

2	Universidade de Brasília
	Instituto de Ciências Biológicas
4	Programa de Pós-Graduação em Ecologia
6	
0	
8	
10	
12	
1.4	
14	Evolução de nichos ecológicos em Furnariidae Aves) e efeitos das mudanças climáticas
16	Vivian Ribeiro
	Orientador: Ricardo B. Machado
18	Coorientadora: Fernanda de P. Werneck (INPA)
20	
$\gamma\gamma$	
24	
26	
20	
20	
30	Brasília-DF
	2018



2	Universidade de Brasília
	Instituto de Ciências Biológicas
4	Programa de Pós-Graduação em Ecologia
6	
8	
10	
12	
14	Evolução de nichos ecológicos em Furnariidade Aves) e efeitos das mudanças climáticas
16	Tese apresentada à Universidade de Brasília
18	Graduação em Ecologia para obtenção do título
	de doutor.
20	
22	
LL	VIVIAN RIDEITO Orientador: Ricardo B. Machado
24	Coorientadora: Fernanda de P. Werneck (INPA)
26	
28	
30	Brasília-DF
	2018

Resumo

2

O clima tem papel fundamental em determinar a distribuição das espécies, a 4 diversificação das linhagens e a persistência das espécies no planeta. Mudanças climáticas em múltiplas escalas de tempo podem causar alterações significativas na biodiversidade. As 6 mudanças recentes e as projeções para o futuro sugerem que o clima tem mudado mais rápido do que em qualquer outro momento da história do planeta. As atividades humanas têm sido 8 apontadas como a principal causa das alterações climáticas na atualidade. Modelos correlativos que buscam entender a resposta das espécies às alterações do clima frequentemente mostram 10 previsões de perda parcial ou total de ambientes adequados para a persistência das espécies. No presente trabalho avaliei o impacto das mudanças do clima na diversificação e persistência das 12 espécies de aves da família Furnariidae. A família Furnariidae, com mais de 293 espécies, é a mais diversa família de Passeriformes com radiação estritamente Neotropical. Desta forma, os 14 furnariídeos representam um excelente modelo para avaliar como o clima pode ter moldado e provavelmente continuará influenciando a biodiversidade na região Neotropical.

16 Para abordar os diferentes aspectos associados à diversificação do nicho climático dos furnariídeos, eu dividi a tese em três capítulos. No primeiro capítulo levantei informações sobre 18 as espécies da família Furnarridae, tanto com relação ao conhecimento filogenético quanto aos padrões de distribuição geográfica. A partir dessa compilação, detectei tanto uma forte 20 associação da família com hábitats florestais quanto sua grande representação no Brasil, que pode exceder 53% da área de distribuição de algumas subfamílias. Ambas as características, 22 reforçam a importância da conservação das formações florestais, principalmente na região Pan-Amazônica, área de elevada riqueza de espécies do grupo. Adicionalmente, mostrei que apesar 24 do estado de conservação do grupo, medido pelo índice da lista vermelha de espécies, ser superior ao encontrado em outras famílias de aves, há um claro declínio no estado de 26 conservação. No Brasil, entre 2001 e 2015, houve uma supressão de mais de 10% de toda área de remanescente natural presente nas áreas de distribuição dos furnariídeos, mostrando que no 28 futuro são esperados declínios ainda mais acentuados.

No segundo capítulo verifiquei a relação entre o clima e as espécies da família em um
contexto filogenético, buscando entender a história de ocupação climática para o grupo como um
todo. A partir de modelos de nicho climático, avaliei a relação entre a e a amplitude de nicho,

bem como a relação entre a amplitude de nicho e a sobreposição do mesmo entre espécies do
mesmo subgrupo (subfamílias e tribos). Encontrei uma relação direta e significativa entre a variação na temperatura (isotermalidade) e a amplitude de nicho climático, mostrando que
menores amplitudes emergem de ambientes com maior estabilidade (menor variação). A subfamília Sclerurinae foi à única que apresentou relação entre sobreposição de nicho e distância
filogenética, mostrando que para espécies mais proximamente aparentadas há uma menor sobreposição dos picos de adequabilidade ambiental entre as espécies. Tais resultados mostram a

8 tendência filogenética do grupo em divergir o nicho climático ao longo do tempo, o que pode explicar a grande diversificação na família.

10 No mesmo capítulo, apliquei uma nova abordagem para reconstrução do nicho fundamental completo nos nós da filogenia, levando em consideração espécies onde a 12 informação climática obtida pelos modelos não foi suficiente para caracterizar o nicho fundamental, mas somente o nicho realizado. Com a abordagem pude evitar erros frequentes na 14 literatura. Um desses erros, é a utilização de somente partes do nicho realizado para estudos evolutivos, isso ocorre em sua maioria devido à subamostragem de pontos de ocorrência em 16 detrimento a caracterizações mais completas do nicho. Com a reconstrução do nicho climático ancestral para as espécies da família observei que para a maioria das espécies foi possível observar uma rápida diversificação do nicho ancestral, contrariando as expectativas de conservação de nicho climático entre linhagens próximas.

Por fim, no capítulo 3 explorei os impactos potenciais de dois cenários de mudanças climáticas (em 2050 e 2070 até 2100) sobre a distribuição das áreas adequadas para as espécies
da família. Apesar da premissa fundamental dos modelos de nicho climático sobre a conservação do nicho, os cenários, muito recentes, podem ainda sim conter perspectivas realistas do impacto
dessas mudanças na persistência de algumas espécies. As análises mostraram que além da grande redução de área climaticamente adequada, perda de fragmentos e perda de grandes fragmentos, houve para 87 espécies uma ausência completa da área climaticamente adequada no presente

28 clima em um curto período de tempo, que somada as fortes alterações previstas nas comunidades podem levar as espécies a aumentar o nível de vulnerabilidade dessa família.

30

A tese aponta que anos de evolução e de mudanças do clima ao longo do tempo moldaram os atuais níveis de diversidade e padrões de distribuição da família para o estado

quando projetados para o futuro. Isso aponta para grandes desafios de adaptação às mudanças do

presente, e a rápida intensificação dessas mudanças aliada a uma maior variação na temperatura
e as grandes perdas de habitat observados na região podem mudar o curso dessa família de grande diversificação para altas taxas de extinção.

4

Palavras-chave: Evolução de nicho, amplitude de nicho, mudanças climáticas, Região6 Neotropical.

8 Abstract

10 Climate is one of the most fundamental factors to determining the distribution of species, diversification of lineages and their persistence, and any modification on it can cause significant 12 changes in biodiversity, including extinction events. Recent future projections show that the climate will change faster than at any other time in planet history, guided primarily by human 14 activities. Correlative models that evaluate the response of species to climate change frequently reveal total loss of suitable climatic environments. In this present work, we evaluated the impact 16 of climate changes on the diversification and persistence of species of birds of the Furnariidae family. The Furnariidae family, with more than 293 species, is the most diverse family of 18 passerines with radiation strict to the Neotropical region. Therefore, this family represents an excellent model to evaluate how the climate might have shaped and will continue to shape the 20 biodiversity of this region.

In the first chapter, we present information about the Furnariidae family, both related to its distribution and conservation status, showing strong association with forest habitats and its large representation in Brazil, which may exceed 53% of the distribution area of some subfamilies. Both characteristics reinforce the importance of the conservation of forest vegetation, mainly in the Pan-Amazon region, an area with the highest species richness. Also we show that although the conservation status of the group has higher rates than other bird families, there is a clear decline in the status of their species. In Brazil, between 2001 and 2015, more than

- 28 10% of all natural remnant areas present in the distribution areas of these species were lost, showing that further declines are expected for the future.
- 30 In the second chapter, we verified the relationship between climate and the Furnariidae species in a phylogenetic context, describing the history of climatic occupation of these species.

From environmental niche models, we noted a relationship between seasonality in temperature

- 2 and niche breadth, as well as the relationship between niche breadth and overlap between species of the same subgroup (subfamilies and tribes). It was found a significant relationship between the
- 4 seasonality in temperature and the climatic niche breadth, showing that narrow niches emerge from environments with greater stability (less variation). The subfamily Sclerurinae was the only
- 6 one that presented a relation between niche overlap and phylogenetic distance, showing that for more closely related species there is less overlap of the peaks of suitability between species.
- 8 These results show a tendency for a phylogenetic diverging the niche over the time for the group, which may explain the current high rates of family diversification.
- In the same chapter we apply a new approach to reconstruct the complete fundamental niche in the nodes of the phylogeny, taking into account species where the climatic information obtained by the models was not sufficient to characterize the fundamental niche, but only the realized one. Such an approach was able to avoid errors found in the literature where the characterization of parts of the realized niche leads to results of niche divergence in most of the cases. The reconstruction of the ancestral niche for the species of this family showed that in most of the family it is possible to observe a rapid diversification from the ancestral niche, contrary to
- the expectations of conservation of the climatic niche.
- Finally, the third chapter shows the impacts of two climate change scenarios on the distribution of suitable climates for this family species in 2050 and 2070. The analyze showed that the conjunction of reduction suitable climate areas, plus habitat fragments and loss habitat, was the main cause of a complete loss of the climatically suitable areas in the future for 87 Furnariidae species. This point to major challenges in adapting to climate change in a short period, which coupled with the foreseeable changes in the communities, may lead species to increase the vulnerability of this family.
- The thesis aims to point out that years of evolution and changes in the climate over time have shaped the family to the present state, and the rapid intensification of these changes combined with the great losses of habitats observed in the region can change the course of this family of great diversification for high extinction rates.
- 30 Keywords: Niche evolution, Niche breadth, Climate change, Neotropical region

Agradecimentos

2

Agradeço a todas as pessoas que me acompanharam durante esses quatro anos de
doutorado, e que fizeram com que esses anos fossem mais do que somente uma etapa de formação acadêmica, mas sim os quatro mais intensos anos que até hoje pude viver. Agradeço a
todos os amigos, os que passaram e os que ficaram da Universidade de Brasília, da Universidade Federal de Goiás, Universidade do Kansas e de tantos outros lugares por onde passei e fui
sempre tão bem recebida. Não vou citar nomes porque tenho certeza que esqueceria alguém e não seria justa, mas sei que cada um deles sabe o quanto sou grata por tudo, desde discussões na
copa do Departamento de Zoologia até congressos e disciplinas que viravam a noite.

Um agradecimento mais do que especial ao meu orientador Prof. Ricardo Machado, além da orientação e confiança sou muito grata ao suporte e as oportunidades. Também sou muito grata a Profa. Ludmilla Aguiar, que além das colaborações em outros trabalhos durante o doutorado foi também o conselho de mãe quando nada parecia que iria dar certo. Agradeço a minha coorientadora Profa. Fernanda Werneck, grande pesquisadora e mulher, e com quem tive o prazer de trabalhar.

Todo o meu mais sincero obrigado e carinho ao Prof. A. Townsend Peterson, que sem
nada em troca me recebeu mais de uma vez na Universidade do Kansas, e cedeu seu tempo tantas outras vezes para me servir como um segundo coorientador, sou eternamente grata. Agradeço
muito aos amigos que me receberam em Lawrence-KS e também a Kathleen Boohr que sempre me hospedou em sua casa.

Agradeço aos amigos do IPAM, que entenderam as minhas loucuras e hiperatividades nesses últimos meses de fim de tese. Obrigada também por tudo o que me ensinaram até hoje e por me mostrarem um mundo lá fora precisando de ajuda. Obrigada a todos os amigos pelas experiências de campo, nem só de computador vive um Ecológo. Obrigada também pelas colaborações que sei que ainda estão por vir.

Meu mais carinhoso obrigado ao meu esposo Dário Henrique, sei que sem você a coragem e ânimo para continuar não seriam iguais, espero ser suporte para você como foi para mim tantas vezes. Obrigada também aos meus pais e irmão, mesmo separados geograficamente sei que acreditam nessa caminhada tanto quanto eu. Obrigada aos professores Miguel Marini, Mercedes Bustamante e Regina Macedo, que
me acompanharam da seleção a qualificação, com comentários sempre importantes e construtivos sobre o projeto, obrigada também pelas disciplinas que sempre me encantaram.
Agradeço aos membros da banca por terem aceitado o convite, certamente as contribuições serão fundamentais para a melhoria desse trabalho.

Por fim, mas certamente não menos importante obrigado a CAPES pela bolsa de doutorado e por viabilizar essa etapa tão importante, obrigada também a FAPDF que em tempo
de recessão econômica tornou possível às viagens aos EUA para aprender mais sobre esse mundo da modelagem climática.

Sumário

2		
	Introdução Geral	15
4	Referências	17
	Capítulo 1 – Distribuição e conservação das aves da família Furnariidae	
6	Resumo	
	Introdução	19
8	Métodos	
	Resultados	
10	Distribuição geográfica	
	Status de Conservação	
12	Perda recente de área no Brasil	
	Discussão	
14	Referências Bibliográficas	
	Capítulo 2 - Evolução climática do nicho ecológico das aves da família Furna	ariidae (Aves:
16	Passeriformes)	
	Resumo	
18	Introdução	
	Métodos	45
20	Hipótese Filogenética	45
	Modelo de Nicho Ecológico	45
22	Evolução e sobreposição de nichos	47
	Resultados	49
24	Discussão	56
	Referências	60
26	Material Suplementar	60
	Capítulo 3 - Efeitos potenciais das mudanças climáticas futuras na distribuição e co	omposição das
28	comunidades de aves da família Furnariidae	
	Resumo	
30	Introdução	111
	Métodos	115
32	Base de dados	

	Modelos de nicho	115
2	Impacto das mudanças climáticas sobre Furnariidae	117
	Resultados	118
4	Discussão	123
	Referências	137
6	Material Suplementar	127
	Considerações finais	137
8		
10		
12		
14		
16		
10		
18		
20		
20		
าา		
24		
<u> </u>		
26		
20		
28		
30		

Lista de Figuras

2 Capítulo 1

	Figura 1 - Distribuição das espécies da família Furnariidae de acordo com a BirdLife. Os valores
4	expressos no mapa indicam o número de espécies com distribuição sobreposta na região. a)
	Todas as espécies, b) Furnariini, c) Philydorini, d) Synallaxini, e) Dendrocolaptinae e f)
6	Sclerurinae
	Figura 2. – a) Diminuição do RLI por subfamília de Furnariidae entre os anos 2000 e 2012; b)
8	Dispersão dos valores de RLI das espécies em 2000 e 2012
	Figura 3. Perda de remanescentes entre os anos 2001 e 2015. 1- Amazônia, 2- Cerrado, 3-
10	Caatinga, 4- Mata Atlântica, 5- Pantanal e 6- Pampa
	Figura 4. Estimativa de perda de remanescentes naturais nas áreas de distribuição das espécies de
12	aves da família Furnariidae dentro do Brasil
	Capítulo 2
14	Figura 1. Distribuição climática e reconstrução de nicho das 214 espécies de aves neotropicais da
	família Furnariidae em relação à média anual de temperatura e precipitação total. As linhas
16	espessas em cinza indicam o nicho fundamental das espécies, enquanto as linhas espessas pretas
	mostram o intervalo climático acessível para as espécies, ou intervalo climático dentro de M. As
18	linhas pontilhadas indicam as situações onde houve somente a delimitação de parte do nicho
	realizado das espécies. A sequência numérica e consequentemente os nomes das espécies estão
20	organizados de mais recente (mais próximos da origem do gráfico) até o mais antigo (mais
	distante da origem do gráfico) na filogenia. Os valores no eixo y correspondem aos números dos
22	nós, que podem ser observados na Figura S3 54
	Figura 2. Relação entre a distância filogenética em número de nós e os valores dos índices de
24	sobreposição climática Schoener's D para a subfamília Sclerurinae
	Figura 3. Relação entre a sazonalidade da temperatura e a amplitude de nicho climático para
26	temperatura e precipitação de acordo com a PGLS (Phylogenetic Generalized Least-Squares). 55
	Figura S1 – Árvore filogenética com as 214 espécies analisadas nesse estudo mostrando a
28	numeração dos nós. Hipótese filogenética obtida de Derryberry et al. (2011)
	Figura S2 – Modelos de nicho ecológico para as espécies de aves da família Furnariidae. Os
30	pontos pretos indicam os pontos de ocorrência utilizados para treino dos modelos, enquanto os

polígonos indicam a hipótese M que restringiu a região de treino dos modelos individualmente.

- 4 uma escala de intensidade com valores indo de 1 a 0, onde valores mais próximos de 1 recebem a cor vermelha escura enquanto valore mais próximos de 0 recebem cores azuis mais fortes. 95
- 6 Capítulo 3
 - Figura 1. a) Mapa de densidade de centroides de distribuição das espécies da família Furnariidae
- 8 no presente, b) mapa de densidade de distribuição em 2070 utilizando cenário RCP 4.5 e c) mapa de densidade de distribuição em 2070 utilizando o cenário RCP 8.5. As setas indicam a mudança
- 10 da distribuição dos centroides do presente para 2070 nos respectivos cenários de concentração.
 Os gráficos circulares mostram a direção e intensidade das mudanças de centroide na família. 118
- 12 Figura 2. Tamanho da área de distribuição potencial das espécies de aves da família Furnariidae nos dois cenários RCPs para 2050 e 2070.
- Figura 3. Número de fragmentos de área potencial para as espécies de aves da família
 Furnariidae em dois cenários RCPs para 2050 e 2070.
- 18 Figura 5 Mudança na composição das comunidades de aves da família Furnariidae no período de 2050 e 2070 nos diferentes cenários de concentração de gases do efeito estufa. Os valores de
- 20 substituição variam de 0% a 40% de mudança na composição das comunidades, que pode ocorrer ou por chegada de novas espécies ou por perdas. Os valores de 0% indicam nenhuma
- 24 diferentes cenários de concentração e emissão de gases do efeito estufa. A linha e os pontos indicam a hipótese de movimento e os pontos de ocorrência para a espécie respectivamente. 135
- 28

Lista de Tabelas

-
`)
∠

	Tabela 1 - Proporção de ocupação de classes de vegetação por subgrupo de aves da família
4	Furnariidae
	Tabela S1 – Lista de espécies modeladas com o número de pontos de ocorrência utilizados para
6	teste e treino dos modelos e o valor de ROC parcial. Espécies em negrito foram utilizadas nas
	análises desse capítulo
8	Tabela S2 - Valores médios dos índices de sobreposição calculados par-a-par entre as espécies
	dos subgrupos da família Furnariidae67
10	Tabela S1. Tabela mostrando as espécies analisadas pontos de treino e teste e resultado do ROC
	parcial. As espécies em verde foram utilizadas nas analises desse trabalho 127
12	Tabela S2. Estatística descritiva das métricas de paisagem para as espécies estudadas 134
14	
16	
18	

Lista (de	Anexos
---------	----	--------

	Capítulo 2
4	Anexo 1 – Artigo publicado na revista Journal of Ornithology em 2016 como parte dos primeiros
	resultados desse capítulo
6	
8	
Ū	
10	
10	
12	
12	
14	
14	
16	
10	
10	
18	
20	
20	
22	
<u>L</u> L	
24	
24	
26	
26	
20	
28	
20	
30	

Introdução Geral

2

As influências do clima em delimitar os padrões de distribuição das espécies bem como 4 os impactos de suas recentes e rápidas mudanças têm sido um importante tópico na Ecologia nos últimos anos (Svenning, 2003; Thomas et al., 2004; Araújo & Rahbek, 2006; Bellard et al., 6 2012; Moritz & Agudo, 2013; Serra-Diaz et al., 2014). Modelos climáticos e suas projeções futuras em resoluções refinadas são uma valiosa ferramenta para identificar padrões e riscos

8 potenciais às espécies, e para definir estratégias para mitigar eventuais efeitos negativos sobre a biota (Bellard et al., 2012).

10 Mesmo sendo conhecido que o clima é um fator determinante na distribuição das espécies do planeta (Pearson & Dawson, 2003), ainda é incerta a extensão com que grandes 12 mudanças climáticas em curtas escalas de tempo afetam a biodiversidade, sendo cada vez mais frequentes trabalhos que buscam entender tal extensão (Moritz & Agudo, 2013). Técnicas de 14 modelagem de distribuição de espécies, bem como modelos de nicho ecológico, podem ser úteis para investigar o papel do clima atual na distribuição potencial das espécies, permitindo uma 16 avaliação dos impactos das mudanças climáticas passadas e futuras sobre os padrões ecológicos e biogeográficos (Serra-Diaz et al., 2014).

18 Previsões climáticas de impacto na biodiversidade em razão das rápidas mudanças do clima apontam para situações mais críticas no hemisfério sul do que no hemisfério norte, 20 mostrando um maior impacto no continente sul-americano (Urban, 2015). Há bastante tempo sabe-se da importância desse continente na manutenção de diversas espécies, especialmente 22 aves, onde a riqueza pode chegar até 500 espécies em um único sítio, aspecto que o torna a mais rica região de todo o planeta (Haffer, 1990). A América do Sul foi palco de uma das maiores 24 diversificações em escala continental observado no grupo de aves, a radiação da família Furnariidae (Remsen, 2003).

26

Historicamente, as aves da família Neotropical Furnariidae tem mostrado taxas de diversificação maiores do que aquelas mostradas por outros grupos de aves (Derryberry et al., 28 2011 e Jetz et al., 2012). Mesmo que a família Furnariidae exiba atualmente uma limitação de

evolução fenotípica, continua a ter altas taxas de especiação, o que pode ocorrer basicamente

- 30 pela baixa restrição ecológica (Derryberry et al., 2011). Algumas hipóteses com relação ao clima têm sido propostas para explicar altas taxas de divergência dentro de algumas linhagens. Uma
- 32 das mais conhecidas sugere que nos ambientes onde a amplitude térmica é baixa (pequenos

intervalos entre valores máximos e mínimos de temperatura) as espécies tenderiam a apresentar
amplitudes de nicho cada vez menores, especializando-se em alguns intervalos específicos do clima (Janzen, 1968, Hua, 2016). Tais especializações podem levar as espécies a exibirem
preferências às condições climáticas muito específicas para a persistência, e assim colocando-as em risco em cenários de grande mudança no clima.

A persistência das espécies, no entanto, não depende somente da existência de áreas que apresentem altas adequabilidades ambientais, mas também da capacidade das mesmas em acompanharem o ritmo das mudanças climáticas (Loarie *et al.*, 2009), esperadas de ocorrerem cada vez mais rapidamente no futuro em razão da interferência humana no regime climático.
Assim, incorporar o componente filogenético é extremamente importante para entender as tendências evolutivas e potencial adaptativo dos táxons em questão frente às alterações climáticas. A modelagem da distribuição potencial de espécies associada às hipóteses filogenéticas é capaz de determinar a evolução do nicho climático dentro e entre os clados estudados (Eaton *et al.*, 2008; Anciães & Peterson, 2009; Sexton et al., 2017). É dessa forma que, ao integrar as abordagens históricas e ecológicas (Nyari & Reddy, 2013), torna-se possível

16 avançar na elucidação de padrões de distribuição ao longo do tempo, além de auxiliar na identificação de refúgios da biodiversidade (Moritz & Agudo, 2013).

18 Considerando o contexto apresentado acima e a necessidade de entender como o clima pode moldar e influenciar a distribuição das espécies ao longo do tempo, sem, contudo, negligenciar o efeito filogenético, a presente tese foi estruturada em três capítulos que têm como finalidade: 1) entender a distribuição e status de conservação da família Furnariidae, avaliando a perda de remanescentes naturais nos últimos 10 anos para as espécies no Brasil, 2) avaliar a distribuição climática das espécies da família bem como entender, por meio de análises filoclimáticas, suas rápidas taxas evolutivas ao longo do tempo e 3) avaliar o impacto das mudanças climáticas futuras para a persistência das espécies da família.

26

28

Referências

٢	٦	۱	
	1	,	
4	<u>_</u>		
_		-	

	Anciães, M. & Townsend, P. A. (2009) Ecological niches and their evolution among Neotropical
4	manakins (Aves: Pipridae). Journal of Avian Biology, 40, 591-604.
	Araújo, M.B. & Rahbek, C. (2006) How does climate change affect biodiversity? Science, 313,
6	1396-1397.
	Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. (2012) Impacts of
8	climate change on the future of biodiversity. Ecology letters, 15, 365-377.
	Derryberry, E.P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R.T., Cracraft, J., Aleixo, A., Pérez-
10	Emán, J., Remsen Jr, J.V. & Brumfield, R.T. (2011) Lineage diversification and
	morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds
12	and woodcreepers (Aves: Furnariidae). Evolution, 65, 2973-2986.
	Eaton, M.D., Soberón, J. & Peterson, A.T. (2008) Phylogenetic perspective on ecological niche
14	evolution in american blackbirds (Family Icteridae). Biological Journal of the Linnean
	<i>Society</i> , 94 , 869-878.
16	Haffer, J. (1990) Avian species richness in tropical South America. Studies on Neotropical
	Fauna and Environemnt, 25 ,157-183.
18	Hua, X. (2016) The impacts of seasonality on niche breadth, distribution range and species
	richness: a theoretical exploration of Janzen's hypothesis. Proceedings of the Royal
20	<i>Society B</i> , 283 ,20160349.
	Janzen, D. (1967) Why moutain passes are higher in the tropics. American Naturalist, 101, 233-
22	249.
	Loarie, S.R., Duffy, P.B., Hamilton, H., Asner, G.P., Field, C.B. & Ackerly, D.D. (2009) The
24	velocity of climate change. Nature, 462, 1052-1055.
	Moritz, C. & Agudo, R. (2013) The future of species under climate change: resilience or decline?
26	Science, 341 , 504-508.
	Nyari, A.S. & Reddy, S. (2013) Comparative phyloclimatic analysis and evolution of ecological
28	niches in the scimitar babblers (Aves: Timaliidae: Pomatorhinus). PLoS One, 8, e55629.
	Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the
30	distribution of species: are bioclimate envelope models useful? Global ecology and
	<i>biogeography</i> , 12 , 361-371.

	Remsen, J., V. (2003) Geographic variotion, zoogeography, and possible rapid evolution in some
2	Cranioleuca spinetalis (Furnariidae). Wilson Bulletin, 96,515-523.
	Serra-Diaz, J.M., Franklin, J., Ninyerola, M., Davis, F.W., Syphard, A.D., Regan, H.M. &
4	Ikegami, M. (2014) Bioclimatic velocity: the pace of species exposure to climate change.
	Diversity and Distributions, 20, 169-180.
6	Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J.E., Stephens, M.R., & Slatyer, R.A. (2017) Evolution of
	ecological niche breadth. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 48, 183-
8	206.
	Svenning, J.C. (2003) Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate
10	tree flora. <i>Ecology Letters</i> , 6 , 646-653.
	Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C.,
12	Erasmus, B.F.N., De Siqueira, M.F., Grainger, A. & Hannah, L. (2004) Extinction risk
	from climate change. Nature, 427, 145-148.
14	Urban, M. (2015) Acceleration extinction risk from climate change. Science, 348, 571-573.
16	
18	
•	
20	
22	
LL	
24	
<u> </u>	
26	
28	

Capítulo 1 – Distribuição e conservação das aves da família Furnariidae e impacto da 2 perda de remanescentes nas aves do Brasil

4 **Resumo**

O presente capítulo buscou avaliar por meio dos polígonos de distribuição as classes de coberturas da terra ocupadas pelas espécies da família Furnariidae bem como o estado de conservação de uma das mais ricas e diversas famílias da ordem Passeriformes estritamente Neotropical. Novas ferramentas de avaliação da taxonomia, bancos de dados globalmente fomentados e órgão de monitoramento do status de conservação apareceram ao longo do tempo, possibilitando conhecer, mesmo que em escala mais grosseira, a distribuição das espécies e seu estado de conservação. Além de ocupar grande variedade de estratos terrestres no continente sulamericano, as espécies de Furnariidae têm distribuição que abrange toda a região Neotropical, exibindo padrões de distribuição bastante heterogêneos, com espécies mais localmente

14 distribuídas e outras com ocorrência mais ampla. Apesar de não apresentar grande número de espécies em perigo, vários representantes da família mostram uma piora no status de conservação

- 16 ao longo do tempo, principalmente em virtude da perda de ambientes. A rápida taxa de desmatamento, principalmente associada aos ambientes florestais, particularmente no Brasil, que
- 18 é o país que abrange mais de 50% da distribuição de todo o grupo, pode diminuir ainda mais o status de conservação dessse grupo, colocando em risco sua persistência no longo prazo.

20 Introdução

A família Furnariidae

22

A família Furnariidae pertence à infraordem Furnariides, o maior clado de aves
neotropicais (Moyle *et al.*, 2009). Atualmente, ocupa a posição de maior família de aves
Suboscines na região Neotropical, com mais de 293 espécies reconhecidas, distribuídas em 73
gêneros e três subfamílias distintas, sendo elas: Furnariinae, Dendrocolaptinae e Sclerurinae. A
primeira delas ainda pode ser dividida em três clados distintos: Synallaxini, Philydorini e
Furnariini (Derryberry *et al.*, 2011). O grupo compreende desde aquelas espécies conhecidas por
suas nidificações em formações semelhantes a fornos de barro (*ovenbirds*) até espécies de
arapacus (*woodcreepers*), sendo que esse segundo grupo foi adicionado posteriormente à família.

Recentemente foram descritas 350 linhagens diferentes para *ovenbirds* (Tobias *et al.*, 2014).

Em geral, as espécies da família Furnariidae apresentam um tamanho pequeno a médio,
variando desde 10 cm para as espécies do gênero *Xenops*, até 36 cm para a espécie *Nasica longirostris*, única do gênero (Remsen, 2003). As espécies de Furnariidae exibem geralmente
asas curtas e arredondadas e as cauda com retrizes caracterizadas pela raque ligeiramente enrijecida. Poucas famílias apresentam tanta variação na morfologia da cauda como na família
Furnariidae, caractere que é frequentemente utilizado para dar nome ao grupo (Remsen, 2003). As espécies possuem colorações com pouca variação dentro do mesmo grupo, ou seja, o resultado de uma limitada evolução fenotípica. Dentro da família também há pouca variação na coloração, sendo frequentemente composta das cores marrom, misturadas a tons escuros de verde

10 ou vermelho (Moyle *et al.*, 2009; Remsen, 2003).

As aves da família são todas diurnas e habitam uma grande diversidade de estratos 12 terrestres presentes no Neotrópico (Marantz *et al.*, 2003), sendo reconhecidos como o grupo de aves neotropicais mais diverso, tanto em termos de história natural quanto em termos de 14 utilização de hábitat (Leisler, 1977). Seus representantes podem ser encontrados desde as porções mais elevadas dos Andes, como por exemplo, as florestas de *Polylepis* a 5000m de 16 altitude, na Puna, até espécies que habitam regiões baixas da Amazônia, como observado para o gênero *Sclerurus* (Fjeldsa *et al.*, 2005; d'Horta *et al.*, 2013). São aves com um comportamento 18 alimentar predominantemente insetívoro, no entanto existem representantes que se alimentam de sementes, frutas, ovos, pequenos lagartos e sapos (Skutch, 1996).

Apesar de os Suboscines serem pouco estudados em relação ao seu grupo irmão Oscines (Tobias *et al.*, 2012), a família Furnariidae apresenta uma vasta literatura. Trabalhos a respeito da
reprodução (Rubio & Pinho 2008; Marini *et al.*, 2012), diferenciação morfológica (Moreno, 2007; Faria, 2007; Bolívar-Leguizamón & Silveira, 2015), diversificação (Garcia-Moreno *et al.*,

24 1999; Fjeldsa *et al.*, 2005; Irestedt *et al.*, 2009; Derryberry *et al.*, 2011; d'Horta *et al.*, 2012, Tobias *et al.*, 2014; Seeholzer *et al.*, 2017), entre outros temas são facilmente encontrados na

26 literatura científica. Mais especificamente relacionado a diversificação da família, Seeholzer *et al.*, (2017) recentemente apontaram o clima como fator fundamental que explica a riqueza de

28 espécies e taxas de diversificação.

Reconhecida como grupo natural há aproximadamente 160 anos, a família representa um 30 caso particularmente especial de radiação continental, com 100% dos gêneros e aproximadamente 97% das espécies com ocorrência na América do Sul, os demais 3% ocorrem na América Central, indo até o sul do México (Remsen, 2003; Claramunt 2010). As relações de

2 parentesco do grupo mantêm-se em constante debate e vêm sendo melhor esclarecidas com análises filogenéticas.

4

Mesmo em 2002, quando já era estabelecido que a subordem Suboscines representava de fato um grupo monofilético, o caráter monofilético das famílias dentro dessa subordem já era 6 contestado (Irestedt et al., 2002). Por outro lado, a monofilia existente entre Furnariinae e

Dendrocolaptinae já era fortemente sustentada, tanto por análises morfológicas da siringe (Ames,

- 8 1971) ou hibridização do DNA (Sibley & Ahlquist, 1984) quanto por sequenciamento de DNA (Irestedt et al., 2001).
- 10 Um pouco mais tarde, Chesser (2004) apresentou uma nova filogenia para os Passeriformes suboscines do Novo Mundo e sugeriu a monofilia entre Dendrocolaptinae e 12 Furnarinae. Nessa visão, os gêneros Sclerurus e Geositta seriam o grupo irmão basal dos atuais
- Dendrocolaptinae. Tanto Chesser (2004) quanto Irestedt et al. (2002) corroboraram a hipótese de
- 14 que Furnariidae, assim como delimitado por Vaurie (1971, 1980), só poderia ser uma família monofilética com a inclusão de Dendrocolaptidae.
- 16 Pouco tempo depois, Moyle et al. (2009) apresentaram uma outra proposta de classificação filogenética para infraordem Furnariides. A partir de 88% de todos os gêneros da infraordem, os
- 18 autores apresentaram Furnariidae como grupo irmão de Formicariidae, compondo assim a superfamília Furnarioidea. A topologia apresentada por Moyle et al (2009) confirma novamente a
- 20 monofilia de Furnariidae na presença de Dendrocolaptidae, bem como novas relações entre as espécies.
- 22 Derryberry et al. (2011) estabeleceram a atual representação das relações filogenéticas na família, apresentando a maior e mais completa filogenia datada para o grupo, que continha 285 24 das 293 espécies reconhecidas naquele momento. Adicionalmente à datação das espécies, os
- autores mostraram que independentemente das limitações sobre a evolução fenotípica o grupo
- 26 exibia uma alta taxa de especiação. Na sequência, Jetz et al. (2012) verificaram as taxas de diversificação, que representa o balanço entre a formação de novas espécies (especiação) e a
- 28 extinção de existentes, para todas as aves do mundo, e confirmaram as altas taxas discrepantes de diversificação da família Furnariidae. A taxa média de diversificação indicada por Jetz e
- 30 colaboradores (op. cit.) para as Aves como um todo foi de aproximadamente 0,24 espécies por

milhões de anos e Furnariidae apresentou valores que variaram de 1,00 a 4,00 espécies por milhão de anos (Derryberry *et al.*, 2011; Jetz *et al.*, 2012).

2

A família Furnariidae tem se diversificado há 30 milhões de anos, mostrando uma relação
positiva entre a idade do clado e a quantidade de espécies nele contida (Derryberry *et al.*, 2011),
Desta forma, pode ser inferido que fatores de saturação de nicho ou até mesmo outros limitantes
para tamanho do clado não têm agido na diminuição da acumulação de espécies nessa família (Rabosky, 2009). Esses resultados, não somente chamam a atenção para a rápida divergência de
aves neotropicais, mas também apontam para uma complexa radiação que pode acumular influências históricas e ecológicas, que podem explicar a diversificação do grupo em longas e
curtas escalas temporais respectivamente (Crisci *et al.*, 2006).

