

Rafael Migotto

**Inferência filogenética em gaviões buteoninos  
(Aves: Accipitridae), com base em caracteres  
osteológicos cranianos**

São Paulo

2008

Rafael Migotto

**Inferência filogenética em gaviões buteoninos  
(Aves: Accipitridae), com base em caracteres  
osteológicos cranianos**

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

Orientadora: Profa. Dra.  
Elizabeth Höfling

São Paulo

2008

# Ficha Catalográfica

---

Migotto, Rafael

Inferência filogenética em gaviões  
buteoninos (Aves: Accipitridae), com base em  
caracteres osteológicos cranianos

99 Pp.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de  
Biodiversidade da Universidade de São Paulo.  
Departamento de Zoologia.

1. Gaviões-buteoninos 2. Osteologia 3.  
Sistemática-filogenética I. Universidade de  
São Paulo. Instituto de Biodiversidade.  
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Orientadora

# Dedicatória

---

Aos meus pais

## Agradecimentos

---

À Profa. Dra. Elizabeth Höfling, pela orientação, amizade, paciência e incentivo constante em todos os momentos da minha pós-graduação.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida (processo número: 130053/2006-6) e à CAPES-Proap pelo auxílio financeiro com a impressão.

Aos curadores e responsáveis pelas coleções, pelo empréstimo de exemplares imprescindíveis a realização deste trabalho: Dr. Herculano Alvarenga (Museu de História Natural de Taubaté), Dr. Luís Fábio Silveira (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), Dr. Marcos Raposo e Claydson Assis Bezerra (Museu Nacional do Rio de Janeiro).

Ao Dr. Herculano Alvarenga (MHNT), pela amizade, confiança e oportunidade de compartilhar seus conhecimentos e suas experiências ímpares durante minha temporada em Taubaté. Desejo sinceramente, que toda sua dedicação ao museu de Taubaté e à Ornitologia, seja recompensada pela realização completa de seu sonho. Agradeço por fortalecer meu senso crítico e por me ensinar a cuidar e respeitar o material da coleção.

Aos professores das disciplinas de pós-graduação que de todas as formas muito contribuíram para minha formação como biólogo: Profs. Drs. Antônio Carlos Marques, Fernando Luna de Portella Marques, Hussam el Dine Zaher, Luís Fábio Silveira, Renata Pardini e Ricardo Pinto da Rocha.

À professora Dra. Mônica de Toledo Piza-Ragazzo pela atenção, disponibilidade e colaboração em momentos decisivos deste trabalho.

Aos coordenadores da pós-graduação, Profs. Drs. Pedro Gnaspini Neto e Antônio Carlos Marques pelo importante trabalho que realizam defendendo os interesses dos alunos e do programa de pós-graduação em Zoologia do IB.

Ao Dr. Richard Holdaway (Zoology Department da University of Canterbury, Nova Zelândia), por atenciosamente enviar cópias de importantes referências para este estudo.

Ao Professor Peter Gibbs do Plant Sciences Laboratory School of Biology da University of St. Andrews, Escócia, Reino Unido pela revisão do Abstract.

Aos amigos do laboratório da Profa. Elizabeth Höfling: Guilherme Renzo Rocha Brito, Renato Gaban-Lima e Talitha da Cunha Pires, pelo exemplo de dedicação à anatomia comparada e filogenia de Aves. Os trabalhos produzidos por eles serviram de grande inspiração e referencial para este estudo.

Agradeço especialmente a Renato Gaban-Lima pela amizade, confiança, orientação cautelosa nas análises filogenéticas e pelas críticas e sugestões nas versões preliminares da dissertação. Ao amigo Guilherme Renzo Rocha Brito pela atenção, conversas sempre descontraídas e por me disponibilizar importante bibliografia.

Aos amigos do Museu de História Natural de Taubaté com quais compartilhei bons momentos e muito aprendi nos últimos anos: David Moreira Fradique, Diana da Silva, Graziella do Couto Ribeiro, Letícia de Faria e Silva, Maria de Fátima Godoy Valério, Marília Alvarenga e Ricardo Mendonça.

Aos colegas do Instituto de Biociências da USP: Fábio Raposo Sarubbi do Amaral, Felipe F. Curcio, Francisco Veroes-Dénes, Marina Oppenheimer,

Patrícia Lopes e Renata Moretti, que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

Aos amigos e pessoas especiais, que ao longo da minha trajetória muito contribuíram para minha formação pessoal. Obrigado a todos vocês por compartilharem suas experiências e proporcionarem momentos marcantes da minha vida: Ana Maria Vieira Fernandes, Carla do Amaral Sanita, David Durigan, Emerson Boaventura, Fábio Takeshi Onishi, Gabriel Pedreira de Lima, Karen Fernanda Pereira, Marcelo de Santana Reina, Michel Varajão Garey, Noraly Shawen-Liou e Thiago de Aragão Escher.

Ao meu primo Murilo Alvarez pela contínua e divertida oportunidade de frequentar sua casa em São Paulo e à sua família, Fernanda Galante Alvarez, Felipe Galante Alvarez, Milton e Regina Alvarez.

A minha querida família pelo apoio, carinho e confiança incondicionais: Gabriela Migotto, José Roberto Migotto, Leomar Aparecida Nista Migotto, Leonor Possolo Nista, Lourdes Gonçalves Migotto e Maurício Morales.

Ao meu querido avô Anézio Migotto (*in memoriam*), exemplo pessoal e o grande motivador da minha paixão pelas aves.

# Sumário

---

<b>1. Introdução</b>	01
1.1. Ordem Falconiformes	01
1.2. Família Accipitridae	02
1.3. Gaviões buteoninos	07
Tabela 1. Classificações historicamente propostas	09
<b>2. Objetivos</b>	10
<b>3. Justificativa</b>	10
<b>4. Materiais e métodos</b>	11
4.1. Material de estudo	11
4.2. Análises filogenéticas	12
<b>5. Resultados discutidos</b>	16
5.1. Caracteres	16
5.2. Análises filogenéticas	42
5.2.1. Análise I	42
5.2.2. Análise II	58
Figuras 1 a 4	68
<b>6. Discussão geral</b>	72
6.1. Considerações sobre as diferentes análises	72
6.2. Contribuições dos dados osteológicos cranianos	73
<b>7. Conclusões</b>	75
<b>8. Resumo</b>	76
<b>9. Abstract</b>	77
<b>10. Referências bibliográficas</b>	78
<b>Anexo I.</b> Relação de espécimes	87
<b>Anexo II.</b> Matriz de caracteres	93
<b>Anexo III.</b> Valores de IC, IR e RC para cada caráter	98



# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. Ordem Falconiformes

Tradicionalmente, a ordem Falconiformes inclui as famílias Vulturidae (Cathartidae *auct.*), Pandionidae, Accipitridae, Sagittariidae e Falconidae (Wetmore, 1960; Brown & Amadon, 1968; Cracraft, 1981; Thiollay, 1994). No entanto, desde os primórdios da taxonomia zoológica até os dias atuais, diversos estudos e propostas de classificação têm promovido grande discórdia quanto à composição desta ordem.

No século XVIII, Linnaeus (1758) agrupou águias, gaviões, falcões, corujas, abutres e diversas outras aves, em uma única ordem nomeada como Accipitres. Esta idéia permaneceu na Ornitologia por mais de um século, até que em 1867, Thomas Huxley criou o grupo Aetomorphae, no qual incluiu as famílias Strigidae (corujas), Cathartidae (abutres do Novo Mundo), Gypaetidae (gaviões, águias, falcões e abutres do Velho Mundo) e Gypogeranidae (serpentário). Huxley notou ainda que os representantes desse grupo variavam em inúmeros caracteres, questionando, de alguma forma, seu próprio trabalho.

Muitos estudos posteriores reconheceram certa artificialidade em se aproximar gaviões de corujas (Pycraft, 1902; Chandler, 1916; Wetmore, 1930; Peters, 1931; Sibley & Ahlquist, 1990), levando ao reconhecimento de duas ordens distintas: Falconiformes e Strigiformes, respectivamente. No entanto, a idéia de um relacionamento irmão entre os Strigiformes e as aves de rapina diurnas (Falconiformes), foi recuperada e novamente proposta em trabalhos mais recentes (Cracraft, 1981; Mayr & Clarke, 2003; Livezey & Zusi, 2007).

Não obstante ao que ocorre em muitos grupos de Aves (Cracraft *et al.*, 2004), a ordem Falconiformes, em sua composição mais tradicional, é considerada por diversos autores como um grupo não-monofilético. Os detalhados estudos anatômicos de Hudson (1948) e Jollie (1976, 1977a-c) corroboram essa idéia. No entanto, o estudo da anatomia comparada da siringe realizado por Griffiths (1994), concluiu que todas as famílias dos tradicionais Falconiformes representam uma única linhagem evolutiva. Dessa forma, nota-se que o monofiletismo do grupo é questionável e segundo Feduccia (1996), tal assunto figura-se entre os maiores desafios para a sistemática de Aves.

Outros problemas taxonômicos envolvem os representantes desse grupo, como as relações filogenéticas entre as famílias (Mayr & Clarke, 2003; Hackett *et al.*, 2008) e as relações menos inclusivas dentro delas (Olson, 1985). Certamente, uma das questões mais discutidas refere-se à permanência dos abutres do Novo Mundo (Vulturidae) na ordem Falconiformes ou seu relacionamento com as cegonhas (Ciconiiformes) (Ligon, 1967; Rea, 1983; Sibley & Alquist, 1990) ou mesmo sua elevação ao nível de ordem (Cathartiformes) (Alvarenga, 1985; Brito, 2008).

## **1.2. Família Accipitridae**

A família Accipitridae é a mais numerosa dentre os Falconiformes, sendo representada por aves de rapina diurnas como gaviões, águias e abutres do Velho Mundo, ocorrendo em todo globo com exceção do continente Antártico e algumas ilhas oceânicas. Ocupam diversos habitats, desde desertos e tundras às florestas tropicais, sendo que alguns gêneros e espécies apresentam diferentes padrões de distribuição como, por exemplo, os abutres e as “águias-serpentes” (*e.g. Circaetus spp.*), que ocorrem exclusivamente no Velho Mundo e

a maioria dos representantes do gênero *Buteo* que são mais abundantes e diversificados na região Neotropical.

O número de espécies reconhecidas para a família varia na literatura, oscilando entre 237 (Thiollay, 1994) e 276 (Fergusson-Lees & Christie, 2001). Estas espécies são alocadas em aproximadamente 64 gêneros, dos quais 38 são monotípicos; os gêneros mais ricamente representados são *Accipiter* e *Buteo* com 50 e 28 espécies, respectivamente (Thiollay *op. cit.*).

O monofiletismo dos Accipitridae não é questionado na literatura, em contrapartida, o arranjo taxonômico dentro da família, dividindo-a em subgrupos, constitui-se em um problema de extrema discórdia.

Alguns autores reconhecem a necessidade de se dividir essa família em subfamílias, enquanto outros estabelecem apenas agrupamentos intrafamiliares informais, ausentes de critérios filogenéticos bem definidos (Peters, 1931; Hellmayr & Conover, 1949; Amadon & Bull, 1988). Estes tipos de arranjos baseiam-se, principalmente, em similaridades morfológicas externas e em dados comportamentais, como formas de nidificação, alimentação e exibições de vôo.

Outros autores propõem divisões da família Accipitridae, utilizando-se de caracteres anatômicos diversos e, mais recentemente, de sequências de DNA. Com a incorporação das metodologias cladistas às análises de caracteres morfológicos e moleculares, as classificações propostas atualmente tendem a ser filogeneticamente mais informativas. A Tabela 1 ilustra algumas diferentes propostas classificatórias (para um histórico completo ver Sibley & Alquist, 1990).

Um exemplo tradicional de subdivisão informal dos Accipitridae é bem descrito por Thiollay (1994), com fundamento na literatura disponível. Segundo

o autor, esses grupos não refletem a filogenia da família, mas são úteis para ilustrar a diversidade e, talvez, algumas radiações que aconteceram na história evolutiva dos Accipitridae. Abaixo seguem os 10 grupos com as descrições e comentários acerca deles:

1 - Os “kites” representam uma linhagem heterogênea de 33 espécies, todas com o tarsometatarso curto e que inclui aves com hábitos alimentares variados como *Aviceda*, *Elanoides*, *Elanus*, *Ictinia*, *Milvus*, *Rostrhamus* e outros.

2 - As “águias-pescadoras” dos gêneros *Haliaeetus* e *Ichthyophaga* formam um grupo de aves consideradas derivadas dos “kites” que podem ser necrófagas, mas a maioria alimenta-se de peixes.

3 - Os “abutres do Velho Mundo” são representados por oito gêneros de aves necrófagas (*Gypaetus*, *Neophron*, *Necrosyrtes*, *Gyps*, *Aegypius*, *Torgos*, *Trigonoceps* e *Sarcogyps*) e alguns intermediários como *Gypobierax angolensis*, que possui similaridades com as “águias-pescadoras”.

4 - As “águias-serpentes”, grupo constituído por cinco gêneros (*Circaetus*, *Terathopius*, *Spilornis*, *Dryotrionchis* e *Eutriorchis*), são aves que apresentam estruturas relativamente primitivas, segundo Thiollay (*op. cit.*), tais como o tarsometatarso desprovido de penas.

5 - Os Accipitridae dos gêneros *Circus*, *Polyboroides* e *Geranoospiza* formam outro grupo, que partilha semelhanças tais como a cabeça estreita, o bico fraco, o tarsometatarso longo e o quarto dedo curto, mas Thiollay (*op. cit.*) comenta que essas características podem ser adaptações convergentes relacionadas à alimentação arborícola.

6 - Os “gaviões-pardais” correspondem a 58 espécies, dentre elas o gênero mais numeroso da família, *Accipiter*, e outros restritos às florestas tropicais como *Urotriorchis*, *Megatriorchis* e *Erythrotriorchis*.

7 - Os “sub-buteoninos” cuja maioria é restrita ao Novo Mundo, correspondem aos representantes dos gêneros *Leucopternis*, *Buteogallus*, *Parabuteo*, *Busarellus*, *Geranoaetus*, *Harpyhaliaetus* e talvez *Geranospiza*, sendo que este último pode ser incluído no grupo 5, como visto anteriormente.

8 - O grupo dos “búteos”, representado por 28 espécies pertencentes ao gênero *Buteo*, ocorre em sua maioria na região Neotropical, mas apresenta formas distribuídas no Velho Mundo. Podem ser subdivididos em pequenos, de asas curtas e caudas longas (e.g., *Buteo nitidus*), médios como *B. brachyurus* e grandes com asas longas e caudas curtas como *B. albicaudatus* e *B. polyosoma*.

9 - Quatro grandes águias florestais como as neotropicais, *Harpia* e *Morphnus*, *Pithecophaga* das Filipinas e *Harpyopsis* da Nova Guiné formam o grupo das maiores e mais possantes aves de rapina atuais, que podem ser consideradas formas relictuais, descendentes de linhagens muito antigas, de acordo com Thiollay (*op. cit.*).

10 - O último grupo corresponde às “águias-verdadeiras” ou “águias-de-bota”, assim chamadas por possuírem o tarsometatarso emplumado. São cosmopolitas e de parentesco muito próximo ao gênero *Aquila* e a outros como *Spizastur*, *Polemaetus*, *Lophaetus*, *Stephanoaetus*, *Oroaetus*, *Hieraaetus* e *Spizaetus*.

Quanto à anatomia comparada, Fürbringer (1888), Pycraft (1902) e Sushkin (1905) foram, provavelmente, os pioneiros no estudo osteológico dos Falconiformes. Suas descrições e comparações puderam ser utilizadas como ferramentas por outros autores, para a compreensão das variações morfológicas

do esqueleto dessas aves. No entanto, a série de trabalhos de Jollie (1976, 1977a-c) foi certamente a maior obra dedicada a essa questão. Quanto à osteologia craniana dos Accipitridae, Jollie (1977c) foi enfático ao afirmar que nenhuma das subfamílias poderia ser caracterizada com base no esqueleto craniano. Desde então, parece ter havido uma estase na produção de trabalhos que investigassem o esqueleto de representantes da família Accipitridae com finalidade sistemática. Assim, estudos como estes se tornaram cada vez mais raros, ainda que extremamente necessários (Olson, 1985).

Além das contribuições de Olson (1982, 1987), Holdaway (1994) foi um dos autores mais recentes a resgatar evidências da anatomia comparada e as utilizar na construção de uma hipótese filogenética. Empregando metodologias cladistas e comparando estruturas do esqueleto craniano e pós-craniano, propôs uma filogenia para a família Accipitridae dividindo-a em sete subfamílias (Tabela 1).

Nas últimas décadas, com o desenvolvimento da biologia molecular e das técnicas de extração e seqüenciamento de DNA, foi realizada uma série de estudos utilizando conjuntos genéticos diversos. Os trabalhos de Haring *et al.* (2001), Riesing *et al.* (2003), Kruckenhauser *et al.* (2004), Wink & Sauer-Gürth (2004), Helbig *et al.* (2005), Lerner & Mindell (2005), Griffiths *et al.* (2007), Lerner *et al.* (2008), Amaral *et al.* (2006) e Amaral (2008) trouxeram importantes contribuições para a compreensão dos processos evolutivos, relações filogenéticas e relações menos inclusivas acerca da família Accipitridae.

Neste contexto, Lerner & Mindell (2005) e Griffiths *et al.* (2007) sugerem que as subdivisões ou subfamílias propostas previamente para os Accipitridae não correspondem a grupos monofiléticos. Dessa maneira, Lerner & Mindell (*op. cit.*) com base em marcadores nucleares e mitocondriais, reconfiguram parte das

subfamílias já propostas na literatura, propondo duas novas subfamílias (Tabela 1).

### 1.3. Gaviões buteoninos

De distribuição predominantemente Neotropical, com exceção de algumas formas do gênero *Buteo* que ocorrem no Velho Mundo, os buteoninos são reconhecidos por possuírem asas longas e largas, bem como pernas e cauda relativamente curtas, e podem ocorrer em diferentes composições de habitats.

Tradicionalmente, os gaviões buteoninos, correspondem às aves do gênero *Buteo* e outros historicamente relacionados, conhecidos como sub-buteoninos (Amadon, 1982): *Parabuteo*, *Buteogallus*, *Leucopternis*, *Geranoaetus*, *Harpyhaliaetus*, *Heterospizias* e *Busarellus*. Dentre as subdivisões da família Accipitridae vistas anteriormente, foram separados por diversas vezes em uma subfamília (Buteoninae), com composição genérica variável conforme as diferentes propostas (Pycraft, 1902; Peters 1931; Hellmayr & Conover, 1949).

Lerner & Mindell (2005), com dados moleculares, validam a subfamília Buteoninae e nela incluem os gêneros *Buteo*, *Geranoaetus*, *Parabuteo*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis*, *Ictinia*, *Rostrhamus*, *Geranoospiza* *Busarellus* e *Heterospizias*; embora sem amostrar os dois últimos. A proposta filogenética de Holdaway (1994), com base em osteologia, mostra-se neste aspecto, extremamente discordante dos dados moleculares. Os gaviões buteoninos aparecem em um clado extremamente diverso (nomeado pelo autor como Accipitrinae), o qual inclui outros gêneros de Accipitridae, representantes de outros subgrupos (Milvinae, Aquilinae).

Pelas propostas que constam na literatura, não existe um consenso quanto à composição taxonômica dos Buteoninae. A não congruência das evidências

moleculares com os estudos osteológicos torna-se um fator importante para se questionar o monofiletismo desta subfamília.

Além da dificuldade em se estabelecer os gêneros incluídos na subfamília Buteoninae e a sua validade como táxon monofilético, outros problemas aparecem constantemente em trabalhos relacionados à sistemática dessas aves.

O monofiletismo do gênero *Buteo* foi questionado por Riesing *et al.* (2003), sendo que espécies de tamanho reduzido, tais como *B. nitidus*, *B. magnirostris* e *B. leucorrhous*, são constantemente transferidas a gêneros monotípicos como *Asturina*, *Rupornis* e *Pernohierax*, respectivamente (Brown & Amadon, 1968; Riesing *et al.*, 2003, Lerner *et al.*, 2008). Amadon (1982) considera *Asturina* como um gênero típico do grupo dos sub-buteoninos e versa sob a possibilidade de se incluir *Buteogallus* e *Leucopternis* nesse mesmo gênero. No entanto o não-monofiletismo de *Buteogallus* e *Leucopternis* foi levantado por Amaral *et al.* (2006) e corroborado por Lerner *et al.* (2008).

Ainda que o número de inferências filogenéticas para os Accipitridae tenha crescido exponencialmente nos últimos anos, é unânime a falta de correspondência entre a classificação tradicional e os componentes resgatados por essas filogenias. Assim, questões como a divisão da família em grupos, bem como as relações menos inclusivas tornam-se pontos que merecem grande atenção. Ao passo que estudos anatômicos sob uma ótica filogenética são, neste caso, quase inexistentes, a comparação dessas informações aos dados moleculares torna-se necessária.



