

Rafael Migotto

**Filogenia de Accipitridae
(Aves: Accipitriformes) com base em
caracteres osteológicos**

**Phylogeny of Accipitridae
(Aves: Accipitriformes) based on
osteological characters**

São Paulo
2013

Rafael Migotto

**Filogenia de Accipitridae
(Aves: Accipitriformes) com base em
caracteres osteológicos**

**Phylogeny of Accipitridae
(Aves: Accipitriformes) based on
osteological characters**

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de
São Paulo, para a obtenção de
Título de Doutor em Ciências, na
Área de Zoologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a.
Elizabeth Höfling

**São Paulo
2013**

Ficha Catalográfica

Migotto, Rafael

Filogenia de Accipitridae (Aves: Accipitriformes)
com base em caracteres osteológicos

304 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de
Zoologia.

1. Accipitridae 2. Osteologia 3. Filogenia

I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof^a. Dr^a. Elizabeth Höfling

Orientadora

Resumo

A família Accipitridae compreende 67 gêneros e 256 espécies globalmente distribuídas e, representada por águias, gaviões e abutres do Velho Mundo, figura como uma das linhagens mais representativas de aves não-passeriformes atuais. O relacionamento filogenético entre os gêneros de Accipitridae consiste no assunto mais debatido em trabalhos dedicados à sistemática da família, com inúmeros esforços voltados ao reconhecimento de subgrupos que, em sua maioria, foram fundamentados em similaridade global entre os táxons. Apesar de haver diversos estudos sobre anatomia comparada do grupo, estudos morfológicos com base em metodologias cladistas estão restritos a uma única investigação, que resultou em uma compreensão limitada sobre a filogenia do grupo. Em contrapartida, na última década surgiram inúmeras hipóteses com base em dados moleculares, que trataram diversos níveis taxonômicos da família. Alguns destes estudos demonstraram que a grande maioria dos agrupamentos tradicionais não corresponde a grupos monofiléticos e propuseram um novo arranjo intrafamiliar para o grupo. Neste contexto, o presente estudo propõe uma hipótese filogenética para os Accipitridae, com base no estudo do esqueleto craniano e pós-craniano, utilizando-se de uma ampla representatividade taxonômica do grupo. Para tal, foram examinados 433 espécimes, pertencentes a coleções brasileiras e norte-americanas, os quais representaram 113 espécies e 59 gêneros de accipitrídeos, além de quatro táxons utilizados como grupos externos, pertencentes à ordem Accipitriformes. A partir do estudo comparado deste material, foram codificados 161 caracteres osteológicos, dos quais 116 são binários e 45 multiestados não-ordenados, atribuídos a 117 táxons terminais. A matriz de caracteres foi submetida às análises de parcimônia, o que resultou em 36 árvores igualmente parcimoniosas. A topologia de consenso estrito mostrou-se bem resolvida e consideravelmente congruente às hipóteses filogenéticas prévias sobre Accipitridae, com base em dados moleculares, uma vez que 11 das 14 subfamílias propostas naqueles estudos foram aqui recuperadas e apresentaram suporte significativo. Assim, com base na topologia obtida, bem como no conhecimento acumulado sobre a filogenia do grupo, foi proposto um rearranjo taxonômico para a família Accipitridae, composto por 10 subfamílias, duas das quais incluem três tribos cada: Gypaetinae (Gypaetini, Polyboroidini e Pernini), Macheiramphinae, Aegyptiinae, Circaetinae, Elaninae, Harpiinae, Aquilinae, Haliaeetinae, Milvinae e Buteoninae (Buteonini, Circini e Accipitrini). Adicionalmente, foram feitas recomendações para a atualização da nomenclatura de alguns gêneros e espécies de Accipitridae.

Abstract

The family Accipitridae comprises 67 genera and 256 species with a global distribution and, represented by hawks, eagles and Old World vultures, it figures as one of the largest lineages of non-passerine modern birds. Phylogenetic relationships among accipitrid genera have been a contentious issue in studies on the family systematics, with many efforts aimed at the recognition of subgroups, most of which have been founded on overall similarity between taxa. Although there have been several studies on the comparative anatomy of the group, morphological studies based on cladistic methods are restricted to a single investigation which provided only limited insights into the phylogeny of the group. In contrast, in the last decade, several hypotheses based on molecular data have been put forward that treat with various taxonomic levels the family. Some of these studies demonstrated that many of the traditional assemblages do not correspond to monophyletic groups, and they have proposed novel intrafamilial arrangements for the family. In this context, the present study presents a phylogenetic hypothesis for the Accipitridae based on a study of the cranial and post-cranial skeletal material from a large taxonomic representation of the group. Some 433 specimens were consulted, from Brazilian and North-American collections, and representing 113 species and 59 accipitrid genera, with an additional four used as outgroup taxa belonging to the order Accipitriformes. From the comparative study of the material, 161 osteological characters were coded, of which 116 were binary and 45 non-ordered multistate and attributed to 117 terminal taxa. The data matrix was submitted to parsimony analysis resulting in 36 equally most parsimonious trees. The strict consensus topology was well-resolved and largely congruent with the phylogenetic hypotheses for Accipitridae based on molecular data, with 11 of the 14 subfamilies proposed by those studies recovered in the present study, all with significant support. Based on the topology obtained, and known phylogenies of the group, a taxonomic rearrangement for the family Accipitridae was proposed comprising 10 subfamilies, two of which each include three tribes: Gypaetinae (Gypaetini, Polyboroidini and Pernini), Macheiramphinae, Aegyptiinae, Circaetinae, Elaninae, Harpiinae, Aquilinae, Haliaeetinae, Milvinae and Buteoninae (Buteonini, Circini and Accipitrini). Additional recommendations were made for updating the nomenclature of some genera and species in the Accipitridae.

Introdução

1. As aves Accipitriformes

Nos tempos mais remotos da sistemática zoológica, os sistemas de classificação de Aves reuniam, em geral, as aves de rapina em um mesmo agrupamento, que incluía águias, gaviões, abutres e falcões, além de corujas e de outras aves que exibem comportamentos predatórios (Linnaeus, 1758; Huxley, 1867).

A partir da introdução de conceitos evolutivos em Sistemática, estudos posteriores passaram a questionar a relação de parentesco entre corujas e gaviões, o que levou ao reconhecimento de duas ordens distintas: Strigiformes e Falconiformes, respectivamente (Pycraft, 1902; Chandler, 1916; Wetmore, 1930).