Dentre as subfamílias, a que chama mais atenção pelo número de representantes é a
12 Furnariinae. O clima é tido como um fator de grande influência na sua diversificação, principalmente quando observamos que além da alta riqueza da sub-família, a distribuição dos
14 seus representantes está fortemente relacionada às áreas abertas da América do Sul que sofreram uma considerável expansão há aproximadamente 15 milhões de anos (Zachos *et al.*, 2001). No
16 entanto, Derryberry *et al.* (2011) apontam que a subdivisão de Furnarinae em Synallaxini, Phylidorini e Furnarini teria ocorrido anteriormente ao sugerido por Irestedt *et al.* (2009).

18 Considerando que mesmo clados com alto número de espécies continuam a apresentar altas taxas de diversificação, tornou-se interessante avaliar se e como as espécies da família têm 20 particionado os nichos ecológicos ao decorrer do espaço ambiental, aspecto que poderia evitar saturações de nicho. Essa questão tem sido ainda pouco explorada e na literatura são encontradas 22 conclusões divergentes (*e.g.* Rabosky, 2009; Chejanovski & Wiens, 2014; Title e Burns, 2015).

Várias hipóteses têm sido propostas para explicar a relação da riqueza de espécies com a
amplitude de ocupação climática, e muitas sugerem que a redução da amplitude térmica favoreceria a evolução daquelas espécies com baixa amplitude de nicho, aspecto que ressalta a
efetividade de barreiras climáticas (Janzen, 1967). Outra hipótese frequentemente recorrida é a de que as espécies tendem a procurar regiões de clima ótimo frente às mudanças climáticas,
levando a um estreitamento cada vez maior do volume de nicho ocupado, favorecendo assim a fragmentação de populações (Ghalambor *et al.*, 2006; Chejanovski & Wiens, 2014).

30 Apesar de o clima ser um parâmetro frequentemente recorrido para explicar taxas de diversificação e número de espécies, a região tropical ainda é foco de poucas investigações com

esse escopo. A família Furnariidae representa um grupo interessante para ampliar o
entendimento do efeito do clima nos padrões de diversificação na região Neotropical, tanto por sua ampla distribuição na região, quanto pela diversidade de padrões de riqueza e distribuição
4 (Fjeldsa *et al.*, 2005).

Mesmo que a família possa ocorrer em toda a diversidade de estratos terrestres observados
na região Neotropical, Furnariidae exibe preferência por ambientes florestais, ocorrendo uma forte dependência desses ambientes para alimentação e nidificação, principalmente na subfamília

8 Dendrocolaptinae. São essas áreas de cobertura florestal que hoje sofrem grande impacto por desmatamento, principalmente na Pan-Amazônia, onde os avanços das atividades de plantio de

10 soja, produção de óleo de palma e pecuária, colocam em risco a manutenção desses ambientes (Perz *et al.*, 2005).

12 Conversão de ambientes naturais no Brasil

Atividades humanas, principalmente aquelas ligadas à conversão de ambientes naturais estão entre as principais causas de perda da biodiversidade. Estimativas mostram que as conversões de ambientes naturais puderam diminuir a riqueza de comunidades em até 76.5% em média (Newbold *et al.*,2015). Tais impactos vêm hoje acompanhados das alterações climáticas cada vez mais intensificadas, que levam não somente a perda física de ambientes, mas também a perda de ambientes adequados para a persistência (Bateman *et al.*, 2015).

O Brasil é o maior país dentro da região Neotropical, cobrindo em torno de 41% de toda a sua extensão, abrigando uma grande riqueza de espécies dessa família. Infelizmente, o Brasil
também é o país com as maiores taxas de desmatamento nessa região (Fearnside, 2005, Arima et al., 2014). Os recentes avanços das atividades agropecuárias na região da Amazônia brasileira
continuam a restringir a distribuição dessas espécies, degradando seus ambientes naturais e potencialmente levando a perda dessas espécies (Roriz *et al.*, 2017).

Atualmente no Brasil, grande parte do desmatamento ocorre em áreas privadas, sendo que as florestas na região da Amazônia Legal (região delimitada pelos estados que compõe o bioma Amazônico, incluindo a totalidade dos estados do Mato Grosso e Tocantins e parte do estado do Maranhão), requerem legalmente a manutenção de 80% de remanescentes. Posto isso, mesmo que considerássemos a adequação de todos os proprietários as leis ainda sim teriam um impacto considerável na manutenção da biodiversidade. Um estudo analisando insetos, plantas e aves,

mostrou no estado do Pará, que a perda de 20% de floresta primária resultou na perda de 39 a

- 2 54% do valor de conservação dessas áreas (Barlow et al., 2016). Torna-se portanto mais que urgente não somente entender a distribuição das aves da família Furnariidae, mas também quais
- 4 são os impactos nessa família e também como vêm respondendo temporalmente seu estado de conservação.

Adicionalmente, o interesse na família vem crescendo cada vez mais, impulsionado principalmente pelo seu número de espécies, variação de padrões de distribuição e radiação bem
estabelecida geograficamente, podendo servir como um excelente modelo para entender a dinâmica e o impacto do clima nas espécies desses ambientes. Seguindo a apresentação da
família, o presente capítulo tem o objetivo de 1) caracterizar a distribuição das espécies da

12 ambientes florestais do que nos demais ambientes em razão principalmente da subfamília Dendrocolaptidae, 2) quantificar a perda de remanescentes naturais para as subfamílias no Brasil

família em relação ao uso e cobertura do solo, sob a hipótese de que há uma maior riqueza em

e 3) quantificar a mudança do status de conservação do grupo, sob a hipótese de que há um declínio em seu estado, justificado principalmente pela perda de ambientes florestais.

16 Métodos

Para caracterizar a distribuição das espécies de aves da família Furnariidae, nós obtivemos
os polígonos de distribuição das espécies disponibilizados pela *BirdLife International* (http://birdlife.org), um banco de dados que traz a distribuição das aves do mundo. Dessa forma a
delimitação do polígono pretende mostrar a área de ocorrência das espécies individualmente. Os polígonos de distribuição foram elaborados majoritariamente com a utilização do método de
polígono mínimo convexo, que representa a área da espécie de acordo com a ligação dos pontos mais periféricos. Parte desses polígonos contou também com a inspeção de especialistas para
refinamento da representação cartográfica. Apesar dos dados serem grosseiros para a maior parte das espécies, a *BirdLife* liderou o caminho para avaliações do status de conservação das espécies, sendo ainda uma importante fonte de dados (Rodrigues *et al.*, 2006).

Optamos pela não caracterização da distribuição das espécies por meio de modelos correlativos de distribuição das espécies (SDM) em razão primeiramente da grande diversidade de espécies. Uma vez que as espécies sofrem em muitos casos impactos importantes de características biológicas, o uso de modelos de nicho climático como os que serão apresentados nessa tese seria ineficiente para a caracterização da distribuição, tornando necessária uma inspeção mais minuciosa das variáveis que influenciam a distribuição de cada uma das espécies

- 2 estudadas. Em segundo lugar a decisão de manter o uso dos polígonos de distribuição visa adotar a mesma fonte de informação usada pela União Internacional para a Conservação da Natureza
 4 (IUCN) para a elaboração da lista vermelha das espécies ameaçadas, já que parte das análises do
- estudo objetivou a avaliação do status de conservação dos Furnariidae.
 Aqui avaliamos, a partir do cruzamento dos polígonos de distribuição das espécies, a exploração das diferentes classes de ocupação da terra. Para verificar a tendência das subfamílias
 pertencentes a família Furnariidae em ocupar distintos tipos de uso da terra, os polígonos de distribuição foram contrapostos ao mapa de cobertura da terra produzido pelo Global Land
- 10 Cover 2000 Project (https://vegetation.cnes.fr), que mostra a distribuição da vegetação em uma resolução de 5 arc-min ou aproximadamente 9x9km. Optamos pela utilização desse dado por
 12 trazer uma abordagem metodológica padrão para toda a área analisada.

Para verificar a dinâmica temporal do status de conservação das espécies na lista
vermelha de espécies ameaçadas, calculamos o *Red List Index* (RLI). O RLI é um indicador que fornece a tendência de ameaça das espécies ao longo do tempo com base nos status
disponibilizados pela Lista Vermelha de Espécies Ameaçadas (IUCN, 2001). Sendo assim, o índice avalia as mudanças nos status das espécies, status que se baseiam em características como:
tamanho populacional, taxa de declínio ou aumento de indivíduos nas populações e área de distribuição das espécies. O índice varia de 0 a 1, onde valores próximos a 0 indicam alta
deterioração do grupo de espécies analisados, enquanto valores próximos a 1 indicam excelente estado de conservação (Butchart *et al.*, 2007). Para a análise, foram levantados dados das listas
de 1988, 2000 e 2012, que são os anos que apresentam todas as espécies estudadas.

Para avaliar a perda de habitat atual em uma escala mais fina, analisamos somente as
espécies que possuíam mais de 10% da sua distribuição no Brasil e observamos a perda de áreas nativas ocupadas individualmente pelas espécies da família ao longo do tempo. Para isso
utilizamos os mapas de uso e cobertura da terra para o Brasil do projeto MapBiomas coleção 2.1 (http://mapbiomas.org). Para caracterizar a perda de vegetação remanescente, reclassificamos os
mapas em três diferentes classes: 1) áreas naturais, essas áreas incluem as classes primárias 1 e 2 do projeto, excetuando a classe de número 1.2 por indicar atividade de silvicultura, 2) áreas
antrópicas, que inclui toda a classes primárias do grupo 3 ("Uso Agropecuário") e por fim a

classe 3) demais áreas, que incluem todas as demais classes, como por exemplo corpos d´água. A

legenda contendo classes de mapeamento está disponível as em 2 http://mapbiomas.org/pages/legenda. O projeto tem o objetivo de classificar o uso e cobertura do Brasil desde 2000 até 2016 com uso das imagens Landsat (30x30m), fornecendo uma resolução 4 mais fina para a ocupação e perda ao longo do tempo. Por fim foi computado como perda de remanescentes a diminuição da área anteriormente descrita como classe 1. Analisamos a cobertura para cada espécie para os anos de 2001 a 2015. Todas as análises desse capítulo foram 6 realizadas no programa R (R Core Team, 2014) e com o uso do pacote raster (Hijmans & Etten, 8 2014).

2011).

Resultados

10 Distribuição geográfica

As espécies da família Furnariidae estão distribuídas desde o extremo sul da América do
12 Sul até quase o extremo norte do México (Figura 1a), com uma forte associação com fitofisionomias florestais, sendo essa a principal classe de cobertura do solo para a família
14 (Tabela 1). A forte associação com ambientes florestais resulta em uma grande riqueza espécies para a região da Pan-Amazônia.

16 Contrastando em número de espécies e também pela sua ampla ocorrência em todo o continente sul-americano, Furnariinae ocorre desde o México até o extremo sul do continente 18 Sul-Americano, apresentando uma grande quantidade de representantes florestais ocupando a região da floresta Amazônica. Esse grupo possui espécies ocupando basicamente todas as 20 coberturas terrestres da região neotropical. A tribo Furnariini, que abriga gêneros como *Furnarius, Upucerthia* e *Cinclodes*, tem uma distribuição ocorrendo desde o extremo Sul do 22 continente até o extremo norte da América do Sul, mostrando uma grande concentração de espécies em regiões de matas secas como no norte da Argentina e no oeste da Bolívia e no 24 nordeste do Brasil (Figura 1b). Apesar da ampla distribuição florestal, sua diversidade de ambientes abrange também áreas de pastagem e vegetações abertas.

A segunda tribo da subfamília Furnariinae é Philydorini, que apresenta o maior número de espécies tipicamente florestal de toda a subfamília, tendo como principais gêneros *Phylidor* e
 Automolus que ocorrem principalmente na Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia e Brasil, com poucos representantes ocorrendo acima de 1500 metros de altitude (Figura 1c).

Por fim, a terceira tribo da subfamília Furnariinae é Synallaxini, com mais de 128
espécies se destaca pela alta riqueza na família. Tem uma ampla distribuição em todo o continente sul-americano, com alta sobreposição de espécies na região norte da Argentina,
principalmente em matas secas (Figura 1d). Destaca-se principalmente por abrigar a subtribo Sinallaxina que contém o gênero *Synallaxis*, o maior e mais amplamente distribuído gênero de toda a família Furnariidae. Entre todos os subgrupos de Furnariidae, Synallaxini é o que apresenta uma distribuição mais diversa entre os tipos de cobertura analisados, sendo observada

8 inclusive uma alta prevalência de pastagens nas áreas de distribuição para esse grupo (Tabela 1).
 A presença de gêneros como *Asthenes* e *Leptasthenura* inclui representantes que habitam áreas

mais elevadas na América do Sul e no Brasil, como por exemplo, o sul da Cadeia do Espinhaço.
 Além disso, a presença de *Cranioleuca* dentro desse grupo adiciona uma grande variedade de

12 ambientes, com espécies que exploram desde ambientes florestais até áreas fortemente degradadas, como por exemplo, *Cranioleuca hellmayri*.

- 14 A subfamília Dendrocolaptinae, muitas vezes referenciada como família por seu histórico taxonômico, possui cerca de 50 espécies distribuídas em 17 gêneros atualmente reconhecidos de arapaçus. A subfamília distribui-se ao longo de todo o Neotrópico, indo desde o sul do México até a porção central da Argentina (Figura 1e). Possui a segunda maior proporção de distribuições abrangendo áreas de elevada cobertura florestal (Tabela 1), com alguns pouco representantes habitando áreas abertas como o Cerrado brasileiro (i.e. *Lepidocolaptes angustirostris*).
- 20 Por fim, a subfamília Sclerurinae possui apenas dois gêneros, sendo eles *Geositta* e *Sclerurus*, com distribuições distintas. O gênero *Geositta* tem distribuição estreitamente
 22 relacionada com a cadeia montanhosa dos Andes, ocorrendo desde a Terra Del Fuego no extremo sul do continente até a região da costa do Pacífico no Chile, Peru e Equador (Figure 1e).
 24 Destacando-se pela distribuição dissociada da cadeia Andina, a espécie *Geositta poeciloptera*, já descrita como endêmica do Cerrado, habita as formações de campos limpos e sujos da região
- 26 central do Brasil. Ocorrendo em regiões e formações vegetais diferentes daquelas descritas para seu gênero irmão, *Sclerurus* é um gênero que inclui espécies com ocorrência fortemente
- 28 relacionada às formações florestais, sendo especializadas em sub-bosques e, diferentemente de *Geositta poeciloptera*, são dificilmente encontradas em áreas desmatadas.



Figura 1 - Distribuição das espécies da família Furnariidae de acordo com a *BirdLife*. Os valores
expressos no mapa indicam o número de espécies com distribuição sobreposta na região. a)
Todas as espécies, b) Furnariini, c) Philydorini, d) Synallaxini, e) Dendrocolaptinae e f)
Sclerurinae.

Status de Conservação

De acordo com a lista vermelha das espécies ameaçadas, a subfamília Furnariinae é aquela que apresenta um maior nível de ameaça, com 13 espécies na categoria Vulnerável, cinco
espécies Em Perigo e duas espécies Criticamente Em Perigo. Em seguida, está a subfamília Dendrocolaptinae com duas espécies vulneráveis e por fim a subfamília Sclerurinae com uma
espécie vulnerável. Uma vez que a perda de hábitat tem se intensificado com o passar do tempo, cada vez mais notamos um avanço das ameaças, sendo que em 2000 existiam 14 espécies
vulneráveis e em 2012 o número passou para 16 espécies na categoria Vulnerável.

A família apresentou um decaimento no status de conservação das espécies entre os anos de 2000 e 2012 (Figura 2) indo de 0.97 em 2000 para 0.93 em 2012. O ano de 1988 foi excluído em razão da alta quantidade de espécies sem dados. Dentre as três subfamílias, Furnariinae é a

12 que apresenta um maior decaimento do índice de ameaça para o grupo, indo de 0.941 para 0.910, seguido por Sclerurinae e Dendrocolaptinae com uma queda de 0.030 e 0.015 pontos do índice

14 respectivamente. Apesar dos valores serem considerados baixos dentro da interpretação do índice, não houve aumento na qualidade de conservação para nenhuma espécie dentro do grupo,

- 16 o que chama atenção para o status de algumas espécies e pede que atitudes para a conservação dessa família sejam tomadas, evitando a perda de espécies e a inserção de representantes fora de
- 18 risco na lista de ameaçadas.

20 Tabela 1 – Proporção de ocupação de classes de vegetação por subgrupo de aves da família Furnariidae

Subgrupo	Floresta	Pastagem	Mosaico de	Vegetação	Agrícola	Áreas	Áreas	Solo	Outras
			vegetação	aberta		urbanas	alagadas	exposto	
Furnariini	39,0%	9,7%	9,0%	16,2%	11,5%	0,3%	3,8%	3,6%	6,9%
Philydorini	70,0%	3,3%	2,5%	16,5%	0,9%	1,3%	4,6%	0,6%	0,3%
Synallaxini	26,2%	15,7%	27,6%	17,6%	3,4%	0,9%	4,7%	0,9%	2,9%
Dendrocolaptinae	66,4%	3,8%	2,6%	18,0%	1,0%	1,8%	4,0%	2,2%	0,3%
Sclerurinae	51,7%	4,8%	4,7%	26,9%	1,0%	2,1%	6,4%	1,0%	1,3%



Figura 2. – a) Diminuição do RLI por subfamília de Furnariidae entre os anos 2000 e 2012; b)
18 Dispersão dos valores de RLI das espécies em 2000 e 2012.

Perda de remanescentes no Brasil

A perda de remanescentes no Brasil entre os anos de 2001 e 2015 aconteceu para quase todos os biomas, excetuando-se a Caatinga e a Mata-Atlântica. Apesar da maior perda ser vista
para o Pampa (-50%) tal resultado pode estar relacionado tanto a dificuldade de mapeamento de desmatamento na região quanto com a reclassifica, uma vez que o bioma é caracterizado por pastagens naturais. O Pantanal, Cerrado e Amazônia tiveram uma perda acentuada dos seus remanescentes, sendo eles de 11%, 6% e 4% respectivamente (Figura 3).



Figura 3. Perda de remanescentes entre os anos 2001 e 2015. 1- Amazônia, 2- Cerrado, 3 Caatinga, 4- Mata Atlântica, 5- Pantanal e 6- Pampa.

30

Das 283 espécies analisadas 83 mostravam mais de 10% de sua ocorrência no Brasil e
foram, portanto, analisadas. Considerando toda a ocorrência dos subgrupos, Philydorini possuiu
maior representatividade, com 60% de toda área de distribuição ocorrendo no Brasil, seguido por
Dendrocolaptinae (53%), Sclerurinae (50%), Synallaxini (47%) e Furnariini (46%). Todos os
subgrupos mostraram um decaimento dos remanescentes de vegetação natural entre os anos de
2001 e 2015 (Figura 4).

Foi estimado entre os anos 2001 e 2015 uma redução média de 10% de remanescentes de 38 vegetação nativa para os subgrupos da família Furnariidae. Assim como esperado, em razão da forte associação das espécies com ambientes florestais, Dendrocolaptinae foi o grupo que em média mais perdeu área nativa entre os anos de 2001 e 2015 (Figura 4), com uma média de perda

de remanescente de 62.349 km², seguido por Sclerurinae com uma média de 59.975km². A maior

- 4 perda de área de remanescente dentro da distribuição das espécies ocorreu também em Dendrocolaptinae, para a espécie *Sittasomus griseicapillus*, com mais de 210.000 km² perdido
- 6 entre os tempos analisados. Essa espécie representa a maior distribuição em termos de área da subfamília.



2



Figura 4. Estimativa de perda de remanescentes naturais nas áreas de distribuição das espécies de 24 aves da família Furnariidae dentro do Brasil.

Discussão

- As aves da família Furnariidae exibem uma grande variação na distribuição e ocupação
 de ambientes, com espécies ocorrendo desde ambientes ao nível do mar até as áreas mais altas da região Neotropical. A divisão da família em três subfamílias, e sequente divisão da subfamília
 Furnariinae em três diferentes tribos por Derryberry *et al.* (2011), mostra uma grande variação no
- número de espécies e ocupação de ambientes por subgrupos, revelando alguns mais associados

às formações florestais como Dendrocolaptinae e grupos extremamente mistos, como visto na
subfamília Sclerurinae.

Grande parte da distribuição das espécies da família Furnariidae foi caracterizada pela
presença de formações florestais, o que mostra a forte dependência desse grupo em relação a esse
tipo de vegetação. Apesar de a família ocupar todos os ambientes e algumas espécies serem
também encontradas em ambientes degradados ou urbanos, como no caso de *Furnarius rufus*,

diversos gêneros dessa família dependem exclusivamente de ambientes bem conservadas para a
persistência de suas populações (d'Horta *et al.*, 2012; Hosner *et al.*, 2015; Carvalho *et al.*, 2017).
Tal dependência coloca em risco a persistência dessas espécies, em razão principalmente das

10 rápidas taxas de conversão na América do Sul (Hansen *et al.*, 2013), não somente associadas ao bioma Amazônico, mas também em outros biomas como o Cerrado, atualmente alvo das maiores

12 taxas de desmatamento do Brasil (Strassburg *et al.*, 2017).

A análise do RLI revelou uma situação preocupante para a conservação das espécies 14 desse grupo, mostrando uma deterioração do status de conservação das espécies dessa família, com o menor valor encontrado de RLI em 0.87 ou 87%. Avaliando as tendências dos status de 16 conservação das aves do mundo, Butchart et al. (2004) mostraram que há uma contínua deterioração do status de conservação das espécies de aves, indicando que as espécies de aves 18 neotropicais exibiram em 2004 o melhor RLI na comparação com aves localizadas em outras regiões. No entanto, a média encontrada nesse trabalho para as espécies de Furnariidae mostra 20 valores menores de RLI do que os valores encontrados para as aves da região, sendo Furnariinae a subfamília com os resultados mais alarmantes, tanto com relação ao declínio mais acentuado 22 quanto por apresentar os menores índices em todos os períodos analisados. Os dados de Furnariinae apresentaram um valor de RLI 5% inferior do que observado para as aves 24 neotropicais (Butchart et al., 2004);

O RLI apresenta diversas críticas, entre elas está à dependência direta dos status de
ameaça das espécies, fortemente susceptível a subjetividade durante a classificação por especialistas, adicionalmente, a atribuição de um status para uma determinada espécie pode
variar em razão de frequentes mudanças taxonômicas (Butchart *el at.*, 2004; Burgman, 2002). No entanto o RLI oferece um índice padronizado de avaliação das espécies do mundo, permitindo
comparar entre diferentes regiões do planeta e grupos taxonômicos, as tendências para estabilização, declínio ou melhoria no status de conservação das espécies.

A lista vermelha de espécies ameaçadas da International Union for Conservation of 2 Nature (IUCN), mostra para a grande maioria de espécies uma tendência de declínio populacional. Frequentemente recorre-se à perda de habitat como explicação para o declínio 4 populacional observado, contudo, nenhuma verificação específica para cada espécie foi realizada. Esse trabalho apresenta pela primeira vez uma mensuração de perda real encontrada para as espécies de Furnariidae. Os valores de conversão de remanescentes encontradas no 6 interior da distribuição das espécies de 2001 a 2015 atingiram um alto valor de 210 mil km², uma 8 área superior à perda de florestas na região da Amazônia legal no mesmo período, que foi de 201 mil km² (PRODES/INPE). Esse valor alarmante visto para Sittasomus griseicapillus está 10 relacionado à sua ampla distribuição. A espécie ocorre praticamente em todo o Brasil, compreendendo então o desmatamento em todos os biomas. Adicionalmente alguns biomas 12 tiveram o desmatamento superestimado por limitações no mapeamento, com o caso do Pampa, onde são frequentes erros advindos da dificuldade de caracterizar áreas de pastagens naturais e 14 áreas antropizadas.

É importante considerar que a forte influência de ambientes florestais não está 16 relacionada somente com as florestas tropicais da América do Sul. Espécies como Synallaxis albilora e Hylocryptus rectirostris se distribuem principalmente em fitofisionomias florestais do 18 Pantanal e Cerrado. Assim, não somente o desmatamento da Amazônia brasileira como também às perdas de vegetação observadas em outros biomas do país colocam em risco as espécies dessa 20 família. A causa desses desmatamentos na América do Sul está em todo o território ligado principalmente com a expansão de atividades agropecuárias, com abertura de pastos e áreas de plantio de monoculturas como soja e óleo de palma (De Sy et al., 2015). Mesmo que algumas 22 espécies, em especial os da família Furnariinae, possam explorar esses ambientes, são 24 geralmente áreas de sumidouro para a maioria das espécies, uma vez que nessas áreas as populações não são capazes de manter uma taxa de crescimento positivo, decaindo em número 26 de indivíduos na população (Hoover et al., 2006).

É amplamente relatado na literatura que a perda de habitat, especialmente quando leva a
processos de fragmentação do ambiente, é uma das principais causas da perda de espécies de aves (Jetz *et al.*, 2007; Pimm, 2008; Mantyka-pringle *et al.*, 2012). Uma vez que o Brasil é o país
com a maior distribuição de espécies dessa família, a redução dos níveis de desmatamento no país é essencial para evitar a perdas de espécies de Furnariidae.

Apesar de compor uma das principais ferramentas de conhecimento da distribuição de
espécies, o uso de polígonos de distribuição confeccionados por especialistas impõe uma série de limitações ao conhecimento das espécies e de seus padrões ecológicos, e pode muitas vezes
trazer informações incompletas e permissivas (Burgman & Fox, 2003). A construção de modelos de distribuição pode representar um importante avanço para a caracterização da distribuição das
espécies de aves dessa família, bem como o conhecimento dos efeitos de variáveis biológicas, como disponibilidade de alimentos e competição em alterar os padrões de distribuição.
Adicionalmente o uso de modelos correlativos de distribuição pode ser eficaz para entender o impacto das mudanças do clima na distribuição dessas espécies, podendo fornecer importantes

Esse trabalho apresentou pela primeira vez a quantificação da perda de remanescentes para as espécies da família Furnariidae, mostrando que de fato as perdas de remanescentes naturais vêm restringindo cada vez mais a distribuição das espécies. A restrição da área de ocorrência não somente coloca em risco a persistência das espécies como também pode limitar a capacidade de se adaptar as mudanças do clima, uma vez que barreiras a sua movimentação podem restringir o deslocamento da espécie ao rastrear climas ótimos. A manutenção de corredores de vegetação remanescente entre unidades de conservação pode minimizar os impactos causados pela perda de habitat e aumentar a resiliência das populações.

20 Referências Bibliográficas

22

Ames, P. L. (1971) The morphology of the syrinx in passerine birds. *Yale University Peabody Museum of Natural History*, **37**, i-194.

Bolívar-Leguizamón, S. D. B. & Silveira, L. F. (2015) Morphological variation and taxonomy of

- 24 *Lepidocolaptes angustirostris* (Vieillot, 1818) (Passeriformes: Dendrocolaptidae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, **55**(21), 281-316.
- Burgman, M.A. (2002) Are listed threatened plant species actually at risk? *Australian Journal of Botany*, **50**(1), 1-13.
- Burgman, M. A., & Fox, J. C. (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation forum*, 6(1), 19-28.

Butchart, S. H., Stattersfield, A. J., Bennun, L. A., Shutes, S. N., Akçakaya R., Baillie, J. E. M.,

- 2 Stuart, S. M., Hilton-Taylor, C. & Mace, G. M. (2004) Measuring global trends in the status of biodiversity: Red List Indices for Birds. *Plos Biology*, **2**(12), e383.
- 4 Butchart, S. H. (2008) Red List Indices to measure the sustainability of species use and impacts of invasive alien species. *Bird Conservation International*, **18**(S1), S245-S262.
- Butchart, S. H., Akçakaya, H. R., Chanson, J., Baillie, J. E., Collen, B., Quader, S., Turner, W.R., Amin, R., Stuart, S.N. & Hilton-Taylor, C. (2007) Improvements to the red list index. *PloS one*, 2(1), e140.
 - Carvalho, C. D. S., do Nascimento, N. F. F., & De Araujo, H. F. (2017) Bird distributional
- 10 patterns support biogeographical histories and are associated with bioclimatic units in the Atlantic Forest, Brazil. *Zootaxa*, **4337**(2), 223-242.
- 12 Chejanovski, Z. A., & Wiens, J. J. (2014) Climatic niche breadth and species richness in temperate treefrogs. *Journal of biogeography*, **41**(10), 1936-1946.
- 14 Chesser, R. T. (2004) Molecular systematics of New World suboscine birds. *Molecular phylogenetics and evolution*, **32**(1), 11-24.
- Cheviron, Z. A., Capparella, A. P., & Vuilleumier, F. (2005) Molecular phylogenetic relationships among the Geositta miners (Furnariidae) and biogeographic implications for avian speciation in Fuego-Patagonia. *The Auk*, **122**(1), 158-174.
- Claramunt, S. (2010). Discovering exceptional diversifications at continental scales: the case of the endemic families of Neotropical suboscine passerines. *Evolution*, **64**, 2004–2019.
- d'Horta, F. M., Cuervo, A. M., Ribas, C. C., Brumfield, R. T., & Miyaki, C. Y. (2013) Phylogeny
- and comparative phylogeography of *Sclerurus* (Aves: Furnariidae) reveal constant and cryptic diversification in an old radiation of rain forest understorey specialists. *Journal of Biogeography*, 40(1), 37-49.
 - De Sy, V., Herold, M., Achard, F., Beuchle, R., Clevers, J. G. P. W., Lindquist, E., & Verchot,
- 26 L. (2015) Land use patterns and related carbon losses following deforestation in South America. *Environmental Research Letters*, **10**(12), 124004.
- Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Aleixo, A., Pérez-Eman, J., Remsen Jr., J.V, & Brumfield, R. T. (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 65(10), 2973-2986.
Faria, L. P., Carrara, L. A., & Rodrigues, M. (2007) Dimorfismo sexual de tamanho no fur ismo

- 2 sexual de tamanho no dimorfismo sexual de tamanho no fura-barreira *Hylocryptus rectirostris* (Aves, Furnariidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**(1), 207-212.
- 4 Fearnside, P.M. (2005) Deforestation in Brazilian Amazonia: history, rates and consequences. *Conservation Biology*, **19**(3), 680-688.
- 6 Fjeldså, J., Irestedt, M., & Ericson, P. G. (2005) Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. *Journal of*
- 8 *Ornithology*, **146**(1), 1-13.
 - García-Moreno, J., Arctander, P., & Fjeldså, J. (1999) A case of rapid diversification in the
- Neotropics: phylogenetic relationships among Cranioleuca spinetails (Aves, Furnariidae).
 Molecular Phylogenetics and Evolution, 12(3), 273-281.
- Ghalambor, C. K., Huey, R. B., Martin, P. R., Tewksbury, J. J., & Wang, G. (2006) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 5-17.
- Hijmans, R. J., & van Etten, J. (2014) raster: Geographic data analysis and modeling. *R package version*, 2, 15.
 - Hoover, J. P., Tear, T. H., & Balts, M. E. (2006) Edge effects reduce the nesting success of
- Acadian Flycatchers in a moderately fragmented forest. *Journal of Field Ornithology*, 77(4), 425-436.
- 20 Hosner, P. A., Cueto-Aparicio, L., Ferro-Meza, G., Miranda, D., & Robbins, M. B. (2015) Vocal and molecular phylogenetic evidence for recognition of a thistletail species (Furnariidae:
- 22 Asthenes) endemic to the elfin forests of Ayacucho, Peru. *Wilson Journal of Ornithology*, **127**(4), 724-730.
- Irestedt, M., Fjeldså, J., Dalén, L., & Ericson, P. G. (2009) Convergent evolution, habitat shifts and variable diversification rates in the ovenbird-woodcreeper family (Furnariidae). *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 268.
 - Irestedt, M., FjeldsAa, J., Johansson, U. S., & Ericson, P. G. (2002) Systematic relationships and
- 28 biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **23**(3), 499-512.

Irestedt, M., Johansson, U. S., Parsons, T. J., & Ericson, P. G. (2001) Phylogeny of major

- lineages of suboscines (Passeriformes) analysed by nuclear DNA sequence data. *Journal of Avian Biology*, **32**(1), 15-25.
- Janzen, D. H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.
- 6 Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, **491**(7424), 444-448.
- 8 Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS biology*, **5**(6), e157.
- 10 Leisler, B. (1977) Ökomorphologische Aspekte von Speziation und adaptiver Radiation bei Vögeln. Vogelwarte, 29, 136-153.
- 12 Mantyka-pringle, C. S., Martin, T. G., & Rhodes, J. R. (2012) Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: a systematic review and meta-analysis. *Global Change*
- 14 *Biology*, **18**(4), 1239-1252.
 - Marantz, C.A., Aleixo, A., Bevier, L.R. & Patten, M.A. (2003) Family Dendrocolaptidae
- 16 (Woodcreepers). In: del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D.A. (Eds), *Handbook of the Birds* of the World, Vol. 8: Broadbills to Tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 358–447.
- Marini, M. Â., Rodrigues, S. S., Silveira, M. B., & Greeney, H. F. (2012) Reproductive biology of *Synallaxis albescens* (Aves: Furnariidae) in the cerrado of central Brazil. *Biota Neotropica*, 12(4), 266-269.
- Moreno, J., Merino, S., Lobato, E., Rodríguez-Gironés, M. A., & Vásquez, R. A. (2007) Sexual dimorphism and parental roles in the thorn-tailed rayadito (Furnariidae). *The*
- *Condor*, **109**(2), 312-320.
- 24 Moyle, R. G., Chesser, R. T., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Marchese, D. J., & Cracraft, J. (2009) Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and
- allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics*, 25(4), 386-405.
 Perz, S.G., Aramburú, C. & Bremner, J. (2005) Population, land use and deforestation in the Pan
- Amazon Basin: a comparison of Brazil, Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú, and Venezuela. *Environment, development and sustainability*, **7**(1), 23-49.
- 30 Pimm, S. L. (2008) Biodiversity: climate change or habitat loss: which will kill more species? *Current Biology*, 18(3), 117-119.

R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabosky, D. L. (2009) Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain
the variation in species richness among clades and regions. *Ecology letters*, **12**(8), 735-743.

2

- Remsen, J. V. (2003) Family Furnariidae (ovenbirds). Pp. 162–201,302–315 in J. Hoyo, A. Elliot,
 and D. A. Christie, eds. Handbook of the birds of the world. Lynx Edicions, Barcelona
- Rodrigues, A. S., Pilgrim, J. D., Lamoreux, J. F., Hoffmann, M., & Brooks, T. M. (2006) The
 value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 21(2), 71-76.
- 8 value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 21(2), 71-76.
 Roriz, P.A.C., Yanai, A.M. & Fearnside, P.M. (2017) Deforestation and Carbon loss in Southeast
- Amazonia: Impact of Brazil Revised Forest Code. *Environmental management*, 60(3), 367-382.
- Rubio, T. C., & Pinho, J. B. D. (2008) Biologia reprodutiva de Synallaxis albilora (Aves: Furnariidae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 48(17), 181 14 197.
- Sibley, C. G., & Ahlquist, J. E. (1984) The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *Journal of molecular evolution*, **20**(1), 2-15.
- Skutch, A. F. (1996) Antbirds and ovenbirds, their lives and homes. University of Texas Press,Austin, TX.
- Strassburg, B.B, Brooks, T., Feltran-Barbieri, R., Iribarrem, A., Crouzeilles, R., Loyola, R.D.,
 Latawiec, A.A., Oliveira Filho, F.J.B., Scaramuzza, C.A.M., Scarano, F.R., Soares-Filho, B.,
 & Balmford, A. (2017) Moment of truth for the Cerrado hostpot. *Nature*, 1,1-3.
- Title, P.O, & Burns, K. J. (2015) Rates of climatic niche evolution are correlated with species richness in a large and ecologically diverse radiation of songbirds. *Ecology Letters*, 18(5), 433-440.

