do Brasil, leste do Paraguai e na região de Misiones, Argentina (Sangster et al. 2018, Lees et al. 2021). Esta espécie, no entanto, é considerada possivelmente extinta, com os últimos registros documentados e indubitavelmente selvagens sendo feitos em 1985 (Sweet & Johnson 2015, Lees et al. 2021), enquanto a Mata Atlântica representa um bioma brasileiro historicamente devastado, com cerca de apenas 11,7% de sua cobertura original restante (Ribeiro et al. 2009, Joly et al. 2014).



Figura 16. Distribuição da linhagem *Oxytelia* / *Paraclaravis*. As localidades dos espécimes históricos de *Oxytelia cyanopsis* são, de norte a sul: Cuiabá, Cachoeira Alta e Itapura. O status de conservação das espécies estão inclusos, e as distribuições geográficas de *Paraclaravis* foram obtidas de BirdLife International e do *Handbook of the Birds of the World* (2013, 2018). ¹

Extensão histórica de ocorrência documentada; ² *P. geoffroyi* é considerada possivelmente extinta (Sweet & Johnson 2015, Niese et al. 2020, Lees et al. 2021)

Portanto, apesar de suas disparidades ecológicas, a nova linhagem monofilética aqui descrita (*Oxypelia* [*P. mondetoura* / *P. geoffroyi*]) (Figura 5, Figura 16) é completamente definida por granívoros terrícolas especialistas de habitat que majoritariamente ocupam o interior denso dos estratos médios da vegetação, com formação perene ou temporária de agrupamentos reprodutivos, mediada pela disponibilidade de um recurso de sementes distribuído em aglomerados abundantes, espacialmente dispersos, e intermitentemente disponíveis (apesar de em intervalos temporais drasticamente distintos), ao mesmo tempo que exibindo algum grau de potencial dispersivo e flutuações populacionais. Além disso, tal clado é, no geral, destacado pelo endemismo, extrema raridade, e status de conservação crítico de seus táxons.

Implicações para a Conservação

A proximidade filogenética revelada entre *Oxypelia* e *Paraclaravis* possibilita a constatação de paralelos ecológicos entre os táxons, potencialmente úteis para a compreensão da história de vida de *O. cyanopis* e, portanto, relevantes para sua conservação. Greeney et al. (2007) observou que a formação de colônias reprodutivas de *P. mondetoura* ao redor de um único sistema de drenagem com ~10 ha, apesar de uma disponibilidade regional mais ampla de bambu em frutificação, sugere que bambu com sementes não é o único fator determinante na reprodução e seleção de habitat de *P. mondetoura*. Conclusões semelhantes poderiam ser inferidas das circunstâncias parecidas observadas na população local de *O. cyanopis*, distribuída em pequenos grupos associados ao sistema de drenagem do Rio do Peixe, em proximidade a pequenos córregos e nascentes, apesar de uma disponibilidade mais ampla de *L. rigidus* na região. Parece provável que, dentre outros fatores, a disponibilidade hídrica desempenhe um papel crucial na ecologia de ambos os táxons.

Adicionalmente, considerando os típicos cantos repetitivos de *Paraclaravis* e *Oxypelia*, por vezes sobrepostos por múltiplos indivíduos durante a formação de agrupamentos reprodutivos (Greeney et al. 2007, observação pessoal), é possível que *O. cyanopis* esteja sujeita a um efeito Allee, semelhantemente a *P. geoffroyi* (Lees et al. 2021), onde populações em declínio apresentam uma reduzida eficiência de forrageio

devido à falta de sinais de presença e ocupação de coespecíficos (Stephens & Sutherland 1999, Lees et al. 2021), em uma dinâmica de *fitness* favorecido por densidade populacional. Por fim, a notória restrição de nicho de ambas as *Paraclaravis* destaca a tendência ancestral de *Oxypelia* à especialização ecológica, constatada em sua intensidade de associação com certos elementos florístico-estruturais do habitat e seu padrão restrito de distribuição geográfica local, salientando, portanto, a sensibilidade de *O. cyanopis* a alterações ambientais.

Historicamente, já foi considerado que *O. cyanopis* esteve possivelmente sujeita a um processo natural de extinção (Pinto 1937, 1949). A notável raridade histórica da espécie (Collar et al. 1992, Baptista et al. 2020), apesar da persistência de extenso habitat potencial preservado até a década de 1950 (Cavalcanti 1999, BirdLife International 2019), e dos numerosos esforços de busca que tentaram sem sucesso encontrá-la (Pinto 1937, 1945, 1949, Barbour 1940, Peters 1940), indicam que *O. cyanopis* já sobrevivia em populações bastante reduzidas, possivelmente tendo passado por um declínio populacional em algum ponto prévio de sua longa história evolutiva. Ao mesmo tempo, a grande distância entre os pontos de coleta histórica, compondo uma relativamente ampla extensão de ocorrência histórica documentada (Figura 16), sugere que a espécie ou desenvolveu uma distribuição fragmentada através de grandes dispersões, ou ocupou previamente uma ampla área através do Centro-Oeste do Brasil (Araújo et al. 2023), tendo sofrido eventualmente uma redução e/ou fragmentação em sua distribuição.

A extensão de ocorrência histórica de *O. cyanopis* (Figura 16) está contida em partes aos limites do Planalto Central Brasileiro. O principal processo de soerguimento do Planalto Central se deu entre ~7 – 5 mya (Saadi et al. 2005, Del’Arco & Bezerra 1989), posteriormente à origem evolutiva de *Oxypelia*. Embora essa formação geográfica tenha representado uma importante região climaticamente estável para a sobrevivência de táxons paleoendêmicos ao Cerrado, como *O. cyanopis* (Ab’Saber 1983, Silva 1997, Werneck et al. 2012), uma plausível causa para o especulado declínio populacional natural da espécie se encontraria nas flutuações climáticas do Quaternário, que promoveram mudanças de distribuição e possivelmente favoreceram extinções (Wesselingh et al. 2010, Rull 2011). Tais flutuações foram fomentadas por mais de 16 períodos globais de glaciação, durante 1,6 milhões de anos através do Pleistoceno, ocasionando ciclos dinâmicos de expansões e retrações alternadas entre ecossistemas

abertos e florestais do Cerrado (Webb 1978, Behling 1998, Salgado-Labouriau 2005). O restrito nicho fundamental Grinnelliano de *O. cyanopis* pode tê-la tornado particularmente vulnerável a essas variações climáticas e ambientais. No entanto, embora possa ter precedido a interferência humana moderna, o declínio de *Oxypelia* foi indiscutivelmente intensificado pelos impactos antropogênicos em larga escala no Cerrado durante as últimas décadas (Collar et al. 1992, BirdLife International 2019).

O Cerrado representa a maior e mais biodiversa savana do mundo (Silva & Bates 2002), sendo considerado um *hotspot* global de biodiversidade devido à sua grande quantidade de endemismos e seu elevado nível de ameaças (Myers et al. 2000). O bioma enfrenta um grande colapso de biodiversidade (Colli et al. 2020), e seus habitats e aves campestres possuem alta prioridade para conservação (Stotz et al. 1996, Cavalcanti 1999, Tubelis & Cavalcanti 2001, Braz et al. 2023), visto que seus campos nativos e formações abertas representam os principais alvos para o avanço do agronegócio (Bonanomi et al. 2019, Braz et al. 2023). Dentre os demais biomas brasileiros, a avifauna do Cerrado é a segunda maior em número de espécies ameaçadas e espécies endêmicas ameaçadas, depois da Mata Atlântica (Marini & Garcia 2005). Aves de distribuição restrita e endêmicas ao Cerrado, como *O. cyanopis*, estão em crescente risco de extinção devido à conversão e fragmentação de habitat em larga escala, e aos efeitos das mudanças climáticas antropogênicas no bioma (Marini et al. 2009a, Marini et al. 2009b Şekercioğlu et al. 2012, Borges et al. 2019, Colli et al. 2020). As projeções climáticas até o fim do século no Cerrado apontam para um aumento de temperatura de 5 a 5,5 °C, e um déficit do regime de precipitação de 35 a 45%, acompanhados de acentuação nas variações sazonais e incêndios mais rigorosos (PBMC 2013, Colli et al. 2020).

Ecossistemas não florestais tendem a ser negligenciados pelas políticas de conservação brasileiras (Fenker et al. 2020), e embora ~50% da cobertura original do Cerrado já tenha sido convertida, principalmente em pastagens extensivas para gado, e grandes monoculturas de soja e outras *commodities*, apenas cerca de 8,3% dele é legalmente protegido (Françoso et al. 2015, Vieira et al. 2022), com estimativas apontando que ~31 a 34% da vegetação nativa remanescente do bioma possa ser perdida até 2050 (Soares-Filho et al. 2014, Strassburg et al. 2017, Vieira et al. 2018). O desmatamento na Amazônia atrai certa atenção e debate internacional, mas enquanto a Amazônia possui cerca de 46% de sua área sob proteção legal (Soares-Filho et al. 2014,

Strassburg et al. 2017), e embora o Cerrado tenha sido sujeito a taxas de desmatamento 2,5 vezes mais altas do que a Amazônia entre 2002 e 2011 (Strassburg et al. 2017), chegando a 1 milhão de hectares perdidos em 2023 apenas, comparados a 750.000 da Amazônia (Machado et al. 2024), a perda de habitat em larga escala do Cerrado falhou em atrair tanta atenção (Colli et al. 2020). Na verdade, as pressões nacionais e internacionais para conter o desmatamento na Amazônia, incluindo a Moratória da Soja, podem resultar, alternativamente, em pressões adicionais ao Cerrado (Cavalcanti 1999, Strassburg et al. 2017). Por fim, dada sua endemidade e vínculos evolutivos antigos com o bioma, juntamente com seu caráter histórico e qualidades arbitrariamente estéticas, *O. cyanopsis* poderia representar uma valiosa espécie bandeira para a conservação do Cerrado.

A extrema raridade de *O. cyanopsis* mantém sua verdadeira área de ocorrência histórica em grande parte incerta, porém a recente redescoberta em 2015 reforça a possibilidade da persistência da espécie em outras áreas do bioma ainda desconhecidas. Portanto, é possível que alguns poucos e reduzidos grupos ainda persistam em certos remanescentes de Cerrado, principalmente em áreas pouco amostradas da extensão histórica de ocorrência da espécie (Figura 16; Marques et al. 2018), provavelmente não somando mais do que 250 indivíduos (BirdLife International 2019), ou até menos (i.e., <50; Marques et al. 2018). Botumirim se encontra a cerca de 866 km da localidade de coleta mais próxima (Cachoeira Alta), representando uma expansão significativa para a extensão de ocorrência histórica documentada da espécie, que cobre aproximadamente 350.427 km² no centro sul do Cerrado (Figura 16). No entanto, como apenas 2,1% dessa área está sob proteção legal (Borges et al. 2019), ao mesmo tempo que corresponde à região mais degradada do bioma (i.e., o sul do Cerrado; Sano et al. 2010, Beuchle et al. 2015), tal persistência se mostra mais improvável.