As classificações mais tradicionais, e historicamente corroboradas, agrupam na ordem Falconiformes as famílias Cathartidae (urubus e condores), Pandionidae (águia-pescadora), Accipitridae (gaviões, águias e abutres do Velho Mundo), Sagittariidae (ave-secretária africana) e Falconidae (falcões e caracará) (Wetmore, 1960; Peters, 1931).

Alguns estudos começaram a questionar as relações de parentesco entre os componentes da ordem Falconiformes, sugerindo que a similaridade existente entre os representantes dessas famílias teria sido estabelecida por processos de convergência. Um exemplo clássico desta questão pode ser lembrado pelos estudos de Ligon (1967), König (1982) e Rea (1983), quando estes autores passaram a relacionar a família Cathartidae às cegonhas (Ciconiidae: Ciconiiformes), algo que por um longo tempo foi amplamente aceito na Ornitologia.

A partir da revolução metodológica ocorrida em toda Biologia Comparada, iniciada pela obra de Hennig (1950, 1966) e promovida por outros autores (*e.g.* Nelson & Platnick, 1981), os sistemas de classificação passaram a refletir as relações de parentesco e agrupamentos expressos em filogenias e, a partir daquele momento, tornaram-se hipóteses que poderiam ser testadas. Vale mencionar que o paradigma cladista foi introduzido e aceito relativamente tarde na Ornitologia (Cracraft, 1981, 1983).

Em se tratando da família Cathartidae, os trabalhos que inferiram seu relacionamento aos Ciconiiformes não contavam com metodologias cladistas, tampouco com uma amostragem taxonômica coerente com tal propósito. Estudos filogenéticos com base em caracteres morfológicos, que investigaram as relações das famílias de Aves, contrariaram esta

hipótese e reaproximaram os Cathartidae dos demais Falconiformes (Mayr & Clarke, 2003; Livezey & Zusi, 2007).

Mais recentemente, a partir do desenvolvimento de técnicas de extração e sequenciamento de DNA, iniciaram-se os estudos filogenéticos fundamentados por caracteres moleculares. Por contarem, em sua maioria, com amplas amostragens taxonômicas e bases de dados cada vez mais extensas, estes trabalhos acabaram por direcionar os estudos em sistemática de Aves para tal área do conhecimento. Com isso, hipóteses filogenéticas construídas com base em caracteres morfológicos tornaram-se cada vez mais escassas na literatura, ainda que tal conhecimento esteja distante de ter sido esgotado por completo (Livezey, 2011).

Neste contexto, outra família tradicionalmente inserida na ordem Falconiformes teve seu relacionamento questionado com os grupos tradicionalmente pertencentes a esta ordem. Os estudos moleculares de Ericson *et al.* (2006) e Hackett *et al.* (2008) relacionaram a família Falconidae a outros grupos de Aves, tais como Cariamidae (seriemas), Psittaciiformes e Passeriformes. Consensualmente, os dois trabalhos encontraram a monofilia de um outro grupo, o qual inclui as demais famílias de Falconiformes, composto por Cathartidae, Sagittariidae, Pandionidae e Accipitridae e que foi nomeado como ordem Accipitriformes.

Embora concordantes entre si, quanto ao posicionamento da família Falconidae, como um táxon não relacionado às famílias de Accipitriformes, os estudos moleculares de Ericson *et al.* (*op. cit.*) e Hackett *et al.* (*op. cit.*) mostraram-se incongruentes às filogenias fundamentadas por caracteres morfológicos (Mayr & Clarke, 2003; Livezey & Zusi, 2007), onde Falconidae encontra-se proximamente relacionado a tais famílias.

Desta forma, a monofilia da tradicional ordem Falconiformes ainda persiste como um desafio a ser melhor investigado por outros estudos o que, em uma escala mais ampla, poderia culminar no esclarecimento da evolução dos padrões morfológicos associados ao comportamento predatório em Aves.

2. Família Accipitridae

Gaviões, águias e abutres do Velho Mundo compõem a família Accipitridae, um grupo altamente diversificado de aves conhecidas por exibirem, em sua maioria, comportamentos predatórios ou necrófagos. As cerca de 256 espécies da família, alocadas em 67 gêneros, estão globalmente distribuídas e ocupam uma imensa variedade de habitats, que incluem desde

savanas, tundras até florestas tropicais (Gill & Donsker, 2013; Ferguson-Lees & Christie, 2001).

A monofilia da família Accipitridae é amplamente corroborada na literatura, já o relacionamento filogenético entre os seus gêneros constituiu-se na principal questão historicamente debatida em trabalhos dedicados a sistemática desse grupo.

Alguns autores dividiram os Accipitridae em subgrupos ou subfamílias com base em similaridades compartilhadas entre alguns táxons, tais como morfologia externa, morfometria, comportamento e dieta (Peters, 1931; Hellmayr & Conover, 1949; Friedmann, 1950; Brown & Amadon, 1968).

Um exemplo da subdivisão informal dos Accipitridae pode ser visualizado na obra de Thiollay (1994), que reúne fundamentos da literatura disponível à época. O autor declara que mesmo não refletindo uma filogenia, tais agrupamentos seriam "úteis" para ilustrar a diversidade e, talvez, algumas radiações que aconteceram na história evolutiva da família.

Ao se analisar as descrições destes agrupamentos, nota-se que são explicitamente norteadas por impressões de campo, inferências evolutivas generalizadas e pelo senso comum de autoridades no assunto (*e.g.* Brown & Amadon, 1968). Embora frequentemente utilizada, esse tipo de abordagem é extremamente indesejável, por não propiciar qualquer informação sobre as relações filogenéticas do grupo.

3. Sistemática da família Accipitridae

A história da sistemática da família Accipitridae mistura-se àquela mencionada para a ordem Accipitriformes e, desta maneira, também pode ser dividida em dois momentos históricos, que por sua vez refletem basicamente as mudanças nos paradigmas dos estudos em sistemática zoológica.

3.1. Estudos clássicos

No final do século XIX e início do XX alguns autores dedicaram-se a estudar os membros da família Accipitridae, fundamentados, naquele momento, por estudos de anatomia comparada, em sua maioria do esqueleto (Ridgway, 1875; Fürbringer, 1888; Pycraft, 1902; Sushkin, 1905; Shufeldt, 1909).