Tobias, J. A., Brawn, J. D., Brumfield, R., Derryberry, E. P., Kirschel, A. N., & Seddon, N.

- 26 (2012) The importance of suboscine birds as study systems in ecology and evolution. *Ornitologia Neotropical*, **23**, 261-274.
- Tobias, J. A., Cornwallis, C. K., Derryberry, E. P., Claramunt, S., Brumfield, R. T., & Seddon, N. (2014) Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution in adaptive radiation.
 Nature, **506**(7488), 359-363.

Vaurie, C. (1971). Classification of the ovenbirds (Furnariidae).

- 2 Vaurie, C. & Brauner, F. (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **166**.
- 4 Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., & Billups, K. (2001) Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**(5517), 686-693.

0
o

Capítulo 2 - Evolução climática do nicho ecológico das aves da família Furnariidae (Aves: 2 Passeriformes)

4 Resumo

A diversificação das espécies está relacionada não somente a fatores físicos históricos 6 que aconteceram no planeta em tempos mais distantes, mas também a fatores ecológicos, com forte influência do clima. As especializações em intervalos climáticos podem levar a um padrão 8 de amplitude de nicho cada vez mais restrito ao longo da filogenia, dando espaço para altas taxas de diversificação. Nós avaliamos por meio das modelagens de nicho o histórico de ocupação climática das espécies da família Furnariidae, mostrando que nichos mais restritos apareceram 10 em maior frequência em tempos recentes na história da família. Adicionalmente, avaliamos a 12 relação entre a distância filogenética das espécies e suas sobreposições de nicho. Observamos uma relação significativa para os Sclerurinae, onde espécies com menores distâncias 14 filogenéticas entre si apresentaram menores índices de sobreposição de nicho. Por fim encontramos que a isotermalidade exerce influência na amplitude de nicho climático para 16 temperatura, mostrando que para ambientes com menor variação na temperatura ou menores valores de isotermalidade observamos espécies com amplitudes de nicho menores. Embora 18 existam padrões de nichos bem estreitos para a família, aspecto que propicia uma grande diversidade de espécies. Argumentamos que essa situação também pode colocar em risco a 20 persistência das espécies em razão das altas taxas de mudança do clima no futuro. Assim, a manutenção das espécies dessa família no futuro é algo preocupante.

22

Introdução

A evolução de nichos climáticos e divergência ecológica pode ter um forte papel nos processos de especiação (Wiens & Graham, 2005; Nyári & Reddy, 2013) e nos impactos das mudanças climáticas na biodiversidade (Hoffmann & Sgrò, 2011; Lavergne *et al.*, 2013). Entender como as preferências ecológicas (*e.g.* nicho climático) das espécies evoluem no decorrer do tempo possibilita avaliar os possíveis impactos das mudanças climáticas na biodiversidade. Espera-se que as espécies que tendem a reter seu nicho temporalmente conservado encontrem mais dificuldades em persistir em cenários de rápidas mudanças climáticas do que aquelas com maior capacidade adaptativa. Tais impactos podem ser ainda mais

severos para aquelas espécies que apresentam baixa capacidade de dispersão (Wiens & Graham, 2005: Soblece et al. 2012)

2 2005; Schloss *et al.*, 2012).

Abordagens filoclimáticas compreendem um conjunto de análises que associam a história
filogenética com modelos que caracterizam geograficamente a distribuição climática do grupo taxonômico estudado. Assim, é possível investigar como espécies de um mesmo clado ocupam
áreas distintas, muitas vezes contrastantes (Ahmadzadeh *et al.*, 2013; Nyári & Reddy, 2013). Além disso, eventualmente é possível apontar riscos para a persistência do grupo frente às mudanças projetadas para o clima.

Os modelos de nicho ecológico ou ENMs (*Ecological Niche Models*) vêm sendo cada vez mais utilizados em estudos filoclimáticos, uma vez que a associação dos mesmos com informações filogenéticas torna possível analisar a influência de cada componente do nicho das espécies (ex. clima) no processo de especiação e distribuição de diversos grupos taxonômicos (Wiens & Graham, 2005).

Dentre os vertebrados, as aves estão entre os mais estudados (Foden *et al.*, 2013) e há uma farta a disponibilidade de informações a respeito dos aspectos biológicos e registros de ocorrência das espécies do grupo. Nesse contexto, a família Furnariidae (Aves: Passeriformes) pode representar um bom modelo ecológico para estudos de evolução do nicho e mudanças climáticas, pois é um grupo monofilético que apresenta uma grande diversidade de espécies com ampla distribuição em diferentes ecossistemas Neotropicais (e.g. florestas tropicais, savanas, florestas secas), além de existir grande quantidade de dados disponíveis para consulta, tornando um sistema biológico interessante para estudos em escalas continentais (Fjeldså *et al.*, 2005).

A família Furnariidae possui representantes distribuídos ao longo da região Neotropical, embora sua radiação seja restrita à América do Sul (Remsen *et al.*, 2003). Ao todo são 293
espécies dividas em cinco subfamílias, sendo elas: Furnariinae, Sclerurinae, Synallaxinae, Philydorinae, além da família Dendrocolaptidae, atualmente considerada como subfamília de
Furnariidae (Irestedt *et al.*, 2009; Derryberry *et al.*, 2011; Tobias *et al.*, 2014), agregando mais representantes florestais ao grupo. A família está presente com elevada riqueza em todos os hábitats terrestres do Neotrópico, desde ambientes com elevadas altitudes como os Andes ou cadeia do Espinhaço, até áreas de baixa altitude como as observadas na Amazônia central ou no
Vão do Paranã, sendo frequentemente um componente predominante da avifauna local (Ridgely & Tudor, 1994; Remsen *et al.*, 2003).

Apesar de os representantes da família apresentarem traços interespecíficos relativamente 2 homogêneos do ponto de vista morfológico, comportamento reprodutivo e forrageamento, estudos moleculares revelaram uma taxa constante de acumulação de linhagens até 4 aproximadamente 1,7 milhões de anos (Ma) (Derryberry et al., 2011). Isso contraria as expectativas teóricas do modelo de diversificação dependente de diversidade de que as taxas de acumulação de linhagens e evolução fenotípica deveriam desacelerar com o acúmulo de 6 linhagens em resposta ao declínio das oportunidades ecológicas, como relatado para radiações 8 insulares e temperadas (Freckleton & Harvey, 2006). No entanto, com o recente uso de modelos que permitem que taxas de especiação e extinção variem entre espécies (i.e. análise Medusa), 10 dois aumentos nas taxas de diversificação (entendida como a diferença entre taxas de especiação e de extinção) foram detectados, sendo deles próximo à base da subfamília Furnariinae e outro 12 próximo à base do gênero Cranioleuca, ambos atribuídos às mudanças na cinese cranial e às

rápidas alterações na coloração da plumagem que pudessem explicar a grande riqueza desses 14 grupos, respectivamente (Irestedt *et al.*, 2009; Derryberry *et al.*, 2011).

A ocorrência dos furnariídeos em toda a região Neotropical e uma proporção pequena de
espécies em perigo de extinção (11,2%) (IUCN, 2017) coloca em dúvida a hipótese de conservantismo de nicho, frequentemente recorrida para explicar padrões de divergências das
espécies. Tal dúvida surge principalmente em razão da família apresentar uma amplitude climática aparentemente extensa em toda a região e ocupar quase em totalidade as oportunidades
climáticas da região Neotropical. Se a hipótese de conservantismo de nicho fosse provável no grupo, logo os nichos deveriam ser conservados ao decorrer do tempo (Peterson *et al.*, 1999;
Wiens & Graham, 2005), aspecto que geraria padrões opostos aos descritos anteriormente, salvo em situações onde a baixa amplitude de nicho das espécies favorecesse uma maior taxa de

Uma vez que o nicho climático tem implicações nos padrões de distribuição, riqueza e
vulnerabilidade frente às mudanças climáticas é esperado que o componente climático do nicho possibilitasse uma acentuada flexibilidade do grupo em ocupar ou se adaptar a novas formações
de clima dentro da região Neotropical (Wiens & Graham, 2005). Dessa forma, observaríamos uma baixa sobreposição do nicho climático quão mais aparentadas fossem as espécies, em
função de uma diferenciação de nicho climático, tornando possível clados com grande número de

espécies mantenham taxas altas de diversificação (Evans et al., 2009). Adicionalmente, uma vez

que a família apresenta elevada taxa de diversificação (Derryberry et al., 2011; Jetz et al., 2012)

2

4

e uma distribuição espacial ao longo de todo o Neotrópico esperamos encontrar uma forte tendência à divergência de nichos na comparação entre ancestrais e descendentes, indo contra a hipótese do conservatismo de nicho proposta por Harvey e Pagel (1991).

Mais recentemente Seeholzer et al., (2017) investigaram o efeito do clima e de atributos 6 ecomorfológicos (i.e. comprimento do bico, comprimento da asa, largura do bico) das espécies de Furnariidae na riqueza e nas taxas de diversificação da família. Nesse trabalho os autores 8 encontraram uma relação fraca entre as taxas de diversificação e riqueza com atributos ecomorfológicos. No entanto o clima foi o principal preditor da alta riqueza e taxa de 10 diversificação de Furnariidae, suportando assim a hipótese de que as altas taxas de diversificação estão positivamente correlacionadas com as taxas de diversificação de nicho. Apesar de 12 apresentar pela primeira vez um comparativo entre importância morfológica e climática na diversificação da família Furnariidae, a abordagem climática escolhida foi a de caracterização do 14 nicho realizado através da coleta de pontos de ocorrência das espécies. No entanto essa abordagem, mais recentemente questionada por Saupe et al., (2017), oferece uma perspectiva 16 incompleta da amplitude climática das espécies, tornando facilmente possível subestimar a amplitude de nicho e assumir erroneamente a divergência do nicho ancestral, consequentemente 18 altas taxas de divergência de nicho climático.

As diminuições da amplitude de nicho ou especializações ao longo do tempo evolutivo já 20 foram testadas diversas vezes na literatura, tendo como marco para o grupo de aves a publicação de Janzen (1967). Janzen iniciou a discussão sobre a eficiência de barreiras geográficas para a 22 diversificação de espécies, acreditando que nas regiões tropicais tais barreiras agiriam com maior eficiência. A proposta se baseou na ideia de que gradientes climáticos ao longo de áreas com 24 elevações variadas teriam um efeito maior na partição da diversidade do que em ambientes temperados, isso porque a baixa variação na temperatura levaria as espécies tropicais a se 26 especializarem em intervalos restritos de temperatura e precipitação (Hua, 2016).

Tendo em vista esse contexto, esse capítulo tem o objetivo de a) caracterizar, quando 28 possível, por meio de modelagem do nicho ecológico a amplitude climática das aves da família Furnariidae b) testar, a partir do uso de índices de sobreposição, a relação entre sobreposição de 30 nicho e distância filogenética das espécies. Nesse sentido será testada a hipótese de que espécies mais proximamente aparentadas revelariam menores sobreposições de nicho do que espécies

filogeneticamente mais distantes, c) testar se menores amplitudes de nicho estão relacionados aos

- 2 ambientes com menor variação na temperatura, sob a hipótese de que quanto menor for a isotermalidade do ambiente menor a amplitude de nicho para temperatura e precipitação e d)
- 4 reconstruir o nicho ancestral das espécies da família Furnariidae para testar a hipótese de que pontos mais recentes na filogenia revelarão espécies mais restritas do que as observadas mais
- 6 ancestralmente.

Métodos

8

Hipótese Filogenética

A hipótese filogenética utilizada nesse trabalho foi obtida da árvore confeccionada por
Derryberry *et al.* (2011) com base em três genes mitocondriais e dois nucleares, apresentando
283 das 293 espécies reconhecidas e todos os gêneros atualmente descritos para a família
Furnariidae. A hipótese segue, para o nível de espécie, a mesma topologia sugerida mais
recentemente por Tobias *et al* (2014).

14 Modelo de Nicho Ecológico

Nós obtivemos pontos de ocorrência georreferenciados para 283 espécies de aves da família Furnariidae (Tabela A1) a partir de dados disponíveis em duas plataformas de acesso 16 aberto: Global Biodiversity Information Facility (http://www.gbif.org) e speciesLink (http://www.splink.cria.org.br). Para evitar erros derivados de inserção incorreta de dados e de 18 geolocalização dos registros, cruzamos os dados obtidos com polígonos de distribuição 20 disponíveis na BirdLife International e Nature Serve (http://www.birdlife.org). Os registros que representassem uma diferença muito grande em comparação com a observação dos polígonos 22 foram retirados como sendo possíveis erros. Optamos pelo utilização somente de pontos de ocorrência cuja comprovação da espécime pudesse ser confirmada em museu, sendo assim não 24 inserimos pontos advindos de observação somente. Algumas espécies não apresentaram dados suficientes para a confecção dos modelos, tal exclusão não teve base no número de pontos de 26 ocorrência, mas sim numa inspeção visual da representatividade da distribuição conhecida pelos pontos de ocorrência coletados. Logo, a exclusão ocorreu nas espécies onde os pontos de 28 ocorrência não representavam a distribuição conhecida das espécies (Tabela S1), não sendo, portanto consideradas para nas análises.

Adicionalmente aos pontos de ocorrência, nós obtivemos dados climáticos da plataforma 2 WorldClim (http://www.worldclim.org), que são mapas que representam as médias climáticas de 1950 até 2000. Utilizamos para os modelos 15 variáveis bioclimáticas: nove relacionadas à 4 temperatura (média anual de temperatura, variação média diurna de temperatura, isotermalidade, sazonalidade na temperatura, temperatura máxima do mês mais quente, temperatura mínima do mês mais frio, variação anual de temperatura, média da temperatura do trimestre mais quente e 6 média da temperatura do trimestre mais frio) e seis relacionadas à precipitação (precipitação 8 anual, precipitação do mês mais úmido, precipitação do mês mais seco, sazonalidade na precipitação, precipitação do trimestre mais úmido e precipitação do trimestre mais seco). Foram 10 descartadas para os modelos as variáveis: media da temperatura do trimestre mais úmido, média da temperatura do trimestre mais seco, precipitação do trimestre mais quente e precipitação do 12 trimestre mais frio. Realizamos o descarte por duas razões, a primeira apoiada por uma inspeção visual mostra diversos artefatos espaciais na área de estudo, de forma que há quebras acentuadas 14 de autocorrelação espacial na variável, tal padrão ocorre pela segunda razão explicada pela diferença temporal entre os pixels nas variáveis, de forma que diferentes regiões vão exibir 16 diferentes datas para constituir as variáveis.

Considerando a influência que a área de calibragem do modelo exerce na qualidade dos 18 ENMs (Anderson & Raza, 2010; Barve et al., 2011), todos os modelos apresentados neste capítulo foram treinados considerando a área acessível para a espécie, ou área M (sensu Soberón 20 & Nakamura, 2009). A área M (ou hipótese M) foi definida a partir do desenho manual de um polígono levando em consideração tanto a distribuição geográfica, quanto os requisitos 22 ambientais de cada espécie. Dessa forma o desenho da área acessível foi feito levando em conta principalmente a distribuição das vegetações exploradas pelas espécies e também suas restrições 24 topográficas. Esse tipo de abordagem, mesmo que arbitrária, garante um melhor desempenho para o algoritmo de modelagem, uma vez que os pontos de pseudo-ausência utilizados no treino 26 do modelo passam a ser mais informativos (Figura 1). No término dessa etapa, obtivemos uma hipótese M para cada espécie a ser modelada, nos possibilitando treinar cada modelo na área de 28 movimentação da sua espécie (Figura S1).

Para a confecção dos modelos, nós conduzimos uma análise de componentes principais
30 (PCA) para reduzir tanto as dimensões quanto a colinearidade entre as variáveis ambientais; a análise resultou, para cada espécie, em 15 novos eixos que resumiam a informação das variáveis

bioclimáticas por espécie. Inicialmente a PCA foi confeccionada dentro da área M de cada
espécie e posteriormente uma segunda PCA resultante da predição da primeira foi gerada para toda a região Neotropical. Esse procedimento tornou possível confeccionar o modelo para cada
espécie de acordo com sua área de movimentação, porém permitiu a comparação do resultado em toda a região Neotropical, garantindo assim o melhor desempenho dos modelos. Como diferentes áreas M resultavam em diferentes rearranjos de componentes da PCA, esse processo foi conduzido separadamente para cada espécie modelada. Todas as análises foram realizadas
utilizando uma resolução espacial de aproximadamente 5 km.

Os modelos de nicho ecológico foram treinos utilizando os cinco primeiros componentes 10 das PCAs descritas anteriormente, que abrangeram um mínimo de 93% da variância original das variáveis bioclimáticas, foram selecionadas um máximo de cinco componentes para evitar que a 12 adição de outro componente comprometesse o modelo sem agregar um valor expressivo de variância das variáveis bioclimáticas. Utilizamos o algoritmo de máxima entropia (MaxEnt 14 (Phillips & Dudik 2008)), implementado no software Maxent vs. 3.3.0, para gerar 10 réplicas dos modelos de cada espécie, tendo sido usado para cada réplica o método de *bootstrap* (retirada com 16 reposição dos dados). Anteriormente à confecção dos modelos, retiramos aleatoriamente 10% dos pontos obtidos para as espécies, sendo que tais pontos foram utilizados posteriormente para 18 os testes da qualidade dos modelos. A habilidade preditiva dos modelos foi aferida utilizando a análise parcial das características da curva operacional ou ROC parcial. Essa abordagem oferece 20 uma superação dos métodos convencionais de AUC, analisando as amostras com foco nas taxas aceitáveis de omissão, dessa forma minimizando a tendência de aceitar modelos com ampla

- 22 comissão como bons modelos. A análise foi realizada, aceitando até 5% de erro de omissão no programa partialROC (Barve, 2008), logo a partir do sorteio dos pontos de teste o modelo foi
- 24 considerado satisfatório quando a taxa de omissão não superasse 5%. O sorteio dos pontos de teste foi realizado 1000 vezes para cada uma das espécies. Os modelos que apresentaram valores
- 26 de ROC parcial inferiores a 1,0 foram considerados incapazes de predizer o nicho ecológico das espécies, ou seja, com eficácia de predição menor do que esperado ao acaso (Tabela S1).

28

Evolução e sobreposição de nichos

Nós estimamos a ocupação do nicho ao longo do tempo na família Furnariidae em função
de sua filogenia, construindo para cada valor individual da variável seu estado de presença ou ausência. Para essa estimativa nós reclassificamos os modelos contínuos de nicho para modelos

binários de presença e ausência utilizando os valores individuais de *treshold* de *10th percentil*,
que elimina 10% dos valores mais extremos do modelo logístico. Dessa forma, categorizamos como 1 para valores de clima adequados para a espécie ou 0 para uma não adequabilidade
climática. A reconstrução climática para os ancestrais foi realizada somente para os valores de clima contidos dentro da área M, uma vez que só é possível afirmar sobre o nicho dessas
espécies dentro da região acessível a elas.

A partir da categorização de presença e ausência dentro das variáveis, reconstruímos o

8 estado das espécies para cada intervalo climático a partir da reconstrução do caráter ancestral. Para tanto, utilizamos a probabilidade de máxima verossimilhança, procedimento que foi 10 primeiramente implementado em Ribeiro et al. (2017). Nós utilizamos a reconstrução de caráter discreto disponível no pacote ape (Paradis et al., 2004) no programa R (R Core Team 2014), o 12 que possibilitou avaliar a maior probabilidade de estado no valor determinado. Nós consideramos a abordagem de nicho como um contínuo na distribuição climática, de uma forma 14 que a ausência em um valor não posicionado na extremidade da amplitude de nicho acarretaria na ausência dos intervalos seguintes, mesmo que não presentes na região M. Para aqueles 16 intervalos onde não havia informação dentro do M e que os intervalos interiores do M não pudessem solucionar o estado da espécie, nós tratamos o intervalo como desconhecido. Esse tipo 18 de abordagem fornece informações mais coerentes sobre a amplitude climática de uma espécie (Saupe et al., 2017), uma vez que não permite inferências erradas sobre a amplitude nicho em

- 20 situações onde a espécies não pode ocorrer (frequentemente devido às restrições de movimentação).
- Em geral, esse tipo de abordagem traz um avanço na reconstrução do clima ancestral uma vez que leva em consideração somente a área onde de fato temos informação da ocorrência da espécie (área M) em contraste com outras metodologias que reconstroem o clima para intervalos onde não se sabe o verdadeiro estado das espécies, como por exemplo, áreas onde a espécie não pode experimentar devido às restrições de deslocamento. Essas abordagens com grandes extrapolações podem invariavelmente exprimir resultados superestimados a respeito da divergência das espécies, assumindo mais frequentemente cenários de plasticidade (Saupe *et al.*, 2017).
- 30 Utilizamos os índices Schoener's D e Hellinger I (Warren *et al.*, 2008) para delimitar a sobreposição do nicho das espécies, par a par, dentro dos subgrupos da família Furnariidae

(subfamílias e tribos). O índice D assume que as adequabilidades dentro dos modelos de nicho

- 2 individualmente são proporcionais à abundância das espécies, de forma que valores próximos a 0 mostram baixa sobreposição de áreas "mais abundantes", logo uma menor sobreposição entre as
- 4 áreas de maior adequabilidade para a espécie. Diferentemente do índice D, o índice I avalia a sobreposição espacial entre os modelos comparados. Para avaliar a relação entre a distância
- 6 filogenética das espécies entre si e o índice de sobreposição Schoener's D para cada subgrupo (subfamílias e tribos), nós realizamos um teste de Mantel para verificar a correlação entre as
- 8 métricas obtida par a par. As análises de sobreposição e o teste de Mantel foram feitas com o pacote *phyloclim* (Heibl *et al.*, 2013) e pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2013) respectivamente.

Para testar a hipótese de que a amplitude de nicho estaria relacionada com a estabilidade climática observada em uma dada região, nós realizamos uma regressão filogenética (PGLS)
entre os valores máximos de isotermalidade para cada espécie e os valores de amplitude do nicho para temperatura e precipitação. A variável de isotermalidade reflete a razão entre a variação diária da temperatura e a variação anual da temperatura. Só foram avaliadas àquelas espécies cujo nicho fundamental fosse conhecido. As regressões filogenéticas foram realizadas com o pacote *caper* (Orme *et al.*, 2013).

Resultados

Em razão tanto da disponibilidade de pontos de ocorrência quanto pela avaliação do desempenho dos modelos, analisamos somente as 214 espécies da família Furnariidae (Tabela S1). Grande parte dos modelos mostrou uma alta adequabilidade ambiental em largas extensões geográficas fora de áreas de movimentação das espécies, delimitada como hipótese-M (Figura S2). Em geral foi observada uma grande concentração de espécies na região dos Andes. A região da Amazônia bem como no sudeste do Brasil, mostrou altos valores de riqueza para o grupo, corroborando a associação dos representantes da família por ambientes florestais (Figura S2).

Dentre as 214 espécies analisadas não foram possíveis avaliar a amplitude do nicho
fundamental para temperatura em 32 espécies e para precipitação em outras 31 espécies. Tais situações decorrem do fato dos valores mínimos de ocupação das variáveis (temperatura ou precipitação) terem sido coincidentes com o intervalo mínimo exibido dentro da hipótese M. Para essas espécies conhece-se somente a amplitude do nicho realizado e não a amplitude do nicho fundamental (Figura 1). Existe uma grande variação na amplitude de distribuição climática

das espécies da família, mostrando para algumas espécies como Limnornis curvirostris,

Cinclodes pabsti, Geositta antarctica, Pseudoseisura unirufa, por exemplo, intervalos muito
limitados de temperatura ou precipitação ou ambas. Em alguns casos, como o de *Furnarius torridus*, observamos uma extrema especialização em determinados intervalos de clima,
ocorrendo entre temperaturas médias de 25.5°C e 27.5°C, com uma amplitude climática de temperatura média de apenas 2°C.

Os valores dos índices de sobreposição Schoener's D e Hellinger I mostraram que há consistentemente maiores valores relacionados ao índice I do que ao índice D em toda a família nas comparações entre espécies par a par dentro das subfamílias e tribos da subfamília Furnariinae (Tabela S2, Figura S3). Tal aspecto indica que há uma maior sobreposição geográfica entre os modelos definidos para cada espécie do que dentro dos intervalos climático levando em consideração a adequabilidade. Isso nos apresenta pela primeira vez a tendência das espécies da família em manter menores sobreposições climáticas mesmo com grandes sobreposições espaciais.

14 Diferente do esperado, o teste de Mantel não revelou uma correlação entre o índice de sobreposição D e a distância filogenética para Philydorini (Mantel r =0,001, p=0,43), Furnariini

16 (Mantel r = 0,0395, p=0,296), Synallaxini (Mantel r=0,56, p=0,19) e Dendrocolaptinae (Mantel r = -0,120, p=0,59). Contudo, há uma relação significativa em Sclerurinae (Mantel r = 0,30, p=0,001) (Figura 2), onde menores valores de sobreposição de nicho são encontrados em menores distâncias filogenéticas, reforçando para essa subfamília uma baixa sobreposição climática entre espécies proximamente relacionadas.

Encontramos uma relação positiva e significativa para os valores máximos de 22 isotermalidade em relação com a amplitude climática de temperatura e precipitação (Figura 3). Os valores de r² ajustados foram, no entanto, a significância do modelo mostra que mesmo que 24 carregada de ruídos advindos de padrões explicados por outras variáveis não incluídas nesses modelos, essa relação de fato existe. Adicionalmente todos os valores de coeficiente (ou efeitos 26 da variável) obtidos nas regressões foram consideravelmente maiores do que o erro do modelo, 28 reforçando a validade das variáveis de amplitude de nicho climático em explicar padrões de 28 amplitude de nicho.



c) Furnarinae: Synallaxini



d) Dendrocolaptinae



BIO1 = Média da temperatura anual (x10 °C)

BIO12 = Precipitação anual (mm)

e) Sclerurinae





BIO12 = Precipitação anual (mm)

Figura 1. Distribuição climática e reconstrução de nicho das 214 espécies de aves neotropicais da família Furnariidae em relação à média anual de temperatura e precipitação total. As linhas
espessas em cinza indicam o nicho fundamental das espécies, enquanto as linhas espessas pretas mostram o intervalo climático acessível para as espécies, ou intervalo climático dentro de M. As
linhas pontilhadas indicam as situações onde houve somente a delimitação de parte do nicho realizado das espécies. A sequência numérica e consequentemente os nomes das espécies estão
organizados de mais recente (mais próximos da origem do gráfico) até o mais antigo (mais distante da origem do gráfico) na filogenia. Os valores no eixo y correspondem aos números dos
nós, que podem ser observados na Figura S3.



10 Figura 2. Relação entre a distância filogenética em número de nós e os valores dos índices de sobreposição climática Schoener's D para a subfamília Sclerurinae.



12 Figura 3. Relação entre a isotermalidade e a amplitude de nicho climático para temperatura e precipitação de acordo com a PGLS (*Phylogenetic Generalized Least-Squares*).

A evolução de nicho climático para temperatura e precipitação confirmou as expectativas
iniciais de que nichos mais estreitos são mais recentes na filogenia, isso pode ser observado, por exemplo, nas espécies *Sclerurus guatemalensis* e *S. caudacutus*, cujos dois ancestrais do clado
são os nós 210 e 209 da filogenia, ambos com amplitudes de nicho para temperaturas maiores do que seus terminais (Figura 1e). Outra exemplificação clara desses eventos pode ser vista nas

20 espécies *Limnornis curvirostris* e *Phleocryptes melanops*, de forma que a primeira espécie mostra uma grande restrição enquanto a outra espécie exibe uma amplitude mais semelhante à do

22 ancestral (nó 152 da filogenia) (Figura 1a, Figura S1). A reconstrução do nicho ancestral para a precipitação revelou um padrão ligeiramente oposto, de forma que diversas espécies mais

derivadas apontam para grandes expansões de ocupação de intervalos de precipitação em relação

- 2 ao seu ancestral, isso pode ser observado, por exemplo, nas espécies *Hylexetastes stressemani* e *H. perroti*, que apresentam amplitudes de precipitação maiores do que de seu ancestral (nó 14 da
- 4 filogenia) (Figura 1d).

Tomando um cenário mais completo para a caracterização da história climática evolutiva do grupo, vemos uma tendência, forte em alguns grupos, à diversificação de nicho em contrário às hipóteses de conservação do nicho ancestral. É possível observar, a partir da reconstrução de nicho climático que as espécies se distanciam de seus estados ancestrais, mostrando diversas vezes na história evolutiva da família uma diminuição na amplitude de temperatura. Ainda no mesmo sentido de diferenciação do ancestral, os resultados de reconstrução do nicho ancestral para precipitação mostram consistentemente aumentos na amplitude de nicho. Ambos os resultados reforçam o não conservatismo de nicho dentro da família.

Uma inspeção mais detalhada feita para o gênero *Geositta* mostrou, por meio da
reconstrução da área ancestral, que espécies que ocorrem em altitudes mais elevadas, como *G. saxicolina* e *G. isabelina*, bem como nas primeiras diversificações da história do gênero, há
congruência temporal com os eventos relacionados ao soerguimento dos Andes (Anexo 1). No entanto, quando avançamos para a análise climática com a inclusão do gênero *Sclerurus*, vemos
que o clima apresenta grande importância na diversificação do subgrupo, sendo possível ver nessa subfamília uma distribuição em áreas mais quentes para *Sclerurus* e mais amenas para *Geositta* (Figura 1e). Outra importante observação é que quando adicionamos o gênero *Sclerurus* à análise, ocorre uma maior abrangência climática dos ancestrais de *Geositta* do que com a
reconstrução ocorrendo somente dentro do gênero (Figura 1, Anexo 1).

Por fim, a reconstrução climática das espécies apontou para uma grande divergência do 24 nicho climático ao longo do tempo, mostrando grande diversificação das espécies. Tais resultados apontam para a importância de considerar que variáveis climáticas exercem uma 26 grande importância na diversificação de espécies desse grupo.

Discussão

As análises climáticas revelaram uma forte tendência recente das espécies em diminuir a amplitude de ocupação climática ao longo do tempo, o que corrobora outros trabalhos que
 mostram a especialização climática das espécies em ambientes tropicais (*e.g.* Gainsbury & Meiri 2017). Lin & Wiens (2017) mostraram uma relação positiva entre temperatura e amplitude de

nicho para lagartos e indicaram que ambientes mais quentes tendem a exibir espécies com
menores amplitudes de nicho. No entanto, a estimativa de amplitude dos autores baseia-se somente em pontos de ocorrência amostrados para as espécies, o que pode gerar interpretações
incorretas sobre o nicho fundamental.

A utilização de abordagens baseadas em nicho realizado, para medir a amplitude de nicho
climática, produz resultados superestimados sobre a plasticidade dos nichos ao longo da filogenia. Saupe *et al.*, (2017) trabalharam essas medidas com espécies virtuais, cujos intervalos
climáticos foram obtidos a partir da simulação de Brownian Motion, e encontraram uma tendência de cenários com ampla diversificação do grupo justamente porque as medidas tomadas
para cada espécie são uma subamostragem da ocupação climática total vista no nicho fundamental. Nesse contexto, nosso trabalho oferece um grande avanço ao aplicar um método
inédito de reconstrução do nicho fundamental para todos os nós da filogenia.

Apesar das reconstruções do nicho fundamental para os ancestrais representarem um 14 forte avanço no entendimento dos padrões evolutivos das preferências de clima, alguns artefatos podem ocorrer em razão de baixos suportes na reconstrução. Para as espécies do gênero 16 Hylexetastes, encontramos uma forte concentração em climas mais quentes, enquanto que foi inferido que o ancestral direto desse gênero ocupou ambientes mais amenos. Em razão das 18 reconstruções de nicho ancestral realizadas em certos intervalos climáticos (geralmente máximos e mínimos das espécies) apresentar valores de probabilidade a posteriori muito pequenos para 20 caracterizar o estado ancestral, provavelmente a ocorrência desse evento não se deu por forte especialização, mas um erro na construção do ancestral, apesar de ocorrer em casos isolados 22 como esse tais erros podem ainda sim indicar maiores divergência de nicho do que os realmente experimentados pelo grupo. Degradar a reconstrução climática em intervalos maiores, como 24 graus ao invés de valores decimais de °C pode aumentar as probabilidades, e mesmo que fornecendo um resultado mais grosseiro, pode amparar melhor a interpretação evitando erros

como o visto nesse caso.

Indo de encontro às expectativas de Janzen (1967), encontramos uma relação significativa direta entre a amplitude de nicho climático e a variação da temperatura, de forma que quanto menor a variação da temperatura na área de ocorrência da espécie, menor foi o valor de amplitude de nicho climático das espécies. Esse padrão pode explicar a alta riqueza da família, de forma que tais espécies possam usufruir de condições históricas e ecológicas mais propícias para a diversificação a partir de processos de evolução de nicho. Tal relação, no

- 2 entanto, não foi avaliada tomando em conta as diferenças altitudinais entre as espécies, de forma que a relação entre as variáveis pode ser ainda mais estreita (r² ajustado mais expressivo) quando
- 4 em comparação entre espécies de elevadas e baixas altitudes. Um indício para que a elevação desempenhe um fator determinante na limitação de nichos climáticos foi visto no gênero

6

Geositta, onde a espécie *G. saxicollina*, que ocupa as maiores elevações apresenta a menor amplitude climática (Figura 1e, Anexo 1).

A redução da amplitude climática, tanto com relação à temperatura quanto relacionado a podem trazer ao longo do tempo trazem não somente altas taxas de divergência como sugerido varias vezes ao longo desse trabalho, mas podem também resultar em elevadas taxas de extinção para o grupo. Diversos trabalhos reforçam a forte relação entre a amplitude de nicho climático e
o tamanho da distribuição geográfica das espécies, pois menores amplitudes de nicho são observadas em espécies com características geográficas de endemismo (Lenoir & Svenning, 2015; Yu *et al.*, 2017). Tais distribuições pequenas são mais susceptíveis à extinção do que em espécies com ampla distribuição (Schwartz *et al.*, 2006).

Os eventos de extinção não estão somente relacionadas à capacidade das espécies em acompanhar o ritmo das mudanças climáticas, capacidade bastante limitada pela amplitude de nicho (Sekercioglu *et al.*, 2007), mas também na perda de ambientes específicos para a ocorrência das espécies. Tais perdas de ambiente estão relacionadas às conversões de áreas naturais em áreas de uso antrópico, aspecto que hoje representa uma das principais ameaças para a sobrevivência de espécies de aves no mundo (Jetz *et al.*, 2007). A tendência filogenética de exibir nichos cada vez mais restritos, logo distribuições cada vez mais restritas, mostrado nesse trabalho associados a grande taxa de conversão de remanescentes que ocorre na América do Sul pode explicar a acelerada perda das espécies no continente sul-americano (Urban, 2015).