Considerando que novos indivíduos ocasionalmente se juntaram aos agrupamentos territoriais conhecidos em Botumirim, é presumível que ainda existam indivíduos vagantes e/ou subpopulações vizinhas desconhecidas na área do Parque Estadual de Botumirim. As principais ameaças na região incluem gramíneas invasoras (e.g., *Melinis minutiflora* e *Brachiaria* sp.), queimadas criminosas, e a conversão de grandes áreas de vegetação nativa em plantações de eucalipto, pecuária extensiva, e mineração (BirdLife International 2019). A substituição da cobertura nativa e aberta do Cerrado por plantações de eucalipto, notoriamente abundantes ao redor do Parque

Estadual de Botumirim e região, pode reduzir as taxas de recarga hídrica dos lençóis freáticos (Oliveira et al. 2017), impactando a disponibilidade de água a longo prazo no habitat local da espécie.

Apesar da ecologia e história evolutiva de *O. cyanopsis* estarem relacionadas à ação natural do fogo no Cerrado, grandes incêndios e queimadas criminosas representam uma das principais ameaças à espécie (BirdLife International, 2019). Incêndios florestais estão cada vez mais intensificados por atividades humanas e mudanças climáticas (Colli et al. 2020, Li et al. 2021), e têm repetidamente queimado áreas ocupadas por *O. cyanopsis* em Botumirim, forçando indivíduos a se relocarem, por vezes para locais desconhecidos. Um incêndio recente e possivelmente mal-intencionado, por exemplo, queimou parte da área de vida da subpopulação chave da Reserva Natural Rolinha-do-Planalto, onde o turismo para a observação da espécie é realizado, em dezembro de 2023, com moradores, autoridades locais, e SAVE Brasil tomando iniciativa para contê-lo.

Adicionalmente, a falta de diversidade genética mitocondrial entre os dois indivíduos amostrados, embora não surpreendente, não deixa de ser preocupante. Populações drasticamente pequenas, espécies de baixa vagilidade, e táxons altamente especializados apresentam capacidade adaptativa ou de recuperação populacional reduzida, devido respectivamente a sua baixa variabilidade genética (Blomqvist et al. 2010, Godwin et al. 2020), limitada capacidade de dispersão (Borges et al. 2019, Sheard et al. 2020), e restrita amplitude de nicho (Clavel et al. 2011, Stigall 2013). Os efeitos sinérgicos dessas vulnerabilidades intrínsecas são especialmente significativos para a conservação de *O. cyanopsis*. Portanto, mesmo que a extremamente reduzida população atualmente conhecida esteja totalmente inserida no Parque Estadual de Botumirim, a espécie permanece suscetível a fatores demográficos e estocásticos, como flutuações populacionais, endogamia, deriva genética, e eventos catastróficos (Blomqvist et al. 2010, Godwin et al. 2020), como grandes incêndios, além de variações ambientais naturais e antropogênicas, como mudanças climáticas, e perda e degradação de habitat (Poisot et al. 2012, Borges et al. 2019, Laikre et al. 2020, Sheard et al. 2020).

Tendências em abundância de táxons especialistas são interpretadas como indicadores de desenvolvimento não sustentável em escalas nacionais e internacionais (Gregory et al. 2005), visto que clados especializados tendem a ser substituídos por

generalistas em consequência da degradação do habitat (Devictor et al. 2008). O declínio mundial de especialistas, portanto, representa um processo global de homogeneização funcional da biodiversidade, deteriorando o funcionamento, a produtividade, e os serviços ecossistêmicos (Devictor et al. 2010, Clavel et al. 2011). Programas de conservação voltados à proteção de alguns poucos indivíduos de uma espécie ameaçada geralmente estão relacionados à especialização Grinnelliana, devendo, portanto, focar no que os indivíduos precisam para sobreviver e prosperar, particularmente através do manejo do nicho potencial disponível em uma escala local e de curto prazo, visando expandir a extensão do nicho realizado para a espécie (Devictor et al. 2010)

Portanto, uma vez que a população *ex-situ* esteja suficientemente bem estabelecida e se expandindo, se disponibilizará a possibilidade de manejo da introdução de alguns indivíduos, de preferência em casais já pareados, em áreas que representem o nicho realizado da espécie (i.e., adjuntas a agrupamentos de territórios), ou o nicho potencial (i.e., áreas com ausência da espécie, mas correspondentes a seu nicho realizado). Uma eventual introdução de *O. cyanopis* em áreas de nicho potencial no Parque Estadual de Botumirim, especialmente em locais não muito distantes daqueles já ocupadas pela espécie, poderia fomentar maior fluxo gênico entre os agrupamentos territoriais remanescentes, e contribuir ao sucesso reprodutivo de *O. cyanopis* como um todo. Em tal iniciativa, a introdução de ao menos dois casais em conjunto seria favorável para o estabelecimento de uma nova subpopulação minimamente funcional, possibilitando o futuro pareamento entre seus eventuais filhotes, e o uso moderado e estratégico de *playback* durante um momento inicial de adaptação, pouco após a introdução dos indivíduos, se mostra como uma alternativa de manejo potencialmente benéfica à colonização efetiva, ao indicar adequabilidade do habitat pela suposta presença de coespecíficos.

Por fim, dentre as ações relevantes para a conservação de *O. cyanopis*, destaca-se a expansão de áreas protegidas do Cerrado e a restauração de habitats degradados em todo o bioma, incluindo áreas privadas, e em uma escala local e regional em Botumirim, com prioridade a formações campestres e savânicas abertas, e áreas com nascentes e de relevante recarga hídrica, além da manutenção da conectividade entre remanescentes de Cerrado. Dentre recomendações para a conservação da espécie, inclui-se ainda o fortalecimento das infraestruturas e recursos humanos regionais para o manejo e

combate ao fogo em Botumirim, e a busca por novas populações em áreas de campo cujo ecológica e/ou estruturalmente similares às ocupadas pela população conhecida, especialmente dentro da extensão histórica de ocorrência documentada da espécie (Figura 16). Importantes lacunas de conhecimento acerca de *O. cyanopis* persistem, incluindo sua biologia reprodutiva, dinâmica populacional, e movimentos dispersivos, com futuros estudos sobre os temas se mostrando particularmente relevantes para a preservação da espécie.

6. CONCLUSÃO

Neste trabalho, foi possível obter informações relevantes para o debate taxonômico histórico em torno de *O. cyanopis*, atendendo às lacunas Darwiniana (Diniz-Filho et al. 2013) e Raunkiaeriana (Hortal et al. 2015), que representam respectivamente a falta de conhecimento sobre a evolução das espécies e de seus caracteres funcionais. Revelamos que a rolinha-do-planalto corresponde a uma linhagem antiga e filogeneticamente única, distante filogeneticamente de *Columbina*, correspondendo mais adequadamente a um gênero monotípico, cuja história evolutiva está possivelmente associada à história evolutiva do bioma Cerrado. Além disso, também demonstramos que *O. cyanopis* representa, junto com *Paraclaravis*, uma linhagem não descrita anteriormente, embora parcialmente especulada, de columbídeos neotropicais ecologicamente especializados, de extrema raridade e preocupante estado de conservação. Dois de seus três táxons (i.e., *O. cyanopis* e *P. geoffroyi*) são criticamente ameaçados de extinção (BirdLife International 2018, 2019, MMAMC 2022), endêmicos a dois biomas brasileiros amplamente devastados (i.e., Cerrado e Mata Atlântica), e passaram décadas sem registros documentados, sendo anteriormente ou atualmente considerados possivelmente extintos (Sweet & Johnson 2015, Lees et al. 2021, MMAMC 2022).

A linhagem *Oxypelia* / *Paraclaravis* possivelmente representa o clado de Columbiformes mais raro e especializado das Américas, e uma das linhagens de Columbiformes mais ameaçadas do mundo. Além disso, enquanto a maioria dos Columbiformes ameaçados corresponde a endêmicos insulares (70%) e habitantes florestais (95%), *O. cyanopis* representa a única espécie de Columbiformes tropical e continental ocupante de habitats abertos ameaçada do mundo (Walker 2007, Martínez-

Rubio et al. 2024). A extinção de *O. cyanopis* consistiria em uma perda substancial de diversidade para a avifauna neotropical, visto que a conservação da espécie representa não apenas a preservação de sua antiga e monotípica linhagem genérica, mas também a conservação de um componente significativo na história evolutiva única de seu clado ameaçado.

7. REFERÊNCIAS

Ab'Saber, A. N. (1983). O domínio dos cerrados: Introdução ao conhecimento. *Revista do Serviço Público* 111:41–55.

Ahmad, Z., A. Upadhyay, Y. Ding, A. Emamverdian, & A. Shahzad (2021). Bamboo: origin, habitat, distributions and global prospective. In *Biotechnological Advances in Bamboo: The “Green Gold” on the Earth*: 1–31.

Aleixo, A. (2004). Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution* 58:1303–1317.

Almeida, F. F. M., & C. D. Carneiro (1998). Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28(2):135–150.

Alves, R., N. G. Silva, J. A. Oliveira, & D. Medeiros (2014). Circumscribing campo rupestre–megadiverse Brazilian rocky montane savanas. *Brazilian Journal of Biology* 74(2):355–362.

Antonelli, A., A. Zizka, F. A. Carvalho, R. Scharn, C. D. Bacon, D. Silvestro, & F. L. Condamine (2018a). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115:6034–6039.

Antonelli, A., M. Ariza, J. Albert, T. Andermann, J. Azevedo, C. D. Bacon, S. Faurby, T. Guedes, C. Hoorn, L. G. Lohmann, P. Matos-Maraví, C. D. Ritter, I. Sanmartín, D. Silvestro, M. Tejedor, H. ter Steege, H. Tuomisto, F. P. Werneck, A. Zizka, & S. V. Edwards. (2018b). Conceptual and empirical advances in Neotropical biodiversity research. *PeerJ* 6:e5644.

Araújo, C. B., J. P. Zurano, I. M. D. Torres, C. R. M. A. Simões, G. L. M. Rosa, A. G. Aguiar, W. Nogueira, H. A. L. S. Vilela, G. Magnago, B. T. Phalan, & G. A. Zurita (2023). The sound of hope: searching for critically endangered species using acoustic template matching. *Bioacoustics* 32:708–723.

Arcones, A., R. Ponti, & D. R. Vieites (2021). Mitochondrial substitution rates estimation for divergence time analyses in modern birds based on full mitochondrial genomes. *Ibis* 163:1463–1471.

Areta, J. I., A. Bodrati, & K. Cockle (2009). Specialization on guadua bamboo seeds by three bird species in the Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica* 41:66–73.

Azevedo, J. A. R., R. G. Collevatti, C. A. Jaramillo, C. A. E. Strömberg, T. B. Guedes, P. Matos-Maraví, C. D. Bacon, J. D. Carillo, S. Faurby, A. Antonelli. (2020). On the young savannas in the land of ancient forests. In: *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* (V. Rull & A. C. Carnaval, Ed.). Springer, Berlin, Alemanha.

Badyaev, A. V., & G. E. Hill (2003). Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:27–49.