Estes trabalhos tinham como principal objetivo elaborar chaves de classificação, as quais pudessem dicotomizar as variações observadas e facilitar o reconhecimento de membros

de Accipitridae por um conjunto pré-determinado de atributos do esqueleto. Tais estudos, são relevantes sob o ponto de vista da anatomia de Accipitridae, pois além de constarem como as primeiras documentações sobre variações do esqueleto neste grupo, as descrições feitas por tais autores são, na maioria dos casos, extremamente detalhadas.

Em contexto semelhante, porém mais recente, surgiu a série de trabalhos sobre anatomia da ordem "Falconiformes" realizada por Jollie (1976, 1977a-c). Do ponto de vista da osteologia comparada, tais estudos definitivamente constituem a obra mais compreensiva sobre o assunto.

Por se tratar de uma obra relativamente extensa e detalhada, o trabalho de Jollie (*op. cit.*) figura como a principal referência sobre o assunto, citada ainda atualmente em inúmeros outros estudos, sobretudo aqueles que tratam de descrições de táxons fósseis de Accipitridae e outros "Falconiformes" (Mayr, 2009; Zhang *et al.*, 2010, 2012; Noriega *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2013).

No entanto, ao se analisar minuciosamente a obra de Jollie, pode-se constatar que o autor deixou de contemplar grande parte do esqueleto, uma vez que a maioria de suas descrições e ilustrações foram dedicadas ao crânio, fúrcula, coracoide, esterno e tarsometatarso. O autor teceu alguns comentários concisos sobre outros elementos, tais como coluna vertebral, costelas e sinsacro, assim como mencionou sucintamente outros (escápula, úmero, ulna, rádio, carpometacarpo, tibiotarso e falanges dos artelhos). Ao final de seu trabalho, o autor justificou a ausência de maiores descrições destes ossos por considerar que não exibiam variações " taxonomicamente importantes". No mesmo sentido, afirmou que o esqueleto não ofereceu evidências suficientes para o reconhecimento de agrupamentos dentro da família Accipitridae.

Aparentemente, algumas de tais declarações foram tomadas com amplo sentido por outros autores e utilizadas para justificar que as relações filogenéticas de Accipitridae seriam difíceis de serem resolvidas, ou mesmo acessadas, utilizando-se de atributos do esqueleto (Lerner & Mindell, 2005).

Entretanto, vale mencionar que os inúmeros caracteres descritos e ilustrados por Jollie (*op. cit.*) não foram analisados filogeneticamente naquela ocasião e, por tal razão, segundo a opinião de outros autores (Livezey & Zusi, 2007), suas inferências sobre as relações de parentesco entre os gêneros da família Accipitridae seriam de natureza estritamente fenética.

3.2. Estudos filogenéticos

O trabalho desenvolvido por Holdaway (1994) consiste na primeira abordagem cladista acerca das variações morfológicas do esqueleto dos membros da família Accipitridae. A partir do estudo comparado do esqueleto craniano e pós-craniano, o autor levantou uma grande quantidade de caracteres (273) para 39 gêneros (terminais) desta família e dois grupos externos.

Segundo o próprio autor, motivado por incertezas quanto a algumas de suas hipóteses de homologia, muitos de seus caracteres não foram incorporados à sua análise (85). Por esta razão, Holdaway (*op. cit.*) acabou nomeando seu estudo como uma "análise exploratória" e declarou que os problemas encontrados por ele, deveriam ser revistos.

Entretanto, a tarefa de se reavaliar os caracteres codificados por Holdaway (*op. cit.*) dificilmente poderia ser realizada por outros autores, uma vez que em seu trabalho, não constam descrições detalhadas ou ilustrações sobre suas observações.

A hipótese filogenética proposta por Holdaway (*op. cit.*) encontrou sete grupos monofiléticos dentro da família Accipitridae. Alguns de seus agrupamentos incluem uma grande variedade de gêneros que, mais tarde, se revelaram altamente incongruentes aos obtidos em estudos filogenéticos com base em outras fontes de dados (Lerner & Mindell, 2005; Griffiths *et al.*, 2007).

Nos últimos anos, o uso de dados moleculares tornou-se cada vez mais comum em sistemática, acompanhado pelo desenvolvimento de algoritmos computacionais, os quais incorporaram métodos probabilísticos às inferências filogenéticas, tais como, máxima verossimilhança e estatística bayesiana (Felsenstein, 1981, 2003; Hillis *et al.*, 1994; Hannala & Yang, 1996).

Para os accipitrídeos isso pode ser observado pelo crescimento exponencial do número de filogenias publicadas, as quais trataram diversos níveis taxonômicos da família (Haring *et al.*, 2001, 2007; Riesing *et al.*, 2003; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Wink & Sauer-Gürth, 2004; Helbig *et al.*, 2005; Lerner & Mindell, 2005; Amaral *et al.*, 2006, 2009; Griffiths *et al.*, 2007; Lerner *et al.*, 2008).

Muitos destes estudos, por contarem com amostragens taxonômicas bastante representativas e amplas bases de dados, puderam acessar o relacionamento de táxons nunca anteriormente analisados, o que culminou, de maneira geral, no questionamento acerca da monofilia de grupos em praticamente todos os níveis de inclusão da família Accipitridae.

Os estudos de Lerner & Mindell (2005) e Griffiths *et al.* (2007) investigaram as relações filogenéticas entre os gêneros de Accipitridae. Estes trabalhos foram pioneiros em concluir que as subdivisões ou subfamílias previamente propostas na literatura (Peters, 1931; Brown & Amadon, 1968; Thiollay, 1994), não apresentam corroboração filogenética, em sua maioria.

Lerner & Mindell (2005), utilizando-se de sequências de dois genes mitocondriais e um gene nuclear, totalizando 3.162 pares de bases, encontraram 14 linhagens dentro da família Accipitridae e propuseram o mesmo número de subfamílias, as quais são brevemente caracterizadas a seguir.

1. Elaninae: agrupa os gêneros *Elanus*, *Gampsonyx* e *Chelictinia* e consiste em uma das três linhagens dos tradicionais "kites". *Elanus* compreende quatro espécies, sendo duas distribuídas na região Australiana (*E. scriptus*, *E. axillaris*), uma na região Neotropical e parte da Neártica (*E. leucurus*) e outra nas regiões Etiópica e Oriental (*E. caerulens*). Os outros dois gêneros, *Gampsonyx* e *Chelictinia*, encontram-se respectivamente restritos às regiões Neotropical e Etiópica.