**Tabela 1:** Diferentes propostas de subdivisões da família Accipitridae com a respectiva nomenclatura adotada pelos autores e parte dos gêneros inclusos nos agrupamentos:

<b>Pyrcraft (1902)</b>	<b>Peters (1931)</b>
1 - ELANINAE ( <i>Elanus</i> )	1 - PANDIONINAE ( <i>Pandion</i> )
2 - MILVINAE ( <i>Haliaeetus, Ictinia, Rostbramus</i> )	2 - ELANINAE ( <i>Elanus, Chelictinia</i> )
3 - PERNINAE ( <i>Leptodon, Pandion</i> )	3 - MILVINAE ( <i>Harpagus, Ictinia, Rostbramus,</i> )
4 - AQUILINAE ( <i>Aquila, Spizaetus</i> )	4 - PERNINAE ( <i>Elanoides, Leptodon</i> )
5 - VULTURINAE ( <i>Gyps, Necrosyrtes</i> )	5 - AEGYPIINAE ( <i>Gyps, Necrosyrtes</i> )
6 - CIRCAETINAE ( <i>Circaetus</i> )	6 - CIRCAETINAE ( <i>Circaetus</i> )
7 - CIRCINAE ( <i>Circus, Geranospiza</i> )	7 - CIRCINAE ( <i>Circus, Geranospiza</i> )
8 - THRASAETINAE ( <i>Harpia, Morphnus</i> )	8 - BUTEONINAE ( <i>Busarellus, Buteo, Buteogallus, Geranoaetus, Harpyhaliaetus, Leucopternis, Parabuteo, Harpia, Haliaeetus, Aquila, Spizaetus</i> )
9 - URUBITINGINAE ( <i>Buteogallus</i> )	9 - ACCIPITRINAE ( <i>Accipiter, Heterospizias</i> )
10 - BUTEONINAE ( <i>Busarellus, Buteo, Geranoaetus, Leucopternis, Parabuteo</i> )	
11 - ACCIPITRINAE ( <i>Accipiter</i> )	
<b>Hellmayr &amp; Conover (1949)</b>	<b>Amadon &amp; Bull (1988)</b>
1 - PANDIONINAE ( <i>Pandion</i> )	1 - ELANINAE ( <i>Gampsonyx, Elanus</i> )
2 - ELANINAE ( <i>Elanus</i> )	2 - MILVINAE ( <i>Harpagus, Ictinia, Rostbramus</i> )
3 - MILVINAE ( <i>Harpagus, Rostbramus, Ictinia</i> )	3 - PERNINAE ( <i>Elanoides, Leptodon,</i> )
4 - PERNINAE ( <i>Elanoides, Leptodon</i> )	4 - AEGYPIINAE ( <i>Gyps, Necrosyrtes</i> )
5 - CIRCINAE ( <i>Circus, Geranospiza</i> )	5 - CIRCAETINAE ( <i>Circaetus</i> )
6 - BUTEONINAE ( <i>Busarellus, Buteo, Buteogallus Harpyhaliaetus, Parabuteo, Leucopternis, Morphnus Harpia, Haliaeetus, Aquila, Spizaetus</i> )	6 - “SEA EAGLES” ( <i>Haliaeetus</i> )
7 - ACCIPITRINAE ( <i>Accipiter, Heterospizias</i> )	7 - “HARPY EAGLES” ( <i>Harpia</i> )
	8 - AQUILINAE ( <i>Aquila, Spizaetus</i> )
	9 - SUB-BUTEOS ( <i>Busarellus, Buteo, Buteogallus, Geranoaetus, Harpyhaliaetus, Heterospizias, Leucopternis, Parabuteo, Geranospiza</i> )
	10 - ACCIPITRINAE ( <i>Accipiter</i> )
<b>Holdaway (1994)</b>	<b>Lerner &amp; Mindell (2005)</b>
1 - ELANOIDINAE ( <i>Elanoides</i> )	1 - ELANINAE ( <i>Elanus</i> )
2 - ELANINAE ( <i>Elanus, Gampsonyx</i> )	2 - MILVINAE ( <i>Milvus</i> )
3 - GYPAETINAE ( <i>Pernis, Gypaetus, Necrosyrtes, Aegyptius, Gyps, Polyboroides, Circaetus</i> )	3 - PERNINAE ( <i>Leptodon</i> )
4 - CIRCINAE ( <i>Circus, Geranospiza</i> )	4 - MELIERAXINAE ( <i>Melierax</i> )
5 - MACHAERHAMPHINAE ( <i>Machaerhamphus</i> )	5 - AEGYPIINAE ( <i>Gyps, Necrosyrtes</i> )
6 - MILVINAE ( <i>Buteogallus, Milvus, Haliastur, Haliaeetus, Ichthyophaga</i> )	6 - GYPAETINAE ( <i>Gypaetus</i> )
7 - ACCIPITRINAE ( <i>Busarellus, Buteo, Geranoaetus, Heterospizias, Leucopternis, Parabuteo, Harpagus, Ictinia, Harpia, Morphnus, Aquila, Spizaetus, Melierax, Accipiter</i> )	7 - CIRCAETINAE ( <i>Circaetus</i> )
	8 - CIRCINAE ( <i>Circus</i> )
	9 - POLYBOROIDINAE ( <i>Polyboroides</i> )
	10 - HALIAEETINAE ( <i>Haliaeetus</i> )
	11 - HARPIINAE ( <i>Harpia</i> )
	12 - AQUILINAE ( <i>Aquila, Spizaetus</i> )
	13 - BUTEONINAE ( <i>Busarellus, Buteo, Buteogallus, Geranoaetus, Harpyhaliaetus, Heterospizias, Leucopternis, Parabuteo, Geranospiza, Ictinia, Rostbramus</i> )
	14 - ACCIPITRINAE ( <i>Accipiter</i> )

## **2. OBJETIVOS**

1. Contribuir para o conhecimento da osteologia craniana das aves da família Accipitridae, de forma comparada.
2. A partir dos caracteres provenientes da osteologia craniana, criar hipóteses de relacionamento testáveis para os gaviões buteoninos e táxons historicamente relacionados a essas aves.
3. Comparar as relações aqui obtidas com os conhecimentos prévios sobre a filogenia do grupo, buscando verificar a congruência ou não-congruência, entre os componentes resgatados, principalmente, em hipóteses geradas a partir de dados moleculares.

## **3. JUSTIFICATIVA**

Visto a relativa insuficiência na literatura de estudos de anatomia comparada para o grupo em questão, este trabalho torna-se importante para gerar conhecimentos que possam vir a ser utilizados em estudos posteriores. Dados como estes podem servir como aporte morfológico a estudos anatômicos diversos, bem como na identificação de material fóssil.

Uma vez que os arranjos sistemáticos das Aves Accipitridae em níveis de subfamílias e gêneros, foram propostos no passado com base em similaridades de comportamento e em raras ocasiões, utilizando-se de caracteres morfológicos, faz-se necessário um estudo osteológico detalhado sob a ótica da sistemática filogenética, afim de contribuir para a construção de um sistema classificatório filogeneticamente mais informativo.

## 4. MATERIAIS E MÉTODOS

### 4.1. Material de estudo

O material utilizado neste estudo pertence às coleções anatômicas de aves das seguintes instituições: Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo (AZUSP) e Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ). Foi examinado um total de 98 esqueletos referentes a táxons pertencentes à ordem Falconiformes, totalizando 45 espécies. No entanto, apenas alguns táxons (n=34) foram utilizados como terminais para as análises filogenéticas. A listagem completa do material, com os dados disponíveis referentes aos exemplares encontra-se no Anexo I.

Grande parte deste material encontrava-se previamente preparado e incorporado ao acervo das referidas coleções. Quando os espécimes estavam em meio líquido ou haviam sido recentemente coletados, as aves foram descarnadas e os esqueletos preparados com auxílio de larvas de *Dermestes* sp., ou por processos de cozimento e maceração das carcaças (Alvarenga, 1992). Tais procedimentos foram realizados nos laboratórios e dermestários do Museu de História Natural de Taubaté e do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

A nomenclatura anatômica adotada na descrição dos caracteres osteológicos segue principalmente Baumel & Witmer (1993), sendo que em alguns casos foi necessário o uso de terminologias adicionais, de outros autores como Howard (1929), Cracraft (1968) e Livezey & Zusi (2006). A nomenclatura taxonômica segue a utilizada por Fergusson-Lees & Christie (2001).

Os esqueletos foram fotografados com câmera digital Kodak DX6490 e, quando necessário, observados e fotografados em estereomicroscópio Opton modelo Tim-2T equipado com câmera digital DCM-35. Foram realizadas algumas medidas nos crânios com paquímetro Mitutoyo de 0,1mm de precisão.

#### **4.2. Análises filogenéticas**

Para a construção das hipóteses de relacionamento foram utilizadas as metodologias da Escola de Sistemática Cladista proposta inicialmente por Hennig (1950, 1966), desde então, constantemente desenvolvida e aperfeiçoada por diversos autores (Wiley, 1980; Nelson & Platnick, 1981; Rieppel, 1988; de Pinna, 1991). Para a análise dos dados foi adotado o princípio da parcimônia (Wiley, 1981; Farris, 1983; Amorin, 1997; Kitching *et al.*, 1998; Farris, 2008).

Os diferentes estados dos caracteres relativos às estruturas do esqueleto, variáveis entre os terminais (homologias primárias *sensu* de Pinna, *op. cit.*) foram tabulados em uma matriz de caracteres no programa Nexus Data Editor (NDE) versão 0.50 (Page, 1998) que se encontra disponível no Anexo II. Esses estados foram codificados numericamente (0, 1, 2...), códigos esses que não expressam a polaridade das séries de transformação, sendo esta definida posteriormente a partir do ponto de enraizamento das topologias (Nixon & Carpenter, 1993).

A raiz foi determinada no terminal *Pandion haliaetus*, ao passo que a grande maioria dos trabalhos que se dedicaram a estudar questões filogenéticas dos grupos em questão, recuperou essa família monotípica (Pandionidae) como grupo-irmão dos Accipitridae (Holdaway, 1994; Helbig *et al.*, 2005; Lerner & Mindel, 2005; Ericson *et al.*, 2006; Griffiths *et al.*, 2007; Lerner *et al.*, 2008; Brito, 2008).

Depois de estabelecida a matriz com as informações sobre as variações morfológicas contempladas entre os terminais de interesse, ela foi submetida às análises de parcimônia e otimização dos caracteres no programa PAUP\* 4.0b 10 (Swofford, 2001).

Uma busca exata pelo diagrama mais parcimonioso não pôde ser utilizada, uma vez que a dimensão da matriz não a permitia (número de terminais maior que 13), portanto foi realizada uma busca heurística com o algoritmo TBR (“tree-bisection-reconnection”) considerado o mais robusto entre os disponíveis (Kitching *et al.*, 1998).

Para a obtenção do(s) diagrama(s) mais parcimonioso(s) foram implementados alguns comandos no programa e alterados alguns padrões de análise, originalmente nele disponíveis. O número de réplicas de busca durante o procedimento de rearranjo de ramos (“Branch-Swapping”) foi alterado de 10 para 1000, mantendo-se duas árvores salvas a cada ciclo de busca (o padrão do programa é uma). A adição de terminais a cada réplica não seguiu o padrão da ordem da matriz, mas sim executada de forma aleatória (“AddSeq=Random”), afim de se evitar um possível encontro repetido de árvores subótimas. Quando necessário, optou-se por incrementar em 100 o número de árvores salvas na memória do programa (“Maxtrees”) e foi selecionada a opção de colapso quando os ramos apresentassem comprimento mínimo igual à zero (“Collapse=MinBrlen”). Os cálculos dos índices de consistência (IC) e índices de retenção (IR) para cada caráter (Anexo III) e para as topologias (Figuras 1 e 2) foram efetuados no mesmo programa.

Os caracteres multiestados foram considerados como não-ordenados, uma vez que para este grupo taxonômico, não foram encontradas informações na literatura e tampouco foi possível constatar em meio às observações das

variações de um caráter, sobre uma possível ordem nas séries de transformação dos estados.

O critério adotado para otimização dos caracteres em caso de ambigüidade das séries de transformação foi ACCTRAN, ainda que discutível (Agnarsson & Miller, 2008), pois acredita-se que melhor preserva as hipóteses de homologia primária e, preferencialmente, facilita o aparecimento de reversões em detrimento das demais homoplasias (paralelismos e convergências) (de Pinna, 1991).

Após uma primeira análise dos dados da matriz, foram calculados diagramas de consenso estrito e de maioria, a título de comparação, e os índices de decaimento ou suportes de Bremer, valores esses que expressam a quantidade de passos adicionais que é necessária para que um determinado ramo seja colapsado. Por fim, foram mapeados e listados os caracteres e seus estados que se comportaram como sinapomorfias nos clados que se formaram na árvore de consenso.

Com a finalidade de avaliar o impacto do conjunto de dados da matriz sobre a resolução da topologia, foram realizados procedimentos de ponderação sucessiva (Farris, 1969; Goloboff, 1993; Carpenter, 1988 e 1994). A ponderação sucessiva (ou pesagem *a posteriori*) consiste em um processo cíclico, onde a partir de uma primeira análise, quando se obtêm diversas árvores igualmente parcimoniosas, o programa atribui pesos diferenciais aos caracteres com base na média dos índices de consistência re-escalados (RC), sendo feita uma nova análise. O processo foi repetido até que o comprimento das árvores e o número de árvores salvas permanecessem estáveis. Em seguida, foi calculado um diagrama de consenso estrito, sendo este posteriormente comparado às

árvores originais, obtidas a partir das análises sem pesagem, como sugerido em Platnick *et al.* (1991).

O objetivo desse procedimento foi reduzir o número de árvores salvas, bem como obter uma melhor resolução da topologia de consenso das árvores originais. Dessa maneira, os caracteres foram pesados segundo a congruência entre eles, diferentemente do que ocorre, por exemplo, em procedimentos de pesagem *a priori*, que determinam pesos a caracteres anteriormente a uma primeira análise (Kitching *et al.*, 1998).

Para visualização e edição das árvores obtidas nas análises foram utilizados os programas TreeView 1.6.6 (Page, 2001), Mesquite (Maddison & Maddison, 2004) e o editor de imagens Adobe Photoshop 7.0.1.

## 5. RESULTADOS DISCUTIDOS

### 5.1. Caracteres

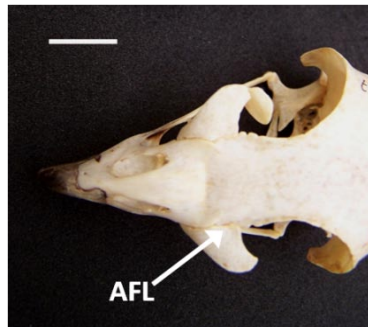
Seguem abaixo as descrições dos 59 caracteres e seus respectivos estados codificados a partir do esqueleto craniano de Accipitridae. Optou-se por apresentá-los seqüencialmente divididos nas regiões cranianas sugeridas por Baumel & Witmer (1993).

Na maioria dos casos, os caracteres são acompanhados por ilustrações (escala=1cm) de exemplares que representam os estados observados, sendo que, para a compreensão da distribuição destes estados entre todos os terminais, pode-se consultar a matriz (Anexo II).

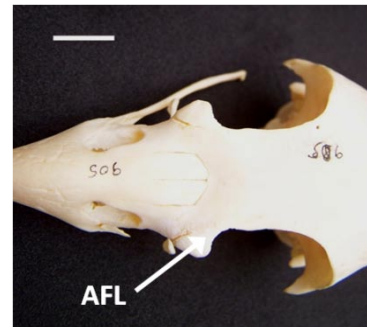
*Os Frontale, Os Parietale, Os Lacrimale, Os Ectethmoidale, Os Mesethmoidale*

#### 1. Articulação frontal-lacrimal:

- 0. não-anquilosada
- 1. anquilosada



(0) *Buteo magnirostris*



(1) *Pandion haliaeetus*

AFL – articulação frontal-lacrimal

#### 2. Extensão da margem do frontal em contato com o lacrimal:

- 0. pequena
- 1. média
- 2. grande

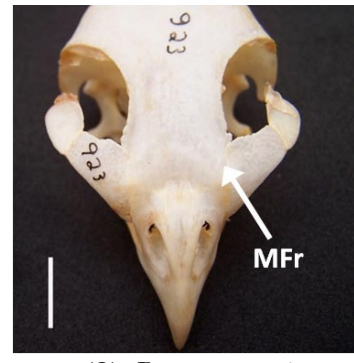




(0) *Pandion haliaeetus*



(1) *Ictinia mississippiensis*



(2) *Buteo magnirostris*

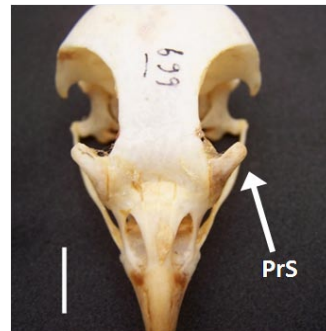
MFr – margem do frontal

3. **Processo supraorbital do lacrimal:**

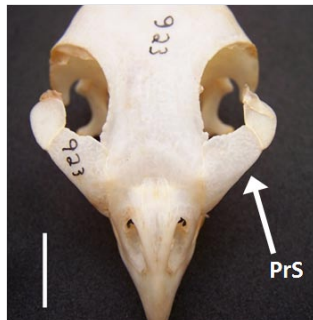
- 0. vestigial
- 1. curto
- 2. médio
- 3. longo



(0) *Pandion haliaeetus*



(1) *Rostbramus sociabilis*



(2) *Buteo magnirostris*



(3) *Necrosyrtes monachus*

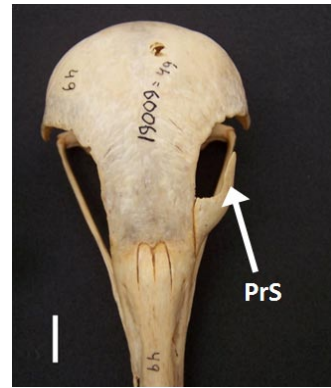
PrS – processo supraorbital

4. **Forma da porção terminal do processo supraorbital do lacrimal:**

- 0. retangular
- 1. afilada



(0) *Buteogallus urubitinga*

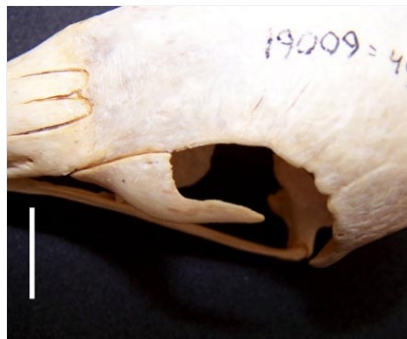


(1) *Necrosyrtes monachus*

PrS – processo supraorbital

5. **Ossó superciliar:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Necrosyrtes monachus*



(1) *Buteo buteo*

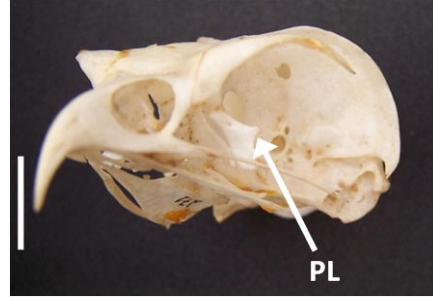
OS – osso superciliar

6. **Projeção lateral do processo orbital do lacrimal:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Ictinia mississippiensis*

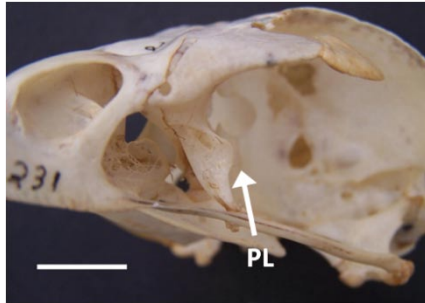


(1) *Elanus leucurus*

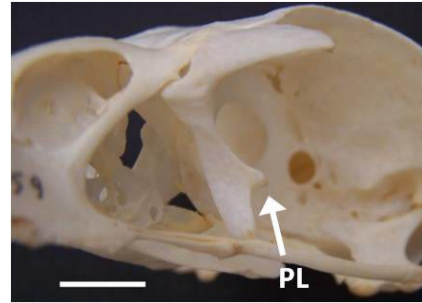
PL – projeção lateral

7. **Forma da projeção lateral do processo orbital do lacrimal:**

- 0. arredondada
- 1. afilada



(0) *Buteo albicaudatus*

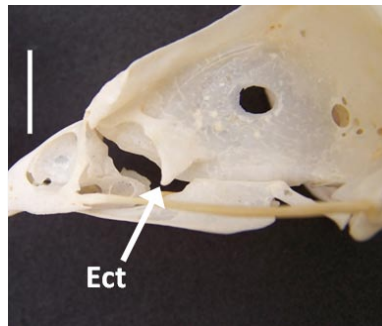


(1) *Buteogallus urubitinga*

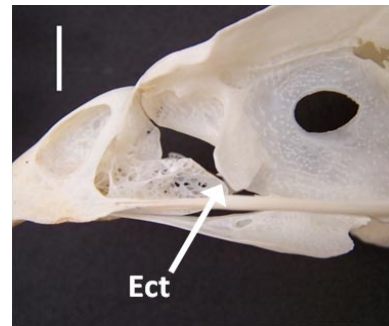
PL – projeção lateral

8. **Forma da margem inferior do ectetimóide:**

- 0. triangular
- 1. retangular



(0) *Elanus leucurus*



(1) *Buteo buteo*

Ect – ectetimóide

9. **Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal:**

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



(1) *Rostbramus sociabilis*

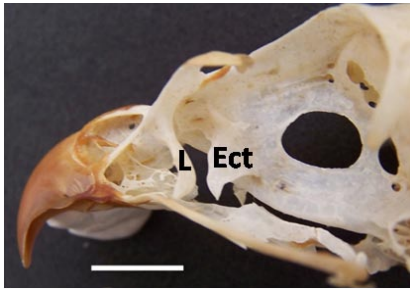


(2) *Geranoaetus melanoleucus*

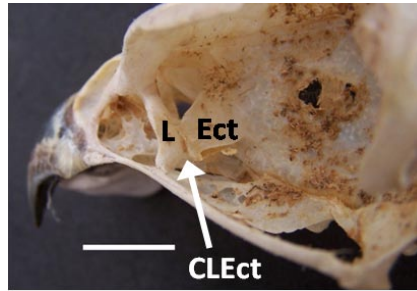
PrO – processo orbital do lacrimal

10. **Contato entre o processo orbital do lacrimal e o ectetimóide formando o complexo lacrimal-ectetimóide:**

