Renato Gaban-Lima

**"ANÁLISE FILOGENÉTICA DE PSITTACIFORMES
(AVES) COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS
SIRINGEAIS E OSTEOLÓGICOS"**

São Paulo

2007

Renato Gaban-Lima

**"ANÁLISE FILOGENÉTICA DE PSITTACIFORMES
(AVES) COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS
SIRINGEAIS E OSTEOLÓGICOS"**

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

Orientadora: Elizabeth Höfling

São Paulo

2007

Ficha Catalográfica

Gaban-Lima, Renato

**ANÁLISE FILOGENÉTICA DE
PSITTACIFORMES (AVES) COM BASE EM
CARACTERES MORFOLÓGICOS SIRINGEAIS E
OSTEOLÓGICOS**

203 páginas

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

1. Psittaciformes 2. Anatomia-
comparada 3. Sistemática-filogenética 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

Dedicatória

Dedico essa tese à Valquiria e aos meus pais, Luiz Antônio e Regina Célia, pelo carinho, suporte e companheirismo incondicional.

Agradecimentos

À Profa. Dra. Elizabeth pela orientação, amizade, paciência e apoio durante momentos difíceis superados nesses anos.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida e à CAPES-PROAP pelo auxílio para a impressão desta tese, bem como aos coordenadores do curso de Pós-graduação, área Zoologia do Instituto de Biociências - USP (Drs. Antonio Carlos Marques, Fábio Lang da Silveira e Pedro Gnaspini Netto).

Ao Museu Nacional do Rio de Janeiro - UFRJ (Dr. Marcos Raposo, Dr. Dante Teixeira e Jorge Nacinovic), ao Museu Paraense Emílio Goeldi (Dra. Maria Luiza Videira Marceliano e Dr. Alexandre Aleixo), ao Museu de História Natural de Taubaté (Dr. Herculano Alvarenga) e ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (Dr. Mario de Vivo e Dr. Miguel Trefaut Rodrigues) pelo empréstimo do material utilizado neste trabalho.

Aos criadores Colina dos Aragaris (Aureliano e Anita), Casa do Papagaio (Richard) e ao Sr. Luis Maluf pela doação de espécimes utilizados neste estudo que foram incorporados à Coleção de Aves do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo.

À pousada Salto Thaymassú (Proprietário Carlos Arroio) pelo suporte nos trabalhos de campo para coleta de parte dos espécimes.

Aos professores do IB-USP que contribuíram para minha formação como biólogo e ajudaram a sedimentar os conhecimentos ora aplicados (seja em disciplinas da Graduação ou da Pós-graduação, seja em monitorias de suas disciplinas ou mesmo em conversas informais), em especial às Dras. Anita Wajntal, Elizabeth Höfling, Cristina Yumi Myiaki, Mônica de Toledo Piza-Ragazzo, Renata Pardini, e aos Drs. Antonio Carlos Marques, Fábio Lang da Silveira, Fernando Portella de Luna Marques, Gabriel Henrique Marroig Zambonato, Hussam El Dine Zaher, José Rubens Pirani, Mário César Cardoso de Pinna, Miguel Trefaut Rodrigues, Pedro Gnaspini Netto, Renato de Mello-Silva e Sérgio Antonio Vanin.

A todos os pesquisadores, do passado e do presente, que ajudaram a formar o arcabouço conceitual e de informações prévias que possibilitaram a realização deste estudo.

Aos amigos e colegas com quem foram discutidos assuntos relevantes, cada qual em seu momento e da sua forma: Abel Conceição, Alberto Akama, Alec K. Zeinad, Alexandre C. Martensen, Alexandre R. Percequillo, Alexandre Uezu, Ana C. R. Braga, Ana L. da C. Prudente, Andrés C. Mendez,

Camila C. Ribas, Cristiano F. Lerche, Cristiano Moreira, Dante Pavan, Erika S. Tavares, Fabio G. Silveira, Felipe F. Curcio, Fernando M. d'Horta, Flávio C. T. de Lima, George M. T. Mattox, Giovanna G. Montingelli, Guilherme R. R. Brito, João R. L. Godoy, José Wellington, Marcio B. da Silva, Marcos Raposo, Marcos R. Hara, Maria Rosa Darrigo, Marianna B. de O. Dixo, Mateus B. Paciência, Mauro A. Marabesi, Rafael Migotto, Ricardo A. G. Fuentes, Rodrigo P. Ribeiro e Rogério V. Rossi.

Às Dras. Mônica de Toledo Piza-Ragazzo e Erika S. Tavares, e aos Drs. Marcos Raposo e Herculano Alvarenga pela leitura das versões preliminares desta tese, e pelos valiosos comentários efetuados.

Ao amigo George M. T. Mattox pelo auxílio com os *Abstracts*.

Aos técnicos Eduardo T. Mattos, Enio Mattos e Claudemir A. Lopes (Departamento de Zoologia IB-USP), Paulo César Balduino (IB-UNICAMP), Nilton Santa-Brigida e Dionisio Corrêa Pimentel Neto (Museu Paraense Emílio Goeldi), e Emerson Boaventura por terem dividido seus valiosos conhecimentos e por terem dado suporte (em alguns casos) na preparação do material aqui utilizado.

À querida Valquiria Baddini Tronolone por estar sempre ao meu lado.

Aos meus queridos pais, Luiz Antônio Poli Lima e Regina Célia Gaban Lima pelo suporte, amor, paciência, compreensão, incentivo, entusiasmo e respeito que nortearam minha educação.

ÍNDICE

RESUMO	01
ABSTRACT	02
APRESENTAÇÃO	03
Capítulo 1. INTRODUÇÃO	
I. Introdução	04
II. Objetivos	21
III. Justificativa	21
Tabela 1	22
Tabela 2	23
IV. Referências Bibliográficas	25
Capítulo 2. ANATOMIA COMPARADA DA SIRINGE DE REPRESENTANTES DA ORDEM PSITTACIFORMES (AVES), COM MAIOR ENFOQUE NA TRIBO ARINI	
Resumo / <i>Abstract</i>	30
I. Introdução	31
II. Objetivo	32
III. Material e Métodos	33
IV. Resultados	34
1. Descrição geral	34
2. Principais variações detectadas	35
2.a. Elementos esqueléticos	36
2.b. Musculatura	42
2.c. Inervação	43
V. Discussão	44
Figuras 1 a 7	48
VII. Referências Bibliográficas	54
Capítulo 3. ANÁLISE FILOGENÉTICA DE PSITTACIFORMES (AVES) COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS SIRINGEIS E OSTEOLÓGICOS	
Resumo	56
<i>Abstract</i>	57
I. Introdução	58
1. Grupo de estudo	58
2. Hipóteses filogenéticas prévias	59
II. Objetivos	64

Tabela 1	65
III. Material e Métodos	66
IV. Resultados Discutidos	72
1. Caracteres	72
2. Análises filogenéticas	105
V. Discussão Geral	116
Tabela 2	124
Tabela 3	132
Tabela 4	135
Tabela 5	139
Figuras 1 a 6	143
VI. Referências Bibliográficas	149
Capítulo 4. CONCLUSÕES	154
Anexo I. Relação de espécimes	157
Anexo II. Espécimes ilustrados	163

RESUMO

Este estudo propõe hipóteses das relações filogenéticas entre representantes da ordem Psittaciformes, com base em caracteres morfológicos (osteológicos, principalmente cranianos, e anatômicos da siringe), usando o princípio da parcimônia para análise dos dados.

Como o conhecimento prévio da anatomia comparada da siringe na ordem ainda é restrito, com sua nomenclatura anatômica confusa, foi feito, primeiramente, estudo anatômico para possibilitar melhor compreensão dos caracteres siringeais utilizados posteriormente nas análises filogenéticas. Neste estudo anatômico é apresentada uma gama de variações antes desconhecidas, que são confrontadas com o conhecimento prévio da morfologia da siringe dos Psittaciformes. Das variações detectadas, parte ocorre em estruturas que, provavelmente, estão envolvidas na produção dos sons, o que deverá ser levado em consideração em futuros estudos de anatomia funcional.

As análises filogenéticas efetuadas contaram com 215 siringes e 208 esqueletos, pertencentes 91 espécies de Psittaciformes (distribuídas em 43 gêneros). Esse conjunto de espécimes foi separado em 53 táxons terminais (monofiléticos em relação ao universo amostrado); uma parte deles (11 ao todo) não tiveram sua siringe ou seu esqueleto estudados, e foram aqui denominados terminais incompletos, por possuírem muitos caracteres indeterminados (?). Ao todo foram codificados 101 caracteres variáveis (62 siringeais e 49 esqueléticos), com os quais foram feitas análises com diferentes composições de terminais incompletos, buscando obter hipóteses filogenéticas mais precisas. Para cada análise principal, efetuada com parte dos caracteres multiestados ordenados, foi realizada análise adicional (com todos os caracteres considerados como não-ordenados) visando verificar a influência desses ordenamentos nas topologias.

As hipóteses obtidas foram comparadas com as disponíveis na literatura, e diversas congruências foram encontradas, aumentando assim o "suporte" de inúmeros componentes recorrentemente resgatados. As opções de ordenamento afetam mais alguns componentes que outros, e as análises adicionais geraram hipóteses menos concordantes com as da literatura. Os caracteres aqui amostrados contêm inúmeras homoplasias, entretanto, a resolução das hipóteses, fortemente congruentes com as filogenias prévias, reforça a importância e a validade dos caracteres morfológicos para recuperações filogenéticas entre os Psittaciformes, ao contrário do alegado por alguns autores. Com base nas hipóteses aqui obtidas e compiladas, algumas recomendações são feitas para tornar a sistemática dos Psittaciformes mais informativa filogeneticamente:

- a. inclusão de *N. nenday* no gênero *Aratinga*;
- b. inclusão de *A. xanthops* no gênero *Graydidascalus*;
- c. Reconhecimento de duas famílias na ordem: Nestoridae (*Nestor* e *Strigops*) e Psittacidae (com os demais Psittaciformes, inclusive com os representantes da antiga família Cacatuidae).

ABSTRACT

This study proposes hypothesis of phylogenetic relationships among representatives of the Order Psittaciformes, based on morphological characters (osteological, mainly from skull, and anatomical of syrinx), using the Principle of Parsimony for analysis of data.

As previous knowledge on the compared anatomy of syrinx in the order is still restricted, with its anatomical nomenclature confused, an anatomical study was first conducted to yield a better comprehension of syrinx characters, used afterwards in phylogenetic analyses. In this anatomical study, an array of variations not known before is presented, which is compared with previous knowledge of syrinx morphology in Psittaciformes. Among detected variations, some occur in structures that are possibly involved in sound production, which will need to be taken into consideration in future functional anatomy studies.

Phylogenetic analyses were based on 215 syringes and 208 skeletons, belonging to 91 species of Psittaciformes (distributed in 43 genera). This set of specimens was organized in 53 terminal taxa (monophyletic in relation to the sampled universe); part of them (11 in a whole) did not have their syrinx or skeleton studied and are regarded herein as incomplete terminals for processing many undetermined characters (?). In total, 101 variable characters (62 from syrinx and 49 from skeleton) were coded, with which analyses were made varying composition of incomplete terminals to find more precise phylogenetic hypothesis. For each main analysis, done with part of multi-state characters ordered, an additional analysis was done with all multi-state characters unordered to verify the influence of ordering in topologies.

Obtained hypothesis were compared with the ones from literature and many congruencies were found, increasing the “support” of innumerable components recurrently retrieved. Options of ordering affect more some components than others, and additional analyses generated hypothesis with less agreement with the ones from literature. Characters herein sampled contain various homoplasies but resolution of hypothesis strongly congruent with previous phylogenies reinforces the importance of morphological characters to retrieve phylogenies among Psittaciformes, contrary to what is affirmed by some authors. Based on hypothesis obtained herein, some recommendations are pointed out to make systematics of Psittaciformes more phylogenetic informative:

- a.** inclusion of *N. nenday* in the genus *Aratinga*;
- b.** inclusion of *A. xanthops* in the genus *Graydidascalus*;
- c.** Recognition of two families in the order: Nestoridae (*Nestor* and *Strigops*) and Psittacidae (with remaining Psittaciformes, including representatives of the former family Cacatuidae).

APRESENTAÇÃO

Este estudo tem como objetivos principais investigar, comparativamente, a anatomia da siringe dos Psittaciformes e, com base em caracteres siringeais e cranianos, apresentar hipóteses de relações filogenéticas entre alguns representantes dessa ordem. Para atingir esses objetivos de forma clara e modular, este estudo foi dividido em três capítulos como descritos abaixo.

O **Capítulo 1** apresenta, de maneira ampla, a diversidade da ordem Psittaciformes, as diferentes propostas classificatórias e hipóteses filogenéticas mais abrangentes que existem na literatura para o grupo.

Como o conhecimento prévio da anatomia comparada da siringe dos Psittaciformes ainda é restrito, e como a nomenclatura para as estruturas anatômicas deste órgão não é padronizada, optou-se por apresentar no **Capítulo 2** um estudo anatômico comparativo para possibilitar a melhor compreensão dos caracteres siringeais utilizados nas análises filogenéticas. Uma parte deste capítulo foi recentemente publicada (Gaban-Lima e Höfling, 2006).

O **Capítulo 3** apresenta as análises filogenéticas realizadas com os caracteres siringeais, cranianos e alguns outros descritos de maneira clara na literatura. O conhecimento relativamente amplo da osteologia e a sua nomenclatura adequadamente padronizada pela *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.*, 1993) possibilitam o pronto reconhecimento das homologias primárias, ao contrário do que se verifica quanto a nomenclatura referente à siringe. Esse fato possibilitou que se apresentasse, no **Capítulo 3**, os caracteres osteológicos com os diferentes estados utilizados para as inferências filogenéticas, sem descrições prévias mais detalhadas como foi feito para a siringe no **Capítulo 2**. As hipóteses filogenéticas obtidas são confrontadas com as demais hipóteses existentes na literatura — na sua totalidade baseadas em dados moleculares — e com grupamentos de algumas propostas classificatórias anteriores.

CAPÍTULO 1

1. INTRODUÇÃO

A ordem Psittaciformes (cacatuas, calopsita, periquitos, araras, papagaios e afins) é um dos grupos mais conspícuos e conhecidos de aves principalmente devido à coloração viva, ao formato do bico, dos pés e do corpo. Alguns dos caracteres presentes nas diagnoses formais para essa ordem são encontrados também em outras aves, mas seu conjunto diagnóstica de forma clara os Psittaciformes (*e.g.* pés zigodáctilos; tarsometatarso muito curto; esterno fenestrado; fúrcula frágil ou ausente; 10 rémiges primárias e 10 a 14 secundárias; 12 rectrizes, em geral; plumagem densa e extremamente colorida; e ausência dos cecos cólicos) (Beddard, 1898; Glenney, 1959; Smith, 1975). Além dessas características, existem diversos caracteres exclusivos dos Psittaciformes, como alguns relacionados à estrutura do bico e da musculatura associada às maxilas, ao suporte esquelético e à musculatura da siringe, bem como ao padrão de voltas intestinais (Beddard, 1898; Thompson, 1899; Smith, 1975; Gaban-Lima, 2001; Gaban-Lima e Höfling, 2002 e 2006).

São reconhecidas atualmente na ordem cerca de 355 espécies distribuídas em 86 gêneros (Collar, 1997 e Rowley, 1997; com modificações de acordo com Gaban-Lima *et al.*, 2002; Ribas *et al.*, 2005; Caparroz e Pacheco, 2006).

Estas aves têm distribuição tipicamente Gonduânica, ocorrendo pelas regiões tropicais, com alguns táxons atingindo ambientes temperados contíguos (Tab. 1).

Na região Neotropical são encontrados cerca de 32 gêneros e 150 espécies (Collar, 1997), o que faz com que esta tenha a maior diversidade de formas da ordem (Tab. 1). A segunda região mais diversa, com 30 gêneros e 89 espécies, não é formalmente reconhecida como uma região biogeográfica mas corresponde às ilhas entre as porções continentais das regiões Oriental e Australiana (Tab. 1). A porção continental da região Australiana (incluindo a Tasmânia) contém 23 gêneros e 53 espécies, a Nova Zelândia e a porção continental da região Oriental possuem apenas três gêneros em cada e (com 6 e 16 espécies, respectivamente); finalmente, na região Etiópica, ocorrem 23 espécies em cinco gêneros (Tab. 1).

Os Psittaciformes são aves com tantos caracteres derivados que sua relação com as outras permanece obscura. Hipóteses filogenéticas de diversas fontes indicam que os Psittaciformes estão incluídos no grupo Neoaves, grupo-irmão de Galloanseres, dentro dos Neognathae (Dyke e van

Tuinem, 2004). A partir daí, as relações de parentesco entre os Psittaciformes e as demais aves desse grupo permanecem controversas.

A ordem Psittaciformes já foi agrupada ou relacionada aos Falconiformes e/ou Strigiformes (Gysels, 1964); aos Piciformes e/ou Cuculiformes (Wetmore, 1960; Gadow, 1892); e aos Columbiformes (Mayr e Amadon, 1951; Sibley, 1960; Burton, 1974; Wetmore, 1960). Huxley (1867) relaciona a ordem Psittaciformes (Psittacimorphae) com as aves de rapina (Falconiformes e Strigiformes) e com os Cuculiformes. Garrod (1874) agrupa os Psittaciformes na ordem Galliformes, que contém ainda os seguintes grupos: Struthionidae, Casuariidae, Apterygidae, Tinamidae, Palamedidae, Gallinae, Rallidae, Otididae, Musophagidae e Cuculidae. Lançando mão da metodologia cladística McKittrick (1991), a partir de caracteres de musculatura dos membros posteriores, encontrou relação entre os gêneros *Amazona* (Psittaciformes) e *Colius* (Coliiformes), sendo que evidências nesse sentido já haviam sido levantadas por Berman e Raikow (1982). Em uma tentativa de estabelecer as relações filogenéticas entre as ordens de aves com base em caracteres osteológicos, encontrou-se evidências da relação dos Psittaciformes com alguns Coraciiformes (Livezey e Zusi, 2001). Estes mesmos autores, mais recentemente (Livezey e Zusi, 2007), publicaram filogenia com caracteres de anatomia comparada onde encontraram as seguintes relações: (Psittaciformes, Columbiformes ((Caprimulgiformes, Apodiformes) ((Coliiformes, Trogoniformes) (Coraciiformes, Piciformes, Passeriformes))). As hipóteses filogenéticas, apresentadas por Ericson *et al.* (2006), com dados moleculares, apontam relação dos Psittaciformes com os Passeriformes, Falconidae e Cariamidae, estando esse grupo dentro de outro componente formado pelas Neoaves terrestres e arborícolas.

Desde o final do século XIX diversas propostas classificatórias foram apresentadas para a sistemática dos Psittaciformes. Entretanto, nenhuma contou com método claro para definir os grupos propostos ou para propor as relações entre eles. Algumas das principais propostas classificatórias para os integrantes da ordem Psittaciformes são apresentadas na tabela 2.

Garrod (1874) e Beddard (1898) dividem os Psittaciformes em duas famílias, uma com três e outra com quatro subfamílias (Tab. 2), utilizando-se de variações no arranjo das artérias carótidas, na presença ou ausência da *Glandula uropigialis*, do músculo *Ambiens* e da fúrcula, na conformação do *Arcus suborbitalis*, entre outros atributos.

Salvadori (1891), em seu catálogo, apresenta arranjo sistemático para o grupo sem deixar claro os caracteres empregados para propor os grupamentos. Pelas diagnoses apresentadas pode-se supor que foram utilizados caracteres de plumagem, osteológicos, morfométricos e de morfologia externa.

Em sua proposta são reconhecidos 11 grupos na ordem, os quais recebem status de subfamília, sendo todos eles agrupados em apenas uma família (Tab. 2).

Com base em caracteres miológicos e osteológicos do aparato hióide, Mudge (1902) reconhece três famílias na ordem, sendo uma delas monotípica, outra contendo duas subfamílias, e a terceira com nove subfamílias divididas em dois grupos (Tab. 2).

Não fica claro quais as características empregadas por Peters (1937) para a proposta sistemática apresentada para a ordem Psittaciformes. Esse autor reconhece apenas uma família na ordem, contendo seis subfamílias, sendo cinco delas exclusivas para grupos muito singulares e uma única subfamília inclui a grande maioria da diversidade da ordem (Tab. 2).

Verheyen (1956) constrói seu arranjo sistemático da ordem, principalmente, com caracteres de plumagem, anatômicos, tanto miológicos quanto osteológicos, e morfométricos. Esse autor separa a ordem em cinco famílias, e em três delas são reconhecidas algumas subfamílias (Tab. 2).

Brereton (1963) divide a ordem Psittaciformes em duas superfamílias, uma com quatro e a outra com seis famílias. Tal arranjo foi feito com base na compilação de uma série de características anatômicas e comportamentais, inéditas ou já descritas na literatura (Tab. 2).

Smith (1975) faz sua revisão da mesma forma que Brereton (1963), lançando mão do grande conhecimento morfológico acumulado (Garrod, 1873a, 1873b, 1876; Forbes, 1879; Beddard e Parsons, 1893; Thompson, 1899; Mivart, 1895, 1896a, 1896b; Mudge, 1902; Berlioz, 1941; Glenny, 1951, 1955, 1957, 1959; Verheyen, 1956; Holyoak, 1972, 1973; Güntert e Ziswiler, 1972; Homberger e Ziswiler, 1972), bem como de diversas novas informações e interpretações (coloração, hibridização em cativeiro, comportamento etc.). Smith (1975) propõe o reconhecimento de apenas uma família em Psittaciformes, subdividindo-a em 10 tribos (Tab. 2).

Rowley (1997) e Collar (1997) reconhecem, quase da mesma maneira, os grupamentos propostos por Smith (*op. cit.*), mudando, devido ao surgimento de novas informações, sua hierarquia e a posição de alguns táxons (Tab. 2).

Mais recentemente, foi produzida uma série de trabalhos que propõem hipóteses filogenéticas entre os representantes da ordem, em diversos níveis, mas estas hipóteses ainda não foram incorporadas a um sistema classificatório. A totalidade destes trabalhos de filogenia utiliza caracteres moleculares (*e.g.* Brown e Toft, 1999; Miyaki *et al.*, 1998; Tavares e Miyaki, 2000; Tavares, 2001; Tavares *et al.*, 2004; Tavares, 2005; Matsumoto, 2006; Christids *et al.*, 1991a; Ribas *et al.*, 2004, 2005, 2006;

Oliveira-Marques, 2006; Astuti, 2006), faltando até o momento um estudo que trate da filogenia desse grupo com caracteres morfológicos.

Com a finalidade de fazer uma introdução à diversidade da ordem Psittaciformes, de mostrar as congruências e as divergências entre as principais propostas classificatórias e de mostrar as hipóteses de relação existentes entre estas aves, segue-se um breve resumo das famílias, subfamílias e tribos reconhecidas por Rowley (*op. cit.*) e Collar (*op. cit.*), onde essas informações são expostas.

FAMÍLIA CACATUIDAE

Este grupo tem cerca de 21 espécies distribuídas em cinco ou seis gêneros (Rowley, 1997). Os Cacatuidae ocorrem na Austrália, Filipinas, Nova Guiné e Ilhas Salomão (Tab. 1), e contêm formas que vão desde a pequena calopsita (*Nymphicus hollandicus* com 30 cm e 100 g) até a grande "Palm Cockatoo" (*Probosciger aterrimus* que chega a 65 cm e 1000 g) (Rowley, 1997). Como características diagnósticas e únicas desse grupo estão: a crista de penas eréteis na cabeça; a conformação das artérias carótidas; o crânio com arco suborbital completo com a contribuição dos processos pós-orbital e zigomático (Smith, 1975) na maioria dos casos (Thompson, 1899).

Smith (1975) designou para este grupo o *status* de tribo (Cacatuini), encontrando evidências que indicam que os Cacatuidae formam um grupo “monofilético” junto com três outros grupos de Psittaciformes (Nestorini, Strigopini e Platycercini). Além das propostas classificatórias apresentadas acima (Smith, 1975; Rowley, 1997), Garrod (1874), Beddard (1898), Salvadori (1891), Mudge (1902) e Peters (1937) reconhecem um táxon exclusivo para essas aves, variando entretanto a hierarquia desse grupo (Tab. 2). Nas demais propostas, a pequena calopsita (*Nymphicus hollandicus*) foi separada das demais cacatuas (Verheyen, 1956 e Brereton, 1963). Brereton (*op. cit.*), entretanto, inclui *Strigops* em sua família Cacatuidae, e posiciona a calopsita em sua família Alisteridae; enquanto Verheyen (1956) designa a subfamília Nymphicinae, dentro de Platycercidae, para esse táxon (Tab. 2).

O monofiletismo de Cacatuidae foi obtido em diversas hipóteses filogenéticas (Christids *et al.*, 1991a, 1991b; Brown e Toft, 1999; de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006). Christids *et al.* (1991a) não encontraram indícios da relação dos Cacatuini com os Platycercini, valendo mencionar que esse estudo não incluiu nenhum representante de Nestorini e Strigopini. Christids *et al.* (1991a) constataram que as três linhagens encontradas nos Cacatuidae são tão diferentes entre si quanto alguns grupos reconhecidos dentro de Psittacidae, merecendo desta maneira *status* de família (Cacatuidae), o que foi seguido por Rowley (1997). Myiaki *et al.* (1998) e de Kloet e de Kloet

(2005) obtiveram em suas análises hipóteses que indicam a relação desse grupo com os Psittacini, Arini e Psittichasini — essa última tribo só foi incluída por de Kloet e de Kloet (2005). Já nas hipóteses apresentadas por Matsumoto (2006) esse grupo aparece em posição basal na filogenia da ordem, sendo grupo-irmão dos demais Psittaciformes com exceção de Nestorini, que apareceu basal a todas essas aves.

As três linhagens referidas por Christids *et al.* (1991a) foram consideradas com status de subfamília por Rowley (1997), são elas:

SUBFAMÍLIA CALYPTORHYNCHINAE: as cacatuas pretas (*Probosciger* e *Calyptorhynchus*);

SUBFAMÍLIA CACATUINAE: as cacatuas brancas e cinzas (*Callocephalon*, *Eolophus* e *Cacatua*);

SUBFAMÍLIA NIMPHICINAE: apenas com a calopsita (*Nymphicus hollandicus*).

FAMÍLIA PSITTACIDAE

Collar (1997) agrupa na família Psittacidae os demais Psittaciformes. Antes de Christids *et al.* (1991a) terem dado *status* de família para os Cacatuidae, todos os Psittaciformes haviam sido agrupados na mesma família (Smith, 1975). De acordo com as hipóteses filogenéticas existentes, que contaram com amostragem razoável da diversidade da ordem (de Kloet e de Kloet 2005, e Matsumoto, 2006), essa família Psittacidae não é monofilética.

SUBFAMÍLIA PSITTACINAE

Apesar de Christids *et al.* (1991a) não reconhecerem a existência do clado contendo os gêneros de Psittacidae, excluindo os gêneros da subfamília Loriinae, Collar (1997) agrupa-os nesta subfamília seguindo Forshaw (1981).

Tribo Psittacini

Contém cerca de 12 espécies em três gêneros (*Coracopsis*, *Poicephalus* e *Psittacus*) que ocorrem exclusivamente na região Etiópica (Tab. 1). Este grupo pode ser diagnosticado pelo crânio com órbita aberta, região perioftálmica e cera sempre coberta por penas e pela grande concentração de melanina nas penas da maioria das espécies (Smith, 1975).

Tanto Garrod (1874) quanto Beddard (1898) não reconhecem o grupo formado exclusivamente por esses três gêneros, colocando *Coracopsis* na subfamília Pyrrhurinae (com representantes de Platycercini e Arini) e agrupando *Poicephalus* e *Psittacus* com alguns representantes dos Arini e

com Nestorini na subfamília Arinae (ver tabela 2 para composição genérica). Salvadori (1891) também não reconhece um grupo contendo exclusivamente os representantes dessa tribo. Este autor agrupa *Psittacus* e *Coracopsis* com *Psittichas* na subfamília Psittacinae, e inclui *Poicephalus* em Pioninae junto com diversos representantes de Arini, mas outros que não aqueles da subfamília Arinae de Garrod (1874) e Beddard (1898) (Tab. 2). Mudge (1902) posicionou cada um desses três gêneros em um grupo distinto: *Psittacus* foi colocado na subfamília Psittacinae, *Poicephalus* na subfamília Tanygnathinae e *Coracopsis* em Eelectinae (Tab. 2). Peters (1937) agrupa os gêneros *Coracopsis*, *Poicephalus* e *Psittacus* com a grande maioria dos outros gêneros da ordem na sua subfamília Psittacinae (Tab. 2). Verheyen (1956) inclui estes três gêneros em sua subfamília Psittacinae (Tab. 2), que contém também representantes dos grupos Loriinae, Cyclopsittacini, Psittaculini e Psittichadini. Brereton (1963) inclui *Coracopsis*, *Poicephalus* e *Psittacus*, juntamente com *Psittichas* (Psittichadini) e *Prosopieia* (Platycercini), em sua família Psittacidae.

Apesar de Smith (1975) ter dado status de tribo ao grupo, não é certo que estes três gêneros formem um grupo natural (Collar, 1997). Existem alguns caracteres compartilhados com os Arini, que levaram alguns autores a colocar o gênero *Poicephalus* junto com os Psittacidae neotropicais (Smith, 1975). Há caracteres do crânio de *Coracopsis* que são semelhantes aos encontrados em *Geoffroyus* e *Lorius*; ao passo que alguns caracteres cranianos de *Poicephalus* são compartilhados com *Pionites* e *Graydidascalus* (Collar, 1997).

Nas hipóteses filogenéticas disponíveis com ampla amostragem de gêneros (de Kloet e de Kloet, 2005 e Matsumoto, 2006), *Psittacus* aparece como grupo-irmão de *Poicephalus*. Entretanto, de Kloet e de Kloet (2005) (Fig. 1A do Capítulo 3) refutam o monofiletismo dessa tribo, visto que *Coracopsis* aparece como grupo-irmão de *Psittichas* (gêneros não amostrados por Matsumoto, 2006), com este clado não relacionado a (*Psittacus*, *Poicephalus*). Nas hipóteses filogenéticas apresentadas nesses trabalhos (de Kloet e de Kloet, 2005 e Matsumoto, 2006) (Figs. 1A e 1B do Capítulo 3), esses táxons aparecem relacionados aos Arini, sendo que o componente (*Poicephalus*, *Psittacus*) aparece como seu grupo-irmão nos dois estudos. De Kloet e de Kloet (2005) recuperaram em suas hipóteses filogenéticas a seguinte relação: (((*Poicephalus*, *Psittacus*), (*Coracopsis*, *Psittichas*), Arini) Cacatuidae). Essa posição das cacatuas em relação ao componente Arini + Psittacini não foi resgatada nas hipóteses de Matsumoto (2006) (Fig. 1B do Capítulo 3).

Tribo Arini

São os únicos representantes da ordem na região Neotropical (Tab. 1), e é o grupo mais rico em espécies — cerca de 150 distribuídas em 32 gêneros (*Anodorhynchus*, *Cyanopsitta*, *Ara*,

Orthopsittaca, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Rhynchopsitta*, *Ognorhynchus*, *Guarouba*, *Aratinga*, *Nandayus*, *Leptosittaca*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura*, *Enicognathus*, *Myiopsitta*, *Psilopsiagon*, *Bolborhynchus*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Nannopsittaca*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Hapalopsittaca*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Salvatoria*, *Amazona*, *Deroptyus* e *Triclaria*) – sendo as aves popularmente conhecidas como araras, papagaios, maracanãs, periquitos, entre muitos outros.

A tribo Arini tem como diagnose principal a fórmula carótida do tipo A-2-s¹, a ausência de pigmentação cutânea na maioria das espécies e, exceto pelas espécies pequenas, pelo bico lateralmente comprimido e sulcado (Smith, 1975). Como caracteres únicos figuram o canal auditivo fechado no instante da eclosão e a postura copulatória singular (Smith, 1975).

Garrod (1874) e Beddard (1898) incluíram os representantes desta tribo em dois grupos: subfamília Arinae (que inclui também *Poicephalus* e *Nestor*) e subfamília Pyrrhurinae (com representantes de Platycercini e Psittacini) (Tab. 2). Salvadori (1891) coloca os representantes desta tribo em duas subfamílias quase exclusivamente neotropicais: Conurinae e Pioninae (Tab. 2). Mudge (1902) pulveriza seus representantes em seis subfamílias (Psittaculinae, Pyrrhurinae, Tanygnathinae, Conurinae, Psittacinae e Chrysotinae), cada uma incluindo representantes de outros grupos aqui considerados (Tab. 2). Peters (1937) inclui os gêneros neotropicais, juntamente com a grande maioria dos outros gêneros da ordem, na sua subfamília Psittacinae (Tab. 2). Verheyen (1956) coloca os gêneros neotropicais em suas subfamílias Arinae e Amazoninae que, juntamente com representantes dos grupos Psittaculini e Psittacini, formam sua família Psittacidae (Tab. 2). Brereton (1963) também não reconhece um grupo exclusivo para os Arini, incluindo seus representantes em duas famílias: Amazonidae e Forpidae (Tab. 2).

Miyaki *et al.* (1998) propuseram hipóteses filogenéticas, indicando a existência de um grupo monofilético formado pelas araras, ararajubas, anacãs, marianinhas e maracanãs com a seguinte relação entre os gêneros (((*Ara*, *Guarouba*) (*Cyanopsitta*, *Aratinga*) *Anodorhynchus*) *Pyrrhura*) *Deroptyus*) (Fig. 2A do Capítulo 3). Esse grupamento parece ser sustentado por características comportamentais (Montón, 1977), anatômicas da siringe (Gaban-Lima e Höfling, 1998, 2002; Gaban-Lima, 2001), osteológicos e de minissatélites (Miyaki *et al.*, 1992, 1993, 1995 e 1997). Os demais Arini incluídos no estudo (*Amazona*, *Pionus*, *Graydidascalus*, *Salvatoria* (= *Alipiopsitta*)) não aparecem formando um grupo monofilético (Fig. 2A do Capítulo 3), entretanto apresentam taxas de evolução mais aceleradas que o grupo das araras, sugerindo que estas duas linhagens tiveram histórias evolutivas independentes (Miyaki *et al.*, 1998).

Tavares (2001) e Tavares *et al.* (2004) ampliaram a amostragem de gêneros desse grupo das "araras" e de caracteres (cerca de 2300 nucleotídeos de genes mitocondriais), construindo a seguinte hipótese de relação entre os gêneros: ((as três espécies de *Propyrrhura*) (*Cyanopsitta* ((*Ara severa*, *Ara ararauna*) ((*Pyrrhura* (*Anodorhynchus* duas espécies) (*Diopsittaca*, *Guarouba*)) (*Aratinga leucophthalmus* (*A. cactorum*, *A. aurea*)))))). As hipóteses apresentadas nesses estudos reforçam o monofiletismo dos gêneros *Anodorhynchus* (*A. leari*, *A. hyacinthinus*), *Ara* (*A. severa*, *A. ararauna*) e *Propyrrhura* (*P. auricollis*, *P. maracana* e *P. couloni*), e não corroboram o monofiletismo do gênero *Aratinga* em todas as análises.

O não-monofiletismo do gênero *Aratinga* foi fortemente corroborado nas hipóteses apresentadas por Ribas *et al.* (2004), onde *Aratinga leucophthalmus* aparece separada das demais espécies estudadas desse gênero. Essas hipóteses mostram também a relação de *Nandayus* com as espécies de *Aratinga* do complexo *solstitialis*, que foi obtido, posteriormente, em diversas filogenias (ver adiante).

Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006) amostraram mais de 6000 pares de bases de genes mitocondriais e nucleares de boa parte dos gêneros neotropicais (27 dos 32 gêneros reconhecidos atualmente). Estes estudos obtiveram hipóteses filogenéticas que reforçam a existência do grupo das araras acrescido do tuim (*Forpus*), com a seguinte topologia: (*Forpus* ((*Pionites*, *Deroptyus*) ((*Pyrrhura*, *Rhynchopsitta*) (*Enicognathus* (*Cyanoliseus* (*Anodorhynchus* (*Diopsittaca*, *Guarouba*) (*Aratinga aurea*, *A. leucophthalmus*) ((*A. solstitialis*, *Nandayus*) (*Cyanopsitta* (*Orthopsittaca* (*Primolius* (= *Propyrrhura*) *Ara*)))))))))) (Fig. 2B do Capítulo 3). Essas hipóteses propõem também a existência de um clado contendo alguns periquitos, as caturritas, as curicas, os papagaios, as maitacas, os sabiá-cicas, e outros, com a seguinte relação entre os gêneros: ((*Brotogeris*, *Myiopsitta*)(*Pionopsitta* (*Triclaria* (*Pionopsitta* (= *Gypopsitta*) ((*Pionus Amazona*) (*Amazona* (= *Alipiopsitta*) *Graydidascalus*)))))). Estes dois grupos aparecem como grupo-irmãos nas hipóteses filogenéticas apresentadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006), havendo um componente basal a eles composto por outros periquitos (*Bolborhynchus* e *Nannopsittaca*). Estes estudos, além de reforçar o não-monofiletismo do gênero *Aratinga*, obtêm evidências também do não-monofiletismo do gênero *Amazona* e *Pionopsitta*. Para tornar *Amazona* e *Pionopsitta* grupos monofiléticos foi proposto o reconhecimento dos gêneros *Alipiopsitta* (Caparroz e Pacheco, 2006) para a espécie reconhecida frequentemente como *Amazona xanthops*, e *Gypopsitta* (Ribas *et al.*,

¹ O canal Hypapofisial (**Canalis caroticus cervicalis**) das vértebras cervicais é ocupado somente pela carótida direita, e a esquerda segue para a cabeça como um vaso superficial. Nos demais Psittaciformes tanto a carótida direita quanto a esquerda ocupam o canal (tipo A1), ocorrendo uma série de modificações a partir dele.

2005) para as demais espécies do gênero *Pionopsitta* que se manteve mono-específico para *P. pileata*.

Os primeiros estudos que contaram com um conjunto de gêneros capaz de testar o monofiletismo da tribo Arini o fizeram com êxito (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006), utilizando fonte de dados distintas (genes distintos) (Figs. 1A e 1B do Capítulo 3).

Nas hipóteses filogenéticas apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) — propostas com base em seqüências dos genes nucleares *spindlin* dos cromossomos sexuais Z e W, e em 52 terminais da ordem Psittaciformes — detecta-se a presença consistente de dois grupos. Um semelhante ao das "araras", conforme descrito acima, com a seguinte relação entre os gêneros: (*Anodorhynchus*, *Cyanoliseus*, *Guarouba*, *Ara*, *Rhynchopsitta*, *Aratinga*, *Cyanopsitta*, (*Pyrrhura* (*Deroptus*, *Pionites*))) (Fig. 1A do Capítulo 3). Outro agrupamento consistente nas hipóteses apresentadas une o tuim com os papagaios e maitacas na seguinte topologia: (*Forpus* (*Amazona* (*Pionus*, *Graydidascalus*))) (Fig. 1A do Capítulo 3). A caturrita (*Myiopsitta*) e dois gêneros de periquitos neotropicais (*Brotogeris* e *Psilopsiagon*) mantiveram-se sem posição definida, visto que as duas filogenias apresentadas discordam na posição desses grupos; entretanto, ambas concordam que *Myiopsitta* é grupo-irmão de *Brotogeris*.

Na hipótese filogenética apresentada por Matsumoto (2006) — construída com 1587 pares de bases de dois genes nucleares e a dois mitocondriais em 45 terminais — detecta-se politomia basal na tribo Arini. Dessa politomia diverge o tuim (*Forpus*) e três outros componentes: 1- ((*Myiopsitta*, *Brotogeris*) (*Touit*, *Nanopsittaca*)); 2 - (*Pionopsitta* (*Triclaria* (*Pionopsitta* (= *Gypopsitta*) (*Amazona*, *Pionus* (*Salvatoria*, *Graydidascalus*))))); 3 - ((*Pionites*, *Deroptus*) (*Enicognathus*, *Rhynchopsitta*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura* (*Aratinga leucophthalmus* (*Guarouba*, *Diopsittaca*) (*Nandayus*, *Orthopsittaca*, *Cyanopsitta*, *Anodorhynchus* (*Primolius* (= *Propyrrhura*) *Ara*)))))) (Fig. 1B do Capítulo 3). Em algumas hipóteses filogenéticas apresentadas por Matsumoto (2006), com menor número de caracteres, o gênero *Hapalopsittaca* aparece relacionado ao terceiro componente aqui apresentado, em desacordo com as hipóteses apresentadas por Ribas *et al.* (2005), onde este gênero aparece como grupo-irmão de *Gypopsitta*, curiosamente *Leptopsittaca* (gênero semelhante a certas aratingas *e.g.* *Aratinga leucophthalmus*) aparece nessa posição.

Ribas *et al.* (2006) apresentam filogenias do gênero *Pyrrhura* onde ele aparece monofilético, ao menos em relação aos gêneros considerados nesse estudo como grupos-externos (*Aratinga* sp., *Deroptus*, *Guarouba*, *Anodorhynchus*). Este estudo evidencia a existência de três linhagens no

gênero, uma composta pelo complexo *picta-leucotis*, outra irmã a essa agregando o complexo de espécies *lepida-frontalis*, e uma terceira e basal a elas referindo-se a *P. cruentata*.

Oliveira-Marques (2006) investiga a relação entre todas as espécies do gênero *Ara* e *Primolius* (= *Propyrrhura*), com 5039 pares de bases de cinco gêneros mitocondriais, contando com oito outras espécies de Arini para enraizamento. Os resultados desse estudo recuperam o monofiletismo dos gêneros *Ara* e *Primolius* (= *Propyrrhura*), sendo estes dois gêneros grupos-irmão, com *Orthopsittaca* na base.

Tribo Platycercini

Esta tribo inclui (*sensu* Collar, 1997) cerca de 37 espécies agrupadas em 13 gêneros (*Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Purpureicephalus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Northiella*, *Psephotus*, *Neopsephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Melopsittacus*, *Pezoporus*, *Prosopeia* e *Geopsittacus*) que ocorrem na Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia e algumas ilhas associadas (Tab. 1). São diagnosticados pelo bico lustroso que se projeta da face quase verticalmente (exceto em *Purpureicephalus*), sendo total ou parcialmente escondido pelas penas das bochechas; pela cera convexa acima das narinas; e pela ausência da coloração vermelha nas penas da cauda (Smith, 1975).

Garrod (1874) e Beddard (1898) não reconhecem grupo formado por estes gêneros e os colocam em três subfamílias diferentes (Stringopinae, Pyrrhurinae e Platycercinae), posicionadas em famílias distintas (Palaeornithidae e Psittacidae) (Tab. 2). Salvadori (1891) também não reconhece grupo exclusivo para estes gêneros, agrupando a grande maioria deles na subfamília Platycercinae e somente *Prosopeia* em Palaeornithinae (Tab. 2). Mudge (1902) coloca os representantes estudados desta tribo em duas subfamílias (Psittaculinae e Bolborhynchinae), posicionados em "Grupos" distintos (ver Tab. 2). Peters (1937) mantém todos os gêneros desta tribo na subfamília Psittacinae, juntamente com a grande maioria dos Psittaciformes (Tab. 2). Verheyen (1956) inclui os gêneros reconhecidos atualmente como Platycercini em três (Lathaminae, Polytelinae, Platycercinae) das cinco subfamílias reconhecidas na sua família Platycercidae (Tab. 2). Brereton (1963) agrupa os gêneros *Melopsittacus*, *Pezoporus*, *Geopsittacus* em sua família Pezoporidae; *Prosopeia* ele agrupa com *Psittacus*, *Coracopsis*, *Poicephalus* (Psittacini) e *Psitttrichas* (Psitttrichadini), em sua família Psittacidae; ao passo que os demais Platycercini ele aloca em sua família Platycercidae (Tab. 2).

Das hipóteses filogenéticas existentes nenhuma recuperou o monofiletismo do grupo incluindo todos os gêneros desta tribo. Há consenso quanto ao grupo que reúne *Barnardius*, *Platycercus*, *Purpureicephalus*, *Northiella* e *Psephotus* (Christids *et al.*, 1991a). Christids *et al.* (*op. cit.*) encontram evidências de que *Lathamus* também deve ser incluído neste grupo supracitado, bem

como de que *Cyanoramphus*, *Pezoporus*, *Melopsittacus* e *Neophema*, freqüentemente associados ao grupo citado acima, são muito divergentes bioquimicamente. *Melopsittacus* e *Neophema* têm a fórmula das carótidas distinta dos demais representantes da tribo (Glenny, 1957). Duas linhagens relacionadas aos Platycercini por Christids *et al.* (1991a.) são o gênero *Psittacella* e os "Polytelini australianos" (*Alisterus* e *Polytelis*). *Psittacella* foi incluído por Smith (1975) na tribo Psittaculini por compartilharem alguns caracteres morfológicos. Mesmo com toda esta controvérsia, Collar (1997) manteve quase a mesma composição proposta por Smith (1975) para esta tribo, diferindo somente na inclusão do gênero *Prosopeia*.

As hipóteses filogenéticas apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) (Fig. 1A do Capítulo 3) mostram os gêneros amostrados dessa tribo em três componentes diferentes, e as suas relações com os demais Psitaciformes variam nas duas hipóteses selecionadas. Dessas três linhagens uma contém *Melopsittacus*, outra *Neophema* e uma terceira o clado (*Cyanoramphus* (*Psephotus*, *Barnardius*, *Platycercus*)).

Matsumoto (2005), em suas hipóteses, recupera a relação do gênero *Melopsittacus* com os Loriinae amostrados, com *Agapornis* e *Neophema* relacionados basalmente a esse grupo. Relação semelhante a essa foi recuperada em uma das hipóteses filogenéticas apresentadas por Kloet e de Kloet (2005). *Melopsittacus* e *Neophema* foram os dois únicos gêneros dessa tribo amostrados por Matsumoto (2005).

Tribo Psittaculini

Apresenta cerca de 66 espécies, distribuídas em 12 gêneros (*Loriculus*, *Agapornis*, *Aprosmictus*, *Alisterus*, *Polytelis*, *Geoffroyus*, *Eclectus*, *Psittacella*, *Psittinus*, *Prioniturus*, *Tanygnathus* e *Psittacula*). Esta tribo ocorre nos trópicos do Velho Mundo, predominantemente, na região Oriental, com algumas formas nas regiões Etiópica e Australiana (Tab. 1). Tal padrão faz com que esse grupo, dentre os reconhecidos atualmente (Smith, 1975; Rowley, 1998; e Collar 1998), seja o que apresenta distribuição mais ampla (Tab. 1).

Os Psittaculini são diagnosticados pelo processo pré-frontal (= *Proc. lacrimalis*) que se projeta mais horizontalmente que o normal; bico muito curvo, liso e, freqüentemente, vermelho; e pela cera pequena, em geral, coberta com penas (Smith, 1975).

Garrod (1874) e Beddard (1898) agrupam a maioria destes gêneros na subfamília Palaeornithinae (que inclui também alguns gêneros de Loriinae), e apenas *Agapornis* eles colocam em outra subfamília, Stringopinae, junto com *Stringops* (= *Strigops*), *Euphema* (= *Neophema*), *Melopsittacus* e

Geopsittacus (esses três últimos alocados hoje na tribo Platycercini) (Tab. 2). Salvadori (1891) reconhece uma subfamília (Palaeornithinae) contendo a totalidade dos gêneros dessa tribo, havendo apenas um gênero atualmente não reconhecido na tribo Psittaculini (*Bolbopsittacus* - Cyclopsittacini) (Tab. 2). Mudge (1902) pulveriza esses gêneros em três subfamílias (Tanygnathinae, Conurinae e Eclatinae), misturando-os com diversos gêneros hoje alocados nos outros grupos (Arini, Psittacini) (Tab. 2). Peters (1937) coloca esses gêneros na sua subfamília Psittacinae, junto com a grande maioria dos outros gêneros da ordem (Tab. 2). Verheyen (1956) divide esses gêneros em duas subfamílias (Psittaculinae e Polytelinae) cada qual, juntamente com outras, em família distinta (Platycercidae e Psittacidae) (Tab. 2). Brereton (1963) divide os representantes desta tribo em duas famílias (Palaeornithidae e Alisteridae), cada uma agrupada com outros Psittaciformes em duas superfamílias distintas (Platycercoidea e Cacatuoidea) (Tab. 2).