2. Polyboroidinae: subfamília representada pelo gênero *Polyboroides*, o qual compreende duas espécies distribuídas ao longo da região Etiópica, *P. typus* e *P. radiatus* (Madagascar). Exibem o membro posterior alongado e dotado de modificações nas articulações entre os segmentos, as quais estão funcionalmente associadas ao hábito de explorar cavidades de árvores em busca de alimento. Tradicionalmente, *Polyboroides* era agrupado junto ao gênero Neotropical *Geranospiza* (Buteoninae), por compartilharem similaridades quanto ao modo de obtenção de alimento e outros aspectos morfológicos gerais.

3. Gypaetinae: compreende os gêneros *Neophron*, *Gypaetus*, *Gypobierax* e *Eutriorchis*. Consiste em uma das linhagens dos "abutres do Velho Mundo", com exceção de *Eutriorchis*, historicamente relacionado às "águias-serpentes" (subfamília Circaetinae). Figuram como os abutres de menor porte da família Accipitridae e encontram-se distribuídos ao longo das regiões Oriental, Paleártica (parte) e Etiópica, com *Eutriorchis* ocorrendo exclusivamente em Madagascar.

4. Perninae: inclui a segunda linhagem dos tradicionais "kites", formada pelos gêneros *Pernis*, *Aviceda*, *Leptodon*, *Chondrohierax*, *Elanoides* e *Henicopernis*, historicamente agrupados por compartilharem a ausência do osso superciliar (placa óssea associada ao osso lacrimal). Além destes táxons, os Perninae *sensu* Lerner & Mindell (2005) agrupam ainda outros gêneros tradicionalmente atribuídos às outras linhagens dos "kites", tais como *Hamirostra*, *Lophoictinia* (Milvinae) e *Macheiramphus* (Elaninae).

5. Aegyptiinae: consiste na segunda radiação dos "abutres do Velho Mundo", representada pelos gêneros monotípicos *Aegyptius*, *Necrosyrtes*, *Sarcogyps*, *Torgos* e *Trigonoceps*, além de *Gyps*, que engloba oito espécies. Encontram-se distribuídos ao longo das regiões Etiópica, Paleártica e Oriental e, em sua maioria, exibem massa corpórea extremamente volumosa (exceto *Necrosyrtes*), podendo atingir, em alguns casos, cerca de 12kg (*Aegyptius monachus*).

6. Circaetinae: engloba os gêneros *Circaetus*, *Terathopius*, *Spilornis* e *Pithecophaga*, de distribuição restrita ao Velho Mundo. Tradicionalmente, a subfamília Circaetinae não incluía *Pithecophaga*, sendo que os demais gêneros eram agrupados por compartilharem similaridades, tais como a dieta voltada a serpentes e outros répteis, e um padrão singular na escutelação do tarsometatarso. A inclusão de *Pithecophaga* neste grupo foi proposta pela primeira vez por Lerner & Mindell (2005).

7. Harpiinae: agrupa a maior parte das "águias-florestais" de grande porte, pertencentes aos gêneros monotípicos neotropicais *Harpia* e *Morphnus*, além de *Harpyopsis*, da região Australiana. Figuram como as maiores e mais possantes aves de rapina conhecidas atualmente. Por esta mesma razão, arranjos tradicionais incluíam neste grupo *Pithecophaga jefferyi*, outra ave extremamente robusta e de hábitos muito similares aos representantes de Harpiinae, mas foi relacionada aos gêneros de Circaetinae (Lerner & Mindell, 2005), como já mencionado.

8. Melieraxinae: subfamília representada por dois gêneros e quatro espécies de gaviões de pequeno a médio porte (*Micronisus gabar*, *Melierax canorus*, *Melierax poliopterus* e *Melierax metabates*). Encontram-se distribuídos ao longo de savanas e florestas da região Etiópica e historicamente foram relacionados aos gêneros *Accipiter* e *Circus*.

9. Accipitrinae: inclui o gênero mais representativo da família Accipitridae, *Accipiter*, com cerca de 50 espécies distribuídas globalmente, além de outros gêneros monotípicos historicamente relacionados, como *Urotriorchis*, da região Etiópica, e *Megatriorchis* e *Erythrotriorchis* da região Australiana. Consistem essencialmente em gaviões de médio porte, que habitam em sua maioria, áreas florestais e contam com a capacidade de executar manobras complexas em voo, o que lhes permite predarem outras aves.

10. Circinae: engloba 16 espécies pertencentes ao gênero *Circus*, distribuídas globalmente. Apresentam adaptações para atividade crepuscular ou noturna, tais como um disco facial proeminente, formado a partir de modificações estruturais de penas. Historicamente, *Circus* foi tratado como relacionado a *Accipiter* por alguns autores, mas também a *Polyboroides* (Polyboroidinae) e *Geranospiza* (Buteoninae) por outros;

11. Milvinae: contempla os gêneros do Velho Mundo *Milvus* e *Haliaeetus* e possivelmente o neotropical *Harpagus*, o qual não foi atribuído à nenhuma das subfamílias propostas por Lerner & Mindell (2005). A subfamília Milvinae representa uma parte da terceira linhagem dos "kites", sendo que *Milvus* e *Haliaeetus* foram, historicamente, agrupados por apresentarem a fusão das falanges proximais do artelho II, um caráter que, segundo Olson (1982), também pode ser observado em outros gêneros (*Ictinia*, *Busarellus* e *Haliaeetus*).

12. Haliaeetinae: subfamília representada por *Haliaeetus*, com 10 espécies distribuídas em praticamente todas as regiões zoogeográficas (exceto Neotropical). São as águias de grande porte, preferencialmente piscívoras, e formam um grupo bem corroborado na literatura por exibirem similaridades no padrão de plumagem, mas principalmente quanto ao comportamento associado ao tipo de dieta.

13. Buteoninae: grupo de distribuição global, mas com maior representatividade na região Neotropical. Inclui as 29 espécies do gênero *Buteo*, além de outros historicamente relacionados, conhecidos como "sub-buteoninos" (*Rapornis*, *Geranoaetus*, *Parabuteo*, *Buteogallus*, *Leucopternis*, *Pseudastur*, *Morphnarchus*, *Cryptoleucopteryx*, *Busarellus* e *Geranospiza*). Inclui ainda *Ictinia*, *Rostrhamus* e *Helicolestes*, tradicionalmente agrupados junto aos "kites" da subfamília Milvinae, cuja proximidade de relacionamento aos buteoninos foi proposta pela primeira vez por Lerner & Mindell (2005).