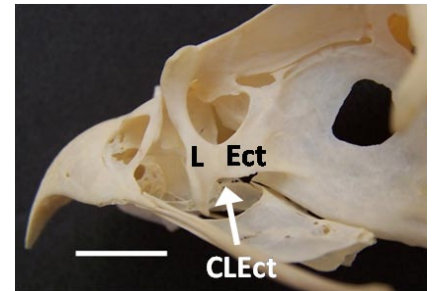
- 0. ausente
- 1. presente e articulado
- 2. presente e anquilosado



(0) *Geranoospiza caerulescens*



(1) *Buteo brachyurus*



(2) *Pandion haliaetus*

L – lacrimal; Ect – ectetimóide; CLEct – complexo lacrimal-ectetimóide

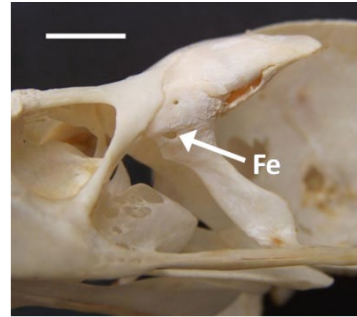
11. **Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal:**

- 0. ausente
- 1. presente





(0) *Buteogallus urubitinga*

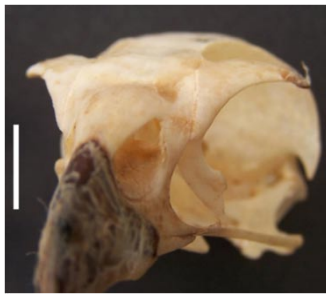


(1) *Aquila chrysaetos*

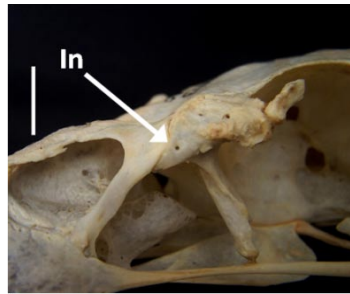
Fe – fenestra

**12. Incisura na Facies articularis frontonasalis do lacrimal:**

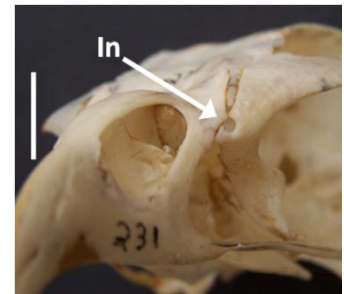
- 0. ausente
- 1. presente, delimitada medialmente por ponte óssea
- 2. presente, não delimitada por ponte óssea



(0) *Accipiter bicolor*



(1) *Haliaeetus leucocephalus*

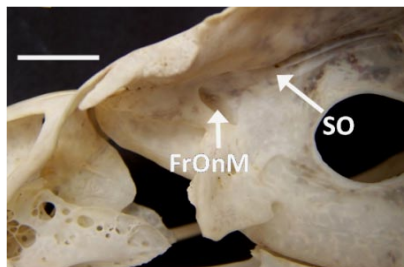


(2) *Buteo albicaudatus*

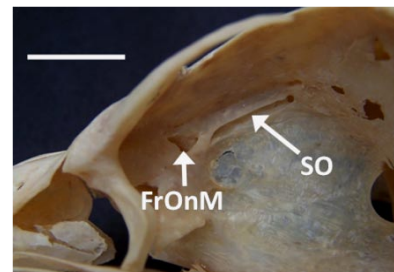
In – incisura

**13. Forâmen orbitonasalis medialis:**

- 0. confluyente ao sulco do nervo olfatório
- 1. não confluyente



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*

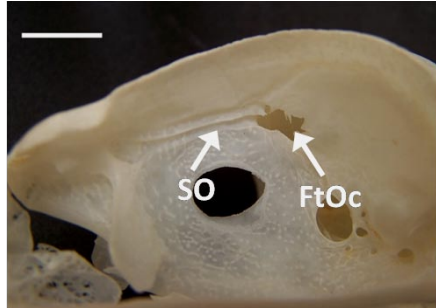


(1) *Necrosyrtes monachus*

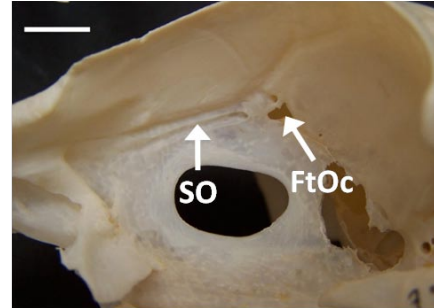
FrOnM – forâmen *orbitonasalis medialis*; SO – sulco do nervo olfatório

14. **Fontículo orbitocranialis:**

- 0. confluyente ao sulco do nervo olfatório
- 1. não-confluyente



(0) *Buteo buteo*

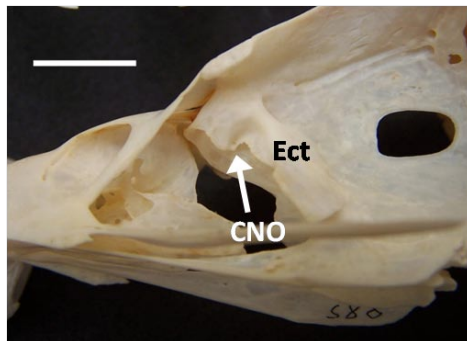


(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

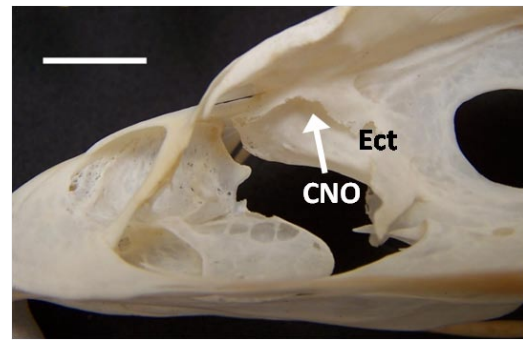
SO – sulco do nervo olfatório; FtOc – fontículo *orbitocranialis*

15. **Capsula nasalis ossea:**

- 0. expandida em direção à margem rostral do ectetímóide
- 1. retraída



(0) *Busarellus nigricollis*

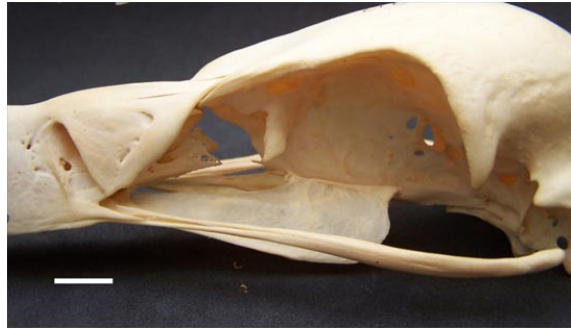


(1) *Spizaetus tyrannus*

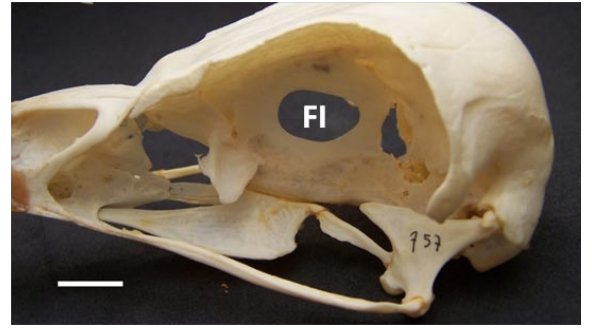
CNO – *capsula nasalis ossea*; Ect – ectetímóide

16. **Fontículo interorbitalis:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Gyps fulvus*

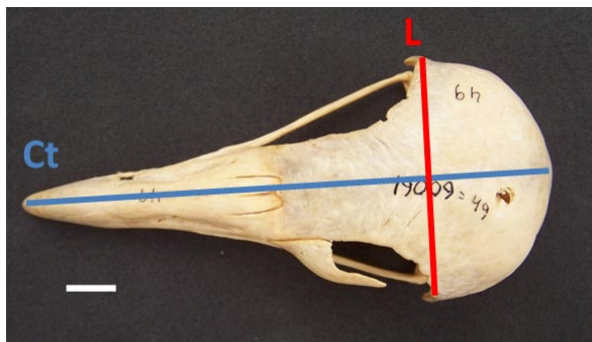


(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

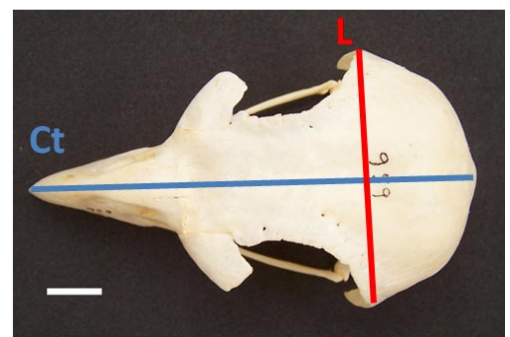
FI – fontículo *interorbitalis*

17. Razão entre largura e comprimento total do crânio:

- 0. entre 0 e 0.5
- 1. entre 0.5 e 1.0



(0) *Necrosyrtes monachus*



(1) *Buteogallus urubitinga*

Ct – comprimento total; L – largura

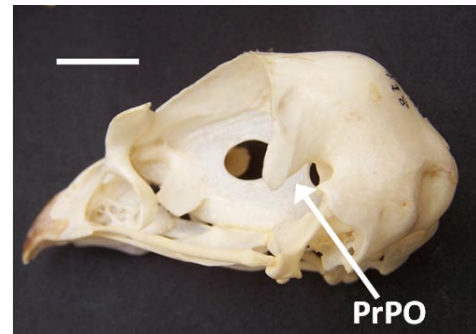
*Os Paraesphenoidale, Basisphenoidale, Laterosphenoidale, Os Squamosum*

18. Forma do processo pós-orbital:

- 0. delgada
- 1. inflada



(0) *Leptodon cayannensis*

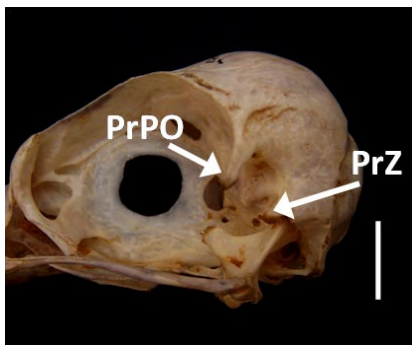


(1) *Heterospizias meridionalis*

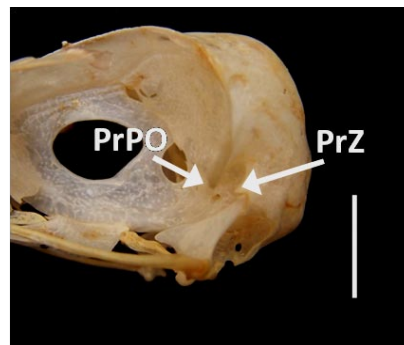
PrPO – processo pós-orbital

19. **Relação entre os processos pós-orbital e zigomático:**

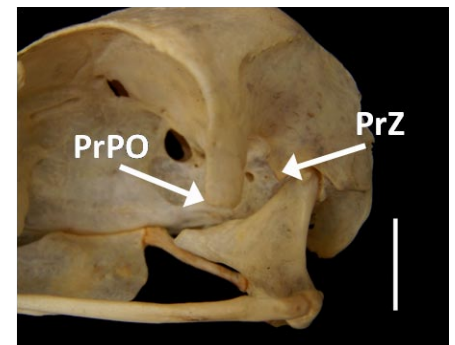
0. extremidade do pós-orbital dorsal à do zigomático
1. extremidade do pós-orbital paralela à do zigomático
2. extremidade do pós-orbital ventral à do zigomático



(0) *Pandion haliaetus*



(1) *Buteo magnirostris*



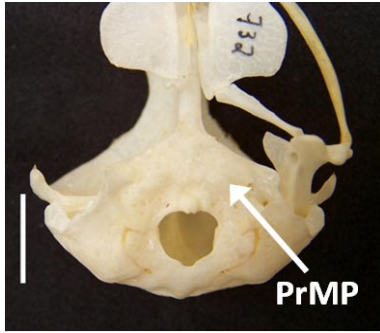
(2) *Haliaeetus leucocephalus*

PrPO – processo pós-orbital; PrZ – processo zigomático

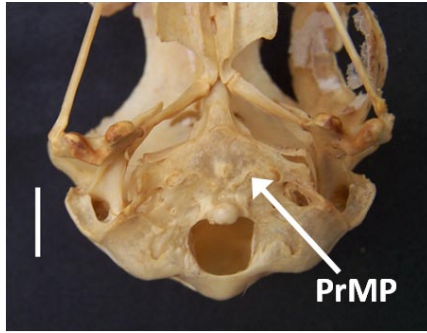
20. **Processo medial da lâmina parasfenoidal:**

0. não evidente
1. evidente e curto
2. evidente e longo

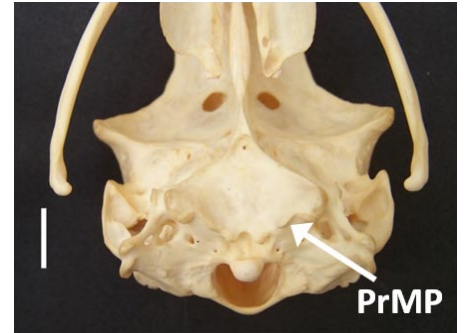




(0) *Elanus leucurus*



(1) *Heterospizias meridionalis*

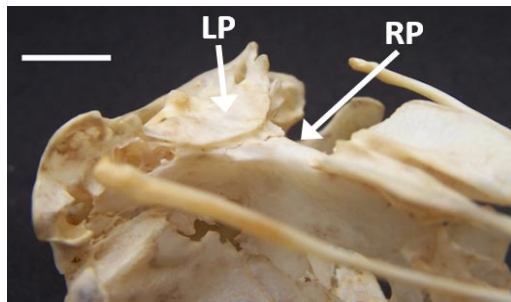


(2) *Gyps fulvus*

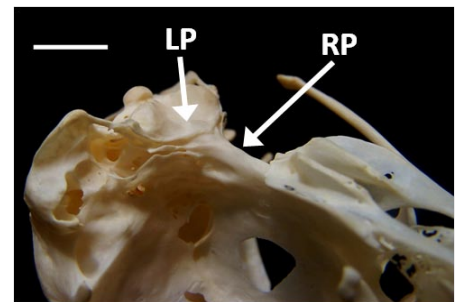
PrMP – processo medial da lâmina parasfenoidal

**21. Inclinação da lâmina parasfenoidal em relação ao rostro do paraesfenóide:**

- 0. plana
- 1. inclinada



(0) *Buteo albicaudatus*

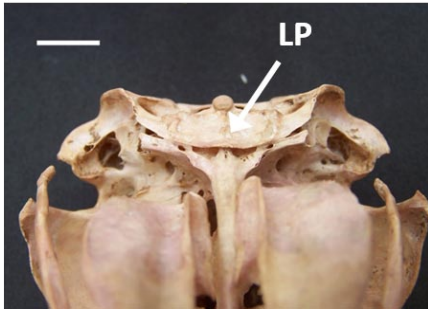


(1) *Pandion haliaetus*

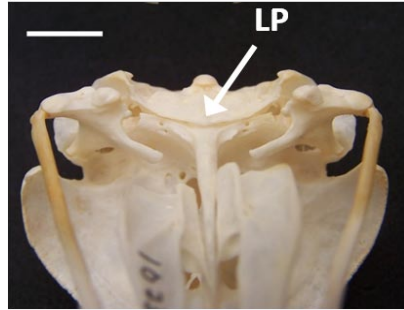
LP – lâmina paraesfenoidal; RP – rostro do paraesfenóide

**22. Fusão da lâmina parasfenoidal ao esfenóide:**

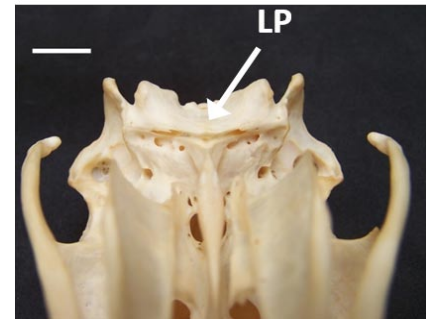
- 0. fusionada lateralmente
- 1. não-fusionada
- 2. fusionada apenas medialmente



(0) *Geranoaetus melanoleucus*



(1) *Spizaetus tyrannus*

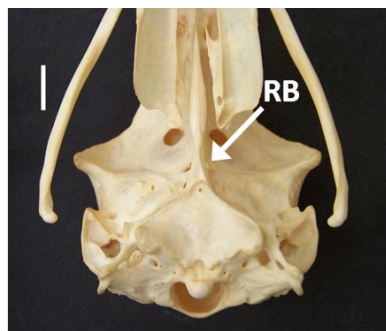


(2) *Gyps fulvus*

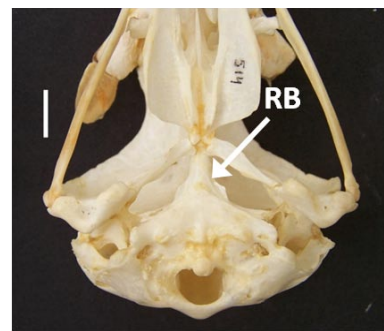
LP – lâmina paraesfenoidal

**23. Forma do rostró do basiesfenóide:**

- 0. afilado
- 1. robusto



(0) *Gyps fulvus*



(1) *Aquila chrysaetos*

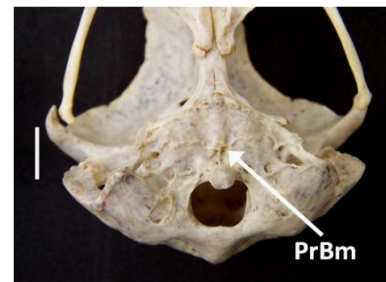
RB – rostró do basiesfenóide

**24. Processo basiparaesfenoidal medial:**

- 0. ausente
- 1. presente em forma de tubérculo



(0) *Leptodon cayanensis*



(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

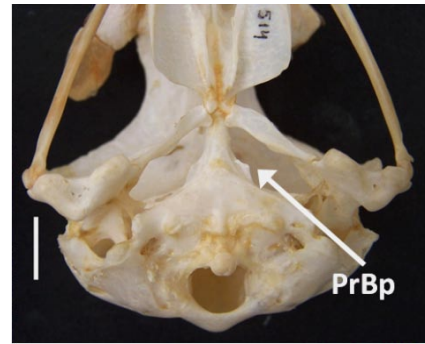
PrBm – processo basiparaesfenoidal medial

25. **Processo basipterigóide:**

- 0. ausente
- 1. vestigial



(0) *Haliaeetus leucocephalus*

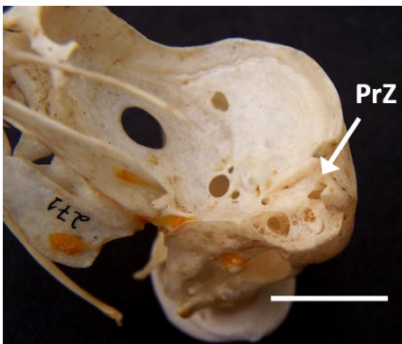


(1) *Aquila chrysaetos*

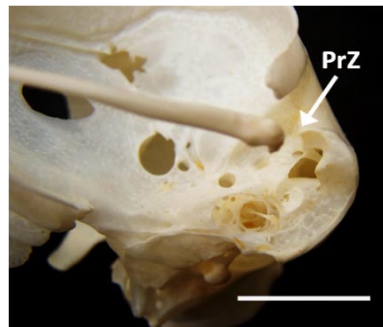
PrBp – processo basipterigóide

26. **Processo zigomático:**

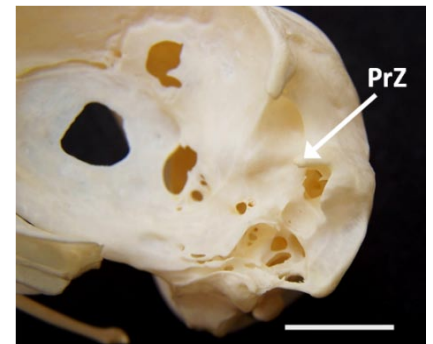
- 0. ausente ou vestigial
- 1. curto
- 2. desenvolvido



(0) *Elanus leucurus*



(1) *Buteo buteo*



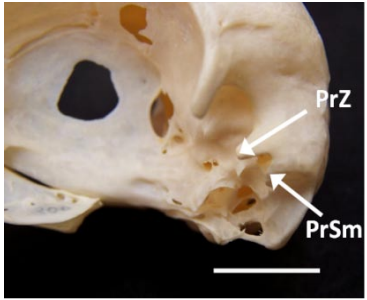
(2) *Pandion haliaetus*

PrZ – processo zigomático

27. **Relação de tamanho entre o processo zigomático e processo suprêmeático:**

- 0. Processo zigomático mais longo que o suprêmeático
- 1. Processo zigomático e suprêmeático com o mesmo tamanho
- 2. Processo zigomático mais curto que o suprêmeático