Por fim mostramos que há não só uma tendência filogenética de as espécies da família
Furnariidae exibirem nichos cada vez mais restritos, como também a de evitar, como no caso de Sclerurinae, grandes sobreposições de nicho climático, explicando nesse caso a grande riqueza
de espécies no clado. Nossos resultados associados a resultados recentes encontrados para a família reforçam a ideia de que tais compressões do nicho facilitaram a rápida taxa de
diversificação do grupo, no entanto, a especialização e consequentemente a diminuição da distribuição das espécies pode colocar em risco a persistência da família. Tal risco está fortemente associado à perda de remanescentes naturais que ocorrem em razão do
desmatamento. Mais estudos focados em entender a capacidade adaptativa dessas espécies em curtos espaços de tempo são importantes para compreender totalmente o impacto das mudanças
climáticas futuras na persistência dessas espécies.

Material Suplementar

- 2 Tabela S1 Lista de espécies modeladas com o número de pontos de ocorrência utilizados para teste e treino dos modelos e o valor de ROC parcial. Espécies em negrito foram utilizadas nas
- 4 análises desse capítulo

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Acrobatornis fonsecai	0	0	-
Anabacerthia amaurotis	81	9	1.0112
Anabacerthia striaticollis	823	91	0.9788
Anabacerthia variegaticeps	1108	123	1.2343
Anabazenops dorsalis	203	23	1.1122
Anabazenops fuscus	108	12	1
Ancistrops strigilatus	384	43	1.1393
Anumbius annumbi	266	30	1.3445
Aphrastura spinicauda	2430	270	1.4523
Asthenes anthoides	168	19	0.8745
Asthenes baeri	155	17	1.1002
Asthenes dorbignyi	326	36	1.0203
Asthenes flammulata	323	36	1.004
Asthenes hudsoni	42	5	1.3455
Asthenes humicola	0	0	-
Asthenes humilis	225	25	1.5665
Asthenes luizae	13	1	-
Asthenes maculicauda	44	5	0.8975
Asthenes modesta	524	58	1.6345
Asthenes ottonis	208	23	1.3475
Asthenes patagonica	7	1	-
Asthenes pudibunda	159	18	1.1233
Asthenes pyrrholeuca	350	39	1.1111
Asthenes sclateri	59	7	1.2133
Asthenes steinbachi	5	1	-
Asthenes urubambensis	59	7	1
Asthenes virgata	60	7	1.2122
Asthenes wyatti	144	16	1.4307
Automolus infuscatus	444	49	1.2565
Automolus leucophthalmus	199	22	1.3454
Automolus melanopezus	102	11	1.1352
Automolus ochrolaemus	2320	258	1.1123
Automolus paraensis	47	5	1.0111
Automolus roraimae	0	0	-
Automolus rubiginosus	630	70	1
Automolus rufipileatus	367	41	1.0012
Berlepschia rikeri	167	18	1.0021

Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Campylorhamphus procurvoides	85	10	1.1243
Campylorhamphus pusillus	401	45	0.9887
Campylorhamphus trochilirostris	715	80	1.2564
Certhiaxis cinnamomeus	1076	120	1.4535
Certhiaxis mustelinus	66	7	1.0123
Chilia melanura	5	1	-
Cichlocolaptes leucophrus	49	5	1.1107
Cinclodes antarcticus	59	6	0.9888
Cinclodes aricomae	24	3	1.0232
Cinclodes atacamensis	506	56	1.4532
Cinclodes comechingonus	13	1	-
Cinclodes excelsior	319	36	1.3221
Cinclodes fuscus	2039	226	1.2795
Cinclodes nigrofumosus	637	71	0.8674
Cinclodes olrogi	9	1	-
Cinclodes oustaleti	644	72	0.9687
Cinclodes pabsti	21	2	1.0345
Cinclodes palliatus	46	5	1.1867
Cinclodes patagonicus	2197	244	1.0654
Cinclodes taczanowskii	179	20	0.9171
Clibanornis dendrocolaptoides	24	3	1.0344
Coryphistera alaudina	207	23	1.1568
Cranioleuca albicapilla	159	18	1.2834
Cranioleuca albiceps	62	7	1.2674
Cranioleuca antisiensis	133	15	1.7694
Cranioleuca baroni	147	16	1.1685
Cranioleuca curtata	256	28	1.0654
Cranioleuca demissa	39	4	1.0978
Cranioleuca erythrops	1582	176	1.0662
Cranioleuca gutturata	137	15	1.0873
Cranioleuca hellmayri	102	11	1.0698
Cranioleuca marcapatae	67	7	1.1852
Cranioleuca muelleri	6	1	-
Cranioleuca obsoleta	50	6	1.2764
Cranioleuca pallida	192	21	1.3576
Cranioleuca pyrrhophia	299	33	1.2653
Cranioleuca semicinerea	11	1	-
Cranioleuca subcristata	230	26	1.3472
Cranioleuca sulphurifera	79	9	1.1232
Cranioleuca vulpecula	93	10	1.0243
Cranioleuca vulpina	177	20	1.0632
Deconychura longicauda	387	43	1.0902

Tabela S1	- continua	ição

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Deconychura stictolaema	24	3	0.8876
Dendrexetastes rufigula	644	72	1.2348
Dendrocincla anabatina	1049	117	1.0801
Dendrocincla fuliginosa	2636	293	1.1782
Dendrocincla homochroa	737	82	1.0781
Dendrocincla merula	223	25	1.1978
Dendrocincla tyrannina	251	28	1.3256
Dendrocolaptes certhia	495	55	1.1456
Dendrocolaptes hoffmannsi	9	1	-
Dendrocolaptes picumnus	458	51	1.3265
Dendrocolaptes platyrostris	259	29	1.2649
Dendrocolaptes sanctithomae	1680	187	1.4652
Drymornis bridgesii	123	14	1.1876
Eremobius phoenicurus	24	3	0.7655
Furnarius cristatus	116	13	1.0684
Furnarius figulus	85	9	1.0987
Furnarius leucopus	2172	241	1.1984
Furnarius minor	137	15	1.3258
Furnarius rufus	2795	310	1.2659
Furnarius torridus	35	4	1.1654
Geositta antarctica	76	8	1.2346
Geositta crassirostris	81	9	1.05
Geositta cunicularia	779	87	1.007
Geositta isabellina	133	15	1.2654
Geositta maritima	89	10	1.1871
Geositta peruviana	261	29	1.1864
Geositta poeciloptera	45	4	1.0984
Geositta punensis	188	21	1.0542
Geositta rufipennis	673	75	1
Geositta saxicolina	82	9	1.1465
Geositta tenuirostris	173	19	1.0055
Glyphorynchus spirurus	4346	483	1.3156
Gyalophylax hellmayri	5	1	-
Heliobletus contaminatus	148	16	1.3447
Hellmayrea gularis	180	20	0.8997
Hylexetastes perrotii	23	3	1.1118
Hylexetastes stresemanni	22	2	1.2447
Hylocryptus erythrocephalus	81	9	1.1441
Hylocryptus rectirostris	13	2	-
Hyloctistes subulatus	517	57	1.02
Lepidocolaptes affinis	2123	236	1.1321
Lepidocolaptes albolineatus	301	33	1.1999

Tabela S1 – continuação

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Lepidocolaptes angustirostris	801	89	1.0431
Lepidocolaptes falcinellus	72	8	1.0322
Lepidocolaptes lacrymiger	1732	192	0.8787
Lepidocolaptes leucogaster	659	73	0.9899
Lepidocolaptes souleyetii	4705	523	1.1216
Leptasthenura aegithaloides	2585	287	1.0115
Leptasthenura andicola	268	30	1.2151
Leptasthenura fuliginiceps	107	12	1.0511
Leptasthenura pileata	153	17	1.0989
Leptasthenura platensis	159	18	1.4122
Leptasthenura setaria	188	21	1.2315
Leptasthenura striata	129	14	1.0216
Leptasthenura striolata	15	2	1.0009
Leptasthenura xenothorax	57	6	1.0087
Leptasthenura yanacensis	104	12	1.2515
Limnoctites rectirostris	36	4	1.1511
Limnornis curvirostris	65	7	1.011
Lochmias nematura	286	32	1.1005
Margarornis bellulus	9	1	-
Margarornis rubiginosus	923	102	1
Margarornis squamiger	1337	149	1.0004
Margarornis stellatus	44	5	1.001
Megaxenops parnaguae	9	1	-
Metopothrix aurantiaca	107	12	1.1541
Nasica longirostris	547	61	1.2654
Ochetorhynchus ruficaudus	141	16	1.2804
Phacellodomus dorsalis	32	4	1.0654
Phacellodomus erythrophthalmus	47	5	1.0565
Phacellodomus maculipectus	34	4	0.9332
Phacellodomus ruber	323	36	1.008
Phacellodomus rufifrons	767	85	1.1125
Phacellodomus sibilatrix	64	7	1.0077
Phacellodomus striaticeps	146	16	1.0773
Phacellodomus striaticollis	196	22	1.3226
Philydor atricapillus	164	18	1.1421
Philydor erythrocercum	334	37	0.7869
Philydor erythropterum	188	21	1.3216
Philydor fuscipenne	61	7	1.2111
Philydor lichtensteini	278	31	1.0451
Philydor pyrrhodes	163	18	1.2457
Philydor ruficaudatum	149	16	1.2098
Philydor rufum	867	96	1.0998

Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Phleocryptes melanops	1825	203	1.3216
Premnoplex brunnescens	1479	164	1.0458
Premnoplex tatei	10	1	-
Premnornis guttuligera	16	2	1.8897
Pseudocolaptes boissonneautii	840	93	1.0516
Pseudocolaptes lawrencii	393	44	1.1841
Pseudoseisura gutturalis	78	9	1.2151
Pseudoseisura lophotes	238	26	1.0651
Pseudoseisura unirufa	150	17	1.3516
Pygarrhichas albogularis	877	98	1.1328
Roraimia adusta	29	3	1.8455
Sclerurus albigularis	37	3	1.3546
Sclerurus caudacutus	62	6	1.1513
Sclerurus guatemalensis	58	5	1.0358
Sclerurus mexicanus	77	7	1.1666
Sclerurus rufigularis	51	5	1.007
Sclerurus scansor	53	5	1.003
Schizoeaca coryi	0	0	-
Schizoeaca fuliginosa	22	2	1.216
Schizoeaca griseomurina	0	0	-
Schizoeaca harterti	0	0	-
Schizoeaca helleri	0	0	-
Schoeniophylax phryganophilus	239	26	1.1113
Simoxenops striatus	33	4	1.2131
Simoxenops ucayalae	147	16	0.9839
Siptornis striaticollis	11	1	-
Siptornopsis hypochondriaca	17	2	1.5648
Sittasomus griseicapillus	4536	504	1.1291
Spartonoica maluroides	37	4	1.3199
Sylviorthorhynchus desmursii	589	65	1.081
Synalaxis ruficapilla	0	0	-
Synallaxis albescens	1357	151	1.0879
Synallaxis albigularis	478	53	1.3018
Synallaxis albilora	103	12	1.0578
Synallaxis azarae	2341	260	1.008
Synallaxis brachyura	1469	163	1.1216
Synallaxis cabanisi	149	16	1.0151
Synallaxis candei	45	5	1.6256
Synallaxis castanea	83	9	1.3255
Synallaxis cherriei	25	3	1.3545
Synallaxis cinerascens	160	18	1.0605
Synallaxis cinnamomea	246	27	1.2226

Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Synallaxis erythrothorax	1555	173	1.0354
Synallaxis frontalis	376	42	1.0001
Synallaxis gujanensis	697	78	1.1501
Synallaxis hypospodia	101	11	1.0232
Synallaxis kollari	6	1	-
Synallaxis macconnelli	13	1	-
Synallaxis maranonica	29	3	1.2252
Synallaxis moesta	97	11	1.3265
Synallaxis propinqua	116	13	1.0558
Synallaxis ruficapilla	376	42	1.1111
Synallaxis rutilans	167	19	1.3091
Synallaxis scutata	85	9	1.5186
Synallaxis spixi	405	45	1.1566
Synallaxis stictothorax	299	33	1.1299
Synallaxis subpudica	144	16	1.2344
Synallaxis tithys	38	4	1.6004
Synallaxis unirufa	541	60	1.1132
Synallaxis zimmeri	7	1	-
Syndactyla dimidiata	18	2	-
Syndactyla guttulata	73	8	1.1608
Syndactyla ruficollis	72	8	1.3363
Syndactyla rufosuperciliata	571	63	1.1
Syndactyla subalaris	936	104	0.9132
Thripadectes flammulatus	67	8	1.2977
Thripadectes holostictus	294	33	1.1711
Thripadectes ignobilis	126	14	1.0851
Thripadectes melanorhynchus	119	13	1.002
Thripadectes rufobrunneus	304	34	1.065
Thripadectes scrutator	18	2	1.4368
Thripadectes virgaticeps	274	30	1.3211
Thripophaga berlepschi	26	3	0.7685
Thripophaga fusciceps	93	10	0.7764
Upucerthia albigula	86	10	1.0844
Upucerthia andaecola	8	1	-
Upucerthia certhioides	0	0	-
Upucerthia dumetaria	563	62	1.0007
Upucerthia harterti	0	0	-
Upucerthia jelskii	275	31	1.1518
Upucerthia serrana	0	0	-
Upucerthia validirostris	28	3	0.9113
Xenerpestes minlosi	23	2	1.0233
Xenerpestes singularis	31	3	1.4512

Tabela S1	- continuaç	ão

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Xenops milleri	17	2	1.6541
Xenops minutus	3698	411	1.0444
Xenops rutilans	1312	146	1.0985
Xenops tenuirostris	78	9	1.5188
Xiphocolaptes albicollis	181	20	1.1628
Xiphocolaptes falcirostris	5	1	-
Xiphocolaptes major	179	20	1.2989
Xiphocolaptes promeropirhynchus	1335	148	1.0874
Xiphorhynchus chunchotambo	9	1	-
Xiphorhynchus elegans	505	56	0.8999
Xiphorhynchus erythropygius	2485	276	0.9999
Xiphorhynchus eytoni	0	0	-
Xiphorhynchus flavigaster	3553	395	1.0009
Xiphorhynchus fuscus	225	25	1.2194
Xiphorhynchus guttatus	2074	230	1.1374
Xiphorhynchus lachrymosus	915	102	1.0588
Xiphorhynchus obsoletus	306	34	1.1117
Xiphorhynchus ocellatus	305	34	1.0833
Xiphorhynchus pardalotus	140	16	1.2998
Xiphorhynchus picus	119	13	0.9456
Xiphorhynchus spixii	85	9	1.4161
Xiphorhynchus susurrans	3357	373	1.0048
Xiphorhynchus triangularis	584	65	1.2003

Tabela S2 – Valores médios dos índices de sobreposição calculados par-a-par entre as espécies
dos subgrupos da família Furnariidae.

	Subgrupo	Schoener's D	Hellinger I
	Furnariinae:Furnariini	0.23	0.47
	Furnariinae:Philydorini	0.31	0.54
	Furnariinae:Synallaxini	0.21	0.46
	Dendrocolaptinae	0.43	0.61
	Sclerurinae	0.23	0.48
4			
6			
0			
8			
10			
12			
14			
16			
10			
18			
20			
-			
22			
~ 1			



Figura S1 – Árvore filogenética com as 214 espécies analisadas nesse estudo mostrando a
numeração dos nós. Hipótese filogenética obtida de Derryberry *et al.* (2011).


















































pontos pretos indicam os pontos de ocorrência utilizados para treino dos modelos, enquanto os
polígonos indicam a hipótese M que restringiu a região de treino dos modelos individualmente.

Furnarinae: Furnariini

												н	ellinger I										
		Cinclodes	Gindodes	Cinclodes	Cinclodes	Ginclodes	Cindodes	Cinclodes	Furnarius	Furnarius	Furnarius	Fumarius	Furnarius	Fumarius	Limnomis	Lochmias	Phieocrypte	Premnomis	Pseudocolaptes	Pseudocolaptes	Upucerthia	Upucerthia	Upucerthia
		aricomae	atacamensis	excelsior	fuscus	pabsti	palliatus	patagonicus	cristatus	figulus	leucopus	minor	rufus	torridus	curvirostris	nematura	s melanops	guttuligera	boissonneautii	lawrendi	albigula	dumetaria	jelskii
	Cinclodes aricomae		0.674155461	0.68744002	0.56549821	0.49995235	0.39379726	0.5330167	0.52194994	0.57170113	0.55427024	0.52381769	0.65743039	0.35588038	0.36213256	0.58745926	0.60672536	0.7109118	0.580341284	0.472920304	0.42920166	0.57770284	0.52610122
	Cinclodes atacamensis	0.48132059		0.63255991	0.55288665	0.4391959	0.42543594	0.51699091	0.47313138	0.57529543	0.51271264	0.44808282	0.58859366	0.35045904	0.3262702	0.52855185	0.60895598	0.58429212	0.545454034	0.474263698	0.50536781	0.51901218	0.61028766
	Cinclodes excelsior	0.51467211	0.471341996	5	0.52713546	0.54489449	0.40246455	0.49906818	0.49865209	0.55222516	0.47591996	0.38794972	0.59705979	0.30106413	0.32784217	0.51381066	0.58193866	0.58430295	0.566812964	0.440466284	0.45644449	0.49795175	0.55196677
	Cinclodes fuscus	0.33426496	0.331255556	0.26161623	5	0.47628455	0.34313017	0.45898001	0.45281273	0.45268819	0.37861916	0.38895055	0.5327483	0.29340455	0.37656466	0.49056222	0.60172373	0.51561817	0.386591308	0.360903095	0.36562578	0.7184084	0.4737834
	Cinclodes pabsti	0.26585474	0.223456779	0.37000629	0.27522574		0.41594957	0.36089122	0.3017462	0.39635186	0.34638104	0.36753572	0.3587212	0.29555464	0.2986922	0.4036147	0.40541106	0.42774772	0.4083833	0.436075476	0.41495277	0.46213986	0.50322597
	Cinclodes palliatus	0.10101337	0.151443352	0.11907754	0.04369033	0.14463283		0.37801547	0.30998128	0.44549975	0.42667365	0.3484515	0.3623451	0.31108592	0.29289421	0.37341346	0.3987121	0.39309658	0.424895925	0.493537399	0.38336489	0.31623473	0.50270216
	Cinclodes patagonicus	0.281263	0.256507013	0.275267	0.14677492	0.05790884	0.09754585		0.42112711	0.6686384	0.6688014	0.52785206	0.60706706	0.3494456	0.32511872	0.66622033	0.61972065	0.6982712	0.615136161	0.495420067	0.31646597	0.4168172	0.44917867
	Fumarius cristatus	0.27231273	0.213058667	0.24269486	0.18912591	0.00460703	0.01407124	0.14273277		0.45148221	0.43047273	0.34431305	0.635433	0.295195	0.34052405	0.42188149	0.54640965	0.49020913	0.423723103	0.31657816	0.32400973	0.41785697	0.36613473
	Furnarius figulus	0.35657749	0.339818921	0.33438329	0.15874108	0.11375223	0.17987867	0.50775454	0.17238117		0.71612408	0.47211529	0.65431122	0.32193099	0.33477355	0.64093359	0.68846195	0.69924474	0.649473115	0.504920749	0.39791773	0.4136616	0.54626679
	Furnarius leucopus	0.30578815	0.249832582	0.20581905	0.06240982	0.03974302	0.15333423	0.47795904	0.1548815	0.56954437	10.00	0.60239422	0.5708413	0.39698285	0.30135291	0.61900762	0.55775933	0.68748696	0.666733647	0.53926375	0.34830365	0.366325	0.46001812
Schoener's	Fumarius minor	0.25930331	0.155739977	0.10451288	0.11949989	0.08978516	0.0488064	0.27369105	0.04445777	0.21173317	0.39496452		0.42963653	0.52759302	0.31089301	0.56014849	0.42348463	0.58915692	0.500376214	0.444216917	0.30257525	0.40348254	0.36977687
D	Furnarius rufus	0.47931793	0.348099562	0.37324798	0.29886145	0.05464603	0.06722796	0.40610045	0.42524434	0.47578617	0.36877401	0.1347097		0.30365376	0.39424849	0.6129843	0.72754037	0.70399834	0.559773881	0.406439242	0.35545673	0.49603525	0.47063616
	Furnarius torridus	0.04496087	0.040548797	0.00187218	0.0003153	0.00027366	0.00977665	0.04235406	0.00085697	0.02068568	0.09623781	0.28901115	0.00676733		0.29289322	0.38434392	0.30138323	0.37087001	0.374862795	0.358144504	0.2930372	0.29306742	0.31307259
	Limnomis curvirostris	0.05481333	0.024405493	0.02030168	0.06863258	0.00120748	9.56E-09	0.01637417	0.03392142	0.02278484	0.00188112	0.00705545	0.08903053	2.23E-12		0.35317395	0.41615515	0.38173913	0.317385737	0.295605195	0.29289807	0.34135735	0.29546398
	Lochmias nematura	0.36854253	0.29198994	0.27881255	0.23714573	0.12357672	0.09072032	0.48236893	0.13883815	0.47681433	0.43427009	0.31427728	0.41418954	0.07942338	0.03895081		0.59637182	0.7526737	0.647039707	0.505282802	0.31245869	0.45571707	0.47200842
	Phleocryptes melanops	0.40087141	0.394502077	0.36390627	0.38883729	0.11842522	0.12836736	0.42995551	0.3076857	0.53316616	0.33612162	0.14547602	0.57941017	0.0055118	0.12327284	0.41214259		0.65722782	0.52632342	0.427970514	0.37678823	0.52816597	0.52196082
	Premnomis guttuligera	0.5294255	0.351932236	0.36334912	0.25813462	0.13054064	0.10032498	0.51188956	0.22084201	0.53342725	0.56854693	0.34913005	0.56535589	0.0639321	0.07639533	0.60985889	0.47642347		0.68767128	0.511838803	0.34708565	0.49034218	0.48066076
	Pseudocolaptes boissonneautii	0.36950741	0.30527882	0.37675899	0.08342543	0.13050513	0.14167364	0.41410201	0.1453553	0.44916059	0.47305815	0.2377458	0.34216327	0.06845541	0.01098165	0.48623398	0.29215798	0.52103198		0.56169946	0.34837578	0.35681446	0.47255732
	Pseudocolaptes lawrencii	0.25282706	0.235724599	0.19349715	0.07469261	0.19705023	0.23406112	0.23136119	0.01735828	0.24742228	0.28386809	0.1596637	0.1151437	0.04997977	0.00032359	0.26013646	0.15447949	0.2665767	0.341505536		0.36583552	0.33294066	0.51521772
	Upucerthia albigula	0.15665404	0.261722753	0.2070873	0.06265178	0.1549082	0.09673485	0.01320774	0.02287594	0.10905375	0.037104	0.00483887	0.04663432	2.14E-05	1.38E-07	0.01173049	0.08430947	0.04443631	0.048288865	0.09886191		0.3568166	0.54417453
	Upucerthia dumetaria	0.3541413	0.289958718	0.23348353	0.58916341	0.23466369	0.01741955	0.11475263	0.11551368	0.12346766	0.05087268	0.11984629	0.2152468	0.0001541	0.03041339	0.17584223	0.26456733	0.21254975	0.053928024	0.037278998	0.0612534	()	0.42189829
	Upucerthia jelskii	0.28188136	0.43350781	0.35231058	0.19868406	0.29272491	0.27000399	0.16462538	0.07070844	0.28303313	0.1663085	0.05857175	0.17891051	0.00963448	0.00063538	0.20295478	0.26491215	0.1891996	0.181796178	0.27815492	0.3177129	0.13716051	