14. Aquilinae: engloba os gêneros *Aquila*, *Hieraaetus*, *Lophotriorchis*, *Clanga*, *Ictinaetus*, *Spizaetus*, *Nisaetus*, *Polemaetus*, *Stephanoaetus* e *Lophaetus*. Representa espécies de médio a grande porte, distribuídas globalmente, predadoras quase exclusivas de mamíferos e historicamente agrupadas por apresentarem similaridades de comportamento, dieta e aspectos morfológicos gerais, dentre os quais se destaca o tarsometarso coberto por penas. Tal característica teria dado a este grupo de águias o nome popular de "águias-de-bota" ("booted eagles").

A hipótese inferida por Lerner & Mindell (2005) figura como a melhor resolvida para a família Accipitridae até o presente, entretanto, a posição filogenética de 16 gêneros da família permaneceu incerta, uma vez que deixaram de ser incluídos no estudo desses autores.

Com uma amostragem de gêneros pouco mais representativa do que a utilizada por Lerner & Mindell (*op. cit.*), Griffiths *et al.* (2007) sequenciaram 2.872 pares de bases a partir de um gene nuclear (RAG-1).

A topologia encontrada por Griffiths *et al.* (*op. cit.*) mostrou-se congruente com a de Lerner & Mindell (*op. cit.*) em se tratando da monofilia de algumas das subfamílias. Entretanto, observa-se algumas discrepâncias entre os dois estudos, com relação à composição de gêneros de algumas das linhagens, a parafilia de algumas subfamílias (*e.g.* Buteoninae) e o

relacionamento entre elas, que, em muitos casos, se mostrou pouco resolvido por Griffiths *et al.* (*op. cit.*).

A partir do cenário filogenético proposto nos estudos moleculares que acessaram as relações entre os gêneros da família Accipitridae, principalmente o de Lerner & Mindell (2005), deu-se início a uma série de outros estudos que investigaram os níveis menos inclusivos da família, ou seja, as relações entre gêneros e espécies dentro de algumas subfamílias.

Neste sentido, os grupos mais amplamente estudados foram Aegypiinae (Johnson *et al.*, 2006; Arshad *et al.*, 2009), Aquilinae (Helbig *et al.*, 2005; Haring *et al.*, 2007), Buteoninae (Riesing *et al.*, 2003; Amaral *et al.*, 2006, 2009; Lerner *et al.*, 2008) e Perninae (Gamauf & Haring, 2005). Na maioria dos casos, estes estudos contaram com amplas amostragens de táxons e resultaram em filogenias bastante resolvidas. O acesso ao relacionamento entre os componentes de algumas subfamílias, proporcionou o reconhecimento de que alguns gêneros tradicionalmente reconhecidos não consistiam em táxons monofiléticos. Neste sentido, destacam-se os estudos feitos para as subfamílias Aquilinae e Buteoninae.

Em se tratando de Aquilinae, Helbig *et al.* (2005) demonstraram que os gêneros *Aquila* e *Hieraaetus* não seriam monofiléticos em sua composição tradicional e, portanto, deveriam sofrer rearranjos, como o intercâmbio de algumas espécies entre eles, ou ainda a transferência de outras espécies para outros gêneros. Haring *et al.* (2007) acessaram as relações entre as espécies de *Spizæetus* e inferiram a hipótese sobre a existência de duas principais linhagens de espécies dentro deste mesmo gênero, uma Neotropical (mantida como *Spizæetus*) e outra Oriental (nomeada como *Nisaetus*), além de uma terceira, representada pela espécie *Spizæetus africanus*, da região Etiópica, transferida ao gênero *Aquila* por estes autores.

Outro grupo que teve suas relações delineadas e sofreu grandes alterações taxonômicas foi a subfamília Buteoninae. Riesing *et al.* (2003) demonstraram que *Buteo* não seria monofilético. Além de outros questionamentos, evidenciaram o relacionamento de duas espécies (*B. albicaudatus* e *B. polyosoma*) ao gênero monotípico *Geranoaetus* (*G. melanoleucus*).

Amaral *et al.* (2006) foram os primeiros autores a questionar a monofilia dos gêneros *Buteogallus* e *Leucopternis*. Mais tarde em estudos que contaram com maior representatividade taxonômica de Buteoninae, Lerner *et al.* (2008) e Amaral *et al.* (2009) propuseram um novo arranjo taxonômico para os gaviões buteoninos.

Parte das 10 espécies tradicionalmente reconhecidas para *Leucopternis* foram separadas em outros gêneros, tais como *Pseudastur* (3 spp.), *Morphnarchus* e *Cryptoleucopteryx* (monotípicos) e outra parte foi transferida para o gênero pré-ocupado *Buteogallus* (2 spp.). Entre outras

alterações propostas, *Buteogallus* passou também a incorporar as duas espécies atribuídas a *Harpyhaliaetus* (*H. coronatus* e *H. solitarius*).

Além de esclarecer as relações filogenéticas em um nível taxonômico nunca antes explorado para a família Accipitridae, alguns destes estudos, como por exemplo o de Amaral *et al.*, (2009), lançaram mão de métodos de datação molecular e puderam inserir um componente temporal para a filogenia dos Buteoninae, algo que também nunca havia sido realizado anteriormente.

Avaliando o panorama geral dos estudos filogenéticos da família Accipitridae, nota-se que praticamente todo o conhecimento a este respeito foi produzido na última década e, fundamentado exclusivamente por caracteres moleculares. Estudos morfológicos mantêm-se, em sua imensa maioria, restritos àqueles realizados em tempos mais remotos e focados unicamente em similaridades e diferenças entre estruturas. Desta forma, não houve uma maior atenção à questão de como tais atributos evoluíram historicamente entre os componentes da família.

Neste contexto, a aplicação de um teste filogenético aos caracteres morfológicos presentes na literatura, acompanhada de um estudo comparado, o qual permita a inferência de novas hipóteses de homologia e que conte com uma ampla representatividade de táxons da família Accipitridae, torna-se algo imprescindível.

Ao mesmo tempo, o conhecimento acumulado sobre a filogenia do grupo nos últimos anos, estabeleceu um cenário inédito e bastante promissor a ser explorado por uma hipótese filogenética construída com base em caracteres morfológicos.

Os dados gerados a partir de um estudo como este, são passíveis de serem avaliados e/ou incorporados às hipóteses e caracteres moleculares do grupo. Poderão ainda esclarecer padrões de convergência arbitrariamente reconhecidos em estudos passados, bem como contribuirão, significativamente, para um posicionamento mais preciso de táxons fósseis.