Os dados obtidos por Christids *et al.* (1991a) sugerem que os Psittaculini são polifiléticos, incluído aí duas linhagens mais relacionadas aos Platycercini, *Alisterus* e (*Polytelis*, *Psittacella*), o que já havia sido sugerido por Thompson (1899) e Verheyen (1956). Este polifiletismo também pode estar refletido na heterogeneidade do cariótipo de *Agapornis*, *Psittacula* e *Alisterus* (Christids *et al.*, 1991b).

De Kloet e de Kloet (2005) e Matsumoto (2006) também não obtêm o monofiletismo dessa tribo, e em ambos os casos o gênero *Agapornis* aparece separado dos demais gêneros da tribo amostrados.

Tribo Psittichadini

Com apenas uma espécie (*Psittichas fulgidus*), que ocorre na Nova Guiné (Tab. 1), tem como principais diagnoses: processo pré-frontal (=Proc. lacrimalis) muito curto; septo interorbital não perfurado; bico preto, liso e mais comprido que alto; e língua rosa e lisa (Smith, 1975).

Essa espécie, apesar de ser muito distinta de todas as outras formas da ordem, recebeu táxon supragenérico exclusivo somente por Smith (1975) e, posteriormente, por Collar (1998), seguindo recomendação de Boetticher (1959). Salvadori (1891) aloca esse gênero na sua subfamília Psittacinae, junto com *Psittacus* e *Coracopsis* (Tab. 2). Peters (1937), da mesma forma como fez com a maioria das formas, inclui esse gênero em sua subfamília Psittacinae (Tab. 2). Verheyen (1956) aproxima esse táxon aos Loriinae, Psittacini, Cyclopsittacini e alguns Psittaculini em sua subfamília Psittacinae (Tab. 2). Brereton (1963), seguindo Salvadori (1891), une essa forma aos Psittacini com adição do gênero *Prosopiea* na sua família Psittacidae (Tab. 2).

De Kloet e de Kloet (2005) incluíram *Psittarchas* em suas análises e obtiveram hipóteses filogenéticas que aproximam esse táxon a *Coracopsis*. Em ambas filogenias apresentadas, esse clado (*Psittarchas*, *Coracopsis*) aparece relacionado a Cacatuidae, Psittacini (demais gêneros) e Arini, sendo que em uma delas ele aparece como grupo-irmão de Arini e em outra ele aparece basal ao grupo (Psittacini, Arini).

Tribo Cyclopsittacini

Com cerca de seis espécies de pequeno porte, distribuídas em três gêneros (*Cyclopsitta*, *Psittaculirostris* e *Bolbopsittacus*), que ocorrem na Austrália, na Nova Guiné e em ilhas vizinhas (Tab. 1). Este grupo tem como principais diagnoses o bico preto, mais alto que comprido; a língua lisa; e o dimorfismo sexual freqüente na morfologia externa (Smith, 1975).

Salvadori (1891) agrupa na sua subfamília Cyclopsittacidae os gêneros *Opopsitta* (= *Cyclopsitta*) e *Psittaculirostris*, juntamente com *Neopsittacus* (= *Psitteuteles* part.). Esse autor inclui *Bolbopsittacus* na sua subfamília Palaeornithinae, juntamente com diversos membros da tribo Psittaculini. Peters (1937) coloca os gêneros *Psittaculirostris* e *Opopsitta* (= *Cyclopsitta*) na sua subfamília Loriinae. Verheyen (1956) inclui esses três gêneros na subfamília Psittacinae, junto com alguns Loriinae, *Psittarchas*, Psittacini e gêneros de outros grupos (Tab. 1).

Esta tribo pode ser associada aos Loriinae, como indicam as hipóteses apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005).

Tribo Micropsittini

Inclui as seis espécies do gênero *Micropsitta*, que ocorrem na Nova Guiné e ilhas vizinhas (Tab. 1). Tem como diagnoses principais: tamanho muito reduzido (são os menores representantes da ordem); fórmula carótida tipo A-1; crânio com processo pré-frontal (= *Proc. lacrimalis*) reduzido, maxila inferior alta; bico largo e negro; e rectrizes com raques prolongadas (Smith, 1975). Tanto Salvadori (1891) quanto Peters (1937) e Verheyen (1956) reconhecem uma subfamília exclusiva para este gênero, enquanto os demais autores incluídos na tabela 2 não o mencionam.

Tribo Strigopini

Tribo monotípica ("kakapo" - *Strigops habroptilus*) endêmica da Nova Zelândia. Ave grande (chega a 3 kg) de hábito noturno ou crepuscular, é muito diferente dos demais Psittaciformes. Tem como principais diagnoses a fórmula carótida do tipo A-1, o arco orbital completo, o esterno incompleto (fenestrado) e as rêmiges e rectrizes barradas (Smith, 1975). Esta espécie possui o crânio

extremamente diferente dos demais Psittaciformes, sobretudo a fossa temporal e o quadrado (Thompson, 1899).

Garrod (1874) e Beddard (1898) colocam na subfamília Stringopinae, além do gênero *Stringops* (= *Strigops*), os gêneros *Euphema* (= *Neophema*), *Melopsittacus*, *Geopsittacus* (representantes Platycercini) e *Agapornis* (representante de Psittaculini). Salvadori (1891) considera a subfamília Strigopinae exclusiva para *Stringops* (= *Strigops*), o que foi seguido, posteriormente, por Peters (1937), Verheyen (1956), Smith (1975) e Collar (1998) (Tab. 2). Brereton (1963) inclui essa espécie em sua família Cacatuidae, junto com as demais cacatuas com exceção da calopsita, devido a algumas similaridades morfológicas e comportamentais.

Livezey (1992) propõe a relação desta espécie com as da tribo Nestorini (*Nestor*). As hipótese filogenéticas apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) suportam a relação desses dois gêneros, colocando o clado formado por eles na base da filogenia dos Psittaciformes, como grupo-irmão dos demais (Fig. 1A do Capítulo 3).

Tribo Nestorini

Grupo formado por apenas um gênero (*Nestor*) com duas espécies que ocorrem na Nova Zelândia (Tab. 1). São diagnosticados pela fórmula carótida do tipo A-2-s, órbita aberta, bico preto mais comprido que alto, extremidade da língua “franjada”, penas de vôo barradas (Smith, 1975), e por alguns caracteres cranianos (Thompson, 1899).

Garrod (1874) e Beddard (1898) colocam este gênero na subfamília Arinae, junto com alguns táxons neotropicais e africanos (Tab. 1). Salvadori (1891) aloca o gênero *Nestor* na subfamília Nestorinae, exclusiva para ele, o que é seguido por Peters (1937), Mudge (1902), Verheyen (1956), Brereton (1963), Smith (1975) e Collar (1998).

Como mencionado acima, nas hipótese filogenéticas apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005), esse gênero aparece como grupo-irmão de *Strigops*, que tem posição basal na filogenia dos Psittaciformes (Fig. 1A do Capítulo 3). Matsumoto (2006) não contou com amostra de *Strigops*, mas suas hipóteses também apontam a posição basal do gênero *Nestor* dentro da ordem, sendo este o grupo-irmão de todos os demais Psittaciformes amostrados (Fig. 1B do Capítulo 3).

SUBFAMÍLIA LORIINAE

Os Loriinae contêm cerca de 53 espécies, distribuídas em 12 gêneros (*Neopsittacus*, *Oreopsittacus*, *Charmosyna*, *Glossopsitta*, *Vini*, *Phigys*, *Lorius*, *Eos*, *Chalcopsitta*, *Psitteuteles*, *Pseudeos* e

Trichoglossus), que ocorrem principalmente na Austrália e ilhas entre este continente e a porção continental da região Oriental (Tab. 1). Dentre as características diagnósticas deste grupo estão a língua longa que termina numa papila utilizada para a captação de pólen e nectar; o arco parahial no suporte esquelético da língua; e o crânio particularmente longo e estreito (Smith, 1975; Collar, 1997).

Garrod (1874) e Beddard (1898) incluem os gêneros desse grupo na subfamília Palaeornithinae, juntamente com alguns Psittaculini (Tab. 2). Salvadori (1891) mantém na sua subfamília Loriinae apenas os gêneros que possuem adaptações para se alimentarem de pólen e néctar (Tab. 2). Mudge (1902) também mantém grupo exclusivo para estas aves (família Loriidae), entretanto ele o divide em duas subfamília Eosinae e Loriinae (Tab. 2). Peters (1937) inclui no mesmo grupo dessas aves (subfamília Loriinae) alguns Ciclopsittacini e um gênero de Platycercini (*Lathamus*) (Tab. 2). Verheyen (1956) aloca essas formas na sua subfamília Trichoglossinae, que compartilha sua família Trichoglossidae com *Loriculus* (Psittaculini) e *Micropsitta* (Micropsittini) (Tab. 1). Brereton (1963) mantém todas essas formas em sua família Loriidae (Tab. 2). Seguindo essa tendência, Smith (1975) e Collar (1998) mantêm táxon exclusivo para essas aves.

Christids *et al.* (1991a e 1991b) concluem que este grupo é monofilético, o que é consistentemente corroborado pelas hipóteses filogenéticas apresentadas em de Kloet e de Kloet (2005) e Matsumoto (2006). Estes estudos (cada qual restrito ao seu universo amostral) indicam, ainda, relação dessas aves com *Melopsittacus*, *Agapornis*, Micropsittini e Ciclopsittacini.

LINHAGENS FÓSSEIS

Além das linhagens modernas existem algumas linhagens fósseis, provenientes de depósitos do Eoceno Inferior e Médio da França, Inglaterra e Alemanha, bem como Estados Unidos da América. Os Psittaciformes atuais formam um grupo natural em relação a essas linhagens basais, que ainda não possuíam o bico modificado apomórfico dos Psittaciformes atuais (Mayr, 2005).

Uma dessas linhagens é reconhecida sob o nome Pseudasturidae, que contém alguns táxons zigodáctilos do Eoceno Inferior e Médio (Mayr, 2002b) e teve seus espécimes encontrados em depósitos em "London Clay", Messel, Geiseltal, e na formação "Green River" da América do Norte (Dyke e Cooper, 2000; Dike, 2001b; Mayr, 2002a, 2002b e 2005). Estas aves são notavelmente distintas dos Psittaciformes modernos e já tiveram sua posição indefinida (Mayr, 1998; Mayr, 2005), entretanto espécimes mais completos possibilitaram a proposição de hipóteses de seu relacionamento com os Psittaciformes (Mayr, 2002b e 2005).

Outra linhagem reconhecida (Mayr, 2005) refere-se a *Psittacopes* Mayr e Daniels, 1998, proveniente de "London Clay" e Messel que, para Mayr e Daniels (1998), dentre as linhagens basais, é a mais proximamente relacionada aos Psittaciformes atuais.

Quercypsittidae (*Quercypsitta* - Mourer-Chauviré, 1992), proveniente do Eoceno Superior de Quercy é a terceira linhagem reconhecida dos Psittaciformes do Paleógeno (Mayr, 2005).

Esses três táxons compartilham uma série de caracteres pós-cranianos com os Psittaciformes atuais, entretanto seus crânios não possuem os caracteres derivados típicos, sendo que os dois primeiros compartilham mais caracteres derivados com os Psittaciformes atuais do que o último. De acordo com a hipótese apresentada por Mayr (2002b e 2005) a relação entre esses táxons do Paleógeno com os Psittaciformes atuais é: (Pseudasturidae (*Quercypsitta*, *Psittacopes*, Psittaciformes)).

Além dessas aves do Paleógeno, existe um fóssil muito mais antigo, anterior à grande extinção que marcou o final do Cretáceo e início do Terciário. Este fóssil é procedente de sedimentos do Cretáceo da "Lance Formation" norte-americana (Stidham, 1998) e corresponde a um fragmento de mandíbula (apenas a sínfise) que, por ser extremamente côncava, por possuir a margem cranial arredondada, e por ter o canal neurovascular em forma de K, foi identificada como sendo de um representante da ordem em questão (Stidham, 1998). Entretanto, Dyke e Mayr (1999) não consideram esta identificação correta devido ao fato do material ser fragmentado, aos caracteres utilizados (que poderia ser de um dinossauro sem dentes e encontrado nos mesmos depósitos) e ao que se conhece dos táxons basais relacionados à ordem — que ainda não tinham a mandíbula derivada encontrada nos táxons atuais.

Biogeografia Histórica do Grupo

Quanto à história biogeográfica da ordem Psittaciformes existem duas principais correntes interpretativas contraditórias. A primeira, e mais antiga, tem como fundamento a procedência dos fósseis. Segundo esta corrente o grupo teria surgido nos continentes do norte (onde os fósseis foram encontrados) entre o Eoceno Superior e Mioceno Inferior (Mayr e Daniels, 1998) e teriam, posteriormente, se dispersado para os continentes do sul (Mayr, 1946 e Darlington, 1957).

A segunda corrente tem como evidências a distribuição atual dos Psittaciformes, hipóteses filogenéticas e estimativas para as datas de divergência entre as principais linhagens da ordem (Myiaki *et al.*, 1998; Tavares, 2005; de Kloet e de Kloet, 2005; Tavares, 2006; Matsumoto 2006).

As hipóteses da datação dos eventos de cladogênese, feitas por meio de modelos de datação molecular, indicam que esses grupos surgiram no final do Cretáceo, anteriormente à total separação

das massas de terra devido à fragmentação da Gondwana, fragmentação esta que gerou a conformação dos continentes do Hemisfério Sul como atualmente dispostos. Esta corrente sugere ainda que os Psittaciformes surgiram nos continentes do sul. Glenney (1954) propõe que esses animais teriam se originado na Antártica, numa época em que o clima neste continente era subtropical, e que teriam se dispersado para os demais continentes. Já Cracraft (1973, 1974, 2001) sugere que a fragmentação da Gondwana pode ter influenciado a distribuição atual e a diversificação dos Psittaciformes. Matsumoto (2006) e de Kloet e de Kloet (2005) concluem que nem todos os eventos de diversificação que geraram os grupos mais inclusivos podem ser explicados pela deriva continental, e hipóteses de dispersão e extinções maciças foram aventadas para explicar os padrões de distribuição atual, em conjunção com as hipóteses filogenéticas e de datações verificadas.

II. OBJETIVOS

Esta tese tem como objetivos:

1. aumentar o conhecimento da anatomia comparada da siringe de representantes da ordem Psittaciformes;
2. propor hipóteses filogenéticas, com base em caracteres morfológicos (osteológicos, principalmente cranianos, e anatômicos da siringe) entre representantes dessa ordem. Comparar as relações aqui obtidas, com aquelas disponíveis na literatura, buscando verificar a congruência entre os componentes resgatados nos diferentes estudos.
3. como consequência das informações levantadas e compiladas sugerir algumas mudanças no sistema classificatório dos Psittaciformes, apontando alguns pontos que devem ser futuramente estudados para tornar esse sistema filogeneticamente mais informativo.

III. JUSTIFICATIVA

Como visto até aqui, as hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura são baseadas, exclusivamente, em caracteres moleculares. A proposição de hipóteses baseadas em caracteres morfológicos, e a comparação dessas hipóteses com as disponíveis na literatura, possibilitará a verificação quanto às suas concordâncias e discordâncias, o que é vital para ampliar a compreensão da real filogenia da ordem e para melhor interpretação dos eventos evolutivos.

Esse incremento nas hipóteses de relações filogenéticas deverá contribuir para a formalização futura de um arranjo sistemático da ordem, arranjo este que, como visto até aqui, ainda é baseado essencialmente em métodos não-filogenéticos e que são fortemente incongruentes com as hipóteses filogenéticas existentes.

Tabela 1: Número de gêneros (e de espécies) da ordem Psittaciformes, bem como de seus principais subgrupos, nas diferentes regiões do planeta — de acordo com Rowley (1997) e Collar (1997).

	Neotropical	Etiópica	Oriental continental	Ilhas Pacífico/ Índico	Australiana continental	Nova Zelândia
Cacatuidae 6 (21)				2 (10)	5 (14)	
Psittacini 3 (12)		3 (12)				
Arini 32 (150)	32 (150)					
Platycercini 14 (37)				2 (12)	11(28)	1 (3)
Psittaculini 12 (66)		2 (11)	3 (16)	10 (19)	3 (5)	
Psittichadini 1 (1)				1 (1)		
Cyclopsittacini 3 (6)				3 (6)	1 (1)	
Micropsittini 1 (6)				1 (6)		
Strigopini 1 (1)						1 (1)
Nestorini 1 (2)						1 (2)
Loriinae 12 (32)				11 (35)	3 (5)	
Psittaciformes	32 (150)	5 (23)	3 (16)	30 (89)	23 (53)	3 (6)

Tabela 2: Diferentes propostas classificatória para a ordem Psittaciformes, evidenciando a evolução da sistemática do grupo.

Garrod (1874) Beddard (1898)	Salvadori (1891)
<p>Subordem Psittaci Família Palaeornithidae Subfamília Palaeornithinae - <i>Palaeornis</i> (=Psittacula), <i>Eclectus</i>, <i>Aprosmictus</i> (incl. <i>Eclectus</i>), <i>Eos</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Psittinus</i>, <i>Loriculus</i>, <i>Trichoglossus</i> (incl. <i>Glossopsitta</i>), <i>Lorius</i>. Subfamília Cacatuinae - <i>Calopsitta</i> (=Nymphicus), <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Cacatua</i>, <i>Licmetis</i> (=Cacatua), <i>Eolophus</i>. Subfamília Stringopinae - <i>Stringops</i> (=Strigops), <i>Euphema</i> (=Neophema), <i>Melopsittacus</i>, <i>Geopsittacus</i>, <i>Agapornis</i> Família Psittacidae Subfamília Arinae <i>Ara</i> (incl. <i>Propyrrhura</i>), <i>Conurus</i> (incl. <i>Aratinga</i>, <i>Nandayus</i>, <i>Myiopsitta</i>), <i>Bolborhynchus</i>, <i>Caica</i> (=Pionites), <i>Psittacus</i>, <i>Poecephalus</i> (=Poicephalus), <i>Nestor</i>. Subfamília Pyrrhurinae <i>Pyrrhura</i>, <i>Lathamus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Pyrrhulopsis</i> =Touit?. Subfamília Platycercinae - <i>Platycercus</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Psittacula</i> (=Forpus). Subfamília Chrysotinae - <i>Chrysotis</i> (=Amazona), <i>Pionus</i>, <i>Brotogeris</i>.</p>	<p>Ordem Psittaciformes Família Psittacidae Subfamília Platycercinae - <i>Eunymphicus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Purpureicephalus</i>, <i>Barnardius</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Northiella</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Neophema</i>, <i>Lathamus</i>, <i>Melopsittacus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>. Subfamília Cacatuinae - <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Probosciger</i>, <i>Nymphicus</i>, <i>Cacatua</i>, <i>Callocephalon</i>. Subfamília Nestorinae - <i>Nestor</i>. Subfamília Strigopinae - <i>Stringops</i> (=Strigops). Subfamília Loriinae - <i>Chalcopsitta</i>, <i>Eos</i>, <i>Pseudeos</i>, <i>Trichoglossus</i>, <i>Psitteteles</i> (part), <i>Lorius</i>, <i>Phigys</i>, <i>Vini</i>, <i>Glossopsitta</i>, <i>Charmosyna</i>, <i>Oreopsittacus</i>. Subfamília Cyclopsittacidae - <i>Opopsitta</i> (=Cyclopsitta), <i>Psittaculirostris</i>, <i>Neopsittacus</i> (=Psitteteles part.) Subfamília Nasiterninae - <i>Nasiternus</i> (=Micropsitta) Subfamília Palaeornithinae - <i>Prosopeia</i>, <i>Psittinus</i>, <i>Psittacella</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Electus</i>, <i>Alisterus</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Polytelis</i>, <i>Palaeornis</i> (=Psittacula), <i>Loriculus</i>, <i>Agapornis</i>, <i>Bolbopsittacus</i>, <i>Mascarinus</i> (não consta em Collar). Subfamília Psittacinae - <i>Psittacus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Psittichas</i>. Subfamília Pioninae - <i>Chrysotis</i> (=Amazona), <i>Pachynus</i> (=Graydidascalus), <i>Pionus</i>, <i>Deroptyus</i>, <i>Triclaria</i>, <i>Pionopsittacus</i> (incl. <i>Pionopsitta</i>, <i>Hapalopsittaca</i>, <i>Gypopsitta</i> part.), <i>Gypopsittacus</i> (<i>Gypopsitta</i> part.), <i>Urochroma</i>=Touit, <i>Caica</i> (=Pionites), <i>Poicephalus</i>. Subfamília Conurinae - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Cyanopsittacus</i> (=Cyanopsitta), <i>Ara</i> (incl. <i>Orthopsittaca</i>, <i>Propyrrhura</i>, <i>Diopsittaca</i>), <i>Rhynchopsittacus</i> (=Rhynchopsitta), <i>Conurus</i> (incl. <i>Guarouba</i>, <i>Aratinga</i>, <i>Nandayus</i>), <i>Conuropsis</i>+, <i>Cyanoliseus</i>, <i>Gnathosittaca</i> (=Ognorhynchus), <i>Henicognathus</i> (=Enicognathus), <i>Pyrrhura</i>, <i>Myiopsitta</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Psittacula</i> (=Forpus), <i>Brotogeris</i>.</p>
Mudge (1901)	Peters (1937)
<p>Ordem Psittaciformes Família Loriidae Subfamília Eosinae - <i>Eos</i>. Subfamília Loriinae - <i>Lorius</i>, <i>Vini</i>. Família Nestoridae - <i>Nestor</i>. Família Psittacidae Grupo1 Subfamília Psittaculinae - <i>Psittacula</i> (=Forpus), <i>Cyanoramphus</i>, <i>Nymphicus</i> (=Eunymphicus), <i>Pyrrhulopsis splendens</i>, <i>Pyrrhulopsis personata</i> (sinonímia não obtida segundo Salvadori 1891 =Touit), <i>Caica</i> (=Pionites). Subfamília Pyrrhurinae - <i>Loriculus</i>, <i>Pyrrhura</i>. Grupo2 Subfamília Bolborhynchinae - <i>Pezoporus</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Prioniturus</i>. Subfamília Tanygnathinae - <i>Poicephalus</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Ptistes</i> (=Aprosmictus), <i>Pionopsittacus</i> (=Pionopsitta). Subfamília Conurinae - <i>Psephotus</i>, <i>Conurus</i> (=Aratinga), <i>Paleornis</i> (=Psittacula), <i>Brotogeris</i>. Subfamília Psittacinae - <i>Deroptyus</i>, <i>Psittacus</i> Subfamília Eclectinae - <i>Eclectus</i>, <i>Coracopsis</i>. Subfamília Chrysotinae - <i>Cyanoliseus</i>, <i>Chrysotis</i> (=Amazona), <i>Ara</i>. Subfamília Cacatuinae - <i>Cacatua</i>, <i>Stringops</i>, <i>Microglossus</i> (=Probosciger), <i>Calopsittacus</i> (=Nymphicus), <i>Nasiterna</i>, <i>Calyptorhynchus</i>.</p>	<p>Ordem Psittaciformes Família Psittacidae Subfamília Strigopinae - <i>Strigops</i>. Subfamília Nestorinae - <i>Nestor</i>. Subfamília Loriinae - <i>Chalcopsitta</i>, <i>Eos</i>, <i>Trichoglossus</i>, <i>Psitteteles</i>, <i>Pseudeos</i>, <i>Domiciela</i> (=Lorius), <i>Phigys</i>, <i>Vini</i>, <i>Glossopsitta</i>, <i>Charmosyna</i>, <i>Oreopsittacus</i>, <i>Neopsittacus</i>, <i>Psittaculirostris</i>, <i>Opopsitta</i> (=Cyclopsitta), <i>Lathamus</i>. Subfamília Micropsittinae - <i>Micropsitta</i>. Subfamília Kakatoeinae - <i>Probosciger</i>, <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Callocephalon</i>, <i>Kakatoe</i> (=Cactua), <i>Eolophus</i>, <i>Nymphicus</i>. Subfamília Psittacinae - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Ara</i> (incl. <i>Cyanopsitta</i>, <i>Orthopsittaca</i>, <i>Propyrrhura</i>, <i>Diopsittaca</i>), <i>Aratinga</i> (incl. <i>Guarouba</i>), <i>Nandayus</i>, <i>Leptopsittaca</i>, <i>Conuropsis</i>+, <i>Cyanoliseus</i>, <i>Ognorhynchus</i>, <i>Rhynchopsitta</i>, <i>Pyrrhura</i>, <i>Microsittace</i> (=Bolborhynchus), <i>Enicognathus</i>, <i>Myiopsitta</i>, <i>Amoropsittaca</i> (=Psilopsiagon), <i>Psilopsiagon</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Forpus</i>, <i>Brotogeris</i>, <i>Nannopsittaca</i>, <i>Touit</i>, <i>Pionites</i>, <i>Pionopsitta</i>, <i>Gypopsitta</i>, <i>Hapalopsittaca</i>, <i>Graydidascalus</i>, <i>Pionus</i>, <i>Amazona</i>, <i>Triclaria</i>, <i>Deroptyus</i>, <i>Poicephalus</i>, <i>Psittacus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Psittichas</i>, <i>Lorius</i> (=Eclectus), <i>Geoffroyus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Mascarinus</i>+, <i>Psittacula</i>, <i>Polytelis</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Alisterus</i>, <i>Prosopeia</i>, <i>Psittacella</i>, <i>Psittinus</i>, <i>Agapornis</i>, <i>Loriculus</i>, <i>Platycercus</i> (incl. <i>Barnardius</i>), <i>Purpureicephalus</i>, <i>Northiella</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Neophema</i>, <i>Eunymphicus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Melopsittacus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>.</p>

Tabela 2: Continuação.

Verheyen (1956)	Brereton (1963)
<p>Ordem Psittaciformes Família Strigopidae - <i>Strigops</i> Família Cacatuidae - <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Probosciger</i>, <i>Cacatua</i>, <i>Callocephalon</i>. Família Psittacidae Subfamília Amazoninae - <i>Touit</i>, <i>Pionites</i>, <i>Pionopsitta</i>, <i>Gypopsitta</i>, <i>Hapalopsittaca</i>, <i>Graydidascalus</i>, <i>Pionus</i>, <i>Amazona</i>, <i>Triclaria</i>, <i>Deroptyus</i>. Subfamília Arinae - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Cyanopsitta</i>, <i>Ara</i>, <i>Orthopsittaca</i>, <i>Propyrrhura</i>, <i>Diopsittaca</i>, <i>Rhynchopsitta</i>, <i>Ognorhynchus</i>, <i>Guarouba</i>, <i>Aratinga</i>, <i>Nandayus</i>, <i>Leptopsittaca</i>, <i>Cyanoliseus</i>, <i>Pyrrhura</i>, <i>Enicognathus</i>, <i>Myiopsitta</i>, <i>Psilopsiagon</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Forpus</i>, <i>Brotogeris</i>, <i>Nannopsittaca</i>. Subfamília Psittaculinae - <i>Psittacula</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Mascarinus</i> (não consta em Collar). Subfamília Psittacinae - <i>Opopsitta</i> (=Cyclopsitta), <i>Psittaculirostris</i>, <i>Lorius</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Psittrichas</i>, <i>Psittacus</i>, <i>Poicephalus</i>, <i>Agapornis</i>, <i>Psittinus</i>, <i>Bolbopsittacus</i>. Família Platycercidae Subfamília Nymphicinae - <i>Nymphicus</i>. Subfamília Nestorinae - <i>Nestor</i>. Subfamília Polytelinae - <i>Polytelis</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Alisterus</i>, <i>Prosopaea</i>. Subfamília Platycercinae - <i>Cyanoramphus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Purpureicephalus</i>, <i>Barnardius</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Neophema</i>, <i>Eunymphicus</i>, <i>Melopsittacus</i>. Subfamília Lathaminae - <i>Lathamus</i>. Família Trichoglossidae Subfamília Trichoglossinae - <i>Chalcopsitta</i>, <i>Pseudeos</i>, <i>Eos</i>, <i>Vini</i>, <i>Glossopsitta</i>, <i>Phigys</i>, <i>Charmosyna</i>, <i>Oreopsittacus</i>, <i>Neopsittacus</i>, <i>Trichoglossus</i>, <i>Psitteuteles</i>. Subfamília Loriculinae - <i>Loriculus</i>. Subfamília Micropsittinae - <i>Micropsitta</i>.</p>	<p>Ordem Psittaciformes Superfamília Cacatuioidea Família Cacatuidae - <i>Strigops</i>, <i>Probosciger</i>, <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Callocephalon</i>, <i>Cacatua</i>. Família Palaeornithidae - <i>Tanygnathus</i>, <i>Electus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Psittacula</i>, <i>Psittinus</i>. Família Amazonidae - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Ara</i>, <i>Aratinga</i>, <i>Pyrrhura</i>, <i>Pionites</i>, <i>Pionopsitta</i>, <i>Deroptyus</i>, <i>Amazona</i>, <i>Brotogeris</i>, <i>Pionus</i>. Família Psittacidae - <i>Psittacus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Poicephalus</i>, <i>Psittrichas</i>, <i>Prosopaea</i>. Superfamília Platycercoidea Família Nestoridae - <i>Nestor</i>. Família Loriidae - <i>Trichoglossus</i>, <i>Vini</i>, <i>Chalcopsitta</i>, <i>Eos</i>, <i>Domiciela</i>=<i>Lorius</i>, <i>Glossopsitta</i>. Família Alisteridae - <i>Alisterus</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Polytelis</i>, <i>Nymphicus</i>. Família Pezoporidae - <i>Melopsittacus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>. Família Platycercidae - <i>Neophema</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Lathamus</i>, <i>Eunymphicus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Barnardius</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Purpureicephalus</i>. Família Forpidae - <i>Forpus</i>, <i>Amoropsittaca</i> (=Psilopsiagon), <i>Bolborhynchus</i>.</p>
Smith (1975)	Rowley (1997) e Collar (1997)
<p>Ordem Psittaciformes Família Psittacidae Tribo Cacatuini - <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Probosciger</i>, <i>Nymphicus</i>, <i>Cacatua</i>, <i>Callocephalon</i>. Tribo Loriini - <i>Chalcopsitta</i>, <i>Eos</i>, <i>Pseudeos</i>, <i>Trichoglossus</i>, <i>Psitteuteles</i>, <i>Lorius</i>, <i>Phigys</i>, <i>Vini</i>, <i>Glossopsitta</i>, <i>Charmosyna</i>, <i>Oreopsittacus</i>, <i>Neopsittacus</i>. Tribo Psittrichasini - <i>Psittrichas</i>. Tribo Nestorini - <i>Nestor</i>. Tribo Strigopini - <i>Strigops</i>. Tribo Micropsittini - <i>Micropsitta</i>. Tribo Psittaculirostrini (=Cyclopsittacini) - <i>Opopsitta</i> (=Cyclopsitta), <i>Psittaculirostris</i>. Tribo Platycercini - <i>Eunymphicus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Purpureicephalus</i>, <i>Barnardius</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Northiella</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Neophema</i>, <i>Lathamus</i>, <i>Melopsittacus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>. Tribo Psittaculini - <i>Prosopaea</i>, <i>Psittinus</i>, <i>Psittacella</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Electus</i>, <i>Alisterus</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Polytelis</i>, <i>Psittacula</i>, <i>Loriculus</i>, <i>Agapornis</i>, <i>Bolbopsittacus</i>, <i>Mascarinus</i>. Tribo Psittacini - <i>Psittacus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Poicephalus</i>. Tribo Arini - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Cyanopsitta</i>, <i>Ara</i>, <i>Orthopsittaca</i>, <i>Propyrrhura</i>, <i>Diopsittaca</i>, <i>Rhynchopsitta</i>, <i>Ognorhynchus</i>, <i>Guarouba</i>, <i>Aratinga</i>, <i>Nandayus</i>, <i>Leptopsittaca</i>, <i>Cyanoliseus</i>, <i>Pyrrhura</i>, <i>Enicognathus</i>, <i>Myiopsitta</i>, <i>Psilopsiagon</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Forpus</i>, <i>Brotogeris</i>, <i>Nannopsittaca</i>, <i>Touit</i>, <i>Pionites</i>, <i>Pionopsitta</i>, <i>Gypopsitta</i>, <i>Hapalopsittaca</i>, <i>Graydidascalus</i>, <i>Pionus</i>, <i>Amazona</i>, <i>Triclaria</i>, <i>Deroptyus</i>.</p>	<p>Ordem Psittaciformes Família Cacatuidae Subfamília Calyptorhynchinae - <i>Calyptorhynchus</i>, <i>Probosciger</i>. Subfamília Nymphicinae - <i>Nymphicus</i>. Subfamília Cacatuinae - <i>Cacatua</i>, <i>Eolophus</i>, <i>Callocephalon</i>. Família Psittacidae Subfamília Loriinae - <i>Chalcopsitta</i>, <i>Eos</i>, <i>Pseudeos</i>, <i>Trichoglossus</i>, <i>Psitteuteles</i>, <i>Lorius</i>, <i>Phigys</i>, <i>Vini</i>, <i>Glossopsitta</i>, <i>Charmosyna</i>, <i>Oreopsittacus</i>, <i>Neopsittacus</i>. Subfamília Psittacinae Tribo Psittrichadini - <i>Psittrichas</i>. Tribo Nestorini - <i>Nestor</i>. Tribo Strigopini - <i>Strigops</i>. Tribo Micropsittini - <i>Micropsitta</i>. Tribo Cyclopsittacini - <i>Cyclopsitta</i>, <i>Psittaculirostris</i>, <i>Bolbopsittacus</i>. Tribo Platycercini - <i>Prosopaea</i>, <i>Eunymphicus</i>, <i>Cyanoramphus</i>, <i>Purpureicephalus</i>, <i>Barnardius</i>, <i>Platycercus</i>, <i>Northiella</i>, <i>Psephotus</i>, <i>Neopsephotus</i>, <i>Neophema</i>, <i>Lathamus</i>, <i>Melopsittacus</i>, <i>Pezoporus</i>, <i>Geopsittacus</i>. Tribo Psittaculini - <i>Psittinus</i>, <i>Psittacella</i>, <i>Geoffroyus</i>, <i>Prioniturus</i>, <i>Tanygnathus</i>, <i>Electus</i>, <i>Alisterus</i>, <i>Aprosmictus</i>, <i>Polytelis</i>, <i>Psittacula</i>, <i>Loriculus</i>, <i>Agapornis</i>. Tribo Psittacini - <i>Psittacus</i>, <i>Coracopsis</i>, <i>Poicephalus</i>. Tribo Arini - <i>Anodorhynchus</i>, <i>Cyanopsitta</i>, <i>Ara</i>, <i>Orthopsittaca</i>, <i>Propyrrhura</i>, <i>Diopsittaca</i>, <i>Rhynchopsitta</i>, <i>Ognorhynchus</i>, <i>Guarouba</i>, <i>Aratinga</i>, <i>Nandayus</i>, <i>Leptopsittaca</i>, <i>Cyanoliseus</i>, <i>Pyrrhura</i>, <i>Enicognathus</i>, <i>Myiopsitta</i>, <i>Psilopsiagon</i>, <i>Bolborhynchus</i>, <i>Forpus</i>, <i>Brotogeris</i>, <i>Nannopsittaca</i>, <i>Touit</i>, <i>Pionites</i>, <i>Pionopsitta</i> (incl. <i>Gypopsitta</i>), <i>Hapalopsittaca</i>, <i>Graydidascalus</i>, <i>Pionus</i>, <i>Amazona</i>, <i>Triclaria</i>, <i>Deroptyus</i>.</p>

IV. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barrowclough, G. F.; Groth, J. G.; Mertz, L. A. 2004. **Phylogenetic relationships among parrots**. One Hundred and Twenty-Second Stated Meeting of the American Ornithologist's Union. 16-21 August, Laval, Quebec.
- Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J. E.; Evans, H. E.; Berge, J. C. 1993. **Handbook of avian anatomy: *Nomina Anatomica Avium***, 2ed., p. 45-132. Cambridge: Nuttall Ornithological Society.
- Beddard F. E. 1898. **Structure and classification of birds**. London: Longsman, Green and Co. 548 p.
- Beddard, F. E.; Parson, F. G. 1893. On certain points in the anatomy of parrots bearing their classification. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1893, p. 506-14.
- Berlioz, J. 1941. Recherches ostéologiques sur le crâne des perroquets. **Oiseau Revue fr. Orn.**, v. 11, p. 17-36.
- Berman, S. L.; Raikow, R. J. 1982. The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes). **Auk**, v. 99, n. 1, p. 41-57.
- Brereton, J. L. 1963. Evolution within the Psittaciformes. In: **Proc. XIII Int. Orn. Congr. Ithaca**, New York: American Ornithologists' Union. p. 499-517.
- Brown, D. M.; Toft, C. A. 1999. Molecular systematic and biogeography of the cockatoos (Psittaciformes: Cacatuidae). **Auk**, v. 116, n. 1, p. 141-57.
- Burton, P. J. K. 1974. Jaw and tongue features in Psittaciformes and other orders with special reference to anatomy of the tooth-billed pigeon (*Didunculus strigirostris*). **J. Zool. Lond.**, v. 174, p. 255-76.
- Caparroz, R.; Pacheco, J. F. 2006. A homonymy in Psittacidae: new name for *Salvatoria* Miranda-Ribeiro. **Rev. Bras. Orn.**, v. 14, n. 2, 174-75.
- Christidis, L.; Schodde, R.; Shaw, D. D.; Maynes, S. F. 1991a. Relationships among the Australo-Pauan parrots, lorikeets and cockatoos (Aves; Psittaciformes): protein evidence. **Condor**, v. 93, p. 302-17.
- Christidis, L.; Shaw, D. D.; Schodde, R. 1991b. Chromosomal evolution in parrots, lorikeets and cockatoos (Aves: Psittaciformes). **Hereditas**, v. 114, p. 47-56.
- Collar, N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.). **Handbook of the birds of the world**. v. 4. Sandgrouse to Coochos. p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology and the evolution and biogeography of birds. **J. Zool. Lond.**, v.169, p. 455-545.
- Cracraft, J. 1974. Continental drift and vertebrate distribution. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, v. 5, p. 215-61.
- Cracraft, J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event. **Proc. Roy. Soc. London**, ser. B, v. 268, p. 459-69.
- Darlington, P. J. 1957. **Zoogeography: the geographical distribution of animals**. London: Chapman & Hall. 675p.

- de Kloet, R. S.; de Kloet, S. R. 2005. The evolution of the spindlin gene in birds: sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. **Mol. Phylog. Evol.**, v. 56, p. 706-21.
- Dike, G. J. 2001b. Fossil pseudasturid birds (Aves, Pseudasturidae) from the London Clay. **Bull. Nat. Hist. Mus. Lond.** (Geology), v. 57, p. 1-4.
- Dyke, G. J.; Cooper, J. H. 2000. A new psittaciform bird from the London Clay (Lower Eocene) of England. **Palaeont.**, v. 43, p. 271-85.
- Dyke, G. J.; Mayr, G. 1999. Did parrots exist in the Cretaceous period? **Nature**, v. 399, p. 317-8.
- Dyke, G. J.; van Tuinen, M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. **Zool. Journ. Linn. Soc.**, v. 141, p. 153-77.
- Ericson, P. G. P.; Anderson, C. L.; Britton T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Källersjö, M.; Ohlson, J. I.; Parsons, T. J.; Zuccon D.; Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. **Biol. Lett.**, 2006, p. 1-6.
- Forbes, W. A. 1879. On the systematic position of the genus *Lathamus* of Losson. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1879, p. 166-74.
- Forshaw, J. M. 1981, **Parrots of the world**. 2. ed. Melbourne: Landsdone Press. 584 p. /Reimpressão de 1973/.
- Gaban-Lima, R. 2001. **Anatomia comparada da siringe de alguns representantes da tribo Arini (Aves, Psittaciformes)**. São Paulo, 137 p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Gaban-Lima, R.; Höfling, E. 2002. Comparative anatomy of the syrinx in Arini parrots (Psittacidae: Arini). 23rd. International Ornithological Congress, 2002, Beijing, **Abstract...** 324.
- Gaban-Lima, R.; Höfling, E. 2006. Comparative anatomy of the syrinx in the tribe Arini (Aves: Psittacidae). **Braz. J. morphol. Sci.** v. 23, n. 3-4, p. 501-12.
- Gaban-Lima, R.; Höfling, E., 1998. Estudo anatômico da siringe de *Aratinga leucophthalmus*, *Amazona aestiva*, *Amazona brasiliensis* e *Triclaria malachitacea* (Aves, Psittacidae). In: VI Simpósio de Iniciação Científica da Universidade de São Paulo, 1998, Ribeirão Preto, **Resumos...** Ribeirão Preto, USP, p. 273.
- Gaban-Lima, R.; Raposo, M.; Höfling, E. 2002. Description of a new species of *Pionopsitta* (Aves, Psittacidae) endemic to Brazil. **Auk**, v. 119, n. 3, p. 815-19.
- Gadow, H. 1892. On the classification of birds. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1892, p. 229-56.
- Garrod, A. H. 1873a. On the value in classification of a peculiarity in the anterior margin of the nasal bones of certain birds. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1873, p. 33-8.
- Garrod, A. H. 1873b. On the carotid arteries of birds. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1873, p. 457-72.
- Garrod, A. H. 1874. On certain muscles of birds and their value in classification. Part II. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1874, p. 111-24.
- Garrod, A. H. 1876. Notes on the anatomy of certain parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1876, p. 691-2.
- Glenny, F. H. 1951. A systematic study of the main arteries in the region of the heart - Aves XVIII. Psittaciformes, part 1. **Ohio J. Sci.**, v. 51, n.6, p. 347-52.
- Glenny, F. H. 1954. Antarctica as a center of origin of birds. **Ohio J. Sci.**, v. 54, p. 307-14.

- Glenny, F. H. 1955. Modifications of patterns in the aortic arch of birds and their phylogenetic significance. **Proc. U. S. Natl. Mus.**, v. 104, p. 525-621.
- Glenny, F. H. 1957. A revised classification of the Psittaciformes based on the carotid artery arrangement patterns. **Ann. Zool.**, v. 2, p. 47-56.
- Glenny, F. H. 1959. Specific and individual variation in reduction of the clavicles in parrots. **Ohio J. Sci.**, v. 59, p. 321-2.
- Güntert, M.; Ziswiler, V. 1972. Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungs-trakt nektarfressender Papageien. **Rev. Suisse Zool.**, v. 79, p. 1016-26.
- Holyoak, D. T. 1972. The relation of *Nymphicus* to the Cacatuinae. **Emu**, v. 72, p. 77-8.
- Holyoak, D. T. 1973. Comments on the taxonomy and relationships in the parrots subfamilies Nestorinae, Loriinae and Platycercinae. **Emu**, v. 73, p. 157-76.
- Homberger, D. G.; Ziswiler, V. 1972. Funktionell-morphologische Untersuchungen am Schnabel von Papageien. **Rev. Suisse Zool.**, v. 79, p. 1038-47.
- Huxley, T. H. 1867. On the classification of birds; and the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1867, p. 415-73.
- Livezey B. C.; Zusi, R. L. 2001 Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. **Neth. J. Zool.**, v. 51, n. 2, p. 179-205.
- Livezey, B. C. 1992. Morphological corollaries and ecological implications of flightlessness in the Kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*). **J. Morph.**, v. 213, n. 1, p. 105-45.
- Matsumoto, T. E. 2006. **Estudo do monofiletismo da tribo Arini (Aves, Psittacidae) inferido por seqüências de DNA mitocondrial e nuclear**. São Paulo, 51 p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Mayr, E. 1946. History of North American bird fauna. **Wilson Bull.**, v. 58, p. 1-41.
- Mayr, E.; Amadon, D. 1951. A classification of recent birds. **Amer. Mus. Novitates**, n. 1956, 42 p.
- Mayr, G. 1998. A new family of Eocene zygodactyl birds. **Senckenberg. Leth.**, v. 78, p. 199-209.
- Mayr, G. 2002a. Avian remains from the Middle Eocene of the Geiseltal (Sachsen-Anhalt, Germany). In: **Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution**, Beijing, 1-4 June 2000 (eds. Z. Zhou and F. Zhang), pp. 77-96. Science Press, Beijing.
- Mayr, G. 2002b. On the osteology and phylogenetic affinities of the Pseudasturidae – Lower Eocene stem-group representatives of parrots (Aves, Psittaciformes). **Zool. Journ. Linn. Soc.**, v. 136, p. 715-29.
- Mayr, G. 2005. The Paleogene fossil record of birds in Europe. **Biol. Rev.**, v. 80, p. 515-42.
- Mayr, G.; Daniels, M. 1998. Eocene parrots from Messel (Hessel, Germany) and the London Clay of Walton-on-the-Naze (Essex, England). **Senckenberg. Leth.**, v. 78, p. 157-77.
- McKittrick, M. C. 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. **Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.**, n. 179, 85 p.
- Mivart, st. G. 1895. On the hyoid bone of certain parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1895, p. 162-74.
- Mivart, st. G. 1896a. On the hyoid bone of *Nestor meridionalis* and *Nanodes discolor*. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1896, p. 236-40.
- Mivart, st. G. 1896b **A monograph of the lorries, or brush-tongued parrots, composing the family Loriidae**. London: R. H. Porter. 193 p.

- Miyaki, C. M.; Mantioli, S. R.; Burke, T.; Wajntal, A. 1998. Parrot evolution and paleogeographical: mitochondrial DNA evidence. **Mol. Biol. Evol.**, v. 15, n.5, p. 544-51.
- Miyaki, C. Y.; Duarte, J. M. B.; Caparroz, R.; Nunes, A. L. V.; Wajntal, A. 1997. Sex identification of New World parrots (Psittacidae, Aves) using the human minisatellite probe 33.15. **Auk**, v. 114, n. 3, p. 516-20.
- Miyaki, C. Y.; Hanotte, O.; Wajntal, A.; Burke, T. 1992. Sex typing of *Aratinga* parrots using the human minisatellite probe. **Nucleic. Acids Res.**, v. 20, p. 5235-6.
- Miyaki, C. Y.; Hanotte, O.; Wajntal, A.; Burke, T. 1993. Characterization and applications of multilocus DNA fingerprinting in Brazilian endangered macaws. In: Pena, S. D. J.; Chakraborty, R.; Epplen, L. T.; Jeffreys, A. J. (eds.). **DNA fingerprinting: the state of the science**. p. 395-411, Basel: Birkhäuser Verlag.
- Miyaki, C. Y.; Hanotte, O.; Wajntal, A.; Burke, T. 1995. DNA fingerprinting in the endangered parrots *Aratinga guarouba* and the *Aratinga* species. **Braz. J. Genet.**, v. 18, p. 405-11.
- Montón, M. 1977. Algunos aspectos significativos en la adaptación de los psitácidos de Sudamérica. **Rev. Parque Zool. Barcelona**, v. 30, p. 19-22.
- Mourer-Chauviré, C. 1992. Une nouvelle famille de perroquets (Aves, Psittaciformes) dans l'Eocène Supérieur des phosphorites du Quercy, France. **Geobios**, v. 14, p. 169-77.
- Mudge, G. P. 1902. On the myology of the tongue of parrots, with a classification of the order, based upon the structure of the tongue. **Trans. Zool. Soc. London**, v. 16, p. 211-78.
- Oliveira-Marques, A. R. 2006. **Filogenia molecular das espécies do gênero Ara (Psittaciformes, Aves)**. São Paulo, 52 p. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Peters, J. L. 1937. **Check-list of birds of the world**. v. 3. Cambridge, Harvard University Press.
- Ribas C. C.; Joseph, L.; Miyaki, C. Y. 2006. Molecular systematics and patterns of diversification in *Pyrrhura* (Psittacidae), with special reference to the *picta-leucotis* complex. **Auk**, v. 123, n. 3, p. 660-80.
- Ribas, C. C. 2004. **Diferenciação entre espécies de psitacídeos (Psittaciformes; Aves) das florestas Amazônica e Atlântica estudada através do sequenciamento do DNA mitocondrial**. São Paulo, 151 p. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Ribas, C. C.; Gaban-Lima, R.; Miyaki, C. Y.; Cracraft, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus "*Pionopsitta*" (Aves; Psittacidae). **J. Biogeog.**, v. 32, n. 8, p. 1409-27.
- Ribas, C. C.; Miyaki, C. Y. 2004. Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the '*solstitialis*' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 30, p. 663-75.
- Rowley, I. 1997. Family Cacatuidae (Cockatoos). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.) **Handbook of the birds of the world**. v. 4, p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- Salvadori, T. 1891. **Catalogue of the Psittaci, or parrots, in the collection of the British Museum. Catalogue of the Birds in the collection of the British Museum**, v. 20. London: Longman and Company.
- Sibley, C. G. 1960. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. **Ibis**, v. 102, p. 215-84.
- Smith, A. G. 1975. Systematics of parrots. **Ibis**, v. 117, p. 18-68.