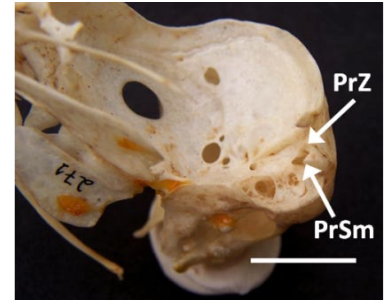




(0) *Pandion haliaetus*



(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

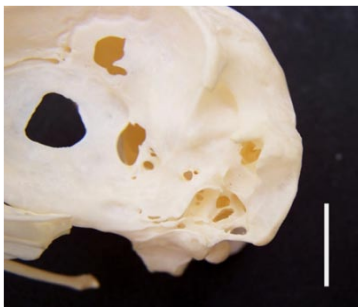


(2) *Elanus leucurus*

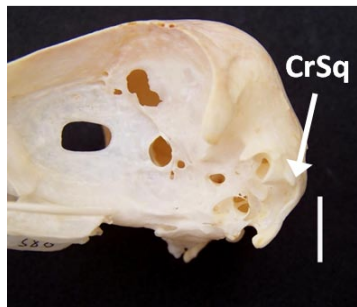
PrZ – processo zigomático; PrSm – processo suprêmeico

28. **Crista do osso esquamosal, caudal ao processo zigomático:**

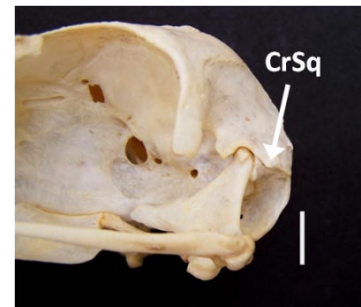
0. ausente
1. vestigial
2. desenvolvida



(0) *Pandion haliaetus*



(1) *Busarellus nigricollis*

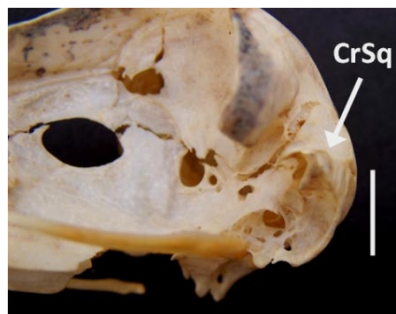


(2) *Haliaeetus leucocephalus*

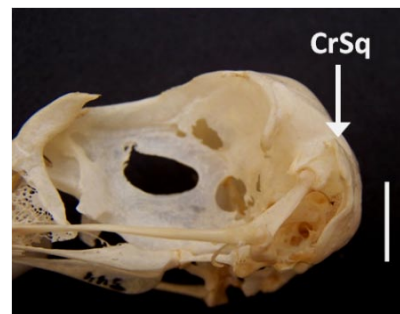
CrSq – crista do osso squamosal

29. **Inclinação da crista do osso esquamosal:**

0. Oblíqua ao processo zigomático
1. Perpendicular ao processo zigomático



(0) *Buteo albicaudatus*

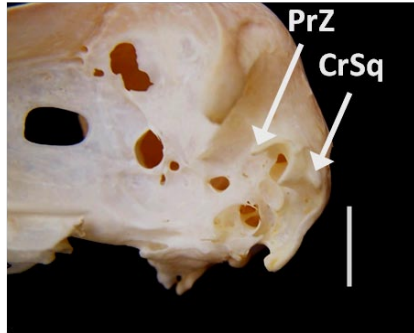


(1) *Circus cyaneus*

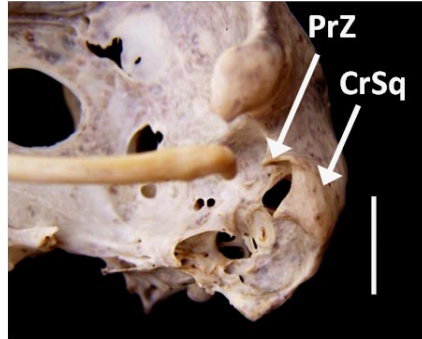
CrSq – crista do osso squamosal

**30. Contiguidade da crista do osso esquamosal ao processo zigomático:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Busarellus nigricollis*

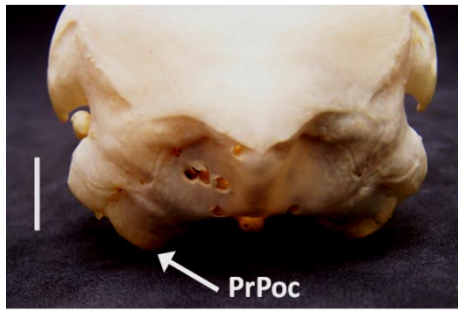


(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

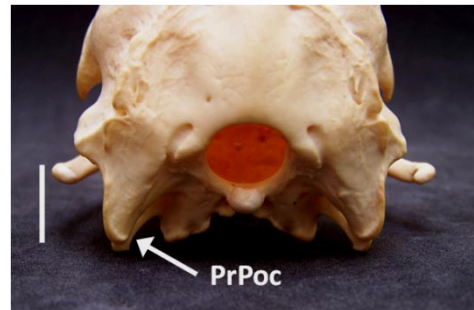
PrZ – processo zigomático; CrSq – crista do osso squamosal

**31. Forma do processo paraoccipital:**

- 0. curta e arredondada
- 1. longa e afilada



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*

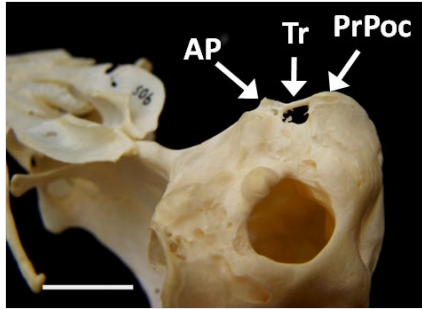


(1) *Gyps fulvus*

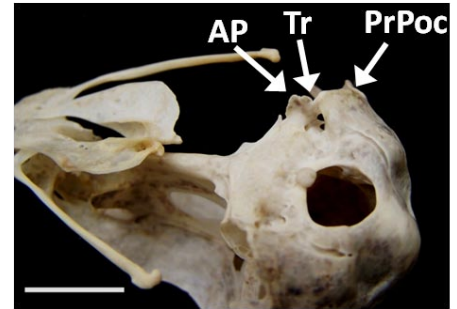
PrPoc – processo paraoccipital

**32. Trabécula óssea que liga a Ala parasphenoidalis ao processo paraoccipital:**

- 0. delgada
- 1. robusta



(0) *Pandion haliaetus*

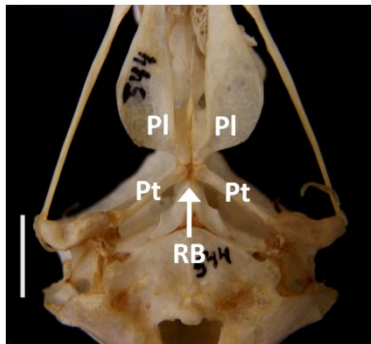


(1) *Parabuteo unicinctus*

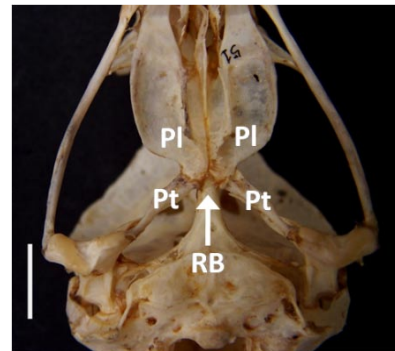
AP – ala parasphenoidales; Tr – trabécula óssea; PrPoc – processo paraoccipital

**33. Articulação pterigóide-palatino:**

0. pterigóides articulam-se ao rostro do basiesfenóide e aos palatinos
1. pterigóides articulam-se apenas aos palatinos



(0) *Circus cyaneus*

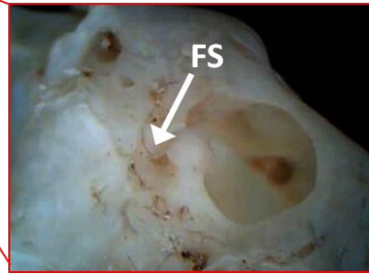
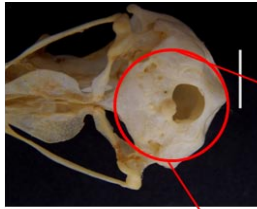


(1) *Pandion haliaetus*

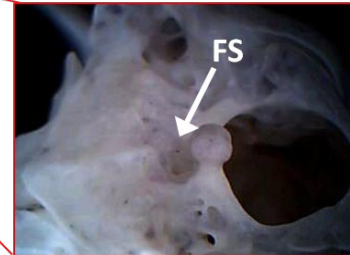
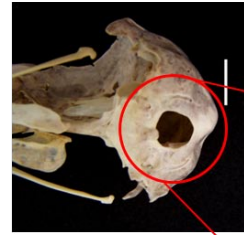
PI – palatino; Pt – pterigóide; RB – rostro do basiesfenóide

**34. Fossa subcondylaris:**

0. rasa
1. profunda



(0) *Rosthramus sociabilis*



(1) *Parabuteo unicinctus*

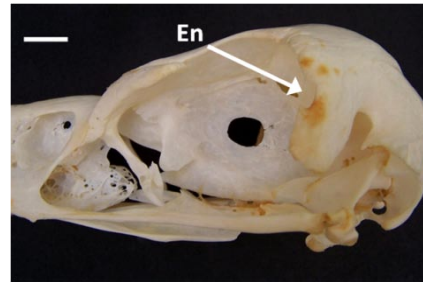
FS – *fossa subcondylaris*

35. **Entalhe na margem orbital do processo pós-orbital:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*



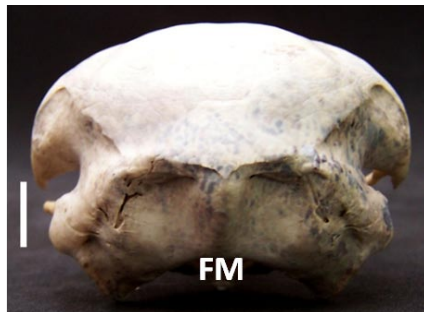
(1) *Harpia harpyja*

En – entalhe

*Os Basioccipitale, Os Exoccipitale, Os Supraoccipitale*

36. **Direção do forâmen magno:**

- 0. ventral
- 1. caudal



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*



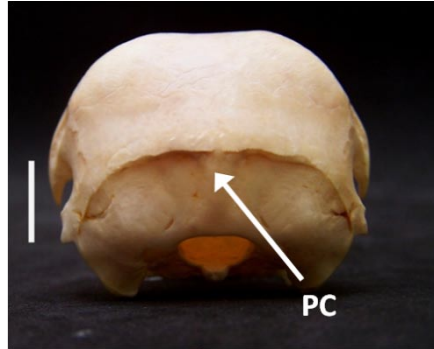
(1) *Gyps fulvus*

FM – forâmen magno

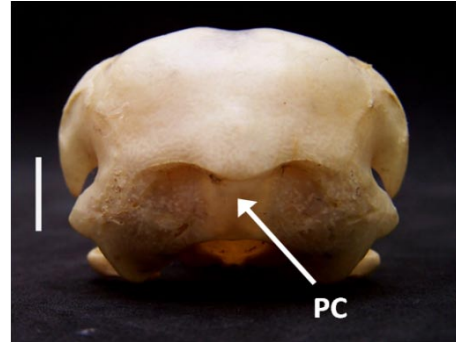


37. **Proeminência cerebelar:**

- 0. pouco diferenciada
- 1. inflada



(0) *Busarellus nigricollis*

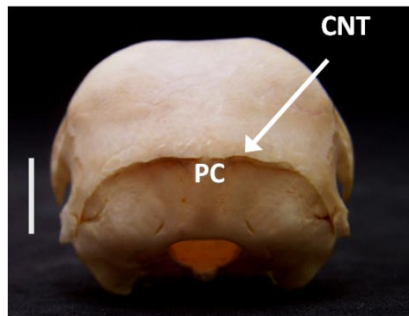


(1) *Heterospizias meridionalis*

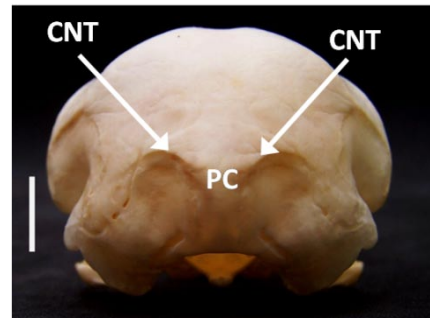
PC – proeminência cerebelar

38. **Crista nuchalis transversa:**

- 0. contínua
- 1. separada pela proeminência cerebelar



(0) *Busarellus nigricollis*



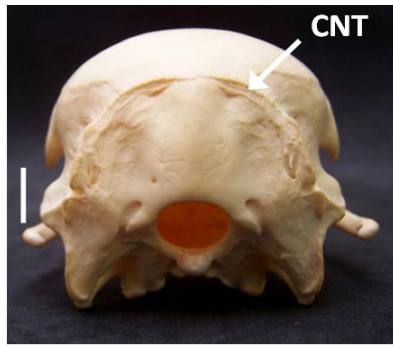
(1) *Spizaetus tyrannus*

PC – proeminência cerebelar; CNT – *crista nuchalis transversa*

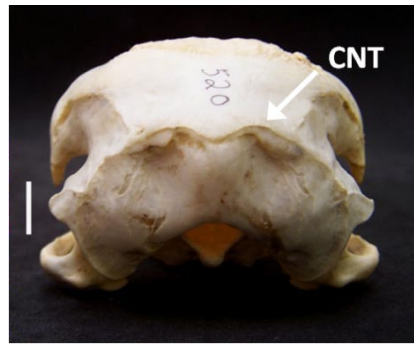
39. **Crista nuchalis transversa:**

- 0. em forma de letra U invertida
- 1. em forma de letra M





(0) *Gyps fulvus*



(1) *Haliaeetus leucocephalus*

CNT – *crista nuchalis transversa*

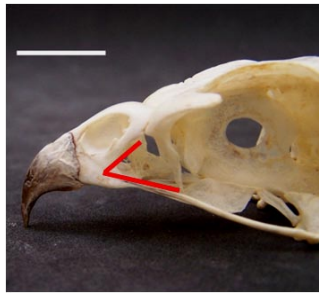
*Ossa Faciei: Os Nasale, Os Premaxillare, Os Maxillare*

40. **Ângulo de inclinação da borda rostral da fenestra anterorbital:**

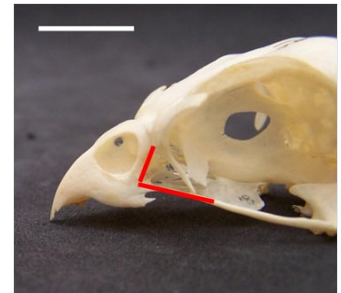
0. fechado
1. aberto
2. quase reto (90°)



(0) *Necrosyrtes monachus*



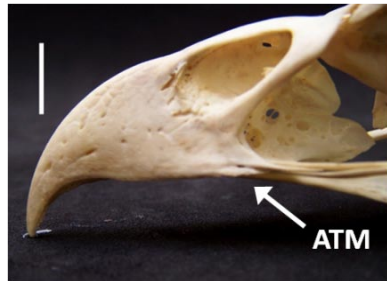
(1) *Buteo magnirostris*



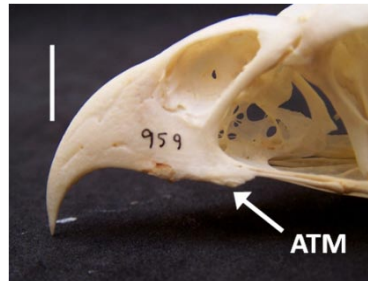
(2) *Ictinia mississippiensis*

41. **Angulus tomialis maxillaris:**

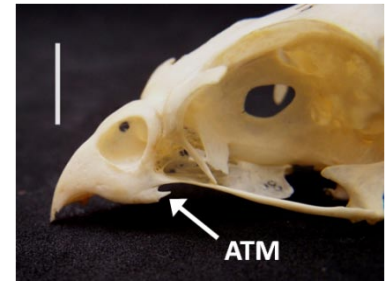
0. plano
1. quadrado
2. denteado



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*



(1) *Buteogallus uribitinga*



(2) *Ictinia mississippiensis*

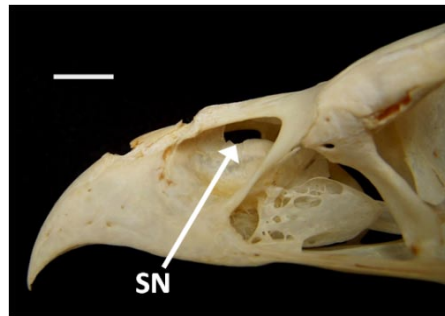
ATM – *angulus tomialis maxillaris*

42. **Septo nasal:**

- 0. não perfurado (ou com pequeno forâmen)
- 1. perfurado



(0) *Haliaeetus leucocephalus*

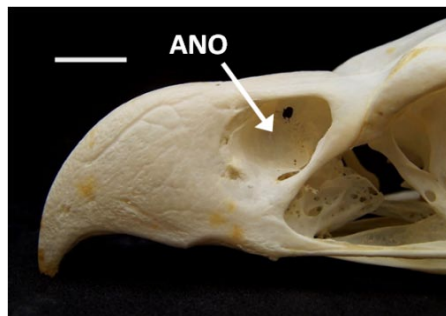


(1) *Aquila chrysaetos*

SN – septo nasal

43. **Apertura nasi ossea:**

- 0. aberta
- 1. recoberta por parte do pré-maxilar



(0) *Harpia harpyja*

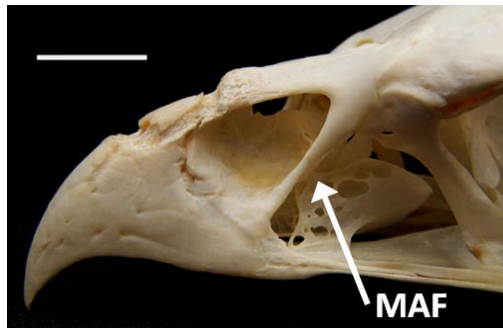


(1) *Gyps fulvus*

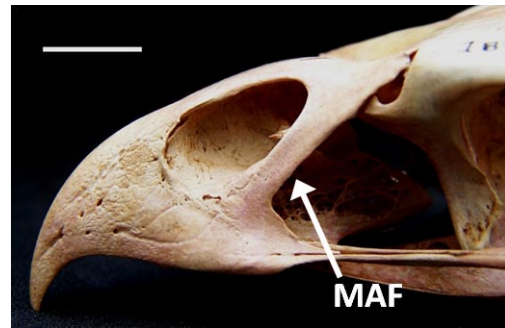
ANO – *apertura nasi ossea*

44. **Forma da margem anterior da fenestra anterorbital:**

- 0. estreita e delgada
- 1. larga e achatada



(0) *Aquila chrysaetos*



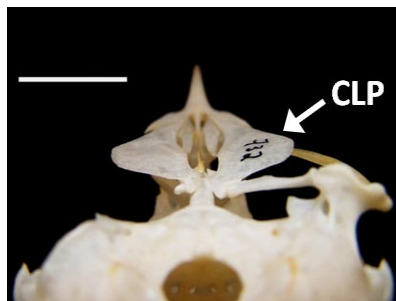
(1) *Geranoaetus melanoleucus*

MAF – margem anterior da fenestra anterorbital

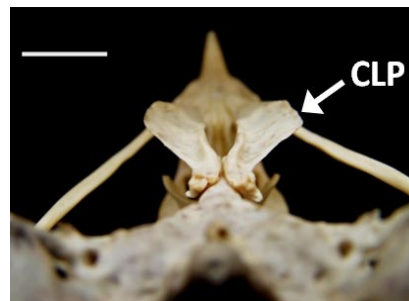
*Os Palatinum, Vomer, Os Pterygoideum, Os Jugale*

**45. Crista lateralis dos ossos palatinos:**

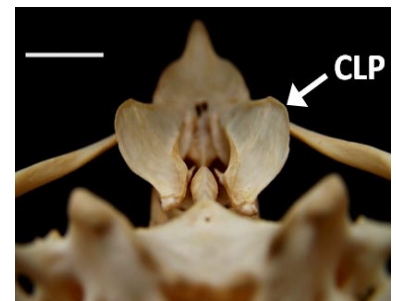
0. Plana
1. Inclínada lateralmente
2. Inclínada ventralmente



(0) *Elanus leucurus*



(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

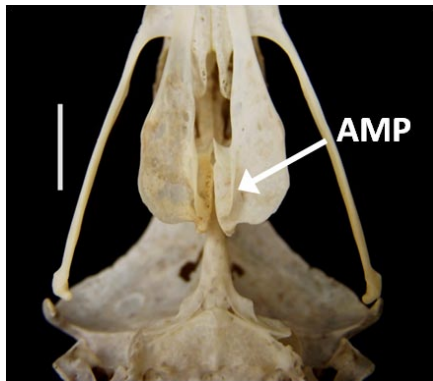


(2) *Gyps fulvus*

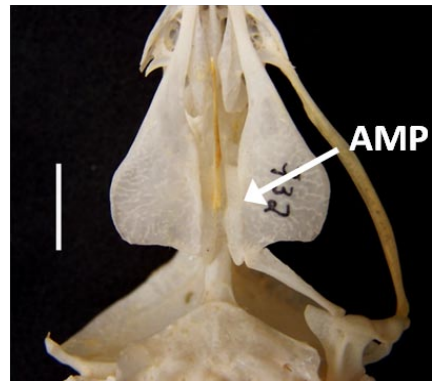
CLP – *crista lateralis* dos palatinos

**46. Ângulo medial dos palatinos:**

0. evidente
1. não evidente



(0) *Parabuteo unicinctus*

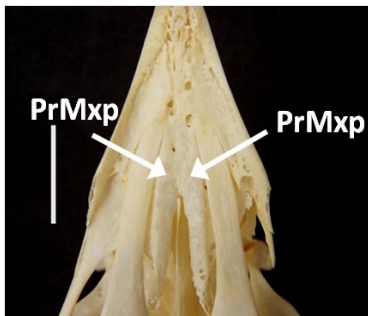


(1) *Elanus leucurus*

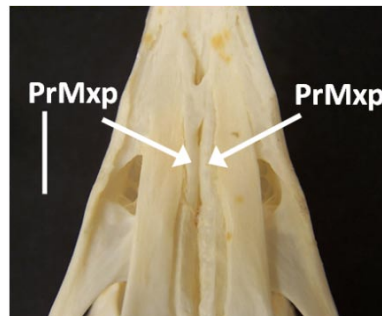
AMP – ângulo medial dos palatinos

**47. Regiões rostrais dos processos maxilopalatinos:**

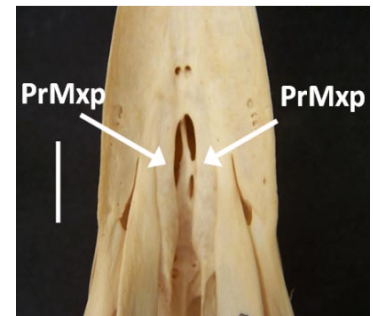
0. anquilosadas
1. próximas, formando uma fossa mediana
2. separadas