Baptista, L. F., P. W. Trail, H. M. Horblit, P. F. D. Boesman, & C. J. Sharpe (2020). Blue-eyed Ground Dove (*Columbina cyanopsis*), version 1.0. In *Birds of the World* (J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana, Ed.). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.begdov2.01>

Barbour, T. (1940). Reappearance of *Oxypelia*. *The Auk* 57:416–416.

Behling, H. (1998). Late Quaternary vegetational and climatic changes in Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99:143–156.

Beuchle, R., R. C. Grecchi, Y. E. Shimabukuro, R. Seliger, H. D. Eva, E. Sano, & F. Achard (2015). Land cover changes in the Brazilian Cerrado and Caatinga biomes from 1990 to 2010 based on a systematic remote sensing sampling approach. *Applied Geography* 58:116–127.

Billerman, S. M., B. K. Keeney, P. G. Rodewald, & T. S. Schulenberg (Ed.) (2022). *Birds of the World*. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY, USA.

BirdLife International (2018). *Claravis geoffroyi* (amended version of 2016 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2018: e.T22690819A125046717. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22690819A125046717.en>

BirdLife International (2019). *Columbina cyanopis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T22690804A145971767. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T22690804A145971767.en>

BirdLife International and *Handbook of the Birds of the World* (2018) 2018. *Paraclaravis geoffroyi*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2024-1. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 04 October 2024.

BirdLife International & *Handbook of the Birds of the World* (2019) 2013. *Paraclaravis mondetoura*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2024-1. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 04 October 2024.

Blisniuk, P. M., L. A. Stern, C. P. Chamberlain, P. K. Zeitler, V. A. Ramos, E. R. Sobel, M. Haschke, M. R. Strecker, & F. Warkus (2006). Links between mountain uplift, climate, and surface processes in the southern Patagonian Andes. *The Andes: Active Subduction Orogeny* 429–440.

Blomqvist, D., A. Pauliny, M. Larsson, & L. Å. Flodin (2010). Trapped in the extinction vortex? Strong genetic effects in a declining vertebrate population. *BMC Evolutionary Biology* 10:1–9.

Bonanomi, J., F. R. Tortato, R. G. Raphael de Souza, J. M. Penha, A. S. Bueno, & C. A. Peres. (2019). Protecting forests at the expense of native grasslands: Land-use policy encourages open-habitat loss in the Brazilian cerrado biome. *Perspectives in Ecology and Conservation* 17:26–31.

Borges, F. J. A., B. R. Ribeiro, L. E. Lopes, & R. Loyola (2019). Bird vulnerability to climate and land use changes in the Brazilian Cerrado. *Biological Conservation* 236:347–355.

Braz, V. S., M. M. Bernardes, V. A. N. Neto, A. Hass, F. G. R. França, & R. B. Cavalcanti (2023). Grassland Birds of Brazilian Cerrado: Population Trends and Conservation Challenges. *Fronteira: Journal of Social, Technological and Environmental Science* 12:372-388.

Burnham, R. J., & K. R. Johnson (2004). South American paleobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359:1595–1610.

Cabanne, G. S., L. Campagna, N. Trujillo-Arias, N. Naoki, I. Gómez, C. Y. Miyaki, F. R. Santos, G. P. M. Dantas, A. Aleixo, S. Claramunt, A. Rocha, et al. (2019). Phylogeographic variation within the Buff-browed Foliage-Gleaner (Aves: Furnariidae: *Syndactyla rufosuperciliata*) supports an Andean-Atlantic forests connection via the Cerrado. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 133:198–213.

Camperi, A., & C. Darrieu (2004). Avifauna de la provincia de San Juan: lista comentada de espécies. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Série* 6:147–164.

Carvalho, F., E. L. Godoy, F. J. Lisboa, F. M. D. S. Moreira, F. A. de Souza, R. L. L. Berbara, & G. W. Fernandes (2014). Relationship between physical and chemical soil attributes and plant species diversity in tropical mountain ecosystems from Brazil. *Journal of Mountain Science* 11:875–883.

Cavalcanti, R. B. (1999). Bird species richness and conservation in the Cerrado region of Central Brazil. *Studies in Avian Biology* 19:244–249.

Cavalcanti, R. B. (1999). Bird species richness and conservation in the cerrado region of central Brazil. *Studies in Avian Biology* 19:244–249.

Claramunt, S., & N. A. Wright (2017). In *The Extended Specimen: Emerging Frontiers in Collections-Based Ornithological Research* (M. S. Webster, Ed.). CRC Pres, Boca Raton, FL, USA.

Claramunt, S., E. P. Derryberry, J. V. Remsen, & R. T. Brumfield (2012). High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B* 279:1567–1574.

- Clavel, J., R. Julliard, & V. Devictor (2011). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:222–228.
- Cockle, K. L., & J. I. Areta (2013). Specialization on bamboo by Neotropical birds. *The Condor* 115:217–220.
- Collar, N. J., L. P. Gonzaga, N. Krabbe, A. Madroño Nieto, L. G. Naranjo, T. A. Parker III, & D. Wege. (1992). *Threatened Birds of the Americas: The ICBP/IUCN Red Data Book*. 3rd edition. Cambridge, International Council for Bird Preservation.
- Colli, G. R. (2005). As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (A. Scariot, J. C. Sousa-Silva, J. M. Felfili, Ed.), 247–264. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF.
- Colli, G. R., C. R. Vieira, & J. C. Dianese (2020). Biodiversity and conservation of the Cerrado: recent advances and old challenges. *Biodiversity and Conservation* 29(5):1465–1475.
- Colwell, R. K. (1986). Population structure and sexual selection for host fidelity in the speciation of hummingbird flower mites. In *Evolutionary Processes and Theory* (S. Karlin & E. Nevo, Ed.). Academic Press, New York, NY, EUA.
- Colwell, R. K., & D. J. Futuyma (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567–576.
- Cooney, C. R., Z. K. Varley, L. O. Nouri, C. J. Moody, M. D. Jardine, & G. H. Thomas (2019). Sexual selection predicts the rate and direction of colour divergence in a large avian radiation. *Nature Communications* 10:1773.
- Costa, D. L. de L. et al. (2023). *Lagenocarpus rigidus* (Cyperaceae) may facilitate the establishment of *Catasetum gardneri* (Orchidaceae) in restinga areas of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 46(4):1153–1159.
- Dale, J., C. J. Dey, K. Delhey, B. Kempnaers, & M. Valcu. (2015). The effects of life history and sexual selection on male and female plumage colouration. *Nature* 527:367–370.

del Hoyo, J., A. Elliott, J. Sargatal, D.A. Christie & E. de Juana (Ed.) (2017). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
<https://birdsoftheworld.org/bow/home>

Del'Arco, J. O., & P. E. L. Bezerra. (1989). Geologia. In: *Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística*, Ed. *Geografia do Brasil: Região Centro-Oeste* 1:35–51.

Delhey, K., M. Valcu, C. Muck, J. Dale, & B. Kempenaers (2023). Evolutionary predictors of the specific colors of birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120: e2217692120.

Develey, P. F. (2021). Bird conservation in Brazil: challenges and practical solutions for a key megadiverse country. *Perspectives in Ecology and Conservation* 19:171–178.

Devictor, V., J. Clavel, R. Julliard, S. Lavergne, D. Mouillot, W. Thuiller, P. Venail, S. Villéger, & N. Mouquet (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47:15–25.

Devictor, V., R. Julliard, J. Clavel, F. Jiguet, A. Lee, & D. Couvet (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17:252–261.

Diniz-Filho, J. A. F., R. D. Loyola, P. Raia, A. O. Mooers, & L. M. Bini (2013). Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 28:689–695.

Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, & A. Rambaut (2012). Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29:1969–1973.

Dunning, J. B. (2008). *CRC Handbook of Avian Body Masses*. 2nd edition. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL, USA.

Dykhuizen, D., & M. Davies (1980). An experimental model: bacterial specialists and generalists competing in chemostats. *Ecology* 61:1213–1227.

Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32:1792–1797.

Feder, J. L., G. R. Hood, M. M. Doellman, H. Schuler, A. Miller, C. Tait, et al. (2021). Speciation, Process of. In *Encyclopedia of Biodiversity* (S. M. Scheiner, Ed.), 1–25. 3rd edition. Elsevier, Amsterdã, Holanda.

Fenker, J., F. M. Domingos, L. G. Tedeschi, D. F. Rosauer, F. P. Werneck, G. R. Colli, R. M. D. Ledo, E. M. Fonseca, A. A. Garda, D. Tucker, J. W. Sites Jr., M. F. Breitman, et al. (2020). Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. *Journal of Biogeography* 47:1130–1142.

Fiaschi, P., J. R. Pirani, G. Heiden, & A. Antonelli (2016). Biogeografia da flora da América do Sul. In *Biogeografia da América do Sul, análise de tempo, espaço e forma* (C. J. B. Carvalho, E. A. B. Almeida, Ed.). Editora Roca, São Paulo, SP, Brasil. 214–226.

Fitzpatrick, S. (1994). Colourful migratory birds: Evidence for a mechanism other than parasite resistance for the maintenance of ‘good genes’ sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 257:155–160.

Fjeldså, J. (1994). Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiversity and Conservation* 3:207–226.

Flora e Funga do Brasil (2024). Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>

Françoso, R. D., R. Brandão, C. C. Nogueira, Y. B. Salmona, R. B. Machado, & G. R. Colli (2015). Habitat loss and the effectiveness of protected areas in the Cerrado Biodiversity Hotspot. *Natureza & Conservação* 13:35–40.

Freitas, K. M. (2023). Aspectos germinativos e período de coleta de sementes de espécies nativas de campo rupestre ferruginoso: uma contribuição para a restauração ecológica de um ambiente megadiverso. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil.

Futuyma, D. J., & G. Moreno (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:207–233.

- Garbe, B. (2018). *Expedições Garbe: relatos e memórias*. Autores Catarinenses, Florianópolis, SC, Brasil.
- Garzione, C. N., G. D. Hoke, J. C. Libarkin, S. Withers, B. MacFadden, J. Eiler, P. Ghosh, A. Mulch. (2008). Rise of the Andes. *Science* 320:1304–1307.
- GBIF. (2023a). *Humiria balsamifera* (Aubl.) A.St.-Hil. in GBIF Secretariat. *GBIF Backbone Taxonomy*. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei>
- GBIF. (2023b). *Lagenocarpus rigidus* (Kunth) Nees in GBIF Secretariat. *GBIF Backbone Taxonomy*. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Gibbs, D., E. Barnes, & J. Cox (2001). *Pigeons and Doves: A Guide to the Pigeons and Doves of the World*. Pica Press, Robertsbridge, UK.
- Godwin, J. L., A. J. Lumley, Ł. Michalczyk, O. Y. Martin, & M. J. Gage (2020). Mating patterns influence vulnerability to the extinction vortex. *Global Change Biology* 26:4226–4239.
- Goodwin, D. (1959). Taxonomic notes on the American ground doves. *The Auk* 76:510–516.
- Goodwin, D. (1983). *Pigeons and Doves of the World*. 3rd edition. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.
- Greeney, H. F., N. Sherman, R. Lynch, & I. Harms (2007). The nest and eggs of Maroon-chested Ground-Dove *Claravis mondetoura* in South-East Ecuador. *Cotinga* 28:71–73.
- Gregory, R. D., A. van Strien, P. Vorisek, A. W. G. Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, & D. W. Gibbons (2005). Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360:269–288.
- Gregory-Wodzicki, Kathryn M. (2000). Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin* 112:1091–1105.