- Stidham, T. A. 1998. A lower jaw from a Cretaceous parrots. **Nature**, v. 326, p. 29-30.
- Tavares, E. S. 2001. **Estudo filogenético entre gêneros de psitacídeos (Psittacidae, Aves) baseado em sequência de DNA mitocondrial**. São Paulo, 105 p. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Tavares, E. S. 2005. **Relações Filogenéticas, biogeografia histórica e evolução da organização de genes mitocondriais dos psitacídeos neotropicais (Arini: Psittacidae: Psittaciformes)**. São Paulo, 86 p. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Tavares, E. S.; Baker, A. J.; Pereira, L. S.; Miyaki, C. Y. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Syst. Biol.**, v. 55, n. 3, p. 454–70.
- Tavares, E. S.; Miyaki, C. Y. 2000. Análise filogenética entre psitacídeos de cauda longa (Psittacidae, Aves) através da análise da sequência de DNA mitocondrial. In: VIII CONGRESSO BRASILEIRO DE ORNITOLOGIA, **Resumos...** Florianópolis: Sociedade Brasileira de Ornitologia, resumo 70.
- Tavares, E. S.; Yamashita, C.; Miyaki, C. Y. 2004. Phylogenetic relationships among some Neotropical parrots genera (Psittacidae) based on mitochondrial sequences. **Auk**, v. 121, n. 1, p. 230-42.
- Thompson, A. W. 1899. On characteristic points in the cranial osteology in parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1899, p. 9-46.
- Verheyen, R. 1956. Analyse du potential morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. **Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique**, v. 32, n. 55, p. 1-54.
- Wetmore, A. 1960. A classification for the birds of the world. **Smithson. Misc. Coll.**, v. 139, n. 2, p. 1-37.

CAPÍTULO 2

ANATOMIA COMPARADA DA SIRINGE DE REPRESENTANTES DA ORDEM PSITTACIFORMES (AVES), COM MAIOR ENFOQUE NA TRIBO ARINI

RESUMO

A siringe é o órgão responsável pela geração da grande maioria das vocalizações das aves. Por variar muito anatomicamente entre os grupos de aves o conhecimento prévio destas variações é de suma importância para estudos de anatomia funcional e de sistemática filogenética. Com o objetivo de acessar e descrever as variações morfológicas existentes na siringe de representantes da ordem Psittaciformes foram analisadas, comparativamente, 215 espécimes distribuídos em 77 espécies de 40 gêneros. É apresentada uma gama de variações antes desconhecidas, que são confrontadas com o conhecimento que se tinha da morfologia da siringe dos Psittaciformes. Das variações detectadas, parte ocorre em estruturas que, provavelmente, estão envolvidas na produção dos sons, o que deverá ser levado em consideração em futuros estudos de anatomia funcional. Diversos caracteres levantados sugerem a presença de sinal filogenético pela congruência entre a distribuição dos estados nos táxons e hipóteses de grupamentos monofiléticos propostos na literatura. Parte das variações detectadas, inclusive aquelas com sinal filogenético, mostram-se polimórficas intra-especificamente, o que reforça a importância da utilização de séries de exemplares em estudos de anatomia da siringe.

ABSTRACT

The syrinx is the organ responsible for producing the vast majority of bird vocalizations. Because its anatomy varies greatly among bird taxa, prior knowledge of variations is extremely important to studies of functional anatomy and phylogenetic systematics. With the aim of accessing and describing morphological variation in birds of the order Psittaciformes, syrinxes of 215 specimens belonging to 77 species and 40 genera were comparatively analyzed. A number of previously unknown variations is highlighted and confronted with the knowledge produced to date on the morphology of the syrinx in Psittaciformes. Some of the detected variations occur in structures probably involved in sound production and this should be taken into consideration in future studies of functional anatomy. Several characters suggest the presence of a phylogenetic signal, given the congruence between their distribution among taxa and the hypotheses regarding monophyletic groupings proposed in the literature. Some of the variations found, including those suggesting a phylogenetic signal, are intraspecifically polymorphic, which reinforces the importance of using series of specimens in studies of syrinx anatomy.

I. INTRODUÇÃO

A ordem Psittaciformes – grupo que inclui as cacatuas, calopsitas, periquitos, araras, papagaios e afins – é dividida em duas famílias de acordo com Collar (1997) e Rowley (1997): Cacatuidae (21 espécies em seis gêneros), cujos representantes possuem uma crista de penas eréteis na cabeça, e Psittaciformes (332 espécies em 78 gêneros) que não possuem tais penas. Na família Psittacidae alguns grupos podem ser reconhecidos: Loriinae (53 espécies em 12 gêneros), Psittichadini (uma espécie), Strigopini (uma espécie), Nestorini (duas espécies em um gênero), Micropsittini (seis espécies em um gênero), Cyclopsittacini (seis espécies em três gêneros), Platycercini (37 espécies em 14 gêneros), Psittaculini (66 espécies em 12 gêneros) Psittacini (12 espécies em três gêneros) e Arini (150 espécies em 31 gêneros) (de acordo com Collar 1997 e Rowley 1997). Os Psittaciformes têm uma distribuição tipicamente gonduânica, abrangendo as regiões Neotropical, Etiópica, Oriental e Australiana. Enquanto a maioria dos grupos supracitados de Psittaciformes são encontrados nas regiões Oriental e Australiana, alguns Psittaculini atingiram a região Etiópica, e as tribos Psittacini e Arini são endêmicas das regiões Etiópica e Neotropical, respectivamente (ver Tab. 1 do Capítulo 1).

A siringe é o órgão responsável pela produção dos sons vocais das aves e está presente, provavelmente, em todas elas. Por variar muito anatomicamente, mesmo em grupos menos abrangentes, estudos da anatomia comparada desse órgão contribuem tanto para ajudar a desvendar os mecanismos envolvidos na produção e modulação dos sons, quanto para auxiliar na proposição de hipóteses filogenéticas e classificatórias dos táxons.

Esse órgão é sustentada por um arcabouço esquelético, modificado do restante do tubo respiratório. Estas modificações, freqüentemente, fornecem suporte às membranas (que vibram para produzir os sons) e aos músculos (que controlam o fluxo de ar, bem como a tensão e a posição das membranas e de todo tubo respiratório).

As siringes são, tradicionalmente, classificadas como traqueal, bronquial ou traqueobronquial de acordo com sua posição em relação ao tubo respiratório (King, 1989; Gaunt e Gaunt, 1985b). Entretanto, essa classificação mostra-se subjetiva, já que a siringe pode estar situada nas imediações da bifurcação do tubo e pode não ter seus limites bem definidos, tornando-se difícil sua inclusão em qualquer uma das categorias. Por exemplo, para Nottebohn (1976) a siringe dos Psittaciformes é traqueobronquial, enquanto que para Gaunt e Gaunt (1985a e 1985b) ela é traqueal.

Na maioria dos grupos de Aves a siringe é delimitada cranialmente pelo *tympanum*, que é um cilindro rígido formado pela firme aposição, ou fusão, de alguns elementos esqueléticos (King, 1993). Além dessa, outras modificações que ocorrem com frequência nos elementos esqueléticos são para fornecer suporte às membranas e à musculatura, ou simplesmente para alterar o formato da luz do tubo respiratório.

As membranas são, na maioria das vezes, constituídas por uma lâmina fina e elástica posicionada na parede do tubo respiratório, entre os elementos esqueléticos, ou no espaço formado pela redução de porções de um ou mais desses elementos.

A produção do som nas aves, geralmente, é controlada pelos músculos traqueais ou extrínsecos da siringe, que colocam este órgão, e a traquéia, na conformação adequada à produção dos sons (Gaunt e Gaunt, 1985b; Brackenbury, 1989). O *M. sternotrachealis* na maioria das aves origina-se no esterno e insere-se na traquéia. O *M. tracheolateralis* origina-se na glote, percorre lateralmente a traquéia, e se insere na porção caudal da traquéia ou na porção cranial dos brônquios, na região da siringe (King, 1989 e 1993; Brackenbury, 1989). Por esse músculo possuir, muitas vezes, sua inserção na siringe Beddard e Parson (1893) e Beddard (1898) consideram-no músculo siringeal. Em alguns grupos de aves (*e.g.* Passeriformes, Psittaciformes, Steatornithidae etc.) existe musculatura restrita à siringe que recebe o nome de músculos siringeais ou intrínsecos da siringe. Os músculos da traquéia e da siringe são inervados pelo *R. tracheosyringealis* do *N. hypoglossocervicalis* (XII nervo craniano) (Bubién-Waluszewska, 1981 com alteração nomenclatural de Dubbeldam, 1993).

II. OBJETIVO

Este capítulo tem como objetivo ampliar o conhecimento que se tem das variações morfológicas existentes na siringe das aves da ordem Psittaciformes, com ênfase na tribo Arini, bem como fornecer informações importantes para futuros estudos, tanto de anatomia funcional como filogenéticos.

III. MATERIAL E MÉTODOS

Neste estudo foram utilizados 215 espécimes distribuídos em 77 espécies de 40 gêneros de Psittaciformes. Em adição à amostragem dos Arini (tribo que contou com mais táxons examinados) foram estudados representantes de Cacatuidae (*Cacatua*), Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*), Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*) e Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus* e *Coracopsis*) – de acordo com a nomenclatura de Rowley (1997) e Collar (1997). Os espécimes utilizados neste estudo pertencem às coleções Ornitológicas do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e da Coleção de Aves do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (AZUSP). O **Anexo I** apresenta a relação dos espécimes analisados acompanhados de seus números de registro nas instituições de origem. A ordem taxonômica e a nomenclatura dos táxons segue Collar (1997) e Rowley (1997), com exceção da adoção do gênero *Gypopsitta* (Ribas *et al.*, 2005), visto que o gênero *Pionopsitta* como mencionado por Collar (*op. cit.*) não é monofilético (Gaban-Lima *et al.*, 2003; Ribas *et al.*, 2005), além do reconhecimento da espécie *G. aurantiocephala* (Gaban-Lima *et al.*, 2002) descrita mais recentemente. Outra modificação adotada foi o reconhecimento do gênero monoespecífico *Alipiopsitta* (para *Amazona xanthops*) de acordo com Caparroz e Pacheco (2006).

Os espécimes utilizados neste estudo encontravam-se conservados em etanol 70% v/v e a região do tubo respiratório onde se localiza a siringe foi retirada para sua posterior observação.

A musculatura e a inervação da siringe foram analisadas no material conservado em etanol 70% v/v. O suporte esquelético foi observado no material diafanizado, corado com vermelho de alizarina (que cora estruturas calcificadas) e azul de alcian (que cora cartilagens), conservado em glicerina 80% v/v de acordo com o procedimento descrito em Gaban-Lima (2001).

As siringes foram analisadas, descritas e fotografadas com Estereomicroscópio (Opton modelo TIM 2T) equipado com câmera digital (DCE-01).

A nomenclatura utilizada segue a *Nomina Anatomica Avium* (King, 1993), exceto quanto à identificação das séries de elementos esqueléticos e na sua individualização. Para tal, utilizou-se a nomenclatura proposta por Ames (1971), por ser mais adequada para a proposição das hipóteses de homologias entre os elementos. Essa proposta separa os elementos em duas séries (“A” e “B”), de

acordo com alguns critérios, e os individualiza numerando-os a partir do contato entre essas séries. Neste estudo os critérios utilizados foram: (1) posição em relação à *Mem. tympaniformis lateralis*, onde os elementos A são craniais e os B caudais; (2) composição geral do elemento, sendo os A, principalmente, calcificados e os B cartilagosos; e (3) posição em relação à inserção da musculatura siringeal, com os elementos B diretamente sob a influência do *M. syringealis superficialis* e os A situados em uma posição cranial à inserção do *M. syringealis profundus*.

A principal dificuldade detectada esteve na individualização dos elementos e no estabelecimento das hipóteses de homologias nos estados dos caracteres. Como os elementos esqueléticos são numerados a partir do contato entre as séries A e B, a completa redução, fusão ou o surgimento de um novo elemento faz com que sejam perdidas as relações de homologia entre os elementos seguintes. Desta forma, indícios como fragmentos, espaços incomuns entre os elementos e as relações de suas formas gerais nas diferentes espécies foram levados em consideração no momento em que se faz a individualização das peças esqueléticas.

Com a finalidade de introduzir a terminologia utilizada e tornar o texto mais compreensivo é apresentada, inicialmente, descrição geral da morfologia da siringe no grupo estudado e, em seguida, são apresentadas as principais variações detectadas.

IV. RESULTADOS

1. Descrição geral

A siringe nos Psittaciformes é delimitada cranialmente pelo *tympanum* (Fig. 1) (formado pela fusão de alguns elementos A completos). O *tympanum* possui, em seu bordo caudal, dois processos grosseiramente triangulares projetados caudalmente — os processos ventral e dorsal do *tympanum* (Fig. 1).

Caudalmente ao *tympanum*, e articuladas a ele, existem duas peças planas e posicionadas lateralmente à traquéia, que suportam a porção cranial da *Mem. tympaniformis lateralis*, aqui denominadas placas timpânicas (Fig. 1) [sinonímia: *tympanum* para Nottebohm (1976); elemento T1 para Gaunt e Gaunt (1985a e 1985b); elementos traqueossiringeais 5 e 6 em *Ara ararauna*, 7 e 8 em *Myopsitta monachus* e 6 em *Melopsittacus undulatus* para King (1989 e 1993)]. As placas timpânicas foram interpretadas neste estudo como sendo o elemento A1 dividido medialmente, tanto ventral quanto dorsalmente (Fig. 1). Da borda caudal das placas timpânicas projetam-se, um no vértice ventral e outro no dorsal, os processos ventrais e dorsais das placas timpânicas (Fig. 1).

Nas placas timpânicas delimitam-se duas regiões: uma espessa e esponjosa, semelhante aos elementos A constituintes do *tympanum*, que ocupa a porção mais cranial, incluindo os processos caudais e seus bordos ventral, cranial e dorsal; e outra constituída por tecido calcificado delgado e membranoso, que ocupa a porção caudal das placas até o seu bordo caudal (Fig. 2).

Os elementos B são sempre pares e incompletos medialmente (Fig. 1); os B mais craniais são, em geral, côncavos cranialmente e possuem a região lateral plana, que varia muito em extensão. Em direção caudal estas regiões diminuem, juntamente com a concavidade cranial, até desaparecerem. Os elementos mais caudais posicionam-se mais dorsalmente e são mais delgados (Fig. 1).

As *Mem. tympaniformes laterales* são sustentadas cranialmente pelas placas timpânicas e caudalmente pelo elemento B1 (Fig. 1). Além das membranas timpaniformes laterais, alguns autores apontam a presença de outro par de membranas nos Psittaciformes, as *Mem. tracheosyringaeles*, que ocupam o espaço delimitado pelas extremidades de alguns dos elementos B, pelos bordos ventrais e dorsais das placas timpânicas e pelas extremidades dos processos ventral e dorsal do *tympanum*.

Os Psittaciformes, assim como a grande maioria das Aves, possuem dois pares de músculos traqueais: o *M. tracheolateralis* e o *M. sternotrachealis* (Fig. 3A).

O *M. tracheolateralis* está presente em todos os exemplares analisados. Sua origem não foi observada em todas as espécies, pois em apenas alguns exemplares estão preservadas a porção cranial da traquéia e a região da laringe. Em todos os exemplares observados sua origem é na cartilagem cricóide (*Cartilago cricoidea*). A partir do ponto de origem, esse músculo percorre lateralmente a traquéia até inserir-se lateralmente no *tympanum* (Fig. 3A). O *M. tracheolateralis*, em todas as espécies estudadas, insere-se sob o *M. syringealis superficialis* (Fig. 3A) atingindo o *M. syringealis profundus*. Frequentemente, observam-se fibras do *M. tracheolateralis* contíguas às dos músculos siringeais. Observa-se, em alguns casos, fibras musculares que saem de um *M. tracheolateralis* e seguem em direção ao outro, o que ocorre mais comumente na face ventral do que na dorsal.

Em todos os espécimes analisados o *M. sternotrachealis* origina-se no septo oblíquo, próximo ao local onde os brônquios atravessam este septo, e inserem-se lateral e ventralmente na traquéia. A origem deste músculo é por meio de uma aponeurose estreita e achatada em todos os exemplares. A aponeurose prende-se ao músculo lateroventralmente em todas as espécies estudadas, continuando em direção caudal como um tendão (Fig. 3A). Ele passa colado lateralmente por fâscias ao *M. syringealis superficialis*, formando, neste último, um sulco (Fig. 3A) que varia em largura e

profundidade. Em direção cranial, o par de músculos esternotraqueais mantém-se colado à traquéia, por meio de fâscias, posicionando-se ventralmente em relação à traquéia até sua união medial. Essa união é um pouco deslocada para a esquerda em todos exemplares.

Além desses músculos traqueais os Arini possuem dois pares de músculos siringeais (Figs. 1 e 3): o *M. syringealis superficialis*, que se origina lateralmente no *tympanum* e insere-se lateralmente nos brônquios; e o *M. syringealis profundus*, que se origina lateralmente no *tympanum* e se insere na porção caudal das placas timpânicas e na porção cranial da *Mem. tympaniformis lateralis*.

2. Principais variações detectadas

2.a. Elementos esqueléticos

O número de elementos A fusionados no *tympanum* varia tanto intra quanto interespecificamente (Figs. 4, 5, 6 e 7), tendo sido observadas desde peças com apenas dois elementos quanto peças com até seis elementos A fusionados. Mesmo com tal variação intra-específica, foi detectado certo padrão de variação entre as espécies estudadas. No que se refere aos Arini, em *Anodorhynchus*, *Ara*, *Propyrrhura*, *Orthopsittaca*, *Diopsittaca* (com exceção de um exemplar), *Aratinga acuticaudata*, *A. pertinax* e *Guarouba* o *tympanum* é formado por dois ou três elementos. Essa peça é formada por três, quatro ou cinco elementos A em: *Aratinga leucophthalmus*, *A. solstitialis*, *A. auricapilla*, *A. jandaya*, *A. aurea*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura* (onde se observa mais espécimes com apenas dois elementos no *tympanum*) e *Pionites*. Todos os exemplares de *Triclaria* e *Deroptyus* possuem quatro elementos fusionados. Em *Brotogetis*, *Forpus*, *Touit*, *Gypopsitta*, *Pionopsitta*, *Pionus*, *Graydidascalus* e *Amazona* o *tympanum* varia em tamanho, tendo quatro ou cinco elementos fusionados. Já nos demais grupos de Psittaciformes estudados, essa peça é formada por três ou quatro elementos nos espécimes de *Cacatuidae*, *Cyclopsittacini* e *Platycercini* estudados e em um gênero de *Psittacini* (*Coracopsis*), já nos *Loriinae*, *Psittaculini* e demais *Psittacini* (*Psittacus* e *Poicephalus*) essa peça é formada por cinco ou seis elementos.

Dentre os gêneros de Arini, em alguns casos (*Ara*, *Propyrrhura*, *Orthopsittaca*, *Aratinga acuticaudata*, *A. aurea*, *A. pertinax*, *Guarouba*, *Pyrrhura* e *Deroptyus*) o diâmetro externo do *tympanum* é uniforme em vista ventral ou dorsal (Figs. 4A, 4B, 4C, 4F, 4G e 4P). Em *Nandayus*, *Aratinga solstitialis*, *A. jandaya*, *A. auricapilla* e *Cyanoliseus* o diâmetro do *tympanum* decresce em direção caudal (Fig. 4E). O diâmetro externo do *tympanum* aumenta na região do elemento A2 em *Diopsittaca* e *Aratinga leucophthalmus* (Fig. 4D). Este aumento é a partir do A3 em: *Myiopsitta*, *Brotogetis*, *Forpus*, *Touit*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus* e *Amazona* (Figs. 4H, 4I, 4J, 4K, 4M, 4N e 4O). Em *Anodorhynchus* e *Pionites* (Fig. 4L) o diâmetro externo do *tympanum*

em vista ventral aumenta a partir do elemento A4. Nos Cacatuidae estudados, o diâmetro externo do *tympanum* mostra-se pouco aumentado na região do elemento A2 ou aumenta a partir do A3. Já nos exemplares dos gênero *Chalcopsitta* (Loriinae) e *Psittaculirostris* (Cyclopsittacini) esse aumento é evidente e sempre está restrito ao elemento A2 (Fig. 5B). Esse aumento foi verificado a partir do elemento A3 em alguns Psittacini (gêneros *Psittacus* e *Coracopsis*), Psittaculini, Platycercini e Loriinae (nos gêneros *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*) (Figs. 5C, 5D, 5E, 5H, 5I, 5J e 5K). No gênero *Poicephalus* (Psittacini) tal aumento foi detectado a partir do elemento A4 (fig. 5M).

No bordo caudolateral do *tympanum*, onde ele se articula com as placas timpânicas, freqüentemente, há a formação de uma face articular, com forma de cótila, que aloja essas placas. Tal cótila é formada pelo espessamento da parede do *tympanum* e, nos Arini, está presente em *A. aurea*, *Pyrrhura*, *Myiopsitta*, *Brotogeris*, *Forpus*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Amazona*, *Deroptyus* e *Triclaria*. Já nos demais Psittaciformes estudados essa face articular foi detectada em todos os espécimes, sendo menos desenvolvida em *Cacatua*.

A forma geral dos processos ventral e dorsal do *tympanum* também varia. Nos Arini, em alguns casos, eles são agudos e afilados, cujas bases possuem até 70% da altura, como observado em *Brotogeris*, *Forpus*, *Touit*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Alipiopsitta*, *Amazona* e *Triclaria* (Figs. 4H, 4K, 4J, 4M, 4N e 4O). Já em outros eles são obtusos e alargados, com as bases maiores que as alturas, como em *Anodorhynchus*, *Ara*, *Propyrrhura*, *Orthopsittaca*, *Aratinga*, *Guarouba*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura*, *Myiopsitta* e *Alipiopsitta xanthops* (Figs. 4A, 4B, 4D, 4E, 4F, 4C, 4G e 4I). Entre essas duas categorias existem condições intermediárias, com as bases variando entre 70 e 100% das alturas, como é o caso de *Diopsittaca* e *Pionites* (Fig. 4L). Em *Deroptyus* esse caráter é polimórfico. Nos demais Psittaciformes estudados, esses processos são agudos e afilados em Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*), Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*) e Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus* e *Coracopsis*) (Figs. 5B-M). Nas duas espécies de *Cacatua* (Cacatuidae), o processo ventral é maior que o dorsal (Fig. 1).

Os bordos laterais dos processos ventrais (Figs. 4 e 5) e dorsais do *tympanum* podem ser retilíneos, levemente côncavos, ou convexos. Este caráter varia bastante intra-especificamente nos Arini, mas são mais constantes nos demais grupos. Por fugir do escopo deste capítulo, detalhes dessa variação são apresentadas na forma de uma matriz de caracteres no Capítulo 3.

O tamanho da base e da altura do processo ventral do *tympanum* é, freqüentemente, distinta daquela do processo dorsal, podendo uma ser maior, igual ou menor que a outra. Esses caracteres também variam muito intra-especificamente e são apresentados em detalhes no Capítulo 3.

A forma da placa timpânica, em vista lateral, possui grande variação no grupo estudado, podendo ser grosseiramente retangular, com os bordos ventrais paralelos aos dorsais e os craniais paralelos aos caudais; ou grosseiramente trapezoidais, com os bordos ventrais e dorsais convergentes cranialmente. Nos Arini dos gêneros *Amazona*, *Alipiopsitta*, *Brotogeris*, *Deroptyus*, *Touit*, *Forpus*, *Graydidascalus*, *Myiopsitta*, *Pionites*, *Gypopsitta*, *Pionopsitta*, *Pionus* e *Triclaria* tem forma trapezoidal (Figs. 6H, 6L, 6M, 6N, 6I, 6J, 6K e 6O). Já em *Anodorhynchus*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Aratinga*, *Guarouba*, *Propyrrhura* e *Pyrrhura* a placa tem forma mais retangular ou quadrática (Figs. 6A, 6B, 6D, 6E, 6F, 6C e 6G).

Em *Cacatua* (Cacatuidae), *Charmosyna* (Loriinae) e em alguns espécimes de *Melopsittacus* (Platycercini) os bordos das placas posicionam-se paralelamente (Figs. 7A e 7G). Eles sempre se posicionam de forma convergente nos demais táxons não pertencentes à tribo Arini estudados: *Chalcopsitta*, *Eos* e *Trichoglossus* (Loriinae), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*), Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*) e Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus* e *Coracopsis*) (Figs. 7B-F e 7H-M).

A proporção da altura (sentido crânio-caudal) em relação à base (ventro-dorsal) dessa peça também é variável. Nos Arini dos gêneros *Propyrrhura*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Aratinga*, *Brotogeris*, *Myiopsitta*, *Pionites* e *Pyrrhura* (Figs. 6A, 6B, 6D, 6E, 6F, 6H, 6I, 6J e 6G) a placa timpânica é nitidamente mais baixa do que as de *Touit*, *Amazona*, *Forpus*, *Graydidascalus*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus* e *Triclaria* (Figs. 6M, 6O, 6K e 6P). Em *Guarouba* esse caráter é polimórfico.

Nos demais Psittaciformes estudados, os pertencentes à família Cacatuidae possuem a placa particularmente baixa (Fig. 7A), de forma não verificada em nenhum outro espécime estudado. Já os representantes dos demais grupos (Loriinae, Cyclopsittacini, Platycercini, Psittaculini e Psittacini) (Figs. 7B-M) apresentam esta peça com a altura semelhante à de *Touit*, *Amazona*, *Forpus*, *Graydidascalus*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus* e *Triclaria*, descrito acima (Figs. 6M, 6O, 6K e 6P).

A forma dos bordos craniais, caudais, ventrais e dorsais das placas timpânicas também apresenta variação. O bordo cranial pode ser retilíneo (*e.g.* Figs 6A, 6B, 6I), levemente convexo (*e.g.* Figs 6C, 6D, 6M), ou extremamente convexo, quando ele assume forma semicircular (*e.g.* Fig. 6J). O bordo caudal varia de côncavo (*e.g.* Figs. 6N, 6O e 6P), em alguns casos, a retilíneo em outros (*e.g.* Figs.

6B, 6E e 6G). Os bordos ventral e dorsal variam entre retilíneos (*e.g.* Figs. 6C, 6G e 6O) e convexos (*e.g.* Figs. 6E, 6F e 6N). Essas características variam muito entre os táxons estudados e maiores detalhes de sua generalidade são apresentados na matriz (Capítulo 3).

A proporção ocupada pela região membranosa das placas timpânicas também mostra variação. Em alguns casos a placa é constituída apenas pelo tecido esponjoso, enquanto que em outros este restringe-se a um arco, que corresponde a todo o bordo ventral, cranial e dorsal da placa. Entre os dois extremos existe uma gradação de condições intermediárias (Figs. 6 e 7). A região membranosa ocupa grande área em *Aratinga pertinax*, *Pyrrhura*, *Myiopsitta*, *Forpus*, *Touit* e *Pionites*.

Os processos caudais das placas timpânicas são, na maioria dos táxons, parcialmente, cartilagosos. Entretanto, nos Arini dos gêneros *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Alipiopsitta*, *Amazona* e *Triclaria* estes processos são, em geral, completamente calcificados (Fig. 6); e em *Deropterus* eles são completamente cartilagosos (Fig. 6). Nos demais representantes de Psittaciformes estudados, os processos das placas são calcificados em Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*), Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*), Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus*) (Fig. 7). Nos demais esses processos são parcialmente cartilagosos, mas nunca assumem conformação verificada em *Deropterus*.

Freqüentemente, os processos ventrais das placas timpânicas são mais delgados que os dorsais, entretanto, em diversos exemplares de *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Alipiopsitta*, *Amazona* e *Triclaria* ambos têm a mesma espessura (Fig. 6). Nos demais Psittaciformes estudados, o processo ventral é da mesma espessura que o dorsal nos espécimes de Loriinae (com exceção de *Charmosyna*), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*), Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*) e Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus* e *Coracopsis*).

O tamanho dos processos caudais das placas timpânicas também é outro atributo que varia no universo estudado. Esses processos são, evidentemente, menores em *Aratinga solstitialis*, *A. auricapilla*, *A. jandaya* e *Nandayus* (Fig. 6E) e muito maiores em *Cacatua* (Fig. 7A).

Tanto os processos ventrais quanto os dorsais das placas timpânicas podem se voltar completamente em direção caudal, ou podem ser pouco, ou completamente, voltados em direção ao plano frontal. Esse atributo também apresenta variação intra-específica. Nos Arini, a maioria dos exemplares de *Anodorhynchus*, *Ara ararauna*, *Propyrrhura*, *Orthopsittaca*, *A. leucophthalmus*, *Nandayus*, *A. solstitialis*, *A. auricapilla* e *A. aurea* possui esses processos completamente curvados (Figs. 6D, 6E

e 6F). Essa curvatura é tênue na maioria dos exemplares de *Ara severa*, *Aratinga acuticaudata*, *A. pertinax*, *A. cactorum*, *Guarouba*, *Pyrrhura*, *Myiopsitta*, *Brotogeris*, *Forpus*, *Touit* e *Pionites* (Figs. 6A, 6C, 6G, 6I, 6H, 6N, 6M e 6J). Já na maioria dos espécimes de *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Amazona*, *Deroptyus* e *Triclaria* eles são completamente voltados caudalmente (Figs. 6O, 6K, 6L e 6P). Nos demais Psittaciformes esses processos são levemente curvados em direção ao plano frontal (Figs. 7A-C e 7E-M), com exceção de *Trichoglossus* (e.g. Fig. 7D).

Apenas em *Orthopsittaca manilata* e *Cacatua* foi encontrada uma peça cartilaginosa alinhada aos processos caudais das placas timpânicas, posicionada medialmente às extremidades ventrais dos primeiros elementos B (visível nas figuras 1 e 6B).

A região do tubo respiratório sustentada pelos elementos B, que são pares e incompletos medialmente, refere-se aos brônquios. Na porção cranial dessa região, em geral, há uma área plana lateralmente, mas em alguns casos (*Myiopsitta* e *Brotogeris*) essa área possui uma tênue depressão próxima ao plano frontal.

Nas espécies do gênero *Cacatua* estudadas os primeiros elementos B são nitidamente deslocados em direção dorsal (Figs. 1 e 7A), condição não verificada em nenhum outro grupo.

Apesar de, na maioria das vezes, os elementos B serem completamente cartilagosos, em alguns casos observa-se alguma calcificação, que pode ocorrer apenas na porção lateral de alguns elementos (*Amazona*, *Pionus* e *Graydidascalus*), ou apenas nas suas extremidades dorsais (*Gypopsitta*). Os exemplares do gênero *Cacatua* apresentam poucas regiões dos elementos B calcificadas. Nos Psittacini dos gêneros *Psittacus* e *Poicephalus*, bem como em *Charmosyna* (Loriinae) verifica-se tendência à completa calcificação dos elementos B (Figs. 5 e 7). Os Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*) apresentam tendência à calcificação das extremidades ventrais (Fig. 5) e dorsais de alguns elementos B. Os Psittaculini (com exceção de *Polytelis*) mostram tendência à calcificação das regiões laterais de alguns elementos B (Figs. 5 e 7).

O elemento B1, em geral, possui sua borda cranial acentuadamente côncava. Entretanto, tal concavidade é tênue em *Brotogeris* (Fig. 6H) e ausente em *Nandayus*, *Aratinga sostitialis* (Fig. 6E), *A. jandaya*, *A. auricapilla* e *Myiopsitta*. Nas espécies do gênero *Gypopsitta* essa concavidade está presente, mas é irregular (Fig. 6K). Nos demais Psittaciformes “não-Arini” estudados apenas *Charmosyna* (Loriinae) e *Melopsittacus* (Platycercini) possuem essa peça côncava cranialmente, como a grande maioria dos Arini, os demais apresentam tal concavidade quase imperceptível ou ausente (Fig. 7).

O espaço existente entre o bordo caudal da placa timpânica e o primeiro elemento B, que é ocupado pela *Mem. tympaniformis lateralis*, é extremamente reduzido em *Nandayus*, *Aratinga solstitialis* (Fig. 6E), *A. auricapilla* e *A. jandaya*.

Em boa parte dos Arini, o elemento B1 tem mais ou menos a mesma espessura do elemento B2 (*Anodorhynchus*, *Ara*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Guarouba*, *Aratinga acuticaudata*, *A. leucophthalmus*, *A. solstitialis*, *A. auricapilla*, *A. jandaya*, *A. pertinax*, *Nandayus*, *Cyanoliseus* e *Deroptyus*) (Fig. 6). Em *Aratinga aurea* e *A. cactorum* o elemento B1, em geral, tem cerca de duas vezes a espessura do B2, com suas porções terminais mais estreitas que as porções mediais (Fig. 6F). Em *Orthopsittaca* o elemento B1 tem cerca de três vezes a espessura do elemento que se segue, com as porções mediais mais largas que as regiões terminais (Fig. 6B).

Ainda nos Arini, em diversos casos, a primeira peça cartilaginosa caudal à membrana aparenta ser formada pela fusão dos dois primeiros elementos B, por ser nitidamente mais larga que o elemento que se segue (provavelmente o B3) e por existirem, de forma vestigial ou não, as extremidades dos elementos B1 e B2 dorsal e/ou ventralmente. Em alguns casos essa peça possui redução da extremidade ventral do elemento B2 e tendência à fusão das extremidades dorsais. Nestes casos a dimensão lateral desta peça não é claramente maior que o elemento B que se segue caudalmente (em *Pyrrhura*) (Fig. 6G). Em outros casos sua dimensão lateral é cerca de duas vezes o elemento que se segue, havendo redução da extremidade ventral do elemento B2 e a dorsal pode ser aparente (como em *Pionites*) (Fig. 4J), ou fundida à extremidade ventral do elemento B1 (como em *Forpus* e *Touit*) (Figs. 6M e 6N). Existe, ainda, casos onde essa peça é mais larga, chegando a três vezes, pelo menos, o elemento B3 onde, na maioria das vezes, detecta-se a porção terminal dorsal do elemento B2, mas não a ventral (*Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Amazona* e *Triclaria*) (Figs. 6K, 6O e 6P). O grau de redução dessas porções terminais ventrais é variável, existindo, freqüentemente, fragmentos cartilagosos situados onde estariam essas porções (e.g. Figs. 6K, 6N e 6O).

Já nos demais Psittaciformes, apenas em *Cacatua* (Cacatuidae) e *Charmosyna* (Loriinae) o elemento B1 é aproximadamente da mesma dimensão do B2 como nos primeiros Arini mencionados (Figs. 1, 3 e 7A e 7G). *Melopsittacus* (Platycercini) possui uma dilatação não encontrada em nenhum outro táxon amostrado neste estudo (Fig 7J). Nos demais Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus*) e Platycercini (*Psephotus*) não mencionados acima, bem como nos Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*) e Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*) estudados o elemento B1 tem mais que três vezes a espessura do elemento que se segue, com suas porções mediais mais largas que as terminais, havendo estreitamento de forma mais abrupta ventral

que dorsalmente (Figs. 7B, 7C, 7D, 7H, 7I, 7K, 7L, 7M). Nos Psittacini (*Psittacus*, *Poicephalus* e *Coracopsis*) o elemento B1 é cerca de três vezes mais espesso que o B2, com suas extremidades da mesma largura da sua porção medial (Fig. 7F).

As porções terminais ventrais e dorsais dos elementos B mais craniais variam muito quanto à forma (inclusive intra-especificamente), não sendo homogênea e sem qualquer modificação como os elementos B que se seguem caudalmente. Estas regiões terminais são, em alguns casos, dilatadas (e.g. Figs. 4C, 4J e 4K) e, em outros, curvam-se caudalmente com intensidades diversas (e.g. Figs. 4A, 4B, 4G, 4H, 4J, 4M, 5B, 5D, 5F e 5J), podendo ocorrer, em alguns casos, a fusão entre as extremidades dos elementos B em cada lado (e.g. Figs. 4A, 4B, 4M, 4E, 4O, 5B, 5F, 5J, 5K e 5M). Em poucos casos existem projeções craniais e caudais a partir dessas extremidades (e.g. Fig. 4O). Detalhes da abrangência dessas variações são apresentadas no Capítulo 3.

2.b. Musculatura

De forma geral o *M. syringealis superficialis* posiciona-se lateralmente ao eixo longitudinal da traquéia. Entretanto nos espécimes de *Cacatua* estudados esse músculo tem posição claramente deslocada ventralmente (Fig. 3B).

Em *Aratinga jandaya* os músculos traqueolaterais são muito desenvolvidos, chegando, a unirem-se ventromedialmente em dois espécimes (MPEG A 3768 e AZUSP 485), condição que não foi constatada em qualquer outra espécie estudada.

Nos Arini a inserção do *M. syringealis superficialis*, na maioria das vezes, é carnosa, mas pode ser tendinosa (em *Diopsittaca*, *Aratinga acuticaudata*, *Guarouba*, *Nandayus*, *Aratinga solstitialis*, *A. jandaya* e *A. auricapilla*), ou ainda pode ser intermediária, com as fibras musculares quase tocando os elementos B, mas conectadas a eles e envoltas por tecido conjuntivo fibroso, que não assume a forma de um tendão (em *Propyrrhura*, *Aratinga pertinax* e *A. cactorum*).

A mesma variação quanto ao tipo de inserção detectada na tribo Arini foi verificada nos espécimes pertencentes a outros grupos de Psittaciformes. Nos exemplares de *Cacatua* essa inserção é tendinosa ou intermediária, conforme descrito no parágrafo anterior (Fig. 3B). Na grande maioria dos demais espécimes esta inserção é carnosa, mas o tipo intermediário foi verificado em *Eos reticulata*, *Loriculus* e *Coracopsis*.

Na maioria dos casos o *M. syringealis profundus* é visível sob o *M. syringealis superficialis*. Entretanto, nas espécies do gênero *Pyrrhura* (exceto em *P. perlata*) e *Poicephalus senegalus* (Psittacini) o músculo profundo é completamente recoberto dorsalmente pelo superficial.

Tanto o *M. syringealis superficialis*, quanto o *M. syringealis profundus*, têm graus de desenvolvimento distintos. Em *Nandayus*, *Aratinga auricapilla*, *A. solstitialis* e *A. jandaya* a metade caudal do *M. syringealis superficialis* é quase exclusivamente composta por um tendão.

Já no caso do *M. syringealis profundus* ele pode ser pouco desenvolvido (quando restrito apenas à porção lateral do *tympanum*) como em *Anodorhynchus*, *A. ararauna*, *Orthopsittaca*, *Diopsittaca*, *Aratinga cactorum*, *A. leucophthalmus*, *A. aurea* e *Pyrrhura*, desenvolvido (ocupando cerca de metade do *tympanum*) como em *Ara severa*, *Aratinga pertinax*, *Cyanoliseus*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Amazona*, *Deroptyus* e *Triclaria*, ou pode ser muito desenvolvido (quando o par deste músculo quase se encontra medialmente) como em *Propyrrhura*, *Guarouba*, *Nandayus*, *A. solstitialis*, *A. auricapilla*, *A. jandaya*, *Myiopsitta*, *Brotozeris* e *Forpus*.

Em *Cacatua* o *M. syringealis profundus* é pouco desenvolvido. Ele é desenvolvido, conforme descrito acima, em Psittaculini (*Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus* e *Agapornis*), Cyclopsittacini (*Psittaculirostris*) e em alguns Psittacini (*Psittacus* e *Coracopsis*). Já nos Loriinae (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus* e *Charmosyna*), Platycercini (*Psephotus* e *Melopsittacus*) e alguns Psittacini (*Poicephalus*) o *M. syringealis profundus* é muito desenvolvido (como descrito no parágrafo anterior).

A posição da origem da musculatura siringeal parece variar em relação aos elementos A. Como referência dessa posição observou-se o ponto de contato entre o *M. syringealis superficialis* e o *M. syringealis profundus* na porção lateral do *tympanum*. Tal posição variou desde o contato entre os elementos A2 e A3 até o contato entre os elementos A5 e A6. Esse caráter também varia bastante intra-especificamente.

A extensão da origem dos músculos siringeais também é um atributo que se mostra muito variável intra-especificamente e não se detecta nenhum padrão entre os táxons. A origem do *M. syringealis superficialis* varia desde um elemento A até quatro. Já a origem do *M. syringealis profundus* engloba desde um elemento até três.

A extensão da inserção do *M. syringealis profundus* também apresenta grande variação, ocorrendo desde em um elemento B até em sete deles

2.c. Inervação

Não foi possível verificar a inervação da siringe em todos os exemplares. Pelo que foi possível observar os ramos traqueossiringeais (*R. tracheosyringalis*) do nervo hipoglossocervical (*N. hypoglossocervicalis*) percorrem lateralmente a porção cranial da traquéia em sentido caudal até

certo ponto, onde o ramo direito desloca-se ventralmente para o lado esquerdo, podendo ou não se fundir nesta região, ou prosseguir paralelamente em sentido caudal e ocorrer fusão dos dois ramos em uma posição mais caudal. A presença e as dimensões deste plexo variam intra-especificamente. Caudalmente, os ramos separam-se e cada um deles direciona-se à cada metade da siringe. Mais freqüentemente, partem do plexo apenas dois ramos mas, eventualmente, podem existir três ou quatro ramos em direção caudal. Ao atingir a região do tubo respiratório correspondente à siringe, cada ramo divide-se em dois: um lateral, que inerva o *M. syringealis superficialis*, e um medial, que atravessa o *M. syringealis superficialis* e inerva o *M. syringealis profundus*.

V. DISCUSSÃO

Devido à relativa constância do padrão morfológico da siringe dos Psittaciformes e à extensão das variações existentes, é possível reconhecer, facilmente, as principais estruturas homólogas entre as espécies analisadas – músculos, membranas, placas timpânicas, processos etc.

O sistema nomenclatural para o suporte esquelético proposto por Ames (1971) mostra-se adequado para o reconhecimento mais preciso das duas séries de elementos esqueléticos nas diferentes espécies, por utilizar diversos critérios para tal, e não apenas um como a proposta formalizada por King (1993), que se baseia apenas na posição do elemento em relação à bifurcação da luz tubo respiratório. Os critérios aqui utilizados (relações topográficas: posição dos elementos em relação às membranas e aos músculos; e ontogenéticas: por indícios indiretos como a calcificação e a consistência dos elementos) mostram-se mais adequados que o único critério adotado por King (1989), que é muito impreciso de observar na siringe dos Psittaciformes, visto que a bifurcação do tubo respiratório não é feita por uma peça esquelética como em outras aves. A inadequação da proposta da *Nomina Anatomica Avium* (King, 1993) para a individualização dos elementos esqueléticos nos Psittaciformes fica evidente na própria literatura King (1989) onde o primeiro elemento caudal à *Mem. tympaniformis lateralis* – B1 segundo este trabalho – é reconhecido como elemento traqueosiringeal 7 em *Ara ararauna* e como traqueosiringeal 9 em *Myopsitta monachus*.

Comparando as descrições aqui apresentadas, com as presentes na literatura, é possível constatar a existência de um padrão geral da siringe dos Psittaciformes, que não é encontrado em nenhum outro grupo de aves e que acarreta a existência de diversas características diagnósticas da ordem: *e. g.* o *M. sternotrachealis* originando-se no septo oblíquo, a presença dos músculos siringeais superficial e profundo, placas timpânicas e processos caudais do *tympanum*. Tais características, em um contexto filogenético, onde a ordem é claramente monofilética, mostram-se como sinapomorfias para os Psittaciformes.

Segundo King (1989) o número de elementos no *tympanum* dos Psittaciformes varia de quatro a seis, no entanto, o presente estudo mostra que existem espécies que podem apresentar exemplares com apenas dois elementos formando esta peça.

Nottebohn (1976) assume que as placas timpânicas — denominadas por ele como *tympanum* — são formadas pela fusão de alguns elementos esqueléticos e King (1989) interpreta-as como formadas por dois elementos. Gaunt e Gaunt (1985a) reconhecem que esta peça, por ser dividida medialmente, seja possivelmente, derivada do alargamento (ou fusão) e calcificação de semi-anéis bronquiais. Entretanto, nenhum dos autores supracitados mostra os indícios que os levaram a tais interpretações. A análise das séries disponíveis para este estudo não evidencia qualquer sinal de que esta peça seja formada por mais de um elemento esquelético ou que seja um elemento B modificado, de acordo com sua composição e consistência que é idêntica à dos elementos A.

Beddard e Parson (1893) afirmam que os elementos bronquiais (B) são ossificados em *Chrysotis* (=Amazona), *Pyrrhulopsis* (=Touit ou *Neophema*), *Pionus*, *Trichoglossus*, *Lorius*, *Psittacus*, *Tanygnathus*, *Eos*, *Polytelis*, *Platycercus* e *Poecephalus* (=Poicephalus). No entanto, os elementos B nas espécies desses gêneros estudados, com exceção de *Poicephalus* e em *Charmosyna*, este não estudado por Beddard e Parson (1893), são principalmente cartilaginosos, o que está de acordo com o observado nas espécies dissecadas por Gaunt e Gaunt (1985a). Provavelmente, Beddard e Parson (1893) enganaram-se por, naquela época, não disporem de corantes específicos para estruturas cartilaginosas e calcificadas, que existem atualmente.

Apesar de Beddard e Parson (1893) terem reconhecido a primeira peça caudal à *Mem. tympaniformis lateralis*, em *Amazona* e *Pionus*, como sendo formada pela fusão de dois elementos bronquiais (aqui reconhecidos como elementos B1 e B2), Nottebohn (1976) reconheceu esta peça em *Amazona amazonica* como um único elemento esquelético. Por meio do presente estudo constatou-se que esta fusão ocorre também em outros gêneros.

A delgada cartilagem onde se insere o *M. syringealis profundus*, observada por Nottebohn (1976), posicionada sobre as placas timpânicas, não foi observada por qualquer outro autor e em qualquer exemplar estudado neste trabalho.

Gaunt e Gaunt (1985) atestam que o *M. tracheolateralis*, quando presente, em geral é pouco desenvolvido, razão pela qual eles não estudaram seu papel durante a vocalização. Entretanto, este músculo, em todas as espécies aqui estudadas, é facilmente delimitado, sendo especialmente desenvolvido em *Aratinga jandaya*. A presença constante deste músculo deve indicar seu papel na

vocalização, ou ventilação, nos Psittaciformes, assim como em muitos grupos de Aves (Brackenbury, 1989; Gaunt e Gaunt, 1985b).

A existência das fibras do *M. tracheolateralis* contíguas às dos músculos siringeais pode ser um indício, como em alguns Passeriformes (Ames, 1971; Prum, 1992), de que os músculos siringeais devem se desenvolver a partir da porção caudal dos *M. tracheolaterales*.

Assimetria similar à encontrada na posição do *M. sternotrachealis* em relação à traquéia foi observada em outras aves e, segundo Ames (1971) e Prum (1992), ela ocorre devido à traquéia posicionar-se à direita da coluna vertebral na região cervical, e em virtude da forma ovalada do tubo respiratório, em secção transversal, que é comprimido ventrodorsalmente e apresenta uma rotação para o lado direito.

A anatomia da siringe mostra várias características que variam no universo amostrado até então desconhecidas. O reconhecimento de tais variações fornece nova gama de informações importantes tanto para estudos da anatomia funcional da siringe dos Psittaciformes, quanto para aqueles que utilizam as diferenças entre os táxons para reconstruções filogenéticas.