(0) *Pandion haliaetus*



(1) *Harpia harpyja*

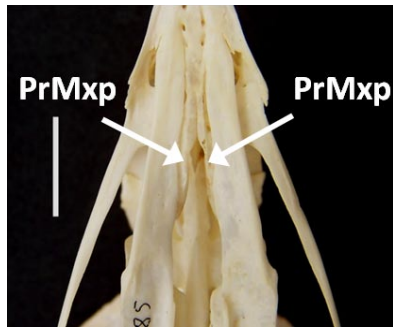


(2) *Gyps fulvus*

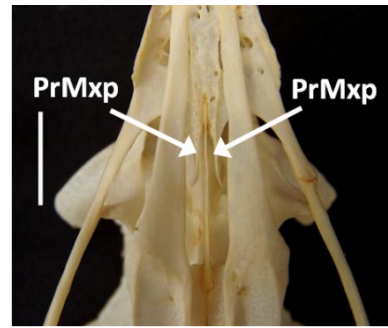
PrMxp – processos maxilopalatinos

**48. Margens caudais dos processos maxilopalatinos:**

0. amplamente separadas
1. próximas



(0) *Busarellus nigricollis*



(1) *Buteogallus urubitinga*

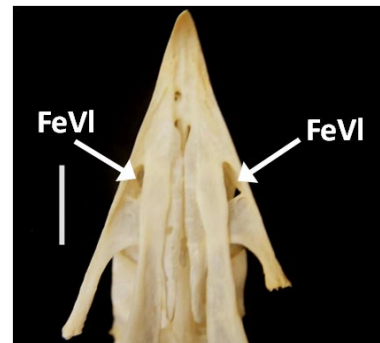
PrMxp – processos maxilopalatinos

**49. Fenestra ventrolateral:**

- 0. ausente
- 1. presente



(0) *Pandion haliaetus*



(1) *Spizaetus tyrannus*

FeVI – fenestra ventrolateral

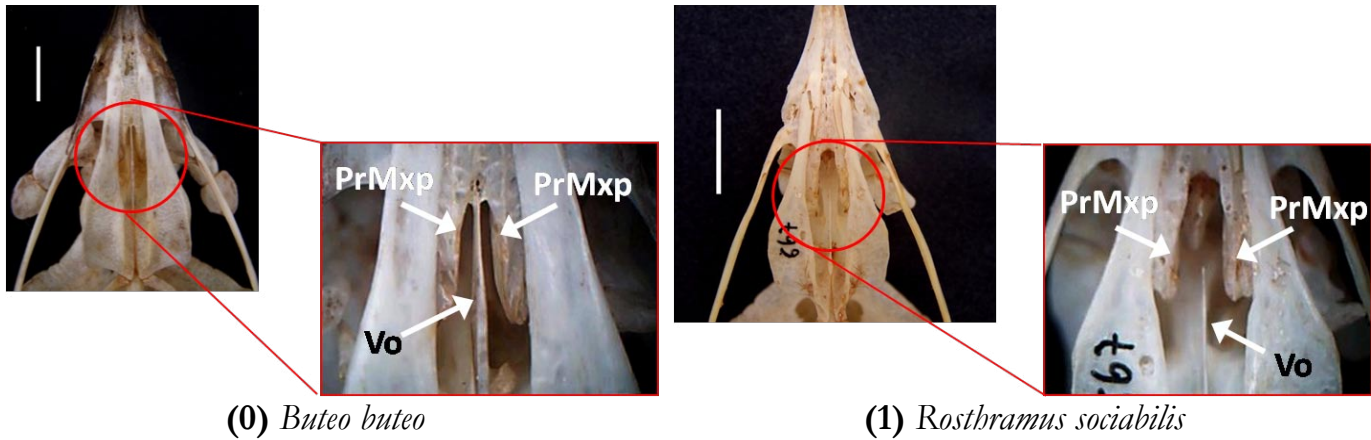
**50. Vômer:**

- 0. ausente
- 1. presente

**51. Extensão do vômer:**

- 0. atinge a porção rostral dos processos maxilopalatinos
- 1. não atinge





(0) *Buteo buteo*

(1) *Rosthramus sociabilis*

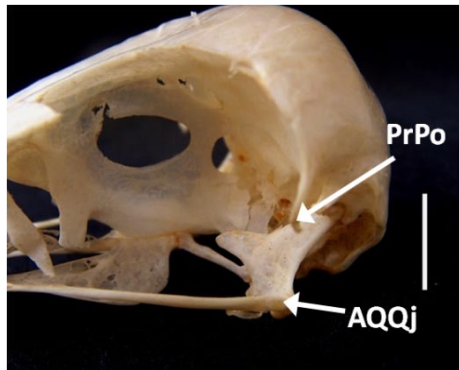
PrMxp – processos maxilopalatinos; Vo – vômer

52. Foramens pterigoidianos :

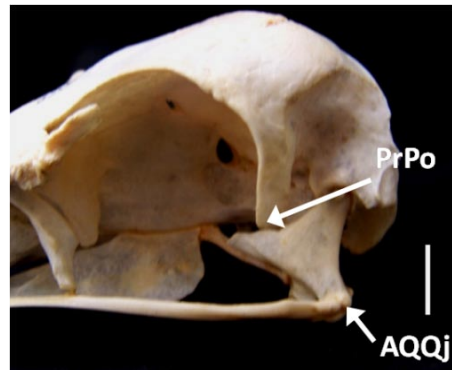
- 0. ausentes
- 1. presentes

53. Posição da articulação quadrado-quadratojugal em relação ao processo pós-orbital:

- 0. verticalmente alinhada
- 1. verticalmente caudal



(0) *Circus cyaneus*



(1) *Haliaeetus leucocephalus*

PrPo – processo pós-orbital; AQQj – articulação quadrado-quadratojugal

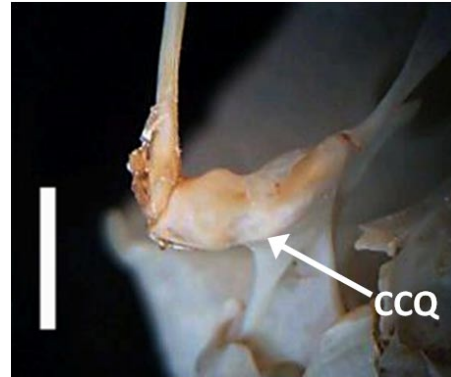
*Os Quadratum*

**54. Cômulo caudal do quadrado:**

- 0. saliente
- 1. pouco diferenciado



**(0)** *Buteo buteo*

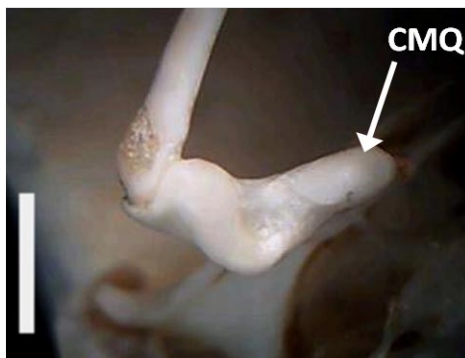


**(1)** *Rosthramus sociabilis*

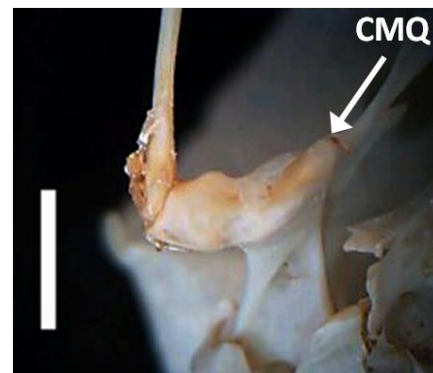
CCQ – cômulo caudal do quadrado

**55. Forma do cômulo medial do quadrado:**

- 0. arredondada
- 1. alongada



**(0)** *Buteo buteo*



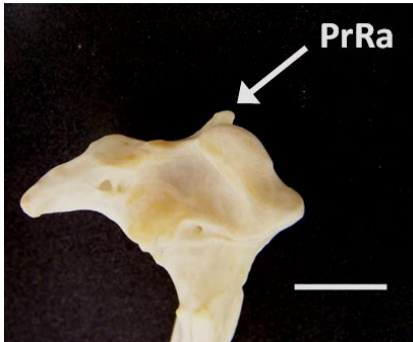
**(1)** *Rosthramus sociabilis*

CMQ – cômulo medial do quadrado

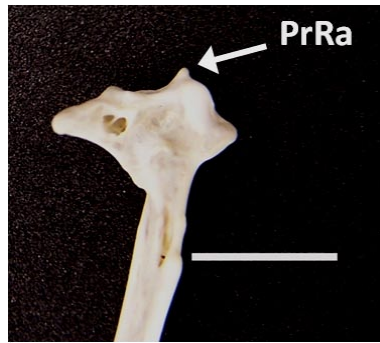
*Ossa Mandibulae*

**56. Processo retroarticular:**

0. direcionado lateralmente
1. direcionado caudalmente
2. direcionado medialmente



(0) *Harpia harpyja*



(1) *Parabuteo unicinctus*

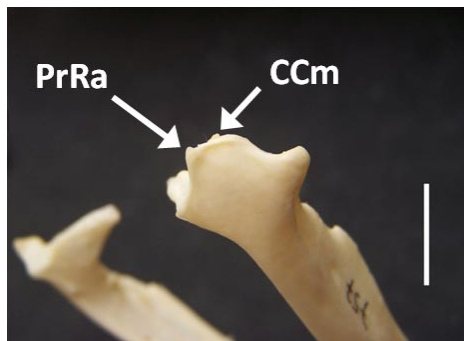


(2) *Geranoaetus melanoleucus*

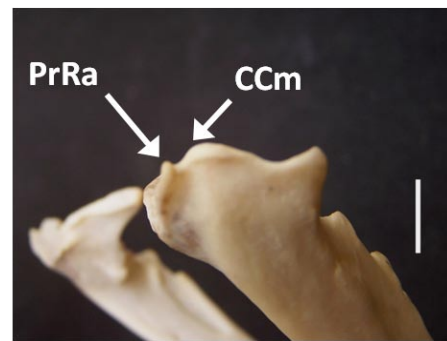
PrRa – processo retroarticular

**57. Processo retroarticular em relação à cótila caudal da mandíbula:**

0. contíguo
1. não-contíguo



(0) *Harpyhaliaetus coronatus*



(1) *Harpia harpyja*

PrRa – processo retroarticular; CCm – cótila caudal da mandíbula

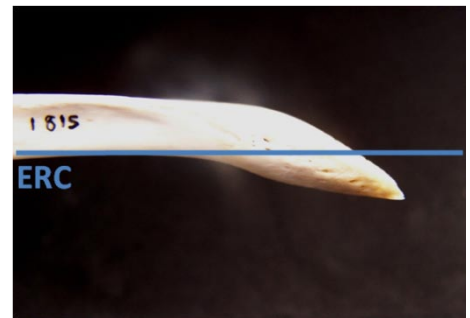
**58. Inclinação da região da sínfise mandibular em relação ao eixo rostrocaudal da mandíbula:**



- 0. leve
- 1. acentuada



(0) *Harpia harpyja*

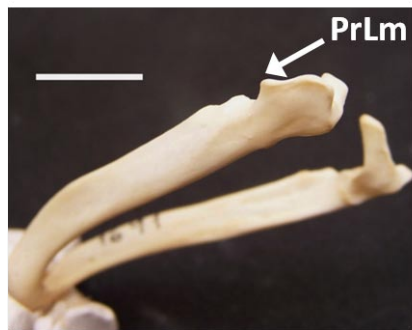


(1) *Harpyhaliaetus coronatus*

ERC – eixo rostrocaudal

**59. Processo lateral da mandíbula:**

- 0. curto
- 1. saliente



(0) *Leptodon cayannensis*



(1) *Parabuteo unicinctus*

PrLm – processo lateral da mandíbula

## 5. 2. Análises filogenéticas

Abaixo são apresentados os resultados da otimização dos caracteres e as respectivas filogenias obtidas por meio das análises de parcimônia. Uma vez que foram realizadas análises que contaram com diferentes ferramentas para otimização e cálculo do consenso das árvores obtidas, optou-se por apresentar três diferentes topologias, sendo estas, produto de duas diferentes análises descritas e nomeadas a seguir:

Análise I: topologias de consenso estrito e consenso de maioria das árvores igualmente parcimoniosas, obtidas por uma análise direta da matriz e ausente de procedimentos de pesagem dos caracteres;

Análise II: topologia de consenso estrito de sete árvores obtidas com pesagem posterior dos caracteres.

### 5.2.1. Análise I

Esta análise gerou 240 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento igual a 195 passos. Foram calculados diagramas de consenso estrito (Figura 1) e de maioria (Figura 2), os quais exibem, respectivamente, apenas os clados que ocorreram em 100% e no mínimo em 50% das árvores originais.

Segue abaixo a descrição dos clados e sinapomorfias resultantes do diagrama de consenso estrito. Constam também informações sobre ambigüidade ou não ambigüidade e o índice de consistência de cada caráter (IC). Os símbolos ==> e - -> entre os estados de caráter, indicam, respectivamente, que a série de transformação é não-ambígua (não depende do critério de otimização) ou ambígua (depende de otimização). O número indicado ao lado do nome do clado corresponde ao valor do suporte de Bremer, representado pela letra B.

Foram descritos, ainda, os caracteres que nesta análise comportaram-se como autapomorfias, exclusivamente com a finalidade de elucidá-los, uma vez que são informativos quanto à estrutura do crânio e diagnose das formas estudadas.

### **Clado 1 (B=9)**

#### **(*Gyps fulvus* + *Necrosyrtes monachus*)**

**Caracteres:** **2** (0- ->2) - Grande extensão da margem do frontal em contato com o lacrimal (IC=0,67); **3** (0- ->3) - Processo supraorbital do lacrimal longo (IC=0,75); **4** (0- ->1) - Porção terminal do processo supraorbital do lacrimal afilada (IC=1,00); **8** (1==>0) - Margem inferior do ectetimóide triangular (IC=0,33); **16** (1==>0) - Fontículo *interorbitalis* ausente (IC=0,50); **17** (1==>0) - Razão entre largura e comprimento total do crânio entre 0 e 0.5 (IC=1,00); **28** (0- ->2) - Crista do osso esquamosal, caudal ao processo zigomático desenvolvida (IC=0,67); **30** (0- ->1) - Crista do osso esquamosal contígua ao processo zigomático (IC=0,25); **31** (0==>1) - Processo paraoccipital longo e afilado (IC=0,50); **34** (0==>1) - *Fossa subcondylaris* profunda (IC=0,25); **41** (1==>0) - *Angulus tomialis maxillaris* plano (IC=0,22); **43** (0==>1) - *Apertura nasi ossea* recoberta por parte do pré-maxilar (IC=1,00); **47** (0==>2) - Regiões rostrais dos processos maxilopalatinos separadas (IC=0,40); **49** (0- ->1) - Fenestra ventrolateral presente (IC=0,50); **50** (1==>0) - Vômer ausente (IC=1,00); **52** (1==>0) - Forâmens pterigoidianos ausentes (IC=1,00); **53** (0==>1) - Articulação quadrado-quadratojugal verticalmente caudal em relação ao processo pós-orbital (IC=0,25); **55** (0- ->1) - Cômulo medial do quadrado alongado (IC=0,25).

Este clado é sustentado por dezoito sinapomorfias, sendo sete dependentes de otimização, e cinco não se configuram como homoplasias em qualquer outro nível da filogenia.

Os dados moleculares de Lerner & Mindell (2005) e Griffiths *et al.* (2007) recuperaram duas linhagens para os abutres do Velho Mundo, sendo que, o primeiro estudo, as nomeou com subfamílias Aegypinae e Gypaetinae. A partir de dados osteológicos, Holdaway (1994) encontrou um único clado para todos os abutres. A representação taxonômica do presente estudo, não foi suficiente para contemplar esta questão.

No entanto, os componentes do clado aqui obtido, representam parte dos Aegypinae *sensu* Lerner & Mindell (*op. cit.*) e o relacionamento irmão entre o gênero *Gyps* e a espécie *Necrosyrtes monachus* foi recuperado nos dois estudos moleculares supracitados. Embora não foram incluídos outros terminais que pudessem quebrar esse relacionamento irmão, há uma grande quantidade de sinapomorfias exclusivas e um alto suporte de Bremer que sustentam esse nó.

## **Clado 2 (B=2)**

### **(demais accipitrídeos)**

**Caracteres:** **2** (0- ->1) - Extensão média da margem do frontal em contato com o lacrimal (IC=0,67); **3** (0- ->1) - Processo supraorbital do lacrimal curto (IC=0,75); **9** (2==>1) - Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal pouco acentuada (IC=0,33); **13** (1==>0) Forâmen *orbitonasalis medialis* confluyente ao sulco do nervo olfatório (IC=0,50); **22** (2==>0) - Lâmina parasfenoidal fusionada lateralmente ao esfenóide (IC=0,50); **25** (0==>1) - Processo basipterigóide vestigial (IC=0,50); **28**: (0- ->1) - Crista do osso esquamosal, caudal ao processo zigomático vestigial

(IC=0,67); **33** (1- ->0) - Pterigóides articulam-se ao rostro do basiesfenóide e aos palatinos (IC=0,33); **54** (0==>1) Côndilo caudal do quadrado pouco diferenciado (IC=0,25).

Nove sinapomorfias, sendo cinco correspondentes a eventos não-ambíguos sustentam este clado. Com exceção de *Gyps fulvus* e *Necrosyrtes monachus* (clado 1), todos os representantes deste ramo correspondem aos terminais referentes à família Accipitridae neste estudo, sendo que, mantida essa configuração, a família Accipitridae apareceria como um grupo não-monoflético. No entanto, a não inclusão dos dois componentes do clado 1, pode representar apenas um artefato da análise, sendo possivelmente justificada pela grande quantidade de sinapomorfias exclusivas que unem os dois terminais, não permitindo sua inclusão no clado 2.

Em outras propostas filogenéticas, como por exemplo Holdaway (1994), Lerner & Mindell (2005) e Griffiths (2007), este problema parece não ter ocorrido, porém, há consenso nestes estudos sobre a posição basal dos abutres do Velho Mundo em relação aos demais accipitrídeos.

### **Clado 3 (B=5)**

#### ***(Elanus leucurus + Gampsonyx swainsonii)***

**Caracteres:** **7** (0- ->1) - Projeção lateral do processo orbital do lacrimal afilada (IC=0,25); **8** (1==>0) - Margem inferior do ectetimóide triangular (IC=0,33); **10** (0==>1) - Contato entre o processo orbital do lacrimal e o ectetimóide formando o complexo lacrimal-ectetimóide presente e articulado (IC=0,33); **19** (1- ->2) - Extremidade do processo pós-orbital ventral à do processo zigomático (IC=0,33); **33** (0==>1) - Pterigóides articulam-se apenas aos palatinos (IC=0,33); **37** (1 ==>0) -

Proeminência cerebelar pouco diferenciada (IC=0,25); **45** (1 ==>0) - *Crista lateralis* dos ossos palatinos plana (IC=0,29); **47** (0==>2) - Regiões rostrais dos processos maxilopalatinos separadas (IC=0,40).

Sustentam esse clado, oito eventos, todos homoplásticos, e dois dependentes de otimização. Os componentes deste ramo representam parte do grupo chamado tradicionalmente de “kites”, que foi subdividido por Lerner & Mindell (2005) em dois agrupamentos ou subfamílias: Elaninae (gênero *Elanus*) e Perninae que inclui os gêneros *Leptodon*, *Elanoides*, *Chondrohierax* e outros. Em Griffiths *et al.* (2007) os “kites” Elaninae são representados pelo relacionamento irmão de *Elanus* e *Gampsonyx*, corroborando a relação aqui encontrada. Tanto em Holdaway (1994), quanto em Lerner & Mindell (*op. cit.*) o gênero *Gampsonyx* não foi amostrado.

Em classificações mais antigas (Pycraft, 1902; Peters, 1931; Hellmayr & Conover, 1949 e Amadon & Bull, 1988) os “kites” são divididos consensualmente em três agrupamentos: Elaninae (*Elanus*, *Gampsonyx* e outros), Perninae (*Leptodon*, *Elanoides* e outros) e Milvinae (*Ictinia*, *Rostbramus*, *Harpagus*).