Furnariinae: Philydorinae

																						Helinger	۱																	
			and the second			2222000		in neuronal in	100000000	Same			Some in			search la		20.000					1000		and the				1000 C			annes anness	a second			1010000			64000	10000
		Anobecerthio	Anobocenther	Anabazenapsi	Asobanenaps	Anchibrops	Automotus	Astomolus	Automatus	Automotus	Automoto	Automatus	Automolus Ber	lepschie Ca	chiacalapters Clibe	noma /	Michielus /	fylocryphus	Hylochites	Ochetorhynch	Tulydar	Philyokar /	talyoor a	Talyclor P	helyckar P	halydor /halydor	Pyporth	techos Samovanops	Syndactyle Synda	xtyse Sy	ndoctyle Thripo	dectes Thrapadecte	is Thepodectes	Thepodectes	Thrapsdectes	Thespodectes 7	Thipsdectes	Xanops	Xanapu	Kenops
-		amoureas	warwgoticaps	densets	Juscus	stragslotus	whereus	Association	melanopezus	s jochrokownnus	pararrist	rubigenosus	uniterentus une	ut le	ucophrus dend	rocolapdonders c	conterminefusi e	rythroughous	subulctus	66 raficostus	et/icepsilus	erythropterum /	nicibe vee	Achievestein p	yenhodksi in	uficosolotum rufum	albogui	ikans stradus	guttulete rufez	dis na	fosușencilata (formi	status holositictus	grobits	melanorhynchus	relationaria	scrututor w	ergetuups Are	ops millert minutus	1503010	benutrostra
	41000007Ph0 Amouroos		0.527954718	0.419479777	0.77147066	0.485786439	0.52106005	3 0.51679092	11 0.5135474	11 0.519500025	5 0.412302714	4 0.555023648	0.412419483 0	503532881	0.655064026	0.582612563	0/684751326	0.417542303	0.463183758	0.536731726	0.535456043	0.350585	0.360207953	0.552862002	0.45813139	0.411656918 0.6465	135806 0.626	6364191 0.511990656	0.525467875 0.4	147710477	0.00000051 0.90	1183286 0.5293	267 (141773574	43 0.42782795	0.619921119	0.577107609	0.1996831687 0.	M2021943 0.485872	0.55459031	12 0.432339682
	encoccerono vorsegencerte	0.29421420		0.011230309	0.00221125	0.501586992	0.04/02/94	0.5061618	0.6391572	12 U.777478122	0.04808.7955	5	u.59900058 u	041230848	0.0030553107	0.456661624	0.458954458	0.685029756	0.607374025	0.334280839	0.531716367	0.50301904	0.51433487	0.652405235	0.031402529	0.020273053 0.079	494708 0.508	61599990 0L718095752	E45/0141/5 EE	110101011	0.543980042 0.00	overses underse	als (terseria.	11 0.47210721	5 0.502830200	0.529199223	0.630130687	0.5597500 0.7512	1401 0.77827241	14 0.079003449
1	anabazenaps aorsans	0.12975205	0.405159615	-	0.52805094	0.606293112	0.5/1//865	5 0.46545124	0.6590975	84 0.59169236	1 0.521/4164	2 0.598306992	0.629624/11 0	615097269	0.510599551	0.391185.985	0.37752897	0.945988792	0.676726255	0.313608148	0.524077821	0.652538044	0.432507554	0.572623421	0/629/49365	0.712525065 0.564	28,2176 0.488	8245066 0.513064993	0.3/0015464 0.5	27846603	0.45958558 0.52	12/2844 (14/2/64	606 0.4318/838	63 0.449954908	8 0.437051209	0.433148293	0.510011745 0	2833331/31 0103568	0.5946174	37 (160196604
	encouver-ops functs	0.0072003	M 0.505432975	0.291436255	0.0400 4400	0.203015303	0.57724553	6 0.58009078	0.5960026	44 0.626774594	0.499048915	0.656611109	0.517415423 0	579996761	0.715100047	0.516110105	0.5/3/0/124	0.456630095	0.992070499	0.460509965	0.630334847	0.431813902	0.444750568	0.631631134	0.544322134	0.50164187 0.70	152387 0.636	6228399 0.58148713	0.4/4109219 0.9	21387322	0.593049967 0.55	1269912 0.515198	343 0.47300206	03 0.437983851	0.014100493	0.5430044595	0.55624404 0	445483607 0.618436	0.0000000	11 0.533755428
	wichstrops scrightees	0.1792.540	0.337715433	0.4/3/30023	0.3133eto		0.5715240	0.4/24/932	0.6556463	32 0.024455223	6 0.012100088	a 11801069409	0.710432093 0	736067364	0.616979194	0.45421004	0.442043007	0.540040391	0.00000410002	0.223470546	0.007043005	0.719740941	0.463197955	0.577076208	0.7343/0618	0.700333181 0.575	1010/3 0.576	0311554 0.557909018	0.439433328 0.5	12354006	0.512740816 0.51	6263833 (Le/1205	952 0.000318:	59 0.53454567	2 0.400914642	0.454037617	0.559506623 0.	0.004/12	1496 0.601955077	75 0.750205444
	Automotor vyuoceeus	0.25990.081	10 U.45788.05	0.35995202	0.110092017	0.50057752		0.54034990	12 0.0511088	JP 0.727300030	5 0.041091155	1 11/16/06/43	0.5/541516 U	041089419	1.5896245711	0.000511544	0.547581381	0.529002721	0.049759291	0.404205793	0.0045352	0.57781033	0.512072709	0.655680499	0,700140741	0.022058040 0.047	/50008 0.067	/300840 0.00138419	0.5549/158/ 0.5	S484267993	0.0161123401 0.21	UTTELTA CLEASOUT	011 (1.66)(6))15	VD 0.544222001	9 0.477830673	0.500807586	CLEO-END/MEY U.	CONVESSO 0.700111	riet (righterooke	The metroscourt
	Automolus lescophibliamus	0.26170209	0.373303583	0.200137960	0.38503725	0.197256677	0.29645453		0.4836097	11 0.61868657	2 0.501954081	1 0.634316049	0.432092938 0	513746408	0.529400424	0.494624414	0.451705603	0.51073244	0.443304016	0.964511866	0.546407557	0.389747659	0.355576675	0.559194727	0.456499596	0.423845656 0.5796	SEALED 0.55	5538403 0.612809357	0.507556569 0.4	14884808	0.558498575 0.40	1062095 0.535793	439 0.32778140	0.363176676	4 0.374431593	0.524533883	0.54512204	141056363 0.353867	0.620080221	71 0.464957676
1 3	sutomous meanopenis	0.24190195	10 012900552	0.406734344	0.95508754	110/2004/04	0.47651709	1 - II 194207864	10	0.641191310	6 0.541001855	1.5496.18504	0.674201769 0	008296000	1.588712948	0.463205983	0.405189311	0.562650603	0.676219409	0.395455471	0.591121177	0.64140007	0.440653072	0.62282531	0.668787185	8.737A88636 0.605.	29895 0.544	451714 0.567488374	0.455083517 0.5	1935424	0.556756499 0.55	9079948 U.S.D717	U46 38341.	26 0.51941177	0.524170037	0.505821728	0.637106801 0.	20100303 0.042967	416 0.6518/466	All 0.660403669
3	sutomosus achrosoemus	0.26972515	U.Dressury/	0.375628.894	0.010100.044	0.020000745	0.591499921	0.0.0070007	6 0.42828.05		0.002130049	0.812009761	umpenson o	00438,082	0.008/406784	0.505054505	0.450574984	0.612080612	0.675168082	0.334214412	0.587314482	0.556154781	0.525105543	0.7010504,88	0.70525088	0.030542049 0.678	10100 0.535	OCELANYABLD BUOCSOC	0.5067215 0.0	29687393	0.502973264 0.57	MI20968 0.61527	511 (L6761132	52 0.530290625	5 0.478555237	0.509937199	OURIONAL? D.	0001050/03 0.008027	0.779110X	74 0.700689476
	sutomous pontense	0.130300	0.01041010	0.24034653	0.0000000	0.021305340	0.00725905	0.4100.000	0.2705834	0.11004011	0.346340837	0.590950045	0.027802965 0	1092179531	0.96037291	0.120893929	D. MILLION M.	0.00000000	0.575767934	0.125001510	0.507004047	0.551050628	0.550106376	0.303367503	0.000325511	0.007129752 0.302	10470	0.0000000000000000000000000000000000000	0.452523729 0.0	1111111111	0.44537824 0.53	LOUGHT DESERT	0.6306794	75 0.488080277	0.00/5100/5	0.422890045	0.566092515 0	07741419 0.714434	0.02350452	37 0.705416726
1	Automotos robelhatos	0.100333.100	0.337460011	0.000000000	0.3013/975		O.S. TITAL	0.11010101	0.0100440	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0	0.330740033		0.077520096 0	033102320	D FEET ALCOLD	0.00070177	0.1001784	0.00000000000	0.730001719	0.3370036393	0.575557011	0.5102532.90	0.101203291	O TOTOL STREET	0.330370283		111111 0.440	Sector Coursell	ONTRACT OF	100110004	DATASTELL OF	OFFER OATING		C 1010111000	0.00000000	0.968972087	OF STREET	TAIDING 0.00000	ATT 0.50577744	A
	entomous ruppeetus	u iour u	0.367460011	0.429799139	0.27012644	0.597627011	0.5355538/1	0.04019962	0.5189440	45 0.4565360	5 0.421495034	1 masserbucs		1277496-229	1.556346241	0.408979122	0.3907.94	0.512143776	U.7. Sycase All	0.822653409	0.593040123	0.721727684	0.570690665	0.590925871	0,758822728	C.764/64111 0.54	731553 0.406	LUGLINS 0.52584/287	0.37758347 0.5	896022054	0.474676015 0.56	SUSELSE CLESING	/41 0.5114.900	k) 0.566654208	0.456250837	0.385271221	0.528581077 0	CHIDRESS CLOSERS	0.59421346	TI COMPLETE
1	ienepicnia nicen	0.2 Surves	0.010962708	0.416848429	0.53276789	0.67890489	0.62201/59	0.29019717	0.4995300	0.57793700	9 0.530710121	1 0.443637354	0.530000044	and the second	0.619470033	0.499427358	0.4/6211861	0.992867725	0.647663375	0.411575914	0.621023811	0.643960643	0.497759043	0.577013424	0.740964902	0.000000941 0.014	1010E 0.53	FIO7CO7 0.944253463	0.537685013 0.6	22798258	0.540611897 0.52	4791008 0.542823	0.64008374	0.56763269	0.463912219	0.455051008	0.629905296 0.	672505059 0.73117	0.009994854	48 0.729729919
1	Concepters researches	0.334139	79 U 400168091	0.27646223	0.54773888	0.401042499	0.383030431	0.23024781	11 0.3547790	25 0.4539517	2 0.357137001	0.0000000000	0.322380945 0	437232565	0.000000000	0.4/019/019	0.336303462	0.409511837	0.37933283	0.409102995	0.003035044	0.301/28/74	0.463370388	0.568531995	0.375134402	0.3288103/4 0.0400	103365 0,397	/35911/ 0.39190066/	0.430330344 0.3	2000002	0.532096212 0.54	3100400 0.435035	429 0.4021115	0.49808/119	0.534005549	0.49421705	0.543544285 0.	323328636 0.833040	0.65250740	32 0.571001236
	Literionis seveneouptones	0.5224804		0.050196565	0.2149128	0.152572152	0.37383636	0.23309976	0.1803656	0.23872565	3 0.09932380	0.252565614	0.080835611 0	1919/1943	0.215251055	0.0100Totta	M.// 580402.54	0.363886375	0.413012335	0.525035735	0.4707666075	0.134800437	0.315302	0.3230306/13	0.462701118	0.374147793 0.3903	174114 0.081	3553101 0.440275803	0.010273735 0.3	1330475	0.0000000171 0.00	0.0000000000000000000000000000000000000	0.3354043	0.300040703	0.431339432	0.5225555721	0.575567745 0	331930189 0.43579	0.35349473	31 0.402108287
	information and have about	013642003	0.533930943	0.2146547772	0.21834051	0.2077777628	0.302330014	6 0 1359 2230	0.2651669	27 0.20214245	7 0.418077986	0.281412031	0.24/585006	281 354847	0.345001095	0.054418455	0.044963097	0.947909199	0.534304628	0.217920056	0.475568969	0.4624272215	0.412229277	0.900367363	0.5305/0360	0.500000000 0.5151	115021 0.473	318/01/83 0.3125 1892 3	0.456617464 0	PROPERTY OF	0.437369137 0.53	0100038 0505038	412 0 28506003	1 0.075TTE	0.332074353	0.4020412	0.588895743 0	516595220 040404	1721 0 6362914	41 0.517193936
1 8	and a second sec	0.1707 4017	0.00100040	0.000000000	0.00000000	0.0000000000000000000000000000000000000	0.0070/2007	0.15333000	0.5305531	or o population	0.330034334	A 4700C477	0.0000000 0	170004404	0.040000000	0.10300070304	0.122120222	0.000000000	0.724304237	0.333003007	0.000000000	0.000000000	0.7033073377	0 CTMONO	0.320360400	0.741300/001 0.510	CALL O AND		0.3555500558 0.55	00000	0.017201207 0.00	0.000000	012 0.0000344	45 01720033033	0.000000000	0.430(03033	0.041704007 0	CRAMMER ATTRICT	CONTRACTOR	01 0.000 ACCR02
	Tyrocasses subsects	0.17834013	1454655188	0.497527588	0.55263655	0.5540638	0.43790330	0.13337966	0.5283521	86 0.49864127	5 0.338024234	4 0.4/9/043/	0.030/35/ 0	104033381	0.540689333	0.11100414	0.122129252	0.269040902	Antonyme	0.542903630	0.575676692	0.0000001314	0.30/20/33/	0.8/3804072	0.740250405	0.741201001 0.010	144412 0.475	33/2218 0.315028235	0.500300656 0.3	33237007	0.011/01/07 0.03	0.497011	532 0.5600544	+0 0.073033633	0.040000004	0.420897933	0.541254557 0	100453376 0.33310	0.00073610	36 0.756465607
	and a straight of the straight	0.80527500	0.200346201	0.27772429/19	0.45604727	7.0.499471000	0.4140961	0.00004005	0.00000000	24 0.20235832	2 0.356600.000	0.251140248	0.436775502 0	4336000884	0.503046082	0.3323306466	0.358449808	0.105000005	0.415185143	O INCALLER	0.005246078	0.579795191	0.479249521	0.514643167	0.618380650	0.546036457 0.536	510347 0.548	0.40655380	0.450312914 0.4	13642121	0.6140017 0.45	1216242 0.433162	0.4213083	0.49173913	0.453/65606	0.417805085	0.508501968	154491031 0.60130	VE1 05645018	0.579579110
School a	Bacicy and the stream	0.0096257	0.255057976	0.477282087	0 15551712	0.628/04244	0.29425653	7 8 1/950212	0.5004860	62 0 228920	6 0 222074153	2 0 372549506	0.619062336 0	495329617	0.36267095	0.01119262	0.022301323	0.222048402	0 535070879	0.001GM02T	0.421806022	0.00000000	0.451621855	0 564109009	0.680101298	0.752001152 0.4601	192392 0.39	0.454164571	0.353060686 0.4	27271120	0.412230137 0.4	A10200 0 20021A	216 0 4/2590	0 54530067	0 2020/00100	0 220150005	0.475599213 0	705745/28 0.00568	0 5046297	01 0 719650995
D	The function of the second	0.0611673	0.228092200	0.16456177	0 18024755	0 100000520	0.2722245	0.05762213	0 1622910	65 0 29AC7856	7 0 331 388004	0 23332285	0 340580813 0	253258112	0.189537245	0.033553685	0.038767357	0 108143020	0 175045087	0.000007122	0.154710048	O MORENES M	0.401001000	0.860406094	0.506822226	0.50451565 0.463	176601 0 376	6635202 0.445071855	0.301473852 0.5	15613852	0.367212346 0.54	5707201 0 307520	N2 (1573603.3	0 528887528	0.44505289	0 306946559	0.408481128 0	500000000 0.611632	1575 0 50268541	0.56418222
201	Plate Etrastain	0 24199771	12 0.423502146	0.221536847	0.44975375	0 277452776	0.47346311	5/ m 35168086	6 0.43298705	67 0 53498234	0 33736660	0.574147235	0.417905745 0	366089894	0.350842058	0.172021424	0.336868063	0.17006508	0 54(210040	ORMAN	0.467636338	0.360344516	0.105434400	0.40040004	0.647473497	0.500578718 0.6328	202536 0.5	ETTETEE 0.460001786	0.419724162 0.4	CATTR 145	0.636823350 0.53	0 575010	CTR () CCCCTRR	10 0.51815104	0.530698060	0.680105368	0.614160313 0	501343085 0.653838	104 A4415/02/	42 0.610000061
	histor materia	0.18363593	0.431390936	0.439976352	0.28523891	0 630686365	0.63795356	0 31222297	0 5403262	12 0.51794110	7 0.452379544	0.060210491	0.621102749 0	612002150	0 255017134	0.190960136	0 106702221	0.299868537	0 \$36091977	0.025056122	0.449065461	0.559359954	0 159204579	O ASTTANDAS	alles as really	0 110020101 0 573	LLAL77 0.514	111500C 0 567658330	0.45004382 0.5	10005417	0.563063046 0.59	0540002 0543242	019 0.45749720	0.562115751	0.43739676	0.459854171	0.591503052 0	693241252 0 213123	ICAR O CARRONN	IN A TEADEETLA
1 3	Bader of model m	0 1 1000002	0.450807290	0.560214211	0.24552206	0.602953535	0.00103674	0.14000000	0 6571351	15 0 47630875	0.40030824	4 0.421284268	0.643060049 0	553104931	0 207261652	0.062622084	0.066396755	0.002934078	0.544185318	0.009520136	0 1821 16677	0.649350754	0.750914315	0.441673136	0.613112164	0.5423	14065 0.459	0302101 0 544255304	0 370561124 0.5	00000411	0.458554909 0.5	0555715 0.471570	589 0 5017741	0.582954021	0.467492102	0.409999273	0.550005605 0	205250821 0.688416	263 0.61501333	0 922195323
	Tabaia a fan	0.46582641	0.547550933	0.343547463	0.56325620	0.538812282	0.41785244	0.35856322	5 0 3242904	\$7 0.522823664	8 0 239373722	0.576695286	0.300729331 0	995104561	0.449230104	0.362059524	0.326305566	0.26525729	0.426062082	0.129505651	0 378547967	0.200200001	0 225942819	0.46820508	0.344653585	0.333922528	0.627	7202509 0.61022152	0.549412065 0.5	84570338	0.641187683 0.55	R264881 0 597295	322 0.46663584	42 0.49589974	0.552126205	0.552965163	0.616862015 0	479673545 0.639148	0 75638125	0.568735925
1 2	Penanthistos alhoquíasis	0.43167540	0 34058543	0.248735129	0.64457518	0.255777323	0 30092780	2. 0.32874512	0 284502	23 8 28875045	9 0.205378382	0.358900442	0.174547434	5 26899937	0.411039142	0 158606528	0.355033195	0.221345743	0 224334951	0.20538958	0 310362884	0.116254101	0.0701984026	0.254746756	0 248313312	0 193150043 0 418	119488	0.549568185	0.512867255 0.4	59486537	0.637602743 0.4	6635603 0 549134	815 0.38758960	0 18493853	0.473480587	0.61175205	0.572065406 0	400224537 0 505085	659 0.6219277	55 0.482336414
	Uranaurana strictus	0.25265651	5 0.62409650F	0.285542067	0.8699054	6 0.858938267	0.42497832	3 0.34505200	0.0524724	0.55035116	8 0.559106561	0.493286600	0.312442736	501034262	0 878902798	0.176270322	0.1434(83399	0.588180052	0.284589041	0.052051636	0.261252546	0.219129121	0.17594962	0.246289261	0.379286466	0.3556138 0.4172	241521 0.29	9588179	0.530862922 0.7	12106422	0.50983481 0.48	4609006 0.525445	0.95940522	0.43752210	0.415637839	0.54581891	0.594520737 0	535609825 0.663682	0.20122596	0.508491645
	landoctvie outraiote	0.28895124	46 0.194096828	0.06268719	0.22587747	0.169862701	0.372672654	0.25053727	4 0.1891325	16 0.27256311	0 203927952	2 0.2160/06853	0.088171314 0	324046385	0.20709521	0.481162248	0.408092438	0.242076614	0.073904071	0.241805183	0.217002199	0.075458079	0.000623549	0.157547036	0.197743591	0.007708093 0.3507	759068 0.264	4393762 0.318720724	0.4	28267397	0.570014201 0.34	0872521 0.59591	763 0.30093388	0.358131546	E 0.381752173	0.497934018	0.604528817 0	354547994 0.443675	448 0.53308255	32 0.397961148
	landoctvie raficolta	0.140086/21	0.556301232	0.264527236	0.23831195	0.305139138	0.34062464	0.1816-019	0.3042438	0.42091618	0.561285001	0.335032647	0.326443136 0	396731311	0.25058974	0.059574876	0.057855240	0.690907668	0.327469028	0.021381348	0.149902804	0.208242114	0.265594846	0.154537505	0.310770395	0.389189221 0.3055	506911 0.199	0.599454114	0.180184772		0.437927905 0.58	1805908 0.488827	696 0.45439228	0.485441385	6 0.45492313	0.476589763	0.561135974 0.	562552485 0.643268	0.6477242	304 0.644008872
	and a characteria conformation to	0.99510003	0.325456343	0.20522281	0.88361226	0 251754350	0.45442568	8 0.35212030	0 3241124	65 0.41055850	0.163269342	0.027052333	0.217685419 0	291499292	h HIRDNYILL	0.505260717	0.358248897	0.163526349	0.254757184	0.588199652	0.057789454	0.161118008	0.066745392	0.475830899	0.333056003	0 220730812 0.4884	105052 0.445	5667844 0 201367877	0.373316454 0.3	19145430	0.45	4401977 0.621498	517 0.41490504	0.451701351	7 0.4999930567	0.624544962	0.619051847 0	MARADR92 0.519947	1836 0.64109243	0.468597753
	Debaudectes filommulatus	0.24904575	0.384079572	0.001728482	0.31103287	0.274418078	0.29529774	4 D 1007 M02	0.2120408	91 0.36318549	0.11611422	7 0.37270955	0.328831462 0	299596033	0.32064278	0.087485288	0.11529116	0.27010404	0.464108452	0.022243265	0.191758463	0.250213084	0.102071464	0.379259063	0.270918231	0.37430543 0.3340	15/29/08 10 181	14803445 0.221298295	0.00070566 0.3		0.194214546	0.50660	914 0.710365.00	0.57368054	0.000951214	0.437508745	0.555659294 0.	MITTERES DAMAN	0.63071911	38 0.61562736
	Thriagelecters balastictur	0.83064552	0.38381900	0.211632131	0.00094815	0.196697147	0.455303621	0.2774654	0.2921193	04384267	0 218110202	0.00000.0791	0.172417118 0	258948758	0.211543736	0.582660792	0.46527725	0.250658901	0.251012995	0.121097364	0.10000507	0.1100501	0.005495284	0.377733918	0.293870551	0 233833612 0.4000	42675 0.321	1476174 0 289521706	0.432410579 0.2	44050628	0.445762967 0.25	0518987	0.4127572	18 0.413001	0.482070687	O.SMRIAMS	0.691731102 0	406337417 0.528128	0.64549546	GR 0.497725636
	The load instance is a nobility	0 33743704	0.202303533	0.165682278	0.20790652	0.174306145	0.22258778	6 0.07417907	0.2073878	28 0 21741155	9 0.161567090	0.240665118	0.274938395	0.17895001	0.154141608	0.056203222	0.054873177	0.082895679	0.356414226	0.017083274	0.200562367	0.204174123	0.337403738	0.368051067	0.209453256	0.25780602 0.2074	332541 0.078	8761444 B.064188813	0.0000070072 0.1	77888107	0.172589131 0.56	1240189 0 126560	724	0.509475121	0.567593032	0.128068142	0.454528035 0	444425501 0.529635	117 0.46891925	56 0.524426088
	Delpodectes melanorhynchus	0.15573844	47 0.185438710	0.178190272	0.15076770	0.324992263	0.32379018	7 0.05452750	0.2737004	33 0.279181.37	4 0.211335063	7 0.218685068	0.366896615 0	3468500.92	0.237994517	0.054842454	0.079152278	0.131984077	0.376384555	0.0354627.89	0.265087943	0.357594051	0.282791842	0.299566649	0.36797315	0.372676368 0.2433	202674 0.070	0699723 0.153642332	0.066023925 0.2	08892871	0.180065057 0.34	4902153 0.134644	645 0.2603555	99	0.507358103	0.175065168	0.47337704 0	559843649 0.588728	0.5425708	87 0.508178314
	Thripodectes rufobrunneus	0.44070413	0.23979833	0.160413698	0.41301917	0.165576046	0.17770568	3 0.06550765	0.2421873	92 0.19521644	7 0.09/11882	0.239338368	0 166008161 0	173107043	0.288128787	0.150228527	0.291663485	0.100365077	0.291330442	0.238917331	0.182378398	0.093224966	0 158351694	0.300002452	0.137627973	0 169187648 0.3131	137686 0.183	8147438 B 1055557718	0.084856442 0.2	59780673	0.224307589 0.57	7090301 0.220252	228 0.85319109	0.2693716	9	0.464745891	0.532620042 0	194209245 0.501735	425 0.56034398	RS 0.470623807
	Thripodectes scrutator	0.39631834	0.341630643	0.191951671	0.35838160	0.171704363	0.2838000754	8 0.30133908	84 0.2636094	34 0.305565408	6 0.158534723	0.40847683	0.102950084 0	185269181	0.288452549	0.288864117	0.302283967	0.256479085	0.141522995	0.080486508	0.178272421	0.062960813	6 010469253	0.235506448	0.232451315	0 145727893 0.3711	161213 0.41	1910089 0.348005538	0.25753951 0.2	13678554	0.405349144 0.16	1971141 0.399322	315 0.03424634	0.091755003	0.200705783		0.6233389749 0	136174477 0.433424	0.59768110	67 0.422738338
	Thelpodectes viegotikeps	0.3641172	97 0.422086923	0.263922	0.36386642	0.321674003	0.48501495	0.29486038	0.4304341	15 0.49722518	2 0.379091812	2 0.480700186	0.26597702H 0	435195735	0.305879105	0.343370108	0.345352202	0.403874374	0.301170095	0.150190676	0.245237275	0.215426344	0.119373669	0.392556267	0.379145416	0.341581562 0.434	479185 0.347	7272935 0.39900249	0.419729582 0.3	10272199	0.428815334 0.30	4215211 0.518266	436 0.17498607	78 0.19825218	0.276333099	0.423542818	0	458602615 0.595067	0.70082153	0.548493988
	tenops milleri	0.05495208	0.315894586	0.365683244	0.15430889	0.524857984	0.439322105	5 0.12034250	0.3770408	38 0.41534144	7 0.46014491	1 0.287406605	0.621133574 0	530508122	0.30806298	0.041671821	0.024183265	0.232251348	0.468272279	0.002838687	0.315905063	0.535403977	0.390402804	0.255593022	0.552231796	0.546567304 0.215	933437 0.100	1690871 0.315512343	0.072123609 0.3	12394185	0.11618172 0.26	5878776 0.117578	666 0.18381530	0.336334803	0.092101286	0.048562403	0.185822229	0.689050	0666 0.54475856	08 0.732463566
	liences minutus	0.22225635	0.599828233	0.390639799	0.4190600	0.471068303	0.58900516	0.30612178	0.4374455	36 0.7203233	9.578222111	1 0.56239909	0.558335748 0	633309896	0.476574051	0.132887185	0.129812457	0.373328765	0.537883646	0.013564867	0.417495308	0.402634368	0.424096582	0.464685385	0.560510157	0.543103608 0.4634	491022 0.236	6352218 0.521828712	0.200563266 0.4	52690249	0.287080832 0.41	5124316 0.299730	833 0.28693485	0.36351215	0.220229712	0.171490332	0.388179339 0	541494383	0.74054995	61 0.769773448
	liences rutilians	0.38422790	0.672670312	0.384377175	0.51694296	0.392575367	0.54439554	4 0.41157894	0.4404721	94 0.678890480	2 0.430745253	0.665501313	0.370041036 0	532755973	0.452201333	0.284012169	0.26624549	0.439823414	0.47174245	0.091970597	0.3393211241	0.263782158	0.26173819	0.478049552	0.445053313	0.436681183 0.648	143315 0.399	9731252 0.585184659	0.305551782 0.4	73865163	0.461012114 0.42	4265543 0.474106	267 0.22498915	0.2956165	0.305698963	0.419540261	0.540026378 0	311527871 0.616893	1773	0.662372238
	Kennops tensvirostris	0.12852154	0.496512954	0.462620078	0.27127441	0.618431487	0.57897663	0.17023835	0.5573267.	24 0.55461756	3 0.556345001	1 0.452111929	0.67682668 0	631212194	0.359268356	0.086576863	0.082703949	0.413757183	0.642206468	0.001070652	0.4162449	0.582135671	0.337760606	0.440956077	0.664099597	0.763318815 0.3443	716786 0.215	5515194 0.432853196	0.124527275 0.4	52025583	0.2399557 0.39	2264366 0.248640	343 0.28067833	0.405084773	0.185784158	0.149652733	0.384871978 0.	584662093 0.65062	1884 0.48002823	.96

Furnariinae: Synallaxini



Dendrocolaptinae

																			Heling	el																		
	Campylorhampha	Compylerhamphas	Campylorhamphor	Decompetero	Developmentantes	Dendrocincle	Dendrocincle	Dentrocincle	Dendrochste	Dendrocinda	Dendrocoloptes i	Denskounisptes	Devidrocoloptes	Development	Drymomis	Gliphorynchus	Hylenetaster	Hylenetostes	Lepidocoloptes	Lepidouxkystes	Lepidocoloptes	Lepkkookiptes	Lepidocolaptes	Noska	Sittosomus	Xphocolaptes	Xiphocoloptes	Xiphocolgates	Xphortynchus	Xphortynchus	Xiphorhynchus	Xiphorhyschus	Xiphortynchus	Aphortynchus	Xphortynctus	Xiphortynchus	Xphortynatus	Xiphorhynchus
	e foicularius	procurvoides	trochilitestrix	longicaudo	rufiguio	anobating	fuliginose	homochroe	merulo	tyrannina	centrist	picumnus	platyrastris	sancäthomae	onidgesil	spinnes	perrotil	stresemanni	attinis	abalaeatus	angustinostris	fokineika	sculeyets	langinistris	grisekapälus	altricolits	major p	nomerophthynchus	flavigoster	Auscus	guttetur	Anthymanus	obsoletus	ocellatus	pondalutus	spini	ILISLAVIAIS	aniongualaria
Campylorhamphus falcularius		0.362570007	0.467888373	0.395832193	0.532351746	0.440474645	0.488004169	0.466353318	0.585941447	0.495462951	0.607947055	0.548675639	0.6666/37647	0.420827522	0.561241507	0.490557868	0.519810011	0.36434453	0.655279179	0.454605731	0.474675182	0.560885011	0.472657951	0.363858534	0.526887208	0.658212747	0.485924491	0.555293564	0.46587178	0.646543432	0.42719642	0.401019425	0.390578686	0.582937479	0.3278802159	0.559001792	0.387719412	0.6339230
Campylomamphus procurvoides	0.06068420	4	0.614524461	0.704875029	0.601158243	0.636374924	0.684267782	0.560696554	0.587952972	0.605218407	0.564197394	0.581455891	0.2160297E3	0.6247463	0.310417127	0.683652918	0.596020268	0.675492275	0.521066358	0.3059322454	0.503278196	0.638903413	0.638310016	0.71703213	0.617026006	0.451124785	0.467243965	0.554300568	0.607737635	0.474126672	0.702034475	0.651335171	0.740293195	0.480672098	0.655827345	0.64849660	0.736168239	0.4760963
Campylorhamphus trochlinositis	0.22581474	9 0.4546078		0.691269336	0.66270503	0.731803751	0.777278698	0.761893166	0.694604537	0.594555795	0.671831857	0.742051574	0.531428203	0.753189996	0.471514716	0.7354628	0.741468005	0.642640691	0.620431523	0.718046501	0.676687131	0.582760695	0.797915017	0.582643467	0.823917861	0.512484672	0.662243894	0.740055305	0.799827848	0.51956815	0.751996623	0.561377876	0.66138583	0.643932932	0.564975526	0.691762477	0.65547607	0.60638303
Deconychura longicauda	0.10138278	0.604005205	0.548122756		0.655246813	0.715878919	0.78923216	0.657353079	0.651592188	0.569742642	0.628612569	0.669491269	0.451461464	0.723541187	0.356043595	0.78773545	0.611755125	0.669600551	0.557819562	0.777201543	0.559134862	0.636505091	0.728317996	0.680785666	0.70971521	0.504199865	0.54639529	0.63993468	0.68239785	0.521100896	0.744950482	0.676351713	0.72668802	0.585945905	0.630688272	0.747442589	0.753115835	0.5141407
Dendresetastes ruliguia	0.32930204	5 0.451166263	0.500576191	0.527317876		0.647272959	0.714739182	0.620174473	0.828964342	0.523675943	0.804902008	0.704584412	0.532832369	0.6253571	0.516219028	0.705631789	0.656670421	0.644453899	0.617920302	0.675461482	0.548217695	0.657294236	0.659783537	0.63023599	0.693361276	0.597383889	0.587407691	0.667498083	0.650724009	0.590701072	0.692649641	0.567891256	0.644572871	0.704932969	0.503698483	0.626526266	0.604338194	0.63806570
Dendrocincla anabetina	0.18224473	0.533605606	0.619717834	0.613418359	0.462754863		0.784822748	8.764167637	0.681582041	0.596418255	0.660323624	0.750295149	0.543585594	0.813483169	0.412772391	0.773288214	0.638035092	0.6287629	0.631112302	0.708578391	0.57348421	0.649185755	0.790795634	0.603605607	0.773014854	0.525098397	0.545736594	0.729541402	0.758109233	0.556675846	8.751293081	0.579389467	0.63895247	0.644801186	0.576866608	0.718768263	0.673240249	0.61050486
Dendrocincla fuliginosa	0.23698856	4 0.582853547	0.685160017	0.688097894	0.558345253	0.685852352	10000	0.734829591	8.745045464	0.639315852	0.729935038	0.794335875	0.561228626	0.770945441	0.430667972	0.889065011	0.679576892	0.655944713	0.680922231	0 782526811	0.603643528	0.705704343	O.815493748	0.639130164	ORTHRETING	0.579089206	0.599387767	0.783213486	0.750054035	0.612149982	0.754348532	0.626760131	0.665828712	0.090074419	0.620454922	0.717885419	0.710647825	0.63518455
Dendrocincla hornochroa	0.22235998	5 0.360751525	0.646356342	0.479102833	0.417941503	0.649086234	0.576603426		0.664875813	0.573941533	0.655440882	0.754486733	0.572906079	0.814079542	0.445503457	0.710931809	0.670078838	0.62390009	0.646327912	0.6780894905	0.677956246	0.55407384	0.822682608	0.5404079881	0.00000044993	0.524859077	0.62047106	0.770938233	0.810040175	0.525873736	0.702258625	0.546445407	0.596503346	0.655934873	0.503826476	0.672960553	0.631937441	0.60529985
Dendrocincia merula	0.41211817	6 0.429174323	0.584481615	0.543329161	0.732193904	0.53920414	0.632213073	6.507702974		0.533839155	0.866366819	0.750394648	0.581298336	0.657908298	0.555036755	0.740044227	0.717004916	0.6083736/97	0.670189227	0.675414056	0.570046316	0.6893837985	0.707419445	0.595361641	0.740130234	0.638564961	0.618292199	0.716029052	0.093882145	0.6269534	0.693731056	0.163186394	0.5258534897	0.738863313	0.526389565	0.618564607	0.601295104	0.68736219
Dendrocincla tyramina	0.24514933	8 0.375165281	0.38353028	0.341205556	0.309975263	0.367540911	0.434574539	0.342691193	0.323010723		0.518896455	0.622884469	0.535658916	0.559252493	0.350956241	0.62997834	0.516822933	0.524539571	0.674899406	0.625033506	0.526161537	0.615177691	0.607673718	0.514425348	0.631589589	0.475599948	0.462166092	0.64592254	0.561417116	0.534360517	0.581709733	0.518396416	0.563105602	0.530311879	0.485754963	0.530107815	0.584933158	0.58551649
Dendrocoluptes certhia	0.46717248	8 0.346803038	0.551200642	0.494980683	0.652458222	0.506057507	0.595467743	0.905019922	0.793857395	0.303426412		0.7594022764	0.63615597	0.642496567	0.561297808	0.724072898	0.673745439	0.577728341	0.68709215	0.656951049	0.564638621	0.677694062	0.651438546	0.562365465	0.730631889	0.667014554	0.614476702	0.725360574	0.683421576	0.665564373	0.66/9327082	0.52709648	0.594793206	0.789716312	0.504650036	0.600986275	0.5524034	0.688960043
Dendrocolaptes picumnus	0.34775088	5 0.405179990	0.635454927	0.530303676	0.536363935	0.62301839	0.679094156	0.650583006	0.632559158	0.415958947	0.669646203		0.642280762	0.725345823	0.503466533	0.770809792	0.649737856	0.604002236	0.764193423	0.70103458	0.654905834	0.674913957	0.785639134	0.555581404	0.823834895	0.594253277	0.615348709	0.85979204	0.749523181	0.627758078	0.704995577	0.541892409	0.558502568	0.77399522	0.526030815	0.623991364	0.605573085	0.73048580
Dendrocoluptes platyrostris	0.50906993	3 0.099846511	0.330443423	0.180150573	0.3128820936	0.324842184	0.3151225/94	0.409213557	0.341910058	0.275015738	0.411473351	0.476473579		0.522227297	0.485799784	0.555802839	0.506810398	0.407.134502	0.718719404	0.495100792	0.48953-9034	0.610506624	0.55924391	0.403279523	0.589433342	0.053205443	0.504291591	0.646488382	0.543492686	0.6939024239	0.477445123	0.394220273	0.42112938815	0.617136817	0.365896727	0.433528768	0.41333383	0.64847385
Dendrocolaptes sanctithomae	0.16816351	0.497887316	0.657706699	0.626532847	0.437650838	0.736581754	0.700382856	0.739926369	0.55269363	0.330926007	0.508864071	0.610816651	0.324544947		0.396187783	0.76125634	0.65632979	0.649883491	0.602039022	0.708363873	0.619322134	0.625067707	0.818426379	0.597285085	0.773609577	0.511086983	0.573429933	0.715338158	0.787058732	0.524303384	0.738061004	0.602755091	0.648196777	0.627507941	0.588063529	0.725950297	0.691768092	0.566473085
Drymornis bridgesil	0.35739825	3 0.00058177	0.201144592	0.073978527	0.271353345	0.139100706	0.14667929	6.177347208	0.334797651	0.050311079	0.345342265	0.245799253	0.221195177	0.121282699		0.415305731	0.51354908	0.338734648	0.485407356	0.363237762	0.434638738	0.391571762	0.442318715	0.309187937	0.48399911	0.442102746	0.497979662	0.520004582	0.461215251	0.427437658	0.388556615	0.319726439	0.334024869	0.545703174	0.311075286	0.341077819	0.32825307	0.58266461
Gyphorynchus spirurus	0.23902273	0.582925738	0.624916993	0.726741505	0.549991141	0.670413174	0.842081573	0.542926908	0.629355349	0.413372338	0.586230799	0.647360613	0.3042396	0.694071122	0.131884531		0.650558173	0.647653409	0.679844753	0.776102526	0.565493978	0.730389741	0.785080765	0.637171219	0.78381031	0.604499467	0.579784327	0.734891059	0.719130309	0.630835565	0.774558594	0.643567927	0.585651465	0.689259029	0.609555378	0.707200587	0.709424207	0.614674665
Hylexetastus perrotil	0.28048639	6 0.443627017	0.608907663	0.44018578	0.450208793	0.489493804	0.530706296	0.523373433	0.554567136	0.271689579	0.483844751	0.455915129	0.221798063	0.52637096	0.275350995	0.493636658		0.60875828	0.57429427	0.659309904	0.665093836	0.590851929	0,708876635	0.570179758	0.732768544	0.520051136	0.662277865	0.644007971	0.745314829	0.500353709	0.681504201	0.575357331	0.647708007	0.576065739	0.556666836	0.613830667	0.623197717	0.57974398
Hylexotastes stresemany	0.005095418	0.556578323	0.495164993	0.5813247353	0.533265418	0.471007648	0.516767174	0.458923258	0.465135597	0.287306642	0.40497438	0.436458735	0.523832745	0.503852384	0.041548112	0.512532156	0.442537962		0.495926175	0.751910249	0.613943967	0.565422355	0.647600184	0.659377071	0.645620011	0.44268857	0.559934067	0.579670479	0.652614267	0.447440835	0.725242725	0.609718853	0.726481695	0.556348887	0.561150014	0.737340537	0.719749110	0.46/205023
eners Lepidocolaptes affinis	0.51680003	4 0.281766354	0.441152597	0.338655016	0.358905612	0.433851523	0.479479618	0.485965247	0.490088952	0.50306546	0.537872734	0.645229228	0.566960076	0.415250068	0.223799059	0.478077294	0.321630452	0.2465284		0.608145213	0.55536728	0.6038829729	0.671235811	0.482872432	0.710487874	0.656460511	0.524719389	0.752887877	0.631763765	0.683041454	0.576606492	0.496414965	0.523584183	0.702929606	0.447597252	0.500056695	0.533350531	0.74279091
2 Lepidocolaptes albolineatus	0.19425449	4 0.619544148	0.60922327	0.690644013	0.550397132	0.609996495	0.694250092	0.548756082	0.580008278	0.399966504	0.517738148	0.578113895	0.217715164	0.626313964	0.079674743	0.688516431	0.524218562	0.664262233	0.392558176		0.633667568	0.679678216	0.732149851	0.686563151	0.74847314	0.544235268	0.586774032	0.669638659	0.710358966	0.560771502	0.804022873	0.659345153	0.75591465	0.623234318	0.602510091	0.745023785	0.755378429	0.55862533
Lepidocolaptes angustivostris	0.20075922	8 0.279137476	0.492630707	0.333668826	0.308248854	0.349400325	0.38968414	0.526038493	0.328235366	0.260610318	0.330141464	0.420557853	0.233929007	0.439855851	0.124091444	0.335054786	0.488953366	0.468217043	0.319872266	0.45890235		0.473447976	0.676238764	0.480485572	0.693717299	0.450151612	0.596115086	0.638498552	0.719078733	0.441095274	0.615309791	0.489000681	0.573100385	0.564497973	0.477575661	0.598883424	0.587255138	0.516066964
Lepidocolaptes faicinellus	0.41385108	5 0.545888672	0.44907509	0.519255957	0.485447904	0.519621821	0.607096755	0.413438808	0.548644636	0.393352048	0.533521158	0.528322538	0.41097964	0.512717377	0.090018754	0.624858931	0.403325195	0,437559903	0.504333392	0.567601145	0.21200881		0.640388244	0.636228199	0.656568535	0.688916255	0.514298705	0.643925145	0.59599352	0.713259037	0.641704904	0.614902351	0.622811913	0.627256902	0.522634247	0.57362285	0.611735436	0.60111883
Lepidocolaptes souleyet?	0.23586145	0.490813719	0.706553149	0.603070172	0.473026806	0.68936622	0.717734059	0.73255101	0.584128624	0.38306334	0.576461355	0.68414811	0.340900138	0.756309934	0.173565474	0.674251343	0.583908674	0.493705337	0.491495448	0.625179024	0.519462327	0.495497992		0.602535038	0.854244718	0.533485052	0.604185832	0.786305566	0.049040504	0.552764148	0.748590086	0.589610511	0.672281682	0.655245764	0.600575746	0.713388394	0.694553787	0.61564785
Nasica longirostris	0.06732214	0.602054166	0.403164096	0.554507851	0.509601195	0.449433431	0.481002456	0.328952638	0.433253186	0.267639345	0.863947571	0.355703946	0.30722648	0.437496223	0.010648256	0,478802558	0.391395317	0.534932048	0.21978396	0.55699155	0.239427672	0.489869297	0.424705804	0.11.1	0.512037183	0.476207588	0.479128771	0.523236056	0.587884793	0.490534028	0.675715433	0.62406918	0.760719628	0.486061239	0.582225162	0.66250581	0.657058744	0.441502043
Sittasomus griseicapillus	0.33612503	8 0.455685804	0.752685882	0.571368443	0.52927244	0.664322978	0.711823015	0.728549965	0.628330812	0.420507168	0.630509199	0.738146248	0.38372819	0.699675847	0.213600101	0.659932904	0.598636692	0.492602071	0.548581259	0.643059265	0.531609024	0.505223365	0.80119042	0.406382262		0.569171827	0.657486899	0.8348551	0.84648227	0.583(68546	0.755961405	0.582800535	0.657906071	0.705867103	0.553896488	0.686119976	0.667484586	0.65899588
Xiphocolaptes albicollis	0.53148953	0.188291683	0.297659292	0.265249422	0.354886177	0.299509657	0.349626317	0.336363078	0.418250407	0.231460445	0.474203712	0.389609774	0.511005848	0.30244154	0.162605308	0.365917656	0.249420993	0.181285452	0.47817137	0.289658547	0.180131366	0.521737285	0.334492632	0.217957564	0.358983099	-	0.511733346	0.56701918	0.507040507	0.800379451	0.524320318	0.478449553	0.465033256	0.635677789	0.385450726	0.458418383	0.462737951	0.582288135
Xiphocolaptes major	0.24625884	3 0.225849408	0.495493759	0.320496946	0.365837765	0.314997814	0.389607862	0.441234154	0.422407231	0.202421548	0.431695299	0.433246269	0.278754474	0.352205164	0.258833832	0.364343255	0.480189973	0.37652744	0.291160856	0.385350657	0.998532624	0.288561765	0.396013038	0.214331897	0,472784551	0.271497897		0.605443276	0.62486489	0.491072621	0.595650362	0.481078627	0.527577104	0.592962913	0.424958894	0.547417046	0.494764572	0.510070824
Xiphocolaptes promeropi/tynchu	0.35930077	1 0.343426063	0.622680368	0.465527743	0.474393685	0.582973746	0.616859954	0.663943503	0.562590356	0.443107154	0.606669986	0.798154674	0.491589594	0.584815869	0.288926223	0.573221935	0.43718707	0.383090705	0.691398268	0.512571627	0.449789154	0.448357845	0.669036717	0,287779294	0.78341475	0.348287469	0.415372652		0.764573562	0.602290078	0.667275065	0.529531912	0.58075524	0.76000298	0.505799494	0.59960065	0.593989509	0.725352134
Xiphorhynchus flavigaster	0.32619075	5 0.453633063	0.70673741	0.533078709	0.477277408	0.6567823958	0.640953538	0.721326801	0.580756593	0.326360235	0.568554351	0.645365007	0.334856877	0.707705402	0.191683438	0.584407696	0.645023572	0.505926403	0.443368095	0.599091415	0.571371344	0.433420241	0.790556379	0.420496813	0.7555955574	0.276034702	0.425262083	0.631670677	1	0.520434596	0.757560875	0.562204299	0.663062883	0.650833935	0.583084516	0.702219538	0.660543251	0.597709484
Xiphortynchus Fuscus	0.53330801	4 0.209179523	0.324471654	0.288112666	0,350130553	0.348942515	0.392576362	0.342855953	0.411568814	0.293663509	0.490819665	0.448518558	0.567950016	0.327427903	0.141266858	0.408671531	0.239249722	0.193535609	0.521917034	0.314078974	0.173870602	0.550526056	0.355236048	0.219152654	0.397455407	0.746550242	0.25446709	0.424811664	0.3153874		0.534197435	0.468281086	0.480635422	0.658816692	0.438492357	0.478141926	0.476013115	0.599177754
Niphortynchus guttatus	0.15477803	0.621771081	0.651564349	0.650813195	0.548115864	0.673025886	0.706985082	0.565625252	0.563338818	0.363716822	0.514453705	0.562899346	0.200819276	0.651539743	0.094985535	0.684744299	0.552783805	0.629001523	0.335522503	0.761820093	0.421387851	0.533866143	0.631361752	0.560176183	0.044668372	0.273478062	0.390168068	0.488076525	0.632504054	0.295310049		0.62046806	0.737043596	0.623945119	0.608347763	0.782225615	0.721053903	0.557252736
Xiphortynchus lachrymosus	0.13487501	0.490824933	0.349565702	0.530887772	0.374792215	0.388095658	0.464278818	0.315732209	0.387154742	0.266128725	0.312021966	0.328460601	0.095445629	0.437900625	0.022536255	0.489294406	0.376149349	0.441870054	0.243010729	0.488993242	0.230463584	0.465363321	0.386090605	0.45136741	0.368095143	0.225707916	0.233087977	0.286776216	0.341048943	0.22201074	0.440319979		0.655280757	0.48455523	0.561413771	0.580622195	0.726210855	0.466306993
Niphorhynchus obsoletus	0.1108709	0.634985018	0.503767399	0.619991579	0.526384137	0.500905592	0.562820148	0.409113109	0.493935676	0.320835817	0.410203928	0.419618145	0.120828524	0.516500896	0.028880879	0.559344987	0.509789065	0.616796861	0.269589366	0.962576422	0.360619176	0.487594073	0.523493786	0.700356131	0.499789164	0.186689192	0.290379046	0.366218884	0.529472198	0.217611851	0.648524027	0.492811826		0.523695745	0.650702853	0.713097814	0.728267426	0.48228802
Rephortsynchus ocellatus	0.385/91576	0.237126154	0.48329619	0.403027694	0.533118258	0.493395456	0.519772219	0.534095173	0.007386459	0.289527485	0.609428953	0.685302296	0.467838624	0.486735448	0.324089285	0.520000857	0.322783416	0.35006091	0.335418885	0.441933876	0.349102463	0.643763103	0.496447928	0.242957408	0.546157542	0.425323836	0.438630501	0.042537509	0.505617294	0.472559471	0.4306905	0.2373339507	0.286506435		0.443792735	0.565813941	0.520309091	0.68945892
3liphorhynchus pardalotus	0.08468455	0.507773205	0.356056163	0.44356162	0.252251913	0.38256258	0.437914544	0.254515007	0.299308843	0.204960664	0.261930691	0.291799044	0.065263294	0.398108246	0.014230458	0.419782178	0.351811966	0.340225028	0.369657297	0.404267846	0.22226367	0.313772404	0.411582166	0.369445132	0.332257281	0.086358005	0.141505055	0.257492298	0.38366	0.149765086	0.417583793	0.365125729	0.467452946	0.171226179		0.601979734	0.642875831	0.436597425
Niphorhynchus spieli	0.07139273	0.509048072	0.564987308	0.633221241	0.473580327	0.626904445	0.593994758	0.535000521	0.485126922	0.305302431	0.453039855	0.467679609	0.157710061	0.617409159	0.023095328	0.585724475	0.453397883	0.625017405	0.259942477	0.650869862	0.40026508	0.419533056	0.601235355	0.521449374	0.568263907	0.200021383	0.332694933	0.423816841	0.580770003	0.247809749	0.685583867	0.365838414	0.574928813	0.387282762	0.402244456	- Andrewson and a state of the	0.717630997	0.47406414
Xiphortwichus susumans	0.1006515	0.613012385	0.520654948	0.674118564	0,438444375	0.581409458	0.620836401	0.491083676	0.471159903	0.351864238	0.389992229	0.453036472	0.229038146	0.614822596	0.035629899	0.626300157	0.470968482	0.605340063	0.31315474	0.665974997	0.415411642	0.482156362	0.580387334	0.505503626	0.540536937	0.195205979	0.258175396	0.416017168	0.527317818	0.226590507	0.62227558	0.603016186	0.603724346	0.330577703	0.471859119	0.602369846		0.49378606
Nphorhynchus triangularis	0.48222315	3 0.239643688	0.412647542	0.266402079	0.443322544	0.404354279	0.40528536/8	0.421479642	0.51892239	0.376344362	0.542782357	0.585182918	0.471927221	0.354729542	0.305356993	0.37582558	0.341357751	0.205285278	0.648864725	0.330247954	0.251428296	0.373386292	0.40779464	0.171473838	0.460128439	0.379661893	0.201179177	0.007265524	0.333502507	0.410290915	0.2997250006	0.209780642	0.715854715	0.5236849	0.151322825	0.215014737	0.245469776	1