São reconhecidos na literatura dois mecanismos envolvidos na produção do som na siringe dos Psittaciformes (Gaunt e Gaunt, 1985a e 1985b; Nottebohm, 1976). Um deles é por meio da vibração da *Mem. tympaniformis lateralis*; e outro pela formação de uma fenda, na luz do tubo, na região dessa membrana, que gera som semelhante a um assovio, podendo haver interação entre os dois mecanismos. As variações detectadas no tamanho e na forma das membranas timpaniformes laterais, assim como a forma das estruturas que contribuem para a formação dessa fenda – os bordos caudais das placas timpânicas e de seus processos, bem como o bordo cranial do primeiro elemento B – fornecem novo conjunto de informação a ser levado em consideração para futuras investigações sobre a produção do som nessas aves.

Experimentos envolvendo a secção dos ramos traqueais, direito e esquerdo, dos nervos hipoglossocervicais em *Amazona amazonica* (Nottebohm, 1976), cranial e caudalmente ao plexo, indicam que existe troca de fibras entre os dois ramos nessa região, fazendo com que a siringe possa ser controlada por qualquer um dos hemisférios cerebrais (Nottebohm, *op. cit.*). No entanto, como este plexo não foi encontrado em todos os exemplares estudados, é possível que (naqueles exemplares que não possuem o plexo) as vocalizações normais sejam produzidas apenas com a contribuição dos dois ramos traqueais dos nervos hipoglossocervicais.

Algumas das variações detectadas estão distribuídas nos táxons estudados de maneira congruente com hipóteses de relações filogenéticas presentes na literatura (Gaban-Lima *et al.*, 2003; Ribas *et al.*, 2005; Ribas e Miyaki, 2004; Tavares *et al.*, 2004). Esse fato pode ser interpretado como uma evidência da existência de sinal filogenético em parte dessas variações, o que reforça a utilidade da anatomia da siringe como fonte de caracteres para estudos de sistemática filogenética.

As descrições das variações detectadas mostram que algumas das características são polimórficas intra-especificamente, ao passo que outras não. A evidência de sinal filogenético também nos caracteres polimórficos intra-especificamente aponta a sua utilidade nos estudos de sistemática, desde que tais polimorfismos sejam reconhecidos e o padrão de variação seja detectado, o que é possível somente com a utilização de séries de indivíduos.

Figura 1: Vistas ventral (A), lateral esquerda (B) e dorsal (C) da siringe de *Aratinga aurea* (AZUSP 500, acima) e *Cacatua leadbeateri* (AZUSP129, abaixo). **Mss** – *M. syringealis superficialis*; **Msp** – *M. syringealis profundus*; **MmTL** – *M. Tympaniformis Lateralis*; **T** – *tympanum*; **VTPr** – Processo ventral do *tympanum*; **DTPr** – Processo dorsal do *tympanum*; **TPI** – placa timpânica; **VPrPI** – processo ventral da placa timpânica; **DPrPI** – Processo dorsal da placa timpânica. Escala 1mm.

Figura 2: Vista lateral da siringe mostrando as áreas esponjosa (1) e membranosa (2) da placa timpânica (*Pionus menstruus*, MPEG A 6780). Escala 1mm.

Figura 3: Musculatura traqueal e siringeal da siringe dos Psittaciformes: (A) vista ventral - *Pionites melanocephala*, MPEG A num. prov. AMZ 350; (B) vista lateral direita - *Cacatua leadberteri*, AZUSP 129; **Mst** – *M. sternotrachealis*; **Mtrl** – *M. tracheolateralis*; **Mss** – *M. syringealis superficialis*; **Msp** - *M. syringealis profundus*.

Figura 4: Vista ventral da siringe de Arini: (A) *Ara severa*, AZUSP 192; (B) *Orthopsittaca manilata*, MPEG A 7474; (C) *Guarouba guarouba*, AZUSP 1321; (D) *Aratinga leucophthalmus*, AZUSP 108; (E) *Aratinga solstitialis*, AZUSP 114; (F) *Aratinga aurea*, AZUSP 1310; (G) *Pyrrhura lepida*, MNRJ A. s/no; (H) *Brotogeris versicolurus*, MPEG A 409; (I) *Myiopsitta monachus*, AZUSP 476; (J) *Touit huetii*, MPEG A 7473; (K) *Forpus crassirostris*, AZUSP 670; (L) *Pionites leucogaster*, AZUSP 1315; (M) *Pionopsitta pileata*, AZUSP 686; (N) *Gypopsitta aurantiocephala*, AZUSP 256; (O) *Triclaria malachitacea*, AZUSP 687; (P) *Deroptryus accipitrinus*, AZUSP 595. Escala 1mm.

Figura 5: Vista ventral da siringe de alguns Psittaciformes: **(A)** *Cacatua tenuirostris*, AZUSP 124; **(B)** *Chalcopsitta sintillata*, AZUSP 127; **(C)** *Eos reticulata*, MNRJ A num. prov. 38; **(D)** *Charmosyna papou*, MNRJ A num. prov. 26; **(E)** *Trichoglossus haematodus*, AZUSP 367; **(F)** *Psittaculirostris salvadori*, MNRJ A num. prov. 14; **(G)** *Psephotus haematogaster*, MNRJ A num. prov. 19; **(H)** *Melopsittachus undulatus*, AZUSP s/no.; **(I)** *Polytelis anthopeplus*, MNRJ A num. prov. 4; **(J)** *Psittacula* cf. *eupatria*, MNRJ A num. prov. 47; **(K)** *Loriculus* sp., MNRJ A num. prov. 39; **(L)** *Agapornis personata*, MNRJ A num. prov. 21; **(M)** *Poicephalus senegalus*, MNRJ A num. prov. 18. Escala 1mm.

Figura 6: Vista lateral da siringe de alguns Arini: (A) *Ara severa*, AZUSP 192; (B) *Orthopsittaca manilata*, MPEG A 7474; (C) *Guarouba guarouba*, AZUSP 1321; (D) *Aratinga leucophthalmus*, AZUSP 108; (E) *Aratinga solstitialis*, AZUSP 114; (F) *Aratinga aurea*, AZUSP 1310; (G) *Phyrrhura lepida*, MNRJ As/no.; (H) *Brotogeris versicolurus*, MPEG A 409; (I) *Myiopsitta monachus*, AZUSP 476; (J) *Pionites leucogaster*, AZUSP 1315; (K) *Gypopsitta aurantiocephala*, AZUSP 256; (L) *Derophtus accipitrinus*, AZUSP 595; (M) *Touit huetii*, MPEG A 7473; (N) *Forpus crassirostris*, AZUSP 670; (O) *Pionopsitta pileata*, AZUSP 686; (P) *Triclaria malachitacea*, AZUSP 687. Escala 1mm.

Figura 7: Vista lateral da siringe de alguns Psittaciformes: (A) *Cacatua tenuirostris*, AZUSP 124; (B) *Chalcopsitta sintillata*, AZUSP 127; (C) *Eos reticulata*, MNRJ A num. prov. 38; (D) *Trichoglossus haematonotus*, AZUSP 367; (E) *Polytelis anthopeplus*, MNRJ A num. prov. 4; (F) *Poicephalus g. massaicus*, MNRJ A num. prov. 42; (G) *Chamosyna papou*, MNRJ A num. prov. 26; (H) *Psittaculirostris salvadorii*, MNRJ A num. prov. 14; (I) *Psephotus haematogaster*, MNRJ A num. prov. 19; (J) *Melopsittachus undulatus*, AZUSP s/no; (K) *Psittacula cf eupatria*, MNRJ A num. prov. 47; (L) *Loriculus* sp., MNRJ A num. prov. 39; e (M) *Agapornis personata*, MNRJ A num. prov. 22. Escala 1mm.

VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ames, P. L. 1971. The morphology of the syrinx in the passerine birds. **Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.**, v. 37, p. 1-194.
- Beddard F. E. 1898. **Structure and classification of birds**. London: Longsman, Green and Co. 548 p.
- Beddard, F. E.; Parson, F. G. 1893. On certain points in the anatomy of parrots bearing their classification. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1893, p. 506-14.
- Brackenbury, J. H. 1989. Functions of the syrinx and the control of sound production. In: King, A. S.; McLelland, J (eds.). **Form and function in birds**, v. 4, p. 193-220. London: Academic Press.
- Bubién-Waluszewska, A. 1981. The cranial nerves. In: King A. S., McLelland, J. (eds.). **Form and function in birds**, v. 2, p. 385-438. London: Academic Press.
- Collar, N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.). **Handbook of the birds of the world**, v. 4, Sandgrouse to Cuckos. p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- Dubbeldam, J. L. 1993. Systema Nervosum Periphericum. In: Baumel, J. J.; King. A. S.; Breazile, J. E.; Evans. H. E.; Berge, J. C. (eds.). **Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium**, 2a. ed., p. 257-99. Cambridge: Nuttall Ornithological Society.
- Gaban-Lima, R. 2001. **Anatomia comparada da siringe de alguns representantes da tribo Arini (Aves, Psittaciformes)**. São Paulo, 137 p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Gaban-Lima, R.; Ribas, C. C.; Höfling, E.; Miyaki, C. I. 2003. O gênero *Pionopsitta* (Aves; Psittacidae) como um grupo não monofilético: evidências baseadas em caracteres morfológicos e moleculares. **Resumos do XI Congresso Brasileiro de Ornitologia**. Feira de Santana (BA), Brasil, 23-28 de novembro de 2003.
- Gaban-Lima, R.; Raposo, M.; Höfling, E. 2002. Description of a new species of *Pionopsitta* (Aves, Psittacidae) endemic to Brazil. **Auk**, v. 119, n. 3, p. 815-19.
- Gaunt, A. S.; Gaunt, S. L. L. 1985a. Electromyographic studies of the syrinx in parrots (Aves, Psittacidae). **Zoomorphol.**, v. 105, n. 1, p.1-11.
- Gaunt, A. S.; Gaunt, S. L. L. 1985b. Syringeal structure and avian phonation. In: Johnston, R. F. (ed.). **Current Ornithology**, v. 2, p. 213-45. New York: Plenum Press.
- King, A. S. 1989. Functional anatomy of the syrinx. In: King, A. S.; McLelland, J. (eds.). **Form and function in birds**, v. 4, p. 105-92. London: Academic Press.
- King, A. S. 1993. Apparatus Respiratorius. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J. E.; Evans, H. E.; Berge, J. C. (eds.) **Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium**, 2ed., p. 257-99. Cambridge: Nuttall Ornithological Society.
- Nottebohm, F. 1976. Phonation in the orange-winged Amazon parrot (*Amazona amazonica*). **J. Comp. Physiology**, v. 108, p. 157-70.
- Prum, R. O. 1992. Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of Neotropical manakins (Aves: Pipridae). **Am. Mus. Novit.**, n. 3043, p.1-65.
- Ribas, C. C.; Gaban-Lima, R.; Miyaki, C. Y.; Cracraft, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus "*Pionopsitta*" (Aves; Psittacidae). **J. Biogeog.**, v. 32, n. 8, p. 1409-27.

- Ribas, C. C.; Myiaki, C. Y. 2004. Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the '*solstitialis*' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. **Mol. Phyl. Evol.**, v. 30, p. 663–75.
- Rowley, I. 1997. Family Cacatuidae (Cockatoos). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.) **Handbook of the birds of the world**, v. 4, p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- Tavares, E. S.; Yamashita, C.; Miyaki, C. Y. 2004. Phylogenetic relationships among some Neotropical parrots genera (Psittacidae) based on mitochondrial sequences. **Auk**, v. 121, n. 1, p. 230-42.
- Caparroz, R.; Pacheco, J. F. 2006. A homonymy in Psittacidae: new name for *Salvatoria* Miranda-Ribeiro. **Rev. Bras. Orn.**, v. 14, n. 2, 174-75.

Capítulo III

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE PSITTACIFORMES (AVES) COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS SIRINGEAIS E OSTEOLÓGICOS

RESUMO

Este estudo propõe hipóteses de relações filogenéticas entre representantes da ordem Psittaciformes com base em caracteres morfológicos (osteológicos, principalmente cranianos, e anatômicos da siringe) usando o princípio da parcimônia para análise dos dados. As análises aqui efetuadas contaram com 215 siringes e 208 esqueletos, abrangendo 91 espécies distribuídas em 43 gêneros de Psittaciformes. Os espécimes foram organizados em 53 táxons terminais (monofiléticos em relação ao universo amostrado) que tiveram 101 caracteres variáveis codificadas (62 siringeais e 49 esqueléticos). Foram feitas análises variando a composição de terminais incompletos (onde somente siringes ou esqueletos estavam disponíveis), com a finalidade de obter hipóteses filogenéticas melhor resolvidas. Para cada análise principal efetuada, com parte dos caracteres ordenados, foi realizada análise adicional (com todos os caracteres considerados como não-ordenados) com a finalidade de verificar a influência do ordenamento dos caracteres nas topologias.

As hipóteses obtidas foram comparadas com as disponíveis na literatura, e diversas congruências foram encontradas, aumentando assim o "suporte" de inúmeros componentes recorrentemente resgatados. As opções de ordenamento afetam mais alguns componentes que outros, e as análises adicionais, efetuadas sem ordenamento de parte dos caracteres geraram hipóteses menos concordantes com as da literatura. Os caracteres aqui amostrados contêm inúmeras homoplasias, entretanto, a resolução das hipóteses, fortemente congruentes com as filogenias prévias, reforça a importância dos caracteres morfológicos para recuperações filogenéticas entre os Psittaciformes, ao contrário do alegado por alguns autores. Com base nas hipóteses aqui obtidas e compiladas, algumas recomendações são feitas para tornar a sistemática dos Psittaciformes mais informativa filogeneticamente: (1) a inclusão de *Nandayus nenday* no gênero *Aratinga*, como *Aratinga nenday*; (2) a inclusão de *A. xanthops* no gênero *Graydidascalus* (como *Graydidascalus xanthops*) com seu grupo-irmão *G. brachyurus*; (3) o reconhecimento de duas famílias na ordem, Nestoridae (Nestor e Strigops) e Psittacidae (demais Psittaciformes).

ABSTRACT

This study proposes hypothesis of phylogenetic relationships among representatives of the Order Psittaciformes based on morphological characters (osteological, mainly from skull, and anatomical of syrinx), using the Principle of Parsimony for analysis of data. Analyses herein conducted were based on 215 syrinxes and 208 skeletons, comprising 91 species distributed in 43 genera of Psittaciformes. Specimens were organized in 53 terminal taxa (monophyletic in relation to the sampled universe) that had 101 variable characters coded (62 from syrinx and 49 from skeleton). Analyses were done varying composition of incomplete terminals (taxa in which characters only from syrinx or only from skeletons were available), aiming to obtain more precise hypothesis. For each main analysis carried on, with part of the characters ordered, an additional analysis were conducted (with all characters unordered) to verify the influence of character ordering in topologies. Obtained hypothesis were compared with the ones from literature and many congruencies were found, increasing the “support” of innumerable components recurrently retrieved. Options of ordering affect more some components than others, and additional analyses generated hypothesis with less agreement with the ones from literature. Characters herein sampled contain various homoplasies but resolution of hypothesis strongly congruent with previous phylogenies reinforces the importance of morphological characters to retrieve phylogenies among Psittaciformes, contrary to what is affirmed by some authors. Based on hypothesis obtained herein, some recommendations are pointed out to make systematics of Psittaciformes more phylogenetic informative: (1) inclusion of *Nandayus nenday* in the genus *Aratinga*, as *Aratinga nenday*; (2) inclusion of *A. xanthops* in the genus *Graydidascalus* (as *Graydidascalus xanthops*) with *G. brachyurus* as its sister-group; and (3) recognition of two families in the order, Nestoridae (Nestor and Strigops) and Psittacidae (another Psittaciformes).

I. INTRODUÇÃO

1. Grupo de estudo

A ordem Psittaciformes (cacatuas, calopsita, periquitos, araras, papagaios e afins) é um dos grupos de aves mais conspícuos, principalmente, devido à coloração viva (*e.g.* vermelho, verde, amarela, azul, em inúmeras variações de tonalidades), ao formato do bico (curto, curvo e alto), dos pés (zigodáctilos), e do corpo (compacto com tarsometatarso curto).

Atualmente, são reconhecidas na ordem cerca de 355 espécies distribuídas em 86 gêneros (Collar, 1997 e Rowley, 1997; com modificações de acordo com Gaban-Lima *et al.*, 2002; Ribas *et al.*, 2005; Caparroz e Pacheco, 2006).

Essas aves ocorrem nos continentes do Hemisfério Sul, principalmente em ambientes tropicais mais úmidos, com algumas formas atingido ambientes temperados e desérticos (Tab. 1 do Capítulo 1).

A região Neotropical é a que contém a maior diversidade da ordem (com 32 gêneros e 150 espécies) (Tab. 1 do Capítulo 1). Com 30 gêneros e 89 espécies, a segunda região mais diversa não é formalmente reconhecida como uma região biogeográfica, mas corresponde às ilhas entre as porções continentais das regiões Oriental e Australiana (Tab. 1 do Capítulo 1). A porção continental da Australiana (incluindo a Tasmânia) contém 23 gêneros e 53 espécies, enquanto a Nova Zelândia e a porção continental da região Oriental possuem três gêneros cada (com 6 e 16 espécies respectivamente). Na região Etiópica ocorrem cinco gêneros com 23 espécies (Tab. 1 do Capítulo 1).

Por serem animais extremamente singulares quando comparados à toda diversidade de aves, os Psittaciformes foram, recorrentemente, reconhecidos como grupo natural. Entretanto, isso fez também com que as relações filogenéticas dos Psittaciformes com as outras aves permanecessem obscuras. Hipóteses filogenéticas de diversas fontes indicam que a ordem está incluída no grupo Neoaves, que é grupo-irmão de Galloanseres, dentro dos Neognathae (Dyke e van Tuinen, 2004). A partir daí, as relações de parentesco entre os Psittaciformes e as demais aves neognatas permanecem controversas. Diferentes propostas foram feitas, com inúmeras incongruências (*e.g.* Huxley, 1867; Garrod, 1874; Gadow, 1892; Mayr e Amadon, 1951; Wetmore, 1960; Sibley, 1960; e Burton, 1974). Lançando mão de métodos filogenéticos McKittrick (1991), a partir de caracteres de musculatura dos membros posteriores, encontrou relação entre os gêneros *Amazona* (Psittaciformes)

e *Colius* (Coliiformes), sendo que evidências neste sentido já haviam sido levantadas por Berman e Raikow (1982). Na tentativa de estabelecer as relações filogenéticas entre as ordens de aves com base em caracteres osteológicos foram encontradas evidências da relação dos Psittaciformes com alguns Coraciiformes (Livezey e Zusi, 2001). Estes mesmos autores, mais recentemente (Livezey e Zusi, 2007), publicaram filogenia com caracteres de anatomia comparada onde encontraram as seguintes relações: (Psittaciformes, Columbiformes, ((Caprimulgiformes, Apodiformes), ((Coliiformes, Trogoniformes), (Coraciiformes, Piciformes, Passeriformes))). As hipóteses filogenéticas, apresentadas por Ericson *et al.* (2006), com dados moleculares, apontam a relação dos Psittaciformes com os Passeriformes, Falconidae e Cariamidae, incluindo todo este grupo em outro componente formado pelas Neoaves terrícolas e arborícolas.

Desde o final do século XIX, até hoje, diversas propostas classificatórias foram apresentadas para a sistemática dos Psittaciformes. Entretanto, nenhuma delas contou com um método claro para definir os grupos ou para estabelecer as relações entre eles. Algumas das principais propostas classificatórias para os integrantes da ordem Psittaciformes são apresentadas na tabela 2 do Capítulo 1.

Como está evidente no Capítulo 1, todas estas propostas são altamente incongruentes com as hipóteses filogenéticas mais recentes. Para tornar este estudo mais claro serão utilizadas as propostas de Rowley (1997) e Collar (1997) simplesmente por serem elas as mais recentes (Tab. 1).

2. Hipóteses filogenéticas prévias

As análises filogenéticas disponíveis com os representantes da ordem Psittaciformes são, em sua totalidade, baseadas em moleculares. Uma parte destes estudos investigou as relações filogenéticas entre os terminais em nível intra-genérico, ou mesmo intra-específico (*e. g.* Ovenden *et al.*, 1987; Ribas e Myiaki, 2004; Ribas, 2004; Groombridge *et al.*, 2004; Russello e Amato, 2004; Eberhard e Birmingham, 2004 e 2005; Ribas *et al.*, 2005 e 2006). Outros investigaram a relação entre terminais dentro de subgrupos da ordem (*e. g.* Christidis *et al.*, 1991a e 1991b; Leeton *et al.*, 1994; Miyaki *et al.*, 1998; Brown e Toft, 1999; Tavares e Miyaki, 2000; Tavares, 2001, 2005; Tavares *et al.*, 2004 e 2006;). Poucas análises filogenéticas contaram com amostragem de táxons que engloba maior parte da diversidade da ordem (*e. g.* de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006).

De Kloet e de Kloet (2005) investigaram as relações filogenéticas — lançando mão dos métodos de parcimônia e máxima verossimilhança para construção das hipóteses filogenéticas com seqüências dos genes *spindlin* dos cromossomos sexuais Z e W — entre 52 terminais da ordem Psittaciformes, distribuídos em nove (Cacatuidae, Loriinae, Nestorini, Strigopini, Cyclopsittacini, Platycercini,

Psittaculini, Psittacini e Arini) dos 11 principais grupos reconhecidos por Rowley (1997) e Collar (1997) (Tab. 1). As hipóteses apresentadas apontam que os gêneros *Strigops* e *Nestor* (Strigopini e Nestorini) são relacionados (como proposto por Livezey, 1992) tendo, este clado, posição basal em relação aos demais Psittaciformes, que formam outro clado (Fig. 1A). Um componente que diverge logo na base deste último clado, de acordo com as hipóteses apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005), une os terminais amostrados pertencentes aos Cacatuidae, Psittacini, Psittichadini e Arini (Fig. 1A). Estes terminais aparecem formando quatro grupos fortemente suportados (Fig. 1A): o primeiro agrupa os gêneros de Cacatuidae estudados (*Cacatua*, *Eolophus*, *Probosciger* e *Calyptorhynchus*) e é congruente com o proposto em alguns estudos anteriores (Christidis *et al.*, 1991a, 1991b; Brown e Toft, 1999); o segundo une *Psittichas* (Psittichadini) e *Coracopsis* (um dos três gêneros de Psittacini – ver tabela 1); o terceiro agrupa os dois outros gêneros de Psittacini (*Psittacus* e *Poicephalus*); enquanto o quarto inclui todos os Arini amostrados (Fig. 1A). De acordo com diferentes implementações das análises de máxima verossimilhança, realizadas por de Kloet e de Kloet (2005), as relações entre os terminais nesses quatro grupos foram distintas. Os Cacatuidae sempre aparecem em uma tritomia basal, mas em uma das hipóteses o grupo (*Psittichas*, *Coracopsis*), e na outra (*Poicephalus*, *Psittacus*) aparecem como grupo-irmão dos Arini.

Do nó basal das filogenias dos demais Psittaciformes, de onde parte o componente formado por Cacatuidae, Psittacini, Psittichadini e Arini, existem outros dois grupos que, em uma das filogenias apresentadas (Fig. 1A), aparecem unidos em um clado que contém os Psittaculini, Platycercini, Ciclopsittacini e Loriinae amostrados (de Kloet e de Kloet, 2005). Um desses grupos une alguns gêneros de Psittaculini com a seguinte topologia: (*Prioniturus* ((*Electus* (*Psittacula*, *Tanygnathus*)) (*Polytelis*, (*Alisterus*, *Aprosmictus*)))) (Fig. 1A). O outro mostra os Loriinae como clado (*Glossopsitta*, *Trichoglossus*, *Lorius*) – o que está de acordo com hipóteses prévias (Christidis *et al.*, 1991a e 1991b) – que, sequencialmente, têm *Melopsittacus* (Platycercini), *Psittaculirostris* (Micropsittini), *Agapornis* (Psittaculini) e *Neopsephotus* (Platycercini) como grupo-irmãos (Fig. 1A). Um terceiro componente (*Cyanoramphus* (*Psephotus*, *Barnardius*, *Platycercus*)) aparece, em uma das análises, agrupadas com o primeiro e, em outra, com o segundo desses grupos (Fig. 1A).

Matsumoto (2006) apresenta análises filogenéticas, incluindo representantes de Cacatuidae, Loriinae, Nestorini, Arini, Psittacini, Psittaculini e Platycercini, onde a totalidade dos gêneros africanos e quase a totalidade dos Neotropicais foram amostrados. Neste estudo foram utilizados os métodos de análise bayesiana, máxima verossimilhança e parcimônia para a proposição das hipóteses filogenéticas, a partir das variações nas seqüências que somam 2537 pares de bases pertencentes a dois genes nucleares (íntrons 1 do gene para rodopsina e 5 do gene tropomiosina) e a dois mitocondriais (ribossomais 12S e 16S). As hipóteses filogenéticas obtidas com os três métodos

variaram muito quanto à sua resolução, sendo que, no geral, as relações filogenéticas discutidas por Matsumoto (2006) foram obtidas pelo consenso de maioria, onde se manteve apenas os nós com mais de 95% de frequência de ocorrência, dos diagramas obtidos na análise bayesiana. As hipóteses filogenéticas apresentadas por Matsumoto (2006) concordam em alguns aspectos com as apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) e discordam em outros. Matsumoto (2006) também recuperou a posição basal de *Nestor* na ordem, com um grupo mais apical, contendo os demais Psittaciformes amostrados (*Strigops* não foi amostrado) (Fig. 1B). Matsumoto (2006) recuperou ainda o componente contendo os terminais amostrados de Loriinae, Platycercini e Psittaculini (Fig. 1B). De forma congruente às hipóteses apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005), e levando-se em consideração as limitações referentes à amostragem de gêneros, Matsumoto (*op. cit.*) recuperou a relação de *Melopsittacus* com Loriinae, com *Agapornis* basalmente relacionado (Fig. 1B); o monofiletismo de Cacatuidae, Loriinae e Arini, sendo que esta última tribo aparece relacionada ao clado (*Psittacus*, *Poicephalus*) (Fig. 1B).

O que há de mais discordante entre as hipóteses apresentadas nesses dois estudos é a posição do grupo que une os terminais de Cacatuidae. Nas hipóteses apresentadas por de Kloet e de Kloet (*op. cit.*) (Fig. 1A), Cacatuidae aparece mais relacionada aos Arini, Psittacini e Psittichadini, de maneira congruente ao apresentado por Miyaki *et al.* (1998) (Fig. 2A); enquanto que, nas apresentadas por Matsumoto (*op. cit.*), Cacatuidae aparece em posição basal ao clado formado pelos terminais pertencentes aos Loriinae, Psittaculini, Platycercini, Psittacini e Arini (Fig. 1B), de forma congruente ao obtido em Tavares *et al.* (2006) (Fig. 2B).

Brown e Toft (1999), estudando 433 pares de bases de um gene mitocondrial (ribossomal 12S) e 15 das 18 espécies reconhecidas na família Cacatuidae, por meio de máxima verossimilhança e parcimônia, propuseram hipóteses que resgataram o monofiletismo do gênero *Cacatua*, além da seguinte relação entre os gêneros reconhecidos nessa família: (*Probosciger* ((*Nymphicus* (*Calyptorhynchus*, *Callocephalom*)) (*Eolophus* (*Cacatua* 10 espécies)))). A relação entre os gêneros de Cacatuidae recuperada nas hipóteses apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) (Fig. 1A) foi diferente da descrita acima.

Miyaki *et al.* (1998) propuseram hipóteses filogenéticas, utilizando-se máxima verossimilhança e parcimônia para analisar seqüências de três genes mitocondriais (ribossomais 12S e 16S, e citocromo b) que somaram 1771 pares de bases. As filogenias recuperadas com os dois métodos foram congruentes. Neste estudo propôs-se a existência de um grupo monofilético formado pelas araras, ararajubas, anacãs, marianinhas e maracanãs (*Ara*, *Guarouba*, *Cyanopsitta*, *Aratinga*, *Anodorhynchus*, *Pyrhura*, *Deroptyus*) (Fig. 2A) denominados aqui como "Arini 1". Os demais

Arini incluídos neste estudo (*Amazona*, *Pionus*, *Graydidascalus*, *Salvatoria* (= *Alipiopsitta xanthops*)) não aparecem consistentemente formando um grupo monofilético (Fig. 2A), entretanto apresentam taxas de evolução mais aceleradas que o grupo das araras, sugerindo que essas duas linhagens tiveram histórias evolutivas independentes (Miyaki *et al.*, 1998).

Tavares (2001) e Tavares *et al.* (2004) ampliaram a amostragem de gêneros desse grupo "Arini 1" e de caracteres (cerca de 2300 nucleotídeos de genes mitocondriais) e efetuaram análises tanto com parcimônia quanto com máxima verossimilhança, obtendo diagramas concordantes com os dois métodos. A seguinte hipótese de relação entre os gêneros foi obtida: ((*Propyrrhura* as três espécies) (*Cyanopsitta* ((*Ara severa*, *Ara ararauna*) ((*Pyrrhura* (*Anodorhynchus* duas espécies) (*Diopsittaca*, *Guarouba*)) (*Aratinga leucophthalmus* (*A. cactorum* *A. aurea*)))))). As hipóteses apresentadas nestes estudos reforçam o monofiletismo dos gêneros: *Anodorhynchus* (*A. leari*, *A. hyacinthinus*), *Ara* (*A. severa*, *A. ararauna*) e *Propyrrhura* (*P. auricollis*, *P. maracana* e *P. couloni*) e não resgataram o monofiletismo do gênero *Aratinga*.

Esse não-monofiletismo do gênero *Aratinga* foi fortemente corroborado nas hipóteses apresentadas por Ribas e Miyaki (2004), obtidas com as análises de parcimônia e máxima verossimilhança de seqüências do genoma mitocondrial (ribossomal 12S e 16S, citocromo *b* e região controladora) que obtiveram topologias similares. Este estudo teve como foco principal a filogenia do complexo *solstitialis* do gênero *Aratinga* (*Aratinga solstitialis*, *A. auricapilla*, *A. solstitialis* e *Nandayus*) cujo monofiletismo é solidamente recuperado. Posteriormente, à publicação deste artigo, as variações geográficas conhecidas da espécie *A. solstitialis* foram estudadas em detalhe e a espécie *A. pinto*i foi descrita (Silveira *et al.*, 2005). Pela procedência das amostras de *Aratinga solstitialis* utilizadas em Ribas e Miyaki (2004) pode-se concluir que ao menos três, das quatro, são da agora reconhecida *Aratinga pinto*i. Nas hipóteses filogenéticas apresentadas por Ribas e Miyaki (*op. cit.*) foi obtida a seguinte relação entre os táxons estudados: (*Anodorhynchus*, *Aratinga leucophthalmus* (*Guarouba*, *Diopsittaca*) (*Orthopsittaca* (*Primolius* (= *Propyrrhura*) *Ara ararauna*)) (*Aratinga cactorum*, *A. aurea*) (*A. weddelli* (*Nandayus*, *Aratinga* complexo *solstitialis*))))). Faz-se necessária uma ressalva quanto às relações desses gêneros. Como as autoras estavam focadas no grupo *Aratinga* complexo *solstitialis*, o enraizamento foi feito em *Anodorhynchus* somente para garantir que ele estaria distante do grupo-interno e uma parte deste diagrama deve ser interpretada tendo-se em mente locais alternativos para o enraizamento.

Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006) realizaram estudos com boa parte dos gêneros neotropicais (tribo Arini) com mais de 6000 pares de bases de genes mitocondriais e nucleares, lançando mão de análises bayesiana e de máxima verossimilhança. Estes estudos obtiveram hipóteses filogenéticas

que reforçam a existência do clado "Arini 1", com o tuim (*Forpus*) basalmente relacionado (Fig. 2B). Essas hipóteses contêm, ainda, os clados: das curicas, papagaios, maitacas, sabiá-cicas e outros (*Pionopsitta*, *Triclaria*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Amazona* *Alipiopsitta*, *Graydidascalus*), aqui reconhecidos como "Arini 2"; e de alguns periquitos e caturritas (*Brotogeris*, *Myiopsitta*), "Arini 3" (Fig. 2B). Estes dois grupos aparecem como grupo-irmãos nas hipóteses filogenéticas apresentadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006), havendo um componente basal a eles composto por outros periquitos (*Bolborhynchus* e *Nannopsittaca*) (Fig. 2B). Estes estudos (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006), além de reforçar o não-monofiletismo do gênero *Aratinga*, obtêm evidências do não monofiletismo dos gêneros *Amazona* e *Pionopsitta*. Nas análises apresentadas por Tavares (2005), Tavares *et al.* (2006) e Russello e Amato (2004) *Amazona xanthops* não aparece no mesmo grupo dos demais representantes do gênero *Amazona* que, consistentemente, formaram um clado (Fig. 2B). Para tornar *Amazona* um grupo monofilético foi proposto o reconhecimento do gênero *Alipiopsitta* (Caparroz e Pacheco, 2006) para *A. xanthops*.

Ribas *et al.* (2005) estudaram (a partir das seqüências completas dos genes mitocondriais citocromo *b* e ND2) as relações entre as espécies do antigo gênero *Pionopsitta* — como consta em Collar (1997) — com diversos terminais como grupo-externos (*Hapalopsittaca*, *Alipiopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Aratinga weddelli*, *Anodorhynchus* e *Pyrrhura*), pelos métodos de parcimônia, máxima verossimilhança e análise bayesiana, cujos resultados em grande parte são congruentes. Nas hipóteses obtidas, da mesma forma que em Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006), *Pionopsitta pileata* (tipo do gênero *Pionopsitta*) aparece separada das demais espécies deste gênero, que foram formalmente reconhecidos sob o nome genérico *Gypopsitta* por Ribas *et al.* (2005). A relação entre as espécies amostradas em Ribas *et al.* (*op. cit.*) foi a seguinte: (*Pionopsitta* ((*Hapalopsittaca*, *Gypopsitta*) ((*Alipiopsitta*, *Graydidascalus*) *Pionus*))). Essa relação de *Alipiopsitta* com *Graydidascalus* foi recuperada também em Russello e Amato (2004) e Tavares (2005).

Nas hipóteses filogenéticas apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) detecta-se a presença consistente de dois grupos dentro da tribo Arini (Fig. 1A). Um semelhante ao "Arini 1" (Fig. 1A) e outro agrupa o tuim (*Forpus*) com "Arini 2" (Fig. 1A). A caturrita (*Myiopsitta*) e dois gêneros de periquitos neotropicais (*Brotogeris* e *Psilopsiagon*) mantiveram-se sem posição definida, visto que as duas filogenias apresentadas discordam na posição desses grupos, entretanto ambas concordam que *Myiopsitta* é grupo-irmão de *Brotogeris* (Fig. 1A) ("Arini 3").

Na hipótese filogenética, apresentada por Matsumoto (2006), construída com maior número de pares de bases, contendo genes mitocondriais e nuclear, detecta-se politomia basal na tribo Arini.

Dessa politomia diverge o tuim (*Forpus*) e três outros componentes: "Arini 1", "Arini 2" e o "Arini 3" com (*Touit*, *Nanopsittaca*)) associado a eles (Fig. 1B).

Ribas *et al.* (2006) apresentam filogenias do gênero *Pyrrhura*, que aparece monofilético. Este estudo evidencia a existência de três linhagens no gênero, uma composta pelo complexo de espécies *picta-leucotis*, outra e irmã a essa agrega o complexo *lepida-frontalis*, e uma terceira e basal a elas refere-se a *P. cruentata*.

Oliveira-Marques (2006) investiga a relação entre todas as espécies do gênero *Ara* e *Primolius* (= *Propyrrhura*), com 5039 pares de bases de cinco gêneros mitocondriais, contando com oito outras espécies de Arini para enraizamento. Os resultados desse estudo recuperam o monofiletismo dos gêneros *Ara* e *Primolius* (= *Propyrrhura*), sendo esses dois gêneros grupo-irmãos, tendo *Orthopsittaca* na base.

II. OBJETIVOS

Os objetivos deste capítulo são:

1. propor hipóteses filogenéticas com base em caracteres morfológicos (osteológicos, principalmente cranianos, e anatômicos da siringe) entre representantes da ordem Psittaciformes, sobretudo naqueles grupos mais derivados que, seguramente, não contém a raiz da ordem;
2. comparar as relações entre os terminais aqui obtidas, com aquelas disponíveis na literatura, buscando verificar a congruência entre os componentes resgatados com diferentes fontes de caracteres e composição de táxons;
3. sugerir, em virtude das informações aqui obtidas e compiladas, mudanças no sistema classificatório dos Psittaciformes, para torná-lo mais informativo filogeneticamente.

Tabela 1: Resumo da classificação da ordem Psittaciformes adotada por Rowley (1997) e Collar (1997).

Ordem Psittaciformes

Família Cacatuidae

Subfamília Calyptorhynchinae - *Calyptorhynchus*, *Probosciger*.

Subfamília Nymphicinae - *Nymphicus*.

Subfamília Cacatuinae - *Cacatua*, *Eolophus*, *Callocephalon*.

Família Psittacidae

Subfamília Loriinae - *Chalcopsitta*, *Eos*, *Pseudeos*, *Trichoglossus*, *Psitteuteles*, *Lorius*, *Phigys*, *Vini*, *Glossopsitta*, *Charmosyna*, *Oreopsittacus*, *Neopsittacus*.

Subfamília Psittacinae

Tribo Psittrichadini - *Psittrichas*.

Tribo Nestorini - *Nestor*.

Tribo Strigopini - *Strigops*.

Tribo Micropsittini - *Micropsitta*.

Tribo Cyclopsittacini - *Cyclopsitta*, *Psittaculirostris*, *Bolbopsittacus*.

Tribo Platycercini - *Prosopeia*, *Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Purpureicephalus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Northiella*, *Psephotus*, *Neopsephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Melopsittacus*, *Pezoporus*, *Geopsittacus*.

Tribo Psittaculini - *Psittinus*, *Psittacella*, *Geoffroyus*, *Prioniturus*, *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus*, *Agapornis*.

Tribo Psittacini - *Psittacus*, *Coracopsis*, *Poicephalus*.

Tribo Arini - *Anodorhynchus*, *Cyanopsitta*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Rhynchopsitta*, *Ognorhynchus*, *Guarouba*, *Aratinga*, *Nandayus*, *Leptopsittaca*, *Cyanoliseus*, *Pyrhura*, *Enicognathus*, *Myiopsitta*, *Psilopsiagon*, *Bolborhynchus*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Nannopsittaca*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta* (incl. *Gypopsitta*), *Hapalopsittaca*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Amazona* (incl. *Alipiopsitta*), *Triclaria*, *Deropterus*.

III. MATERIAL E MÉTODOS

Os espécimes utilizados neste estudo foram obtidos por empréstimo das coleções de aves das seguintes instituições: Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo (AZUSP); Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ); Museu de Zoologia de Universidade de São Paulo (MZUSP) e Museu de História Natural de Taubaté (MHNT).

Parte dos esqueletos estudados encontrava-se preparada nas instituições de origem e parte se encontrava em meio líquido. Nestes casos os espécimes foram descarnados e preparados no dermestário do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade São Paulo.

A musculatura das siringes foi estudada no material fixado em formol 4% v/v e conservado em álcool 70% v/v. O suporte esquelético deste órgão foi estudado no material diafanizado e corado com Azul de Alcian (que cora cartilagens) e Vermelho de Alizarina (que cora estruturas clacificadas), preparado de acordo com o protocolo descrito em Gaban-Lima (2001).

Tanto as siringes quanto as estruturas mais diminutas do esqueleto foram observadas com auxílio de um estereomicroscópio Opton modelo Tim-2T, equipado com câmera digital DCE-01, com a qual foram feitas as imagens do órgão. As imagens apresentadas dos esqueletos foram feitas com auxílio de uma câmera digital Sony DSC-F717 e de um scanner Epson Perfection 1250.

Para a descrição dos caracteres osteológicos foi seguida a nomenclatura proposta pela *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.*, 1993) e para os caracteres siringeais utilizou-se a proposta por Gaban-Lima (2001), Gaban-Lima e Höfling (2006) e expressa no Capítulo 2.

Com base nas variações encontradas nas séries amostradas foram então construídas hipóteses filogenéticas que foram confrontadas com as disponíveis na literatura.

Análises filogenéticas

Este estudo contou com amostragem de séries de espécimes pertencentes a 94 espécies de 45 gêneros (Anexo 1). Tais espécimes foram organizados, para as análises filogenéticas, em 56 táxons terminais monofiléticos (Anexo 1). Os terminais aqui considerados foram: *Nestor* (Nestorini); *Probosciger*, *Cacatua* e *Nymphicus* (Cacatuidae); *Eos*, *Trichoglossus*, *Chalcopsitta* e *Charmosyna* (Loriinae); *Cyanoramphus*, *Melopsittacus*, *Psephotus* e *Neophema* (Platycercini); *Eclectus*, *Alisterus*, *Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus*, *Agapornis* (Psittaculini); *Psittaculirostris* (Ciclopsittacini); *Poicephalus*, *Psittacus* e *Coracopsis* (Psittacini); e *Anodorhynchus*, *Ara*

rubrogenys, *Ara severa*, *Ara ararauna*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Guarouba*, *Aratinga aurea*, *Aratinga cactorum*, *Aratinga pertinax*, *Aratinga mitrata*, *Aratinga leucophthalmus*, *Aratinga acuticaudata*, *Aratinga complexo solstitialis*, *Aratinga weddelli*, *Nandayus*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura complexo perlata*, *Pyrrhura complexo picta*, *Pyrrhura cruentata*, *Myiopsitta*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Graydidascalus*, *Pionus*, *Amazona*, *Alipiopsitta*, *Deroptus* e *Triclaria* (Arini).

Desses 56 táxons terminais considerados, 33 são espécies, 20 são gêneros (aglutinando espécimes de mais de uma espécie) e três são complexos de espécies reconhecidos dentro de gêneros mais inclusivos.

Dos táxons terminais supra-específicos, nove tiveram seu monofiletismo recuperado em análises filogenéticas prévias: (6 gêneros) *Cacatua* — Brown e Toft (1999), *Psittaculirostris* — Astuti *et al.* (2006), *Anodorhynchus* — Tavares (2004), *Propyrrhura* — Tavares (2004), *Gypopsitta* — Ribas *et al.* (2005), e *Amazona* — Russello e Amato (2004); e (os 3 complexos) *Aratinga complexo solstitialis* — Ribas *et al.* (2003), *Pyrrhura complexo picta* — Ribas *et al.* (2006), e *Pyrrhura complexo perlata* — Ribas *et al.* (2006). Os demais táxons terminais supra-específicos (*Chalcopsitta*, *Eos*, *Psephotus*, *Neophema*, *Polytelis*, *Psittacula*, *Agapornis*, *Poicephalus*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Touit*, *Pionites* e *Pionus*) tiveram o monofiletismo de seus espécimes assumido (em relação aos demais espécimes aqui amostrados), pela homogeneidade morfológica verificada (tanto siringeais e osteológicos quanto de morfologia externa), mesmo sem estudos filogenéticos comprovando-o.

Para a construção das hipóteses filogenéticas foi utilizado o método da cladística (Hennig, 1966; Nelson e Platnick, 1981; Wiley, 1980; Rieppel, 1988), lançando mão do princípio da parcimônia para a análise dos dados (Wiley, 1981; Amorim, 1997; Kitching *et al.*, 1998). Para a realização das análises foi utilizado o programa PAUP versão "4.0b 10 para Microsoft Windows" (Swofford, 2001).

Para a otimização dos caracteres nas hipóteses filogenéticas obtidas, bem como para a edição dos diagramas, foram utilizados, além do PAUP (Swofford, *op. cit.*), os programas TreeView (Page, 2001) e Mesquite (Maddison e Maddison, 2004).

Os diferentes estados das características variáveis entre os terminais amostrados (hipóteses de homologia, ou homologias primárias *sensu* de Pinna, 1991) foram organizados em uma matriz de caracteres no programa *Nexus Data Editor* (Page, 1998). Esses estados foram codificados com caracteres numéricos (0, 1, 2 ...) que não expressam sua polaridade, sendo esta concluída posteriormente pelo enraizamento dos diagramas obtidos. Quando mais de um estado do caráter foi

verificado no terminal, ele foi codificado como polimórfico, incluindo-se na matriz os estados verificados.

Com a finalidade de incluir nas análises principais (quando cabível) as hipóteses de homologia primária relacionando estados contíguos mais semelhantes de um caráter, em relação a um terceiro estado mais dissimilar, parte dos caracteres multiestados foi considerada ordenada.

Para avaliar a influência do ordenamento de parte dos caracteres multiestados nos diagramas obtidos, para cada análise principal efetuada, com diferentes composições de táxons, foi realizada análise adicional com os caracteres não-ordenados. Como os resultados dessas análises adicionais não foram considerados os que melhor explicam as variações morfológicas detectadas entre os terminais, eles foram mencionados no texto, mas não foram apresentados graficamente.

Visto que 10 dos 55 táxons terminais tiveram apenas seus esqueletos ou suas siringes estudados, a matriz de caracteres contendo todos os espécimes (Tab. 2) possui muitos caracteres com estados indeterminados (?). É sabido que a inclusão de muitas incertezas nas análises afeta de forma severa a sua resolução. Desse modo, foram realizadas diferentes análises com composição distintas de terminais:

Análise 1: realizada com todos os terminais.

Análise 2: realizada apenas com os terminais completos.

Como o diagrama de consenso da análise 1 mostrou-se pouco resolvido, diferentemente do consenso da análise 2, foram realizadas outras análises, onde se manteve apenas um terminal incompleto de cada vez, visando acessar de forma mais precisa a sua relação com os terminais completos.

Análise 3: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Nestor*.

Análise 4: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Probosciger*.

Análise 5: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Nymphicus*.

Análise 6: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Neophema*.

Análise 7: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Alisterus*.

Análise 8: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Eclectus*.

Análise 9: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Coracopsis*.

Análise 10: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Ara rubrogenys*.

Análise 11: realizada com todos os terminais completos e apenas o terminal incompleto *Aratinga mitrata*.

As análises adicionais efetuadas com todos os caracteres não-ordenados seguem a mesma numeração.

Para encontrar os diagramas que melhor explicam, pelo princípio da parcimônia, a distribuição dos estados dos caracteres verificados nos diferentes terminais foram efetuadas buscas heurísticas uma vez que, pelas dimensões da matriz, a busca exata não é permitida.

No algoritmo de busca heurística padrão do PAUP, após uma etapa de adição de terminais buscando o diagrama mais curto ("Stepwise addition"), realiza-se procedimento de rearranjo de ramos ("Brach-swapping"), com a mesma finalidade, sob o algoritmo TBR ("tree bisection-reconnection"), o mais rigoroso deles (Kitching *et al.*, 1998). Cada um desses ciclos é chamado de réplica de busca. Nas análises aqui efetuadas foram realizadas com 1000 réplicas (o padrão do programa é 10), mantendo-se duas árvores salvas em cada ciclo de "Stepwise addition" (o padrão do programa é uma). Para cada procedimento de "Stepwise addition" foi escolhida a ordem randômica para a inclusão dos terminais, ao contrário de seguir a ordem dos terminais na matriz de dados, como é padrão no programa. A adoção da ordem fixa de inclusão de terminais nas várias réplicas pode levar ao encontro repetido de árvores, eventualmente subótimas.

Durante a execução da busca, quando o programa atinge o número máximo padrão de árvores na memória (que é de 100) ele indaga o que quer que se faça. Nesse momento, optou-se por aumentar em 100 o número máximo de árvores de acordo com a necessidade, a fim de se otimizar a capacidade computacional.

Nas análises com muitos caracteres indeterminados (?) (quando foram incluídos terminais incompletos) foram utilizados os comandos `nchuck=5` `chuckscore=L+2`. Com esse par de opções não mais do que 5 árvores com comprimento maior que $L+2$ passos são salvas em cada réplica (onde L , corresponde ao comprimento dos diagramas ótimos obtidos em uma busca teste com poucas réplicas).

Após as análises, os ramos com comprimento mínimo igual a zero foram colapsados, ramos estes que por vezes são concluídos por otimização dúbia dos caracteres.

Em algumas análises foram realizados procedimentos de pesagem posterior dos caracteres, de acordo com as médias dos índices de consistência re-escalados verificados na análise prévia. Após a pesagem dos caracteres, busca com 50 réplicas foi implementada para a obtenção das árvores mais curtas.