Com relação aos gêneros inclusos nos Milvinae, alguns dados moleculares (*e. g.* Amaral, 2008) apontam uma relação próxima de *Harpagus* aos Buteoninae e *Ictinia* e *Rostbramus* como componentes desta subfamília, evidenciado uma possível relação entre essas formas com os gaviões buteoninos.

#### **Clado 4 (B=1)**

##### **(gaviões sub-buteoninos)**

**.Caracteres: 9** (2==>1) - Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal pouco acentuada (IC=0,33); **14** (0==>1) - Fontículo *orbitocranialis* não-confluyente ao sulco do nervo olfatório (IC=0,20).

Dois eventos homoplásticos e não ambíguos sustentam este clado. Com exceção dos gêneros monotípicos *Parabuteo*, *Busarellus*, *Geranoaetus* e *Geranospiza* este clado recuperou o grupo dos gaviões sub-buteoninos, considerados proximamente relacionados ao gênero *Buteo*. Os componentes deste ramo incluem gêneros que recentemente foram apontados como não-monofiléticos, como *Buteogallus* e *Leucopternis* (Amaral *et al.*, 2006; Amaral, 2008; Lerner *et al.* 2008), no entanto a representação taxonômica deste estudo não permite uma discussão quanto a tal aspecto, uma vez que não incluiu todas as espécies representantes dos gêneros.

A proximidade entre essas formas é de certa forma congruente com a maioria dos estudos moleculares, porém com alguns questionamentos. Lerner *et al.* (2008) encontraram um único clado para *Harpyhaliaetus coronatus*, *Buteogallus urubitinga*, *Buteogallus meridionalis*, *Leucopternis lacernulata*, além de *L. schistaceus* e *H. solitarius*, não amostrados neste estudo. Amaral (2008) encontrou o mesmo clado de Lerner *et al.* (*op. cit.*) com a inclusão ainda de *Buteogallus aequinoctialis* e *B. anthracinus*.

A inclusão de outras duas espécies de *Leucopternis* (*L. albicollis* e *L. polionota*) neste clado, não se mostra congruente com os dados moleculares pois, em Lerner *et al.* (*op. cit.*) bem como, em Amaral (*op. cit.*), as duas aparecem como espécies irmãs, mas inseridas em outro clado, este por sua vez irmão de *Leucopternis occidentalis* e das outras raças geográficas de *L. albicollis* (*L. a. costaricensis* e *L. a. ghiesbregthi*). Neste relacionamento, os autores puderam evidenciar o não-monofiletismo das subespécies tradicionalmente reconhecidas

para *L. albicollis*. Outras relações, menos inclusivas deste clado podem ser vistas a seguir.

#### **Clado 5 (B=1)**

**(*Harpyhaliaetus coronatus* + *Buteogallus urubitinga*)**

**Caráter 7** (0 ==>1) - Forma da projeção lateral do processo orbital do lacrimal afilada (IC=0,25).

Embora sustentado por apenas uma sinapomorfia não-ambígua e com suporte de Bremer relativamente baixo, o relacionamento irmão entre estas duas espécies de gaviões sub-buteoninos corrobora o encontrado nos estudos moleculares (Lerner & Mindell, 2005; Amaral *et al.*, 2006; Amaral, 2008; Lerner *et al.*, 2008). O estudo de Griffiths *et al.* (2007) não incluiu seqüências de *Buteogallus urubitinga*, e *Harpyhaliaetus coronatus*, no entanto, apontou para um relacionamento irmão de outras espécies dos mesmos gêneros (*Buteogallus anthracinus* + *Harpyhaliaetus solitarius*).

Certa proximidade entre essas duas formas (*B. urubitinga* e *H. coronatus*) já havia sido levantada no passado (Amadon, 1949; Wetmore, 1965), com base na similaridade morfológica de plumagem entre as espécies.

#### **Clado 6 (B=1)**

**(*Leucopternis lacernulata* + *L. albicollis* + *L. polionota*)**

**Caracteres: 19** (2==>1) - Extremidade do processo pós-orbital paralela à do processo zigomático (IC=0,33); **37** (1==>0) - Proeminência cerebelar pouco diferenciada (IC=0,25).



Duas sinapomorfias não-ambíguas unem as três espécies amostradas do gênero *Leucopternis*. No entanto, visto a amplitude do problema que envolve as espécies deste gênero, seja quanto ao seu não-monofiletismo, ou ainda das raças geográficas de *Leucopternis albicollis*, é necessário salientar que a representação taxonômica aqui utilizada não foi suficiente para discutir esta questão, tampouco para afirmar que as três espécies aqui representadas formam, efetivamente, um grupo monofilético.

No entanto, ao menos a proximidade de *L. albicollis* e *L. polionota*, pode ser considerada congruente com o obtido em outros estudos, embora apareçam nestes, mais relacionadas a outras espécies de *Leucopternis* (*melanops*, *kubli* e *semiplumbeus*) e às espécies do gênero *Buteo*. Permanece ainda, o questionamento da posição filogenética de *L. lacernulata*, que embora também incluída num clado com os demais sub-buteoninos, aparece como espécie-irmã de *Buteogallus meridionalis* em Lerner *et al.* (2008) e Amaral (2008).

#### **Clado 7 (B=1)**

##### **(*Parabuteo unicinctus* + *Buteo magnirostris*)**

**Caráter 38** (0==>1) - *Crista nuchalis transversa* separada pela proeminência cerebelar (IC=0,20).

Uma sinapomorfia não-ambígua sustenta o relacionamento irmão entre *Parabuteo unicinctus* e *Buteo magnirostris*. A relação de *Parabuteo unicinctus* com formas do gênero *Buteo*, principalmente as de tamanho reduzido (*B. magnirostris* e *B. leucorrhous*), historicamente transferidas para gêneros monotípicos, como citado anteriormente, foi encontrada na totalidade dos estudos moleculares sobre o grupo.

Riesing *et al.* (2003), Amaral *et al.* (2006), Amaral (2008) e Lerner *et al.* (2008) encontraram o clado (*Parabuteo unicinctus* + *Buteo leucorrhous*). Em todos estes estudos a espécie *B. magnirostris* aparece no nó basal mais próximo (Amaral, 2008) ou no nó adjacente a este clado (Amaral, 2006; Riesing *et al.*, 2003 e Lerner *et al.*, 2008)

Griffiths *et al.* (2007) encontraram o clado (*P. unicinctus* + *B. magnirostris*), totalmente congruente com o obtido neste estudo, já os dados osteológicos de Holdaway (1994) exibem o relacionamento irmão de *P. unicinctus* e *Buteo buteo*, sendo esta última, o único representante do gênero em seu estudo.

## Autapomorfias

### Terminal *Pandion haliaetus*

**Caracteres:** **1** (0==>1) - Articulação frontal-lacrimonasal anquilosada (IC=1,00); **6** (1==>0) - Projeção lateral do processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,50); **10** (0==>2) - Contato do processo orbital do lacrimal ao ectetimóide formando o complexo lacrimonasal-ectetimóide presente e anquilosado (IC = 0,33); **11** (1==>0) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,11); **15** (0 - -> 1) - *Capsula nasalis ossea* retraída (IC=0,33); **21** (0==>1) - Inclinação da lâmina parasfenoidal em relação ao rostro do parasfenóide presente (IC=1,00); **26** (1==>2) Processo zigomático desenvolvido (IC=0,40); **32** (1==>0) - Trabécula óssea que liga a *Ala parasphenoidalis* ao processo paraoccipital delgada (IC=1,00); **40** (0==>1) - Ângulo de inclinação da borda rostral da fenestra anterorbital aberto (IC=0,50).

### Terminal *Gyps fulvus*

**Caracteres:** **12** (0==>1) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, delimitada medialmente por ponte óssea (IC=0,25); **20** (1==>2) - Processo medial da lâmina parasfenoidal evidente e longo (IC=0,67); **23** (1==>0) Rostro do basiesfenóide afilado (IC=1,00); **39** (1==>0) - *Crista nuchalis transversa* em forma de letra U invertida (IC=0,50); **42** (0==>1) - Septo nasal perfurado (IC=0,33); **45** (0==>2) - *Crista lateralis* dos ossos palatinos inclinada ventralmente (IC=0,29); **57** (0==>1) - Processo retroarticular não-contíguo à cótila caudal da mandíbula (IC=0,33); **58** (1==>0) - Leve inclinação da região da sínfise mandibular em relação ao eixo rostro-caudal da mandíbula (IC=0,50).

**Terminal** *Necrosyrtes monachus*

**Caracteres:** 27 (0==>1) - Processo zigomático e suprameático com o mesmo tamanho (IC=0,25); 38 (0==>1) - *Crista nuchalis transversa* separada pela proeminência cerebelar (IC=0,20); 56 (1==>2) - Processo retroarticular direcionado medialmente (IC=0,50)

**Terminal** *Rostbramus sociabilis*

**Caracteres:** 12 (0==>2) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, não delimitada por ponte óssea (IC=0,25); 14 (1==>0) - Fontículo *orbitocranialis* confluyente ao sulco do nervo olfatório (IC=0,20); 38 (0==>1) *Crista nuchalis transversa* separada pela proeminência cerebelar (IC=0,20); 51 (0==>1) - Vômer não atinge a porção rostral dos processos maxilopalatinos (IC=0,33); 55 (0- ->1) - Côndilo medial do quadrado alongado (IC=0,20).

**Terminal** *Harpagus bidentatus*

**Caracteres:** 10 (0==>1) - Contato do processo orbital do lacrimal ao ectetimóide formando o complexo lacrimal-ectetimóide, presente e articulado (IC=0,33); 41 (1- ->0) - *Angulus tomialis maxillaris* plano (IC=0,22).

**Terminal** *Ictinia mississippiensis*

**Caracteres:** 6 (1==>0) - Projeção lateral do processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,50); 12 (0==>2) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, não delimitada por ponte óssea (IC=0,25); 22 (0==>2) - Lâmina parasfenoidal fusionada apenas medialmente ao esfenóide (IC=0,50); 34 (0==>1) - *Fossa subcondylaris* profunda

(IC=0,25); **51** (0==>1) - Vômer não atinge a porção rostral dos processos maxilopalatinos (IC=0,33); **54** (1==>0) - Côndilo caudal do quadrado saliente (IC=0,25).

#### **Terminal** *Leptodon cayanensis*

**Caracteres:** **12** (0==>1) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, delimitada medialmente por ponte óssea (IC=0,25); **33** (0- ->1) - Pterigóides articulam-se apenas aos palatinos (IC=0,33); **59** (1==>0) - Processo lateral da mandíbula curto (IC=0,50).

#### **Terminal** *Harpia harpyja*

**Caracteres:** **7** (0==>1) - Projeção lateral do processo orbital do lacrimal afilada (IC=0,25); **11** (1- ->0) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,11); **22** (1- ->0) - Lâmina parasfenoidal fusionada lateralmente ao esfenóide (IC=0,50); **31** (0==>1) - Processo paraoccipital longo e afilado (IC=0,50); **35** (0==>1) - Entalhe na margem orbital do processo pós-orbital presente (IC=1,00); **37** (1==>0) - Proeminência cerebelar pouco diferenciada (IC=0,25); **41** (1- ->0) - *Angulus tomialis maxillaris* plano (IC=0,22); **53** (0==>1) - Articulação verticalmente caudal em relação ao processo pós-orbital (IC=0,25); **55** (0==>1) - Côndilo medial do quadrado alongado (IC=0,20); **56** (1==>0) - Processo retroarticular direcionado lateralmente (IC=0,50); **57** (0==>1) - Processo retroarticular não-contíguo à cótila caudal da mandíbula (IC=0,33).

#### **Terminal** *Circus cyaneus*

**Caracteres:** **11** (0==>1) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal presente (IC=0,11); **26** (1==>2) - Processo zigomático desenvolvido (IC=0,40); **27** (1 ==>0) - Processo zigomático mais longo que o suprêmeático (IC=0,25); **29** (0==>1) Crista do osso esquamosal perpendicular ao processo zigomático (IC=1,00).

**Terminal** *Accipiter bicolor*

**Caráter 24** (1- ->0) Processo basiparaesfenoidal medial ausente (IC=0,33).

**Terminal** *Haliaeetus leucocephalus*

**Caracteres:** **9** (2==>0) - Inclinação lateral no processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,33); **13** (0==>1) - Forâmen *orbitonasalis medialis* não-confluyente ao sulco do nervo olfatório (IC=0,50); **16** (1==>0) - Fontículo *interorbitalis* ausente (IC=0,50); **25** (1==>0) Processo basipterigóide ausente (IC=0,50); **30** (1==>0) - Crista do osso esquamosal não-contígua ao processo zigomático (IC=0,25); **53** (0==>1) - Articulação quadrado-quadratojugal verticalmente caudal em relação ao processo pós-orbital (IC=0,25).

**Terminal** *Spiææetus tyrannus*

**Caracteres:** **9** (2==>1) - Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal pouco acentuada (IC=0,33); **12** (1==>2) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, delimitada medialmente por ponte óssea (IC=0,25).

**Terminal** *Aquila chrysaetos*

**Caracteres:** 19 (2==>1) - Extremidade do processo pós-orbital paralela à do processo zigomático (IC=0,33); 42 (0==>1) - Septo nasal perfurado (IC=0,33).

**Terminal** *Geranospiza caerulescens*

**Caracteres:** 9 (1==>2) - Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal muito acentuada (IC=0,33); 11 (1==>2) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal presente (IC=0,11); 41 (2- ->1) - *Angulus tomialis maxillaris* quadrado (IC=0,22) 45 (1==>0) - *Crista lateralis* dos ossos palatinos plana (IC=0,29).

**Terminal** *Geranoaetus melanoleucus*

**Caracteres:** 30 (1==>0) - Crista do osso esquamosal não-contígua ao processo zigomático (IC=0,25); 45 (1- ->0) - *Crista lateralis* dos ossos palatinos plana (IC=0,29)

**Terminal** *Busarellus nigricollis*

**Caracteres:** 3 (2==>1) - Processo supraorbital do lacrimal curto (IC=0,75); 10 (0==>1) - Contato entre o processo orbital do lacrimal e o ectetimóide formando o complexo lacrimal-ectetimóide presente e articulado (IC=0,33); 18 (0==>1) - Processo pós-orbital inflado (IC=0,50); 19 (0==>1) - Extremidade do processo pós-orbital paralela à do processo zigomático (IC=0,33); 24 (0==>1) - Processo basiparaesfenoidal medial presente em forma de tubérculo (IC=0,33); 27 (1==>0) - Processo zigomático mais longo que o suprêmeático (IC= 0,25); 36 (0==>1) - Forâmen magno direcionado caudalmente (IC=0,33); 37 (1==>0) - Proeminência cerebelar pouco diferenciada (IC= 0,25); 39 (1==>0) -

*Crista nuchalis transversa* em forma de letra U invertida (IC=0,50); **53** (0==>1) - Articulação quadrado-quadratojugal verticalmente caudal em relação ao processo pós-orbital (IC=0,25); **54** (1==>0) - Côndilo caudal do quadrado saliente (IC= 0,25).

**Terminal** *Buteo polyosoma*

**Caracteres:** **42** (0==>1) - Septo nasal perfurado (IC=0,33); **57** (0==>1) - Processo retroarticular não-contíguo à cótila caudal da mandíbula (IC=0,33).

**Terminal** *Buteo lineatus*

**Caráter** **41** (0==>1) - *Angulus tomialis maxillaris* quadrado (IC=0,22).

**Terminal** *Buteo swainsonii*

**Caráter** **56** (1==>2) - Processo retroarticular direcionado medialmente (IC=0,50).

**Terminal** *Elanus leucurus*

**Caracteres:** **26** (1==>0) - Processo zigomático praticamente ausente ou vestigial (IC=0,40); **27** (1==>2) - Processo zigomático mais curto que o suprêmeático (IC=0,25).

**Terminal** *Harpyhaliaetus coronatus*

**Caracteres:** **11** (0==>1) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal presente (IC=0,11); **12** (2==>0) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal ausente (IC=0,25); **41** (1==>0) - *Angulus tomialis maxillaris* plano (IC=0,22).



**Terminal** *Leucopternis lacernulata*

**Caráter 47** (1==>0) - Regiões rostrais dos processos maxilopalatinos anquilosadas (IC=0,40).

**Terminal** *Parabuteo unicinctus*

**Caracteres: 27** (1==>0) - Processo zigomático mais longo que o suprameático (IC=0,25); **44** (1==>0) - Margem anterior da fenestra anterorbital estreita e delgada (IC=0,33).

### 5.2.2. Análise II

Abaixo seguem os caracteres que sustentam os nós do consenso estrito de sete árvores igualmente parcimoniosas (Figura 3), obtidas com a ponderação sucessiva dos caracteres. O processo foi repetido por três vezes até que o número de árvores salvas e os seus comprimentos permanecessem estáveis.

Ao comparar este diagrama de consenso às 240 árvores igualmente parcimoniosas obtidas na análise I (sem pesagem dos caracteres), a mesma topologia pôde ser encontrada, a qual correspondeu à árvore de número 78 (de 240).

Além do aparecimento de todos os componentes resgatados na análise I, esta análise pôde encontrar uma maior resolução no que se refere à principal questão do presente estudo, o teste do monofiletismo e as relações filogenéticas da subfamília Buteoninae, e pôde fornecer subsídios para a comparação com hipóteses da literatura (Figura 4). Dessa forma, optou-se por apresentar e focar a discussão desta topologia somente no que se refere aos componentes, clados basais e grupos mais relacionados aos gaviões buteoninos, sendo eles numerados de 1 a 8.

A forma de descrição dos eventos que sustentam esses clados segue o mesmo padrão utilizado na análise I, com exceção do suporte de Bremer que não foi calculado para os nós desta filogenia.

#### **Clado 1**

**(nó basal *Accipiter bicolor*)**

**Caracteres: 2** (1==>2) - Grande extensão da margem do frontal em contato com o lacrimal (IC=0,50); **7** (1 - ->0) - Forma da projeção lateral do processo orbital do lacrimal arredondada (IC=0,25); **28** (1==>2) - Crista do osso esquamosal, caudal ao processo zigomático desenvolvida (IC=0,50); **40** (2==>1) - Ângulo de inclinação da borda rostral da fenestra anterorbital aberto (IC=0,50).

Quatro sinapomorfias sendo três não dependentes de otimização sustentam esse clado, que apresenta a espécie *Accipiter bicolor* como representante do nó mais basal em relação a *Circus cyaneus* e a outro clado, que inclui o grupo-irmão dos gaviões buteoninos e os gaviões buteoninos. Esse ramo representa o maior gênero da família (*Accipiter*), com 50 espécies distribuídas por todo o mundo, e de certa forma, a posição basal deste gênero em relação aos clados adjacentes supracitados é congruente com diversos estudos.

No entanto, as filogenias moleculares propostas diferem entre si quanto à posição filogenética de *Accipiter*. Riesing *et al.* (2003) encontraram *Accipiter* (*A. nisus*) como o nó mais basal de um grupo que inclui *Aquila chrysaetos*, *Kaupifalco monogrammicus* e os gaviões buteoninos. Já Lerner & Mindell (2005), com uma amostragem taxonômica mais representativa, encontraram um relacionamento irmão dos gêneros *Accipiter* e *Circus*, sendo este um clado basal em relação aos Haliaeetinae (*Haliaeetus*) e este gênero juntamente com espécies do gênero *Haliastur* (Milvinae), formam por sua vez um clado-irmão dos Buteoninae.

Griffiths *et al.* (2007) encontraram dois clados para os Buteoninae: um deles inclui *Butastur*, *Ictinia*, *Busarellus* e *Geranoospiza*, sendo este grupo-irmão de (*Haliaeetus* + *Haliastur* + *Milvus*). No segundo clado estão *Buteo*, *Geranoaetus*, *Leucopternis*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus* e *Parabuteo* e este é irmão do clado (*Accipiter* + *Circus* + *Rosthramus*). No estudo de Lerner *et al.* (2008) *Accipiter*

aparece como grupo-irmão de *Kaupifalco* e este clado posicionado basalmente a *Butastur*, *Geranospiza*, *Haliaeetus*, *Busarellus* e a todos os demais Buteoninae.

Considerando as diferentes amostragens taxonômicas que estes estudos tiveram, pode-se observar que o gênero *Accipiter* e *Circus*, parecem estar intimamente relacionados entre si e, possivelmente, formem o clado mais basal em relação aos Buteoninae. No entanto, alguns trabalhos indicam que o grupo mais basal seria os Aquilinae (gênero *Aquila* e afins) ou ainda Haliaeetinae (e. g. gênero *Haliaeetus*), utilizado, por exemplo, como raiz para a filogenia dos Buteoninae, em Amaral (2008).

Neste contexto, somente um estudo com abordagem taxonômica suficiente para contemplar todos os grupos historicamente relacionados, poderia melhor inferir sobre a questão do nó basal dos Buteoninae.

## **Clado 2**

**(nó basal *Circus cyaneus*)**

**Caracteres: 24** (0==>1) - Processo basiparaesfenoidal medial presente em forma de tubérculo (IC=1,00); **26** (1- ->2) - Processo zigomático desenvolvido (IC=0,40); **27** (1==>0) - Processo zigomático mais longo que o suprêmeático (IC=0,33).

Três sinapomorfias sendo duas não ambíguas e uma delas não-homoplástica sustentam esse nó. Como citado acima, o gênero *Circus*, bem como *Accipiter*, parecem estar intimamente relacionados entre si e, ainda, a posição basal desses dois componentes em relação a um clado maior que inclui os gaviões buteoninos, representa uma hipótese aceitável quando comparada aos dados da literatura.