Hamilton, T. H. (1961). On the functions and causes of sexual dimorphism in breeding plumage characteristics of North American species of warblers and orioles. *American Naturalist* 45:121–123.

Hellmayr, C. E., & B. Conover (1942). Catalog of Birds of the Americas. *Field Museum of Natural History Zoological Series* 13:1–636.

Hernández, R. M., T. E. Jordan, A. D. Farjat, L. Echavarría, B. D. Idleman, & J. H. Reynolds (2005). Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in Southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19:495–512.

Hortal, J., F. de Bello, J. A. F. Diniz-Filho, T. M. Lewinsohn, J. M. Lobo, & R. J. Ladle (2015). Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:523–549.

Huelsenbeck, J. P., & F. Ronquist (2001). MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754–755.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology* 22:415–427.

ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2015). Sumário Executivo do Plano de Ação Nacional para a Conservação das Aves do Cerrado e Pantanal. <https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/pan/pan-aves-do-cerrado-e-pantanal/1-ciclo/pan-aves-do-cerrado-pantanal-sumario.pdf>

Insel, N., C. J. Poulsen, & T. A. Ehlers (2010). Influence of the Andes mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics* 35:1477–1492.

Jobling, J. A. (2010). *Helm dictionary of scientific bird names*. A&C Black, London, UK.

Johnson, K. J., & M. D. Sorenson (1998). Comparing molecular evolution in two mitochondrial protein coding genes (Cytochrome b and ND2) in the dabbling ducks (Tribe: Anatini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10:82–94.

- Johnson, K. P., & J. D. Weckstein (2011). The Central American land bridge as an engine of diversification in New World doves. *Journal of Biogeography* 38:1069–1076.
- Johnston, R. F. (1961). The genera of American ground doves. *The Auk* 78:372–378.
- Joly, C. A., J. P. Metzger, & M. Tabarelli (2014). Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New Phytologist* 204:459–473.
- Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F. X. Villablanca, & A. C. Wilson (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86:6196–6200.
- Laikre, L., S. Hoban, M. W. Bruford, G. Segelbacher, F. W. Allendorf, G. Gajardo, A. G. Rodríguez, P. W. Hedrick, M. Heuertz, P. A. Hohenlohe, R. Jaffé, et al. (2020). Post 2020 goals over-look genetic diversity. *Science* 367:1083–1085.
- Lanfear, R., B. Calcott, S. Y. W. Ho, & S. Guindon (2012). PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29:1695–1701.
- Lees, A. C., C. Devenish, J. I. Areta, C. B. de Araújo, C. Keller, B. Phalan, & L. F. Silveira (2021). Assessing the extinction probability of the Purple-winged Ground Dove, an enigmatic bamboo specialist. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:624959.
- Lewis, P. O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50:913–925.
- Li, S., S. N. Sparrow, F. E. Otto, S. W. Rifai, I. Oliveras, F. Krikken, L. O. Anderson, Y. Malhi, & D. Wallom (2021). Anthropogenic climate change contribution to wildfire-prone weather conditions in the Cerrado and Arc of deforestation. *Environmental Research Letters* 16(9):094051.
- Lima, D. F., R. Goldenberg, F. Forest, R. S. Cowan, & E. J. Lucas (2021). Phylogeny and biogeography of *Myrcia* sect. *Aguava* (Myrtaceae, Myrteae) based on

phylogenomic and Sanger data provide evidence for a Cerrado origin and geographically structured clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 157:107043.

Lima, S. L. (2009). Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological reviews* 84:485-513.

Lopes, L. E., L. P. Gonzaga, M. Rodrigues, & J. M. C. da Silva (2024). Distinct taxonomic practices impact patterns of bird endemism in the South American Cerrado savannas. *Zoological Journal of the Linnean Society* zlae019.

Lovette, I. J., & J. W. Fitzpatrick (2016). *Handbook of Bird Biology*. 3rd edition. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA.

Lucca, E. J., & M. L. R. Aguiar (1978). A karyosystematic study in Columbiformes (Aves). *Cytologia* 43:249–253.

Lundberg, J. G., L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba, & F. Wesselingh (1998). The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes* 27:13–48.

MacArthur, R. H., & R. Levins (1964). Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 51:1207–1210.

Machado, R. B., L. M. Aguiar, & M. M. Bustamante (2024). Why is it so easy to undergo devegetation in the Brazilian Cerrado?. *Perspectives in Ecology and Conservation* 22:209-212.

Maddison, W. P., & D. R. Maddison (2011). *Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis* 2.75. <http://mesquiteproject.org>

Mahler, B., & P. L. Tubaro (2001). Attenuated outer primaries in pigeons and doves: a comparative test fails to support the flight performance hypothesis. *The Condor* 103:449–454.

Marchetti, K. (1993). Dark habitats and bright birds illustrate the role of the environment in species divergence. *Nature* 362:149–152.

- Marini, M. Â., & F. I. Garcia (2005). Bird conservation in Brazil. *Conservation Biology* 19:665-671.
- Marini, M. Â., M. Barbet-Massin, L. E. Lopes, & F. Jiguet (2009a). Major current and future gaps of Brazilian reserves to protect Neotropical savanna birds. *Biological Conservation* 142:3039-3050.
- Marini, M. Â., M. Barbet-Massin, L. E. Lopes, & F. Jiguet (2009b). Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a neotropical savanna. *Conservation Biology* 23:1558-1567.
- Marini, M. Â., M. Barbet-Massin, L. E. Lopes, & F. Jiguet (2010). Predicting the occurrence of rare Brazilian birds with species distribution models. *Journal of Ornithology* 151:857-866.
- Marques, F. P., A. B. Scabin, & S. B. de L. da Silva (2018). *Columbina cyanopsis*. In: *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume III – Aves* (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Org.). ICMBio, Brasília, DF.
- Martin, R. A., & D. W. Pfennig (2009). Disruptive selection in natural populations: the roles of ecological specialization and resource competition. *The American Naturalist* 174:268–281.
- Martin, T. E. (1998). Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive?. *Ecology* 79:656-670.
- Martínez-Rubio, N., F. Sayol, & O. Lapiedra (2014). Extinction selectivity obscures patterns of trait-dependent endangerment in Columbiformes. *Global Ecology and Biogeography* e13851.
- Mattos, G. T., M. A. de Andrade, P. T. A. Castro, and M. V. de Freitas (1984). *Lista Preliminar das Aves do Estado de Minas Gerais*. Instituto Estadual de Florestas, Belo Horizonte, MG.

- McEntee, J. P., J. A. Tobias, C. Sheard, & J. G. Burleigh (2018). Tempo and timing of ecological trait divergence in bird speciation. *Nature Ecology & Evolution* 2:1120–1127.
- Merrill, R. M., R. W. Wallbank, V. Bull, P. C. Salazar, J. Mallet, M. Stevens, & C. D. Jiggins (2012). Disruptive ecological selection on a mating cue. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:4907–4913.
- MMAMC - Ministério do Meio Ambiente e Mudança do Clima (2022). Portaria MMA Nº 148, de 7 de junho de 2022, Diário Oficial da União.
- Mouillot, D., N. W. H. Mason, & J. B. Wilson (2007). Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities. *Oecologia* 152:729–737.
- Mucina, Ladislav (2018). Vegetation of Brazilian campos rupestres on siliceous substrates and their global analogues. *Flora* 238:11–23.
- Mulch, A., C. E. Uba, M. R. Strecker, R. Schoenberg, & C. P. Chamberlain (2010). Late Miocene climate variability and surface elevation in the Central Andes. *Earth and Planetary Science Letters* 290:173–182.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. Da Fonseca, & J. Kent. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:6772.
- Newell, F. L., & A. D. Rodewald (2011). Role of topography, canopy structure, and floristics in nest-site selection and nesting success of canopy songbirds. *Forest ecology and management* 262:739-749.
- Niese, R. L., C. J. Clark, & B. W. Tobalske (2020). Specialized feathers produce sonations during flight in *Columbina* ground doves. *Integrative and Comparative Biology* 60:1160–1172.
- Nosil, P., & A. Ø. Mooers (2005). Testing hypotheses about ecological specialization using phylogenetic trees. *Evolution* 59:2256–2263.
- Oberholser, H. C. (1899). Some untenable names in ornithology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 51:201–216.

- Oliveira, P. T. S., M. B. Leite, T. Mattos, M. A. Nearing, R. L. Scott, R. O. Xavier, D. M. S. Matos, & E. Wendland (2017). Groundwater recharge decrease with increased vegetation density in the Brazilian cerrado. *Ecohydrology* 10(1).
- Ortiz-Jaureguizar, E., & G. A. Cladera (2006). Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66:498–532.
- Palazzesi, L., & V. Barreda (2012). Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature Communications* 3:1294.
- Parker, T. A., & E. O. Willis (1997). Notes on three tiny grasslands flycatchers with comments on the disappearance of South American fire-diversified savannas. *Ornithological Monographs* 48:549–555.
- PBMC - Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. (2013). Contribuição do Grupo de Trabalho 1 ao Primeiro Relatório de Avaliação Nacional do Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas. Sumário Executivo GT1. PBMC, Rio de Janeiro, Brasil.
- Pelzeln, A. von (1870). *Zur Ornithologie brasiliens: Resultate von Johann Natterers reisen in den Jahren 1817 bis 1835*. A. Pichler's Witwe & Sohn, Vienna.
- Pennington, R. T., G. P. Lewis, J. A. Ratter (Ed.) (2006). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. CRC Pres, Boca Raton, FL, USA.
- Pereira, S. L., K. P. Johnson, D. H. Clayton, & A. J. Baker (2007). Mitochondrial and nuclear DNA sequences support a Cretaceous origin of Columbiformes and a dispersal-driven radiation in the Paleogene. *Systematic Biology* 56:656–672.
- Perlo, B. van (2009). *A Field Guide to the Birds of Brazil*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Perret, M., A. Chautems, A. O. De Araujo, & N. Salamin. (2013). Temporal and spatial origin of *Gesneriaceae* in the New World inferred from plastid DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171:61–79.