Em cada uma das análises efetuadas (sem e com pesagem diferencial dos caracteres) foi calculado o

consenso estrito dos diagramas obtidos, consensos estes utilizados nas discussões, por expressarem somente os grupos verificados em todas as hipóteses originais.

Para o cálculo dos índices de suporte de Bremer, apenas nas topologias obtidas sem pesagem, o seguinte procedimento foi realizado:

Em primeiro lugar criou-se uma restrição para aquelas árvores que não incluem o grupo ao qual se quer calcular o índice, para ser utilizada nas buscas a serem efetuadas. Em seguida, realizou-se busca heurística levando-se em conta a restrição criada. Ao término dessas análises verificou-se o número de passos dos diagramas mais curtos obtidos. A diferença entre o comprimento dessa análise com a restrição, para aquele das análises feitas sem ela (onde o grupo aparece) é o índice de suporte de Bremer para o referido clado.

Feitas as análises e encontrados os seus diagramas de consenso, foram feitos seus enraizamentos.

Não foi possível utilizar terminais de outras ordens para o enraizamento dos diagramas aqui obtidos em virtude do padrão morfológico (craniano e siringeal) muito autapomórficos dos Psittaciformes — o que impossibilita severamente o estabelecimento de homologias primárias com as outras aves — e da carência de congruência entre as hipóteses de relação desta ordem com as demais aves.

Como foram estudados apenas representantes da ordem Psittaciformes, o local para o enraizamento dos diagramas obtidos teve que ser concluído a partir do conhecimento acumulado pelos estudos filogenéticos prévios (que, pela natureza dos caracteres, puderam ser enraizados em grupos de aves mais distantemente relacionadas, *e.g.* Galliformes, Coliiformes, Falconiformes entre outros).

Tanto de Kloet e de Kloet (2005) quanto de Matsumoto (2006) apontam, de forma concordante com caracteres distintos, a posição basal de *Nestor* dentro da ordem (Figs. 1A e 1B). Assim sendo, nas análises onde este terminal foi incluído, ele serviu como referência para o enraizamento dos diagramas obtidos.

Nas duas hipóteses mencionadas acima (Figs. 1A e 1B), desconsiderando a posição dúbia do grupo de terminais que une os Cacatuidae (*Cacatua*, *Calyptrorhynchus*, *Eolophus* e *Nymphicus*), os demais representantes da ordem são separados em dois componentes principais (ressaltados com cores diferentes nas figuras 1A e 1B). Assim sendo posição possível para o enraizamento dos diagramas obtidos nas análises onde não se incluiu *Nestor*, foi concluída de maneira a permitir a expressão de, ao menos, um desses componentes mais inclusivos. Como um destes componentes (o que inclui os Arini) foi melhor amostrado, este foi considerado como grupo interno, sendo os diagramas enraizados em seu nó mais basal. Como a posição possível da raiz muitas vezes mostrou-se em uma

região (e não em um local exato), algumas relações foram expressas textualmente apenas como relações de adjacência (visto que suas relações de grupo-irmãos são dependentes de locais alternativamente válidos da raiz).

IV. RESULTADOS DISCUTIDOS

1. Caracteres

A matriz de caracteres apresentada (Tab. 2) mostra a distribuição dos estados dos 101 caracteres levantados nos táxons terminais considerados.

As descrições dos caracteres apresentadas a seguir, na maioria dos casos, são acompanhadas de ilustrações que apontam os diferentes estados. O Anexo II traz ilustrações com escala das siringes diafanizadas e do esqueleto craniano de boa parte dos terminais, onde é possível, na grande maioria dos casos, confirmar os estados de cada terminal. A tabela 3 mostra o índice de consistência dos caracteres nas análises 1 e 2. Após a descrição dos caracteres, quando pertinente, é mencionado quando a opção de ordenamento foi considerada válida, bem como são incluídas algumas observações adicionais.

1. Tipo de inserção do *M. syringealis superficialis*:

- 0. carnosa;
- 1. por meio de tecido conjuntivo fibroso.

Psephotus

Aratinga aurea

Nandayus

2. Inserção do *M. syringealis superficialis* por tecido conjuntivo fibroso:

- 0. por meio de tendão típico;
- 1. as fibras musculares quase tocam os elementos B, mas são conectadas a eles e envoltas por tecido conjuntivo fibroso, que não assume formato de tendão típico;
- . para aqueles que têm inserção carnosa.

Observação: Beddard (1893) descreveu este caráter, afirmando que *Microglossa* (= *Probosciger*) e *Strigops* compartilham inserção tendinosa com *Cacatua*, não mencionando esse tipo de inserção para qualquer outro táxon.

Nandayus

Aratinga aurea

3. Recobrimento do *M. syringealis profundus* pelo *M. syringealis superficialis* em vista ventral:

0. *M. syringealis profundus* bem visível;
1. pequena área do *M. syringealis profundus* visível;
2. *M. syringealis profundus* completamente recoberto pelo superficial.

Polytelis

*Aratinga
acuticaudata*

*Pyrrhura compl.
perlata*

Opção de ordenamento: não.

4. Desenvolvimento do *M. syringealis profundus* em relação ao *tympanum*:

0. *M. syringealis profundus* restrito à porção lateral do *tympanum*;
1. *M. syringealis profundus* ocupa a região lateral do *tympanum* e estende-se em direção ventral e dorsal, fazendo com que metade do *tympanum* permaneça visível tanto ventral quanto dorsalmente;
2. o par de *M. syringealis profundus* quase se encontra medialmente e pequena porção do *tympanum* permanece visível;
3. esse par encontra-se medialmente, escondendo completamente o *tympanum*.

Opção de ordenamento: sim.

5. Superfície lateral do *M. syringealis profundus* junto a sua inserção:
0. posicionada obliquamente ao plano sagital da traquéia;
 1. posicionada quase perpendicularmente ao plano sagital da traquéia.

6. Posição de contato entre o *M. syringealis superficialis* e o *M. syringealis profundus* na porção lateral do *tympanum*:
0. do elemento A2 até o contato entre os elementos A3 e A4;
 1. do elemento A4 até o contato entre os elementos A4 e A5;
 2. do elemento A5 em diante.

Opção de ordenamento: sim.

Observação: este caráter diz respeito à posição da musculatura siringeal (se mais cranial ou mais caudal), já os dois caracteres que se seguem dizem respeito à extensão da origem (desenvolvimento, ao menos na porção cranial) dessa musculatura.

7. Extensão da origem do *M. syringealis superficialis*:
0. em 1 ou 2 elementos A;
 1. em 3 ou 4 elementos A;
 2. em mais que 4 elementos A.

Opção de ordenamento: sim.

8. Extensão da origem do *M. syringealis profundus*:

- 0. em 1 elemento A;
- 1. em 2 elementos A;
- 2. em 3 elementos A;
- 3. em 4 elementos A.

Opção de ordenamento: sim.

9. A origem do *M. syringealis profundus* chega até a borda caudal do *tympanum*:

- 0. não;
- 1. sim.

10. Extensão da inserção do *M. syringealis superficialis*:

- 0. em 1 ou 2 elementos B;
- 1. em 3 ou 4 elementos B;
- 2. em 5 ou 6 elementos B;
- 3. em mais que 7 elementos B.

Opção de ordenamento: não

11. Local de inserção do *M. syringealis profundus*:

- 0. na placa timpânica;
- 1. nos processos caudais da placa timpânica e na *Mem. tympaniformis lateralis*.

12. Adesão do *M. syringealis profundus* à placa timpânica:

- 0. fortemente aderido à placa;
- 1. aderido fortemente à placa apenas em sua articulação com o *tympanum*;
- 2. aderido flacidamente à placa.

Opção de ordenamento: não.

13. Posição do *M. syringealis superficialis* em relação à traquéia:

- 0. nitidamente deslocado em direção ventral;
- 1. posicionado lateralmente.

Cacatua

14. Redução extrema da metade caudal do *M. syringealis superficialis*:

- 0. ausente;
- 1. presente.

15. Elementos que contribuem para a formação do *tympanum*:

- 0. A2-A3;
- 1. A2-A4 ou A2-A5;
- 2. A2-A6 ou A2-A7.

Opção de ordenamento: sim.

16. Diâmetro do *tympanum* em vista ventral:

- 0. diminui em direção caudal;
- 1. constante;
- 2. aumenta a partir do elemento A2;
- 3. aumenta a partir do elemento A3;
- 4. aumenta a partir do elemento A4.

A. compl. solstitialis *P. compl. picta* *Triclaria* *Forpus* *Poicephalus*

Opção de ordenamento: não.

17. Cótula do *tympanum* que suporta a borda cranial das placas timpânicas:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Aratinga compl. solstitialis *Pyrrhuta compl. perlata* *Graydidascalus*

18. Forma dos processos do *tympanum*:

- 0. agudos, afilados e longos (base até 70% da altura);
- 1. intermediários (base com 70-95% da altura);
- 2. largos e curtos (base do mesmo tamanho ou maior que a altura).

Opção de ordenamento: sim.

19. Bordas laterais do processo ventral do *tympanum*:

- 0. retilíneas;
- 1. côncavas;
- 2. convexas.

Brotoogeris *Pionus* *A. leucophthalmus*

Opção de ordenamento: não.

20. Bordas laterais do processo dorsal do *tympanum*:

0. retílineas;
1. côncavas;
2. convexas.

Forpus *Brotoogeris* *Myiopsitta*

Opção de ordenamento: não.

21. Tamanho do processo ventral do *tympanum* em relação ao processo dorsal:

0. do mesmo tamanho;
1. processo ventral maior que o dorsal (variação menor que 10% desconsiderada);
2. processo dorsal maior que o processo ventral (variação menor que 10% desconsiderada);
3. processo ventral muito maior que o dorsal (mais que duas vezes maior)

Opção de ordenamento: não.

22. Tamanho da base do processo ventral do *tympanum* em relação à do dorsal:

0. do mesmo tamanho;
1. a base do ventral é maior;
2. a base do dorsal é maior.

Opção de ordenamento: não.

23. Placa timpânica pouco diferenciada, assemelha-se na forma a um elemento A incompleto ventral e dorsalmente:
0. diferente;
 1. dessa maneira.

24. Altura das placas timpânicas, descontados seus processos:
0. menor que 20% da base;
 1. entre 20% 40% da base;
 2. maior que 40% da base.

Opção de ordenamento: sim.

25. Curvatura das placas timpânicas:
0. não curvada (completamente plana);
 1. pouco acentuada;
 2. acentuada, quase assume formato semicircular.

Opção de ordenamento: sim.

26. Depressão na face medial das placas timpânicas:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Pyrrhura compl. Graydidascalus perlata

27. Proporção das regiões membranasas e esponjosas das placas timpânicas:

- 0. não há região membranasas;
- 1. região esponjosa corresponde à maior parte da placa timpânica;
- 2. região esponjosa corresponde a mais de 1/3 da altura da placa.

Polytelis

Pionus

Pionites

Opção de ordenamento: sim.

28. Convergência dos bordos ventrais e dorsais das placas timpânicas:

- 0. paralelos ou sutilmente convergentes;
- 1. convergentes;
- 2. extremamente convergentes.

Propyrrhura

Pionopsitta

Brotozeris

Opção de ordenamento: sim.

29. Forma do bordo cranial das placas timpânicas:

- 0. retilíneos;
- 1. convexos;
- 2. muito convexos, formando uma meia-lua com os ventrais e dorsais.

Opção de ordenamento: sim.

30. Bordo caudal das placas timpânicas:

- 0. côncavo;
- 1. retilíneo ou sutilmente côncavo.

31. Bordos ventral e dorsal das placas timpânicas:

- 0. retilíneos;
- 1. convexos.

32. Tamanho dos processos caudais das placas timpânicas:

- 0. muito grandes, mais que 20% da largura das placas;
- 1. grandes, de 10 a 20 % da largura da placa;
- 2. medianos, de 7 a 10% da largura da placa;
- 3. pequenos, menos que 7% da largura das placas timpânicas.

Opção de ordenamento: sim.

33. Processo ventral da placa timpânica mais fino que o dorsal:

- 0. não;
- 1. sim.

34. Composição dos processos caudais das placas timpânicas:

- 0. completamente calcificados;
- 1. parcialmente cartilagosos;
- 2. completamente cartilagosos.

Opção de ordenamento: sim.

35. Processos ventrais e dorsais das placas timpânicas:

- 0. projetam-se caudalmente;
- 1. curvam-se, levemente, em direção ao plano frontal;
- 2. curvam-se, acentuadamente, em direção ao plano frontal.

Opção de ordenamento: sim.

36. Processos das placas timpânicas fundidos às extremidades do elemento B1:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Aratinga weddelli

37. Peça cartilaginosa alinhada e articulada aos processos caudais ventrais das placas timpânicas, posicionada medialmente às extremidades dos primeiros elementos B:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Cacatua

38. Região lateral dos brônquios:

- 0. plana;
- 1. sutilmente depressa.

39. Calcificação pontual lateral dispersas no elemento B1:

- 0. ausente;
- 1. presente.

40. Calcificação lateral de alguns elementos B:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Alipiopsitta

41. Tendência à calcificação das extremidades ventrais e dorsais de alguns elementos B:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Eos

42. Calcificação da extremidade dorsal de alguns elementos B:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Gypopsitta

43. Tendência à calcificação completa de alguns elementos B:

- 0. ausente;
- 1. presente.

44. Deslocamento dos primeiros elementos B em direção dorsal, sendo que suas extremidades matêm-se longe dos limites ventrais do tubo respiratório:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Cacatua

Observação: Beddard (1893) descreveu esse caráter, afirmando que *Microglossa* (= *Probosciger*) e *Strigops* não compartilham tal característica com *Cacatua*, entretanto *Calyptorhynchus* sim.

45. Formato do bordo cranial do elemento B1:

- 0. retilíneo ou levemente côncavo;
- 1. côncavo.

Psittaculirostris

Ara severa

46. Bordo cranial do elemento B1:

- 0. regular;
- 1. irregular.

47. Primeiros elementos B dilatados:

- 0. não;
- 1. sim.

48. Formato do elemento B1:

- 0. elemento B1 da mesma largura que o B2, sem maiores modificações;
- 1. elemento B1 com mais de 2 vezes o B2, com as duas porções terminais afiladas de maneira uniforme a partir da porção medial do elemento;
- 2. elemento B1 com mais de 2 vezes a espessura do elemento que se segue, afilando-se de forma abrupta junto às porções terminais;
- 3. elemento B1 com mais de 3 vezes a espessura do elemento que se segue, afilando-se de forma abrupta junto às porções terminais, com a extremidade ventral mais delgada que a dorsal;
- 4. elemento B1 cerca de 3 vezes mais espesso que o elemento B2, com suas extremidades da mesma largura que sua porção medial.

Observação: nos terminais onde ocorre a fusão dos elementos B1 e B2, a peça formada nunca é muito mais espessa que o dobro do elemento livre que se segue, ou que o dobro das extremidades livres dos elementos B1 e B2. Isso fez com que estes terminais fossem codificado como 0/1, visto

que esses dois estados são que possibilitariam a formação de peças cartilaginosas semelhantes à verificada.

Opção de ordenamento: não.

49. Fusão dos elementos B1 e B2:

0. ausente;

1. presente.

Observação: diversos táxons apresentam os dois primeiros elementos B fundidos, havendo diversas morfologias para a peça formada (conforme mostrado na figura acima). Este caráter tem por finalidade propor hipótese de homologia primária para a condição fusão. Nos caracteres seguintes tentou-se codificar os diferentes formatos.

50. Elementos B1 e B2 fundidos lateralmente, com redução da extremidade ventral e tendência à fusão das extremidades dorsais destes dois elementos:

0. ausente;

1. presente.

Observação: os gêneros *Pyrrhura* e *Forpus* apresentam alguns espécimes com as duas

extremidades dorsais separadas e outros com elas fundidas (como mostrado na figura acima). Visto que nestes táxons a condição fundida expressa-se em alguns espécimes, optou-se por considerá-las homólogas primárias, mesmo quando a condição não aparece fixada no táxon terminal considerado.

51. Elementos B1 e B2 fundidos lateralmente, com a dimensão lateral dessa peça não mais de duas vezes a do elemento que se segue, com a extremidade ventral do B2 reduzida e a dorsal aparente:

- 0. diferente;
- 1. presente.

Pyrrhura lepida

Forpus

Pionites

Observação: como alguns espécimes dos gêneros *Pyrrhura* e *Forpus* possuem as duas extremidades dorsais separadas, com a morfologia geral da peça esquelética formada pelos elementos B1 e B2 em condição semelhante à verificada em *Pionites*, optou-se por considerar essas condições hipoteticamente homólogas (homologia primária).

52. Elementos B1 e B2 fundidos com a dimensão lateral desta peça com, pelo menos, três vezes a do elemento B3 que se segue, havendo apenas redução da extremidade ventral do elemento B2:

- 0. diferente;
- 1. com a extremidade ventral do elemento B2 na forma de um fragmento esquelético de tamanho variável. No caso de *Triclaria* este fragmento é fundido à extremidade do elemento B1, dando a impressão que ele se curva, totalmente, em direção caudal.

Opção de ordenamento: não.

Gypopsitta

Triclaria

53. Fusão lateral de diversos elementos B junto à inserção do *M. syringealis superficialis*:

- 0. não;
- 1. sim.

Poicephalus senegalus

54. Elemento B3 plano:

- 0. não;
- 1. sim.

Aratinga jandaya

A. weddelli

Nandayus

55. Região terminal ventral do elemento B1 curvada em direção caudal:

- 0. não se curva;
- 1. curvatura pouco pronunciada;
- 2. curvatura pronunciada.

Propyrrhura

Aratinga aurea

Triclaria

Opção de ordenamento: sim.

56. Região terminal dorsal do elemento B1 curvada em direção caudal:

- 0. não se curva;
- 1. curvatura pouco pronunciada;
- 2. curvatura pronunciada.

Opção de ordenamento: sim.

57. Modificação das extremidades dos elementos B, geralmente entre os elementos B2 e B5, em decorrência do contato medial entre as duas séries:
0. não há modificação;
 1. elementos curvam-se em direção caudal, ou possuem suas extremidades dilatadas.
58. Tendência à aproximação e à fusão das extremidades de alguns elementos B:
0. ausente;
 1. presente.
59. Fragmentos cartilagosos entre as extremidades dos elementos B, excluindo-se aqueles fragmentos que são resquícios da extremidade do elemento B2 quando ele está fundido ao B1 (caráter 51):
0. ausente;
 1. presente.
60. Elemento B1 muito próximo à placa timpânica:
0. não;
 1. sim, ao menos as extremidades do elemento B1.

61. Extremidades dos elementos B afiladas:
0. ausente;
 1. presente.

Orthopsittaca

Cacatua

62. Elemento B1 muito menor em comprimento que os elementos que o seguem:

- 0. ausente;
- 1. presente.

Aratinga leucophthalmus

Propyrrhura

63. Abaulamento na face dorsal da mandíbula (*Rostrum [Symphysis] mandibulae*), junto à sínfise, em sua porção proximal:

- 0. ausente ou imperceptível;
- 1. bem evidente.

Psephotus

Cacatua

64. Formato do *Proc. medialis mandibulae*:

- 0. conspícuo e pontiagudo;
- 1. como uma pequena protuberância medial;
- 2. arredondado.

Opção de ordenamento: não.

65. Tamanho do *Proc. medialis mandibulae*:

- 0. longo;
- 1. curto.

66. Forâmen pneumático no *Proc. medialis mandibulae*:

- 0. ausente;
- 1. presente.

67. Forma da *Crista tomialis* da mandíbula:

- 0. levemente curva ou reta;
- 1. fortemente entalhada, assumindo formato de U acentuado.

68. *Fenestra caudalis mandibulae*:

- 0. ausente;
- 1. presente.

69. *Fenestra rostralis mandibulae*:

- 0. ausente;
- 1. presente.

70. Depressão na face interna dos ramos mandibulares, em sua porção intermediária (*Pars. intermedia, Ramus mandibulae*):

- 0. ausente;
- 1. pouco acentuada;
- 2. acentuada.

Opção de ordenamento: sim.

71. Formato do *Proc. retroarticularis*:

- 0. arredondado;
- 1. triangular obtuso;
- 2. triangular agudo.

Opção de ordenamento: não.

72. Depressão acentuada no *Proc. retroarticularis*, caudalmente à cótila (*Cotylae fossae articularis*) de articulação do osso quadrado (*Os. quadratum*), onde se abre uma série de forâmens:

- 0. ausente;
- 1. presente;

2. depressão presente, mas ela não atinge a borda caudal do *Proc. retroarticularis*, terminando em um grande forâmen.

Triclaria

A. auricapilla

Neopema

Opção de ordenamento: não.

Observação: Baumel e Witmer (1993) mencionam tais aberturas (*Foramen pneumaticum articulare*) no *Proc. medialis mandibulae*, sem fazer qualquer referência à sua existência no *Proc. retroarticularis*, como foi amplamente encontrado na série estudada.

73. Tamanho da narina em relação ao comprimento da caixa craniana:

0. pequena, 6-11% do comprimento da caixa craniana (da zona flexória craniofacial até a margem dorsal do forâmen magno);
1. média, 11-12% do comprimento da caixa craniana;
2. grande, >12% do comprimento da caixa craniana.

Aratinga acuticaudata

Cacatua

Gypopsitta

Opção de ordenamento: sim.

Observação: Smith (1975) afirma que o tamanho relativo da narina tem relação com o tamanho do animal. Pela variação encontrada nos espécimes aqui estudados tal relação não foi verificada, pois os diferentes estados são verificados em animais de tamanhos muito distintos. Por exemplo, espécimes do gênero *Amazona* têm narinas, comparativamente, menores que aqueles do gênero *Guarouba*, mesmo sendo de tamanho semelhantes.

74. Textura da ranfoteca:

0. lustrosa;
1. não lustrosa.

Trichoglossus haematodus

Ara chloroptera

fotos: Roland Seitre/Bios e Jim Clare/BBC Natural History Unit (em Collar, 1997)

75. Pigmentação da ranfoteca (Salvadori, 1891; Smith, 1975):

- 0. despigmentada;
- 1. pigmentada com melanina;
- 2. pigmentada intensamente com psittacofulvina;
- 3. com ambos tipos de pigmento.

Opção de ordenamento: não.

Observação: se fosse para considerar esse caráter ordenado, ele deveria ser feito de acordo com uma matriz de passos, onde considerar-se-ia necessárias duas transições para passar do estado 0 para o 3 e vice-versa, ou seja, para ocorrer a modificação do estado com dois pigmentos para o com nenhum deve-se adquirir (ou perder), independentemente, os dois tipos de pigmentos que, vale mencionar, são bioquimicamente não relacionados. Já para se passar de um estado intermediário para outro assumir-se-ia serem necessários dois eventos: a perda de um pigmento e a aquisição de outro. Entretanto, não se conseguiu implementar uma matriz de custo para um único caráter na PAUP. Dessa maneira esse caráter foi sempre considerado não ordenado.

76. Cor da psittacofulvina na ranfoteca:

- 0. amarela;
- 1. laranja;
- 2. vermelha;
- ?. sem esse pigmento na ranfoteca.

Opção de ordenamento: não.

77. Cor da melanina na ranfoteca:

- 0. negra;
- 1. marrom;
- 2. cinza;
- ?. sem esse pigmento na ranfoteca.

Opção de ordenamento: não.

78. Desenvolvimento do processo pós-orbital:

- 0. indistinto ou apenas uma protuberância;

1. pequeno, apresenta-se como processo acuminado no ápice;
2. conclui-se ser maior por participar da formação do arco suborbital.

Opção de ordenamento: sim.

Observação: este é outro caráter, assim como o tamanho da narina, que Smith (1975) descarta por acreditar ser influenciado pelo tamanho do animal. Neste caso, assim como no anterior, os estados selecionados ocorrem, independentemente, em animais de diversos tamanhos.

79. Configuração do *Arcus suborbitalis*:

0. tanto o *Proc. postorbitalis* quanto o *Proc. zygomaticus* fundem-se ao *Proc. lacrimalis*, contribuindo para a formação do *Arcus suborbitalis*;
1. *Arcus suborbitalis* formado pelo *Proc. lacrimalis* e pelo *Proc. postorbitalis*;
2. *Proc. lacrimalis* atinge a borda caudal da órbita, dorsalmente ao *Proc. zygomaticus*, na altura do meato auditivo que é deslocado dorsalmente. Neste caso não há evidência do *Proc. postorbitalis*.

Opção de ordenamento: não.

80. Tamanho do *Proc. lacrimalis*:

0. restrito à metade rostral da órbita;
1. invade a metade caudal da órbita, mas se mantém distante da extremidade do *Proc. zygomaticus*;
2. ultrapassa o quarto caudal da órbita, projeta-se em direção ao *Proc. zygomaticus*, eventualmente, ultrapassa-o em direção caudal;
3. longo, ultrapassa o quarto caudal da órbita, dirigindo-se ao *Proc. postorbitalis*, fundindo-se a ele ou não.

Opção de ordenamento: não.

81. Tamanho do *Proc. zygomaticus* em relação às outras estruturas do crânio (em vista lateral):
0. curto, termina antes da borda caudal da órbita;
 1. médio, restrito à região mais caudal da órbita, não atinge o *Foramen opticum*;
 2. longo, atinge o *Foramen opticum*.

Opção de ordenamento: sim.

82. Formato e conformação da porção rostral do *Os mesethmoidale*:
0. em sentido caudorostral a lâmina que se articula com os palatinos faz uma curvatura suave, em direção dorsal, até se encontrar com o *Os ectethmoidale*;
 1. a curvatura suave dessa lâmina é interrompida de forma acentuada em ângulo de 90°;
 2. a curvatura suave dessa lâmina é interrompida de forma acentuada em um ângulo menor que 90°, dando a impressão da formação de um processo no *Os mesethmoidale* que se projeta cranialmente.

Opção de ordenamento: sim.

83. Desenvolvimento da crista mais dorsal dos ossos palatinos:

0. pouco desenvolvida, o palatino curva-se de maneira tênue em direção ao plano frontal;
1. desenvolvida, forma uma área plana, perpendicular ao plano frontal, ou levemente côncava;
2. muito desenvolvida, forma ampla área côncava.

Opção de ordenamento: sim.

84. Tamanho da região do palatino que se articula ao *Os mesethmoidale*, em relação à largura do crânio (de uma fossa temporal à outra):

0. pequeno 7-20%;
1. grande 20-30%.

Gypopsitta

Orthopsittaca

85. Desenvolvimento da *Crista* [*Linea*] *nuchalis transversa*:

0. pouco desenvolvida (presente apenas como uma ondulação, caracterizando nesse caso o termo *Linea*), nitidamente separada do *Proc. paroccipitalis*;
1. desenvolvida na sua porção lateral, unindo-se ao *Proc. paroccipitalis*;
2. desenvolvida na sua porção dorsal, e não se estende até o *Proc. paroccipitalis*.

Trichoglossus

Ara

Aratinga aurea

Graydidascalus

Opção de ordenamento: não.

86. Conformação da parede rostral do *Meatus acusticus externus*.

0. *Proc. oticus* do *Os quadratum* delimita essa abertura rostralmente;
1. pequena protuberância ventral do *Os squamosum*, caudal ao *Capitulum squamosum* que aloja o *Condylus squamosus* do *Proc. oticus* do *Os quadratum*;
1. essa protuberância é mais desenvolvida, quase atinge a margem ventral do *Meatus acusticus externus*;
2. parede óssea delimita rostralmente o *Meatus acusticus externus*.

Brotogeris

Nymphicus

Alisterus

Eos

Opção de ordenamento: sim.

Observação: Thompson (1899) utiliza essa protuberância do *Os squamosum* em suas comparações.

87. Forma do *Proc. zygomaticus* do *Os. squamosum*:

0. mais comprido que largo, com o ápice arredondado;
1. mais comprido que largo, com o ápice agudo;
2. quase tão alto quanto largo, com formato quadrático ou arredondado.

Opção de ordenamento: não

88. Secção transversal do *Proc. zygomaticus* do *Os. Squamosum*:

0. achatado;
1. inflado.

89. Protuberância medial do *Proc. zygomaticus*:

0. indistinta;
1. presente, mas pequena;
2. grande.

Opção de ordenamento: sim.

90. Protuberância ventral do *Proc. zygomaticus*:

- 0. ausente;
- 1. presente, dando aparência angulosa a esse processo;

91. *Meatus acusticus externus* (Smith, 1975):

- 0. amplo, cuja largura tem a mesma proporção que a altura, com sua abertura voltada lateralmente;
- 1. com formato de fenda, parcialmente recoberto, com sua abertura voltada mais rostralmente;
- 2. totalmente recoberto, com sua abertura posicionada dorsalmente em relação à base do *Proc. zygomaticus* e voltada rostralmente.

Opção de ordenamento: sim.

Observação: Thompson (1899) reconhece este caráter, mas Smith (1975) acredita que essa variação sofre influência do tamanho do animal. Neste caso, assim como nos outros citados acima, os diferentes estados são encontrados em animais de tamanhos diversos.

92. Inclinação do *Proc. paroccipitalis* em relação ao plano sagital:

- 0. forma ângulo de cerca de 45° em relação ao plano;
- 1. forma ângulo, evidentemente, maior que 45° em relação ao plano;
- 2. forma ângulo, evidentemente, menor que 45° em relação ao plano.

Opção de ordenamento: não.

93. Forma do *Proc. paroccipitalis*:

0. pequeno, arredondado e achatado;
1. pequeno, arredondado e inflado;
2. médio, arredondado e achatado;
3. médio, arredondado e inflado;
4. grande, arredondado e achatado;
5. grande, acuminado e achatado;

Opção de ordenamento: não.

94. *Furcula* (utilizada como caráter em diversas propostas de arranjos sistemáticos para a ordem — e. g. Garrod, 1876; Beddard, 1898; Glenney, 1959; Verheyen, 1956; Brereton, 1956; Smith, 1975).

0. apenas a extremidade *omalis* das clavículas está presente. A extremidade esternal é substituída por um tendão que é mal preservado no esqueleto preparado (corresponde às classes 3 e 4 de Glenney, 1959).
1. reduzida a uma peça óssea, que assume forma de fúrcula, mas é muito delgada e flexível (corresponde à classe 2 de Glenney, *op. cit.*).
2. presente, mas frágil [inclui-se na classe 1 de Glenney (*op. cit.*)];
3. presente e resistente [inclui-se na classe 1 de Glenney (*op. cit.*)].

Opção de ordenamento: não.

Observação: Garrod, já em 1876, utiliza essa variação no desenvolvimento da fúrcula para fazer sua proposta classificatória da ordem, reconhecendo apenas dois estados (fúrcula completa; e fúrcula parcialmente desenvolvida ou ausente). Beddard (1898) também utiliza essa variação, mas reconhece estados intermediários como foi feito posteriormente por Glenney (1959) e agora com este estudo.

95. Processos *procoracoideus* e *acrocoracoideus* unidos distalmente, formando um canal:

0. ausente;
1. quase fechado;
2. presente.

Opção de ordenamento: não.

96. *Proc. parahyalis* (utilizado como caráter em diversas propostas de arranjos sistemáticos para a ordem — *e. g.* Mivart, 1895; Beddard, 1898; Mudge, 1901; Holyoak, 1973; Smith, 1975):
0. pequenos;
 1. longos;
 2. forma o arco parahial.

Opção de ordenamento: sim.

97. Basihial (Mivart, 1895; Mudge, 1901):

0. longo;
1. curto.

98. Urohial (Mudge, 1901):

0. curto;
1. médio;
2. longo.

Opção de ordenamento: não.

99. Entoglossum [*Paraglossum*] (Beddard, 1898; Mivart, 1895; Mudge, 1901)

0. não perfurado;
1. perfurado;
2. possui duas peças separadas.

Opção de ordenamento: não.

100. Conformação do esterno (Beddard, 1898):
0. fenestra ausente;
 1. fenestra ampla.
101. Conformação da ponta da língua (Holyoak, 1973; Güntert e Ziswiler, 1972; Smith, 1975):
0. não modificada (musculosa e arredondada);
 1. com margem franjada;
 2. com grandes papilas, tornando a ponta da língua semelhante a uma escova.

2. Análises filogenéticas

Análise 1: todos os terminais

No consenso estrito das hipóteses filogenéticas desta primeira análise principal (Fig. 3A), a despeito da sua baixa resolução, alguns grupos aparecem com suporte mais elevado.

Com o maior suporte (com índice de Bremer de 5 passos) aparece o grupo que inclui os representantes da subfamília Loriinae (*Charmosyna*, *Chalcopsitta*, *Eos* e *Trichoglossus*) (Fig. 3A), de forma congruente com as hipóteses moleculares (Christidis *et al.* 1993; de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006; Astuti *et al.* 2006). Este componente é aqui suportado por 9 eventos não ambíguos (não dependente da opção de otimização) de mudança de estados de caracteres (Tab. 4). Destes eventos, dois configuram-se como homologias secundárias: 41(0→1) e 101(0→2). As demais transformação verificadas no ramo basal a este componente são homoplásticas (verificadas também em outras regiões do cladograma): 42(0→1), 63(0→1), 78(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2) e 97(1→0). O grupo dos Loriinae amostrados não foi afetado pelo não-ordenamento dos caracteres, visto que ele também foi obtido na análise adicional aqui realizada (com todos os caracteres não-ordenados).

Relacionado basalmente ao grupo dos Loriinae aparece, nesta análise principal, o terminal *Loriculus* (com suporte de 2 passos) (Fig. 3A), relação esta que não se expressou na análise adicional com os caracteres não ordenados. Recente artigo (Astuti, 2006) indica possível relação entre esse gênero e os Loriinae. Dois eventos não ambíguos de transformação de caráter, ambos homoplásticos, sustentam essa relação na análise principal: caráter 32(0→1) e o caráter 98(1→0) (Tab. 4).

O monofiletismo entre os terminais do gênero *Pyrrhura* (*P. cruentata*, *P. compl. perlata* e *P. compl. picta*) é resgatado com suporte de três passos (Fig. 3A) na análise principal, monofiletismo este verificado também por Ribas (2004) e Ribas *et al.* (2006). Esses estudos (Ribas, 2004 e Ribas *et al.* 2006) resgataram ainda topologia congruente com a aqui apresentada (Fig 3A). Sete eventos de não-ambíguos de transformação de caráter sustentam o clado *Pyrrhura*: 3(0→2), 19(0→2), 30(0→1) e 50(0→1), 73(0→2), 85(1→0), 94(3→2) (Tab. 4). Já o clado (*P. compl. perlata* e *P. compl. picta*) é sustentado por três eventos de transição não-ambíguos, todos homoplásticos, 4(1→0), 6(1→0), 25(1→0) (Tab. 4). Esta relação entre os terminais do gênero *Pyrrhura* mostrou-se independente da opção de ordenamento, por ter sido resgatada também na análise adicional efetuada.

As relações de grupo-irmãos entre os terminais *Cyanoramphus* e *Melopsittacus*, e entre *Brotogeris* e

Myiopsitta, na análise principal, foram obtidas com índice de Bremer de três passos (Fig. 3A) e, também, foram verificadas na análise adicional com todos os caracteres não-ordenados. Destes dois componentes, somente o segundo, denominado aqui "Arini 3" (*Brotogeris*, *Myiopsitta*), é congruente com as filogenias disponíveis na literatura (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006). Onze eventos não-ambíguos de transformação de caracteres suportam a relação de *Myiopsitta* com *Brotogeris* nas hipóteses da análise principal (com parte dos caracteres ordenados) (Tab. 4). Apenas uma transformação caracterizou-se aqui como homologia secundária, a do caráter 38(0→1). As demais dez transformações mostram-se homoplásticas: 5(0→1), 26(0→1), 28(1→2), 30(0→1), 63(0→1), 75(3→2), 76(2→1), 80(2→0), 94(3→2), 95(0→2).

O componente (*Cyanoramphus* e *Melopsittacus*) não foi recuperado por de Kloet e de Kloet (2005), e é sustentado na análise principal por três eventos não-ambíguos de transformação de caracteres, todos eles homoplásticos: 78(0→2), caráter 92(0→2) e caráter 98(1→0) (Tab. 4).

Outro grupo ora recuperado (com índice de Bremer de dois passos) aglutina alguns gêneros de Arini, de forma muito semelhante aos grupos obtidos em estudos com caracteres moleculares (Miyaki *et al.*, 1998; Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006) (Figs. 1A, 1B, 2A e 2B), com exceção da inclusão de dois terminais de Cacatuidae (*Probosciger* e *Cacatua*) (Fig. 3A). Esse grupo, semelhante ao reconhecido anteriormente como "Arini 1", também foi recuperado na análise adicional com todos os caracteres não-ordenados. O grupo "Arini 1" inclui, além dos de Cacatuidae mencionados, os terminais: *Anodorhynchus*, *Ara ararauna*, *Ara severa*, *Ara rubrogenys*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Guarouba*, *Aratinga pertinax*, *Aratinga mitrata*, *Aratinga leucophthalmus*, *Aratinga acuticaudata*, *Cyanoliseus*, *Deroptyus*, *Aratinga aurea*, *Aratinga acuticaudata*, *Pionites*, *P. cruentata*, *P. compl. perlata*, *P. compl. picta*, *Aratinga weddelli*, *Nandayus* e *Aratinga compl. solstitialis* (Fig. 3A). Dois eventos não-ambíguos de transformação de caracteres sustentam a existência deste grande componente na análise principal, ambos homoplásticos: 28(1→0), 31(0→1).

Com suporte baixo (de um passo, o menor possível) foram resgatados nesta análise alguns grupos recuperados em outros estudos. A relação de *Aratinga weddelli* com o componente formado por *Nandayus* e *Aratinga compl. solstitialis* (Fig. 3A), foi recuperada por Ribas (2004) e Ribas e Miyaki (2004), e a relação dos gêneros *Eos* e *Trichoglossus* (Fig. 3A) por Matsumoto (2006) e Astuti *et al.* (2006); e o não-ordenamento dos caracteres não afeta tais relações.

A relação de *A. weddelli* com (*Nandayus*, *A. compl. solstitialis*) é sustentada, nas hipóteses da análise principal, por seis eventos não-ambíguos de modificação de caracteres: 16(1→0), 32(1→3),

36(0→1), 45(1→0), 54(0→1), 60(0→1). Destes, dois mostram-se homólogos secundários (36 e 54) (Tab. 4). Já o componente (*Nandayus*, *A. compl. solstitialis*) é sustentado por quatro eventos de transformação de caracteres — 9(1→0), 14(0→1), 17(1→0), 30(0→1) — onde apenas a do caráter 14 configura-se como homologia secundária (Tab. 4).

A relação de *Eos* com *Trichoglossus* é sustentada, na análise principal, por dois eventos de transformação não-ambíguos, ambos homoplásticos: 56(0→1), 81(2→1) (Tab. 4).

Dentro do grupo "Arini 1" foi resgatado o componente ((*Pyrrhura*, *Pionites*) (*Aratinga aurea*, *A. cactorum*)) com índices de suporte de apenas um passo (Fig. 3A), e este componente não foi mantido nas análises adicionais. A relação de grupo-irmão entre *Aratinga aurea* e *A. cactorum* foi previamente encontrada por Tavares *et al.* (2004). As transformações que sustentam as relações deste componente são apresentadas na tabela 4. A relação de grupo-irmão aqui resgata entre *Pionites* e *Pyrrhura*, com esta exata composição, não foi recuperada em nenhum estudo anterior. Entretanto, em uma das análises apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005), expressa-se o clado (*Pyrrhura* (*Deroptyus*, *Pionites*)).

Na base do cladograma apresentado na figura 3A existem alguns nós que juntam grande parte da diversidade da ordem, sob suporte maior que um passo, nós estes que devem ser interpretados também sob a perspectiva de locais alternativos para o enraizamento. Estes nós mostraram-se dependentes das opções de ordenamento realizadas, visto que não foram recuperados na análise adicional.

Caso o raciocínio empregado para o enraizamento da análise 2 (apresentado em Material e Métodos) seja utilizado no diagrama desta análise principal, a raiz cairia na grande politomia que inclui boa parte dos Psittaciformes (na figura 3A, de cima para baixo, de *Nymphicus* até *Brotogeris*).

Com esta posição da raiz, expressa-se a topologia mostrada como detalhe da figura 3A. Todo este componente, se for desconsiderada a posição de *Nestor*, não é muito discordante dos resultados obtidos por de Kloet e de Kloet (2005) e Matsumoto (2006) (Figs. 1A e 1B).

A análise com pesagem diferencial dos caracteres (Fig. 3B) recuperou os mesmos grupos mostrados no consenso da análise com pesos homogêneos, mas, evidentemente, apresentou melhor resolução (Fig. 3A). Com o consenso obtido nas análises efetuadas após a pesagem fez-se a otimização dos caracteres da matriz original (sem pesagem). Desta otimização foram calculados o número de passos da hipótese construída com pesagem diferencial e os índices de consistência de cada (Tab. 2)

caráter. Também foram verificadas as transições que forneceriam suporte a alguns componentes desta filogenia (Tab. 4).

As regiões que tiveram suas politomias resolvidas nas análises com pesagem posterior dos caracteres apontam alguns grupos congruentes com as análises disponíveis na literatura, ou que fazem algum sentido frente às propostas classificatórias existentes. Exemplos destes grupos são:

- o que une as duas cacatuas grandes *Probosciger* e *Cacatua* (Fig. 3B) em relação ao universo aqui amostrado (Brown e Toft, 1999; de Kloet e de Kloet, 2005) — discordando, entretanto, na posição da pequena calopsita (*Nymphicus*) que é relacionada a esse componente, segundo as análises moleculares (Brown e Toft, 1999). Este componente também foi recuperado na análise adicional (realizada com os caracteres com pesos homogêneos e todos os caracteres não-ordenados).

- o grupo das "araras" *sensu* amplo (*Ara ararauna*, *Ara severa*, *Ara rubrogenys*, *Anodorhynchus*, *Propyrrhura* e *Orthopsittaca*) (Fig. 3B) — com a ressalva de que em Miyaki *et al.*, (1998), Tavares (2005), Tavares *et al.* (2006) e em Oliveira-Marques (2006) *Anodorhynchus* não aparece neste componente;

- o que agrupa alguns gêneros de Arini (*Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Triclaria*, *Graydidascalus*, *Amazona* e *Alipiopsitta*) (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005) (Fig. 3B), denominado aqui "Arini 2". Apesar deste grupo não ter se expressado da análise principal, na análise adicional ele foi recuperado, colapsado na base do diagrama de consenso obtido.

- o componente "Arini 2" menos o terminal *Pionopsitta* (Fig. 3B), que também foi recuperado na análise adicional, encontra respaldo nas filogenias moleculares (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005; Russello e Amato, 2004). Neste ponto vale mencionar que, na análise adicional realizada (com todos os caracteres não-ordenados, mas com pesos homogêneos), *Triclaria* aparece como o próximo terminal a se diferenciar (em discordância com *Gypopsitta* das análises com os caracteres ordenados) o que é mais congruente com as hipóteses moleculares prévias (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005; Russello e Amato, 2004).

- e o componente (*Graydidascalus* e *Alipiopsitta*) (Fig. 3B), recorrentemente recuperado em inúmeras análises moleculares (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005; Russello e Amato, 2004).

O diagrama da figura 3B mostra ainda a possibilidade do monofiletismo da tribo Arini, caso a

posição do componente (*Probosciger*, *Cacatua*) seja interpretada como fruto de ruído no universo de caracteres amostrados. Este monofiletismo é recuperado em análises moleculares com diferentes conjuntos de caracteres e amostragem de táxons (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006; figuras 1A e 1B). Neste cladograma (Fig. 3B) também é necessário ter-se em mente locais alternativos para o enraizamento quando se avalia a existência dos grupos mais basais apresentados (conforme mencionado acima). A topologia entre os componentes da base do cladograma mostrado como detalhe da figura 3A manteve-se na análise com pesagem diferencial dos caracteres.

Como é evidente na figura 3A, o cladograma de consenso obtido na análise 1, sem pesagem dos caracteres, teve resolução muito baixa. Com a finalidade de aumentar a resolução da hipótese filogenética, ao menos entre os terminais completos, fez-se análise contendo apenas eles.

Análise 2: somente os terminais completos

Como resultado desta análise 2 (a principal, com parte dos caracteres ordenados) obteve-se o diagrama não-enraizado apresentado na figura 4. Considerando as relações de adjacência entre os terminais aí expressas, e o raciocínio alternativo empregado para a definição da posição da raiz de acordo com as hipóteses prévias (Figs. 1A e 1B), a posição provável desta é aquela apontada em vermelho na figura 4.

Efetuando-se então o enraizamento no terminal *Melopsittacus*, expressa-se o cladograma apresentado na figura 5A.

O nó com maior suporte verificado neste cladograma, com índice de Bremer de 6 passos (Fig. 5A), tem a mesma composição do grupo "Arini 1", descrito na análise anterior, grupo este que, como mencionado acima, tem certa congruência com componentes obtidos em estudos prévios (Miyaki *et al.*, 1998; Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006). Nesta análise principal, com parte dos caracteres ordenados, o grupo "Arini 1" é sustentado por oito eventos não-ambíguos de transformação de caracteres — 16(3→1), 28(1→0), 31(0→1), 70(0→1), 71(1→0), 72(0→1), 81(2→1), 83(0→2) (Tab. 4). Com o não-ordenamento dos caracteres (na análise adicional) este grupo não foi afetado.

Dentro do grupo "Arini 1", foram resgatados nas análises principal e adicional, alguns componentes menos inclusivos (com suportes maior que 1 passo), coincidentes com aqueles recuperados na análise 1 e congruentes com as hipóteses prévias:

a. o das "araras" (*Propyrrhura*, *Anodorhynchus*, *Ara ararauna*, *A. severa*, *Orthopsittaca*) sustentado nesta análise principal por três eventos de transformação não-ambíguos de caracteres: 30 (0→1), 82

(1→2), 90 (1→0) (Tab. 4);

b. (*Nandayus*, *Aratinga* compl. *solstitialis*) sustentado aqui por 10 transições não-ambíguas — 9(1→0), 14*(0→1), 16(2→0), 30(0→1), 32(1→3), 35(1→2), 36*(0→1), 45(1→0), 54(0→1), 60(0→1) — onde 3 comportam-se como homologias secundárias (14, 36 e 54) (Tab. 4);

c. (*Pyrrhura* *cruentata* *P.* compl. *perlata*, *P.* compl. *picta*), aqui sustentado pelas seguintes transições não-ambíguas: 3(0→2), 22(0→2), 50(0→1), 78(1→2) (Tab. 4);

d. (*P.* compl. *perlata*, *P.* compl. *picta*) que é sustentado por: 4 (1→0), 6 (1→0), 66 (1→0) (Tab. 4).

Como grupo-irmão do componente "Arini 1", está o clado previamente denominado "Arini 3" (*Brotogeris* e *Myiopsitta*) (Fig. 5A). Este grupo "Arini 3" teve suporte elevado na análise principal (de 3 passos), onde é sustentado por nove eventos não-ambíguos de transformação de caracteres: 28(1→2), 38(0→1), 45(1→0), 49(1→0), 55(1→0), 56(1→2), 75(1→2), 80(3→0) e 95(0→2) (Tab. 4); sendo que apenas o do 38 comporta-se como homologia secundária. Essa relação de *Brotogeris* e *Myiopsitta* é concordante com as hipóteses filogenéticas apresentadas por Tavares (2005), Tavares *et al.* (2006) e Matsumoto (2006); não se mostrou dependente das opções de ordenamento efetuadas, e foi obtida ainda na análise 1 com pesagem posterior.

A relação de grupo-irmão entre os componente "Arini 1" e "Arini 3", suportada aqui por índice de Bremer de 2 passos (fig. 5A), foi obtida em uma das análises de de Kloet e de Kloet (2005) (Fig. 1B). Já na outra análise deste artigo, e em Matsumoto (2006), o aqui reconhecido componente "Arini 3" aparece como grupo-irmão de (*Touit*, *Nannopsittaca*), numa politomia basal dentro dos Arini; de onde parte o terminal *Forpus*, além dos componentes semelhantes aos aqui reconhecidos como "Arini 1" e "Arini 2" (Fig. 1B). Nas análises apresentadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006) o componente Arini 1 aparece como grupo-irmão do componente "Arini 2" (Fig. 2B). Nesta análise principal (Fig. 5A) o grupo ("Arini 3", "Arini 1") é sustentado por quatro eventos não-ambíguos de modificação de caracteres: 5(0→1), 26(0→1), 63(0→1) e 64(1→2) (Tab. 4). Na análise adicional esse componente não se expressa.