Mesmo não sendo encontrado um relacionamento irmão entre os dois gêneros, observou-se neste estudo uma relação de adjacência entre *Accipiter* e *Circus* e, por sua vez estes dois gêneros como os nós mais basais em relação a um clado que inclui o grupo-irmão dos Buteoninae e os Buteoninae.

### Clado 3

#### (grupo-irmão dos Buteoninae + Buteoninae)

**Caracteres: 10** (0==>1) - Contato entre o processo orbital do lacrimal e o ectetimóide formando o complexo lacrimal-ectetimóide presente e articulado (IC=0,40); **18** (0 ==>1) - Processo pós-orbital inflado (IC=1,00); **34** (0==>1) - *Fossa subcondylaris* profunda (IC=0,25); **47** (0==>1) - Regiões rostrais dos processos maxilopalatinos próximas, formando uma fossa mediana (IC=0,40); **54** (1==>0) - Côndilo caudal do quadrado saliente (IC=0,33).

Sustentado por cinco sinapomorfias não-ambíguas e uma delas não-homoplástica, este clado inclui os gaviões buteoninos e seu respectivo grupo-irmão.

Notavelmente, ainda que ausente de critérios filogenéticos, o trabalho de Peters (1931) inclui na subfamília Buteoninae todos os gêneros que neste estudo formaram o clado 3. A única exceção seria para a espécie *Buteogallus meridionalis*, transferida para o gênero *Heterospizias*, a qual o autor acreditava ser mais próxima de outros gêneros como *Accipiter*, *Urutriorchis*, *Erythrotriorchis* e *Melierax*, alocados em outra subfamília (Accipitrinae).

Em trabalhos mais recentes como por exemplo Lerner & Mindell (2005), alguns componentes em comum ao do clado aqui obtido (*Harpia*, *Spizaetus*,

*Aquila*, *Haliaeetus*, *Buteo*, *Geranoaetus*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus* e *Leucopternis*) dentre outros, fazem parte de um grande grupo que inclui ainda os gêneros *Accipiter* e *Circus*, posicionados aqui basalmente a este clado (3).

#### Clado 4

##### (grupo-irmão dos Buteoninae)

**Caracteres:** **36** (0==>1) - Forâmen magno direcionado caudalmente (IC=0,50); **41** (0- ->1) - *Angulus tomialis maxillaris* quadrado (IC=0,18) **44** (1- ->0) - Margem anterior da fenestra anterorbital estreita e delgada (IC=0,25); **53** (0==>1) - Articulação quadrado-quadratojugal verticalmente caudal em relação ao processo pós-orbital (IC=0,33).

Este clado é sustentado por quatro sinapomorfias sendo duas não dependentes de otimização e configura-se como o grupo-irmão dos Buteoninae. O relacionamento próximo entre os terminais componentes deste ramo e os gaviões buteoninos é corroborado em algumas propostas filogenéticas para o grupo. Como citado anteriormente, gêneros como *Aquila* e *Haliaeetus* aparecem em alguns estudos como grupo-irmão dos Buteoninae (Lerner *et al.*, 2008; Amaral, 2008). O gênero *Harpia* não foi amostrado nestes trabalhos, mas em Lerner & Mindell (2005) e Griffiths (2007) aparece proximamente relacionado aos Aquilinae (gênero *Aquila* e afins).

Neste ponto, a maior discussão está na posição de *Busarellus nigricollis*, que foi tratado historicamente como um típico gavião buteonino (Pycraft, 1902; Peters, 1931; Hellmayr & Conover, 1949 e Amadon & Bull, 1988). No entanto, além de uma morfologia craniana peculiar e muito distinta dos táxons desta subfamília, como pôde ser observada aqui, os dados moleculares *per se* apontam

para um questionamento acerca da validade da inclusão de *Busarellus nigricollis* entre os gaviões buteoninos.

Riesing *et al.* (2003) encontraram *Busarellus nigricollis* como a forma mais basal dos Buteoninae. Já Griffiths *et al.* (2007) agruparam a espécie juntamente com *Butastur*, *Ictinia* e *Geranospiza* sendo este clado, grupo-irmão de *Haliaeetus*, *Milvus* e *Haliaeetus*. Amaral (2008) e Lerner *et al.* (2008) encontraram um clado basal aos Buteoninae com a seguinte relação ((*Geranospiza Rostbramus*) *Busarellus*). Dessa forma, a posição de *Busarellus nigricollis* externa aos gaviões buteoninos parece bastante coerente.

## Clado 5

### (Buteoninae)

**Caracteres: 12** (0==>2) - Incisura na *Facies articularis frontonasalis* do lacrimal presente, não delimitada por ponte óssea (IC=0,25); **14** (1==>0) - Fontículo *orbitocranialis* confluyente ao sulco do nervo olfatório (IC=0,17); **26** (2- ->1) - Processo zigomático curto (IC=0,40); **30** (0==>1) - Crista do osso esquamosal contígua ao processo zigomático (IC=0,20).

A subfamília Buteoninae foi recuperada nesta análise, sustentada por quatro sinapomorfias, sendo três delas não-ambíguas. No entanto, quanto aos gêneros componentes, o grupo aqui obtido mostra-se razoavelmente discordante das propostas baseadas em dados moleculares. Surpreendentemente, assemelha-se mais às classificações tradicionais, as quais não foram embasadas filogeneticamente (Figura 4).

Com exceção dos gêneros *Busarellus*, *Harpia*, *Aquila* e *Haliaeetus*, que aqui formaram o clado-irmão dos Buteoninae (clado 4), e de *Buteogallus meridionalis*

considerado por Peters (1931) proximamente relacionado ao gênero *Accipiter*, os componentes desta subfamília consistem nos mesmos gêneros por ele agrupados. Amadon & Bull (1988) incluíram na subfamília os gêneros *Busarellus* e *Geranospiza*, sendo que o último aparece em um nó basal da filogenia aqui proposta. Diferentemente de Peters (*op. cit.*), tais autores não incluíram na subfamília os componentes que aqui representam o grupo-irmão de Buteoninae, tornando essa proposta ainda mais congruente com os dados aqui obtidos.

Uma das maiores discordâncias pôde ser observada na comparação aos dados osteológicos de Holdaway (1994), que por sua vez obteve um grande clado, nomeado como Accipitrinae e composto por *Accipiter*, *Busarellus*, *Haliaeetus*, *Harpia*, *Spizaetus*, *Aquila*, *Buteo*, *Geranoaetus*, *Buteogallus*, *Parabuteo*, *Harpagus*, *Ictinia* e outros nove gêneros. Seus dados não puderam recuperar, tampouco discutir, os componentes dos Buteoninae, o que é relativamente surpreendente devido ao número de caracteres utilizados pelo autor (188), que contemplou também o esqueleto pós-craniano.

Comparada aos dados moleculares de Lerner & Mindell (2005), é possível observar que a composição da subfamília Buteoninae por eles proposta, é apenas parcialmente congruente como o que foi obtido neste estudo.

Além de todos os gêneros que formaram o presente clado, os autores ainda incluíram *Geranospiza* e *Busarellus*, assim como Amadon & Bull (1988), e dois outros gêneros, *Rostbromus* e *Ictinia*, tratados tradicionalmente como “kites” da subfamília Milvinae (Pycraft, 1902; Peters, 1931). Nesta análise, *Rostbromus sociabilis* apareceu no nó adjacente ao clado mais basal dos Accipitridae, representado pelos abutres do Velho Mundo, enquanto *Ictinia (I. mississippiensis)* apareceu como grupo-irmão de *Harpagus bidentatus*, considerado também como



um Milvinae, sendo este clado grupo-irmão do seguinte componente ((*Elanus*, *Gampsonyx*)clado 1).

Ainda nesta questão, pode-se observar no trabalho de Amaral (2008) que *Harpagus*, *Ictinia*, *Rostbramus Geranospiza* e *Busarellus* aparecem em clados basais aos demais Buteoninae e adjacentes apenas à raiz da filogenia (*Haliaeetus leucocephalus*). Algo similar pôde ser observado em Lerner *et al.* (2008), onde *Ictinia* aparece no nó basal do componente (*Busarellus*(*Geranospiza*, *Rostbramus*)) e este, por sua vez, basal em relação aos Buteoninae.

Dessa forma, de acordo com o obtido aqui, e vista a posição filogenética em que esses táxons aparecem nos demais estudos, é provável que as formas acima citadas não sejam formas derivadas do mesmo ancestral que deu origem aos gaviões buteoninos.

## **Clado 6**

### **(gênero *Buteo* + sub-buteoninos)**

**Caracteres: 19** (1==>2) - Extremidade do processo pós-orbital ventral à do processo zigomático (IC=0,33); **45** (1==>0) - *Crista lateralis* do osso palatino plana (IC=0,33).

Dentre os Buteoninae, este clado merece alguma atenção, pois contém todas as formas do gênero *Buteo* amostradas e os sub-buteoninos. As únicas exceções tratam-se da exclusão de *B. magnirostris* e seu táxon irmão *Parabuteo unicinctus* que, por sua vez, formam um clado basal a este. Como visto anteriormente (Análise I, clado 7), este relacionamento irmão de *B. magnirostris* e *P. unicinctus* é bastante plausível e corroborado na literatura (Griffiths, 2007) e serve como mais uma evidência para justificar a transferência de *Buteo magnirostris* para o

gênero monotípico *Rupornis* Kaup, 1844, como recomendam outros autores (Brown & Amadon, 1968; Riesing, *et al.* 2003).

## Clado 7

### **(*Buteo polyosoma* + *Buteo albicaudatus*)**

**Caráter 9** (1==>2) - Inclinação lateral do processo orbital do lacrimal muito acentuada (IC=0.29).

Apenas uma sinapomorfia não-ambígua sustenta o relacionamento irmão entre estas duas espécies do gênero *Buteo*. Essa relação próxima pôde ser observada em outros trabalhos, porém com a inclusão de uma terceira espécie (*Geranoaetus melanoleucus*) uma vez que, tanto Lerner et al. (2008), quanto Amaral (2008), encontraram a seguinte relação ((*Geranoaetus melanoleucus*, *Buteo polyosoma*)*Buteo albicaudatus*).

Neste estudo a espécie *G. melanoleucus* não aparece entre as duas do gênero *Buteo* mas sim, num clado com os demais gaviões sub-buteoninos, como veremos abaixo.

## Clado 8

### **(sub-buteoninos)**

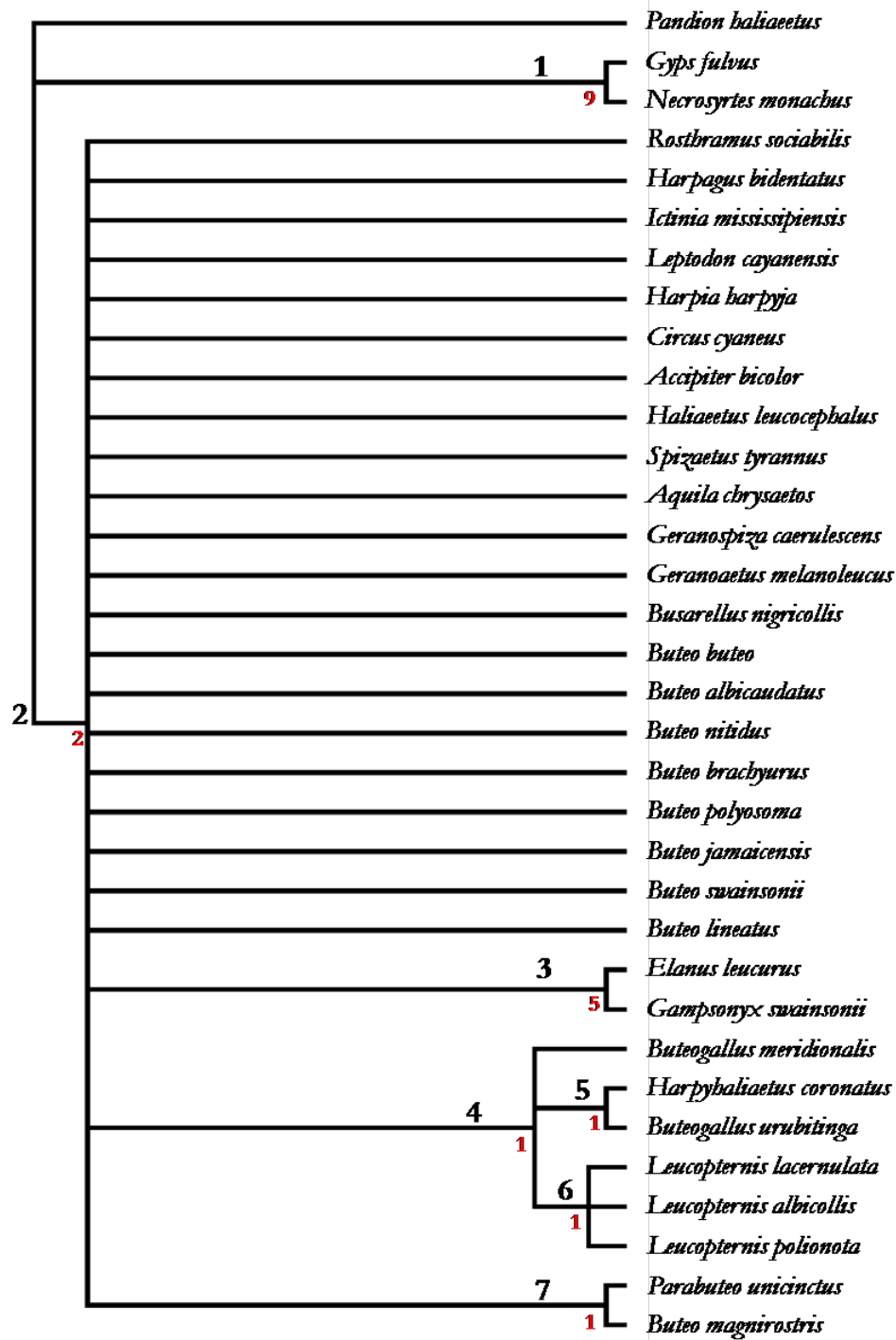
**Caracteres: 11** (1- ->0) - Fenestra na região dorsal do processo orbital do lacrimal ausente (IC=0,11); **20** (0==>1) - Processo medial da lâmina parasfenoidal evidente e curto (IC=0,50) **41** (0==>1) - *Angulus tomialis maxillaris* quadrado (IC=0,18).

Assim como o obtido na Análise I (clado 4) esse clado recuperou parte dos gaviões sub-buteoninos e é sustentado por três sinapomorfias sendo duas não

dependentes de otimização. No entanto, diferentemente do obtido na análise I, ocorreu aqui a inclusão da espécie *Geranoaetus melanoleucus*.

Tradicionalmente considerado um sub-buteonino (*e. g.* Amadon, 1982), esta espécie, em diversos trabalhos recentes (Riesing *et al.*, 2003; Lerner *et al.*, 2008; Amaral, 2008), aparece proximamente relacionada a outras duas espécies do gênero *Buteo* (*B. polyosoma* e *B. albicaudatus*) aqui componentes do clado 7. Foi proposta por Amaral (*op. cit.*) a inclusão dessas duas espécies no gênero *Geranoaetus*, (*Geranoaetus polyosoma* e *Geranoaetus albicaudatus*), enquanto Lerner *et al.* (2008) sugerem que *Geranoaetus melanoleucus* seja incorporada ao gênero *Buteo* (*Buteo melanoleucus*).

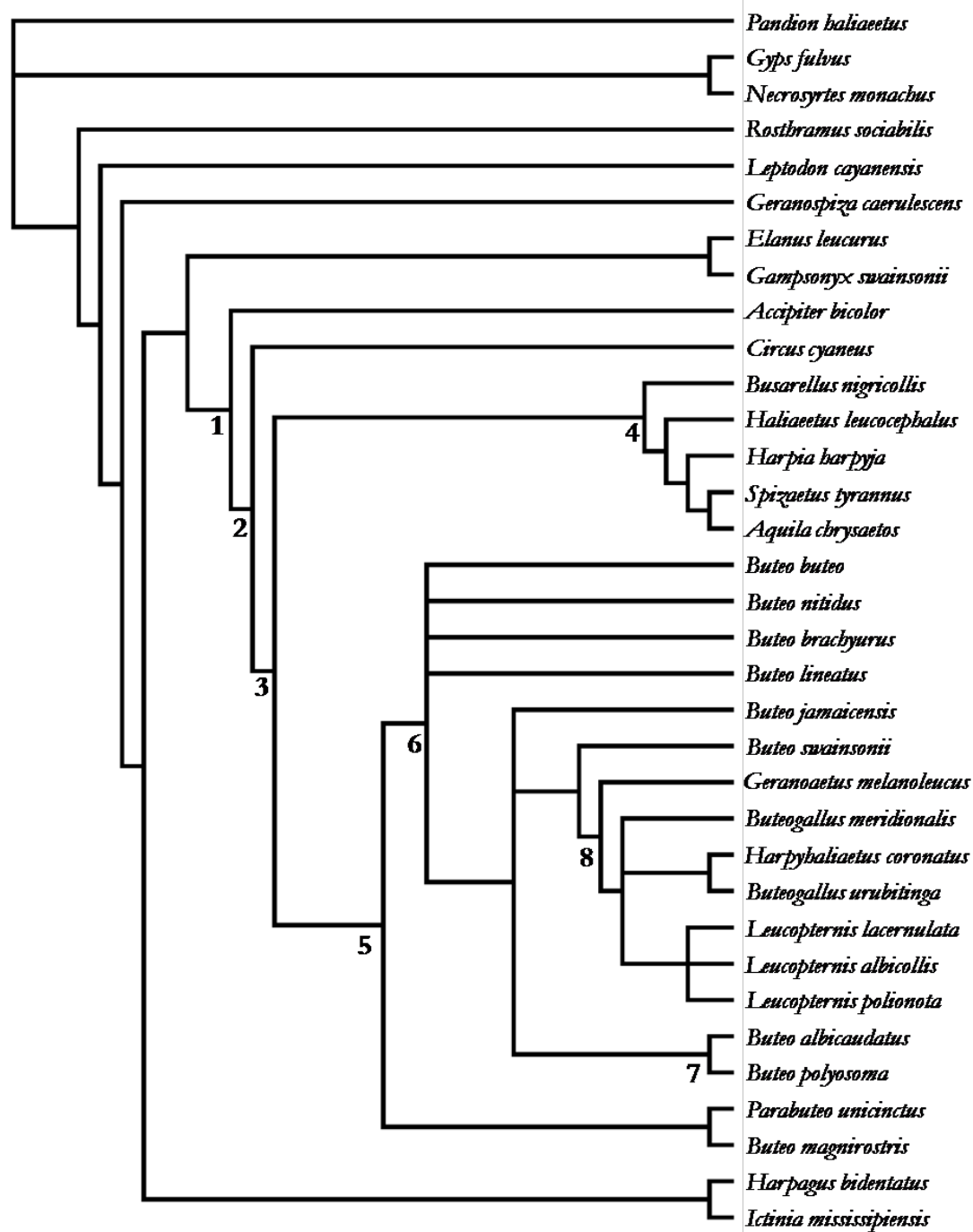
De acordo com o obtido aqui é possível observar certa proximidade de *Geranoaetus* às duas espécies supracitadas e a *B. swainsonii* e *B. jamaicensis*. Porém, como não foi possível obter uma amostragem mais significativa do gênero *Buteo* e dada à baixa resolução obtida entre as espécies deste gênero, a exemplo da politomia (*B. buteo*, *B. nitidus*, *B. brachyurus*, *B. lineatus*), optou-se por não opinar mais enfaticamente sobre tal questão.



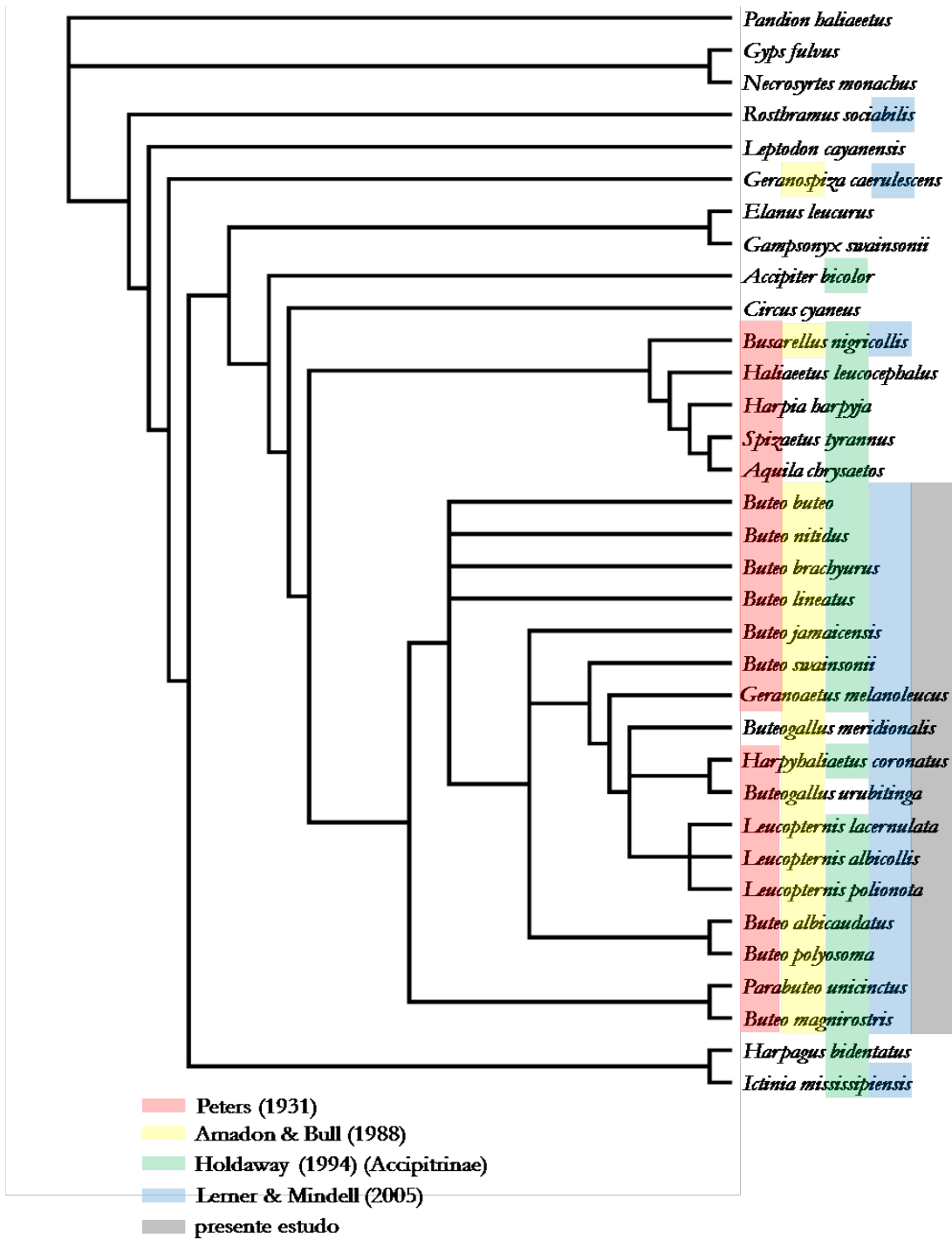
**Figura 1:** Consenso estrito das 240 hipóteses igualmente parcimoniosas; valores sob os ramos (em vermelho) referem-se aos índices de suporte de Bremer. L = 195, IC = 0,40, IH = 0,61, IR = 0,63, RC = 0,24.