Conclusões

1. A análise das variações morfológicas do esqueleto de representantes da família Accipitridae, resultou na concepção de novos caracteres e na padronização metodológica de parte das informações disponíveis na literatura, além de mostrar-se suficientemente informativa diante do objetivo proposto neste estudo.
2. A topologia da árvore obtida no presente estudo mostrou-se bem resolvida, revelando uma perspectiva positiva aos estudos morfológicos da família Accipitridae, contrapondo as limitações estabelecidas por outros autores sobre o uso de caracteres osteológicos no acesso às relações filogenéticas deste grupo.
3. Os 59 gêneros da família Accipitridae analisados distribuem-se em 10 linhagens principais, as quais podem ser reconhecidas como as seguintes subfamílias: Gypaetinae, Macheiramphine, Aegyptiinae, Circaetinae, Elaninae, Harpiinae, Aquilinae, Haliaeetinae, Milvinae e Buteoninae.
4. Parte das subfamílias propostas na literatura sofreram rearranjos na composição de seus gêneros ou não tiveram sua monofilia recuperada no presente estudo, sendo elas: Circaetinae, Buteoninae e Accipitrinae.
5. Dentro de duas subfamílias, foram reconhecidos componentes mais inclusivos e/ou corroborados historicamente, os quais foram taxonomicamente tratados como tribos: Gypaetinae (Gypaetini, Polyboroidini e Pernini) e Buteoninae (Buteonini, Circini e Accipitrini).
6. Foram acessadas as relações filogenéticas de cinco gêneros monotípicos, os quais se mostraram próximos a outros componentes pertencentes aos seguintes agrupamentos: *Henicopernis* (Gypaetinae: Pernini), *Helicolestes* (Milvinae), *Morphnarchus* (Buteoninae: Buteonini), *Urotriorchis* e *Megatriorchis* (Buteoninae: Accipitrini).

Referências Bibliográficas

- Amadon, D. 1949. Notes on *Harpyhaliaetus*. *Auk*, v. 66, p. 53-56.
- Amadon, D. 1964. Taxonomic notes on birds of prey. *American Museum Novitates*, n. 2166 p. 1-24.
- Amadon, D. 1961. Relationships of the falconiform genus *Harpagus*. *Condor*, v. 63, p. 178-179.
- Amadon, D. 1961. Remarks on the genus *Buteogallus*. *Novedades Colombianas*, v. 1, n. 6 p. 358-360.
- Amadon, D. 1982. A revision of the sub-buteoninae hawks (Accipitridae, Aves). *American Museum Novitates*, n. 2741, p.1-20.
- Amaral, F. S. R.; Miller, M. J.; Silveira, L. F.; Bermingham, E.; Wantjal, A. 2006. Polyphyly of the hawk genera *Leucopternis* and *Buteogallus* (Aves, Accipitridae): multiple habitat shifts during the Neotropical buteonine diversification. *BMC Evolutionary Biology*, v. 6, n. 10, p. 1-10.
- Amaral, F. R.; Sheldon, F. H.; Gamauf, A.; Haring, E.; Riesing, M.; Silveira, L. F.; Wajntal, A. 2009. Patterns and processes of diversification in a widespread and ecologically diverse avian group, the buteonine hawks (Aves, Accipitridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 53 n. 3 p. 703-15.
- Arshad, M.; Gonzalez, J.; El-Sayed, A. A.; Osborne, T.; Aziz, A.; Wink, M. 2009. Phylogeny and phylogeography of critically endangered *Gyps* species based on nuclear and mitochondrial markers. *Journal of Ornithology*, v. 150, p. 419-430.
- Banks, R. C.; Chesser, R. T.; Cicero, C.; Dunn, J. L.; Kratter, A. W.; Lovette, I. J.; Rasmussen, P. C.; Remsen-Jr, J. V.; Rising, J. D.; Stotz, D. F.; Winker, K. 2008. Forty-ninth Supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *Auk*, v. 125, n. 3 p. 758-768.
- Baumel, J. J.; Witmer, L. 1993. Osteology. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J.E.; Evans, H. E.; Vander Berge, J. C. (eds.) *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2. ed. Cambridge, Publications of Nuttall Ornithologists Club, p. 45-132.
- Brito, G. R. R. 2008. *Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos*. São Paulo, 319 p. Tese (Doutorado), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Brown, L. H.; Amadon, D. 1968. *Eagles, hawks and falcons of the world*. New York, McGraw-Hill, 945 p.
- Bunce, M.; Szulkin, M.; Lerner, H.R.L.; Barnes, I.; Shapiro, B.; Cooper, A.; Holdaway, R.N. 2005. Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealand's extinct giant eagle. *PLoS Biology*, v. 3, n.1, p. 44-46.
- Burton, P. J. K. 1978. The intertarsal joint of the harrier-hawks *Polyboroides* spp. and the crane-hawk *Geranospiza caerulescens*. *Ibis*, v. 120, n. 2, p. 171-177.

- Chandler, A. C. 1916. A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance. *University of California Publications in Zoology*, n. 13, p. 243-446.
- Clark, W. S. 2007. Taxonomic status and distribution of Mangrove Black Hawk *Buteogallus (anthracinus) subtilis*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 127, n. 2, p. 110-117.
- Coddington, J.; Scharff, N. 1994. Problems with zero-length branches. *Cladistics*, v. 10, p. 415-423.
- Cooper, J. E. 1980. Additional observations on the intertarsal joint of the African harrier-hawk *Polyboroides typus*. *Ibis*, v. 122, n. 1, p. 94-98.
- Cracraft, J. 1968. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. *American Midland Naturalist*, v. 80, n. 2, p. 316-359.
- Cracraft, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (class Aves). *Auk*, v. 98, n. 4, p. 681-714.
- Cracraft, J. 1983. What systematic method will Ornithology adopt? - A reply to Olson (1982). *Auk*, v. 100, p. 233-236.
- de Pinna M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, v. 7, p. 367-394.
- Dickinson, E. C. 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*, 3rd edition. Christopher Helm London.
- Ericson, P. G.; Anderson, C. L.; Briton, T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Kallersjo, M.; Ohlson, J.; Parsons, T. J.; Zuccon, D.; Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, v. 2, p. 543-547.
- Farris J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N. I.; Funk, V. A. (eds.) *Advances in Cladistics 2. Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society*. p. 7-36. New York, Columbia University Press.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, v. 17, p. 368- 376.
- Felsenstein, J. 2003. *Inferring phylogenies*. 2ed. Sinauer Associates, 664 p.
- Ferguson-Lees, J.; Christie, D. A. 2001. *Raptors of the world*. Boston, Houghton Mifflin Company, 992 p.
- Friedmann, H., 1950. The birds of North and Middle America. *Bulletin of the United States National Museum*, n. 50.
- Fürbringer, M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie and Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stutz und Bewegungsorgane. Amsterdam, T.j. van Holkema, v. 15.