Ao contrário da análise 2 adicional aqui realizada, esta análise principal resgatou, ainda, mas com suporte de apenas 1 passo, o componente descrito acima como "Arini 2" (Fig. 5A), onde foi verificada, de maneira congruente com outras hipóteses filogenéticas prévias (Ribas *et al.*, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Tavares, 2005; Matsumoto, 2006), a posição basal de *Pionopsitta* dentro dele. O componente Arini 2 é sustentado aqui por apenas um evento de modificação de caráter, que se comportou como homologia secundária — 52(0→1) (Tab. 4); e o "Arini 2" menos *Pionopsitta* é

sustentado pelas transformações 22(0→2) e 75(1→3), ambas homoplásticas (Tab. 4).

Nesta análise (Fig. 5A), foi também resgatada a relação de grupo-irmão entre os terminais *Forpus* e *Touit* – assim como nas análises prévias com pesagem (Fig. 3B) e em desacordo com a filogenia disponível na literatura (Matsumoto, 2006) que amostrou o táxon *Touit* – esta relação de grupo irmão é sustentado por três eventos de transformação de caracteres: 24(1→2), 0 (0→1), 75(1→0) (Tab. 4). Este grupo, aqui referido como "Arini 4", foi também recuperado na análise adicional realizada, mostrando-se independente da opção de ordenamento.

Nesta análise principal, o componente "Arini 4" aparece como grupo-irmão dos demais Arini ("Arini 1", "Arini 2" e "Arini 3"), em desacordo com as hipóteses prévias. O componente formado por estes três grupos é sustentado pelas seguintes transformações dos caracteres: 18(0→1), 21(0→2), 32(0→1), 69(0→1).

Se a posição de *Cacatua* dentro de "Arini 1" for interpretada como desvio (eventualmente em decorrência de evolução convergente das estruturas, o parece fazer sentido pelo conhecimento acumulado acerca da relação histórica entre estas aves), a análise principal ora apresentada (Fig. 5A) recupera o monofiletismo da tribo Arini, em congruência com as hipóteses disponíveis na literatura (de Kloet e de Kloet, 2005; Tavares, 2005; Tavares *et al.* 2006; Matsumoto, 2006). Este componente da tribo Arini é sustentado por: 45(0→1), 49(0→1), 55(0→1). Na análise adicional este grupo não se expressa.

Os dois terminais de Psittacini incluídos nesta análise (*Psittacus* e *Poicephalus*) aparecem como grupo monofilético com suporte elevado (de 4 passos) (Fig. 5A), sustentado pelas transformações 7(1→2), 43(0→1), 53(0→1), 58(0→1), 93(2→4), onde a transformação do caráter 53 configura-se como homologia secundária. Este grupo é congruente com as hipóteses moleculares (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006) (Figs. 1A e 1B).

Como grupo-irmão deste clado está o terminal *Psittacula* (com suporte de 2 passos) (Fig. 5A) (sustentado por 6(1→2), 32(0→1), 81(2→1), 90(1→0); Tab. 4), valendo mencionar que tal relação não encontra suporte nas filogenias moleculares. Estes componentes (*Psittacula* (*Poicephalus*, *Psittacus*)) foram obtidos também nas análises adicionais.

Outro clado bem suportado (com índice de Bremer de 4 passos) agrupa os terminais da subfamília Loriinae (*Chamosyna*, *Chalcopsitta*, *Eos*, *Trichoglossus*) (Fig. 5A), da mesma forma como foi obtido nas análises anteriores e nos estudos com caracteres moleculares (Christidis *et al.* 1993; de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006), inclusive na relação de grupo-irmão entre *Eos* e

Trichoglossus resgatada por Matsumoto (*op. cit.*). O grupo Loriinae é aqui sustentado por 41(0→1), 42(0→1), 63(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2), 97(1→0), 101(0→2) (Tab. 4), onde as transformações dos caracteres 41, 97 e 101 são homologias secundárias. Já a relação de *Eos* com *Trichoglossus* é sustentada por 56(0→1), 81(2→1) (Tab. 4).

Na filogenia apresentada na figura 5A, o terminal que se mostra grupo-irmão da tribo Arini (mantendo-se a ressalva em relação à posição de *Cacatua*) é *Psittaculirostris*, tendo este componente suporte de apenas 1 passo e sendo ele sustentado por 27(0→1), 80(0→3). Basalmente a ele verifica-se uma politomia (também suportada por 1 passo), onde se encontra também o terminal *Agapornis* e o componente descrito acima que tem *Psittacula* como táxon mais basal, o que não é congruente com as filogenias moleculares (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006). A existência desse grande componente pode ser afetada pela escolha de locais alternativamente válidos para o enraizamento (Fig. 4). Caso se tivesse optado por enraizar em *Agapornis* (um dos terminais na adjacência da região da raiz (Fig. 4)) esse grande grupo deixaria de existir, emergindo outro que relaciona (*Loriculus*, Loriinae), *Melopsittacus*, *Psephotus*, *Polytelis*, o que encontra maior congruência com as filogenias prévias (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006). Esses componente seriam suportados pelas transições 86(3→0), 93(0→2), com sua polaridade dependendo do local da raiz, onde o caráter 86 configura-se como homologia secundária.

A figura 5B apresenta o consenso dos diagramas mais parcimoniosos obtidos nas análises com os caracteres pesados posteriormente, de acordo com o seu comportamento na análise prévia. A tabela 3 apresenta as transformações não-ambíguas que sustentam os principais componentes desta hipótese, de acordo com a otimização dos caracteres expressos na matriz original (com pesos e ordenamentos iniciais).

Nesta hipótese (Fig. 5B), a despeito das diferenças obtidas em relação à filogenia com os caracteres com pesos homogêneos (Fig. 5A), verifica-se que os componentes relevantes da análise principal (mencionados acima) foram recuperados. Além disso, nessa hipótese, algumas politomias mostraram-se resolvidas de forma congruente com hipóteses prévias.

Dentre as relações melhor resolvidas vale mencionar que a posição basal de *Charmosyna* no clado Loriinae (Fig. 3B) é congruente com Astuti *et al.* (2006), e que a relação de grupo-irmão entre *Graydidascalus* e *Alipiopsitta* (Fig. 3B) é fortemente corroborada por várias filogenias moleculares (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005; Russello e Amato, 2004).

Nesta análise (Fig. 5B), o terminal *Psittaculirostris* também mostrou-se como grupo-irmão do componente que inclui todos os Arini e o terminal *Cacatua*; relacionado basalmente a eles apareceu

o componente (*Psittacula* (*Poicephalus*, *Psittacus*)), com *Agapornis* como grupo-irmão de todos eles. Matsumoto (2006) encontrou, como grupo-irmão dos Arini, o grupo composto por *Poicephalus* e *Psittacus*, não contando com amostra de *Psittaculirostris*. Já de Kloet e de Kloet (2005) não resgatou a relação de grupo-irmão entre *Psittaculirostris* e os Arini, sendo esse primeiro terminal mais relacionado a *Melopsittacus* e aos Loriinae segundo as hipóteses apresentadas.

Posição dos terminais incompletos

Dos 11 terminais incompletos incluídos, apenas dois — *Cyanoramphus* e *Aratinga weddelli* — aparecem com suas relações de adjacências bem definidas na análise 1 principal (onde se incluiu todos os terminais incompletos) (Fig. 3A).

O primeiro terminal (*Cyanoramphus*) aparece, consistentemente, como grupo-irmão de *Melopsittacus* e o segundo (*Aratinga weddelli*) mostra-se associado ao componente (*Aratinga compl. solstitialis*, *Nandayus*) (Fig. 3A).

Almejando obter hipóteses mais precisas das relações de adjacência dos táxons incompletos em relação aos terminais completos (que tiveram suas relações bem definidas quando estudados separadamente), foram efetuadas análises adicionais onde se incluiu apenas um desses terminais incompletos de cada vez.

Na figura 6 é apresentado o diagrama do consenso da análise 2, onde foram posicionados os terminais incompletos de acordo com as relações de adjacências obtidas nas análises individuais.

Análise 3: posição do terminal incompleto *Nestor*

Na análise principal realizada este terminal manteve-se adjacente a *Melopsittacus* e ao componente (*Loriculus*, Loriinae) (Fig. 6), e na análise adicional (com todos os caracteres não-ordenados) ele se manteve adjacente apenas ao componente (*Loriculus*, Loriinae). Essa adjacência de *Nestor* com os demais Psittaciformes não foi obtida em nenhuma análise molecular prévia.

Análise 4: posição do terminal incompleto *Probosciger*

Tanto na análise principal, quanto na adicional, onde somente o terminal incompleto *Probosciger* foi mantido, ele aparece como grupo-irmão de *Cacatua* (Fig. 6), com índice de suporte de 2 passos, o que é congruente com hipóteses filogenéticas prévias e com as análises 1 com pesagem posterior dos caracteres (Fig. 3B) (ver acima). A inclusão deste terminal incompleto minou, de forma severa, a resolução das hipóteses de consenso.

Análise 5: posição do terminal incompleto *Nymphicus*

Na análise principal (onde se considerou parte dos caracteres ordenados), este terminal aparece como grupo-irmão de *Psittacus*, com *Poicephalus* e *Psittacula* basalmente relacionados (Fig. 6), na mesma topologia entre tais terminais verificada na análise 1 com pesagem (Fig. 3B). Cada um desses ramos tem suporte baixo, de apenas 1 passo, ficando evidente que a inclusão de *Nymphicus* reduziu drasticamente o suporte do componente (*Psittacula* (*Poicephalus*, *Psittacus*), resgatado com suporte mais elevado na análise 2 (Fig. 5A). Já na análise adicional (com todos os caracteres não-ordenados), a inclusão do terminal *Nymphicus* ocasiona o colapso de uma série de ramos no nó mais basal do cladograma de consenso.

Nas análises filogenéticas prévias, a relação deste terminal com as demais cacatuas sempre é resgatada (Brown e Toft, 1999; Matsumoto, 2005). Dos dois estudos, Brown e Toft (1999) foi o único que estudou os três terminais de *Cacatuidae* aqui amostrados, onde se recuperou a seguinte relação entre eles (*Probosciger* (*Nymphicus* (*Cacatua*)).

Assim como a posição de *Probosciger* e *Cacatua* em "Arini 1", a posição de *Nymphicus* adjacente a *Psittacus* deve ser interpretada como fruto de ruído decorrente de convergências morfológicas de alguns caracteres cranianos (neste táxon incompleto somente o esqueleto foi estudado), e é imperativo que a siringe de *Nymphicus* seja estudada para avaliar se os caracteres advindos deste órgão demonstram posição mais congruente com as hipóteses prévias, ao menos colocando tal terminal nas adjacências dos demais *Cacatuidae* (como seria esperado).

Análise 6: posição do terminal incompleto *Neophema*

Na análise principal *Neophema* aparece adjacente a *Melopsittacus*, *Psephotus*, *Polytelis* e (*Loriculus*, *Loriinae*) (Fig. 6), o que é congruente com análise 1 após a pesagem dos caracteres. Na análise adicional este terminal compartilha componente com *Melopsittacus* e *Psephotus*, o que é congruente com as hipóteses de Matsumoto (2006) (Fig. 1B).

Análise 7: posição do terminal incompleto *Alisterus*

Na análise principal (efetuada com parte dos caracteres multiestados ordenados), este terminal aparece entre dois principais componentes, na região de enraizamento incerto (Fig. 6). Já na análise adicional (com todos os caracteres não-ordenados), *Alisterus* aparece como grupo-irmão de *Polytelis*, sendo que esta relação de grupo-irmão foi recuperada anteriormente por de Kloet e de Kloet (2005); Christidis *et al.* (1993) obtiveram fenogramas onde esses táxons também aparecem unidos.

Análise 8: posição do terminal incompleto *Eclectus*

Na análise principal, este terminal aparece em uma politomia de onde partem *Agapornis*, *Psittaculirostris*, *Pionopsitta* e os demais componentes recorrentemente resgatados na análise anterior (Figs. 3B, 5A e 5B). Dessa maneira, a inclusão deste terminal incompleto, quando se considera parte dos caracteres ordenados, gera forte conflito com os terminais completos, ocasionando intenso colapso dos clados adjacentes a ele. Já na análise adicional (com todos os caracteres não-ordenados) este terminal aparece adjacente a *Psittacula*, com o componente *Poicephalus* e *Psittacus* (Fig. 1B) relacionado a ele.

Essa relação de *Eclectus* com os Psittacini (*Psittacus* e *Poicephalus*) não foi resgatada em nenhuma filogenia molecular prévia. Entretanto, o terminal *Eclectus* aparece relacionado a *Psittacula* nas filogenias apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005), e nos fenogramas apresentados por Christidis *et al.* (1993).

Análise 9: posição do terminal incompleto *Coracopsis*

Na análise principal (com parte dos caracteres ordenados) a relação deste terminal com os demais Psittaciformes mostra-se dúbia, visto que no consenso estrito *Coracopsis* aparece em uma politomia de onde partem os terminais *Melopsittacus*, *Psephotus*, *Polytelis*, *Psittacula* e *Agapornis*, além dos componentes (*Poicephalus*, *Psittacus*), (*Loriculus*, Loriinae) e um terceiro que contém os demais representantes da ordem. Dessa maneira, em comparação com a análise 2, fica óbvio o efeito deletério da inclusão de *Coracopsis* na resolução das topologias. Na análise adicional, diversos outros terminais colapsaram nessa politomia, entretanto *Psittacula* aparece como grupo-irmão de (*Psittacus*, *Poicephalus*), o que refuta o monofiletismo da tribo Psittacini.

Na filogenia apresentada na figura 3B (análise 1 com pesagem), o terminal *Coracopsis* aparece, como grupo-irmão do componente que une *Psittaculirostris* e os terminais de Arini (Fig. 1B).

No único estudo filogenético que amostrou este terminal (de Kloet e de Kloet, 2005), ele apareceu consistentemente como grupo-irmão de *Psittichas* (Psittichadini) — táxon não amostrado aqui — sendo esse componente localizado, em uma das filogenias, dentro do grupo formado por Arini, Cacatuidae e Psittacini (*Psittacus* e *Poicephalus*) e, na outra, como grupo-irmão da tribo Arini.

Análise 10: posição do terminal incompleto *Ara rubrogenys*

No consenso da análise principal, este terminal apareceu associado às demais araras, na seguinte topologia: (((*Ara rubrogenys*, *A. severa*, *Orthopsittaca* (*Anodorhynchus*, *A. ararauna*,

Propyrrhura)) *Aratinga acuticaudata*). Já a análise adicional teve seu consenso profundamente não resolvido, mostrando apenas que *A. rubrogenys* pertence ao clado "Arini 2".

A inclusão do terminal *Ara rubrogenys*, dentro do grupo das araras (*Propyrrhura*, *Orthopsittaca*, *Ara ararauna*, *A. severa*) foi obtida na análise 1 com pesagem (Fig. 3B), inclusão esta que, se for desconsiderada a posição de *Anodorhynchus* neste componente, foi obtida também em hipóteses moleculares (Oliveira-Marques, 2006).

Análise 11: posição do terminal incompleto *Aratinga mitrata*

Na análise com parte dos caracteres ordenados *Aratinga mitrata* apareceu colapsada em uma politomia juntamente com "Arini 2". Na análise com todos os caracteres não-ordenados, *Aratinga mitrata* aparece como grupo-irmão de *A. leucophthalmus* (Fig. 7B), de forma congruente com o que foi obtido na análise 2 com pesagem (Fig. 2B). Este terminal não foi investigado por nenhuma das análises filogenéticas prévias.

V. DISCUSSÃO GERAL

1. Influência da ordenação dos caracteres nas hipóteses obtidas

Como é possível perceber nas filogenias e discussões apresentadas acima, e como é visível na tabela 5 (que compila os componentes obtidos nas análises 1 e 2, e resgatados em análises moleculares prévias), diversos componentes aqui obtidos não são afetados pelo ordenamento adotado, ou seja, aparecem tanto nas análises principais (onde parte dos caracteres é considerada ordenada), quanto nas adicionais (onde todos são considerados não-ordenados). Entretanto, alguns grupos, geralmente aqueles que tiveram suporte de Bremer mais baixo nas filogenias principais (Figs. 3A, 4, 5A), são dependentes das hipóteses de ordenamento de parte dos caracteres multiestados. Além disso, o não-ordenamento dos caracteres produz menos componentes congruentes com as hipóteses presentes na literatura (Tab. 5).

2. Influência da inclusão de terminais incompletos nas hipóteses obtidas

A inclusão de um ou mais terminais incompletos nas análises exerce forte influência na resolução das hipóteses de consenso obtidas. De maneira geral, a inclusão de terminais incompletos tem efeito deletério na resolução das topologias, mas as análises onde se incluiu apenas um terminal incompleto de cada vez fornecem informações valiosas sobre a sua relação com os demais terminais (completos) considerados.

É possível perceber, ainda, que alguns terminais incompletos embutem mais informações

incongruentes com os demais terminais que outros, visto que a inclusão de alguns prejudica mais a resolução das filogenias que a de outros.

Dentre os terminais incompletos que geram maior conflito entre as hipóteses mais parcimoniosas (ocasionando consensos menos resolvidos) estão: *Probosciger*, *Nymphicus* (apenas quando todos os caracteres são considerados não-ordenados, na análise adicional), *Eclectus*, *Coracopsis*, *Ara rubrogenys* e *Aratinga mitrata* (apenas quando parte dos caracteres são considerados ordenados).

3. Sinal filogenético nos caracteres morfológicos dos Psittaciformes

Como discutido em detalhe mais acima, diversas relações filogenéticas aqui resgatadas são fortemente congruentes com as hipóteses moleculares disponíveis na literatura, ao passo que outras tantas são discordantes (valendo mencionar que as hipóteses moleculares também não são absolutamente concordantes entre si).

Smith (1975) afirma, tacitamente, que os caracteres morfológicos têm pouca importância para a determinação dos grupamentos dentro da ordem Psittaciformes, simplesmente pelo grande número de "homoplasias" verificadas por ele.

O grande número de homoplasias é algo que pode ser confirmado, ao menos nos caracteres morfológicos aqui utilizados, pelos valores dos índices de consistência dos cladogramas obtidos (Figs. 3A e 5A) e dos caracteres neles otimizados (Tab. 2). Entretanto, os índices de retenção dos cladogramas e a resolução das hipóteses obtidas (Figs. 3A e 5A), fortemente congruente com as hipóteses filogenéticas prévias, demonstram o valor dos caracteres morfológicos na confecção das hipóteses filogenéticas.

Ainda em relação ao suposto pequeno sinal filogenético dos caracteres morfológicos nos Psittaciformes, vale mencionar as abordagens apresentadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006). Esses autores otimizaram, nas filogenias moleculares obtidas, alguns caracteres morfológicos e comportamentais utilizados na sistemática tradicional (não filogenética) da ordem. Nestas otimizações se constatou também que os caracteres investigados mostram-se homoplásticos. A verificação destas homoplasias levou os autores à conclusão de que os caracteres otimizados seriam não-informativos ("*uninformative*") filogeneticamente.

Entretanto, os estados derivados destes caracteres, em nenhum caso mostrado (Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006), surgiram independentemente em cada um dos terminais, e sim poucas vezes ao longo das filogenias. Além disso, em Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006), parece ter havido confusão quando se desaconselhou o uso desses caracteres homoplásticos como diagnose para

alguns grupos. Diagnose muitas vezes é o conjunto de características que possibilita o reconhecimento de um grupo, ou espécie, e não necessariamente devem ser únicos e exclusivos dos terminais diagnosticados. No mais, características homoplásticas são, freqüentemente, informativas filogeneticamente (como aquelas investigadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006)) e podem, seguramente, continuar funcionando como sinapomorfias formais (cada evento de transformação definindo o estado apomórfico, ou sinapomórfico, para seu componente).

4. Filogenia dos Psittaciformes e principais componentes recorrentemente recuperados

Seguramente existe apenas uma filogenia real para os Psittaciformes (e para os demais seres vivos), entretanto, ela nunca será inequivocamente acessada. Todas as análises filogenéticas apresentam apenas hipóteses que melhor explicam os caracteres utilizados de acordo com uma série de premissas (particular de cada método).

Considerando os métodos filogenéticos de análise (Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Análise Bayesiana), todos visam recuperar as relações de parentesco entre os terminais amostrados e, portanto, apenas as hipóteses obtidas com estes três métodos foram aqui comparados. Apesar das diferentes amostragens de táxons e de caracteres de cada estudo, nenhum pode ser escolhido como o mais confiável, ou como tendo suas hipóteses mais próximas do que seria a filogenia real.

Os índices de suportes de cada componente, individualmente em cada hipótese filogenética, não podem ser usados para comparar, ou escolher uma, entre as diversas hipóteses construídas com caracteres, métodos e amostragem de táxons distintos.

O "verdadeiro" suporte dos componentes é algo a ser acessado pela congruência entre hipóteses construídas com diferentes fontes de informação (terminais e caracteres) e com métodos distintos (mas que usem premissas válidas).

A tabela 5 compila os principais componentes aqui obtidos, mostrando em quais das análises moleculares prévias ele foi recuperado, quando foi. Dentre esses componentes, merecem destaque:

- a.** De maneira congruente com as análises moleculares (Ribas, 2004; Ribas *et al.*, 2006), o gênero *Pyrrhura*, em todas as análises, mostrou-se monofilético e com a seguinte relação entre seus terminais (*P. cruentata* (*P. complexo perlata*, *P. complexo picta*)).
- b.** Este estudo corrobora, de maneira robusta, as hipóteses prévias que apresentam a subfamília Loriinae como grupo natural, com *Trichoglossus* como grupo-irmão de *Eos*, e *Charmosyna* com posição basal aos terminais de Loriinae amostrados (Christidis *et al.*, 1991a e 1991b; de Kloet e de

Kloet, 2005; Matsumoto, 2006; Astuti, 2006).

c. Com a ressalva da possibilidade do posicionamento errôneo de (*Cacatua*, *Probosciger*) dentro de Arini, devido à eventual convergência de alguns caracteres, as análises aqui apresentadas, freqüentemente, teriam resgatado o monofiletismo da tribo Arini, monofiletismo este verificado, recentemente, por de Kloet (2005) e Matsumoto, (2006) com caracteres moleculares.

d. Mantendo a ressalva acima, as análises morfológicas também recuperaram alguns grupos menos inclusivos nesta tribo, também de forma congruente com as análises moleculares: "Arini 1" (*Anodorhynchus*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Guarouba*, *Aratinga*, *Cyanoliseus*, *Derophtus*, *Pionites*, *Pyrrhura*, *Nandayus*); "Arini 2" (*Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Triclaria*, *Amazona*, *Alipiopsitta*, *Graydidascalus*); "Arini 3" (*Brotogeris*, *Myiopsitta*); "Arini 4" (*Touit*, *Forpus*). A relação entre esses principais componentes de Arini não se mostrou estável nas análises aqui efetuadas, assim como não se mostra nas hipóteses moleculares disponíveis.

Algumas análises aqui efetuadas recuperam a topologia ((Arini 1, 3) (Arini 2, 4)) (Figs. 3B, 5A e 5B) (Tab. 5), o que é congruente com uma das filogenias apresentadas por de Kloet e de Kloet (2005) (Fig. 1A) e incongruente com outras hipóteses. Matsumoto (2006) recupera ((Arini 1, 2, 3) 4); e Tavares *et al.* (2006) recupera ((Arini 2, 3) (Arini 1 e 4)) (Fig. 2B).

e. A relação entre dois dos três gêneros da tribo Psittacini (*Poicephalus*, *Psittacus*) (Figs. 3B, 5A e 5B) expressa-se também nas análises moleculares (de Kloet e de Kloet, 2005; Matsumoto, 2006) (Tab. 5). As relações aqui obtidas do terceiro gênero da tribo Psittacini (*Coracopsis*) com os demais Psittaciformes amostrados não recuperam o monofiletismo da tribo, de forma consistente com a única outra análise molecular que incluiu este táxon (de Kloet e de Kloet, 2005), valendo ressaltar a necessidade de se incluir os caracteres osteológicos em análises futuras, visto que *Coracopsis* foi aqui incluído como terminal incompleto (somente uma siringe foi disponibilizada).

f. Grupo cujo monofiletismo é resgatado na análise molecular efetuada por Brown e Toft (1999) que inclui os terminais *Cacatua*, *Probosciger* e *Nymphicus*, não foi encontrado em nenhuma análise aqui efetuada. Destes três terminais, apenas *Cacatua*, foi incluído na análise como terminal completo, os gêneros *Nymphicus* e *Probosciger* tiveram apenas material osteológico analisado.

O gênero *Probosciger* aparece consistentemente associado a *Cacatua*, valendo lembrar que sua inclusão na análise 7 minou de forma drástica a resolução dos cladogramas de consenso. Este componente aparece enraizado dentro de "Arini 1". A forte atração entre os terminais de *Cacatua* e *Probosciger*, bem como a grande quantidade de incertezas embutidas com a inclusão de

Probosciger (como discutido para a análise 4), deixam evidente que a codificação futura e re-análise dos dados pode remover *Cacatua* dos Arini.

O terminal *Nymphicus*, quando incluído, nunca aparece associado a *Cacatua*, aparecendo sim associado a *Psittacus*, posição essa inconsistente com as evidências apresentadas por Matsumoto (2006) e de Kloet e de Kloet (2005). O fato deste terminal compartilhar diversos caracteres com os demais Cacatuidae (e.g. caracteres 63 e 79) fornece esperança adicional de que, com a codificação dos caracteres siringeais de *Nymphicus*, este tire definitivamente os Cacatuidae (*Cacatua* e *Probosciger*) de dentro dos Arini.

5. Atualização nomenclatural de alguns grupos de Psittaciformes frente às hipóteses filogenéticas ora obtidas e compiladas

Através da congruência das hipóteses filogenéticas aqui apresentadas, com aquelas disponíveis na literatura, é possível apontar algumas medidas para tornar o sistema classificatório dos Psittaciformes mais informativo filogeneticamente:

a. Em concordância com as hipóteses apresentadas por Ribas (2004), Ribas e Miyaki (2004), Tavares (2005), Tavares *et al.* (2006) o estudo aqui apresentado reforça a relação de grupo-irmão de *Nandayus* com o terminal *Aratinga* compl. *solstitialis*. Nas análises que incluíram *Aratinga weddelli* (um dos terminais incompletos), ela apareceu relacionada basalmente a esse componente, o que encontra suporte nas hipóteses apresentadas por Ribas (2004) e Ribas e Miyaki (2004). Como a espécie tipo do gênero *Aratinga* é *A. solstitialis* (representante do que aqui se chamou de complexo *solstitialis*) a espécie *Nandayus nenday* deve trocar de gênero e passar a ser reconhecida como *Aratinga nenday*.

As demais espécies de *Aratinga* amostradas (*A. mitrata*, *A. leucophthalmus*, *A. pertinax*, *A. cactorum*, *A. aurea*) nunca apareceram, nem aqui ou em qualquer outra hipótese disponível na literatura, associadas ao clado descrito acima, que devem continuar sendo reconhecido como *Aratinga* (*Aratinga weddelli*, (*A. nenday*, *A. complexo solstitialis*)). Assim sendo, após uma necessária revisão do gênero *Aratinga* (atualmente incluindo grande diversidade morfológica e de espécies), deverá ser desmembrado em alguns componentes. As hipóteses aqui apresentadas apontam possível relação entre os terminais *A. cactorum* e *A. aurea*, o que é concordante com hipóteses prévias (Tavares *et al.*, 2004). Outro eventual componente entre esses terminais de *Aratinga* uniria *A. mitrata* e *A. leucophthalmus* (Fig. 6).

b. Recentemente, as espécies amazônicas do gênero *Pionopsitta* (sensu Collar, 1997) foram

formalmente separadas em outro gênero – *Gypopsitta* – (Ribas *et al.*, 2005), em virtude das análises filogenéticas realizadas, sendo que somente a espécie da Mata Atlântica foi mantida no gênero *Pionopsitta* (*Pionopsitta pileata*). Neste estudo, assim como em outros (Tavares, 2005; Tavares *et al.* 2006; Matsumoto, 2006), *Pionopsitta* manteve-se em posição basal em relação ao clado mais apical formado por (*Triclaria*, *Hapalopsittaca*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Amazona Alipiopsitta*, *Graydidascalus*). A posição basal de *Pionopsitta* em relação a este componente foi, consistentemente, aqui recuperada (Tab. 5), o que faz com que estas hipóteses morfológicas reforcem a alteração nomenclatural proposta por Ribas *et al.* (2005).

c. O monofiletismo do gênero *Amazona* vem sendo contestado já há algum tempo pela inclusão de *A. xanthops*, devido à sua maior semelhança cariotípica com outros terminais de Arini (Caparroz e Duarte, 2004; Duarte e Caparroz, 1995). Duarte e Caparroz (1995) e Caparroz e Duarte (2004), acertadamente na ausência das hipóteses filogenéticas ora disponíveis, separaram a espécie *A. xanthops* em gênero previamente usado para ela, *Salvatoria* Miranda-Ribeiro (1920), a fim de tornar o gênero *Amazona* monofilético.

Recentemente, Caparroz e Pacheco (2006) criaram o gênero *Alipiopsitta* para *A. xanthops*, após terem sido alertados que o nome *Salvatoria* Miranda-Ribeiro (1920) não era válido, por ter prioridade como referência a um táxon de Polychaeta (Annelida) (*Salvatoria* McIntosh, 1885). Entretanto, esses autores (Caparroz e Pacheco, 2006) não levaram em consideração as hipóteses filogenéticas existentes (Russello e Amato, 2004, Tavares, 2005; Tavares *et al.*, 2006; Matsumoto, 2006; Ribas *et al.* 2005), congruente com os resultados aqui obtidos, que mostram, consistentemente, *A. xanthops* como grupo irmão do gênero monotípico *Graydidascalus*.

Apesar da decisão de criar um novo gênero para *A. xanthops* não estar conceitualmente errada, é desejável que um sistema de classificação filogenético expresse o máximo possível do conhecimento acumulado nas hipóteses de relações de parentesco disponíveis.

De acordo com a posição ora defendida como a mais adequada para este caso, deve-se considerar *A. xanthops* como pertencente ao gênero *Graydidascalus* – como *Graydidascalus xanthops* – compartilhando-o com *G. brachyurus*. Dessa maneira evita-se o uso desnecessário de mais um nome (*Alipiopsitta*), e inclui-se no sistema classificatório dos Psittaciformes esta robusta evidência de relação filogenética entre esses táxons.

Como a criação do gênero *Alipiopsitta* ainda é recente (06/2006), é desejável que seu uso seja descontinuado o mais rapidamente possível (visto que esse ainda não se mostra incorporado de forma estável à sistemática dos Psittaciformes).

d. O gênero *Ara* também não teve seu monofiletismo recuperado nas análises apresentadas, visto que as outras araras (*Anodorhynchus*, *Propyrrhura*, *Orthopsittaca*) aparecem entre os terminais do gênero *Ara* amostrados (*A. severa*, *A. rubrogenys*, *A. ararauna*). Oliveira-Marques (2006) conclui, a partir dos seus dados que *Ara* e *Propyrrhura* são reciprocamente monofiléticos, com *Orthopsittaca* na base, e com *Anodorhynchus* não pertencendo a este componente, o que é congruente com as análises apresentadas por Tavares (2005) e Tavares *et al.* (2006). Dessa maneira, os resultados aqui obtidos, quanto ao não-monofiletismo do gênero *Ara*, deve ser encarado com cautela.

6. Atualização da hierarquia e da composição dos táxons mais inclusivos de Psittaciformes, frente às hipóteses filogenéticas ora obtidas e compiladas

As relações de adjacência entre os terminais de Psittaciformes (Fig. 4) aqui obtidas, e as hipóteses filogenéticas disponíveis na literatura, minam de forma severa a proposta de hierarquia entre os táxons mais abrangentes feita por Rowley (1997) e Collar (1997). A separação dos Psittaciformes em duas famílias (Cacatuidae e Psittacidae) não encontra suporte em nenhuma filogenia obtida. Em todas as análises, a família Cacatuidae aparece enraizada dentro de Psittacidae.

Ambas as hipóteses moleculares que contaram com amostragem mais ampla de terminais apontam a existência de um componente basal nos Psittaciformes formado por *Nestor* (Matsumoto, 2006) ou por (*Nestor*, *Strigops*) (de Kloet e de Kloet, 2005). Com esta composição de grupos em mente pode-se sugerir a divisão da ordem em duas famílias: Nestoridae (*Nestor*, *Strigops*); Psittacidae (os demais Psittaciformes).

Dentro da família Nestoridae, pode-se considerar, com a finalidade de manter táxons tradicionalmente reconhecidos, duas tribos (Nestorini e Strigopini).

Na família Psittacidae (nessa nova composição, incluindo as cacatuas) os ramos mais basais não encontram congruência entre as diferentes hipóteses (de Kloet e de Kloet, 2005 e Matsumoto, 2006). Entretanto, alguns componentes são recorrentemente (aqui e nas filogenias moleculares) resgatados, parte deles concordando com as tribos propostas por Smith (1975). Dentre estes componentes, reconhecidos como tribo por Smith (*op. cit.*), estão: Loriini, Cacatuini, Arini, Psittacini (sem *Coracopsis*). Pela hipótese apresentada por de Kloet e de Kloet (2005) *Coracopsis* seria mais corretamente incluído na tribo Psittichadini (junto com *Psittichas*).

O status de subfamília para o grupo "Loriinae" empregado por Collar (1997) também mostra-se inadequado frente às hipóteses disponíveis, visto que esse componente sempre aparece enraizado entre alguns Psittacinae (sensu Collar, 1997 - Tabela 1).

Pela concordância desses componentes com a proposta de Smith (*op. cit.*) é justificável que se mantenha a hierarquia adotada por ele (de tribo) para estes grupos. Desta maneira, futuramente, quando as relações entre tais componentes ficarem mais claramente definidas, eles poderão ser arranjados em subfamílias indicando algumas destas relações. Duas tribos mais diversas reconhecidas por Smith (*op. cit.*) (Psittaculini e Platycercini) não tiveram seu monofiletismo comprovado nestas análises, nem tampouco nas disponíveis na literatura. Entretanto, a carência de análises com amostragem de táxons mais completas desses grupos faz com que não se possa construir proposta de novos grupamentos com os terminais desses "grupos". Assim, na ausência de cenários mais resolvidos, recomenda-se a manutenção dessas duas tribos, juntamente com as demais tribos menos inclusivas, que também não foram adequadamente investigadas.

A seguir, é compilada proposta classificatória com as mudanças aqui sugeridas. Os grupos apresentados com * não tiveram monofiléticos recuperados ou não foram adequadamente amostrados.

Ordem Psittaciformes

Família Nestoridae

Tribo Strigopini - *Strigops*.

Tribo Nestorini - *Nestor*.

Família Psittacidae

Tribo Psittacini - *Psittacus*, *Poicephalus*.

Tribo Arini - *Anodorhynchus*, *Cyanopsitta*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Rhynchopsitta*, *Ognorhynchus*, *Guarouba*, *Aratinga* (inclui *Nandayus*), *Leptopsittaca*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura*, *Enicognathus*, *Myiopsitta*, *Psilopsiagon*, *Bolborhynchus*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Nannopsittaca*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Gypopsitta*, *Hapalopsittaca*, *Graydidascalus* (inclui *A. xanthops*), *Pionus*, *Amazona*, *Triclaria*, *Deroptyus*.

Tribo Cacatuini - *Calyptorhynchus*, *Probosciger*, *Nymphicus*, *Cacatua*, *Callocephalon*.

Tribo Loriini - *Chalcopsitta*, *Eos*, *Pseudeos*, *Trichoglossus*, *Psitteuteles*, *Lorius*, *Phigys*, *Vini*, *Glossopsitta*, *Charmosyna*, *Oreopsittacus*, *Neopsittacus*.

Tribo Psittrichasini - *Psittrichas*, *Coracopsis*.

***Tribo Platycercini** - *Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Purpureicephalus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Northiella*, *Psephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Melopsittacus*, *Pezoporus*, *Geopsittacus*.

***Tribo Psittaculini** - *Prosopeia*, *Psittinus*, *Psittacella*, *Geoffroyus*, *Prioniturus*, *Tanygnathus*, *Electus*, *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus*, *Agapornis*, *Bolbopsittacus*, *Mascarinus*.

***Tribo Psittaculirostrini** - *Cyclopsitta*, *Psittaculirostris*.

Tribo Micropsittini - *Micropsitta*.

Tabela 2: Matriz de caracteres.

terminal/caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Nestor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Probsciger</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cacatua</i>	1	0/1	2	0/1	0	2	1/2	1/3	0/1	0/1	0	0/1	0
<i>Nymphicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eos</i>	1	1	0	2	1	2	1	2	0	1	1	1	1
<i>Trichoglossus</i>	0	-	0	2	1	2	1	2	0	1	1	2	1
<i>Charmosyna</i>	0	-	0	2	0	2	1	2	0	1	1	2	1
<i>Chalcopsitta</i>	0	-	0	3	1	1	1	1	0	2	1	2	1
<i>Cyanorhamphus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Melopsittacus</i>	0	-	1	2	0/1	1	1	2	0	0/1	1	2	1
<i>Psephotus</i>	0	-	0	2	0	1	0	2	0/1	1	1	1/2	1
<i>Neophema</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eclectus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Alisterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Polytelis</i>	0	-	0	2	0	1/2	1	2	0	1/2	1	1/2	1
<i>Psittacula</i>	0	-	0	2	0	2	0	2	0	1/2	1	1/2	1
<i>Loriculus</i>	1	1	0	1	0	1	0	2	0	2	1	2	1
<i>Agapornis</i>	0	-	0	2	0	1	0/1	1	0	1	1	2	1
<i>Psittaculirostris</i>	0	-	0	2	0	1	0/1	1	0	1/2	1	2	1
<i>Poicephalus</i>	0	-	0	1	0	2	2	2	0/1	2	1	2	1
<i>Psittacus</i>	0	-	1	2	0	2	2	3	0	1	1	2	1
<i>Coracopsis</i>	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	1	2	1
<i>Anodorhynchus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Ara ararauna</i>	0	-	0	0	0	0	0	0/1	1	0/1	0	0	1
<i>Ara severa</i>	0	-	0	0	1	0	0	0/1	1	1	0	0	1
<i>Ara rubrogenys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthopsittaca</i>	0	-	0	0	1	0	0	0/1	1	1	0	0	1
<i>Propyrrhura</i>	1	1	0	1/2	1	0	0	0/1	0	0/1	1	1	1
<i>Diopsittaca</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Guarouba</i>	1	0	0	2	1	0	0/1	1/2	1	0/1	0	0	1
<i>Aratinga aurea</i>	0	-	2	0	1	1	1	1/2	1	0/1	0	0/1	1
<i>Aratinga cactorum</i>	1	1	0	0	0/1	1	0	1/2	1	0	1	1	1
<i>Aratinga pertinax</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Aratinga mitrata</i>	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	0	-	0	0	1	1	0/1	1	1	1	0	1	1
<i>Aratinga acuticaudata</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0/1	1	1	1
<i>Nandayus</i>	1	0	0	1/2	1	1	0/1	1	0	0	0	0	1
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	1	0	0	2	1	2	0/1	1/2	0	0	0/1	0/1	1
<i>Aratinga weddelli</i>	0	-	-	1	1	1	2	2	1	2	1	2	1
<i>Cyanoliseus</i>	0	-	0	1	1	2	1	2	?	1	0	0	1
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	0	-	2	0	1	0	1	1/2	1	2/3	0/1	0/1	1
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	0	-	2	0	1	0	1	1/2	0/1	2	0/1	0/1	1
<i>Pyrrhura cruentata</i>	0	-	2	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1
<i>Myopsitta</i>	1	1	0/1	2	1	1	1	2	0/1	0	0/1	0/1	1
<i>Forpus</i>	0	-	0	2	0	0	0/1	1	0	1/2	1	2	1
<i>Brotogeris</i>	0	-	0	2	1	1/2	0/1	1/2	0	1/2	1	2	1
<i>Touit</i>	0	-	0	1	0	1	0/1	1	0	1	1	2	1
<i>Pionites</i>	0	-	0	1	1	1	1	2	1	1/2	0	0/1	1
<i>Pionopsitta</i>	0	-	0	1	0	1	0/1	1/2	0	1	1	2	1
<i>Gypopsitta</i>	0	-	0	1	0	1	0	1/2	0	1/2	1	2	1
<i>Graydidascalus</i>	0	-	0	1	0	1	1	1/2	0	1	1	2	1
<i>Pionus</i>	0	-	0	1	0	1	1	1/2	0	1/2	1	2	1
<i>Amazona</i>	0	-	0	1	0	1	0/1	1/2	0	1/2	1	2	1
<i>Alipiopsitta</i>	0	-	0	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1
<i>Deroptyus</i>	0	-	0	1	0	1	0	1/2	0	2	0	0	1
<i>Triclaria</i>	0	-	0	1	0	1	0/1	1/3	0	1/2	1	2	1

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Nestor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Probsciger</i>	?	?	3	0	2	?	?	3	?	0	1	0	?
<i>Cacatua</i>	0	1	2/3	0/1	2	1	1	3	0/1	1	0	2	0
<i>Nymphicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eos</i>	0	2	3	1	0	0	0	0	0/2	0	2	0	0
<i>Trichoglossus</i>	0	2	3	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0
<i>Charmosyna</i>	0	2	3	1	0	0	1	2	2	0	2	0	0
<i>Chalcopsitta</i>	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cyanorhamphus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Melopsittacus</i>	0	1	3	1	0	0/2	0/2	2	2	0	2	0	0
<i>Psephotus</i>	0	1	2/3	1	0	0/2	0	0/1	2	0	1/2	0	0
<i>Neophema</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eclectus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Alisterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Polytelis</i>	0	2	3	1	1/2	0/2	0	0/1	0	0	1	0	0
<i>Psittacula</i>	0	2	3	1	0	0/2	2	0/1	0	0	1/2	0	0
<i>Loriculus</i>	0	2	3	1	0	2	0	0	2	0	2	0	0
<i>Agapornis</i>	0	2	3	1	0	0/2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Psittaculirostris</i>	0	1	2	1	0	0/2	0	0	0/1	0	1	0	0
<i>Poicephalus</i>	0	2	4	1	0/1	0	0/1	1	0	0	1	0	0
<i>Psittacus</i>	0	2	3	1	0/1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Coracopsis</i>	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anodorhynchus</i>	0	1	4	0	2	2	0	0	0	0	1	1	1
<i>Ara ararauna</i>	0	0/1	1	1	2	0/2	2	0	0	0	1	1	1
<i>Ara severa</i>	0	0/1	1	0	2	0/2	0	2	2	0	1	1	1
<i>Ara rubrogenys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthopsittaca</i>	0	1	1	0	2	0/1	0/1	2	2	0	1	1	1
<i>Propyrrhura</i>	0	0	1	0	2	0/2	0	0	0	0	1	1	1
<i>Diopsittaca</i>	0	0/1	2	0	1	0/1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Guarouba</i>	0	0/1	1	0	2	0/2	0/2	0/2	0/2	0	2	0	0
<i>Aratinga aurea</i>	0	?	0/1	1	1/2	0	0/2	0/2	0	0	1	1	1
<i>Aratinga cactorum</i>	0	1	0/1	0/1	2	0/2	0/2	0	0	0	1	1	1
<i>Aratinga pertinax</i>	0	1	1/2	1	1	2	2	0/2	0	0	1	1	1
<i>Aratinga mitrata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	0	1/2	2	0	2	2	2	0/2	0	0	1	1	1
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0	1	0/1	1	2	0	0	1/2	0	0	1	1	1
<i>Nandayus</i>	1	1/2	0	0	1/2	2	2	1/2	0	0	1	1	1
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	1	1/2	0	0	2	2	2	0/2	0	0	1	1	1
<i>Aratinga weddelli</i>	0	1	0	1	2	2	2	0	1	0	1	1	1
<i>Cyanoliseus</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	0	1	1	1	2	0/2	0	0/1	2	0	1	0	1
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	0	1	1	1	1/2	2	2	0/2	2	0	1	0	1
<i>Pyrrhura cruentata</i>	0	1	1	1	2	2	0	2	2	0	1	1	1
<i>Myopsitta</i>	0	0	3	1	2	2	2	1/2	0	0	0	1	1
<i>Forpus</i>	0	1/2	3	1	0	0	0/2	0/1	0	0	2	0	0
<i>Brotogeris</i>	0	1/2	3	1	0/1	0/2	1	1/2	0	0	0/1	0	1
<i>Touit</i>	0	1/2	3	1	0	0/1	2	0	0	0	2	0	0
<i>Pionites</i>	0	1/2	?	1	1/2	0/1	1	2	0/2	0	1	0/1	1
<i>Pionopsitta</i>	0	1/2	3	1	0/1	0/1	1	0/2	0	0	1/2	0	0
<i>Gypopsitta</i>	0	1/2	3	1	0/1	0/1	1	0/2	2	0	1/2	0	0
<i>Graydidascalus</i>	0	1/2	3	1	1	0	1	2	2	0	1	0	1
<i>Pionus</i>	0	1/2	3	0/1	1/2	0/1	1	0/2	0/2	0	2	0	0
<i>Amazona</i>	0	1/2	3	1	0	0/1	1	2	2	0	2	0	0
<i>Alipiopsitta</i>	0	1/2	3	1	2	0/1	1	2	2	0	1	0	0
<i>Deropterus</i>	0	1	1/2	1	1	0/2	0	1/2	2	0	0	1	1
<i>Triclaria</i>	0	1/2	2/3	1	1	0/1	1	0/2	0	0	1/2	0	0

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Nestor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Probsciger</i>	0	2	?	0	0	1	1	?	0	0	?	?	?
<i>Cacatua</i>	0	0	0/1	1	1	0/1	0/1	1	1	0	1	0	1
<i>Nymphicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eos</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trichoglossus</i>	1	1	1	0	0/1	?	0	0	1	0	0	0	0
<i>Charmosyna</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Chalcopsitta</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Cyanorhamphus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Melopsittacus</i>	0	1	1	0	0	0	0/1	1	1	0	0	0	0
<i>Psephotus</i>	1	1	1	0	0	0/1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Neophema</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eclectus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Alisterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Polytelis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Psittacula</i>	0	0/1	1	0	0/1	1	0/1	1	0	0	0	0	0
<i>Loriculus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Agapornis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Psittaculirostris</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Poicephalus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Psittacus</i>	0	1	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0	0
<i>Coracopsis</i>	0	1	1	0	0	?	0	1	1	0	0	0	0
<i>Anodorhynchus</i>	1	0	1	1	1	?	1	1	2	0	0	0	0
<i>Ara ararauna</i>	1	0	1	1	1	?	1	1	2	0	0	0	0
<i>Ara severa</i>	1	0	1	0/1	1	1	0/1	1	1	0	0	0	0
<i>Ara rubrogenys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthopsittaca</i>	1	0	1	1	1	2	1	1/2	2	0	1	0	0
<i>Propyrrhura</i>	1	0	1	1	1	3	1	2	2	0	0	0	0
<i>Diopsittaca</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Guarouba</i>	0/1	0	1	0	0/1	1	0/1	1	1	0	0	0	0
<i>Aratinga aurea</i>	0/1	0	1	0	0/1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Aratinga cactorum</i>	0/1	0	1	0	0/1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Aratinga pertinax</i>	2	0	1	0	0/1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Aratinga mitrata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Aratinga acuticaudata</i>	1	0	0	0	0/1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Nandayus</i>	1	0	1	1	1	3	0	1	2	1	0	0	0
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	1	0	2	1	1	3	0/1	2	2	1	0	0	0
<i>Aratinga weddelli</i>	0	0	2	0	1	3	1	2	2	1	0	0	0
<i>Cyanoliseus</i>	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	1/2	0	2	1	1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	1/2	0	2	1	1	1	1	1	1/2	0	0	0	0
<i>Pyrrhura cruentata</i>	1	0	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Myopsitta</i>	1	2	0	1	0	0/1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Forpus</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Brotogeris</i>	1/2	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Touit</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Pionites</i>	2	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Pionopsitta</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Gypopsitta</i>	1	1/2	1	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graydidascalus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pionus</i>	1	1	1	0	0	1	0/1	0	0	0	0	0	0
<i>Amazona</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Alipiopsitta</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deroptyus</i>	1	1	0	1	0	1	1	2	0/1	0	0	0	0
<i>Triclaria</i>	1	1	1	0	0	1	0/1	0	0	0	0	0	0