Sclerurinae

										Hellinger								
		G. antarctica	G. crassirostr	G. cuniculario	G. isabellina	G. maritima	G. peruviana	G. poecilopte	G. punensis	G. rufipennis	G. saxicolina	G. tenuirostri	S. albigularis	S. caudacutus	S. guatemalensis	S. mexicanus	S. rufigularis	S. scansor
	G. antarctica		0.41129162	0.46258879	0.34908665	0.43481571	0.45956433	0.47366918	0.53076858	0.37197564	0.33997671	0.40957115	0.48446965	0.53769753	0.590389763	0.55900978	0.58509381	0.5232849
	G. crassirostris	0.14222354		0.53143839	0.38278087	0.50810641	0.57646959	0.45297063	0.38088989	0.54730274	0.31883098	0.52875021	0.36272053	0.60492485	0.421977959	0.43193982	0.40625101	0.46818011
	G. cunicularia	0.21067131	0.30320771		0.47434958	0.53451137	0.48020094	0.63497736	0.4566974	0.59918846	0.38951448	0.6299089	0.45399735	0.49937072	0.484355156	0.48023945	0.48427931	0.46977244
	G. isabellina	0.06142685	0.10476972	0.21778652		0.37952115	0.41904339	0.50587379	0.37876164	0.43092315	0.37459159	0.46556428	0.38811705	0.36821823	0.375874036	0.38943156	0.39963187	0.36756898
	G. maritima	0.18909807	0.25735763	0.29259949	0.08334671		0.45204859	0.44512346	0.4199171	0.47697013	0.35493549	0.48584373	0.40434714	0.4739381	0.406422658	0.42560526	0.42771403	0.43573034
	G. peruviana	0.23096631	0.38684651	0.2232334	0.15281109	0.19781692		0.4721198	0.44398667	0.45613795	0.32575722	0.45592587	0.41280935	0.57494474	0.487124521	0.46027389	0.45977741	0.42736613
	G. poeciloptera	0.23056001	0.2123404	0.46344421	0.26641152	0.18245722	0.22864663		0.49136324	0.52576866	0.39790639	0.5935528	0.51873153	0.49432694	0.549467927	0.52657069	0.57397958	0.47803184
C ala a se	G. punensis	0.33670736	0.09623809	0.19393784	0.09469888	0.13351301	0.19077705	0.2546442		0.40492607	0.33956709	0.46674586	0.56747116	0.5349012	0.610151953	0.6508461	0.66630029	0.52623387
Schoener's	G. rufipennis	0.07819401	0.33061242	0.38485775	0.16099691	0.21859812	0.18538595	0.2973055	0.10831843		0.33472992	0.59900699	0.3730411	0.47064183	0.388769989	0.38817135	0.40764981	0.38585687
D	G. saxicolina	0.04994773	0.02326613	0.09726694	0.09994283	0.06949756	0.02567651	0.10489732	0.03767598	0.04101719		0.4021102	0.35163002	0.32935309	0.358706691	0.35297004	0.37771421	0.33002264
	G. tenuirostris	0.13457106	0.32975173	0.46764483	0.21737822	0.20692077	0.18629467	0.37492901	0.18070633	0.38012834	0.11064142		0.49295371	0.51744231	0.468917873	0.51295083	0.54260395	0.48344218
	S. albigularis	0.24997714	0.06974141	0.17856343	0.11380671	0.10677944	0.13036758	0.30587926	0.34732973	0.05526417	0.05762316	0.2467407		0.52084015	0.649728709	0.72718932	0.6648902	0.62021108
	S. caudacutus	0.32742165	0.46739198	0.24484667	0.07485327	0.2323836	0.38494222	0.24590125	0.29785432	0.19979048	0.03292783	0.29334659	0.29082911		0.625400483	0.62304671	0.61799008	0.57095474
	S. guatemalensis	0.40743398	0.14898825	0.23077199	0.09459989	0.13920779	0.24260358	0.35245033	0.42256503	0.07905545	0.07087067	0.20839355	0.4661388	0.42849808		0.72425223	0.74565309	0.57986544
	S. mexicanus	0.38376686	0.16681689	0.21863957	0.10891702	0.16503483	0.17996415	0.31711121	0.47942032	0.06849598	0.05796638	0.27183838	0.59172692	0.46652204	0.577618039		0.7479259	0.71146106
	S. rufigularis	0.41485251	0.11463184	0.19607708	0.10105662	0.13398596	0.19864628	0.35817008	0.51485549	0.08478901	0.07926505	0.27641646	0.47154562	0.42639654	0.625396402	0.59790577		0.56771
	S. scansor	0.29255509	0.21339611	0.19354445	0.07704954	0.1768602	0.12564457	0.21876975	0.28271208	0.07341528	0.03277962	0.21313504	0.42351206	0.36112718	0.34625696	0.55520106	0.30543954	

Figura S3 – Índices de sobreposição D e I por subgrupo da família Furnariidae. As cores indicam uma escala de intensidade com valores indo de 1 a 0, onde valores mais próximos de 1 recebem a cor vermelha escura enquanto valore mais próximos de 0 recebem cores azuis mais fortes.

2 Anexo 1 – Artigo publicado na revista Journal of Ornithology em 2016 como parte dos primeiros resultados desse capítulo.

4		
	J Ornithol DOI 10.1007/s10336-016-1398-3	CrossMark
6	ORIGINAL ARTICLE	
8	Ecological and historical views of the miners (Aves: Furnariidae: Sclerur	ne diversification of <i>Geositta</i> inae)
10	Vivian Ribeiro ¹ ©•A. Townsend Peterson ² •Fernanda P Ricardo B. Machado ¹	. Werneck ³ ·
12		
	Received: 7 April 2016/Revised: 19 July 2016/Accepted: 12 Septeml © Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2016	per 2016
14	Abstract Diverse historical and ecological factors deter- mine and drive diversification of vertebrate lineages. His- torical factors (e.g., orogenic movements) are expected to	Keywords Ecological niche · Birds · Climate · Andes
16	act on coarser spatial and temporal scales than contempo- rary ecological factors (e.g., climate and biotic interac- tions). However, distinctions between such scales remain arbitrary, and yet are important to understanding which	Ökologische und historische Betrachtung der Diversifikation von <i>Geositta</i> Erdhackern (Töpfervögel: Sclerurinae)
18	factors acted in the emergence of new species. We inferred ancestral states for climatic niches on ecological scales, and ancestral area reconstructions for the genus <i>Geositta</i> on deeper time scales. Ecological niches did not overlap more	Es gibt eine Anzahl historischer und ökologischer Faktoren, die die Diversifikation der Abstammungslinien von Wirbeltieren bestimmen und voranbringen. Historische
20	between sister species than among more distant relatives, and rather pointed to a plastic scenario for climatic diver- sification of <i>Geositta</i> rather than niche conservatism. Events temporally associated with the formation of the	Faktoren wie z.B. topographische Veränderungen durch Gebirgsbildung wirken sich sicherlich eher in einem gröberen zeitlichen und räumlichen Rahmen aus als zeitnähere ökologische Faktoren wie z.B. klimatologische
22	Andes (Miocene) seem to explain most of the diversifica- tion. In sum, climatic factors may not have had a great influence in the diversification of <i>Geositta</i> , at least in the context of Pleistocene climate fluctuations.	und biotische Wechselwirkungen. Zwar sind derartige Unterscheidungen nach Größenordnungen willkürlich gewählt, sie sind aber dennoch wichtig für das Verständnis, welche Faktoren bei der Entstehung neuer Arten eine Rolle gespielt haben könnten Für die
24		Abstammungslinien der Gattung <i>Geositta</i> zogen wir Bückschlüsse zum einen auf einer ökologischen
	Communicated by J. T. Lifjeld.	Zeitskala, für klimatologische Nischen, wie auch auf
26	article (doi:10.1007/s10336-016-1398-3) contains supplementary material, which is available to authorized users.	einer weiter zurückreichenden Zeitskala durch eine Rekonstruktion früherer, angestammter Siedlungsgebiete. Die ökologischen Nischen überlappten zwischen
	☑ Vivian Ribeiro vivian.ribeiro.bio@gmail.com	Arten und wiesen bei der klimatischen Diversifikation von
28	¹ Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brazil	<i>Geositta</i> eher auf eine gewisse Plastizitat als auf eine Nischen-Konstanz hin. Ereignisse, die zeitlich mit der Entstehung der Anden (Miozän) zusammenfallen, scheinen
	² Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, KS 66045, USA	den Großteil der Diversifikation erklären zu können.
30	³ Programa de Coleções Científicas Biológicas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, CEP 69060-000, Manaus, AM, Brazil	Zusammenfassend kann gesagt werden, dass in der Diversifikation von <i>Geositta</i> klimatische Faktoren vermutlich keine große Rolle gespielt haben, zumindest
32	Published online: 24 September 2016	🖄 Springer

4

6

8

10

12

während Klimaveränderungen.

der

im

Pleistozän aufgetretenen

Introduction

The evolutionary history of climatic niches is an emerging focus in ecology and biogeography, motivated by discussions about possible roles of ecological divergence in speciation processes (Peterson et al. 1999; Wiens and Graham 2005; Nyári and Reddy 2013; Quintero and Wiens 2013) and impacts of climate change on biodiversity (Hoffmann and Sgrò 2011; Lavergne et al. 2013). Understanding the evolution of climatic niches sets the stage for understanding how past climate change influenced and generated current biodiversity, and how biodiversity thus can be influenced by future climate change.

Phyloclimatic analysis combines phylogenetic inferences with models characterizing environmental distributions of the taxa under study, making it possible to 14 investigate how species of the same clade came to occupy distinct areas, or how distinct clades occupied the same area (Ahmadzadeh et al. 2013; Nyári and Reddy 2013). Ecological niche models (ENMs) are central to phylocli-16 matic studies, since the association of the ENMs with phylogenetic information makes it possible to analyze influences of components of fundamental niches of species (e.g., climate variables) in speciation (Wiens and Graham 18 2005; Hawlitschek et al. 2011). In this vein, Nyári and Reddy (2013) evaluated impacts of historical climate on diversification of Asian babblers by assessing niche characteristics and occupancy over time, showing that ecolog-20 ical diversification was stronger in the most recently diverged clades, pointing to a mixed effect of orogenic and climatic factors in the diversification of the group.

Among vertebrates, birds are the best studied major 22 taxonomic group (Foden et al. 2013), which makes for abundant information about their biology and natural history, including large quantities of accessible occurrence records. The genus Geositta (Aves: Furnariidae: Scleruri-24 nae) is distributed in central, western, and southern South America, with 9 of 11 species distributed in the Andean region between Ecuador and Argentina (Remsen et al. 26 2003). Two species occur outside the Andes: one is restricted to the Cerrado in central South America (G. poeciloptera) and one in the dry Patagonian steppe (G. antarctica). Little controversy exists regarding the delimi-28 tation of Geositta (Cheviron et al. 2005; Derryberry et al. 2011; Peters 1931; Remsen et al. 2003; Vaurie 1971; Vaurie and Vuilleumier 1980; Vuilleumier 1991), particularly after Cheviron et al. (2005) merged G. poeciloptera from Geo-30 bates into Geositta. More recently, Derryberry et al. (2011) provided a detailed dated phylogeny for Furnariidae (293

32 Deringer J Ornithol

species) based on mitochondrial and nuclear markers, recovering high support for all Geositta nodes.

The stem diversification of Geositta dates to around 19 million years ago (mya), with pronounced diversification of extant species (the crown clade) beginning 14 mya, and most recent splits in the group dating to about 3.9 mya (Derryberry et al. 2011). This temporal scenario differs from previous propositions which envisioned that G. cunicularia and G. antarctica originated only $\sim 14,000$ years ago (Vuilleumier 1991). Indeed, the hypothesis of Pleistocene climatic fluctuations driving diversification of vertebrates, including Geositta (Cheviron et al. 2005; Shepard and Burbrink 2009), has received considerable attention, yet, because the evolutionary history of this group is considerably older (Cheviron et al. 2005), this hypothesis does not appear to apply to this group.

The hypothesis that orogenic movements in the Andean chain acted in promoting diversification has been suggested many times (Horn et al. 2010), including for avian groups (Chaves et al. 2011; Weir and Price 2011). Chaves et al. (2011) examined congruence between the phylogeny of hummingbirds and uplift events, and found a close temporal correspondence. The same pattern could be expected for Geositta given that its diversification appears to be older than the Pleistocene, and several of its species have distributions associated with or limited by the Andean region.

Based on the uncertain understanding of how climatic variation and historic events may have influenced diversification of Geositta, we investigate the variation of climatic niches and geographic distributions through the evolutionary history of the group. To this end, we (1) characterize the climatic niche of each species in the genus, (2) test geographic and environmental overlap between species, (3) evaluate occupation trends in terms of climatic space over time, and (4) elucidate ancestral distributional areas for Geositta species.

Methods

Ecological niche modeling

For developing ENMs, we assembled occurrence points from the Global Biodiversity Information Facility (www. gbif.org), which provides access to georeferenced data on biodiversity, and the speciesLink portal (www.splink.cria. org.br), which compiles data from Brazilian collections. Given that such data can include errors of various sorts, we compared points with distributional maps from BirdLife International and Nature Serve (www.birdlife.org), and removed outliers as likely errors. We set aside 10 points chosen at random for each species, to permit model evaluation, as described below.

6

8

10

12

14

16

J Ornithol

We obtained climatic data from WorldClim (www. worldclim.org) that represent 1950-2000 climate averages. We used 15 variables: 9 are related to temperature (annual mean temperature, mean diurnal temperature range, isothermality, temperature seasonality, maximum temperature of warmest month, minimum temperature of coldest month, temperature annual range, mean temperature of warmest quarter, mean temperature of coldest quarter) and 6 related to precipitation (annual precipitation, precipitation of wettest month, precipitation of driest month, precipitation seasonality, precipitation of wettest quarter, precipitation of driest quarter). Other such variables (mean temperature of wettest quarter, mean temperature of driest quarter, precipitation of warmest quarter, and precipitation of coldest quarter) were not considered in the analysis because they included odd spatial artifacts across the study region (i.e., neighboring cells with divergent values).

Given the influence that calibration area has on the quality of ecological niche models (Anderson and Raza 2010; Barve et al. 2011), all models presented were developed considering an accessible area (**M**) hypothesis (Soberón and Nakamura 2009). **M** hypotheses were defined based on the geographic range and biological requirements of each species individually (Fig. 1). After calibration within **M**, we transferred each of the models across all of South America.

We conducted a principal components analysis (PCA) to reduce dimensionality and collinearity of climatic variables. Through this analysis, we obtained 15 new axes that summarize the information of the bioclimatic variables more efficiently. We used a set of axes that explain at least 95 % of the total variance for model calibration. All analyses were performed at a spatial resolution of 2.5' (\sim 5 km).

Ecological niche models were built using the maximum entropy algorithm implemented in MaxEnt, version 3.3.3 (Phillips and Dudík 2008). We used the average of 10 bootstrap replicates in logistic output format as the final model outputs. To evaluate the predictive ability of our models, we performed a partial receiver operating characteristic (ROC) analysis using the 10 model evaluation points described above. We accepted as useful only those predictions that did not exceed 10 % omission (E = 10 %; Peterson et al. 2008). The evaluation was made using partial ROC approaches (Peterson et al. 2008), as implemented by Barve (2008).

Background similarity test

We assessed ecological niche similarity using background similarity tests, based on the Schoener's D, a biologically based index and Hellinger's I, a spatially based index



Fig. 1 *Left* The range of climatic variation across South America (G) and the areas available for the use by *Geositta saxicolina* (M), showing the reduced environmental range across M; *white dots* show the occurrences of the species. *Right* The corresponding environmental spaces in *light gray* are environments across South America (E), in

medium gray, are environments represented inside $M[\eta(M)]$; in the light gray, are the conditions associated with the modeled suitable area; black dots show known occurrence points (G+)

Springer

12

14

(Warren et al. 2008). These indices reflect amounts of 4 niche overlap in each pairwise comparison and vary from 0 to 1, where 0 expresses no niche overlap, while 1 indicates complete niche overlap. We compared niche similarities among the ENMs to a null distribution of similarities 6 between the modeled distribution of one species and modeled null distributions based on random points from across the other species' M area. Through this analysis, we 8 evaluated whether pairwise similarity values were more different than expected by chance, making possible to assess whether the species exhibit more or less overlap than is expected by chance. Analyses were performed using 10 phyloclim (Heibl et al. 2013) and raster (Hijmans and van Etten 2014) in R (R Development Core Team 2014).

Niche evolution

Analyses that require information on interspecific phylogenetic relationships of *Geositta* were based on the dated tree inferred by Derryberry et al. (2011). We focused on *Geositta*, extracting the relevant lineage using the *ape* package (Paradis et al. 2004) in R (R Development Core Team 2014).

We estimated niche occupancy for *Geositta* species and their ancestors by reconstructing ancestral states of all climatic variables across the phylogeny. We divided the range of climate occupation of each species with respect to each of the raw bioclimatic variables into 10 intervals. Each interval was classed as 1 for suitable and 0 for unsuitable over the values of the climate variable manifested within the **M** region of each of the species.

The classified intervals for each bioclimatic variables 20 were reconstructed across the time using the maximum likelihood method. We used the discrete approach available in ape (Paradis et al. 2004) in R (R Development Core Team 2014), which computes the probability of the ancestral state. 22 Species' responses to values of environmental variables not manifested within M were tallied as unknown. This approach provides greater confidence in the study of climate occupancy ranges of ancestors because it makes a full 24 accounting of uncertainty, as it focuses on values actually experienced by the species (i.e., within its M). Other methods, which do not take into account which environ-26 ments are and are not manifested within M can overestimate actual accounts of evolutionary change taking place.

Historical area reconstruction

30 To reconstruct the historical biogeographic and ancestral areas of distribution for *Geositta*, we implemented a Bayesian probabilistic model selection approach with BioGeoBEARS (Matzke 2014, 2015). We ran the analysis using the three different models available: DEC— J Ornithol

Dispersal-Extinction-Cladogenesis, DIVAlike—*Dispersal Vicariance Analysis*, and the BayArealike. We also evaluated the performance of models using the parameter J, which admits the possibility of jump-dispersal events (Matzke 2014). We select the most appropriate model based on the Akaike information criteria (AIC).

For these analyses, we divided the overall range of *Geositta* into five different sub-areas: (A) western Andes, from northern Peru to central Chile, at low elevations n–ar the Pacific Ocean (0-500 m); (B) Brazilian shield (500-1500 m) predominantly in savannah; (C) southern Andes at lower elevations, including Tierra del Fuego in Argentina; (D) southern central Andes (3000-5000 m) comprising the sub-humid, dry, and desert Puna grasslands; and (E) north and central Andes of Peru (4500–6000 m), delimited in south by the Abancay deflection, the higher-elevation portion of Andes.

We loaded the maximum clade credibility (MCC) tree with posterior probabilities computed, extracted from the Furnariidae tree (Derryberry et al. 2011), and ran the analysis with 50,000 cycles using 10 chains. The maximum number of ancestral areas was constrained to five. We investigated the impact of using fewer areas, but found no significant changes in probabilities.

Results

The models were calibrated using the first five components of the PCA, once they explained >95 % of variation present in the original climatic variables for all species. Partial ROC analysis showed that all models were better than expected by chance (AUC_{ratio} >1), enabling us to explore their implications in remaining analyses.

All *Geositta* species showed climatically suitable areas in the Andean region, with the exception of *G. antarctica* for which suitable areas were associated with Tierra del Fuego (Fig. 2). Potential distributions for *Geositta* also included putatively suitable areas in northern South America, specifically in the open vegetation of the Venezuelan savannahs, contrasting with known distributional areas for the group. Both *G. crassirostris* and *G. poeciloptera* showed strong potential distributional in these northern savannahs, with a weaker suitability for *G. punensis* and *G. cunicularia* (Fig. 2).

We observed for *G. maritima* and *G. peruviana* spatial and climatic restriction to the Pacific Coast, with few suitable areas outside the known distributional areas of the species (Fig. 2). In general, potential distributions of species in the genus were concentrated in central and southern South America, with partitioning of these distributions in the Pacific coast, medium and higher elevations of the Andes and the Southern Cone region.

32 🖄 Springer



28

30

2

Fig. 2 Potential distribution maps for each of the *Geositta* species. *Dots* represent occurrence data. *Light* and *dark gray* shading indicates low and high environmental suitability, respectively

Niche similarity tests among species of *Geositta* found a general trend of divergent niches when compared to null distributions (Fig. 3). Some level of niche differentiation was observed for 46 out of the 55 pairwise comparisons (Fig. 3). The species *G. poeciloptera*, currently distributed in central Brazil Cerrado, had the most divergent niche in the genus, with average values of *D* and *I* (D = 0.019,

I = 0.086) lower than all null replicate values in all pairwise analyses, indicating niche divergence. *Geositta poeciloptera* and *G. crassirostris*, which inhabit similar climatic zones in central South America, showed low overlap values (D = 0.140, I = 0.064). Phylogenetically closest species did not exhibit higher overlap values in comparison with less closely related species. For example,

							У					
	Schoener's D Hellinger's I	G. antarctica	G. crassirostris	G. cunicularia	G. isabellina	G. maritima	G. peruviana	G. poeciloptera	G.punensis	G. rufipennis	G. saxicolina	G. tenuirostris
	G antarctica		0.031	0.210	0.030	0.022	0.016	0.007	0.015	0.108	0.009	0.010
	G. untarctica		0.167	0.492	0.137	0.126	0.091	0.056	0.089	0.310	0.068	0.077
	G crassirostris	0.031		0.207	0.112	0.512	0.267	0.014	0.143	0.127	0.118	0.157
	0. crussilosuns	0.167		0.469	0.218	0.811	0.523	0.064	0.362	0.288	0.329	0.391
	G cunicularia	0.210	0.207	\sim	0.209	0.252	0.095	0.054	0.340	0.478	0.163	0.380
	O. cuncularia	0.492	0.469		0.468	0.570	0.289	0.170	0.651	0.779	0.400	0.680
	G. isabellina	0.030	0.112	0.209	\sim	0.135	0.025	0.001	0.187	0.359	0.054	0.114
		0.137	0.218	0.468		0.327	0.107	0.008	0.478	0.623	0.201	0.312
	G. maritima	0.022	0.512	0.252	0.135	\sim	0.216	0.015	0.348	0.211	0.076	0.156
		0.126	0.811	0.570	0.327		0.542	0.084	0.614	0.441	0.246	0.376
×	G. peruviana	0.016	0.267	0.095	0.025	0.216		0.028	0.034	0.049	0.023	0.030
1		0.091	0.523	0.289	0.107	0.542		0.109	0.151	0.168	0.118	0.129
	G. poeciloptera	0.007	0.014	0.054	0.001	0.015	0.028		0.011	0.012	0.010	0.034
		0.056	0.064	0.170	0.008	0.084	0.109		0.059	0.054	0.095	0.157
	G. punensis	0.015	0.143	0.340	0.187	0.348	0.034	0.011		0.294	0.087	0.341
		0.089	0.362	0.651	0.478	0.614	0.151	0.059		0.627	0.265	0.626
	G. rufipennis	0.108	0.127	0.478	0.359	0.211	0.049	0.012	0.294		0.034	0.246
		0.310	0.288	0.779	0.623	0.441	0.168	0.054	0.627		0.132	0.496
	G. saxicolina	0.009	0.118	0.163	0.054	0.076	0.023	0.010	0.087	0.034	\sim	0.330
		0.068	0.329	0.400	0.201	0.246	0.118	0.095	0.265	0.132		0.624
	G. tenuirostris	0.010	0.157	0.380	0.114	0.156	0.030	0.034	0.341	0.246	0.330	
		0.077	0.391	0.680	0.312	0.376	0.129	0.157	0.626	0.496	0.624	

Fig. 3 Pairwise results of background similarity test comparisons using the Schoener's D (above diagonal) and Hellinger's I (below diagonal) indices. Gray indicates significant dissimilarity; white indicates cases in which dissimilarity was not different than that expected by chance

the sister species *G. crassirostris* and *G. rufipennis* showed lower overlap values (D = 0.127, I = 0.288) than *G. crassirostris* and *G. peruviana* (D = 0.267, I = 0.523).

A broad range of variation in mean annual temperature can be noted from the ancestral state reconstructions; however, some species showed specialization to extremes of this variable (Fig. 4). The species *G. rufipennis* and *G. crassirostris* used higher temperature ranges in comparison with other species of the genus (Fig. 4). For *G. saxicolina*, we observed a smaller breadth of temperature occupancy and the lowest temperature seasonality, contrasting with values for the rest of the genus (Fig. 4, Fig. S1 Suppl. mat.).

For annual precipitation and other precipitation-related variables, ancestral state reconstructions revealed a marked concentration of *Geositta* species in low precipitation areas. *Geositta tenuirostris* and *G. rufipennis* occupy areas with slightly higher precipitation than the others, and *G. poeciloptera* showed suitability at the higher precipitation climatic space than all species in the genus (Fig. 4, Fig. S1 Suppl. Mat.).

The model that best fitted the phylogenetic reconstruction of *Geositta* was DEC + J (ln L = -26.19), followed by DIVAlike = J (ln L = -27.01; Table 1 Suppl. mat.). The most likely reconstruction provided by DEC + J model supported a broadly distributed ancestor in the Western Andes (A), Tierra del Fuego (C), and the southern (D), central and northern Andes (E; Fig. 5). The large clade that comprises seven *Geositta* species had a western origin along the Pacific coast (Fig. 5, Fig. S2 Suppl. mat.). This occupation persisted for a long time during the diversification of the genus, followed by dispersal to occupy higher elevations in some lineages, like the ancestor of *G. saxicolina* and *G. isabellina*, which diversified at high elevations (4500–6000 m) of the northern and central Andes of Peru. The inclusion of the possibility for jump dispersal (+J) significantly improved the fit of the models (Table 1 Suppl. mat.).

Discussion

In this paper, we present the first investigation of the evolution of climatic niche occupancy in *Geositta*, chronologically mapping temperature and precipitation variables on the dated phylogeny for Furnariidae proposed by Derryberry et al. (2011). Despite the fact that this phylogeny is not the most recent for the Furnariidae family, it is the most complete, and the topology presented is the same proposed by Tobias et al. (2014).

The dated phylogeny brought new interpretations for the history of the group. *Geositta* diversified in the Miocene, with speciation being most frequent at 14–8 mya; according to the adopted species delimitation, only one diversification event took place during the Plio-Pleistocene. This dating contrasts with past explorations of the diversification of *Geositta* (Vuilleumier 1991; Avise 1998), and led us to believe that both historical and ecological factors could impact the diversification of the genus since this time range presents important orogenic events and climatic changes in South America. Of course, previous ideas of diversification are predicated on the perhaps overly simple idea that orogenic events were the major drivers prior to the Pliocene, and that marked climate fluctuations were not occurring.

4

6

8

10

12

14

16

18

20

22

24

26

28





Fig. 4 Ancestral niche reconstructions for mean annual temperature and annual precipitation. *Thick gray lines* indicate sets of conditions occupied by extant species or reconstructed for ancestral species. The *medium black lines* indicate conditions represented across the

The Miocene saw the formation of the Andean mountain chain, the main diversification region of Geo-22 sitta (Poulsen et al. 2010; Hoorn et al. 2010). Strong changes in the topography of this area accompanied by a break in the global cooling trend may have contributed to the diversification of associated biotas (Leier et al. 2013; 24 Antonelli et al. 2009). Divergence times estimated for Geositta by Derryberry et al. (2011) strengthen the hypothesis that orogenic events promoted diversification of the group. That is, newer species tend to occupy the 26 northern central part of the Andes (e.g., G. saxicolina), and the southern central portion is occupied by the oldest species (Picard et al. 2008; Garzione et al. 2008), matching the temporal pattern of emergence of the Andes 28 (Picard et al. 2008). Chaves et al. (2011) found a strong influence of Andean uplift in the diversification of the hummingbirds, with Miocene divergence related to progenitor events in the southern part of Andes. 30

accessible area for each extant species. The *thin line* indicates the full climatic interval for the variable across South America. The *dashed line* indicates one case in which the limits of tolerance could not be established from correlational data that were available to us

Our results regarding climatic reconstruction show a fragmentation of climatic occupancy and diversification of niche characteristics across the range of climates of South America through time. This diversification pattern indicates strong effects of climate in the diversification of the group, in which species appear not to maintain a single niche of suitable climatic conditions through time. These views reaffirm the idea that the initial approach, based solely on orogenic events, is overly simplistic to explain the diversification of the group.

We observed variable patterns of background similarity among *Geositta* species, but little overall tendency towards niche conservatism. Absence of a relationship between phylogenetic relationship and niche proximity reinforces the idea that species have changed their spatial distribution and ecological niche rather quickly, at least at the resolution possible in this group. This observation comes contrary to the paradigm of niche conservatism, wherein



Fig. 5 Ancestral area reconstruction based on the DEC+J model of likely regional distribution for each node of the phylogeny of *Geositta*. The map shows the geographic units used in the analysis

species tend to maintain their ancestral niches through time (Peterson et al. 1999).

Contrary to our initial expectations that Geositta 20 occurred initially broadly across all five areas, mostly in light of the presence of G. poeciloptera, the reconstruction of the ancestral area for Geositta revealed that the ancestral area did not include the Brazilian Cerrado, suggesting that 22 dispersal would explain the distribution of G. poeciloptera. The Pacific coast was likely the ancestral area for the bulk of the group, followed by invasion of newly emerging higher elevations by some species. This result reinforces 24 the importance of orogenic events in the history of this genus as one of the most recent clades (G. isabellina + G. saxicolina) showed divergence times coincident with the separation between the southern and northern parts of the 26 central Andes (respectively, areas D and E in this work; Hoorn et al. 2010). This divergence is particularly interesting as their split is coincident in time with the uplift of the Abancay segment in Peru, showing a divergence pat-28 tern similar to the history of Globodera pallida for this region (Picard et al. 2008).