- Gamauf, A.; Haring, E. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of Honey-buzzards (genera *Pernis* and *Henicopernis*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, v. 42, p. 145-153.
- Gamauf, A.; Gjershaug, J.; Røv, N.; Kvaløy, K.; Haring, E. 2005. Species or subspecies? The dilemma of taxonomic ranking of some South-East Asian hawk-eagles (genus *Spizaetus*). *Bird Conservation International*, v. 15, p. 99-117.
- Gill, F.; Donsker, D. (eds.). 2013. International Ornithological Committee, IOC - World Bird List, v. 3.3. Disponível em <http://www.worldbirdnames.org/> (último acesso em 01.05.2013).
- Gjershaug, J. O.; Diserud, O. H.; Rasmussen, P. C.; Warakagoda, D. 2008. An overlooked threatened species of eagle: Legge's Hawk Eagle *Nisaetus kelaarti* (Aves: Accipitriformes). *Zootaxa*, n. 1792, p. 54-66.
- Gjershaug, J. O.; Lerner, H.R.L.; Diserud, O. H. 2009. Taxonomy and distribution of the Pygmy Eagle *Aquila (Hieraetus) weiskei* (Accipitriformes: Accipitridae). *Zootaxa*, n. 2326, p. 24-38.
- Goloboff, P. A. 1999. Analysing large data sets in reasonable time: solutions for composite optima. *Cladistics*, v. 15, p. 415-428.
- Goloboff, P. A. 2001. Techniques for analysing large data sets. In: DeSalle, R., Giribet, G. & Wheeler, A. (eds.), *Molecular systematics and evolution: theory and practice*. Birkhäuser Verlag, Basel, p. 70-79.
- Goloboff, P. A.; Farris, J.S.; Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, v. 24 p. 774-786.
- Gregory, S. M. S.; Dickinson, E. C. 2012. *Clanga* has priority over *Aquiloides* (or how to drop a clanger). *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 132, n. 2, p. 135.
- Griffiths, C. S.; Barrowclough, G. F.; Groth, J. G.; Mertz, L. A. 2007. Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. *Journal of Avian Biology*, v. 38, n. 5, p. 587-602.
- Gurney, J. H. 1881. Notes on some hawks of the subgenera *Cooperastur* and *Urospizias*. *Ibis*, v. 23, n. 2, p. 258-267.
- Hackett, S. J.; Kimball, R. T.; Reddy, S.; Bowie, R. C. K.; Braun, E. L.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; Cox, W. A.; Han, K.; Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Marks, B. D.; Miglia, K. J.; Moore, W. S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D.W.; Witt, C. C.; Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, n. 320, p. 1763-1768.
- Haring, E.; Kruckenhauser, L.; Gamauf, A.; Riesing, M. J.; Pinsker, W. 2001. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Buteo buteo* (Aves: Accipitridae) indicates an early split in the phylogeny of raptors. *Molecular Biology and Evolution*, v. 18, n. 10, p. 1892-1904.

- Haring, E.; Kvaløy, K.; Gjershaug, J.; Røv, N.; Gamauf, A. 2007. Convergent evolution and paraphyly of the hawk-eagles of the genus *Spizæetus* (Aves, Accipitridae) - phylogenetic analyses based on mitochondrial markers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, v. 45 n. 4, p. 353-365.
- Helbig, A. J.; Kocum, A.; Seibold, I.; Braun, M. J. 2005. A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 35, p. 147-164.
- Hellmayr, C. E.; Conover, B. 1949. *Catalogue of birds of the Americas* part 1. Chicago, Field Museum of Natural History, v. 13, n. 4, 359 p.
- Hennig, W. 1950. *Grünzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutsche Zentralverlag, 370 p.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press, 263 p.
- Hillis, D. M.; Huelsenbeck, J. P.; Swofford, D. L. 1994. Hobgoblin of phylogenetics? *Nature*, v. 369, p. 363-364.
- Holdaway, R. N. 1994. An exploratory phylogenetic analysis of the genera of the Accipitridae, with notes on the biogeography of the family. In: Meyburg, B. U.; Chancellor, R. D. (eds.). Berlin, *Proceedings of the IV World Conference on birds of prey and owls*, p. 601-649.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emeryville shell-mound. *University of California Publications in Zoology*, v. 32, p. 301-394.
- Huxley, T. H. 1867. On the classification of birds: and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proceedings of Zoological Society of London*, p. 415-472.
- Johnson, J. A.; Lerner, H. R. L.; Rasmussen P. C.; Mindell, D.P. 2006. Systematics within *Gyps* vultures: a clade at risk. *BMC Evolutionary Biology*, v. 6 n. 65, p. 1-12.
- Jollie, M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part I. *Evolutionary Theory*, v. 1, p. 285-298.
- Jollie, M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part II. *Evolutionary Theory*, v. 2, n. 4 p. 115-208.
- Jollie, M. 1977b A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part III. *Evolutionary Theory*, v. 2, n. 5 p. 209-300.
- Jollie, M. 1977c A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part IV. *Evolutionary Theory*, v. 3, n. 1 p. 1-140.
- Jones, W.; Rinderknecht, A.; Migotto, R.; Blanco, R. E. 2013. Body mass estimations and paleobiological inferences on a new species of large caracara (Aves: Falconidae) from the Late Pleistocene of Uruguay. *Journal of Paleontology*, v. 87, n. 1, p. 151-158.
- König, V. C. 1982. Zur systematischen Stellung der Neuweltgeier (Cathartidae). *Journal für Ornithologie*, v. 123, p. 259-267.