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
<i>Nestor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Probsciger</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cacatua</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nymphicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eos</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Trichoglossus</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Charmosyna</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chalcopsitta</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Cyanorhamphus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Melopsittacus</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0
<i>Psephotus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Neophema</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eclectus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Alisterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Polytelis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Psittacula</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Loriculus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Agapornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Psittaculirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Poicephalus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Psittacus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Coracopsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0
<i>Anodorhynchus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ara ararauna</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ara severa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ara rubrogenys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Orthopsittaca</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Propyrrhura</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diopsittaca</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guarouba</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aratinga aurea</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Aratinga cactorum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	0	0	0	0
<i>Aratinga pertinax</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aratinga mitrata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nandayus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aratinga weddelli</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyanoliseus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	1	1	0
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	1	1	0
<i>Pyrrhura cruentata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	1	1	0
<i>Myopsitta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Forpus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	1	1	0
<i>Brotogeris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Touit</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	1	0	0
<i>Pionites</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	1	0
<i>Pionopsitta</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1
<i>Gypopsitta</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0/1	1	0	0	1
<i>Graydidascalus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1
<i>Pionus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1
<i>Amazona</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1
<i>Alipiopsitta</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1
<i>Deroptyus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triclaria</i>	0/1	0	0	0	0	1	0	0	0/1	1	0	0	1

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>Nestor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1
<i>Probsciger</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0
<i>Cacatua</i>	0	0	0	0	0	0	0/1	0	1	0	1	0	0
<i>Nymphicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0
<i>Eos</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Trichoglossus</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Charmosyna</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>Chalcopsitta</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Cyanorhamphus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	2	1
<i>Melopsittacus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Psephotus</i>	0	0	0	0/1	1	0	0	0	0	0	0	1/2	1
<i>Neophema</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1/2	1
<i>Eclectus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0/1	1/2	1
<i>Alisterus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1/2	1
<i>Polytelis</i>	0	0	0	0/1	1	0	0	0	0	0	0	1/2	1
<i>Psittacula</i>	0	0	0	0/1	1	0	0	0	0	0	0	1/2	1
<i>Loriculus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Agapornis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Psittaculirostris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0/1	1
<i>Poicephalus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0/1	1
<i>Psittacus</i>	1	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0/1	1	1
<i>Coracopsis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	?	?	?
<i>Anodorhynchus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
<i>Ara ararauna</i>	0	0	?	0/1	1	0/1	0/1	0	0	0	1	1/2	1
<i>Ara severa</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Ara rubrogenys</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1
<i>Orthopsittaca</i>	0	0	1	1	1	1	0/1	0	0	0	1	2	1
<i>Propyrrhura</i>	0	0	0	0	1	1	0/1	1	0	1	1	2	1
<i>Diopsittaca</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0/1	0	1	2	1
<i>Guarouba</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Aratinga aurea</i>	0	?	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	1
<i>Aratinga cactorum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1
<i>Aratinga pertinax</i>	0	0	0/1	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Aratinga mitrata</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0	0	0	0	1	1	0/1	0	0	0	1	2	1
<i>Nandayus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1/2	1
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1/2	1
<i>Aratinga weddelli</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	?	?	?
<i>Cyanoliseus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Pyrrhura cruentata</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Myopsitta</i>	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	2	1
<i>Forpus</i>	0	0	1	1	1	0	0/1	0	0	0	0	2	1
<i>Brotogeris</i>	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1/2	1
<i>Touit</i>	0	0	1	0	1	0	0/1	0	0	0	1	1	1
<i>Pionites</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Pionopsitta</i>	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Gypopsitta</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Graydidascalus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1/2	1
<i>Pionus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Amazona</i>	0	0	1	1	1	1	0/1	0	0	0	0	1	1
<i>Alipiopsitta</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0/1	2	1
<i>Deropterus</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>Triclaria</i>	0	0	2	2	1	1	0/1	0	0	0	0	1/2	1

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78
<i>Nestor</i>	1	0	0	1	0	2	1	2	?	?	?	?	0
<i>Probsciger</i>	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	-	0	2
<i>Cacatua</i>	1	1	0	0	1	1	0	0/1	1	0/1	-	0/1	2
<i>Nymphicus</i>	1	1	0/1	1	0	1	0/1	2	1	0/1	-	2	2
<i>Eos</i>	0/1	0	0/1	0	0	2	0	2	0	2	2	-	1
<i>Trichoglossus</i>	0/1	0	0	0/1	0	2	0	2	0	2	1/2	-	1
<i>Charmosyna</i>	0	0	1	0	0	2	0	2	0	2	1/2	-	1
<i>Chalcopsitta</i>	1	0	0/1	0	0	2	0	2	0	1/3	2	0	1
<i>Cyanorhamphus</i>	0	0	1	1	0	2	0	2	0	1	-	2	2
<i>Melopsittacus</i>	1	0	0	1	0	1/2	0	2	1	0/2	0	-	2
<i>Psephotus</i>	0	0	0	0	0	0/1	1	2	?	0/1	-	0/2	0/1
<i>Neophema</i>	0/1	0	0/1	0/1	0	1/2	0/2	2	0	1	-	0/2	0
<i>Eclectus</i>	1	0	0	1	0	1	0	1/2	0	3	2	0	1
<i>Alisterus</i>	1	0	0	0	0	0	0	2	0	3	2	0	1
<i>Polytelis</i>	1	0	0	0/1	0	1	0	2	0	2	2	-	0
<i>Psittacula</i>	1	0	0	0	0	1	0/1	2	0	3	0/2	0/1	1
<i>Loriculus</i>	1	0	0	0	0	2	0	2	0	3	1/2	0	0
<i>Agapornis</i>	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0/3	2	0	1
<i>Psittaculirostris</i>	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	-	0	2
<i>Poicephalus</i>	1	0	0	0	0/1	0/1	0	2	1	1	-	0/1	1
<i>Psittacus</i>	1	0	0	1	0	1	0	2	1	1	-	0	1
<i>Coracopsis</i>	?	0	?	?	?	?	?	2	1	0	-	-	1
<i>Anodorhynchus</i>	0/1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	-	0	1
<i>Ara ararauna</i>	1	0	0	0/1	2	0/1	1	0	1	0/1	-	0	2
<i>Ara severa</i>	1	0	0	0/1	2	0	1	0	1	1	-	0	2
<i>Ara rubrogenys</i>	1	0	0	0/1	2	0	1	0	1	1	-	0	2
<i>Orthopsittaca</i>	1	0	0	0	2	0/1	1	0/2	1	1	-	0	2
<i>Propyrrhura</i>	1	0	0	0	2	0/1	1	0	1	1	-	0	2
<i>Diopsittaca</i>	1	0	0	0/1	2	0/1	1	0	1	0/1	-	0	2
<i>Guarouba</i>	1	0	0	0	2	0/1	1	0	1	0	-	-	2
<i>Aratinga aurea</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	-	0	1
<i>Aratinga cactorum</i>	1	0	0	1	1/2	0	0/1	1/2	1	1	-	0	2
<i>Aratinga pertinax</i>	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	-	1	2
<i>Aratinga mitrata</i>	1	0	0	0	2	1	1	2	1	0	-	-	2
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	1	0	0	0	2	1/2	1	0	1	0	-	-	2
<i>Aratinga acuticaudata</i>	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0/1	-	0	2
<i>Nandayus</i>	1	0	0	0/1	0/1	0	1	0	1	1	-	0	1
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	-	0	2
<i>Aratinga weddelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	-	-	?
<i>Cyanoliseus</i>	1	0	0	1	2	0	1	0	1	1	-	0	2
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	-	0	2
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0/1	-	0	2
<i>Pyrrhura cruentata</i>	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	-	0	2
<i>Myopsitta</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	?	0/2	1	-	1
<i>Forpus</i>	0	0	0	0/1	0	1	1	2	1	0	-	-	0
<i>Brotogeris</i>	1	0	0	1	0	1	0	2	0	2	1	-	1
<i>Touit</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	-	-	2
<i>Pionites</i>	0	0	0	1	1	0/1	1	0	1	0	-	-	1
<i>Pionopsitta</i>	1	0	0	0/1	0	1	0	2	1	0/1	-	0/1	1
<i>Gypopsitta</i>	1	0	0	1	0	1	0	2	1	3	0/1	0	1
<i>Graydidascalus</i>	1	0	0	0/1	0	0	0	2	1	0/1	-	1	2
<i>Pionus</i>	1	0	0	0	0	1	0	2	1	3	0/2	0	2
<i>Amazona</i>	1	0	0	0/1	0	1	0	2	1	3	0/2	0/1	1/2
<i>Alipiopsitta</i>	1	0	0	1	0	0	0/1	2	1	3	0	0	2
<i>Deroptyus</i>	0/1	0	0	1	2	0/1	1	2	1	1	-	0	2
<i>Triclaria</i>	1	0	0	0	1	1	0	2	1	0	-	-	2

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91
<i>Nestor</i>	?	3	0	0	1	0	0	3	2	1	1	1	1
<i>Probsciger</i>	0	3	0	2	2	0	1	0	2	0	0	0	0
<i>Cacatua</i>	0	3	0	0/1	1/2	0	1/2	0/1	0	0	0/1	0	0
<i>Nymphicus</i>	0	3	1	0/1	0/1	0	0	1	0	0	0/1	0/1	0
<i>Eos</i>	-	0	1	0	0	0	2	3	1	0	0	1	0/1
<i>Trichoglossus</i>	-	0/1	1	0	0	0	2	3	1	0/1	0/1	1	1
<i>Charmosyna</i>	-	0	2	0	0	0	0	3	1	1	0	1	0
<i>Chalcopsitta</i>	-	1	2	0	0	0	2	3	1	0	0	1	1
<i>Cyanorhamphus</i>	2	3	0	0	0	0	0	3	1	1	0	0	2
<i>Melopsittacus</i>	0	3	1	0	0	0	0	3	1	1	1	1	1
<i>Psephotus</i>	-	2	2	0	0	0	0	3	1	1	1	0/1	1/2
<i>Neophema</i>	-	1/2	1	0	0	0	0	2/3	0/1	1	0/1	0/1	1
<i>Eclectus</i>	-	1/2	1/2	?	0	0/1	0	0	0/1	0/1	1/2	1	0
<i>Alisterus</i>	-	1/2	2	0	0	0	2	2	0/1	1	1	1	1
<i>Polytelis</i>	-	1	2	0	0	0	0	3	1	1	0/1	1	1
<i>Psittacula</i>	-	2	1	0	0/1	0	0/2	0	0	0/1	1/2	0	0
<i>Loriculus</i>	-	0	2	0	0	0	0	3	1	1	1	1	1
<i>Agapornis</i>	-	0	1/2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Psittaculirostris</i>	1	3	2	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0
<i>Poicephalus</i>	-	0	1	0	2	0/1	0	0	0	0	1	0	0/1
<i>Psittacus</i>	-	0	1	0/1	0/1	0/1	0	0	0/1	0	2	0/1	0/1
<i>Coracopsis</i>	-	2	2	0	?	?	?	?	0	0	1	?	1
<i>Anodorhynchus</i>	-	0	0	2	2	1	1	0	2	0	2	0	0
<i>Ara ararauna</i>	1	3	0	2	2	1	1	0	2	0	2	0	0
<i>Ara severa</i>	1	3	0	2	2	0/1	1	0	0	0	0/1	0	0
<i>Ara rubrogenys</i>	1	3	0	2	2	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Orthopsittaca</i>	1	3	0	1/2	2	0/1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Propyrrhura</i>	1	3	0	2	2	0	1	0	1/2	0	1/2	0/1	0
<i>Diopsittaca</i>	1	3	0	1	2	0/1	1	0	1	0	1/2	1	0
<i>Guarouba</i>	1	3	0	1/2	2	1	1	0	0/1	0	2	1	0
<i>Aratinga aurea</i>	-	3	1	1	2	0	1	0	0	0	1	0/1	0
<i>Aratinga cactorum</i>	1	3	1	0/1	1/2	0	0/1	0	0	0	1/2	0/1	0
<i>Aratinga pertinax</i>	1	3	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Aratinga mitrata</i>	1	3	0	2	2	0	1	0	1	0	0	1	0
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	1	3	0	2	2	0/1	1	0	0/1	0	2	0/1	0
<i>Aratinga acuticaudata</i>	1	3	0	1	2	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Nandayus</i>	-	1	1	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	1	3	0/1	1/2	2	0	1	0	1	0	1	0/1	0
<i>Aratinga weddelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cyanoliseus</i>	1	3	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	1	3	0/1	0	2	0	0	0	1	0	1/2	1	0
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	1	3	0/1	0	2	0	0	0	0	0	1/2	0/1	0
<i>Pyrrhura cruentata</i>	1	3	1	0	2	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Myopsitta</i>	-	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Forpus</i>	-	1	2	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0
<i>Brotogeris</i>	-	0/1	1/2	0/1	0	0	0	0	0/1	0/1	1	1	0
<i>Touit</i>	1	3	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Pionites</i>	-	2/3	1	0	2	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>Pionopsitta</i>	-	1/2	2	0	0	0	0	0	0/1	0	1	1	0
<i>Gypopsitta</i>	-	2	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Graydidascalus</i>	1	3	1/2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Pionus</i>	1	3	1/2	0	0	0	0	0	0/1	0	1	1	0
<i>Amazona</i>	1	3	1	0	0	0	0	0	0/1	0	1	1	0
<i>Alipiopsitta</i>	1	3	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>Deroptyus</i>	1	3	0	1/2	2	0	1	0	2	0	2	1	0
<i>Triclaria</i>	1	3	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0

Tabela 2: Continuação.

terminal/caráter	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101
<i>Nestor</i>	0	5	3	0	?	0	1	?	1	1
<i>Probsciger</i>	0	2	3	0	?	?	?	?	0	?
<i>Cacatua</i>	0/2	2	3	0	0	0/1	2	2	0	0
<i>Nymphicus</i>	1	0	3	0	0	0/1	1	2	1	0
<i>Eos</i>	0	2/4	2	1/2	2	0	0	2	0/1	2
<i>Trichoglossus</i>	0	2/4	2	1	2	0	0	2	1	2
<i>Charmosyna</i>	0	4	2	1	2	0	0	2	1	2
<i>Chalcopsitta</i>	1	2	2	1/2	2	0	0	2	0/1	2
<i>Cyanorhamphus</i>	2	0	0	1/2	1	1	0	2	2/3	0
<i>Melopsittacus</i>	2	0	0	2	1/2	1	0	2	0/1	0
<i>Psephotus</i>	0/1	0	0	2	1/2	1	1	1	1	0
<i>Neophema</i>	0/1	0/1	0	1/2	1	1	1	1/2	1	0
<i>Eclectus</i>	1	2	3	0	0	1	1	2	0/1	0
<i>Alisterus</i>	1	2	2/3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Polytelis</i>	1	0	2	0	0	1	1	2	1	0
<i>Psittacula</i>	1	2	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Loriculus</i>	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>Agapornis</i>	1/2	2	0	2	0	1	1	2	1	0
<i>Psittaculirostris</i>	0/1	5	1	0	2	1	1	1	0	0
<i>Poicephalus</i>	1	4	3	0	0	1	1	1/2	1	0
<i>Psittacus</i>	0	4	3	0	0	1	2	2	1	0
<i>Coracopsis</i>	?	0	2/3	?	0/1	?	?	?	?	0
<i>Anodorhynchus</i>	0/2	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Ara ararauna</i>	2	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Ara severa</i>	0/2	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Ara rubrogenys</i>	0/2	4	?	0	0	1	1	2	1	0
<i>Orthopsittaca</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Propyrrhura</i>	0	4	3	0/1	0	1	1	2	1	0
<i>Diopsittaca</i>	0/2	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Guarouba</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga aurea</i>	0	2	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga cactorum</i>	0	2	2/3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga pertinax</i>	1	0	2	1	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga mitrata</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	0	4/5	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga acuticaudata</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Nandayus</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga complexo jandaya</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Aratinga weddelli</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Cyanoliseus</i>	0	4	3	0	0	1	1	?	1	0
<i>Pyrrhura complexo perlata</i>	1	2/4	2	0	0	1	1	2	1	0
<i>Pyrrhura complexo picta</i>	1	2/4	2	0	0	1	1	2	1	0
<i>Pyrrhura cruentata</i>	1	4	2	0	0	1	1	2	1	0
<i>Myopsitta</i>	0	0	2	2	0	1	1	?	1	0
<i>Forpus</i>	0	2	0	2	0	1	1	2	1	0
<i>Brotogeris</i>	0/1	2	2	2	0	1	1	1	1	0
<i>Touit</i>	1	2	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Pionites</i>	0/1	4	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Pionopsitta</i>	1	2	3	0	0	1	1	2	1	0
<i>Gypopsitta</i>	1	2	3	0	0	1	1	?	1	0
<i>Graydidascalus</i>	1	2	3	0	0	1	1	1	1	0
<i>Pionus</i>	1	2	3	0	0	1	1	1/2	1	0
<i>Amazona</i>	1	2	3	0	0	1	1	1/2	1	0
<i>Alipiopsitta</i>	1	2	3	0	0	1	1	1	1	0
<i>Deroptyus</i>	0	4	3	0	0	1	1	2	3	0
<i>Triclaria</i>	1	2	3	2	0	1	1	1	1	0

Tabela 3: Índices de consistência dos caracteres verificados, nas análises 1 e 2, em uma das hipóteses fundamentais, na hipótese de consenso e na hipótese de consenso obtidos após pesagem posterior dos caracteres. * indica os caracteres não informativos filogeneticamente.

	Análise 1, uma das hipóteses fundamentais	Análise 1, diagrama de consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, uma das hipóteses fundamentais	Análise 2, diagrama de consenso	Análise 2, consenso com pesagem
Caráter / L	578	782	580	506	519	509
1	0,083	0,077	0,083	0,111	0,111	0,100
2	0,500	0,250	0,333	0,500	0,500	1,000
3	0,286	0,286	0,286	0,286	0,286	0,286
4	0,214	0,150	0,200	0,200	0,200	0,200
5	0,200	0,111	0,250	0,200	0,167	0,200
6	0,200	0,118	0,222	0,222	0,222	0,200
7	0,200	0,125	0,200	0,250	0,250	0,222
8	0,333	0,250	0,333	0,375	0,375	0,375
9	0,200	0,200	0,250	0,200	0,200	0,200
10	0,222	0,182	0,200	0,250	0,250	0,222
11	0,143	0,143	0,143	0,200	0,200	0,200
12	0,222	0,222	0,250	0,286	0,286	0,286
13*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
14	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
15	0,333	0,286	0,500	0,500	0,400	0,500
16	0,500	0,364	0,500	0,444	0,444	0,500
17	0,167	0,143	0,200	0,250	0,250	0,250
18	0,222	0,154	0,286	0,250	0,250	0,250
19	0,250	0,222	0,222	0,250	0,250	0,222
20	0,154	0,111	0,133	0,154	0,154	0,133
21	0,250	0,176	0,250	0,300	0,300	0,300
22	0,222	0,182	0,222	0,143	0,125	0,111
23*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
24	0,222	0,182	0,222	0,222	0,182	0,200
25	0,333	0,286	0,286	0,333	0,333	0,333
26	0,250	0,200	0,250	0,250	0,250	0,250
27	0,250	0,154	0,250	0,286	0,286	0,286
28	0,500	0,333	0,500	0,667	0,667	0,667
29	0,333	0,286	0,286	0,333	0,333	0,333
30	0,143	0,091	0,143	0,143	0,143	0,143
31	0,250	0,167	0,250	0,250	0,250	0,250
32	0,375	0,231	0,333	0,300	0,300	0,375
33	0,200	0,167	0,250	0,250	0,250	0,250
34	0,250	0,167	0,222	0,250	0,250	0,250
35	0,400	0,167	0,400	0,400	0,400	0,500
36	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
37	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
38	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
39*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
40	0,250	0,143	0,250	0,250	0,250	0,250
41	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Tabela 3: Continuação.

	Análise 1, uma das hipóteses fundamentais	Análise 1, diagrama de consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, uma das hipóteses fundamentais	Análise 2, diagrama de consenso	Análise 2, consenso com pesagem
42	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333
43	0,500	0,333	0,500	0,500	0,500	0,500
44*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
45	0,167	0,077	0,167	0,143	0,143	0,167
46*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
47*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
48	0,500	0,364	0,444	0,500	0,500	0,500
49	0,333	0,100	0,500	0,333	0,333	0,333
50	0,500	0,333	0,500	0,500	0,500	0,500
51	0,500	0,500	0,500	0,333	0,333	0,333
52	1,000	0,143	1,000	1,000	1,000	1,000
53	1,000	0,500	1,000	1,000	1,000	1,000
54	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
55	0,333	0,154	0,400	0,333	0,333	0,333
56	0,200	0,125	0,200	0,222	0,222	0,222
57	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250	0,250
58	0,111	0,059	0,100	0,143	0,143	0,125
59	-	-	-	-	-	-
60	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333	0,333
61	0,200	0,200	0,200	0,250	0,250	0,250
62*	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
63	0,143	0,111	0,143	0,167	0,167	0,167
64	0,286	0,222	0,286	0,400	0,400	0,400
65*	0,500	0,333	0,500	1,000	1,000	1,000
66	0,167	0,167	0,167	0,200	0,200	0,200
67*	0,500	0,500	0,500	1,000	1,000	1,000
68	0,250	0,250	0,250	0,333	0,333	0,333
69	0,111	0,091	0,100	0,143	0,125	0,125
70	0,333	0,333	0,333	0,500	0,500	0,500
71	0,286	0,182	0,333	0,286	0,286	0,400
72	0,200	0,143	0,167	0,200	0,200	0,200
73	0,222	0,182	0,286	0,286	0,286	0,286
74	0,200	0,143	0,200	0,200	0,200	0,200
75	0,188	0,136	0,176	0,231	0,214	0,231
76	0,667	0,500	0,667	0,667	0,667	0,667
77	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
78	0,154	0,118	0,143	0,182	0,182	0,182
79	0,500	0,400	0,667	0,500	0,500	0,500
80	0,214	0,176	0,214	0,250	0,250	0,250
81	0,182	0,133	0,167	0,222	0,222	0,200
82	0,333	0,200	0,333	0,667	0,667	0,667
83	0,400	0,333	0,333	0,400	0,400	0,400
84	0,333	0,200	0,500	0,500	0,500	0,500
85	0,333	0,286	0,333	0,500	0,400	0,500

Tabela 3: Continuação.

	Análise 1, uma das hipóteses fundamentais	Análise 1, diagrama de consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, uma das hipóteses fundamentais	Análise 2, diagrama de consenso	Análise 2, consenso com pesagem
86	0,750	0,750	0,750	1,000	1,000	1,000
87	0,167	0,118	0,167	0,222	0,222	0,222
88	0,500	0,250	0,500	0,500	0,250	0,500
89	0,200	0,154	0,182	0,286	0,286	0,333
90	0,250	0,111	0,250	0,333	0,333	0,333
91	0,500	0,400	0,500	0,500	0,333	0,500
92	0,200	0,200	0,222	0,222	0,222	0,222
93	0,250	0,200	0,231	0,300	0,300	0,300
94	0,375	0,333	0,333	0,375	0,375	0,429
95	0,250	0,250	0,250	0,286	0,250	0,286
96	0,400	0,400	0,400	0,400	0,333	0,400
97	0,500	0,500	0,500	1,000	1,000	1,000
98	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
99	0,200	0,143	0,200	0,200	0,200	0,200
100	0,400	0,400	0,500	0,667	0,667	0,667
101	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000

Tabela 4: Mostra os eventos de transformação dos caracteres que sustentam os principais componente das hipóteses geradas nas análises principais (com parte dos caracteres ordenados) e nas análises com pesagem posterior dos caracteres; * indica as transições que confirmam-se como homólogias secundárias.

Componente	Análise 1, um dos diagramas originais incluídos no consenso		Análise 2, um dos diagramas originais incluídos no consenso		Análise 2, consenso com pesagem	
	Análise 1, consenso com pesagem		Análise 2, consenso com pesagem		Análise 2, consenso com pesagem	
<i>Cyanoramphus</i> e <i>Melopsittacus</i>	78(0→2), 92(0→2), 98(1→0)	78(0→2), 92(0→2), 98(1→0)	sem terminal	sem terminal	sem terminal	sem terminal
(<i>Loriinae</i> , <i>Loriculus</i>)	32(0→1), 98(1→0)	32(0→1), 80(2→0), 98(1→0)	32(0→1), 71(1→2)	27(0→1), 32(0→1), 58(0→1), 71(1→2), 92(1→0), 98(1→0)		
Loriinae (<i>Charmosyna</i> , <i>Chalcopsitta</i> , <i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	41*(0→1), 42(0→1), 63(0→1), 78(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2), 97(1→0), 101*(0→2)	41*(0→1), 42(0→1), 63(0→1), 78(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2), 97(1→0), 101*(0→2)	41*(0→1), 42(0→1), 63(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2), 97*(1→0), 101*(0→2)	41*(0→1), 42(0→1), 63(0→1), 89(1→0), 95(0→1), 96(0→2), 97*(1→0), 101*(0→2)		
(<i>Chalcopsitta</i> , <i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	não obtido	não obtido	não obtido	não obtido		
(<i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	56(0→1), 81(2→1)	56(0→1), 81(2→1)	56(0→1), 81(2→1)	56(0→1), 81(2→1)		
(<i>Psittacula</i> , <i>Poicephalus</i> , <i>Psittacus</i>)	não obtido	não obtido	não obtido	6(1→2), 32(0→1), 81(2→1), 90(1→0)	6(1→2), 32(0→1), 81(2→1), 90(1→0)	
Psittacini (<i>Poicephalus</i> , <i>Psittacus</i>)	não obtido	não obtido	não obtido	7(1→2), 43(0→1), 53*(0→1), 58(0→1), 93(2→4)	7(1→2), 43(0→1), 53*(0→1), 58(0→1), 93(2→4)	

Tabela 4: Continuação.

Componente	Análise 1, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 2, consenso com pesagem
Cacatuidae (<i>Probosciger, Cacatua</i>)	não obtido	21(2→3), 27(1→0), 64(2→0), 65(1→0), 72(1→0), 79(1→0), 90(1→0), 93(4→2)	sem terminal	sem terminal
(Arini, Cacatuidae, <i>Psittaculirostris</i> , <i>Agapornis</i> , <i>Psittacula</i> , <i>Poicephalus</i> , <i>Psittacus</i>)	não obtido	não obtido	86*(3→0), 93(0→2)	86*(3→0), 93(0→2)
(Arini, Cacatuidae, <i>Psittaculirostris</i>)	não obtido	não obtido	27(0→1), 80(0→3)	15(2→1), 27(0→1), 80(0→3)
Arini* (Arini, Cacatuidae)	não obtido	56(0→1)	45(0→1), 49(0→1), 55(0→1)	45(0→1), 49(0→1), 55(0→1)
Arini 4 (<i>Forpus, Touit</i>)	não obtido	50(0→1)	24(1→2), 50(0→1), 75(1→0)	24(1→2), 50(0→1), 75(1→0)
Arini 3 (<i>Brotogeris, Myiopsitta</i>)	5(0→1), 26(0→1), 28(1→2), 30(0→1), 38*(0→1), 63(0→1), 75(3→2), 76(2→1), 80(2→0), 94(3→2), 95(0→2)	5(0→1), 28(1→2), 38*(0→1), 56(1→2), 69(0→1), 80(3→0), 94(3→2), 95(0→2)	28(1→2), 38*(0→1), 45(1→0), 49(1→0), 55(1→0), 56(1→2), 75(1→2), 80(3→0), 95(0→2)	28(1→2), 38*(0→1), 45(1→0), 49(1→0), 55(1→0), 56(1→2), 75(1→2), 80(3→0), 95(0→2)
(Arini 1, Arini 3)	não obtido	18(0→1), 26(0→1), 30(0→1), 63(0→1), 64(1→2), 92(1→0)	5(0→1), 26(0→1), 63(0→1), 64(1→2)	5(0→1), 26(0→1), 63(0→1), 64(1→2)

Tabela 4: Continuação.

Componente	Análise 1, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 2, consenso com pesagem
(Arini 1, Arini 2, Arini 3)	não obtido	não obtido	18(0→1), 21(0→2), 32(0→1), 69(0→1)	18(0→1), 21(0→2), 32(0→1), 69(0→1)
(Arini 2, Arini 4)	não obtido	24(1→2), 49(0→1), 55(0→1)	não obtido	não obtido
Arini 2 (<i>Pionopsitta</i> , <i>Gypopsitta</i> , <i>Triclaria</i> , <i>Amazona</i> , <i>Pionus</i> , <i>Alipiopsitta</i> , <i>Graydidascalus</i>)	não obtido	34(1→0), 52*(0→1)	52*(0→1)	52*(0→1)
(<i>Gypopsitta</i> , <i>Triclaria</i> , <i>Amazona</i> , <i>Pionus</i> , <i>Alipiopsitta</i> , <i>Graydidascalus</i>)	não obtido	22(0→2), 75(0→3), 81(2→1)	22(0→2), 75(1→3)	22(0→2), 75(1→3)
(<i>Graydidascalus</i> e <i>Alipiopsitta</i>)	não obtido	24(2→1), 71(1→0)	não obtido	71(1→0)
Arini 1 (<i>Cacatuidae</i> , <i>Anodorhynchus</i> , <i>Ara</i> , <i>Orthopsittaca</i> , <i>Propyrrhura</i> , <i>Diopsittaca</i> , <i>Guarouba</i> , <i>Arainga</i> , <i>Cyanoliseus</i> , <i>Derophyus</i> , <i>Pionites</i> , <i>Pyrrhura</i> , <i>Nandayus</i>)	28(1→0), 31(0→1)	70(0→2), 72(0→1), 78(1→2), 81(2→0), 82(0→1), 83(0→2), 85(0→1), 93(2→4)	16(3→1), 28(1→0), 31(0→1), 70(0→1), 71(1→0), 72(0→1), 81(2→1), 83(0→2)	11(1→0), 61(0→1), 73(2→0), 85(0→1), 87(1→0)
<i>Pyrrhura</i>	3(0→2), 19(0→2), 30(0→1), 50(0→1), 73(0→2), 85(1→0), 94(3→2)	3(0→2), 19(0→2), 30(0→1), 50(0→1), 73(0→2), 85(1→0), 94(3→2)	3(0→2), 22(0→2), 50(0→1), 78(1→2)	3(0→2), 22(0→2), 50(0→1), 78(1→2)
(<i>P. compl. perlata</i> e <i>P. compl. picta</i>)	4(1→0), 6(1→0), 25(1→0)	4(1→0), 6(1→0), 25(1→0)	4(1→0), 6(1→0), 66(1→0)	4(1→0), 6(1→0), 66(1→0)

Tabela 4: Continuação.

Componente	Análise 1, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 1, consenso com pesagem	Análise 2, um dos diagramas originais incluídos no consenso	Análise 2, consenso com pesagem
<i>((Pyrrhura, Pionites) (Aratinga aurea, A. cactorum))</i>	55(0→1), 69(0→1), 70(2→1)	69(0→1), 70(2→1)	não obtido	não obtido
<i>(Aratinga aurea, A. cactorum)</i>	4(1→0), 57(1→0), 93(4→2)	4(1→0), 57(1→0), 93(4→2)	não obtido	não obtido
<i>(Pionites, Pyrrhura)</i>	10(0→2), 29(1→2), 49(0→1), 51(0→1), 82(1→0)	10(0→2), 29(1→2), 49(0→1), 51(0→1), 82(1→0)	não obtido	não obtido
<i>(Aratinga weddelli, Nandayus, A. compl. solstitialis)</i>	16(1→0), 32(1→3), 36(0→1), 45(1→0), 54*(0→1), 60(0→1)	19(0→2), 20(0→2), 32(2→3), 35(1→2), 36(0→1), 54(0→1), 60(0→1)	sem terminal	sem terminal
<i>(Nandayus, A. compl. solstitialis)</i>	9(1→0), 14*(0→1), 17(1→0), 30(0→1)	1(0→1), 9(1→0), 14*(0→1), 30(0→1)	9(1→0), 14*(0→1), 16(2→0), 30(0→1), 32(1→3), 35(1→2), 36*(0→1), 45(1→0), 54*(0→1), 60(0→1)	10(1→0), 14*(0→1), 19(0→2), 20(0→2), 30(0→1), 32(2→3), 35(1→2), 36*(0→1), 54*(0→1), 60(0→1)
Araras (<i>Anodorhynchus, Ara, Propyrrhura, Orthopsittaca</i>)	não obtido	82(1→2)	30(0→1), 82(1→2), 90(1→0)	6(1→0), 58(0→1), 82(1→2), 90(1→0)

Tabela 5: Indica os principais componentes recuperados nas análises aqui efetuadas, e apresenta os estudos prévios em que foram recuperados, quando foram; * representa uma não-concordância absoluta com os componentes da literatura.

Componente	Análise 1 principal	Análise 1 adicional	Análise 1 com pesagem	Análise 2 principal	Análise 2 adicional	Análise 2 com pesagem	Congruente com
Loriinae							(Christidis <i>et al.</i> (1993), de Kloet e de Kloet (2005), Matsumoto (2006), Astuti <i>et al.</i> (2006)
(<i>Charmosyna</i> , <i>Chalcopsitta</i> , <i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	
(<i>Chalcopsitta</i> , <i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	não	não	sim	não	não	sim	Astuti <i>et al.</i> (2006)
(<i>Eos</i> , <i>Trichoglossus</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Matsumoto (2006), Astuti <i>et al.</i> (2006)
(<i>Loriinae</i> , <i>Loriculus</i>)	sim	não	sim	sim	sim	sim	
(<i>Psittacula</i> , <i>Poicephalus</i> , <i>Psittacus</i>)	não	não	não	sim	sim	sim	
Psittacini							de Kloet e de Kloet (2005), Matsumoto (2006)
(<i>Poicephalus</i> , <i>Psittacus</i>)	não	não	não	sim	sim	sim	
Cacatuidae*							Brown e Toft (1999)
(<i>Probosciger</i> , <i>Cacatua</i>)	não	sim	sim	sem terminal	sem terminal	sem terminal	
Arini*							*de Kloet e de Kloet (2005), Matsumoto (2006)
(<i>Arini</i> + <i>Cacatuidae</i>)	não	não	sim	sim	não	sim	

Tabela 5: Continuação.

Componente	Análise 1 principal	Análise 1 adicional	Análise 1 com pesagem	Análise 2 principal	Análise 2 adicional	Análise 2 com pesagem	Congruente com
Arini 1*							
(Cacatuidae, <i>Anodorhynchus</i> , <i>Ara</i> , <i>Orthopsittaca</i> , <i>Propyrrhura</i> , <i>Diopsittaca</i> , <i>Guarouba</i> , <i>Aratinga</i> , <i>Cyanoliseus</i> , <i>Derophtus</i> , <i>Pionites</i> , <i>Pyrrhura</i> , <i>Nandayus</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Miyaki <i>et al.</i> (1998), Tavares (2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006)
<i>Pyrrhura</i>	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Ribas (2004), Ribas <i>et al.</i> (2006)
(<i>P. compl. perlata</i> e <i>P. compl. picta</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Ribas (2004), Ribas <i>et al.</i> (2006)
((<i>Pyrrhura</i> , <i>Pionites</i>)(<i>Aratinga aurea</i> , <i>A. cactorum</i>))	sim	sim	sim	não	não	não	
(<i>Aratinga aurea</i> , <i>A. cactorum</i>)	sim	sim	sim	não	não	não	Tavares <i>et al.</i> (2004)
(<i>Pionites</i> , <i>Pyrrhura</i>)	sim	sim	sim	não	não	não	
(<i>Aratinga weddelli</i> , <i>Nandayus</i> , <i>A. compl. solstitialis</i>)	sim	sim	sim	sem terminal	sem terminal	sem terminal	Ribas (2004), Ribas e Miyaki (2004)
(<i>Nandayus</i> , <i>A. compl. solstitialis</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Ribas (2004), Ribas e Miyaki (2004), Tavares (2005), Tavares <i>et al.</i> (2006)

Tabela 5: Continuação.

Componente	Análise 1 principal	Análise 1 adicional	Análise 1 com pesagem	Análise 2 principal	Análise 2 adicional	Análise 2 com pesagem	Congruente com
Araras* (<i>Anodorhynchus, Ara, Propyrrhura, Orthopsittaca</i>)	não	não	sim	sim	sim	sim	Miyaki <i>et al.</i> (1998), Tavares (2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Oliveira-Marques (2006)
Arini 2 (<i>Pionopsitta, Gypopsitta, Triclaria, Amazona, Pionus, Alipiopsitta, Graydidascalus</i>)	não	sim	sim	sim	não	sim	Tavares (2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006), Ribas <i>et al.</i> (2005)
(<i>Gypopsitta, Triclaria, Amazona, Pionus, Alipiopsitta, Graydidascalus</i>)	não	sim	sim	sim	não	sim	Tavares(2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006), Ribas <i>et al.</i> (2005), Russello e Amato (2004)
(<i>Triclaria, Amazona, Pionus, Alipiopsitta, Graydidascalus</i>)	não	não	sim	sim	não	sim	
(<i>Gypopsitta, Amazona, Pionus, Alipiopsitta, Graydidascalus</i>)	não	sim	não	não	não	não	Tavares(2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006), Ribas <i>et al.</i> (2005), Russello e Amato (2004)
(<i>Graydidascalus e Alipiopsitta</i>)	não	não	sim	não	não	sim	Tavares(2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006), Ribas <i>et al.</i> (2005), Russello e Amato (2004)
Arini 3 (<i>Brotoyeris, Myiopsitta</i>)	sim	sim	sim	sim	sim	sim	Tavares (2005), Tavares <i>et al.</i> (2006), Matsumoto (2006)

Tabela 5: Continuação.

Componente	Análise 1		Análise 1		Análise 2		Análise 2		Congruente com
	principal	adicional	com	pesagem	principal	adicional	com	pesagem	
Arini 4									
<i>(Forpus, Touit)</i>	não	não	sim		sim	sim	sim		
(Arini 1, Arini 3)	não	não	sim		sim	não	sim		de Kloet e de Kloet (2005)
(Arini 1, Arini 2, Arini 3)	não	não	não		sim	não	sim		
(Arini 2, Arini 4)	não	não	sim		não	não	não		de Kloet e de Kloet (2005)

Figura 1: Hipóteses filogenéticas para representantes da ordem Psittaciformes disponíveis na literatura.

Figura 2. Hipóteses filogenéticas para representantes da ordem Psittaciformes disponíveis na literatura.

Figura 3: Diagramas obtidos nas análises efetuadas com todos os terminais (inclusive os incompletos) e com parte dos caracteres ordenados. (A) Consenso estrito das 264 hipóteses filogenéticas mais parcimoniosas – $L = 578$, $CI = 0,28$ (0,27), $HI = 0,71$ (0,72), $RI = 0,66$, $RC = 0,18$. No detalhe região do cladograma de enraizamento incerto após enraizamento em local alternativo, o valor sobre os ramos refere-se ao índice de Bremer. (B) Consenso estrito dos diagramas obtidos na análise efetuada com pesagem posterior dos caracteres de acordo com a média dos índices de consistência re-escalonado verificado na análise prévia.

Figura 4: Diagramas não enraizados de consenso estrito das hipóteses mais parcimoniosas — $L = 506$, $CI = 0,31$ (0,30), $HI = 0,68$ (0,70), $RI = 0,67$, $RC = 0,21$ — obtidas nas análises com apenas os terminais completos e com parte dos caracteres ordenados (o valor nos ramos refere-se ao índice de Bremer). Em vermelho é indicada a região provável para a raiz de acordo com as hipóteses filogenéticas prévias do grupo.

Figura 5: Cladogramas obtidos nas análises com apenas os terminais completos, e parte dos caracteres ordenados, enraizados no local apontado no diagrama da figura anterior.

(A) Consenso estrito das 22 hipóteses filogenéticas mais parcimoniosas – L = 506, CI = 0,31 (0,30), HI = 0,68 (0,70), RI = 0,67, RC = 0,21;

(B) Consenso estrito dos diagramas obtidos nas análises efetuadas com pesagem posterior dos caracteres de acordo com a média dos índices de consistência re-escalonado verificado na análise prévia.

Figura 6: Diagrama não-enraizado de consenso obtido na análise 2 onde foram posicionados os terminais incompletos de acordo com as relações de adjacências resgatadas nas análises 1 e 3-10

VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amorim, D. de S. 1997. **Elementos básicos de sistemática filogenética**, 2. ed. Ribeirão Preto: Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, 276p.
- Astuti, D.; Azuma, N.; Suzuki, H.; Higashi, S. 2006. Phylogenetic relationships within parrots (Psittacidae) inferred from mitochondrial cytochrome-b gene sequences. *Zoolog Sci.*, v. 23, n. 2, p. 191-8.
- Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J. E.; Evans, H. E.; Berge, J. C. 1993. **Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium**, 2ed., p. 45-132. Cambridge: Nuttall Ornithological Society.
- Beddard F. E. 1898. **Structure and classification of birds**. London: Longsman, Green and Co., 548 p.
- Beddard, F. E.; Parson, F. G. 1893. On certain points in the anatomy of parrots bearing their classification. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1893, p. 506-14.
- Berman, S. L.; Raikow, R. J. 1982. The hindlimb musculature of the mousebirds (Coliiformes). **Auk**, v. 99, n. 1, p. 41-57.
- Brereton, J. L. 1963. Evolution within the Psittaciformes. In: **Proc. XIII Int. Orn. Congr. Ithaca**, New York: American Ornithologists' Union. p. 499-517.
- Brown, D. M.; Toft, C. A. 1999. Molecular systematic and biogeography of the cockatoos (Psittaciformes: Cacatuidae). **Auk**, v. 116, n. 1, p. 141-57.
- Burton, P. J. K. 1974. Jaw and tongue features in Psittaciformes and other orders with special reference to anatomy of the tooth-billed pigeon (*Didunculus strigirostris*). **J. Zool. Lond.**, v. 174, p. 255-76.
- Caparroz, R.; Duarte, J. M. B. 2004. Chromosomal similarity between the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*), the Short-tailed Parrot (*Graydidascalus brachyurus*) and the Yellow-faced Amazon (*Salvatoria xanthops*) (Psittaciformes: Aves): a cytotaxonomic analysis. **Gen. Mol. Biol.**, v. 27, p. 522-28.
- Caparroz, R.; Pacheco, J. F. 2006. A homonymy in Psittacidae: new name for *Salvatoria* Miranda-Ribeiro. **Rev. Bras. Orn.**, v. 14, n. 2, 174-75.
- Christidis, L.; Schodde, R.; Shaw, D. D.; Maynes, S. F. 1991a. Relationships among the Australo-Pauan parrots, lorikeets and cockatoos (Aves; Psittaciformes): protein evidence. **Condor**, v. 93, p. 302-17.
- Christidis, L.; Shaw, D. D.; Schodde, R. 1991b. Chromossomal evolution in parrots, lorikeets and cockatoos (Aves: Psittaciformes). **Hereditas**, v. 114, p. 47-56.
- Collar, N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.). **Handbook of the birds of the world**. v. 4. Sandgrouse to Coochos. p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- de Kloet, R. S.; de Kloet, S. R. 2005. The evolution of the spindlin gene in birds: sequence analysis of an intron of the spindlin W and Z gene reveals four major divisions of the Psittaciformes. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 56, p. 706-21.

- de Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, v. 7, p. 367-94.
- Duarte, J. M. B.; Caparroz, R. 1995. Cytotaxonomic analysis of Brazilian species of the genus *Amazona* (Psittacidae, Aves) and confirmation of the genus *Salvatoria* (Ribeiro, 1920). **Rev. Bras. Genet.**, v. 18, p. 623-28.
- Dyke, G. J.; van Tuinen, M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. **Zool. Journ. Linn. Soc.**, v. 141, p. 153-77.
- Eberhard, J. R.; Birmingham, E. 2004. Phylogeny and biogeography of the *Amazona ochrocephala* (Aves: Psittacidae) complex. **Auk**, v. 121, n. 2, p. 318-32.
- Eberhard, J. R.; Birmingham, E. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 36, p. 288-304.
- Ericson, P. G. P.; Anderson, C. L.; Britton T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Källersjö, M.; Ohlson, J. I.; Parsons, T. J.; Zuccon D.; Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. **Biol. Lett.**, 2006, p. 1-6.
- Gaban-Lima, R. 2001. **Anatomia comparada da siringe de alguns representantes da tribo Arini (Aves, Psittaciformes)**. São Paulo, 137 p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Gaban-Lima, R.; Raposo, M.; Höfling, E. 2002. Description of a new species of *Pionopsitta* (Aves, Psittacidae) endemic to Brazil. **Auk**, v. 119, n. 3, p. 815-19.
- Gaban-Lima, R.; Höfling, E. 2006. Comparative anatomy of the syrinx in the tribe Arini (Aves: Psittacidae). **Braz. J. morphol. Sci.** v. 23, n. 3-4, p. 501-12.
- Gadow, H. 1892. On the classification of birds. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1892, p. 229-56.
- Garrod, A. H. 1874. On certain muscles of birds and their value in classification. Part II. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1874, p. 111-24.
- Garrod, A. H. 1876. Notes on the anatomy of certain parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1876, p. 691-2.
- Glenny, F. H. 1959. Specific and individual variation in reduction of the clavicles in parrots. **Ohio J. Sci.**, v. 59, p. 321-2.
- Groombridge, J. J.; Jones, C. G.; Nichols, R. A.; Carlton, M.; Bruford, M. W. 2004. Molecular phylogeny and morphological change in the *Psittacula* parakeets. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 31, p. 96-108.
- Güntert, M.; Ziswiler, V. 1972. Konvergenzen in der Struktur von Zunge und Verdauungs-trakt nektarfressender Papageien. **Rev. Suisse Zool.**, v. 79, p. 1016-26.
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic systematic**. Urbana: University of Illinois Press. 263p.
- Holyoak, D. T. 1973. Comments on the taxonomy and relationships in the parrots subfamilies Nestorinae, Loriinae and Platycercinae. **Emu**, v. 73, p. 157-76.
- Huxley, T. H. 1867. On the classificaton of birds; and the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1867, p. 415-73.