- Peters, J. L. (1940). Report on the Birds. In *Annual Report of the Director of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College to the President of Harvard College for 1939-1940*. Harvard University, Cambridge, MA, USA.
- Pinheiro, M. H. O., & R. Monteiro. (2010). Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology* 70:95–102.
- Pinto, O. M. de O. (1937). A rôlinha *Oxypelia cyanopis* Pelzeln, só conhecida do Brasil, é uma das aves mais raras que existem. *Boletim Biológico* 3:17–18.
- Pinto, O. M. de O. (1949). Esboço monográfico dos Columbidae brasileiros. *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 7:241–323.
- Pinto, O. M. O. (1945). Cinquenta anos de investigação ornitológica. *Arquivos de Zoologia de São Paulo* 4:261–340.
- Poisot, T., E. Canard, N. Mouquet, & M. E. Hochberg (2012). A Comparative Study of Ecological Specialization Estimators. *Methods in Ecology and Evolution* 3:537–544.
- Poisot, T., J. D. Bever, A. Nemri, P. H. Thrall, & M. E. Hochberg (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters* 14:841–851.
- Poulsen, C. J., T. A. Ehlers, & N. Insel (2010). Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the Central Andes. *Science* 328:490–493.
- Prado, C. P., C. F. Haddad, & K. R. Zamudio (2012). Cryptic lineages and Pleistocene population expansion in a Brazilian Cerrado frog. *Molecular Ecology* 21:921–941.
- R Core Team (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rambaut, A., & A. J. Drummond (2007). Tracer v1.4. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Räsänen, M. E., A. M. Linna, J. C. Santos, & F. R. Negri (1995). Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269:386–390.
- Ratter, J. A., J. F. Ribeiro, & S. Bridgewater. (1997). The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80:223–230.

- Ribas, C. C., R. Gaban-Lima, C. Y. Miyaki, & J. Cracraft (2005). Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography* 32:1409–1427.
- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni, & M. M. Hirota (2009). The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153.
- Ribeiro, V., F. P. Werneck, & R. B. Machado (2016). Distribution dynamics of South American savanna birds in response to Quaternary climate change. *Austral Ecology* 41:768–777.
- Ricklefs, R. E., & J. Travis (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk* 97:321–338.
- Rodrigues, R. C., É. Hasui, J. C. Assis, J. C. C. Pena, R. L. Muylaert, V. R. Tonetti, F. Martello, A. L. Regolin, T. V. V. da Costa, M. Pichorim, & E. Carrano (2019). ATLANTIC BIRD TRAITS: a data set of bird morphological traits from the Atlantic forests of South America. *Ecology* 100: e02647.
- Rohde, K. (1979). A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *American Naturalist* 114:648–671.
- Ronquist, F., & J. P. Huelsenbeck (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98:156–162.
- Rull, V. (2011). Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 26:508–513.
- Saadi, A., F. H. R. Bezerra, R. D. Costa, H. L. S. Igreja, & E. Franzinelli. (2005). Neotectônica da plataforma brasileira. In: *Quaternário do Brasil* (C. R. G. Souza, K. Suguio, A. M. S. Oliveira, & P. E. Oliveira, Ed.). Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

Salvadori, T. (1893). *Catalogue of the birds in the British Museum, vol. 21: Columbæ, or pigeons*. British Museum of Natural History, London, UK.

Sangster, G., A. D. Sweet, & K. P. Johnson (2018). *Paraclaravis*, a new genus for the Purple-winged and Maroon-chested Ground-doves (Aves: Columbidae). *Zootaxa* 4461:134–140.

Sano, E. E., R. Rosa, J. L. S. Brito, & L. G. Ferreira (2010). Land cover mapping of the tropical savanna region in Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment* 166:113–124.

Santos, M. F., e. Lucas, P. T. Sano, S. Buerki, V. G. Staggermeier, & F. Forest (2017). Biogeographical patterns of *Myrcia* sp. (Myrtaceae) and their correlation with geological and climatic history in the Neotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108:34–48.

Schifter, H., E. Bauernfeind, & T. Schifter (2007). *Die Typen der Vogelsammlung des Naturhistorischen Museums Wien. 1. Nonpasseres*. Natural History Museum Vienna.

Şekercioglu, Ç. H., R. B. Primack, & J. Wormworth (2012). The effects of climate change on tropical birds. *Biological Conservation* 148:1–18.

Sheard, C., M. H. Neate-Clegg, N. Alioravainen, S. E. Jones, C. Vincent, H. E. MacGregor, T. P. Bregman, S. Claramunt, & J. A. Tobias (2020). Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nature Communications* 11:2463.

Silva, J. M. C, & J. M. Bates (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52:225–234.

Silva, J. M. C. (1997). Endemic bird species and conservation in the Cerrado region, South America. *Biodiversity & Conservation* 6:435–450.

Silva, J. M. C., & J. M. Bates. (2002). Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: A tropical savanna hotspot. *BioScience* 52:225–234.

Silva, J. M. C., & Y. Oniki (1988). Lista preliminar da avifauna da Estação Ecológica Serra das Araras, Mato Grosso, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Nova Série, Zoologia* 4:123–143.

Simon, M. F., & R. T. Pennington (2012). Evidence for adaptation to fire regimes in the tropical savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences* 173:711–723.

Simon, M. F., R. Grether, L. P. de Queiroz, C. Skema, R. T. Pennington, & C. E. Hughes (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by *in situ* evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:20359–20364.

Soares, A. E., B. J. Novak, J. Haile, T. H. Heupink, J. Fjeldså, M. T. P. Gilbert, H. Poinar, G. M. Church, & B. Shapiro (2016). Complete mitochondrial genomes of living and extinct pigeons revise the timing of the columbiform radiation. *BMC Evolutionary Biology* 16:1–9.

Soares-Filho, B., R. Rajao, M. Macedo, A. Carneiro, W. Costa, M. Coe, H. Rodrigues, & A. Alencar. (2014). Cracking Brazil's forest code. *Science* 344:363–364.

Sorenson, M. D., J. C. Ast, D. E. Dimcheff, T. Yuri, & D. P. Mindell (1999). Primers for a PCR-based approach to mitochondrial genome sequencing in birds and other vertebrates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12:105–114.

Souza, V. C., T. B. Flores, G. D. Colletta, & R. L. G. Coelho. (2018). *Guia das plantas do Cerrado*. Taxon Brasil, São Paulo, SP, Brasil.

Stephens, P. A., & W. J. Sutherland. (1999). Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14:401–405.

Stigall, A. L. (2013). Analysing links between biogeography, niche stability and speciation: the impact of complex feedbacks on macroevolutionary patterns. *Palaeontology* 56:1225–1238.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, & D. K. Moskovits. (1996). *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, IL, EUA.

Strassburg, B. B., T. Brooks, R. Feltran-Barbieri, A. Iribarrem, R. Crouzeilles, R. Loyola, A. E. Latawiec, F. J. B. O. Filho, C. A. M. Scaramuzza, F. R. Scarano, B. Soares-Filho & A. Balmford (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution* 1(4):0099.

Strecker, M. R., R. N. Alonso, B. Bookhagen, B. Carrapa, G. E. Hilley, E. R. Sobel, & M. H. Trauth (2007). Tectonics and climate of the southern central Andes. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35(1):747–787.

Sweet, A. D., & K. P. Johnson (2015). Patterns of diversification in small New World ground doves are consistent with major geologic events. *The Auk: Ornithological Advances* 132:300–312.

Sweet, A. D., J. D. Maddox, & K. P. Johnson (2017). A complete molecular phylogeny of *Claravis* confirms its paraphyly within small New World ground-doves (Aves: Peristerinae) and implies multiple plumage state transitions. *Journal of Avian Biology* 48:459–464.

Tobias, J. A., C. Sheard, A. L. Pigot, A. J. Devenish, J. Yang, F. Sayol, & M. Schleuning (2022). AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds. *Ecology Letters* 25:581–597.

Trujillo-Arias, N., L. Calderón, F. R. Santos, C. Y. Miyaki, A. Aleixo, C. C. Witt, & G. S. Cabanne (2018). Forest corridors between the Central Andes and the southern Atlantic Forest enabled dispersal and peripatric diversification without niche divergence in a Passerine. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 128:221–232.

Tubelis, D. P., & R. B. Cavalcanti. (2001). Community similarity and abundance of bird species in open habitats of a central Brazilian Cerrado. *Ornitologia Neotropical* 12:57–73.

Tucker, V. A. (1993). Gliding birds: reduction of induced drag by wing tip slots between the primary feathers. *Journal of Experimental Biology* 180:285–310.

Tucker, V. A. (1994). Drag reduction by wing tip slots in a gliding Harris Hawk, *Parabuteo unicinctus*. *Journal of Experimental Biology* 198:775–781.

- Uba, C. E., C. A. Hasler, L. A. Buatois, A. K. Schmitt, & B. Plessen (2009). Isotopic, paleontologic, and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. *Geology* 37:827–830.
- Valadão, R. M. (2012). As aves da Estação Ecológica Serra das Araras, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica* 12:263–281.
- Vasconcelos, M. F. D. (2011). O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Brazilian Journal of Botany* 34:241–246.
- Vázquez, D. P. (2005). Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15:149–158.
- Vences, M., J. M. Guayasamin, A. Miralles, & I. De La Riva (2013). To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. *Zootaxa* 3636(2):201–244.
- Vieira, L. T., T. N. Azevedo, A. A. Castro, & F. R. Martins (2022). Reviewing the Cerrado's limits, flora distribution patterns, and conservation status for policy decisions. *Land Use Policy* 115:106038.
- Vieira, R. R. S., B. R. Ribeiro, F. M. Resende, F. T. Brum, N. Machado, L. P. Sales, L. Macedo, B. Soares-Filho, & R. Loyola (2018). Compliance to Brazil's Forest code will not protect biodiversity and ecosystem services. *Diversity and Distributions* 24:434–438.
- Walker, J. S. (2007). Geographical patterns of threat among pigeons and doves (Columbidae). *Oryx* 41:289–299.
- Webb, S. D. (1978). A history of savanna vertebrates in the New World Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:393–426.
- Webb, S. D. (1995). Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. *Science* 269:361–362.
- Weir, J. T., & D. Schluter (2008). Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology* 17:2321–2328.

Werneck, F. P., C. Nogueira, G. R. Colli, J. W. Sites, & G. C. Costa. (2012). Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography* 39:1695–1706.

Wesselingh, F. P., C. Hoorn, S. B. Kroonenberg, A. Antonelli, J. G. Lundberg, H. B. Vonhof, & H. Hooghiemstra. (2010). On the origin of Amazonian landscapes and biodiversity: a synthesis. In: *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley, Hoboken, NJ, EUA.

Whipple, K. X., & N. M. Gasparini (2014). Tectonic control of topography, rainfall patterns, and erosion during rapid post–12 Ma uplift of the Bolivian Andes. *Lithosphere* 6:251–268.

Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, & K. Billups (2001). Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686–693.

8. APÊNDICES

Apêndice 1. Espécimes amostrados de *Columbina cyanopsis*, incluindo coletas históricas, e coleta e capturas recentes. As medidas morfométricas são informadas em milímetros (mm), referentes ao comprimento dos respectivos caracteres (a não ser que especificado diferentemente), e gramas (g).