- Kruckenhauser, L.; Haring, E.; Pinsker, W.; Riesing, M. J.; Winkler, H.; Wink, M.; Gamauf, A. 2004. Genetic vs. morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae). *Zoologica Scripta*, v. 33, n. 3, p. 197-211.
- Ligon, J. D. 1967. Relationships of the cathartid vultures. *Occasional papers of the Museum of Zoology of the University of Michigan*, n. 651, p. 1-26.
- Lerner, H. R. L.; Mindell, D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 37, p. 327-346.
- Lerner, H. R. L.; Klaver, M. C.; Mindell, D. P. 2008. Molecular phylogenetics of the buteonine birds of prey (Accipitridae). *Auk*, v. 304, n. 2, p. 304-315.
- Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. *Regnum animale*. Stockholm, Laurentii Salvii v. 1, ed. 10, p. 81-86.
- Livezey, B. C. 2011. Progress and obstacles in the phylogenetics of modern birds (chapter 4). p. 117 - 145. In: Dyke, G.; Kaiser, G. (eds.). Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. John Wiley & Sons, 440 p.
- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: I. Methods and characters. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*, v. 37, p. 1-544.
- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 149, n. 1, p. 1-95.
- Maddison, W. P.; Maddison, D.R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>.
- Mayr, G. 2009. A well-preserved skull of the “falconiform” bird *Masillarraptor* from the middle Eocene of Messel (Germany). *Palaeodiversity*, v. 2, p. 315-320.
- Mayr, G.; Clarke, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, v. 19, n. 6, p. 527-553.
- Migotto, R. 2008. *Inferência filogenética em gaviões buteoninos (Aves: Accipitridae), com base em caracteres osteológicos cranianos*. São Paulo, 99 p. Dissertação (Mestrado), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Miller, L. H. 1937. Skeletal studies of the tropical hawk *Harpagus*. *Condor*, v. 39, p. 219-221.
- Mlíkovský, J. 1999. Note on the osteology and taxonomic position of African Long-tailed Hawk *Urotriochis macrourus* (Aves: Accipitridae). *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 119, n. 1, p. 32-37.
- Nelson, G. J.; Platnick, N. I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press, 597 p.

- Nixon, K. C. 1999. The Parsimony Ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, v. 15, p. 177-182.
- Nixon, K. C. 2002. Winclada v.1.00.08. *Shareware* disponível em <http://www.cladistics.com>.
- Nixon, K. C.; Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, v. 9, p. 413-426.
- Noriega, J. I.; Areta, J. I.; Vizcaíno, S. F. Bargo, M. S. 2011. Phylogeny and taxonomy of the patagonian Miocene falcon *Thegornis musculosus* Ameghino, 1895 (Aves: Falconidae). *Journal of Paleontology*, v. 85, n. 6, p. 1089-1104.
- Olson, S. L. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae. *Bulletin of the British Ornithologists Club*, v. 102, n. 1, p. 8-12.
- Olson, S. L. 1987. Variation in the procoracoid foramen in the Accipitridae. *Rivista Italiana di Ornitologia*, v. 57, n. 3, p. 1-4.
- Olson, S. L. 1994. Cranial osteology of tawny and steppe eagles *Aquila rapax* and *A. nipalensis*. *Bulletin of the British Ornithologists Club*, v. 114, n. 4, p. 264-267.
- Olson, S. L. 2006. Reflections on the systematics of *Accipiter* and the genus for *Falco superciliosus* Linnaeus. *Bulletin of the British Ornithologists Club*, v. 126 n. 1, p. 69-70.
- Peters, J. L. 1931. *Check-list of birds of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Pycraft, W. P. 1902. Contributions to the osteology of birds. part V. Falconiformes. *Proceedings of Zoological Society of London*, n. 1902 p. 277-320.
- Rambaut, A. 2012. FigTree: Tree figure drawing tool v. 1.4.0. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Rannala, B.; Yang, Z. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, n. 43, p. 304-311.
- Rea, A. M. 1983. Cathartid affinities: a brief overview. In: Wilbur, S. R.; Jackson, J. A. *Vulture biology and management*. p. 26-53. Berkeley and Los Angeles, University of California Press.
- Remsen, J. V.; Cadena, C. D.; Jaramillo, A.; Nores, M.; Pacheco, J. F.; Pérez-Emán, J.; Robbins, M. B.; Stiles, F. G.; Stotz, D. F.; Zimmer, K. J. 2013. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union, (version 17 March 2013). <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> (acesso em 30.04.2013).
- Rich, P.V. 1980. "New World vultures" with Old World affinities?: a review of fossil and recent Gypaetinae of both the Old and the New World. *Contributions to Vertebrate Evolution*, v. 5, p. 1-115.
- Ridgway, R. 1875. Outlines of a natural arrangement of the Falconidae. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories*, n. 4 v. 2, p. 225-231.

- Riesing, M. J.; Kruckenhauser, L.; Gamauf, A.; Haring, E. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 27, p. 328-342.
- Shufeldt, R.W. 1891. Some comparative osteological notes on the North-American kites. *Ibis*, v. 6, n. 3, p. 228-232.
- Shufeldt, R.W. 1909. Osteology of birds. *New York State Museum Bulletin*, n. 130, 381 p.
- Sushkin, P. 1905. Zur Morphologie des Vögelskelets: vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (Accipitres) und die Classification. Teil I. Grundeinteilung der Accipitres. *Nouvelle Memoires Société Naturalist Moscou*, n. 16, p. 1-65.
- Thiollay, J. M. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). In: del Hoyo, J.; Elliot, A.; Sargatal, J. (eds.) *Handbook of the birds of the world*, v. 2. p. 42-51. Barcelona, Lynx Edicions.
- Wells, D. R.; Inskipp, T. 2012. A proposed new genus of booted eagles (tribe Aquilini). *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 132, n. 1, p. 70.
- Wetmore, A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. *Proceedings of United States National Museum*, v. 76, n. 24, p. 1-8.
- Wetmore, A. 1960. A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, v. 139, p. 1-37.
- Wetmore, A. 1965. The birds of Republic of Panama. Part I. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, v. 150, 483 p.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons, 349 p.
- Wink, M.; Sauer-Gürth, H. 2004. Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: Chancellor, R. D.; Meyburg, B. U. (eds.). *Raptors worldwide*. World working group on birds of prey and owls, Berlin, p. 483-498.
- Zhang, Z.; Zheng, X.; Zheng, G.; Hou, L. 2010. A new Old World vulture (Falconiformes: Accipitridae) from the Miocene of Gansu Province, northwest China. *Journal of Ornithology*, v. 151, p. 401-408.
- Zhang, Z.; Huang, Y.; James, H. F.; Hou, L. 2012. Two Old World vultures from the Middle Pleistocene of Northeastern China and their implications for interspecific competition and biogeography of Aegyptiinae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 32, n. 1, p. 117-124.
- Zhang, Z.; Feduccia, A.; James, H. F. 2012. A late Miocene accipitrid (Aves: Accipitriformes) from Nebraska and its implications for the divergence of Old World vultures. *PLoS ONE*, v. 7, n. 11 p. 1-8.