30 In summary, here, we have analyzed niche evolution and biogeography in a rather old Neotropical bird group. The picture has been one of considerable niche evolution over

2

18

history: although some sublineages have been conservative, the overall picture has been plastic. This result has emerged in spite of our using techniques that are buffered against falsely facile conclusions of niche plasticity.

Acknowledgments VR was supported by a graduate scholarship from the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior and Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal of Brazil. FPW thanks financial support from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq: 475559/2013-4) and Partnerships for Enhanced Engagement in Research from the U.S. National Academy of Sciences and U.S. Agency of International Development (PEER NAS/USAID PGA-2000005316). RBM was supported by a research grant from CNPq (306392/2013-5). We thank two anonymous referees for helpful comments on the manuscript. All the experiments comply with the current laws in Brazil.

References

- Ahmadzadeh F, Flecks M, Carretero MA, Böhme W, Ilgaz C, Engler JO, James HD, Üzüm N, Rödder D (2013) Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape. J Biogeogr 40:1807–1818
- Anderson RP, Raza A (2010) The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane

 r	-		
		۰	

r	Ornithal	
J	Offittion	

4	rodents (genus Nephelomys) in Venezuela. J Biogeogr	Ma
	37:1378–1393 Antonelli A, Nylander JAA, Persson C, Sanmartín I (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution.	Ma
-	P Natl A Sci 106:9749–9754	
6	Avise JC (1998) Pleistocene phylogeographic effects on avian	
	populations and the speciation process. P Roy Soc B-Biol Sci 265:457-463	Nv
	Barve N (2008) Tool for partial-ROC. Biod Inst. Lawrence, KS, ver 1.	IN Y
0	https://kuscholarworks.ku.edu/handle/1808/10059. Accessed 20	
8	Feb 2015	Par
	Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP,	D
	Peterson AT, Soberon J, Villalobos F (2011) The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species	Pet
0	distribution modeling. Ecol Mod 222:1810–1819	Pet
.0	Chaves JA, Weir JT, Smith TB (2011) Diversification in Adelomyia	
	hummingbirds follows Andean uplift. Mol Ecol 20:4564-4576	Pet
	Cheviron ZA, Capparella AP, Vuilleumier F, Johnson KP (2005)	
•	(Furnariidae) and biogeographic implications for avian specia-	Phi
2	tion in Fuego-Patagonia. Auk 122:158–174	1 111
	Derryberry EP, Claramunt S, Derryberry G, Chesser RT, Cracraft J,	
	Aleixo A, Pérez-Emán J, Remsen JV Jr, Brumfield RT (2011)	Pic
	Lineage diversification and morphological evolution in a large-	
4	woodcreepers (Aves: Eurnariidae) Evolution 65:2973–2986	
	Foden WB, Butchart SHM, Stuart SN, Vié JC, Akçakaya HR, Angulo	Ροι
	A, Devantier LM, Gutsche A, Turak E, Cao L (2013) Identifying	
-	the world's most climate change vulnerable species: a systematic	~
6	trait-based assessment of all birds, amphibians and corals. PLoS	Qu
	Garzione CN, Hoke GD, Libarkin JC, Withers S, Macfadden B, Eiler	
	J, Ghosh P, Mulch A (2008) Rise of the Andes. Science	R I
~	320:1304–1307	
8	Hawlitschek O, Porch N, Hendrich L, Balke M (2011) Ecological	D
	niche modelling and nDNA sequencing support a new, morpho-	Rei
	PLoS One 6:1–14	
0	Heibl C, Calenge C, Heibl MC (2013) Package 'phyloclim'. https://	
0	cran.r-project.org/web/packages/phyloclim/index.html. Acces-	She
	sed 15 May 2015	
	and modeling R package version 517.2.2–12 https://cran.r-	Sol
•	project.org/web/packages/raster/index.html published in 2016.	500
.2	Accessed 15 May 2015	
	Hoffmann AA, Sgrò CM (2011) Climate change and evolutionary	Tol
	adaptation. Nature 4/0:4/9–485 Hoorn C. Wesselingh EP. Ter Steege H. Bermudez MA. Mora A	
	Sevink J. Sanmartín M. Sanchez-Meseguer A. Anderson CL.	Va
4	Figueiredo JP, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H,	
	Lundberg J, Stadler T, Särkinen T, Antonelli A (2010) Amazonia	Va
	through time: andean uplift, climate change, landscape evolu-	
<i>(</i>	Horn C. Wesselingh FP. Ter Steege H. Bermudez MA. Mora A	Vn
0	Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL.	v u
	Figueiredo JP (2010) Amazonia through time: Andean uplift,	Wa
	climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science	
0	330:927-931 Leverane S. Evens MEK. Burfield H. Figuet F. Thuiller W (2012) Arr	W /-
8	species' responses to global change predicted by past picke	w e
	evolution? Phil Trans Roy Soc B 368:20120091	
	Leier A, Mcquarrie N, Garzione C, Eiler J (2013) Stable isotope	Wi
	evidence for multiple pulses of rapid surface uplift in the Central	
0	Andes, Bolivia. Earth Planet Sc Lett 371:49–58	

- Matzke NJ (2014) Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. Syst Biol 63:951–970
- Matzke NJ (2015) BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and Likelihood) evolutionary analysis in R scripts. R package version 0.2.1. http://CRAN.R-project.org/package=BioGeo BEARS. Accessed 20 June 2016
- Nyári ÁS, Reddy S (2013) Comparative phyloclimatic analysis and evolution of ecological niches in the scimitar babblers (Aves: Timaliidae: *Pomatorhinus*). PLoS One 8:e55629
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. Bioinformatics 20:289–290
- Peters JL (1931) Check-list of birds of the world, vol II. Harvard University Press, Cambridge
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. Science 285:1265–1267
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecol Model 213:63–72
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. Ecography 31:161–175
- Picard D, Sempere T, Plantard O (2008) Direction and timing of uplift propagation in the Peruvian Andes deduced from molecular phylogenetics of highland biotaxa. Earth Planet Sc Lett 271:326–336
- Poulsen CJ, Ehlers TA, Insel N (2010) Onset of convective rainfall during gradual late Miocene rise of the central Andes. Science 328:490–493
- Quintero I, Wiens JJ (2013) Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. Ecol Lett 16:1095–1103
- R Development Core Team 2014 R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012. ISBN 3-900051-07-0
- Remsen JV, Del Hoyo J, Elliott A, Christie D (2003) Family Furnariidae (ovenbirds). In: Hoyo J, Elliot A, Christie DA (eds) Handbook of the birds of the world. Lynx Edicions, Barcelona, pp 162–201
- Shepard DB, Burbrink FT (2009) Phylogeographic and demographic effects of Pleistocene climatic fluctuations in a montane salamander, *Plethodon fourchensis*. Mol Ecol 18:2243–2262
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. P Natl Acad Sci 106:19644–19650
- Tobias JA, Cornwallis CK, Derryberry EP, Claramunt S, Brumfield RT, Seddon N (2014) Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution in adaptive radiation. Nature 506:359–363
- Vaurie C (1971) Classification of the ovenbirds (Furnariidae). Whitby, London
- Vaurie C, Vuilleumier F (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). Bull Am Mus Nat Hist 166:1–357
- Vuilleumier F (1991) A quantitative survey of speciation phenomena in Patagonian birds. Ornitol Neotrop 2:5–28
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. Evolution 62:2868–2883
- Weir JT, Price M (2011) Andean uplift promotes lowland speciation through vicariance and dispersal in *Dendrocincla* woodcreepers. Mol Ecol 20:4550–4563
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. Ann Rev Ecol Evol Syst 36:519–539

🖄 Springer

2	Anexo 2 – Polígonos representando a área acessível para cada espécies, ou hipótese M.
4	Os dados podem ser obtidos a partir do link: https://www.drophox.com/ch/2pm7dtougon2ohf/AABU3cLwt5uLCCcsccUAOrWa2dl=0
6	https://www.dropbox.com/sh/8hhir/dteugenzom/AAB05eEwt5uECGesechAQiwa?di=0
8	
10	
12	
14	
16	
18	
20	
22	
24	
26	
28	
30	
32	
34	
36	
38	
40	
42	
44	
46	

2 Referências

Ahmadzadeh, F., Flecks, M., Carretero, M. A., Böhme, W., Ilgaz, C., Engler, J. O.,
Harris, D. J., Uzum, N. & Rödder, D. (2013) Rapid lizard radiation lacking niche conservatism: ecological diversification within a complex landscape. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1807-1818.

Anderson, R.P., Raza, A., (2010) The effect of the extent of the study region on GIS
 models of species geographic distributions and estimates of niche evolution:
 preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal* of Biogeography, **37**, 1378–1393.

Barve, N. (2008). Tool for Partial-ROC ver 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.

- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. & Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in
 ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819.
- Derryberry, E.P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R.T., Cracraft, J., Aleixo, A.,
 Pérez-Emán, J., Remsen Jr, J.V. & Brumfield, R.T. (2011) Lineage diversification
 and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical
 ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 65, 2973-2986.
- Evans, M. E. K., Smith, S. A., Flynn, R.S. & Donoghue, M.J. (2009) Climate, niche evolution, and diversification of the "birdcage" evening primroses (Oenothera, Sections Anogra and Kleinia). *American Naturalist*, **173**, 225–240.
- Fjeldså, J., Irestedt, M. & Ericson, P.G.P. (2005) Molecular data reveal some major
 adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the
 Furnariidae. *Journal of Ornithology*, 146, 1-13.
- Foden, W. B., Butchart, S. H., Stuart, S. N., Vié, J. C., Akçakaya, H. R., Angulo, A., DeVantier, L. M., Gutsche, A., Turak, E., Cao, L., Donner, S. D., Katariya, V.,
 Bernard, R., Holland, R.A., Hughes, A.F., O'Hanlon, S.E., Garnett, S.T.,

2	Şekercioğlu, Ç. H., & Mace, G. M. (2013) Identifying the world's most climate change vulnerable species: a systematic trait-based assessment of all birds.
4	amphibians and corals. <i>PloS one</i> , 8 (6), e65427.
6	Freckleton, R.P. & Harvey, P.H. (2006) Detection non-Brownian trait evolution in adaptative radiations. <i>PLoS Biology</i> , 4 ,2104-2111.
8	Gainsbury, A. & Meiri, S. (2017) The latitudinal diversity gradient and interspecific competition: no global relationship between lizard dietary niche breadth and species richness. <i>Global Ecology and Biogeography</i> , 26 (5), 563-572.
10	Heibl, C., Calenge, C. & Heibl, M. C. (2013) phyloclim: Integrating Phylogenetics and Climatic Niche Modelling. R package version 0.9-4.
12	Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011) Climate change and evolutionary adaptation. <i>Nature</i> , 470 (7335), 479-485.
14	Hua, X. (2016) The impact of seasonality on niche breadth, distribution range and species richness: a theoretical exploration of Janzen's hypothesis. <i>Proceedings of the Royal</i>
16	Society of London B, 283 , 20160349.
18	Irestedt, M., Fjeldså, J., Dalén, L., & Ericson, P. G. (2009) Convergent evolution, habitat shifts and variable diversification rates in the ovenbird-woodcreeper family (Furnariidae). <i>BMC evolutionary biology</i> , 9 (1), 268.
20	Janzen, D. H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. <i>The American Naturalist</i> , 101 (919), 233-249.
22	Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007) Projected impacts of climate and land- use change on the global diversity of birds. <i>PLoS biology</i> , 5 (6), e157.
24	Jetz, W., Wilcove, D. S., & Dobson, A. P. (2007) Projected impacts of climate and land- use change on the global diversity of birds. <i>PLoS biology</i> , 5 (6), e157.

- Lavergne, S., Evans, M. E., Burfield, I. J., Jiguet, F., & Thuiller, W. (2013) Are species' responses to global change predicted by past niche evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 368(1610), 20120091.
- 6 Leonir, J. & Svenning, J.C. (2015) Climate-related range shifts a global multidimensional synthesis and new research directions. *Ecography*, **38** (1), 15–28.
- 8 Lin, L. H. & Wiens, J. J. (2017) Comparing macroecological patterns across continents:
 evolution of climatic niche breadth in varanid lizards. *Ecography*, 40(8), 960-970.
- Nyári, Á. S. & Reddy, S. (2013) Comparative phyloclimatic analysis and evolution of ecological niches in the scimitar babblers (Aves: Timaliidae: Pomatorhinus). *PLoS One*, 8(2), e55629.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J. &
 Suggests, M. A. S. S. (2007) The vegan package. *Community ecology package*, 10, 631-637.
- 16 Orme, D. (2013) The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, **5**(2).
- 18 Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**(2), 289-290.
- 20 Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265-1267.
- Quintero, I. & Wiens, J. J. (2013) Rates of projected climate change dramatically exceed past rates of climatic niche evolution among vertebrate species. *Ecology Letters*, 16(8), 1095-1103.
- R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical
 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: http:// www.R-project.org.
- 2 Remsen, J.V., Del Hoyo, J., Elliott, A. & Christie, D. (2003) Family Furnariidae (ovenbirds). *Handbook of the birds of the world*, **8**, 162-357.
- 4 Ribeiro, V., Peterson, A. T., Werneck, F. P., & Machado, R. B. (2017) Ecological and historical views of the diversification of *Geositta* miners (Aves: Furnariidae:
 6 Sclerurinae). *Journal of Ornithology*, **158**(1), 15-23.
- Ridgely, R. S., & Tudor, G. (1994). The birds of South America. Volume II. The
 suboscine passerines. *University of Texas Press, Austin, Tx* (USA).
- Saupe, E. E., Barve, N., Owens, H. L., Cooper, J. C., Hosner, P. A. & Peterson, A. T.
 (2017) Reconstructing ecological niche evolution when niches are incompletely characterized. *Systematic biology*.
- Schloss, C. A., Nuñez, T. A., & Lawler, J. J. (2012) Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(22), 8606-8611.
- Schwartz, M. W., Iverson, L. R., Prasad, A. M., Matthews, S. N., & O'Connor, R. J.
 (2006) Predicting extinctions as a result of climate change. *Ecology*, 87(7), 1611-1615.
- 18 Seeholzer, G.F, Claramunt, S. & Brumfield, R.T. (2017) Niche evolution and diversification in a Netropical radiation of birds (Aves: Furnariidae). *Evolution*,
 20 71(3), 702-715.
- Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P., & Loarie, S. R. (2008). Climate change,
 elevational range shifts, and bird extinctions. *Conservation biology*, 22(1), 140-150.
- Soberón, J. & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods,
 and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19644-19650.
- 26 Team, R. C. (2014) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2014.

Tobias, J. A., Cornwallis, C. K., Derryberry, E. P., Claramunt, S., Brumfield, R. T., & Seddon, N. (2014) Species coexistence and the dynamics of phenotypic evolution
 in adaptive radiation. *Nature*, **506**(7488), 359-363.

Urban, M. C. (2015) Accelerating extinction risk from climate 6 change. *Science*, **348**(6234), 571-573.

- Warren, D. L., Glor, R. E. & Turelli, M. (2008) Environmental niche equivalency versus
 conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62(11), 2868-2883.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review Ecology Evolution and Systematic Biology*, 36, 519-539.
- Yu, F., Groen, T. A., Wang, T., Skidmore, A.K., Huang, J., & Ma, K. (2017) Climatic
 niche breadth can explain variation in geographical range size of alpine and subalpine plants. *International Journal of Geographical Information Science*, 32, 16 190-212.
- 18
- 20

22

- 24
- 26
- 28

30

- 2 Capítulo 3 Efeitos potenciais das mudanças climáticas futuras na distribuição e composição das comunidades de aves da família Furnariidae
- 4

Resumo

- 6 Mesmo que as espécies viventes tenham sobrevivido a grandes alterações climáticas ocorridas ao longo de toda sua história evolutiva, a velocidade das atuais mudanças
- 8 coloca em dúvida a persistência de algumas espécies no futuro próximo. Sendo assim, entender os impactos das mudanças climáticas globais é algo primordial para proposição
- 10 de ações de conservação da biodiversidade e de mitigação do impacto dessas mudanças. Nesse trabalho nós buscamos entender o impacto das mudanças no clima em dois
- 12 diferentes cenários futuros de concentrações de gases do efeito estufa na distribuição potencial das espécies neotropicais de aves da família Furnariidae. A partir de modelos de
- 14 nicho climático associados a métricas de paisagem, avaliamos o impacto das mudanças do clima na distribuição potencial das espécies no futuro, além de avaliar eventuais
- 16 mudanças na composição das comunidades das espécies. As análises sugerem uma forte perda de área climaticamente adequada no futuro, além de diminuição no número de
- 18 fragmentos climaticamente aptos para manter as espécies. Para 83 das 214 espécies avaliadas, houve perda completa da área climaticamente adequada, o que sugere um alto
- 20 risco de persistência dessas espécies, uma vez que o clima conhecido por essas espécies no presente, não se replicará no futuro. Adicionalmente mostramos que algumas regiões
- 22 ao longo do Neotrópico possuirão mais estabilidade climática do que outros, servindo no futuro de refúgios para persistência dessas espécies.

24 Introdução

O impacto das mudanças climáticas globais na distribuição da biodiversidade vão desde aumento da propagação de doenças infecciosas (Hoberg & Brook, 2015) e aumento da distribuição de espécies invasoras (Mainali *et al.*, 2015) até o aumento significativo no

28 risco de extinção de espécies, acompanhado de uma aceleração nos eventos de extinção no planeta (Urban, 2015). Apesar dos indícios de que todo o planeta será afetado, a

30 distribuição espacial dos riscos de extinção é heterogênea, mostrando cenários alarmantes especialmente para a Austrália, Nova Zelândia e para a América do Sul (Urban, 2015).

2 O quinto relatório do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC, 2014) apresentou novos cenários centrados na concentração de gases do efeito estudo, os 4 Representative Concentration Pathways (RCPs). Os cenários RCPs descrevem cenários abordando trajetórias de concentração de gases do efeito estufa por meio de conjuntos 6 consistentes de dados de projeção de componentes relacionado a emissão de gases de efeito estufa ao longo do tempo.

8

Os RCPs são divididos em quatro cenários que consideram aspectos populacionais, econômicos e de emissão, sendo eles: o RCP 2.6 que pressupõe níveis baixos de concentração de gases do efeito estufa, considerando um comportamento de 10 pico e retração, aonde os valores de forçante radioativas chegam a 3.1W/m² até 2050 e em seguida retraem para 2.6W/m² até 2070 a 2100, levando em consideração uma 12 redução substancial ao longo do tempo. O RCP 4.5, que juntamente com o cenário RCP 14 6.0 representam uma estabilização pós 2100 devida a uma esperada estabilização do crescimento populacional, onde se manteriam em aproximadamente 4.5 W/m^2 e 6.0 W/m² respectivamente. Por fim, o cenário RCP 8.5 apresenta uma projeção de aumento 16 na concentração de gases do efeito estufa em até 8.5W/m² até 2100. Os cenários 18 apresentam uma expectativa de aumento da temperatura medida da superfície terrestre de 1,5; 2,4; 3,0 e 4,9 °C respectivamente (Stocker *et al.*, 2014).

20 Mais recentemente, vários debates vêm criticando as abordagens aplicadas nos cenários mais conservadores de mudanças do clima, pois se argumenta que qualquer 22 mudança na temperatura global até 2100 abaixo de 2ºC seria altamente improvável (Raftery et al., 2017). Essas estimativas recentes se baseiam não somente na perspectiva 24 atual de crescimento populacional, mas também no aumento do Produto Interno Bruto (PIB) global e na diminuição da intensidade de carbono emitida, uma vez que grande 26 parte dos países com maiores emissões já atingiu seu pico de emissão. A discussão tem grande valor em trabalhos de modelagem preditiva, já que os cenários baseados em RCP 28 2.6 não parecem contribuir com um debate realista dos impactos das mudanças climáticas

na biodiversidade.

30 Os modelos de nicho ecológico, diferentemente dos modelos de distribuição de espécies que objetivam descrever a distribuição atual das espécies, buscam estimar 32 explicitamente o nicho fundamental (Nf) e projetá-lo de uma dimensão ambiental para 2 uma dimensão geográfica (Peterson & Soberón, 2012). Isso ocorre, pois análises em escalas mais grosseiras podem reduzir a importância de fatores biológicos na estimativa

4 do Nf, fazendo com que as variáveis expressas no nicho eltoniano, ou seja, variáveis biológicas tornem-se um ruído nessa análise. A redução da importância de variáveis

6 biológicas em detrimento a variáveis abióticas, do nicho grinelliano, é conhecida atualmente como *Eltonian Noise Hypothesis* (Soberon & Nakamura, 2009). Dessa forma,

8 a partir da obtenção dos dados climáticos projetados para o futuro é possível estimar a distribuição do Nf das espécies para o futuro e passado, auxiliando assim na compreensão

sobre como as mudanças no clima afetaram ou afetarão a distribuição das espécies.
 Diversas críticas já recaíram sobre a utilização de modelos correlativos na

12 compreensão desses impactos, geralmente associadas tanto às capacidades de dispersão das espécies quanto à capacidade de se adaptarem às alterações no clima (Lawton, 2000).

14 No entanto, quando consideradas as limitações dos modelos na sua intepretação bem como cuidados metodológicos na extrapolação das projeções, os modelos podem ser úteis
16 no entendimento dos impactos das mudanças climáticas na biodiversidade (Person & Dawson 2013).

Durante anos métricas de paisagem de uso e cobertura do solo foram utilizadas para apontar riscos na manutenção das espécies ao longo do tempo (Fooley *et al.*, 2005, Falcucci *et al.*, 2007, Allan *et al.*, 2015). Variáveis como a perda de área das espécies, aumento da borda e fragmentação indicam, com frequência, riscos à persistência de diversas espécies (Haddad *et al.*, 2015). No entanto, o componente abiótico do nicho das espécies, mais especificamente o clima, vem tomando cada vez mais importância em trabalhos de Ecologia de Paisagens, mostrando que além das mudanças no uso e cobertura do solo, a imprevisibilidade das mudanças do clima coloca cada vez mais as 26

Uma ampla gama de trabalhos buscou compreender os impactos das mudanças no
clima na distribuição potencial das espécies. Feeley *et al.* (2012) avaliaram o deslocamento de climas análogos entre o presente e futuro mostrando para a floresta
Amazônica um deslocamento de até 475km nessas condições, mostrando inclusive perda dessas condições análogas devido ao desmatamento. Para a Europa foi estimado que em
torno de 680 espécies de plantas estarão vulneráveis ou ameaçadas em 2080, de acordo

2 com os critérios estabelecidos pela IUCN (Thuiller *et al.*, 2004). Uma situação semelhante é esperada para as espécies de plantas de dunas costeiras no México, que
4 possuem suas áreas de adequabilidade ambiental cada vez mais restrita, tanto pelas mudanças no clima, quanto pelo aumento do nível do mar (Mendoza-González *et al.*, 2013).

Usando a modelagem de nicho com diferentes cenários RCPs, Duan et al. (2016) 8 analisaram o impacto na distribuição, fragmentação e composição das espécies de anfíbios na China e mostraram um comportamento variado de aumento e diminuição da 10 distribuição potencial das espécies, acentuados no cenário RCP 8.5. Em um escopo semelhante, foi encontrada uma diminuição da área de adequabilidade entre 33% e 43% 12 para as aves da Colômbia, ocorrendo casos ainda mais dramáticos de perda total da distribuição predita dentro das áreas de proteção ambiental (Velasquez-Tibatá et al., 14 2012). Mais recentemente Stralberg et al. (2015) projetou a resposta das 80 espécies de aves boreais às mudanças no clima, mostrando que existe grande idiossincrasia nas 16 respostas a essas mudanças, concluindo que abordagens de conservação para grupos de espécies podem ser mais complexas do que tem sido proposto nos dias atuais, geralmente

18 baseadas na simples distribuição presente.

A família Furnariidae constitui um caso particularmente interessante para verificar
o impacto das mudanças climáticas futuras na distribuição das espécies. Primeiramente
porque a família possui um elevado número de espécies, constituindo a maior família de
Passeriformes estritamente neotropicais. Segundo, porque podem ser encontrados
diferentes tipos e tamanhos de distribuição, existindo desde aquelas espécies estritamente
endêmicas até outras amplamente distribuídas. Por fim, seus representantes ocupam todos
os tipos de ambientes da região, desde os mais naturais até aqueles mais alterados pelo
homem. Nesse contexto o presente trabalho tem o objetivo de avaliar os potenciais

impactos de diferentes cenários de mudanças climáticas na distribuição potencial das aves

- 28 Neotropicais da família Furnariidae, bem como avaliar as mudanças na composição das comunidades ao longo do tempo e detectar áreas climaticamente estáveis para essas
- 30 comunidades.

2 Métodos

Base de dados

Para a confecção dos modelos de nicho, nós obtivemos pontos de ocorrência para as 283 espécies da família Furnariidae indicados na filogenia proposta por Derryberry *et al.* (2011) a partir das bases de dados GBIF (http://gbif.org) e SPLink (http://splink.com.br) (Tabela S1). Para excluir eventuais erros de georreferenciamento
ou derivados da inserção incorreta na base de dados (e.g. inversão dos campos latitude e longitude), nós filtramos a base de pontos de ocorrência de acordo com os polígonos de
distribuição da BirdLife (http://birdlife.org), excluindo por inspeção visual os pontos que destoavam da distribuição predita por especialistas.

12 Modelos de nicho

Para treinamento dos modelos, nós delimitamos hipóteses de movimento para
14 cada espécie estudada. Essa hipótese de movimento, ou hipótese M, representa uma hipótese espacial de restrição de movimentação das espécies com base nos seus atributos
16 biológicos e físicos da paisagem, como por exemplo: restrições de topografia, vegetação, rios, dentro outros. Para delimitar a hipótese M nós desenhamos um polígono para cada

18 uma das espécies, esse polígono buscou refletir as restrições de movimentação das espécies (e.g. grandes vales ou montanhas). A área delimitada pela hipótese M foi

20 utilizada para treinamento do modelo e age para maximizar o desempenho dos modelos, especialmente aqueles que utilizam pontos de pseudo-ausência nas suas predições (Barve

22 *et al.*, 2011).

Os modelos de nicho foram treinados no presente e posteriormente projetados 24 para o futuro com base em 15 variáveis bioclimáticas disponível na base de dados do *WordClim* (http://worldclim.org), que resumem informações sobre temperatura e 26 precipitação. As variáveis: temperatura média do trimestre mais úmido, temperatura média do trimestre mais seco, precipitação do trimestre mais quente e precipitação do 28 trimestre mais frio foram retiradas das análises em função de artefatos espaciais de 26 interpolação, especialmente problemáticos na região da Amazônia brasileira, 30 demostrando falta de autocorrelação espacial esperada nessas variáveis (ex.: células 30 vizinhas com valores altamente discrepantes). Outro ponto que fortalece a decisão para

- 2 retirada das variáveis é a tomada de valores por célula em tempo muito discrepantes, o que gera tais ruídos.
- 4 Para as projeções no futuro, analisamos dois diferentes cenários de emissão e acumulação de elementos do efeito estufa propostos pelo IPCC AR5, representando uma 6 perspectiva conservadora (RCP 4.5) e uma perspectiva de maior impacto no clima (RCP 8.5). As projeções foram feitas para 2050 e 2070-2100 (a partir de agora referido como 8 2070), onde cada variável bioclimática foi obtida a partir da média de 16 modelos CMIP5. Todas as variáveis foram obtidas na escala de 2.5 arc-min (aprox. 5 km).
- 10

Para diminuir a alta correlação encontrada entre as variáveis bioclimáticas, nós reduzimos as variáveis por meio de análises de componentes principais (PCAs) 12 individualmente para cada espécie, e em seguida predizemos os componentes para o conjunto de variáveis no futuro. Em todos os casos analisados nesse trabalho, os cinco 14 primeiros componentes das PCAs somaram mais que 93% do total da variação expressas nas variáveis originais, de forma que foram usadas para todos os modelos os cinco 16 primeiros componentes das PCAs individuais. As PCAs foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014), com auxílio do pacote raster (Hijmans et al., 2014).

18 Todos os modelos apresentados foram elaborados com o uso do algoritmo de máxima entropia implementado no programa Maxent v. 3.3, que busca estimar a relação 20 entre os pontos de ocorrência e as camadas bioclimáticas, maximizando a relação entre os pontos e os ambientes preferidos (Elith et al., 2011). Anteriormente à confecção dos 22 modelos, nós separamos aleatoriamente 10% dos pontos de ocorrência para teste dos modelos posterior ao treino, de forma que esses pontos não foram utilizados no treino dos 24 modelos. Selecionamos 10% dos pontos para impactar o mínimo possível naquelas espécies que já possuem poucos pontos. Para a confecção dos modelos nós produzimos 26 15 réplicas por espécie, utilizando *bootstrap* como método de rearranjo dos pontos de teste, com 10000 pontos de pseudo-ausência gerados aleatoriamente. Os modelos 28 utilizados para as análises subsequentes foram as médias dos 15 modelos gerados por espécie.

30 Os modelos no presente foram submetidos a um teste com o uso dos pontos de ocorrência previamente separados. A abordagem escolhida foi a de área parcial sob a 32 curva operacional, ou partialROC (Barve, 2008), onde foi utilizado o limite de 5% na

- 2 taxa de omissão dos modelos. Dessa forma, todos os modelos que apresentaram valores de partialROC inferiores a 1,0 foram descartados para as análises subsequentes, pois
- 4 indicam uma capacidade preditiva não melhor do que o acaso. Todas as análises foram realizadas com o programa R (R Core Team, 2014).

6 Impacto das mudanças climáticas sobre Furnariidae

Para avaliar o impacto das mudanças climáticas na distribuição das espécies de
aves da família Furnariidae nós reclassificamos todos os mapas de distribuição potencial para presença (1) e ausência (0) de acordo com os valores logísticos de 10th Percentile *Traning Presence* (10TP), essa solução oferece um melhor balanço entre erros de comissão e omissão (Vale *et al.*, 2014). Tanto no presente quanto nos cenários futuros,

- 12 avaliamos somente as ocorrências contidas dentro dos limites da hipótese-M. Posteriormente, mensuramos quatro diferentes indicadores de mudança na 14 distribuição das espécies com base nos índices frequentemente utilizados em estudos de Ecologia de Paisagens. Foram avaliados: 1) a área total da distribuição potencial das 16 espécies, 2) a mudança percentual na área total, que avalia a mudança entre os cenários futuros e presente na área potencial das espécies, 3) número de fragmentos potenciais 18 para ocorrência das espécies, os fragmentos são porções contínuas de adequabilidade climática para a espécie e 4) tamanho médio dos fragmentos. Ainda na inspeção dos 20 impactos das mudanças do clima na distribuição potencial das espécies, nós confeccionamos mapas de densidade de pontos, utilizando como ponto o centroide da 22 distribuição das espécies. Para calcular a direção de mudança de centroide entre dois
- períodos, utilizamos o pacote *geosphere* (Hijmans *et al.*, 2014) no programa R (R Core 24 Team, 2014) para gerar um gráfico circular dessas direções.

Para avaliar tanto as mudanças na distribuição quanto os impactos na composição
26 das comunidades, avaliamos a mudança da composição de espécies ao longo do tempo. A mudança de composição foi mensurada com a equação proposta por Buisson *et al.*28 (2008):

$$turnover = 100x \frac{SG + SL}{SR + SG}$$

Onde, SG é o número de espécies que foram acrescentadas no tempo 1 em um 30 determinado pixel, SL é o número de espécies que foram perdidas entre o tempo 1 e o

- 2 tempo 2 e SR é o número total de espécies. O *turnover* pode variar entre 0 e 100, com 0 indicando total manutenção das espécies, ou áreas de grande estabilidade entre os dois
- 4 períodos e 100 indicando que todas as espécies da comunidade foram substituídas.

Resultados

Colombia.

- 6 Das 283 espécies estudadas, somente 214, ou aproximadamente 75%, exibiram valores de ROC parcial acima de 1,0, de forma que somente essas espécies puderam ser submetidas às análises subsequentes (Tabela S1). Os modelos de nicho das espécies de 8 aves da família Furnariidae projetados para os anos de 2050 e 2070 nos dois cenários de 10 concentração de gases de efeito estufa, mostraram um consistente deslocamento das distribuições climáticas adequadas das espécies para o norte, com deslocamento do 12 centroide de diversas espécies do sul e centro da América do Sul para a região nordeste e norte do continente, na região semi-árida (Figura 1 e Figura S1). A partir do mapa de 14 densidade de pontos é possível observar uma quebra nas áreas de alta intensidade de pontos, de forma que o cenário RCP 8.5 para o ano de 2070 há uma dissolução de uma 16 grande área de alta densidade para três diferentes áreas localizadas entre o Peru Brazil e
- 18



Figura 1. a) Mapa de densidade de centroides de distribuição das espécies da família Furnariidae no presente, b) mapa de densidade de distribuição em 2070 utilizando cenário
RCP 4.5 e c) mapa de densidade de distribuição em 2070 utilizando o cenário RCP 8.5. As setas indicam a mudança da distribuição dos centroides do presente para 2070 nos

2 respectivos cenários de concentração. Os gráficos circulares mostram a direção e intensidade das mudanças de centroide na família.



- 6 (Figura 2 e Tabela S2). A diminuição relativa das áreas foi mais acentuada para 2050 com perda de 28,5% e 23,1%, se estendendo para 30,0% e 32,7% em 2070 nos cenários
- 8 RCP 4.5 e 8.5, respectivamente. Mesmo que dentre os modelos analisadas 48 tenham apresentado um aumento da área potencial no futuro para 2050 e 2070 nos dois cenários,
- 10 87 ou quase 40% das espécies não apresentaram em algum período e cenário nenhuma área climaticamente adequada, indicando que para essas espécies não há no futuro
- 12 réplicas das combinações climáticas experimentadas no presente, sugerindo grande risco na manutenção dessas espécies ao longo do tempo.



Figura 2. Tamanho da área de distribuição potencial das espécies de aves da família
Furnariidae nos dois cenários RCPs para 2050 e 2070.

30

O número de fragmentos climaticamente adequados para a ocorrência das espécies diminuiu entre os anos e nos cenários analisados, com a quantidade média dos fragmentos decaindo 20,8% e 17,5% para 2050 e 15,9% e 14,4 % para 2070 nos cenários RCP 4.5 e 8.5 respectivamente (Figura 3, Tabela S2). Mesmo havendo diminuição do

32 número de fragmentos em todos os cenários em relação ao presente, os resultados

²⁸

2 indicaram um maior impacto na redução do número de fragmentos climaticamente adequados no cenário RCP 4.5 do que no cenário 8.5.



Figura 3. Número de fragmentos de área potencial para as espécies de aves da família
Furnariidae em dois cenários RCPs para 2050 e 2070.

Detectamos ainda uma diminuição da área do maior fragmento em relação ao 18 presente (Figura 4, Tabela S2). No entanto, 55 espécies apontaram para um aumento da área do maior fragmento. Das 55 espécies com aumento no tamanho do maior fragmento,





4

- 2 Figura 4. Área do maior fragmento de distribuição potencial das espécies de aves da família Furnariidae em dois cenários RCPs para 2050 e 2070.