#	Reg.	Coletor	Ano	Local	Voucher	Coleção de Depósito	Sex.	Cauda	Asa	1° Sec.	D. Kipp	HWI	Culmen	Narinas	Larg. Bico	Alt. Bico	Tarso	Comp. Total	Comp. Corpo	Massa
1	Coleta	Natterer	1823 - 1825	Cuiabá	?	?	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	Coleta	Natterer	1823 - 1825	Cuiabá	NHMW 38.304	Naturhistorisches Museum Wien	F	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Coleta	Natterer	1823 - 1825	Cuiabá	NHMW 38.305	Naturhistorisches Museum Wien	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	Coleta	Natterer	1823 - 1825	Cuiabá	AMNH 237.447	American Museum of Natural History	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	Coleta	Natterer	1823 - 1825	Cuiabá	NHМУK 1889.4.20.374	Natural History Museum	M	61	66	53	13	19,7	12,4	5,6	2,2	1,5	14,6	152,4	-	-
6	Coleta	E. Garbe	1904	Itapura	MZUSP 4993	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	M	67	69	-	-	-	9,5	6,4	2,5	2,8	15,9	-	-	-
7	Coleta	W. Garbe	1940	Cachoeira Alta	MZUSP 27800	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo	F	64	67,6	-	-	-	9,9	6	2,4	3,1	15,1	-	-	-
8	Coleta	W. Garbe	1941	Cachoeira Alta	MCZ 266847	Museum of Comparative Zoology at Harvard University	M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	Amostra	SAVE Brasil	2022	Botumirim	N/A	N/A	F	70	70	-	-	-	14,1	-	4	3,5	21,8	159	74,9	29,5
10	Amostra	SAVE Brasil	2022	Botumirim	N/A	N/A	M	-	-	-	-	-	14,8	-	3,6	3,8	20	-	-	26
11	Amostra	SAVE Brasil	2023	Botumirim	N/A	N/A	-	68	68,5	63	5,5	8,03	10,1	-	-	-	16,2	-	-	26,68
12	Coleta	SAVE Brasil	2023	Botumirim	UFMT 5904	Universidade Federal de Mato Grosso	M	70	68,5	61	7,5	10,95	12,7	6,4	4,5	3,5	18,2	171	88,3	27,31

Medidas de indivíduos #5, #6 e #7 obtidas de Tobias et al. (2022), e de #9 a #12 obtidas neste estudo. Medidas de Pelzeln (1870) não foram inclusas, visto que não foi possível confirmar identidade dos espécimes e garantir independência entre as medidas.

– Identificação numérica de cada indivíduo de *Columbina cyanopsis* amostrado ou coletado.

Reg. – Descrição do tipo de registro. Coleta = espécimes preservados; Amostra = indivíduos capturados e soltos.

Sex. – Sexo do indivíduo: M = macho; F = fêmea (Pelzeln 1870, Pinto 1945, 1949, Schifter et al. 2007).

Cauda – Distância da ponta da retriz mais longa até a base das duas retrizes centrais.

Asa – Distância da articulação carpal até a ponta da primária mais longa.

1° Sec. – Distância da articulação carpal até a ponta da primeira secundária.

D. Kipp – Distância de Kipp. Distância da ponta da primeira secundária até a ponta da primária mais longa na asa fechada, representando o comprimento da asa menos o comprimento da primeira secundária.

HWI – Hand-wing index. 100*dK/ca, onde “dK” refere-se à distância de Kipp, e “ca” refere-se ao comprimento da asa, representando a projeção das rêmiges primária e do formato da asa no geral.

Culmen – Distância da ponta do bico até a base do crânio.

Narinas – Distância da ponta do bico até a borda anterior das narinas.

Larg. Bico – Largura do bico sobre a borda anterior das narinas.

Alt. Bico – Altura do bico sobre a borda anterior das narinas.

Tarso – Distância do nó posterior na junção entre tíbia e tarso até a base inferior da pata.

Comp. Total – Comprimento total. Distância da ponta do bico até a ponta da cauda, com o indivíduo deitado em uma superfície plana. #5 (Salvadori 1893).

Comp. Corpo – Comprimento corporal *sensu* Ricklefs e Travis (1980). Comprimento total menos o comprimento da cauda e o comprimento do culmen, representando a distância entre a base do bico e a base da cauda.

Massa – Massa corporal medida com pesola.

Apêndice 2. Valores morfométricos de Claravinae. Para cada medida morfométrica é informada a média (M) em milímetros (mm) e gramas (g), seguida do respectivo desvio padrão (DP) e tamanho amostral (*n*).

Espécie	Comp. Cauda			Comp. Asa			1ª Secundária			Dist. de Kipp			HWI			Comp. Culmen			Comp. Narinas			Largura Bico			Altura Bico			Comp. Tarso			Comp. Total			Comp. Corporal			Massa Corporal		
	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n	M	DP	n
<i>Claravis pretiosa</i>	73,11	4,76	9	109,78	4,12	9	77,41	3,83	8	32,34	4,54	8	29,42	3,46	8	16,52	0,82	9	9,8	0,86	8	3,17	0,42	9	3,32	0,35	9	17,2	1,33	9	194	15,98	17	101,3	N/A	N/A	68,2	-	-
<i>Uropelia campestris</i>	73	6,16	4	65,25	2,06	4	52,25	0,96	4	13	2,16	4	19,87	2,8	4	10,68	1,44	4	5,4	0,42	4	2,15	0,26	4	2,43	0,13	4	14,65	0,64	4	167	14,14	2	83,3	N/A	N/A	35,2	-	-
<i>Oxypelia cyanopis</i>	66,67	3,56	6	68,27	1,36	6	59	5,29	3	8,67	3,88	3	12,89	6,07	3	11,93	2,13	7	6,1	0,38	4	3,2	0,96	6	3,03	0,83	6	17,4	2,7	7	160,8	9,43	3	82,2	N/A	N/A	27,37	1,52	4
<i>Paraclaravis mondetoura</i>	81,33	7	9	116,94	3,23	9	83,51	3,07	7	32,99	2,88	7	28,3	2,09	7	18,05	1,5	9	6,98	0,61	4	2,76	0,35	6	3,59	0,67	6	22,16	2,46	9	207,75	28,66	4	108,35	N/A	N/A	89,7	-	-
<i>Paraclaravis geoffroyi</i>	81,75	2,75	4	118	1,41	4	77	1,15	4	41	0,82	4	34,75	0,57	4	17,4	0,41	4	10,8	0,54	4	3,38	0,33	4	3,7	0,24	4	22,15	0,6	4	210,5	30,41	2	111,3	N/A	N/A	-	-	-
<i>Metriopelia ceciliae</i>	66,2	5,5	5	95	2,35	5	70,5	2,38	4	24	2	4	25,39	1,91	4	13,82	0,98	5	8,08	0,71	4	2,76	0,11	5	3,08	0,36	5	17,64	0,47	5	165	9,9	2	85	N/A	N/A	55,1	-	-
<i>Metriopelia morenoi</i>	75,75	6,9	4	95,75	2,63	4	69,78	4,73	4	25,98	2,18	4	27,19	3,04	4	12,88	1,02	4	7,58	0,51	4	2,83	0,3	4	3,15	0,37	4	18,58	1,44	4	167	7,07	2	78,3	N/A	N/A	58	-	-
<i>Metriopelia melanoptera</i>	83,33	6,93	9	130,56	5,29	9	80,53	4,43	7	50,18	2,45	7	38,4	1,26	7	15,02	0,68	5	8,58	0,9	4	3	0,12	5	3,78	0,55	9	19,64	1,24	9	220	15,56	2	121,7	N/A	N/A	100	-	-
<i>Metriopelia aymara</i>	61,6	8,44	5	116,2	3,35	5	70	1,83	4	45,25	2,06	4	39,25	1,15	4	12,86	0,71	5	6,9	0,54	4	2,7	0,2	5	2,93	0,15	4	18,9	1,64	5	179,5	14,85	2	105	N/A	N/A	61,8	-	-
<i>Columbina passerina</i>	59,64	8,64	17	81,56	5,69	18	63,6	3,94	4	21,65	2,54	4	25,44	3,39	4	13,93	1,29	13	8,24	0,38	9	2,47	0,33	10	3,15	0,49	13	15,15	2	16	164	12,07	7	90,5	N/A	N/A	35,4	-	-
<i>Columbina minuta</i>	52,41	7,5	21	76,04	10,5	26	64,63	9,95	8	14,83	4,49	8	18,71	5,61	8	12,4	1,86	16	7,14	1,29	12	2,35	0,4	14	2,96	0,65	22	15,55	3,5	24	144,84	6,91	32	80,04	N/A	N/A	32,6	-	-
<i>Columbina talpacoti</i>	65,81	7,46	57	86,78	3,31	65	70,05	5,24	9	17,75	3,66	10	19,92	4,35	9	14,17	1,81	46	8,27	0,47	23	3,12	0,4	34	3,64	0,67	45	16,4	2,68	31	181,07	40,82	228	101,07	N/A	N/A	46	-	-
<i>Columbina buckleyi</i>	66	3,46	4	84,75	4,79	4	65,98	4,99	4	18,78	2,03	4	22,19	2,49	4	14,8	0,45	4	8,43	0,46	4	2,5	0,22	4	2,88	0,25	4	16,33	0,78	4	171,5	13,44	2	90,7	N/A	N/A	57,5	-	-
<i>Columbina squammata</i>	90,74	7,65	10	95,03	2,76	10	74,48	4,9	7	19,82	6,2	7	20,93	6,16	7	15,7	1,11	10	9,28	0,59	4	2,78	0,18	5	3,62	0,49	10	15,78	1,64	10	198,13	9,57	24	91,72	N/A	N/A	52,9	-	-
<i>Columbina inca</i>	88,7	15,75	10	92,5	1,43	10	69,03	1,38	4	24,23	1,38	4	25,98	1,42	4	16,12	1,14	5	7,14	1,05	6	3,55	0,79	9	3,81	1,22	10	15,45	1,3	9	205	17,32	4	100,2	N/A	N/A	47,5	-	-
<i>Columbina picui</i>	72,17	7,7	9	87,86	3,52	10	70,54	5,56	8	17,77	5,98	8	20,06	6,58	8	14,96	1,04	10	8,83	0,81	4	3,2	0,49	5	4,19	0,95	10	13,49	1,95	10	169,89	16,87	28	82,7	N/A	N/A	47	-	-
<i>Columbina cruziana</i>	61,6	4,39	5	86,6	3,91	5	64,5	1,91	4	20,5	3,51	4	24,06	3,65	4	15,12	1,65	5	10,18	0,81	4	3,12	0,16	5	3,4	0,37	5	16,66	1,46	5	147,5	6,36	2	70,8	N/A	N/A	50,1	-	-

Medidas compiladas de Tobias et al. (2022), Gibbs et al. (2001), Camperi & Darrieu (2004), e Dunning (2008) *apud* Tobias et al. (2022), somadas a medidas obtidas neste estudo para *Oxypelia cyanopis*. Detalhes em Materiais e Métodos.

Comp. Cauda – Distância da ponta da retriz mais longa até a base das duas retrizes centrais.

Comp. Asa – Distância da articulação carpal até a ponta da primária mais longa.

1ª Secundária – Distância da articulação carpal até a ponta da primeira secundária.

Dist. de Kipp – Distância de Kipp. Distância da ponta da primeira secundária até a ponta da primária mais longa na asa fechada, representando o comprimento da asa menos o comprimento da primeira secundária.

HWI – Hand-wing index. 100*dK/ca, onde “dK” refere-se à distância de Kipp, e “ca” refere-se ao comprimento da asa, representando a projeção das rêmiges primária e do formato da asa no geral.