- Kitching, I. J.; Forey, C. J.; Humphries, C. J.; Williams, D. W. 1998. **Cladistics, the theory and practice of parsimony analysis**, 2. ed. New York: Oxford University Press, 228p.
- Leeton, P. R. J.; Christidis, L.; Westerman, M.; Boles, W. E 1994. Molecular phylogenetic affinities of the Night Parrot (*Geopsittacus occidentalis*) and the Ground Parrot (*Pezoporus wallicus*). **Auk**, v. 111, n. 4, p. 833-43.
- Livezey, B. C. 1992. Morphological corollaries and ecological implications of flighthlessness in the Kakapo (Psittaciformes: *Strigops habroptilus*). **J. Morph.**, v. 213, n. 1, p. 105-45.
- Livezey B. C.; Zusi, R. L. 2001 Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. **Neth. J. Zool.**, v. 51, n. 2, p. 179-205.
- Livezey B. C.; Zusi, R. L. 2007 Higher-order phylogenetics of modern birds (Theropoda, Aves: Neornites) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion **Zool. Journ. Linn. Soc.**, v. 149, p. 1-95.
- Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2004. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. V. 1.05: <http://mesquiteproject.org>.
- Matsumoto, T. E. 2006. **Estudo do monofiletismo da tribo Arini (Aves, Psittacidae) inferido por seqüências de DNA mitocondrial e nuclear**. São Paulo, 51 p. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Mayr, E; Amadon, D. 1951. A classification of recent birds. **Amer. Mus. Novitates**, n. 1956, 42 p.
- McKittrick, M. C. 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. **Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.**, n. 179, 85 p.
- Mivart, st. G. 1895. On the hyoid bone of certain parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1895, p. 162-74.
- Miyaki, C. M.; Matioli, S. R.; Burke, T.; Wajntal, A. 1998. Parrot evolution and paleogeographical: mitochondrial DNA evidence. **Mol. Biol. Evol.**, v. 15, n.5, p. 544-51.
- Mudge, G. P. 1902. On the myology of the tongue of parrots, with a classification of the order, based upon the structure of the tongue. **Trans. Zool. Soc. London**, v. 16, p. 211-78.
- Nelson, G. H.; Platnick, N. I. 1981. **Systematics and biogeography: cladistics and vicariance**. New York: Columbia University Press, 567p .
- Oliveira-Marques, A. R. 2006. **Filogenia molecular das espécies do gênero Ara (Psittaciformes, Aves)**. São Paulo, 52 p. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Ovenden, J. R.; Mackinlay, A. G.; Crozier, H. 1987. Systematics and Mitochondrial Genome Evolution of Australian Rosellas (Aves: Platycercidae). **Mol. Biol. Evol.** v. 4, n. 5, p. 526-43.
- Page, R. D. M. 1998. Nexus Data Editor, v. 0.5.0: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/html>
- Page, R. D. M. 2001. TreeView, v. 1.6.6: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/html>
- Ribas, C. C. 2004. **Diferenciação entre espécies de psitacídeos (Psittaciformes; Aves) das florestas Amazônica e Atlântica estudada através do sequenciamento do DNA mitocondrial**. São Paulo, 151 p. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

- Ribas, C. C.; Gaban-Lima, R.; Miyaki, C. Y.; Cracraft, J. 2005. Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus "*Pionopsitta*" (Aves; Psittacidae). **J. Biogeog.**, v. 32, n. 8, p. 1409-27.
- Ribas C. C.; Joseph, L.; Miyaki, C. Y. 2006. Molecular systematics and patterns of diversification in *Pyrrhura* (Psittacidae), with special reference to the *picta-leucotis* complex. **Auk**, v. 123, n. 3, p. 660–80.
- Ribas, C. C.; Miyaki, C. Y. 2004. Molecular systematics in *Aratinga* parakeets: species limits and historical biogeography in the '*solstitialis*' group, and the systematic position of *Nandayus nenday*. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 30, p. 663–75.
- Rieppel, O. 1988. **Fundamentals of comparative biology**. Berlin: Birkhauser Verlag. 202 p.
- Rowley, I. 1997. Family Cacatuidae (Cockatoos). In: del Hoyo, J.; Elliot, A. E.; Sargatal, J. (eds.) **Handbook of the birds of the world**. v. 4, p. 280-477. Barcelona: Lynx Edition.
- Russello, M. A.; Amato, G. 2004. A molecular phylogeny of *Amazona*: implications for Neotropical parrot biogeography, taxonomy, and conservation. **Mol. Phylol. Evol.**, v. 30, p. 421-37.
- Salvadori, T. 1891. **Catalogue of the Psittaci, or parrots, in the collection of the British Museum. Catalogue of the Birds in the collection of the British Museum**, v. 20. London: Longman and Company.
- Sibley, C. G. 1960. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. **Ibis**, v. 102, p. 215-84.
- Silveira, L. F. S.; Lima, F. C. T.; Höfling, E. 2005. A new species of *Aratinga* parakeet (Psittaciformes: Psittacidae) from Brazil, with taxonomic remarks on the *Aratinga solstitialis* complex. **Auk**, v. 122, n. 1, p. 292–305.
- Smith, A. G. 1975. Systematics of parrots. **Ibis**, v.117, p. 18-68.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), v 4.0b. Sinauer, Sunderland.
- Tavares, E. S. 2001. **Estudo filogenético entre gêneros de psitacídeos (Psittacidae, Aves) baseado em seqüência de DNA mitocondrial**. São Paulo, 105 p. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Tavares, E. S. 2005. **Relações filogenéticas, biogeografia histórica e evolução da organização de genes mitocondriais dos psittacídeos neotropicais (Arini: Psittacidae: Psittaciformes)**. São Paulo, 86 p. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Tavares, E. S.; Baker, A. J.; Pereira, L. S.; Miyaki, C. Y. 2006. Phylogenetic relationships and historical biogeography of Neotropical parrots (Psittaciformes: Psittacidae: Arini) inferred from mitochondrial and nuclear DNA sequences. **Syst. Biol.**, v. 55, n. 3, p. 454–70.
- Tavares, E. S.; Miyaki, C. Y. 2000. Análise filogenética entre psitacídeos de cauda longa (Psittacidae, Aves) através da análise da seqüência de DNA mitocondrial. In: VIII CONGRESSO BRASILEIRO DE ORNITOLOGIA, **Resumos...** Florianópolis: Sociedade Brasileira de Ornitologia, resumo 70.

- Tavares, E. S.; Yamashita, C.; Miyaki, C. Y. 2004. Phylogenetic relationships among some Neotropical parrots genera (Psittacidae) based on mitochondrial sequences. **Auk**, v. 121, n. 1, p. 230-42.
- Thompson, A. W. 1899. On characteristic points in the cranial osteology in parrots. **Proc. Soc. Zool. Lond.**, 1899, p. 9-46.
- Verheyen, R. 1956. Analyse du potential morphologique et projet d'une nouvelle classification des Psittaciformes. **Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique**, v. 32, n. 55, p. 1-54.
- Wetmore, A. 1960. A classification for the birds of the world. **Smithson. Misc. Coll.**, v. 139, n. 2, p. 1-37.
- Wiley, E. O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. **Syst. Bot.**, v. 5, p. 194-220.
- Wiley, E. O. 1981. **Phylogenetics**: the teory and practice of phylogenetic systematics. New York: John Wiley & Sons, 349p.

CAPÍTULO 4

CONCLUSÕES

Estudo anatômico da siringe aqui apresentado indica relativa constância do padrão morfológico do órgão nos Psittaciformes, sendo possível reconhecer, facilmente, as principais estruturas homólogas entre os táxons analisados.

Pelo que foi aqui avaliado, o sistema nomenclatural para o suporte esquelético da siringe proposto por Ames (1971) mostra-se mais adequado para o reconhecimento das estruturas homólogas na siringe dos Psittaciformes, desde que sejam empregados outros critérios para a identificação das séries de elementos.

A siringe dos Psittaciformes possui padrão geral exclusivo, não encontrado em nenhum outro grupo de aves, o que acarreta a existência de diversas características diagnósticas da ordem neste órgão (*e. g.* o *M. sternotrachealis* originando-se no septo oblíquo, a presença dos músculos siringeais superficial e profundo, placas timpânicas e processos caudais do *tympanum*). Tais características, em um contexto filogenético, onde a ordem é claramente monofilética, mostram-se como sinapomorfias dos Psittaciformes

Este estudo evidencia ainda a existência de várias características que variam no universo amostrado, até então desconhecidas. O reconhecimento de tais variações fornece nova gama de informações importantes tanto para estudos da anatomia funcional da siringe dos Psittaciformes, quanto para aqueles que utilizam as diferenças entre os táxons para a proposição de hipóteses filogenéticas.

Nas análises filogenéticas dos Psittaciformes, efetuadas com caracteres siringeais e osteológicos, foi possível concluir que:

1. A escolha de se ordenar ou não parte dos caracteres afetou mais alguns componentes que outros. Comparando os grupos obtidos nas análises com e sem o ordenamento de parte dos caracteres, com aquelas hipóteses existentes na literatura, verifica-se que, de forma geral, o não-ordenamento dos caracteres produz filogenias mais incongruentes.
2. De maneira geral, a inclusão de terminais incompletos diminui a resolução das topologias obtidas. Alguns terminais incompletos embutem mais informações incongruentes com os demais terminais que outros, mas as análises onde se incluiu apenas um terminal incompleto de cada vez tiveram sucesso em formular hipóteses mais precisas da relação destes com o universo amostrado.

3. Os caracteres aqui amostrados, freqüentemente, mostraram-se homoplásticos. Entretanto, a resolução das filogenias aqui recuperadas, que são congruentes em muitos pontos com as hipóteses filogenéticas prévias, demonstram firmemente a valia dos caracteres morfológicos para recuperações filogenéticas dos Psittaciformes.

4. Alguns componentes e algumas relações recorrentemente recuperadas (aqui e em estudos anteriores) merecem destaque:

a. O gênero *Pyrrhura* mostra-se monofilético e com a seguinte relação entre os terminais aqui considerados (*P. cruentata* (*P. complexo perlata*, *P. complexo picta*)).

b. A subfamília Loriinae mostra-se monofilética, com *Trichoglossus* como grupo-irmão de *Eos* e *Chamosyna* com posição basal a todos os terminais de Loriinae amostrados.

c. A tribo Arini mostra-se monofilética caso o posicionamento de (*Cacatua*, *Probosciger*) em seu interior seja tido como fruto de ruído nos caracteres amostrados.

d. Dentro da tribo Arini quatro componentes principais são recuperados com as relações entre eles ainda controversas: "Arini 1" (*Anodorhynchus*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Guarouba*, *Aratinga*, *Cyanoliseus*, *Derophtus*, *Pionites*, *Pyrrhura*, *Nandayus*); "Arini 2" (*Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Pionus*, *Triclaria*, *Amazona*, *Alipiopsitta*, *Graydidascalus*); "Arini 3" (*Brotogeris*, *Myiopsitta*); e "Arini 4" (*Touit*, *Forpus*).

e. Foi recuperada relação entre dois dos três gêneros da tribo Psittacini (*Poicephalus*, *Psittacus*), com o terceiro (*Coracopsis*) não relacionado.

f. Relação de *Cacatua* com *Probosciger* foi obtida.

5. Algumas recomendações de alterações nomenclaturais são feitas para tornar a sistemática dos Arini mais informativa filogeneticamente.

a. Recomenda-se a inclusão de *Nandayus nenday* no gênero *Aratinga*, como *Aratinga nenday*.

b. Reforça-se o reconhecimento do gênero *Gypopsitta*, conforme recomendado por Ribas *et al.* (2005).

c. Recomenda-se a inclusão de *A. xanthops* no gênero *Graydidascalus* (como *Graydidascalus xanthops*) para deixar expressa na classificação a relação robusta desta espécie com *G. brachyurus*.

6. Algumas atualizações na hierarquia e composição de alguns táxons mais inclusivos de Psittaciformes foram feitas, frente às hipóteses filogenéticas ora obtidas e compiladas:

Recomenda-se o reconhecimento, na ordem Psittaciformes, de duas famílias: Nestoridae (*Nestor*, *Strigops*); Psittacidae (contendo os demais Psittaciformes).

Dentro da família Nestoridae, pode-se manter as tribos Nestorini e Strigopini.

Na família Psittacidae (com essa nova composição, incluindo as cacatuas), com monofiletismo recorrentemente corroborado, recomenda-se o uso das tribos: Loriini, Cacatuini, Arini, Psittacini (sem *Coracopsis*), e Psittichadini (agora com *Psittichas* e *Coracopsis*).

As tribos (Psittaculini e Platycercini) não tiveram seu monofiletismo comprovado em nenhuma análise, entretanto a carência de análises com amostragem mais completas desses grupos faz com que não se possa construir propostas de novos grupamentos com os terminais dessas duas tribos.

Recomenda-se, assim, a seguinte proposta classificatória para a ordem:

Ordem Psittaciformes

Família Nestoridae

Tribo Strigopini - *Strigops*.

Tribo Nestorini - *Nestor*.

Família Psittacidae

Tribo Psittacini - *Psittacus*, *Poicephalus*.

Tribo Arini - *Anodorhynchus*, *Cyanopsitta*, *Ara*, *Orthopsittaca*, *Propyrrhura*, *Diopsittaca*, *Rhynchopsitta*, *Ognorhynchus*, *Guarouba*, *Aratinga* (inclui *A. nenday*), *Leptopsittaca*, *Cyanoliseus*, *Pyrrhura*, *Enicognathus*, *Myiopsitta*, *Psilopsiagon*, *Bolborhynchus*, *Forpus*, *Brotogeris*, *Nannopsittaca*, *Touit*, *Pionites*, *Pionopsitta*, *Gypopsitta*, *Hapalopsittaca*, *Graydidascalus* (inclui *G. xanthops*), *Pionus*, *Amazona*, *Triclaria*, *Deroptyus*.

Tribo Cacatuini - *Calyptorhynchus*, *Probosciger*, *Nymphicus*, *Cacatua*, *Callocephalon*.

Tribo Loriini - *Chalcopsitta*, *Eos*, *Pseudeos*, *Trichoglossus*, *Psitteuteles*, *Lorius*, *Phigys*, *Vini*, *Glossopsitta*, *Charmosyna*, *Oreopsittacus*, *Neopsittacus*.

Tribo Psittichasini - *Psittichas*, *Coracopsis*.

Tribo Platycercini - *Eunymphicus*, *Cyanoramphus*, *Purpureicephalus*, *Barnardius*, *Platycercus*, *Northiella*, *Psephotus*, *Neophema*, *Lathamus*, *Melopsittacus*, *Pezoporus*, *Geopsittacus*.

Tribo Psittaculini - *Prosopeia*, *Psittinus*, *Psittacella*, *Geoffroyus*, *Prioniturus*, *Tanygnathus*, *Eclectus*, *Alisterus*, *Aprosmictus*, *Polytelis*, *Psittacula*, *Loriculus*, *Agapornis*, *Bolbopsittacus*, *Mascarinus*.

Tribo Cyclopsittacini - *Cyclopsitta*, *Psittaculirostris*.

Tribo Micropsittini - *Micropsitta*.

Anexo I

Relação das espécies analisadas, bem como dos espécimes disponíveis de siringe e esqueleto, organizados de acordo com os táxons terminais considerados no Capítulo 3. As referências bibliográficas que seguem os terminais propõem seu monofiletismo. Coleções ornitológicas: AZUSP - Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo; MHNT – Museu de História Natural de Taubaté; MZUSP – Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo; MNRJ A – Museu Nacional do Rio de Janeiro, coleção anatômica; MPEG A – Museu Paraense Emílio Goeldi, coleção anatômica.

	Siringes	Esqueletos
Terminal <i>Nestor</i> <i>Nestor notabilis</i>		MHNT 1987
Terminal <i>Probosciger</i> <i>Probosciger aterrimus</i>		MHNT 1821
Terminal <i>Cacatua</i> Brown e Toft (1999)		
<i>Cacatua</i> cf. <i>tenuirostris</i>	AZUSP 124	AZUSP 124
<i>Cacatua sanguinea</i>		MHNT 749, 1487
<i>Cacatua goffini</i>		AZUSP 606, MHNT 1527
<i>Cacatua ducorpsi</i>		MHNT 1502
<i>Cacatua leadbeateri</i>	AZUSP 129	
<i>Cacatua sulphurea</i>		MHNT 106, 703
<i>Cacatua galerita</i>		AZUSP 604, MHNT 1480
<i>Cacatua molucensis</i>		MHNT 1783
Terminal <i>Nymphicus</i> <i>Nymphicus hollandicus</i>		MNRJ A num. prov. 1935, AZUSP 665, 666, MHNT 596, 1443
Terminal <i>Chalcopsitta</i>		
<i>Chalcopsitta duivenbodei</i>		MHNT 1502
<i>Chalcopsitta sintillata</i>	AZUSP 127	MHNT 892
<i>Chalcopsitta cardilanis</i>		MHNT 1542
Terminal <i>Eos</i>		
<i>Eos squamata</i>		MHNT 1413
<i>Eos bornea</i>	AZUSP s/ num.	AZUSP 667, MHNT 1494
<i>Eos reticulata</i>	MNRJ A num. prov. 38	MNRJ A num. prov. 38, MHNT 1608
Terminal <i>Trichoglossus</i> <i>Trichoglossus haematodus</i>	AZUSP 367	AZUSP 17, 367, 668, MHNT 108, 914

Terminal Charmosyna <i>Charmosyna papou</i>	MNRJA num. prov. 26	MNRJ A num. prov. 26
Terminal Cyanoramphus <i>Cyanoramphus novaeseelandiae</i>		MNRJ A num. prov. 70, MHNT 1464
Terminal Melopsittacus <i>Melopsittacus undulatus</i>	AZUSP 521; AZUSP s/ num. (3 espécimes)	AZUSP 21, AZUSP s/ num. (3 espécimes), MHNT 1043
Terminal Psephotus <i>Psephotus haematogaster</i> <i>Psephotus haematotus</i>	MNRJ A num. prov. 19 MNRJ A num. prov. 16, 17	MNRJ A num. prov. 19 MNRJ A num. prov. 15, 16, 1979, MHNT 467
Terminal Neophema <i>Neophema splendida</i> <i>Neophema elegans</i> <i>Neophema pulchella</i>		AZUSP 23 MHNT 1396 MHNT 1383, 1393
Terminal Eclectus <i>Eclectus roratus</i>		AZUSP 764; MNRJ A num. prov. 37; MHNT 883, 1634
Terminal Alisterus <i>Alisterus scapularis</i>		MNRJ A num. prov. 34, 11; MHNT 1706
Terminal Polytelis <i>Polytelis alexandrae</i> <i>Polytelis anthopeplus</i> <i>Polytelis sp.</i> <i>Polytelis swainsonii</i>	MNRJ A num. prov. 25 MNRJ A num. prov. 4 AZUSP 99 MNRJ A num. prov. 23, 24	MNRJ A num. prov. 25 MNRJ A num. prov. 4 AZUSP 99 MNRJ A num. prov. 23, 24; MHNT 1533
Terminal Psittacula <i>Psittacula cf eupatria</i> <i>Psittacula krameri</i> <i>Psittacula cyanocephala</i> <i>Psittacula longicauda</i>	MNRJ A num. prov. 47 AZUSP 386	MNRJ A num. prov. 47 AZUSP 386; MHNT 687, 465, 1433 MHNT 1598 MHNT 1539
Terminal Loriculus <i>Loriculus sp.</i>	MNRJ A num. prov. 39	MNRJ A num. prov. 39, 40
Terminal Agapornis <i>Agapornis personata</i> <i>Agapornis roseicollis</i>	MNRJ A num. prov. 21, 22 MNRJ A num. prov. 20	MNRJ A num. prov. 21, 22 MNRJ A num. prov. 20 AZUSP 26

Terminal <i>Psittaculirostris</i> Astuti, et al. 2006		
<i>Psittaculirostris</i> cf. <i>edwardsii</i>	MNRJ A num. prov. 12, 13	MNRJ A num. prov. 12, 13
<i>Psittaculirostris salvadorii</i>	MNRJ A num. prov. 14	MNRJ A num. prov. 14
Terminal <i>Poicephalus</i>		
<i>Poicephalus gulielmi massaicus</i>	MNRJ A num. prov. 42	MNRJ A num. prov. 42
<i>Poicephalus senegalus</i>	MNRJ A num. prov. 18	MNRJ A num. prov. 5, 18
Terminal <i>Psittacus</i>		
<i>Psittacus erithacus</i>	AZUSP 603	MNRJ A num. prov. 41; AZUSP 603, MHNT 1483
Terminal <i>Coracopsis</i>		
<i>Coracopsis vasa</i>	MHNT 4942	
Terminal <i>Anodorhynchus</i> Tavares (2004)		
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	AZUSP 1326	AZUSP 723
<i>Anodorhynchus leari</i>		AZUSP 1306
Terminal <i>Ara ararauna</i>		
<i>Ara ararauna</i>	AZUSP 105, 106, 607, 664; MNRJ A. s/ num. (3 espécimes)	AZUSP 40, 664, 759, 1307, 1397; AZUSP num. prov. 106, MNRJ A num. prov. 1926
Terminal <i>Ara severa</i>		
<i>Ara severa</i>	AZUSP 192, 280, 281	AZUSP 192, 280, 281, 1377
Terminal <i>Ara rubrogenys</i>		
<i>Ara rubrogenys</i>		MNRJ A num. prov. 27, 51
Terminal <i>Orthopsittaca</i>		
<i>Orthopsittaca manilata</i>	MPEG A 7469, 7470, 7474, 7475	MPEG A 3367, MHNT 1751
Terminal <i>Propyrrhura</i> Tavares (2004)		
<i>Propyrrhura auricollis</i>	MNRJ A num. prov. 30	MNRJ A num. prov. 30
<i>Propyrrhura maracana</i>	MNRJ A num. prov. 46, AZUSP s/ num.	AZUSP 1276, 1399; MNRJ A num. prov. 46
Terminal <i>Diopsittaca</i>		
<i>Diopsittaca nobilis</i>	MNRJ A s/ num. (4 espécimes)	AZUSP 553, 589, 1374, 1376
Terminal <i>Guarouba</i>		
<i>Guarouba guarouba</i>	AZUSP 1316, 1317, 1321; MNRJ A s/ num. (4 espécimes)	AZUSP 584, 585, 586, 587, 588, 663, 1316, 1317, 1321, 1409
Terminal <i>Aratinga aurea</i>		
<i>Aratinga aurea</i>	AZUSP s/ num., AZUSP 449, 500, 1310, 1311; MPEG A 6413, 6414, 6415, 6416; MZUSP s/ num. (PI297, PI285, PI289).	AZUSP 500, 583, 1269, 1268, 1309, 1310 1311

Terminal <i>Aratinga cactorum</i>	<i>Aratinga cactorum</i>	AZUSP 362, AZUSP s/ num.	AZUSP 1408; MHNT 827, 1731
Terminal <i>Aratinga pertinax</i>	<i>Aratinga pertinax</i>	AZUSP 471, 473	AZUSP 471, 473
Terminal <i>Aratinga mitrata</i>	<i>Aratinga mitrata</i>		MNRJ A num. prov. 48
Terminal <i>Aratinga leucophthalmus</i>	<i>Aratinga leucophthalmus</i>	AZUSP 107, 108, 278, 298, 1413	AZUSP 1413; MHNT 490
Terminal <i>Aratinga acuticaudata</i>	<i>Aratinga acuticaudata</i>	AZUSP 502, 552	AZUSP 502, 552
Terminal <i>Aratinga complexo solstitialis</i> Ribas <i>et al.</i> (2003)			
<i>Aratinga auricapilla</i>		MNRJ A num. prov. 8, 9	MNRJ A num. prov. 8, 9, 1986, AZUSP 1373
<i>Aratinga jandaya</i>		MPEG A 4008, 3768, 6125, 6381; AZUSP 485	MNRJ A num. prov. 17, 49
<i>Aratinga solstitialis</i>		AZUSP 114	AZUSP 1200
Terminal <i>Aratinga weddelli</i>	<i>Aratinga weddelli</i>	MZUSP s/ num.	
Terminal <i>Nandayus</i>	<i>Nandayus nenday</i>	AZUSP 1314; MNRJ A num. prov. 10, 99	AZUSP 1194, 1314; MNRJ A num. prov. 10
Terminal <i>Cyanoliseus</i>	<i>Cyanoliseus patagonus</i>	MNRJ A num. prov. 45	MNRJ A num. prov. 45; MHNT 1826
Terminal <i>Pyrrhura complexo picta</i> Ribas <i>et al.</i> (2006)			
<i>Pyrrhura frontalis</i>		AZUSP s/ num.	AZUSP 1219, 1220, 1221; MNRJ A num. prov. 69
<i>Pyrrhura cf pfrimeri</i>			AZUSP 1320
<i>Pyrrhura picta</i>		AZUSP 185, 186, 187, 198, 255, 268, 272	AZUSP 191, 255, 268, 272
<i>Pyrrhura leucotis</i>		AZUSP s/ num.	AZUSP 1222
Terminal <i>Pyrrhura complexo perlata</i> Ribas <i>et al.</i> (2006)			
<i>Pyrrhura lepida</i>		MNRJ A num. prov. 3; AZUSP 1313, 1325; MPEG A 5911, 6417, 6418, 6419	MNRJ A num. prov. 3, AZUSP 81, 1313, 1325
<i>Pyrrhura perlata</i>		AZUSP 81, 82, 313, 347, 483	MNRJ A num. prov. 1970; AZUSP 82, 347, 1084, 1217, 1216, 1380, 1381, 1382, 1383.
Terminal <i>Pyrrhura cruentata</i>	<i>Pyrrhura cruentata</i>	MNRJ A num. prov. 32	MNRJ A num. prov. 32, 679, 1964
Terminal <i>Myiopsitta</i>	<i>Myiopsitta monachus</i>	AZUSP 476, 480	MHNT 322

Terminal Forpus			
<i>Forpus crassirostris</i>	AZUSP s/ num. (2 espécimes); AZUSP 671, 679	AZUSP 350, 670, 1369	
<i>Forpus passerinus</i>	AZUSP 877	AZUSP 119	
Terminal Brotogeris			
<i>Brotogeris chiriri</i>	AZUSP s/ num.; AZUSP 91, 482, 1312	AZUSP 91, 326, 327, 1312; MNRJ A num. prov. 1995	
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	AZUSP 253, 254	AZUSP 253, 254	
<i>Brotogeris tirica</i>	AZUSP 557	AZUSP 557, 1108, 1252, 1253, 1254, 1370	
<i>Brotogeris versicolurus</i>	AZUSP s/ num.; AZUSP 873; MPEG A 409, 410, 411, 412	AZUSP 349	
Terminal Touit			
<i>Touit huetii</i>	MPEGA 7467, 7468, 7473		
<i>Touit purpurata</i>		MPEGA 539	
Terminal Pionites			
<i>Pionites leucogaster</i>	AZUSP 241, 247, 1315	AZUSP 590, 591, 592, 593, 662, 1315, 1371; MNRJ A num. prov. 2003	
<i>Pionites melanocephala</i>	AZUSP 88, 89, 118, MNRJ A s/ num. ; MPEG A prov. num. AMZ349, AMZ350, AMZ503	MPEG A prov. num. AMZ349, AMZ350, AMZ503	
Terminal Pionopsitta			
<i>Pionopsitta pileata</i>	AZUSP 84, 85, 484, 499, 689, 1319, MNRJ A s/ num. (1 espécime)	AZUSP 484, 499, 686, 1279, 1319	
Terminal Gypopsitta Ribas et al. (2005)			
<i>Gypopsitta aurantiocephala</i>	AZUSP 199, 221, 256, 383		
<i>Gypopsitta barrabandi</i>	MNRJ A num. prov. 43, 44	MNRJ A num. prov. 43, 44	
<i>Gypopsitta vulturina</i>	MPEG A 4955, 4957, 4958, 4959	MPEG A 521	
Terminal Graydidascalus			
<i>Graydidascalus brachyurus</i>	MPEG A 439; MNRJ A s/ num. (2 espécimes)	MPEG A 756, 917; MNRJ A num prov. 35, 36	
Terminal Pionus			
<i>Pionus menstruus</i>	MPEGA 453, 454, 4003, 6780; AZUSP 189, 271	AZUSP 598, 599	
<i>Pionus maximiliani</i>		AZUSP 597, 1410	

Terminal <i>Amazona</i> Russelo e Amato (2004)		
<i>Amazona aestiva</i>	AZUSP 57, 58, 180, 181, 356, 357, 358, 360, 370; MZUSP s/ num.	AZUSP 180, 181, 660, 1378, 1400, 1401, 1402, 1403, 1404, 1406
<i>Amazona amazonica</i>	AZUSP 123, 661; MZUSP s/ num.; MNRJ A s/ num. (4 espécimes)	AZUSP 661; MNRJ A num. prov. 71
<i>Amazona brasiliensis</i>	AZUSP 179, 692, MHNT s/ num.	AZUSP 179, 1100, 1405
<i>Amazona farinosa</i>	AZUSP s/ num.	AZUSP 1295, 1296
<i>Amazona festiva</i>	AZUSP 279	MNRJ A num. prov. 64, 1976
<i>Amazona ochrocephala</i>		
<i>Amazona pretrei</i>	MHNT s/ num.	AZUSP 1375
<i>Amazona rhodocorytha</i>	AZUSP s/ num.	AZUSP 659, 1407; MNRJA num. prov. 68, 2007; MNRJA s/ num.
<i>Amazona vinacea</i>		AZUSP 1379
Terminal <i>Alipiopsitta</i>		
<i>Alipiopsitta xanthops</i>	MNRJ A num. prov. 29	MNRJA num. prov. 29
Terminal <i>Deroptyus</i>		
<i>Deroptyus accipitrinus</i>	AZUSP 595; MPEG A 6779; MNRJ A s/ num. (1 exemplar); MZUSP s/ num.	AZUSP 595, MNRJ A num. prov. 1942
Terminal <i>Triclaria</i>		
<i>Triclaria malachitacea</i>	AZUSP 90, 178, 687, 875, 1318; MNRJ A s/ num. (1 exemplar)	AZUSP 90, 178, 687, 1318

ANEXO II

RELAÇÃO DOS ESPÉCIMES ILUSTRADOS

Siringes. Escalas correspondem a 1 mm.

<i>Cacatua leadberteri</i> AZUSP 129 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 168
<i>Cacatua cf. tenuirostris</i> AZUSP 124 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 168
<i>Eos bornea</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 168
<i>Eos reticulata</i> MNRJ A num. prov. 38 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 168
<i>Trichoglossus haematodus</i> AZUSP 367 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 168
<i>Charmosyna papou</i> MNRJ A num. prov. 26 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 168
<i>Chalcopsitta sintillata</i> AZUSP 127 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 169
<i>Melopsittacus undulatus</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 169
<i>Melopsittacus undulatus</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 169
<i>Melopsittacus undulatus</i> AZUSP 521 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 169
<i>Melopsittacus undulatus</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 169
<i>Psephotus haematogaster</i> MNRJ A num. prov. 19 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 169
<i>Psephotus haematonotus</i> MNRJ A num. prov. 16 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 170
<i>Psephotus haematonotus</i> MNRJ A num. prov. 17 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 170
<i>Polytelis swainsonii</i> MNRJ A num. prov. 23 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 170
<i>Polytelis anthopeplus</i> MNRJ A num. prov. 4 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 170
<i>Polytelis sp.</i> AZUSP 99 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 170
<i>Polytelis alexandrae</i> MNRJ A num. prov. 25 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 170
<i>Psittacula krameri</i> AZUSP 386 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 171
<i>Psittacula cf. eupatria</i> MNRJ A num. prov. 47 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 171
<i>Loriculus sp.</i> MNRJ A num. prov. 39 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 171
<i>Agapornis roseicollis</i> MNRJ A num. prov. 20 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 171
<i>Agapornis personata</i> MNRJ A num. prov. 21 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 171
<i>Agapornis personata</i> MNRJ A num. prov. 22 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 171
<i>Psittaculirostris cf. edwardsii</i> MNRJ A num. prov. 12 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 172
<i>Psittaculirostris cf. edwardsii</i> MNRJ A num. prov. 13 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 172
<i>Psittaculirostris salvadorii</i> MNRJ A num. prov. 14 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 172
<i>Poicephalus gulielmi</i> MNRJ A num. prov. 42 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 172
<i>Poicephalus senegalus</i> MNRJ A num. prov. 18 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 172
<i>Ara severa</i> AZUSP 192 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 172
<i>Ara severa</i> AZUSP 280 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 173
<i>Ara severa</i> AZUSP 281 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 173
<i>Orthopsittaca manilata</i> MPEG A 7698 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 173
<i>Orthopsittaca manilata</i> MPEG A 7470 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 173

<i>Orthopsittaca manilata</i> MPEG A 7474 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 173
<i>Orthopsittaca manilata</i> MPEG A 7475 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 173
<i>Propyrrhura maracana</i> MNRJ A num. prov. 46 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 174
<i>Propyrrhura maracana</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 174
<i>Propyrrhura auricollis</i> MNRJ A num. prov. 30 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 174
<i>Guarouba guarouba</i> AZUSP 1321 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 174
<i>Guarouba guarouba</i> AZUSP 1316 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 174
<i>Guarouba guarouba</i> AZUSP 1317 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 174
<i>Aratinga aurea</i> MPEG A 6414 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga aurea</i> MPEG A 6416 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga aurea</i> MZUSP s/ num. (PI285) (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga aurea</i> AZUSP 500 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga aurea</i> AZUSP 1311 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga aurea</i> AZUSP 1310 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 175
<i>Aratinga pertinax</i> AZUSP 473 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga pertinax</i> AZUSP 471 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga cactorum</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga cactorum</i> AZUSP 362 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga leucophthalmus</i> AZUSP 108 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga leucophthalmus</i> AZUSP 107 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 176
<i>Aratinga acuticaudata</i> AZUSP 502 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga acuticaudata</i> AZUSP 552 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga auricapilla</i> MNRJ A num. prov. 8 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga auricapilla</i> MNRJ A num. prov. 9 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga jandaya</i> MPEG A 6125 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga jandaya</i> MPEG A 6381 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 177
<i>Aratinga jandaya</i> AZUSP 485 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 178
<i>Aratinga solstitialis</i> AZUSP 114 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 178
<i>Aratinga weddelli</i> MZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 178
<i>Nandayus nenday</i> AZUSP 1314 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 178
<i>Nandayus nenday</i> MNRJ A num. prov. 10 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 178
<i>Pyrrhura frontalis</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 178
<i>Pyrrhura lepida</i> MPEG A 6419 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura lepida</i> MPEG A 5911 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura lepida</i> AZUSP 81 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura perlata</i> AZUSP 483 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura perlata</i> AZUSP 347 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura perlata</i> AZUSP 82 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 179
<i>Pyrrhura picta</i> AZUSP 272 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 180
<i>Pyrrhura picta</i> AZUSP 268 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 180
<i>Pyrrhura picta</i> AZUSP 255 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 180

<i>Pyrrhura picta</i> AZUSP 186 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 180
<i>Pyrrhura cruentata</i> MNRJ A num. prov. 32 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 180
<i>Pyrrhura leucotis</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, dorsal e lateral direita)	pág. 180
<i>Forpus crassirostris</i> AZUSP 350 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 181
<i>Forpus crassirostris</i> AZUSP 670 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 181
<i>Forpus crassirostris</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 181
<i>Forpus passerinus</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 181
<i>Touit huetii</i> MPEG A 7468 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 181
<i>Touit huetii</i> MPEG A 7473 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 181
<i>Brotogeris versicolurus</i> MPEG A 412 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 182
<i>Brotogeris versicolurus</i> MPEG A 410 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 182
<i>Brotogeris chiriri</i> AZUSP 91 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 182
<i>Brotogeris chrysopterus</i> AZUSP 254 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 182
<i>Myiopsitta monachus</i> AZUSP 480 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 182
<i>Myiopsitta monachus</i> AZUSP 476 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 182
<i>Pionites leucogaster</i> AZUSP 1315 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 183
<i>Pionites leucogaster</i> AZUSP 241 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 183
<i>Pionites leucogaster</i> AZUSP 257 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 183
<i>Pionites melanocephala</i> AZUSP 118 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 183
<i>Pionites melanocephala</i> AZUSP 89 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 183
<i>Pionites melanocephala</i> AZUSP 88 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 183
<i>Pionopsitta pileata</i> AZUSP 499 (vistas ventral, lateral esquerda, dorsal e direita)	pág. 184
<i>Pionopsitta pileata</i> AZUSP 85 (vistas ventral, lateral esquerda, dorsal e direita)	pág. 184
<i>Pionopsitta pileata</i> AZUSP 1319 (vistas ventral, lateral direita, dorsal e esquerda)	pág. 184
<i>Pionopsitta pileata</i> AZUSP 84 (vistas ventral, lateral esquerda, dorsal e direita)	pág. 184
<i>Gypopsitta vulturina</i> MPEG A 4957 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 185
<i>Gypopsitta vulturina</i> MPEG A 4958 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 185
<i>Gypopsitta aurantiocephala</i> AZUSP 199 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 185
<i>Gypopsitta aurantiocephala</i> AZUSP 256 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 185
<i>Gypopsitta barrabandi</i> MNRJ A num. prov. 44 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 185
<i>Gypopsitta barrabandi</i> MNRJ A num. prov. 43 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 185
<i>Pionus menstruus</i> MPEG A 453 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 186
<i>Pionus menstruus</i> MPEG A 454 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 186
<i>Pionus menstruus</i> AZUSP 189 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 186
<i>Pionus menstruus</i> AZUSP 241 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 186
<i>Pionus menstruus</i> MPEG A 6780 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 187
<i>Alipiopsitta xanthops</i> MNRJ A num. prov. 29 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 187
<i>Graydidascalus brachyurus</i> MPEG A 439 (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 187
<i>Deroptyus accipitrinus</i> AZUSP 595 (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 187
<i>Deroptyus accipitrinus</i> MZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 187
<i>Triclaria malachitacea</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral esquerda e dorsal)	pág. 187

<i>Triclaria malachitacea</i> AZUSP s/ num. (vistas ventral, lateral direita e dorsal)	pág. 187
<i>Triclaria malachitacea</i> AZUSP 178 (vistas ventral, lateral direita, dorsal e esquerda)	pág. 187

Esqueletos. Escalas correspondem a 10 mm.

Ordem das figuras, de cima para baixo: crânios em vistas lateral direita e ventral, e vista dorsal da mandíbula.

<i>Cacatua aba</i> AZUSP 605	pág. 188
<i>Nymphicus hollandicus</i> AZUSP 665	pág. 188
<i>Eos bornea</i> AZUSP 667	pág. 188
<i>Trichoglossus haematodus</i> AZUSP 17	pág. 189
<i>Charmosyna papou</i> MNRJ A num. prov. 26	pág. 189
<i>Cyanoramphus novaezelandiae</i> MNRJ A num. prov. 70	pág. 189
<i>Melopsittacus undulatus</i> AZUSP 21	pág. 190
<i>Psephotus haematogaster</i> MNRJ A num. prov. 19	pág. 190
<i>Neophema splendida</i> AZUSP 23	pág. 190
<i>Eclectus roratus</i> MNRJ A num. prov. 37	pág. 191
<i>Alisterus scapularis</i> MNRJ A num. prov. 11	pág. 191
<i>Polytelis swainsonii</i> MNRJ A num. prov. 24	pág. 191
<i>Psittacula krameri</i> AZUSP 368	pág. 192
<i>Loriculus sp.</i> MNRJ A num. prov. 39	pág. 192
<i>Agapornis roseicollis</i> AZUSP 26	pág. 192
<i>Psittaculirostris cf. salvadori</i> MNRJ A num. prov. 14	pág. 193
<i>Poicephalus gulielmi</i> MNRJ A num. prov. 42	pág. 193
<i>Psittacus erithacus</i> AZUSP 603	pág. 193
<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i> AZUSP 723	pág. 194
<i>Ara rubrogenys</i> MNRJ A num. prov. 51	pág. 194
<i>Ara ararauna</i> AZUSP num prov. 106	pág. 194
<i>Ara severa</i> AZUSP 281	pág. 195
<i>Orthopsittaca manilata</i> MPEG A 3367	pág. 195
<i>Diopsittaca nobilis</i> AZUSP 594	pág. 195
<i>Guarouba guarouba</i> AZUSP 586	pág. 196
<i>Aratinga aurea</i> AZUSP 1310	pág. 196
<i>Aratinga acuticaudata</i> AZUSP 502	pág. 196
<i>Aratinga auricapilla</i> MNRJ A num. prov. 08	pág. 197
<i>Aratinga jandaya</i> MNRJ A num. prov. 49	pág. 197
<i>Nandayus nenday</i> MNRJ A num. prov. 10	pág. 197
<i>Cyanoliseus patagonus</i> MNRJ A num. prov. 45	pág. 198
<i>Pyrrhura frontalis</i> MNRJ A num. prov. 69	pág. 198
<i>Pyrrhura lepida</i> MNRJ A num. prov. 3	pág. 198
<i>Forpus crassirostris</i> AZUSP 670	pág. 199

<i>Brotogeris chrysopterus</i> AZUSP 253	pág. 199
<i>Brotogeris chiriri</i> AZUSP 237	pág. 199
<i>Touit purpurata</i> MPEG A 539	pág. 200
<i>Pionites leucogaster</i> AZUSP 1315	pág. 200
<i>Pionopsitta pileata</i> AZUSP 499	pág. 200
<i>Gypopsitta vulturina</i> MPEG A 521	pág. 201
<i>Gypopsitta barrabandi</i> MNRJ A num. prov. 44	pág. 201
<i>Graydidascalus brachyurus</i> MPEGA 899	pág. 201
<i>Pionus menstruus</i> AZUSP 598	pág. 202
<i>Amazona festiva</i> MNRJ A num. prov. 64	pág. 202
<i>Amazona amazonica</i> MNRJ A num. prov. 71	pág. 202
<i>Amazona rhodocorytha</i> MNRJ A num. prov. 68	pág. 203
<i>Deroptyus accipitrinus</i> AZUSP 594	pág. 203
<i>Triclaria malachitacea</i> AZUSP 178	pág. 203

Cacatua leadberteri AZUSP 129

Cacatua cf. tenuirostris AZUSP 124

Eos bornea AZUSP s/ num.

Eos reticulata MNRJ A num. prov. 38

Trichoglossus haematonotus AZUSP 367

Charmosyna papou MNRJ A num. prov. 26

Chalcopsitta scintillata AZUSP 127

Melopsittacus undulatus AZUSP 521

Melopsittacus undulatus AZUSP s/ num.

Melopsittacus undulatus AZUSP s/ num.

Melopsittacus undulatus AZUSP s/ num.

Psephotus haematogaster MNRJ A num. prov. 19

Psephotus haematonotus MNRJ A num. prov. 16

Psephotus haematonotus MNRJ A num. prov. 17

Polytelis swainsonii MNRJ A num. prov. 23

Polytelis anthopeplus MNRJ A num. prov. 4

Polytelis sp. AZUSP 99

Polytelis alexandrae MNRJ A num. prov. 25

Psittacula krameri AZUSP 386

Psittacula cf. *eupatria* MNRJ A num. prov. 47

Loriculus sp. MNRJ A num. prov. 39

Agapornis roseicollis MNRJ A num. prov. 20

Agapornis personata MNRJ A num. prov. 21

Agapornis personata MNRJ A num. prov. 22

Psittaculirostris salvador MNRJ A num. prov. 14

Psittaculirostris cf. edwardsii MNRJ A num. prov. 13

Psittaculirostris cf. edwardsii MNRJ A num. prov. 12

Poicephalus gulielmi MNRJ A num. prov. 42

Poicephalus senegalus MNRJ A num. prov. 18

Ara severa AZUSP 192

Ara severa AZUSP 280

Ara severa AZUSP 281

Orthopsittaca manilata MPEG A 7698

Orthopsittaca manilata MPEG A 7470

Orthopsittaca manilata MPEG A 7474

Orthopsittaca manilata MPEG A 7475

Propyrrhura maracana MNRJ A num. prov. 46

Propyrrhura maracana AZUSP s/ num.

Propyrrhura auricollis MNRJ A num. prov. 30

Guarouba guarouba AZUSP 1321

Guarouba guarouba AZUSP 1316

Guarouba guarouba AZUSP 1317

Aratinga aurea MPEG A 6414

Aratinga aurea AZUSP 500

Aratinga aurea MPEG A 6416

Aratinga aurea AZUSP 1311

Aratinga aurea MZUSP s/ num.(PI285)

Aratinga aurea AZUSP 1310

Aratinga pertinax AZUSP 473

Aratinga pertinax AZUSP 471

Aratinga cactorum AZUSP s/ num.

Aratinga cactorum AZUSP 362

Aratinga leucophthalmus AZUSP 108

Aratinga leucophthalmus AZUSP 107

Aratinga acuticaudata AZUSP 502

Aratinga acuticaudata AZUSP 552

Aratinga auricapilla MNRJ A num. prov. 8

Aratinga auricapilla MNRJ A num. prov. 9

Aratinga jandaya MPEG A 6125

Aratinga jandaya MPEG A 6381

Aratinga jandaya AZUSP 485

Nandayus nenday AZUSP 1314

Aratinga solstitialis AZUSP 114

Nandayus nenday MNRJ A num. prov. 10

Aratinga weddelli MZUSP s/ num.

Pyrrhura frontalis AZUSP s/ num.

Pyrrhura lepida MPEG A 6419

Pyrrhura perlata AZUSP 483

Pyrrhura lepida MPEG A 5911

Pyrrhura perlata AZUSP 347

Pyrrhura lepida AZUSP 81

Pyrrhura perlata AZUSP 82

Pyrrhura picta AZUSP 272

Pyrrhura picta AZUSP 186

Pyrrhura picta AZUSP 268

Pyrrhura cruentata MNRJ A num. prov. 32

Pyrrhura picta AZUSP 255

Pyrrhura leucotis AZUSP s/ num.

Forpus crassirostris AZUSP 350

Forpus crassirostris AZUSP 670

Forpus crassirostris AZUSP s/ num.

Forpus passerinus AZUSP s/ num.

Touit huetii MPEG A 7468

Touit huetii MPEG A 7473

Brotogetis versicolumus MPEG A 412

Brotogetis chrysopterus AZUSP 254

Brotogetis versicolumus MPEG A 410

Myiopsitta monachus AZUSP 480

Brotogetis chiriri AZUSP 91

Myiopsitta monachus AZUSP 476

Pionites leucogaster AZUSP 1315

Pionites leucogaster AZUSP 241

Pionites leucogaster AZUSP 257

Pionites melanocephala AZUSP 118

Pionites melanocephala AZUSP 89

Pionites melanocephala AZUSP 88

Pionopsitta pileata AZUSP 499

Pionopsitta pileata AZUSP 85

Pionopsitta pileata AZUSP 1319

Pionopsitta pileata AZUSP 84

Gypsopsis vulturina MPEG A 4957

Gypsopsis vulturina MPEG A 4958

Gypsopsis aurantiocephala AZUSP 199

Gypsopsis aurantiocephala AZUSP 256

Gypsopsis barrabandi MNRJ A num. prov. 44

Gypsopsis barrabandi MNRJ A num. prov. 43

Pionus menstruus MPEG A 453

Pionus menstruus MPEG A 454

Pionus menstruus AZUSP 189

Pionus menstruus AZUSP 241

Pionus menstruus MPEG A 6780

Alipiopsitta xanthops MNRJ A num. prov. 29

Graydidascalus brachyurus MPEG A 439

Derophtys accipitrinus AZUSP 595

Derophtys accipitrinus MZUSP s/ num.

Triclaria malachitacea AZUSP s/ num.

Triclaria malachitacea AZUSP s/ num.

Triclaria malachitacea AZUSP 178

Eos bornea AZUSP 667

Nymphicus hollandicus AZUSP 665

Cacatua aba AZUSP 605

Trichoglossus haematodus AZUSP 17

Charnosyna papou MNRJ A num. prov. 26

Cyanorampus novaeseelandiae
MNRJ A num. prov. 70

Melopsittacus undulatus AZUSP 21

Psephotus haematogaster
MNRJ A num. prov. 19

Neophema splendida AZUSP 23

Polytelis swainsonii
MNRJ A num. prov. 24

Alisterus scapularis
MNRJ A num. prov. 11

Eclectus roratus
MNRJ A num. prov. 37

Agapornis roseicollis AZUSP 26

Loriculus sp.
MNRJ A num. prov. 39

Psittacula krameri AZUSP 368

Psittaculirostris cf. salvadori
MNRJ A num. prov. 14

Poicephalus gulielmi
MNRJ A num. prov. 42

Psittacus erithacus AZUSP 603

Anodorhynchus hyacinthinus AZUSP 723

Ara rubrogenys
MNRJ A num. prov. 51

Ara ararauna AZUSP num prov. 106

Diopsittaca nobilis AZUSP 594

Orthopsittaca manilata MPEG A 3367

Ara severa AZUSP 281

Aratinga acuticaudata AZUSP 502

Aratinga aurea AZUSP 1310

Guarouba guarouba AZUSP 586

Aratinga auricapilla

MNRJ A num. prov. 08

Aratinga jandaya

MNRJ A num. prov. 49

Nandayus nenday

MNRJ A num. prov. 10

Cyanoliseus patagonus

MNRJ A num. prov. 45

Pyrrhura frontalis

MNRJ A num. prov. 69

Pyrrhura lepida

MNRJ A num. prov. 3

Brotogetis chiriri AZUSP 237

Brotogetis chrysopterus AZUSP 253

Forpus crassirostris AZUSP 670

Pionopsitta pileata AZUSP 499

Pionites leucogaster AZUSP 1315

Touit purpurata MPEG. A 539

Gypsopsis vulturina MPEG A 521

Gypsopsis barrabandi MNRJ A num. prov. 44

Graydidascalus brachyurus MPEG A 899

Pionus menstruus AZUSP 598

Amazona festiva MNRJ A num. prov. 64

Amazona amazonica MNRJ A num. prov. 71

Amazona rhodocorytha
MNRJ A num. prov. 68

Derophytus accipitrinus AZUSP 594

Trictaria malachitacea AZUSP 178