	As perturbações individuais nas distribuições climáticas das espécies podem
6	resultar em grandes mudanças na composição das comunidades ao longo do tempo. As
	análises de mudança nas comunidades compostas com as espécies estudadas apontam
8	para um nível alto de substituição e perda de espécies (Figura 5 e Figura S3),
	especialmente na parte oeste da Amazônia e sudeste do Brasil, ocorrendo nas áreas com
10	maior sobreposição de áreas altamente adequadas para as espécies. Apesar dos mapas de
	turnover mostrarem poucas diferenças entre os valores, a maior extensão de áreas com
12	altos valores de turnover foram encontrados no cenário RCP 8.5 (Figura 5 e Figura S2).
	Os valores de turnover são frequentemente maiores no ano de 2050, na comparação entre
14	cenários. Menores valores de turnover das comunidades foram encontrados para a região
	centro-norte do Brasil e centro-sul da Argentina, variando de 0 a 10% de mudança na
16	composição de espécies dessas áreas, que mostram a menor sobreposição de climas
	altamente adequados para as espécies estudadas.
18	
20	
22	
2.1	
24	
26	
20	
28	
20	
30	
-	







2 Discussão

Expectativas de aumentos da temperatura terrestre até 2100 chegam até 6.4°C (Duan *et al.*, 2016), e representa uma das principais ameaças às populações e espécies de aves no planeta (Wormworth & Sekercioglu 2011). Semelhante a trabalhos anteriores que

6 apontaram que as mudanças no clima podem influenciar e até eliminar algumas espécies do planeta, nossos resultados revelam um forte impacto no futuro das espécies de aves da

8 família Furnariidae, apontando não somente para uma redução da área climaticamente adequada, mas também mudanças nas áreas de distribuição, perda de fragmentos e de

- 10 grandes áreas climaticamente aptas para comportar essas espécies. O presente trabalho também mostrou que além do impacto individual, espera-se forte impacto das mudanças
- 12 climáticas na composição das comunidades de aves, colocando em dúvida a continuidade de padrões e processos atuais, podendo intensificar a instabilidade e imprevisibilidade do

14 futuro dessas comunidades.

Dentre os resultados apontados, aquele que indica uma maior preocupação quanto ao

- 16 futuro das espécies da família Furnariidae no planeta foi o de eliminação total de áreas climaticamente adequadas no futuro para 40% das espécies estudadas. Mesmo
- 18 considerando o caráter especulativo dos cenários, haja vista que no futuro podem ocorrer combinações climáticas não passíveis de amostragem no presente, os resultados sugerem
- que algumas terão pequenas chances de sobrevivência com as mudanças climáticas (Briscoe *et al.*, 2016). A ausência de capacidade preditiva nesses casos inviabiliza não
 somente o entendimento específico dos impactos das mudanças no clima, mas também

estratégias de conservação que tenham como objetivo mitigar tais efeitos.

- As limitações climáticas quanto à persistência das espécies são raramente levadas em consideração em proposições de áreas para a conservação das espécies. Entretanto a
 consideração da dinâmica temporal das condições ambientais pode garantir uma eficácia ao longo prazo das áreas propostas (Heller & Zavaleta, 2009), logo tais discussões
- 28 precisam compor as diretrizes de criação de áreas de preservação da biodiversidade. Assim como mostram Heller & Zavaleta (2009), é necessário que haja uma estratégia
- 30 adaptativa, que leve em consideração não somente as transformações no uso da terra ao longo do tempo, mas também os possíveis deslocamentos de condições climáticas no
- 32 futuro, garantindo assim a efetividade das áreas de proteção por mais tempo.

2 Os resultados preocupantes aqui apresentados vão de encontro aos resultados apresentados na literatura, mostrando grandes impactos na biodiversidade para a América 4 do Sul (Pimm et al., 2014; Alroy, 2015). De acordo com Urban (2015), uma revisão de estudos sobre o risco de extinção sugere uma perda máxima de até 40% de perda de espécies na América do Sul, sendo o mesmo valor apresentado para as espécies de aves 6 da família Furnariidae por nosso trabalho. Adicionalmente a potencial eliminação de 8 espécies do planeta no futuro, é importante considerar que outras espécies que persistirão serão também sofrerão impactadas pelas mudanças do clima. A persistência de algumas 10 populações em subótimos climáticos pode reduzir os tamanhos populacionais em números abaixo da viabilidade populacional. Além disso, a perturbação da composição 12 das comunidades pode afetar as interações ecológicas e desestabilizar ecossistemas, principalmente em ambientes Neotropicais onde se observa uma maior especialização de

14 nicho (Dyer *et al.*, 2007).

As mudanças esperadas para 2050 e 2070 foram influenciadas pelos cenários de 16 concentração dos gases do efeito estufa estudados, mostrando que os cenários e períodos mostram trajetórias diferentes para a biodiversidade. Com exceção da contagem de 18 fragmentos, todos os demais resultados apontaram para um maior impacto previsto no cenário RCP 8.5 no ano de 2070. Contudo observamos que o maior impacto foi 20 observado para 2050 com um impacto adicional substancialmente menor até 2070, isso mostra que os impactos das mudanças climáticas serão sentidos ainda mais rapidamente, 22 sendo necessária uma mitigação imediata desses impactos. Frequentemente o cenário RCP 8.5 é visto como o cenário de maior modificação nos padrões estudados, como visto 24 nas perdas drásticas de áreas de reprodução de aves até 2070 (Wauchope et al., 2016) e na modificação de diversos padrões de distribuição da onça-pintada (Lima-Ribeiro et al., 2017). 26

O deslocamento das distribuições ao longo da região Neotropical teve grande variação de acordo com o cenário utilizado, de forma que para 2070 no cenário RCP 4.5 houve uma grande mudança do centro da distribuição das espécies tanto para a região nordeste, quanto para a região sudeste, mostrando também no mapa de densidade (Figura 1) uma nova área de grande densidade na porção central da América do Sul nesse período. Similar ao detectado por Forero-Medina *et al.* (2011) em aves do Peru, onde há 2 um deslocamento de distribuição para áreas de maior elevação, é possível observar pelo do mapa de densidade (Figura 1) um aumento de densidade (consecutivamente aumento

4 de espécies) nas áreas mais elevadas do Peru, no alto dos Andes (Figura 1b e 1c). A alteração das distribuições para altitudes elevadas pode resultar em maior isolamento

populacional e comprometimento da sobrevivência dessas espécies (Duan *et al.*, 2016).
Diferentemente do cenário 4.5, o cenário 8.5 revelou uma menor intensidade de
mudança da distribuição, mostrando uma maior intensidade de migração no gráfico circular para a região nordeste do Brasil (Figura 1b). Em ambos o cenários observamos
diversos deslocamentos dos centroides para a região que é hoje correspondente ao chamado arco do desmatamento da Amazônia, região que já apresentou as maiores taxa

12 de desmatamento em função da expansão de pastagens e aumento das áreas de plantio de soja (Gomez *et al.*, 2015), acentuando ainda mais as expectativas de perda de espécies

14 nessa região.

Duas principais áreas na região Neotropical mostraram menores valores de substituição de espécies ao longo do tempo, sendo elas a região centro-norte do Brasil, localizado no bioma Cerrado, e oeste da Argentina. Essas áreas, apesar de anteriormente

- relatadas como áreas de grande estabilidade climática no passado (Werneck *et al.*, 2012;
 Ribeiro *et al.*, 2016) possuem para a família Furnariidae os menores valores de riqueza de
- 20 modelos climáticos binários, logo menor expectativa de riqueza. Nesse contexto, mesmo apresentando valores até 10% de modificação na composição potencial das comunidades
- 22 previstas, as áreas da região amazônica e do nordeste brasileiro são áreas de grande interesse para a conservação, principalmente devido aos desvios de distribuição previstos
- 24 para o futuro.

Adicionalmente às áreas estáveis, estimamos regiões com alta modificação (*turnover*)
26 da composição ao longo do tempo na porção oeste da Pan-Amazônia, principalmente na

região entre o Peru e Bolívia e nas regiões entre Equador e Colômbia. A alta riqueza e

- 28 elevados valores de substituição de espécies já foram identificados anteriormente nessa região para mamíferos e aves, especialmente relacionados às taxas de substituição
- 30 espacial de espécies ao longo do gradiente altitudinal (Melo *et al.*, 2009, Maestri & Patterson, 2016). Contudo, ainda são poucos os trabalhos que exploram as substituições

- 2 temporais de espécies ao longo do tempo, principalmente com foco nas mudanças do clima.
- Apesar dos modelos de nicho assumirem conservação dos nichos climáticos e não incorporarem adaptação climática ao longo do tempo, não é esperando que no período de
 tempo analisado haja tempo suficiente para que processos adaptativos sejam estabelecidos e se tornem uma influência nas análises. Aqui consideramos um
 componente essencial nas modelagens intertemporais de espécies, que é a movimentação.
- A criação de uma hipótese-M para a criação e interpretação dos modelos faz com que
- 10 extrapolações menores sejam criadas, sendo consequentemente possível obter retratos mais realistas da dinâmica das espécies ao longo do tempo.
- 12 As análises desses padrões em uma família tão diversa como Furnariidae fornecem subsídios poderosos para compreender o impacto das mudanças climáticas nas espécies
- neotropicais. No entanto trabalhos que considerem outros grupos de animais e plantas devem ser fomentados para incorporar decisões de conservação e mitigar assim o impacto
 das mudanças do clima na biodiversidade.
- 3
- 18

- 22
- 24
- 26
- 28
- 30
- 32

2 Material Suplementar

Tabela S1. Tabela mostrando as espécies analisadas pontos de treino e teste e resultado

4 do ROC parcial. As espécies em verde foram utilizadas nas analises desse trabalho.

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Acrobatornis fonsecai	0	0	-
Anabacerthia amaurotis	81	9	1.0112
Anabacerthia striaticollis	823	91	0.9788
Anabacerthia variegaticeps	1108	123	1.2343
Anabazenops dorsalis	203	23	1.1122
Anabazenops fuscus	108	12	1
Ancistrops strigilatus	384	43	1.1393
Anumbius annumbi	266	30	1.3445
Aphrastura spinicauda	2430	270	1.4523
Asthenes anthoides	168	19	0.8745
Asthenes baeri	155	17	1.1002
Asthenes dorbignyi	326	36	1.0203
Asthenes flammulata	323	36	1.004
Asthenes hudsoni	42	5	1.3455
Asthenes humicola	0	0	-
Asthenes humilis	225	25	1.5665
Asthenes luizae	13	1	-
Asthenes maculicauda	44	5	0.8975
Asthenes modesta	524	58	1.6345
Asthenes ottonis	208	23	1.3475
Asthenes patagonica	7	1	-
Asthenes pudibunda	159	18	1.1233
Asthenes pyrrholeuca	350	39	1.1111
Asthenes sclateri	59	7	1.2133
Asthenes steinbachi	5	1	-
Asthenes urubambensis	59	7	1
Asthenes virgata	60	7	1.2122
Asthenes wyatti	144	16	1.4307
Automolus infuscatus	444	49	1.2565
Automolus leucophthalmus	199	22	1.3454
Automolus melanopezus	102	11	1.1352
Automolus ochrolaemus	2320	258	1.1123
Automolus paraensis	47	5	1.0111
Automolus roraimae	0	0	-
Automolus rubiginosus	630	70	1
Automolus rufipileatus	367	41	1.0012
Berlepschia rikeri	167	18	1.0021

2 Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Campylorhamphus procurvoides	85	10	1.1243
Campylorhamphus pusillus	401	45	0.9887
Campylorhamphus trochilirostris	715	80	1.2564
Certhiaxis cinnamomeus	1076	120	1.4535
Certhiaxis mustelinus	66	7	1.0123
Chilia melanura	5	1	-
Cichlocolaptes leucophrus	49	5	1.1107
Cinclodes antarcticus	59	6	0.9888
Cinclodes aricomae	24	3	1.0232
Cinclodes atacamensis	506	56	1.4532
Cinclodes comechingonus	13	1	-
Cinclodes excelsior	319	36	1.3221
Cinclodes fuscus	2039	226	1.2795
Cinclodes nigrofumosus	637	71	0.8674
Cinclodes olrogi	9	1	-
Cinclodes oustaleti	644	72	0.9687
Cinclodes pabsti	21	2	1.0345
Cinclodes palliatus	46	5	1.1867
Cinclodes patagonicus	2197	244	1.0654
Cinclodes taczanowskii	179	20	0.9171
Clibanornis dendrocolaptoides	24	3	1.0344
Coryphistera alaudina	207	23	1.1568
Cranioleuca albicapilla	159	18	1.2834
Cranioleuca albiceps	62	7	1.2674
Cranioleuca antisiensis	133	15	1.7694
Cranioleuca baroni	147	16	1.1685
Cranioleuca curtata	256	28	1.0654
Cranioleuca demissa	39	4	1.0978
Cranioleuca erythrops	1582	176	1.0662
Cranioleuca gutturata	137	15	1.0873
Cranioleuca hellmayri	102	11	1.0698
Cranioleuca marcapatae	67	7	1.1852
Cranioleuca muelleri	6	1	-
Cranioleuca obsoleta	50	6	1.2764
Cranioleuca pallida	192	21	1.3576
Cranioleuca pyrrhophia	299	33	1.2653
Cranioleuca semicinerea	11	1	-
Cranioleuca subcristata	230	26	1.3472
Cranioleuca sulphurifera	79	9	1.1232
Cranioleuca vulpecula	93	10	1.0243
Cranioleuca vulpina	177	20	1.0632
Deconychura longicauda	387	43	1.0902

2 Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Deconychura stictolaema	24	3	0.8876
Dendrexetastes rufigula	644	72	1.2348
Dendrocincla anabatina	1049	117	1.0801
Dendrocincla fuliginosa	2636	293	1.1782
Dendrocincla homochroa	737	82	1.0781
Dendrocincla merula	223	25	1.1978
Dendrocincla tyrannina	251	28	1.3256
Dendrocolaptes certhia	495	55	1.1456
Dendrocolaptes hoffmannsi	9	1	-
Dendrocolaptes picumnus	458	51	1.3265
Dendrocolaptes platyrostris	259	29	1.2649
Dendrocolaptes sanctithomae	1680	187	1.4652
Drymornis bridgesii	123	14	1.1876
Eremobius phoenicurus	24	3	0.7655
Furnarius cristatus	116	13	1.0684
Furnarius figulus	85	9	1.0987
Furnarius leucopus	2172	241	1.1984
Furnarius minor	137	15	1.3258
Furnarius rufus	2795	310	1.2659
Furnarius torridus	35	4	1.1654
Geositta antarctica	76	8	1.2346
Geositta crassirostris	81	9	1.05
Geositta cunicularia	779	87	1.007
Geositta isabellina	133	15	1.2654
Geositta maritima	89	10	1.1871
Geositta peruviana	261	29	1.1864
Geositta poeciloptera	45	4	1.0984
Geositta punensis	188	21	1.0542
Geositta rufipennis	673	75	1
Geositta saxicolina	82	9	1.1465
Geositta tenuirostris	173	19	1.0055
Glyphorynchus spirurus	4346	483	1.3156
Gyalophylax hellmayri	5	1	-
Heliobletus contaminatus	148	16	1.3447
Hellmayrea gularis	180	20	0.8997
Hylexetastes perrotii	23	3	1.1118
Hylexetastes stresemanni	22	2	1.2447
Hylocryptus erythrocephalus	81	9	1.1441
Hylocryptus rectirostris	13	2	-
Hyloctistes subulatus	517	57	1.02
Lepidocolaptes affinis	2123	236	1.1321
Lepidocolaptes albolineatus	301	33	1.1999

2 Tabela S1 – continuação

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Lepidocolaptes angustirostris	801	89	1.0431
Lepidocolaptes falcinellus	72	8	1.0322
Lepidocolaptes lacrymiger	1732	192	0.8787
Lepidocolaptes leucogaster	659	73	0.9899
Lepidocolaptes souleyetii	4705	523	1.1216
Leptasthenura aegithaloides	2585	287	1.0115
Leptasthenura andicola	268	30	1.2151
Leptasthenura fuliginiceps	107	12	1.0511
Leptasthenura pileata	153	17	1.0989
Leptasthenura platensis	159	18	1.4122
Leptasthenura setaria	188	21	1.2315
Leptasthenura striata	129	14	1.0216
Leptasthenura striolata	15	2	1.0009
Leptasthenura xenothorax	57	6	1.0087
Leptasthenura yanacensis	104	12	1.2515
Limnoctites rectirostris	36	4	1.1511
Limnornis curvirostris	65	7	1.011
Lochmias nematura	286	32	1.1005
Margarornis bellulus	9	1	-
Margarornis rubiginosus	923	102	1
Margarornis squamiger	1337	149	1.0004
Margarornis stellatus	44	5	1.001
Megaxenops parnaguae	9	1	-
Metopothrix aurantiaca	107	12	1.1541
Nasica longirostris	547	61	1.2654
Ochetorhynchus ruficaudus	141	16	1.2804
Phacellodomus dorsalis	32	4	1.0654
Phacellodomus erythrophthalmus	47	5	1.0565
Phacellodomus maculipectus	34	4	0.9332
Phacellodomus ruber	323	36	1.008
Phacellodomus rufifrons	767	85	1.1125
Phacellodomus sibilatrix	64	7	1.0077
Phacellodomus striaticeps	146	16	1.0773
Phacellodomus striaticollis	196	22	1.3226
Philydor atricapillus	164	18	1.1421
Philydor erythrocercum	334	37	0.7869
Philydor erythropterum	188	21	1.3216
Philydor fuscipenne	61	7	1.2111
Philydor lichtensteini	278	31	1.0451
Philydor pyrrhodes	163	18	1.2457
Philydor ruficaudatum	149	16	1.2098
Philydor rufum	867	96	1.0998

2 Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Phleocryptes melanops	1825	203	1.3216
Premnoplex brunnescens	1479	164	1.0458
Premnoplex tatei	10	1	-
Premnornis guttuligera	16	2	1.8897
Pseudocolaptes boissonneautii	840	93	1.0516
Pseudocolaptes lawrencii	393	44	1.1841
Pseudoseisura gutturalis	78	9	1.2151
Pseudoseisura lophotes	238	26	1.0651
Pseudoseisura unirufa	150	17	1.3516
Pygarrhichas albogularis	877	98	1.1328
Roraimia adusta	29	3	1.8455
Sclerurus albigularis	37	3	1.3546
Sclerurus caudacutus	62	6	1.1513
Sclerurus guatemalensis	58	5	1.0358
Sclerurus mexicanus	77	7	1.1666
Sclerurus rufigularis	51	5	1.007
Sclerurus scansor	53	5	1.003
Schizoeaca coryi	0	0	-
Schizoeaca fuliginosa	22	2	1.216
Schizoeaca griseomurina	0	0	-
Schizoeaca harterti	0	0	-
Schizoeaca helleri	0	0	-
Schoeniophylax phryganophilus	239	26	1.1113
Simoxenops striatus	33	4	1.2131
Simoxenops ucayalae	147	16	0.9839
Siptornis striaticollis	11	1	-
Siptornopsis hypochondriaca	17	2	1.5648
Sittasomus griseicapillus	4536	504	1.1291
Spartonoica maluroides	37	4	1.3199
Sylviorthorhynchus desmursii	589	65	1.081
Synalaxis ruficapilla	0	0	-
Synallaxis albescens	1357	151	1.0879
Synallaxis albigularis	478	53	1.3018
Synallaxis albilora	103	12	1.0578
Synallaxis azarae	2341	260	1.008
Synallaxis brachyura	1469	163	1.1216
Synallaxis cabanisi	149	16	1.0151
Synallaxis candei	45	5	1.6256
Synallaxis castanea	83	9	1.3255
Synallaxis cherriei	25	3	1.3545
Synallaxis cinerascens	160	18	1.0605
Synallaxis cinnamomea	246	27	1.2226

2 Tabela S1 – continuação...

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Synallaxis erythrothorax	1555	173	1.0354
Synallaxis frontalis	376	42	1.0001
Synallaxis gujanensis	697	78	1.1501
Synallaxis hypospodia	101	11	1.0232
Synallaxis kollari	6	1	-
Synallaxis macconnelli	13	1	-
Synallaxis maranonica	29	3	1.2252
Synallaxis moesta	97	11	1.3265
Synallaxis propinqua	116	13	1.0558
Synallaxis ruficapilla	376	42	1.1111
Synallaxis rutilans	167	19	1.3091
Synallaxis scutata	85	9	1.5186
Synallaxis spixi	405	45	1.1566
Synallaxis stictothorax	299	33	1.1299
Synallaxis subpudica	144	16	1.2344
Synallaxis tithys	38	4	1.6004
Synallaxis unirufa	541	60	1.1132
Synallaxis zimmeri	7	1	-
Syndactyla dimidiata	18	2	-
Syndactyla guttulata	73	8	1.1608
Syndactyla ruficollis	72	8	1.3363
Syndactyla rufosuperciliata	571	63	1.1
Syndactyla subalaris	936	104	0.9132
Thripadectes flammulatus	67	8	1.2977
Thripadectes holostictus	294	33	1.1711
Thripadectes ignobilis	126	14	1.0851
Thripadectes melanorhynchus	119	13	1.002
Thripadectes rufobrunneus	304	34	1.065
Thripadectes scrutator	18	2	1.4368
Thripadectes virgaticeps	274	30	1.3211
Thripophaga berlepschi	26	3	0.7685
Thripophaga fusciceps	93	10	0.7764
Upucerthia albigula	86	10	1.0844
Upucerthia andaecola	8	1	-
Upucerthia certhioides	0	0	-
Upucerthia dumetaria	563	62	1.0007
Upucerthia harterti	0	0	-
Upucerthia jelskii	275	31	1.1518
Upucerthia serrana	0	0	-
Upucerthia validirostris	28	3	0.9113
Xenerpestes minlosi	23	2	1.0233
Xenerpestes singularis	31	3	1.4512

2	Tabela S1 -	- continuação.
_		commuação.

Espécie	Pontos de treino	Pontos de teste	partialROC
Xenops milleri	17	2	1.6541
Xenops minutus	3698	411	1.0444
Xenops rutilans	1312	146	1.0985
Xenops tenuirostris	78	9	1.5188
Xiphocolaptes albicollis	181	20	1.1628
Xiphocolaptes falcirostris	5	1	-
Xiphocolaptes major	179	20	1.2989
Xiphocolaptes promeropirhynchus	1335	148	1.0874
Xiphorhynchus chunchotambo	9	1	-
Xiphorhynchus elegans	505	56	0.8999
Xiphorhynchus erythropygius	2485	276	0.9999
Xiphorhynchus eytoni	0	0	-
Xiphorhynchus flavigaster	3553	395	1.0009
Xiphorhynchus fuscus	225	25	1.2194
Xiphorhynchus guttatus	2074	230	1.1374
Xiphorhynchus lachrymosus	915	102	1.0588
Xiphorhynchus obsoletus	306	34	1.1117
Xiphorhynchus ocellatus	305	34	1.0833
Xiphorhynchus pardalotus	140	16	1.2998
Xiphorhynchus picus	119	13	0.9456
Xiphorhynchus spixii	85	9	1.4161
Xiphorhynchus susurrans	3357	373	1.0048
Xiphorhynchus triangularis	584	65	1.2003



.

		Área total (km²)			
	Presente	RCP 4.5 2050	RCP 4.5 2070	RCP 8.5 2050	RCP 8.5 2070
Máxima	558000	443000	447000	446900	430900
Média	69763	49932	48204	53656	46994
Mediana	28300	2450	3850	3150	2500
Mínima	400	0	0	0	0
		N	úmero de fragi	mentos	
	Presente	RCP 4.5 2050	RCP 4.5 2070	RCP 8.5 2050	RCP 8.5 2070
Máxima	58	47	43	49	45
Média	11.28	8.93	9.48	9.31	9.66
Mediana	8	6	7	6	6
Mínima	1	0	0	0	0
		Área d	lo maior fragn	nento (km²)	
	Presente	RCP 4.5 2050	RCP 4.5 2070	RCP 8.5 2050	RCP 8.5 2070
Máxima	523100	420300	393000	406500	393900
Média	43720	59936	57084	59890	53555
Mediana	16200	13950	17050	17400	18000
Mínima	200	0	0	0	0

2 Tabela S2. Estatística descritiva das métricas de paisagem para as espécies estudadas

2	Figura S1. N	Aodelo	s de nich	no mostrando a distribuição potencial das espécies no futuro
	em dois dife	rentes	cenarios c	de concentração e emissão de gases do efeito estura. A linha e
4	os pontos in	dicam	a hipóte	se de movimento e os pontos de ocorrência para a espécie
	respectivame	ente.		
6				
	Disponível	no	link:	https://www.dropbox.com/sh/uw74o1di7p7tg0p/AACrfZtX-
8	2CEv1 Awrh	e3nGE	ha?dl=0	T ST
0	2CLyIAwiii	CONCL		
10				
12				
14				
16				
10				
18				
20				
22				
24				
27				
•				
26				
28				
30				
32				



18 Figura S2. Mapa de riqueza de espécies de aves da família Furnariidae construído com a utilização dos modelos binários de nicho climático.

2 Referências

8

Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., ... &
Kleinebecker, T. (2015) Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology letters* 18(8), 834-843.

Alroy, J. (2015) Current extinction rates of reptiles and amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**(42), 13003-13008.

Barve, N. (2008) Tool for Partial-ROC ver 1.0. Biodiversity Institute, Lawrence, KS.

- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J. & Villalobos, F. (2011) The crucial role of the accessible area in
 ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819.
- Buisson, L., Thuiller, W., Lek, S., Lim, P. U. Y., & Grenouillet, G. (2008) Climate change hastens the turnover of stream fish assemblages. *Global Change Biology*, 14(10), 2232-2248.

Derryberry, E. P., Claramunt, S., Derryberry, G., Chesser, R. T., Cracraft, J., Aleixo, A.,
Pérez-Emán, J., Remsen Jr., J.V. & Brumfield, R. T. (2011) Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae). *Evolution*, 65(10), 2973-2986.

- Duan, R. Y., Kong, X. Q., Huang, M. Y., Varela, S. & Ji, X. (2016) The potential effects
 of climate change on amphibian distribution, range fragmentation and turnover in China. *PeerJ*, 4, e2185.
- 24 Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R.E., Greeney, H.F., Wagner, D.L., Morais, H.C., Diniz, I. R., Kursar, T.A.
 26 & Coley, P.D. (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448(7154), 696-699.

2 Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.

Falcucci, A., Maiorano, L., & Boitani, L. (2007) Changes in land-use/land-cover patterns

- 6 in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landscape ecology*, **22**(4), 617-631.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Peter, K.S. (2005) Global consequences of land use. *science*, **309**(5734), 570-574.
- Forero-Medina, G., Terborgh, J., Socolar, S. J., & Pimm, S. L. (2011) Elevational ranges of birds on a tropical montane gradient lag behind warming temperatures. *PloS one*, 6(12), e28535.
- Gomez, M. V., Beuchle, R., Shimabukuro, Y., Grecchi, R., Simonetti, D., Eva, H. D., &
 Achard, F. (2015). A long-term perspective on deforestation rates in the Brazilian Amazon. *The International Archives of Photogrammetry, Remote Sensing and*Spatial Information Sciences, 40(7), 539.

Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... &

- 18 Townshend, J. R. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, **1**(2), e1500052.
- Heller, N.E. & Zavaleta, E.S. (2009) Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. *Biological Conservation*, 142, 14–
 32.

Hijmans, R. J., & van Etten, J. (2014) raster: Geographic data analysis and modeling. *R package version*, 2, 15.

Hijmans, R. J., Williams, E., & Vennes, C. (2014) Geosphere: spherical trigonometry. *R package version 1.3-11*.

Hoberg, E. P., & Brooks, D. R. (2015) Evolution in action: climate change, biodiversity dynamics and emerging infectious disease. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, **370**(1665), 20130553.

IPCC (2014) Fifth Assessment Report. Cambridge: Cambridge University Press.

6 Lawton, J.L. (2000) Concluding remarks: a review of some open questions. *Ecological consequences of heterogeneity*, pp. 401–424. Cambridge University Press,
 8 Cambridge.

Lima-Ribeiro, M. S., Moreno, A. K. M., Terribile, L. C., Caten, C. T., Loyola, R.,

- Rangel, T. F., & Diniz-Filho, J. A. F. (2017) Fossil record improves biodiversity risk assessment under future climate change scenarios. *Diversity and Distributions*, 23(8), 922-933.
- Maestri, R., & Patterson, B. D. (2016) Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PloS one*, **11**(3), e0151895.
- Mainali, K. P., Warren, D. L., Dhileepan, K., McConnachie, A., Strathie, L., Hassan, G.,
 Karki, D., Shrestha, B.B. & Parmesan, C. (2015) Projecting future expansion of invasive species: comparing and improving methodologies for species distribution
 modeling. *Global change biology*, 21(12), 4464-4480.
- Melo, A. S., Rangel, T. F. L., & Diniz-Filho, J. A. F. (2009) Environmental drivers of
 beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32(2), 226-236.

Mendoza-González, G., Martínez, M. L., Rojas-Soto, O. R., Vázquez, G., & Gallego-Fernández, J. B. (2013) Ecological niche modeling of coastal dune plants and future
 potential distribution in response to climate change and sea level rise. *Global Change*

- *Biology*, **19**(8), 2524-2535.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global ecology and biogeography*, 12(5), 361-371.

- Peterson, A. T., & Soberón, J. (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação*, **10**(2), 102-107.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., Raven, P.H., Roberts, C.M. & Sexton, J. O. (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 1246752.
- R Development Core Team (2014) R: a language and environment for statistical
 computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: http:// www.R-project.org.
- 10 Raftery, A. E., Zimmer, A., Frierson, D. M., Startz, R., & Liu, P. (2017). Less than 2°C warming by 2100 unlikely. *Nature Climate Change*, 7(9), 637.
- Ribeiro, V., Werneck, F. P., & Machado, R. B. (2016) Distribution dynamics of South American savanna birds in response to Quaternary climate change. *Austral Ecology*, 41(7), 768-777.
- Soberón, J., & Nakamura, M. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods,
 and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19644-19650.
- Stocker, T. (2014) Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate
 Change. *Cambridge University Press*.
- Stralberg, D., Matsuoka, S. M., Hamann, A., Bayne, E. M., Sólymos, P., Schmiegelow, F.
 K. A., Wang, X., Cumming, S.G. & Song, S. J. (2015) Projecting boreal bird responses to climate change: the signal exceeds the noise. *Ecological Applications*, 25(1), 52-69.

Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**(12), 2020-2027.

2 Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, **348**(6234), 571-573.

4	Vale, C. G., Tarroso, P., & Brito, J. C. (2014). Predicting species distribution at range
	margins: testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in
6	the Sahara–Sahel transition zone. <i>Diversity and Distributions</i> , 20 (1), 20-33.
	Velásquez-Tibatá, J., Salaman, P., & Graham, C. H. (2013) Effects of climate change on
8	species distribution, community structure, and conservation of birds in protected
	areas in Colombia. Regional Environmental Change, 13(2), 235-248.
10	Wauchope, H. S., Shaw, J. D., Varpe, Ø., Lappo, E. G., Boertmann, D., Lanctot, R. B., &
	Fuller, R. A. (2017) Rapid climate-driven loss of breeding habitat for Arctic
12	migratory birds. <i>Global change biology</i> , 23 (3), 1085-1094.
	Werneck, F. P., Nogueira, C., Colli, G. R., Sites, J. W., & Costa, G. C. (2012) Climatic
14	stability in the Provision Compdet implications for biogeographical connections of

 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**(9), 1695-1706.

2 Considerações finais

4	A presente tese avaliou os fatores que influenciam a distribuição das espécies de
	aves da família Furnariidae, amplamente distribuída na região Neotropical, com forte
6	predominância em áreas de alta cobertura florestal. O Red List Index mostrou uma
	tendência temporal de degradação do status de conservação das espécies dessa família.
8	Adicionalmente vimos uma tendência de forte perda de áreas de remanescente no Brasil
	nos últimos 10 anos, país que guarda maior parte da distribuição das espécies dessa
10	família. Tais resultados mostram que as crescentes perdas de ambientes naturais podem
	dar sequencia a degradação dos status de conservação, surgindo cada vez mais
12	frequentemente espécies da família em status avançado de ameaça.

Diversos fatores moldaram a distribuição das espécies de aves dessa família, entre 14 eles fatores históricos, como observado para o gênero *Geositta*, e ecológicos. No segundo caso, o clima exerceu importância fundamental, onde a amplitude de ocupação climática 16 das espécies está relacionada à variação da temperatura, sendo que menores amplitudes de nicho ocorrem em ambientes sazonalmente menos variáveis. Adicionalmente algumas 18 espécies da família mostraram menor sobreposição de nicho quão mais próxima filogeneticamente, indicando que as espécies tendem a se evitar, refletindo nas altas taxas 20 de diversificação da família. A reconstrução de nichos climáticos revelou que nichos mais estreitos são mais recentes na filogenia e emergem de nichos mais amplos na história do 22 grupo, tais resultados apontam para uma diversificação do grupo em detrimento do conservatismo de nicho ancestral. Tais resultados apontam para maior adaptabilidade 24 climática das espécies de Furnariidae, no entanto a velocidade com que o clima vem

- 24 chinatica das espècies de Fulhandae, no entanto a velocidade com que o china veni sendo alterado pode dar tempo suficiente para essa adaptação.
 26 As mudanças previstas no clima para os anos de 2050 e 2070 até 2100 tendem a
- causar grande impacto na distribuição predita por modelos correlativos das espécies de
 aves da família Furnariidae, apontando para a perda total de área adequada para até 40%
 das espécies analisadas. As espécies que mantem áreas de adequabilidade no futuro
 mostram redução dessa área em todos os anos e cenários climáticos analisados, seguido
 pela perda de número de fragmentos adequados e perda de área do maior fragmento.
- 32 Como resultado dos impactos individuais do clima nas espécies são esperados elevados valores de substituição de espécies tanto na região oeste da Amazônia e Andes quanto no

2 sudeste, apontando para grande instabilidade na composição dessas comunidades. Tanto as mudanças de centroide das espécies haja vista as mudanças climáticas, quanto os
4 valores de substituição relativamente baixos na Amazônia e no nordeste do Brasil apontam para áreas de grande interesse para a conservação das espécies desse grupo.

6 Por fim o trabalho mostrou que o clima moldou e tende a continuar a moldar a distribuição e persistência das espécies dessa família. As condições climáticas atuam adicionalmente à perda de habitat para a degradação da conservação dessas espécies, indicando inclusive potenciais perdas para o futuro. As condições climáticas que anteriormente mais estáveis proporcionaram nichos cada vez mais restritos podem mudar bruscamente para o futuro, colocando em risco a persistência dessas espécies. Estratégias 12 de mitigação desses impactos que aliem diminuição da perda de habitat bem como

atuação mais em longo prazo devem incluir a criação de áreas de preservação nas áreas

14 apontadas como de maior sobreposição de espécies no futuro e menores valores relativos de substituição. Mais trabalhos que busquem entender como os impactos do aumento do

uso da terra associados às mudanças no clima afetam a biodiversidade são importantes, mas considerada a urgência desse tópico face às rápidas mudanças no clima, cenários
climáticos devem ser imediatamente utilizados na delimitação de unidades de conservação.

20

22