Comp. Culmen – Distância da ponta do bico até a base do crânio.

Comp. Narinas – Distância da ponta do bico até a borda anterior das narinas.

Largura Bico – Largura do bico sobre a borda anterior das narinas.

Altura Bico – Altura do bico sobre a borda anterior das narinas.

Comp. Tarso – Distância do nó posterior na junção entre tíbia e tarso até a base inferior da pata.

Comp. Total – Comprimento total. Distância da ponta do bico até a ponta da cauda, com o indivíduo deitado em uma superfície plana. #5 (Salvadori 1893).

Comp. Corporal – Comprimento corporal *sensu* Ricklefs e Travis (1980). Comprimento total menos o comprimento da cauda e o comprimento do culmen, representando a distância entre a base do bico e a base da cauda.

Massa corporal – Massa corporal medida com pesola.

Apêndice 3. Caracteres ecomorfológicos de Claravinae.

Espécie	Config. Habitat	Nicho Habitat	Mod. Estrut. Primárias	Dimorf. Cromat. Sex.	Fronte e Face	Cobert. Super. Cauda	Cor das Primárias	Anel Ocular	Íris	Bico	Peq. Cobert. Asa	Média e Grande Cobert. Asa	Terciárias	Escapulares
<i>Claravis pretiosa</i>	2	2	1 ¹	2	2	1 ⁴	2	2	2	3	1	1	1	1 ⁷
<i>Uropelia campestris</i>	1	1	0	0	2	2	2	3	1	2	0	1	1	0
<i>Oxyvelia cyanopsis</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Paraclaravis mondetoura</i>	2	1	1	2	1 ³	1 ⁴	2	2	2	1	3	1	0	0
<i>Paraclaravis geoffroyi</i>	2	1	1	2	2	1 ⁴	2	2	2	1	3	1	0	0
<i>Metriopelia ceciliae</i>	1	2	3	0	2	2	1	4	1	2	0	0	0	0
<i>Metriopelia morenoi</i>	1	2	3	0	2	2	2	4	1	2	0	0	0	0
<i>Metriopelia melanoptera</i>	1	2	3	0	2	2	4	5	1	1	0	0	0	0
<i>Metriopelia ayмара</i>	1	2	3	0	2	2	1	2	4	1	4	0	1	0
<i>Columbina passerina</i>	1	2	2	1	2	2	1	2	2	2	1	2	1 ⁶	1 ⁷
<i>Columbina minuta</i>	1	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1 ⁶	1 ⁷
<i>Columbina talpacoti</i>	1	2	2	1	2	1 ⁴	1 ⁵	2	2	2	2	2	1	1
<i>Columbina buckleyi</i>	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Columbina squammata</i>	1	2	2 ²	0	2	2	1	2	2	2	0	0	0	0
<i>Columbina inca</i>	1	2	2 ²	0	2	2	1	2	2	2	0	0	0	0
<i>Columbina picui</i>	1	2	2	0	2	2	3	2	3	2	2	0	0	0
<i>Columbina cruziana</i>	1	2	2	1	2	2	2	2	3	2	2	3	1	0

Config. Habitat – Configuração do habitat. 1 = habitat aberto; 2 = floresta.

Nicho Habitat – Amplitude de nicho de habitat; 1 = especialista (i.e., nicho restrito); 2 = generalista (i.e., nicho amplo).

Mod. Estrut. Primárias – Modificações estruturais nas penas primárias; 0 = ausente; 1 = atenuação de P10; 2 = protuberância em P7; 3 = indentação em P10 e P9; ¹ *Claravis pretiosa* exibe protuberâncias adicionais em P9 e P8; ² Algumas *Columbina* exibem uma protuberância adicional em P6 (por exemplo, *C. squammata* e *C. inca*).

Dimorf. Cromat. Sex. – Dimorfismo cromático sexual; 0 = ausente ou muito sutil; 1 = moderado; 2 = acentuado.

Fronte e Face – Coloração da fronte e face. 1 = ferrugíneo; 2 = esbranquiçado ou cinza a castanho opaco (com pálidas tonalidades azuis ou rosadas); ³ Característica presente na fêmea.

Cobert. Super. Cauda – Coloração das coberteiras superiores da cauda. 1 = ferrugíneo; 2 = acinzentado ou castanho opaco pálido; ⁴ Característica presente nas fêmeas.

Cor das Primárias – 1 = basalmente até quase totalmente ferrugíneas; 2 = cinza, castanho acinzentado pálido ou enegrecido; 3 = preto por cima, com as primárias mais internas basalmente brancas por baixo; 4 = totalmente preto; ⁵ Característica expressa em algumas populações.

Anel Ocular – Coloração e conformação da região de pele nua ao redor do olho; 1 = anel ocular muito estreito e cinza escuro; 2 = anel ocular estreito esbranquiçado ou cinza claro (com pálidas tonalidades azuis ou amarelas); 3 = anel ocular amarelo vívido; 4 = grande mancha facial laranja; 5 = anel ocular estreito azul pálido com mancha facial laranja pálida.

Íris – Cor da íris; 1 = azul escuro a azul claro esbranquiçado; 2 = vermelho ou vermelho escuro; 3 = vermelho ou azul com anel interno esbranquiçado; 4 = castanho acinzentado.

Bico – Coloração do bico; 1 = completamente preto; 2 = ponta preta, com base da mandíbula inferior e/ou superior mais pálida, clara ou colorida; 3 = cinza esverdeado pálido com culmen enegrecido.

Peq. Cobert. Asa – Manchas escuras ou iridescentes nas pequenas coberteiras da asa; 0 = ausente; 1 = dispersas ao longo de várias fileiras de penas; 2 = alinhadas em uma única fileira ao longo da asa fechada; 3 = alinhadas em uma única fileira através da asa fechada; 4 = grandes marcas douradas unidas em uma mancha.

Média e Grande Cobert. Asa – Manchas escuras ou iridescentes nas médias e grandes coberteiras da asa; 0 = ausente; 1 = largas e ligeiramente quadradas, com bordas terminais contrastantes (borda interna mais escura e/ou borda externa esbranquiçada); 2 = estreitas e obliquamente alongadas; 3 = arredondadas e ligeiramente triangulares.

Terciárias – Manchas escuras ou iridescentes nas terciárias; 0 = ausente; 1 = presente; ⁶ Característica expressa por alguns indivíduos e/ou populações.

Escapulares – Manchas escuras ou iridescentes nas escapulares; 0 = ausente; 1 = presente; ⁷Característica expressa por alguns indivíduos e/ou populações.

Apêndice 4. Resultados dos testes *t* de Welch bilaterais entre valores morfométricos médios de cada *Columbina* e *Paraclaravis* com *Columbina cyanopis*. São informados os valores do teste *t*, o grau de liberdade do teste (GL), e o valor de *p* para as medidas analisadas (i.e., amostras normalmente distribuídas). Resultados significativos de *p* (< 0,05) estão em negrito.

Espécie	Comp. Cauda			Comp. Asa			1ª Secundária			Dist. de Kipp			HWI			Comp. Culmen			Comp. Narinas			Largura Bico			Altura Bico			Comp. Tarso			Comp. Total		
	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>	<i>t</i>	GL	<i>p</i>
<i>Paraclaravis mondetoura</i>	-	-	-	40,236	11,521	< 0,001	7,5	2,602	0,008	9,756	2,999	0,002	4,289	2,206	0,042	6,469	10,372	< 0,001	2,421	5,032	0,06	-	-	-	1,267	9,587	0,235	3,641	12,402	0,003	3,062	3,809	0,04
<i>Paraclaravis geoffroyi</i>	7,535	7,684	< 0,001	55,335	6,38	< 0,001	-	-	-	14,187	2,133	0,004	-	-	-	6,598	6,743	< 0,001	-	-	-	0,411	6,585	0,694	1,853	6,219	0,112	4,475	6,973	0,003	-	-	-
<i>Columbina passerina</i>	-	-	-	9,158	21,202	< 0,001	1,266	3,594	0,282	5,04	3,262	0,012	3,223	2,936	0,049	2,273	8,439	0,051	9,31	5,843	< 0,001	1,801	5,712	0,124	0,328	6,686	0,753	1,98	9,037	0,079	0,451	4,977	0,671
<i>Columbina minuta</i>	6,517	18,344	< 0,001	-	-	-	-	-	-	2,243	4,207	0,085	1,446	3,385	0,234	0,511	10,25	0,62	-	-	-	2,096	5,744	0,083	0,19	6,796	0,855	1,488	12,559	0,161	2,86	2,206	0,093
<i>Columbina talpacoti</i>	0,489	10,496	0,635	-	-	-	3,14	3,43	0,043	3,599	3,157	0,034	1,853	2,724	0,17	2,641	7,38	0,032	10,113	4,699	< 0,001	0,207	5,304	0,844	1,711	5,909	0,139	0,885	8,899	0,399	-	-	-
<i>Columbina buckleyi</i>	0,295	6,713	0,777	6,709	3,325	0,005	1,768	4,289	0,147	4,106	2,828	0,029	2,5	2,51	0,104	3,438	6,91	0,011	7,723	5,789	< 0,001	1,72	5,731	0,139	0,439	6,264	0,675	-	-	-	-	-	-
<i>Columbina squammata</i>	8,531	13,501	< 0,001	25,882	13,713	< 0,001	4,332	3,581	0,016	3,438	6,265	0,013	1,910	3,901	0,131	4,3	8,293	0,002	-	-	-	-	-	-	1,582	7,179	0,157	1,422	9,1	0,188	6,453	2,544	0,012
<i>Columbina inca</i>	-	-	-	-	-	-	3,2	2,207	0,075	6,63	2,385	0,014	3,659	2,164	0,06	4,4	9,504	0,002	2,2	6,734	0,065	0,737	9,301	0,479	-	-	-	1,759	8,17	0,116	-	-	-
<i>Columbina picui</i>	1,865	11,979	0,087	15,768	12,629	< 0,001	3,177	3,815	0,036	2,953	5,821	0,026	1,704	3,933	0,165	3,491	8,035	0,008	6,109	4,290	0,003	<0,001	7,712	1	2,551	11,914	0,026	3,285	10,3	0,008	1,441	3,575	0,231
<i>Columbina cruziana</i>	2,074	7,724	0,073	9,99	4,806	< 0,001	1,718	2,397	0,207	4,155	4,162	0,013	2,828	3,078	0,064	2,926	9,867	0,015	9,136	4,29	0,001	0,2	5,349	0,849	0,972	7,207	0,363	0,612	9,523	0,555	-	-	-

Apêndice 5. Reconstruções de estados ancestrais de caracteres realizadas a partir da filogenia obtida neste estudo (Figura 5).

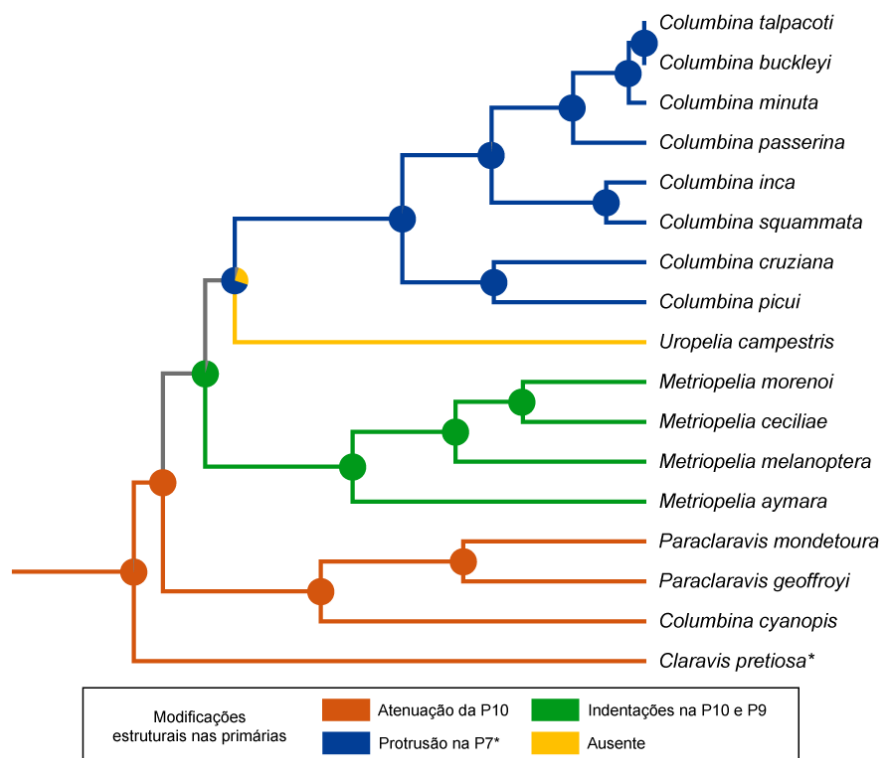


Figura S1. Reconstrução de estados ancestrais das modificações estruturais nas primárias em Claravinae, com base na topologia filogenética obtida neste estudo. A reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se expressarem na linhagem precedente (cinza indica probabilidades <5%). * Algumas *Columbina* incluem uma protrusão adicional na P6, e *Claravis pretiosa* possui protrusões adicionais em P9 e P8 (Niese et al. 2020)

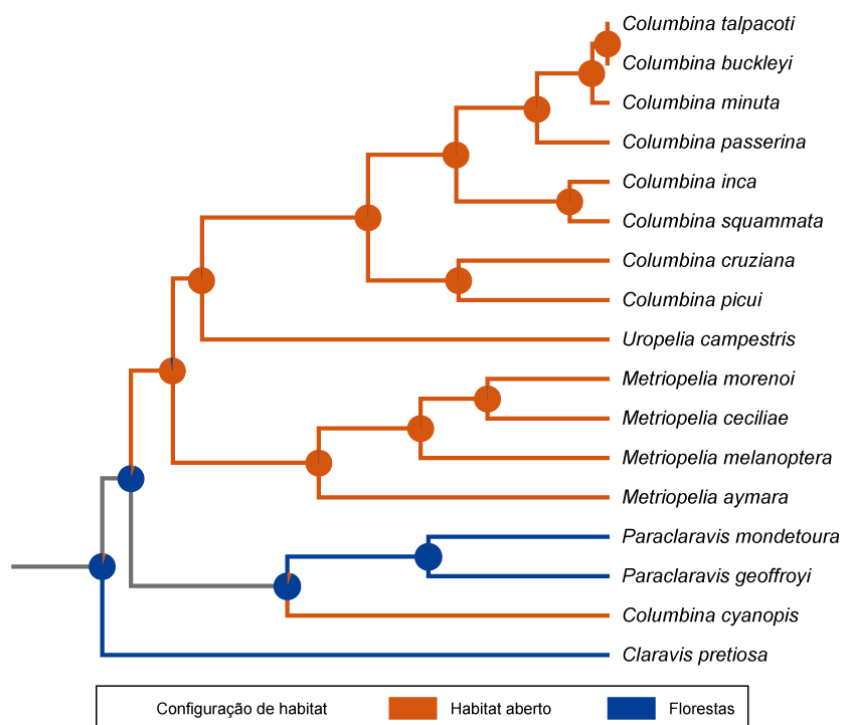


Figura S2. Reconstrução de estados ancestrais de configuração de habitat em Claravinae, com base na topologia filogenética obtida neste estudo. A reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se expressarem na linhagem precedente

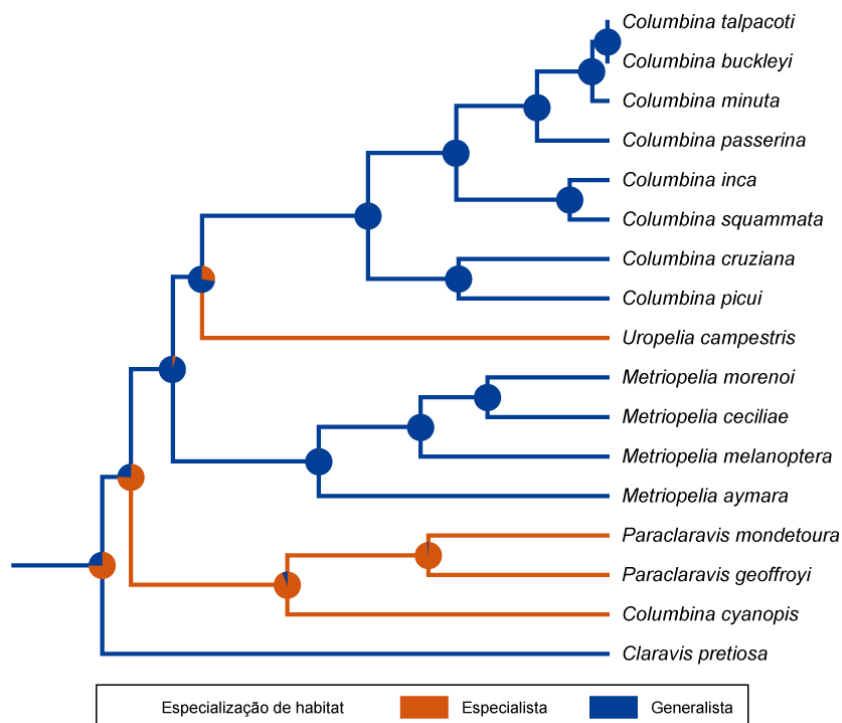


Figura S3. Reconstrução de estados ancestrais de especialização de habitat em Claravinae, com base na topologia filogenética obtida neste estudo. A reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos. A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se expressarem na linhagem precedente

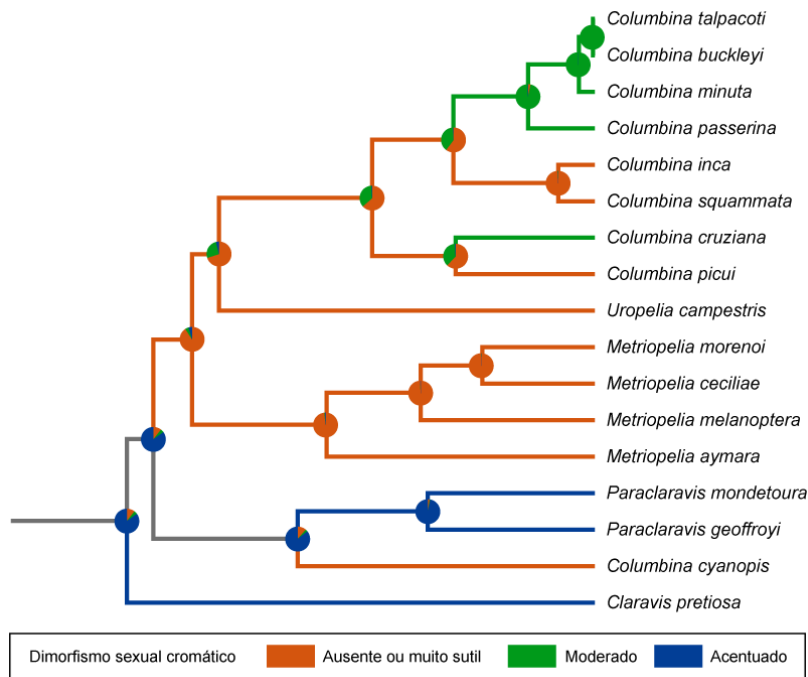


Figura S4. Reconstrução de estados ancestrais de dimorfismo sexual cromático em Claravinae, com base na topologia filogenética obtida neste estudo. A reconstrução por parcimônia está indicada pela cor dos ramos (cinza indica resultados equívocos). A reconstrução por máxima verossimilhança é indicada pelos gráficos de fatias em cada nó, representando as probabilidades proporcionais dos estados ancestrais se expressarem na linhagem precedente

Apêndice 6. Dados florísticos e estruturais brutos para estrato de nidificação de *Oxypelia cyanopis*. Dados coletados em maio de 2023. Ninho destacados em cinza foram utilizados para cálculos de valores médios (Tabela 2). Dados coletados e identificações botânicas obtidas com base em estudos reprodutivos de Tony Bichinski e demais colaboradores da SAVE (SAVE Brasil, dados não publicados).

#	Temporada	Estrato de Nidificação		Posição do Ninho	
		Espécie	Altura	Altura	Ocultamento Horizontal
1	2017/18	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
2	2017/18	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
3	2018/19	<i>Pouteria subcaerulea</i>	-	-	-
4	2019/20	<i>Humiria balsamifera</i>	1,87	1,23	0,62
5	2019/20	<i>Humiria balsamifera</i>	2,20	1,33	0,60
6	2019/20	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
7	2019/20	Fabaceae sp.	2,08	-	-
8	2020/21	<i>Humiria balsamifera</i>	2,62	1,72	0,40
9	2020/21	<i>Humiria balsamifera</i>	2,15	1,25	0,45
10	2020/21	<i>Humiria balsamifera</i>	1,95	0,95	0,60
11	2020/21	sp. X	1,75	1,24	0,25
12	? (<2021/22)	<i>Macairea radula</i>	-	-	-
13	? (<2021/22)	Asteraceae sp.	-	-	-
14	? (<2021/22)	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
15	? (<2021/22)	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
16	2021/22	<i>Humiria balsamifera</i>	2,83	2,00	0,77
17	2021/22	sp. Y	2,56	0,75	0,40
18	2021/22	<i>Humiria balsamifera</i>	2,35	1,50	0,35
19	2021/22	<i>Humiria balsamifera</i>	2,22	1,54	0,20
20	2021/22	<i>Humiria balsamifera</i>	2,20	1,38	0,80
21	2021/22	<i>Pouteria subcaerulea</i>	1,60	1,15	3,30
22	2022/23	<i>Humiria balsamifera</i>	-	-	-
23	2022/23	<i>Pouteria subcaerulea</i>	2,18	1,19	1,62
24	2022/23	<i>Pouteria subcaerulea</i>	1,53	0,82	0,50
25	2022/23	<i>Pouteria subcaerulea</i>	1,76	1,13	0,70
26	2022/23	<i>Humiria balsamifera</i>	2,28	1,52	0,30