**Figura 2:** Consenso de maioria (50%) de 240 hipóteses igualmente parcimoniosas. L = 195, IC = 0,40, IH = 0,61, IR = 0,63, CR = 0,24.



**Figura 3:** Consenso estrito de sete árvores igualmente parcimoniosas, obtidas a partir de pesagem posterior dos caracteres, de acordo com a média dos índices de consistência re-escalado verificado na análise 1.



**Figura 4:** Comparação das principais classificações historicamente propostas e os respectivos táxons inclusos na subfamília Buteoninae (exceto para Holdaway, 1994 - Accipitrinae), com a hipótese filogenética obtida na análise II do presente estudo.

## 6. DISCUSSÃO GERAL

### 6.1. Congruência entre as diferentes análises

Analisando as três topologias que foram apresentadas, pôde-se observar que diferentes critérios de otimização e de consenso, aplicados à análise da matriz de caracteres, contribuíram como um todo para o esclarecimento das relações filogenéticas entre os terminais amostrados.

Como visto anteriormente, a topologia de consenso estrito da análise I, sem pesagem posterior dos caracteres, pôde recuperar alguns clados congruentes com hipóteses da literatura. No entanto, observando a topologia de consenso de maioria, nota-se uma maior resolução em relação àquela de consenso estrito, indicada pela presença de um maior número de componentes, o que poderia ser naturalmente esperado.

Quando comparados o consenso de maioria da análise I (Figura 2) ao consenso estrito da análise II (Figura 3) com pesagem sucessiva dos caracteres, pode-se observar que diversos clados obtidos na segunda análise, já haviam se formado na análise sem pesagem, porém, não apareceram em todas as 240 hipóteses mais parcimoniosas. Como exemplos desta afirmação, pode-se citar os clados 1, 3, 4, 7 e 8, da análise II que, quanto aos componentes e arranjos, são congruentes com a árvore de consenso de maioria.

A pesagem posterior dos caracteres contribuiu significativamente para a resolução da filogenia, e sua validade enquanto hipótese, pôde ser elucidada uma vez que a mesma topologia figurou-se entre as 240 árvores igualmente parcimoniosas, provenientes da análise sem pesagem. Mas, é necessário afirmar cuidadosamente, que esse fato trata-se de um indicativo de que a hipótese



gerada na análise II é de certa forma coerente com o conjunto de dados, uma vez que não se trata de um produto da análise direta da matriz.

Neste contexto, entende-se que quando submetido à aplicabilidade de diferentes ferramentas de análise, o esqueleto craniano foi uma fonte de caracteres filogeneticamente informativa no esclarecimento das relações dos Buteoninae com os demais táxons da família Accipitridae e, por sua vez, pôde oferecer hipóteses a serem comparadas com os dados disponíveis sobre a filogenia do grupo.

## **6.2. Contribuições dos dados osteológicos cranianos**

Comparando os dados aqui apresentados, com os estudos moleculares de Lerner & Mindell (2005) e os que o sucederam (Griffiths, 2007; Amaral, 2008) é possível observar certa discordância, principalmente, quanto à inclusão entre os Buteoninae de gêneros tratados tradicionalmente como “kites”, componentes da subfamília Milvinae.

É importante observar que a amostragem taxonômica utilizada por Amaral (2008) e Lerner *et al.* (2008) pôde representar quase que a totalidade do grupo, enquanto que as coleções osteológicas não proporcionam a mesma quantidade e diversidade de amostra.

Portanto, importantes questionamentos acerca das relações menos inclusivas dos Buteoninae como o não-monofiletismo dos gêneros *Buteo*, *Buteogallus* e *Leucopternis* não puderam ser contemplados no presente estudo.

Neste contexto, a proposta aqui colocada serve como um aporte morfológico contextualizado filogeneticamente e, portanto, dada a insuficiência de estudos embasados desta maneira, serve como um importante subsídio comparativo às

hipóteses obtidas com base em outras fontes de dados. Por sua vez, os dados aqui gerados são passíveis de serem incorporados a qualquer outro tipo de informação sobre o grupo, inclusive às evidências moleculares. Dessa maneira, as informações estão disponíveis a para elaboração das chamadas hipóteses de evidência total, que podem contribuir para um melhor entendimento acerca das relações filogenéticas entre grupos.

É evidente que os caracteres do esqueleto craniano mostraram-se filogeneticamente informativos para os Accipitridae e, como pode ser observado pela literatura, os dados provenientes da osteologia comparada do grupo não foram totalmente esgotados, uma vez que, o esqueleto pós-craniano deve trazer ainda inúmeras e importantes informações sobre padrões e variações entre os componentes da família.

## 7. CONCLUSÕES

O monofiletismo da subfamília Buteoninae foi sustentado por quatro caracteres osteológicos cranianos e a subfamília deve ser validada com a inclusão dos seguintes gêneros: *Buteo* (incluindo *B. magnirostris*), *Geranoaetus*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis* e *Parabuteo*.

Mesmo não sendo amostrado todo o universo de espécies reconhecidas para o gênero *Buteo*, a congruência quanto à posição filogenética da espécie *Buteo magnirostris*, com os demais estudos sobre o grupo, é suficiente para fomentar a idéia da transferência de *Buteo magnirostris* para o gênero monotípico *Rupornis* Kaup, 1844, como fora recomendado por outros autores (Brown & Amadon, 1968; Riesing, *et al.*, 2003; Amaral, 2008).

Haja vista que alguns dos gêneros componentes podem não se tratar de entidades monofiléticas, como demonstram trabalhos recentes (Amaral, 2006, 2008), alterações de ordem nomenclatural são previstas.

Os gêneros *Ictinia*, *Rostbramus* e *Geranospiza* não estão proximamente relacionados aos componentes da subfamília Buteoninae, como fora proposto por Lerner & Mindell (2005).

Segundo os resultados obtidos, o grupo-irmão dos Buteoninae é composto pelo seguinte componente: (*Busarellus* (*Harpia* (*Haliaeetus* (*Spizaetus*, *Aquila*)))).

A osteologia craniana mostrou-se uma ferramenta importante, contribuindo para o esclarecimento da filogenia dos Buteoninae. No entanto, o estudo do esqueleto pós-craniano deve ser realizado sob a mesma ótica, afim de se levantar mais evidências e fortalecer a avaliação morfológica do grupo.

## 8. RESUMO

Os gaviões buteoninos são aves pertencentes à família Accipitridae de distribuição cosmopolita, mas predominante na região Neotropical. Nas classificações mais tradicionais, os buteoninos incluem os gêneros *Buteo*, *Busarellus*, *Buteogallus*, *Geranoaetus*, *Geranospiza*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis* e *Parabuteo*. Recentemente, dados moleculares agregaram a este subgrupo os gêneros *Ictinia* e *Rostbramus*, historicamente considerados como pertencentes a outro subgrupo da família, popularmente conhecido como “kites”. Neste trabalho, foi realizado um estudo da anatomia comparada do esqueleto craniano de representantes da família Accipitridae e, entre eles, amostrados os táxons historicamente relacionados aos buteoninos. Para tanto, foram analisados 98 esqueletos cranianos, totalizando 45 espécies de representantes da ordem Falconiformes, sendo selecionadas 34 como espécies terminais para as análises filogenéticas. Foram codificados 59 caracteres do esqueleto craniano para a construção a matriz, sendo esta posteriormente submetida à análise filogenética e otimização dos caracteres, de acordo com o princípio da parcimônia. Foram calculados diagramas de consenso estrito e de maioria e, em uma análise adicional, foram realizados procedimentos de ponderação sucessiva dos caracteres. Os resultados permitem o reconhecimento da subfamília Buteoninae sustentada por quatro sinapomorfias e composta pelos gêneros: *Buteo*, *Geranoaetus*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis* e *Parabuteo*. Dessa maneira, o resultado aqui obtido é parcialmente discordante da maioria dos estudos moleculares sobre o grupo, uma vez que os gêneros *Ictinia*, *Rostbramus* e *Geranospiza* não aparecem como componentes deste clado, enquanto o gênero *Busarellus* mostra-se como o táxon mais basal do componente irmão de Buteoninae.

## 9. ABSTRACT

The buteonine hawks are members of the family Accipitridae with a worldwide distribution but mainly restricted to the Neotropics. Traditionally, the buteonine group has included the genera *Buteo*, *Busarellus*, *Buteogallus*, *Geranoaetus*, *Geranospiza*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis* and *Parabuteo*. Recently, molecular data has indicated that two other genera, *Ictinia* and *Rosthramus*, should be incorporated in this subgroup, although historically these have been treated as representative of another family subgroup, commonly known as kites. A comparative anatomical study was made on the cranial skeleton of representatives of the family Accipitridae, including those taxa historically related to the buteonine hawks. A sample of 98 cranial skeletons of 45 species representative of the order Falconiformes was analysed, and 34 of these were selected as terminal species in the phylogenetic analyses. A total of 59 characters were used to construct a data matrix which was submitted to a phylogenetic analysis and character optimization according to the principle of parsimony. Strict and majority rule consensus trees were calculated, and in an additional analysis, successive weighting approaches were conducted. The results permit the recognition of the subfamily Buteoninae supported by four synapomorphies and comprising the genera: *Buteo*, *Geranoaetus*, *Buteogallus*, *Harpyhaliaetus*, *Leucopternis* and *Parabuteo*. However, the analysis does not fully support the relationships indicated by the molecular data for the group, since the genera *Ictinia*, *Rosthramus* and also *Geranospiza* are excluded from this clade, while the genus *Busarellus* appears as the most basal taxon of the sister group to the Buteoninae.

## 10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnarsson, I.; Miller, J. A. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics*, v. 24, p. 1-7.
- Alvarenga, H. 1985. Notas sobre os Cathartidae (Aves) e descrição de um novo gênero do Cenozóico brasileiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 57, n. 3, p. 349-357.
- Alvarenga, H. 1992. Coleções osteológicas: perspectivas para a Ornitologia no Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, v. 8, n. 1, p. 247-257.
- Amadon, D. 1949. Notes on *Harpyhaliaetus*. *Auk*, v. 66, p. 53-56.
- Amadon, D. 1982. A revision of sub-buteonine hawks (Accipitridae, Aves). *American Museum Novitates*, n. 2741, p. 1-20.
- Amadon, D.; Bull, J. 1988. Hawks and owls of the world: a distributional and taxonomic list. *Western Foundation of Vertebrate Zoology*, v. 3, n. 4, p. 295-257.
- Amaral, F. S. R.; Miller, M. J.; Silveira, L. F.; Bermingham, E.; Wantjal, A. 2006. Polyphyly of the hawk genera *Leucopternis* and *Buteogallus* (Aves, Accipitridae): multiple habitat shifts during the Neotropical buteonine diversification. *BMC Evolutionary Biology*, v. 6, n. 10, p. 1-10.
- Amaral, F. S. R. 2008. *Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves, Accipitridae): uma perspectiva evolutiva*. São Paulo, 162 p. Tese (Doutorado), Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Amorim, D. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2.ed, Ribeirão Preto, Holos, 276 p.

- Baumel, J. J.; Witmer, L. 1993. Osteology. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J.E.; Evans, H. E.; Vander Berge, J. C. (eds) *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2. ed. Cambridge, Publications of Nuttall Ornithologists Club. p. 45-132.
- Brito, G. R. R. 2008. *Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos*. São Paulo, 319 p. Tese (Doutorado), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Brown, L. H.; Amadon, D. 1968. *Eagles, hawks and falcons of the world*. New York, McGraw-Hill, 945 p.
- Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, v. 4, p. 291-296.
- Carpenter, J. M. 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics*, v. 10, p. 215-220.
- Chandler, A. C. 1916. A study of the structure of feathers, with reference to their taxonomic significance. *University of California Publications in Zoology*, n. 13, p. 243-446.
- Cracraft, J. 1968. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. *American Midland Naturalist*, v. 80, n. 2, p. 316-359.
- Cracraft, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (class Aves). *Auk*, v. 98, n. 4, p. 681-714.
- Cracraft J.; Barker, F. K.; Braun, M.; Harshman, J.; Dyke, G. J.; Feinstein, J.; Stanley, S.; Cibois, A.; Schikler, P.; Beresford, P.; García-Moreno, J.; Sorenson, M. D.; Yuri, T.; Mindell, D. P. 2004. Phylogenetic relationships

- among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. In: Cracraft, J.; Donogue, M. J. (org). *Assembling the tree of life*. New York, Oxford University Press, p. 468-489.
- de Pinna M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, v. 7, p. 367-394.
- Ericson, P. G.; Anderson, C. L.; Briton, T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Källersjö, M.; Ohlson, J.; Parsons, T. J.; Zuccon, D., Mayr, G. 2006 Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, v. 2, p. 543-547.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, v. 18, n. 4, p. 374-385.
- Farris J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N. I.; Funk, V. A. (eds.) *Advances in Cladistics 2. Proceedings of the second meeting of the Willi Hennig Society*. p. 7-36. New York, Columbia University Press.
- Farris J. S. 2008. Parsimony and explanatory power. *Cladistics*, v. 24, p. 1-23.
- Feduccia, A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Yale, Yale University Press, 420 p.
- Ferguson-Lees, J.; Christie, D. A. 2001. *Raptors of the world*. Boston, Houghton Mifflin Company, 992 p.
- Fürbringer, M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie and Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stutz und Bewegungsorgane. Amsterdam, T.j. van Holkema, v. 15.



- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, v. 11, p. 83-91.
- Griffiths, C. S. 1994. Monophyly of the Falconiformes based on syringeal morphology. *Auk*, v. 111, p. 787-805.
- Griffiths, C. S.; Barrowclough, G. F.; Groth, J. G.; Mertz, L. A. 2007. Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. *Journal of Avian Biology*, v. 38, n. 5, p. 587-602.
- Haring, E.; Kruckenhauser, L.; Gamauf, A.; Riesing, M. J.; Pinsker, W. 2001. The complete sequence of the mitochondrial genome of *Buteo buteo* (Aves: Accipitridae) indicates an early split in the phylogeny of raptors. *Molecular Biology and Evolution*, v. 18, n. 10, p. 1892-1904.
- Hackett, S. J.; Kimball, R. T.; Reddy, S.; Bowie, R. C. K.; Braun, E. L.; Braun, M.J.; Chojnowski, J. L.; Cox, W. A.; Han, K.; Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Marks, B. D.; Miglia, K. J.; Moore, W. S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D.W.; Witt, C. C.; Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, n. 320, p. 1763-1768.
- Helbig, A. J.; Kocum, A.; Seibold, I.; Braun, M. J. 2005. A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 35, p. 147-164.
- Hellmayr, C. E.; Conover, B. 1949. *Catalogue of birds of the Americas* part 1. Chicago, Field Museum of Natural History, v. 13, n. 4, 359 p.

- Hennig, W. 1950. *Grünzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutsche Zentralverlag, 370 p.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Urbana, University of Illinois Press, 263 p.
- Holdaway, R. N. 1994. An exploratory phylogenetic analysis of the genera of the Accipitridae, with notes on the biogeography of the family. In: Meyburg, B. U.; Chancellor, R. D. (eds.). Berlin, *Proceedings of the IV World Conference on birds of prey and owls*.
- Howard, H. 1929. The avifauna of Emeryville shell-mound. *University of California Publications in Zoology*, v. 32, p. 301-394.
- Hudson, G. E. 1948. Studies on the muscles of pelvic appendages in birds. II: the heterogeneous order Falconiformes. *American Midland Naturalist*, v. 39, p. 102-127.
- Huxley, T. H. 1867. On the classification of birds: and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proceedings of Zoological Society of London*, p. 415-472.
- Jollie, M. 1976. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part I. *Evolutionary Theory*, v. 1, p. 285-298.
- Jollie, M. 1977a. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part II. *Evolutionary Theory*, v. 2, n. 4 p. 115-208.
- Jollie, M. 1977b. A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part III. *Evolutionary Theory*, v. 2, n. 5 p. 209-300.

- Jollie, M. 1977c A contribution to the morphology and phylogeny of the Falconiformes, part IV. *Evolutionary Theory*, v. 3, n. 1 p. 1-140.
- Kitching, I. J.; Forey, P. L.; Humphries, C. J.; Williams, D. M. 1998. *Cladistics – the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford, Oxford University Press, 228 p.
- Kruckenhauser, L.; Haring, E.; Pinsker, W.; Riesing, M. J.; Winkler, H.; Wink, M.; Gamauf, A. 2004. Genetic vs. morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae). *Zoologica Scripta*, v. 33, n. 3, p. 197-211.
- Lerner, H. R. L.; Mindell, D. P. 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 37, p. 327-346.
- Lerner, H. R. L.; Klaver, M. C.; Mindell, D. P. 2008. Molecular phylogenetics of the buteonine birds of prey (Accipitridae). *Auk*, v. 304, n. 2, p. 304-315.
- Ligon, J. D. 1967. Relationships of the cathartid vultures. *Occasional papers of the Museum of Zoology of the University of Michigan*, n. 651, p. 1-26.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Regnum animale* Stockholm, Laurentii Salvii v. 1, ed. 10, p. 81-86.
- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2006. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy: I. Methods and characters. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, n. 37, 544 p.

- Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 149, n. 1, p. 1-95.
- Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2004. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. V.1.05: <http://mesquiteproject.org>.
- Mayr, G.; Clarke, J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, v. 19, n. 6, p. 527-553.
- Nelson, G. J.; Platnick, N. I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press, 597 p.
- Nixon, K. C.; Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, v. 9, p. 413-426.
- Olson, S. L. 1982. The distribution of fused phalanges of the inner toe in the Accipitridae. *Bulletin of the British Ornithologists Club*, v. 102, n. 1, p. 8-12.
- Olson, S. L. 1985. The fossil record of birds. In: Farner, D. S.; King, J. R.; Parkes, K. C. (org). *Avian Biology*. p. 80-238. Orlando, Academic Press, v. 8.
- Olson, S. L. 1987. Variation in the procoracoid foramen in the Accipitridae. *Rivista Italiana Ornitologia*, v. 57, n. 3, p. 1-4.
- Page, R. D. M. 1998. Nexus Data Editor, v.0.5 <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/>
- Page, R. D. M. 2001. TreeView, v.1.6 <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/>

- Peters, J. L. 1931. *Check-list of birds of the world*. Harvard University Press, Cambridge.
- Platnick, N. I.; Coddington, J. A., Forster, R. R.; Griswold, C. E. 1991. Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Aranae, Araneomorphae). *American Museum Novitates*, n. 3016, p. 1-73.
- Pycraft, W.P. 1902. Contributions to the osteology of birds. Part V. Falconiformes. *Proceedings of Zoological Society of London*, n. 1902 p. 277-320.
- Rea, A. M. 1983. Cathartid affinities: a brief overview. In: Wilbur, S. R.; Jackson, J. A. *Vulture Biology and Management*, Berkeley, University of California Press, p. 26-53.
- Rieppel, O. 1988. *Fundamentals of comparative biology*. Berlin, Birkhäuser Verlag, 202 p.
- Riesing, M. L.; Kruckenhauser, L.; Gamuf, A.; Haring, E. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 27, n. 2, p. 328-342.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven, Yale University Press, 976 p.
- Sushkin, P. 1905. Zur Morphologie des Vogelskelets: vergleichende Osteologie der normalen Tagraubvögel (Accipitres) und die Classification. Teil I. Grundeinteilung der Accipitres. *Nouvelle Memoires Société Naturalist Moscou*, n. 16, p. 1-65.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\* and other methods), v. 4.0b. Sinauer, Sunderland.

- Thiollay, J. M. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). In: del Hoyo, J.; Elliot, A.; Sargatal, J. (eds.) *Handbook of the birds of the world*. v. 2. p. 42-51. Barcelona, Lynx Edicions.
- Wetmore, A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. *Proceedings of United States National Museum*, v. 76, n. 24, p. 1-8.
- Wetmore, A. 1960. A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, v. 139, p. 1-37.
- Wetmore, A. 1965. The birds of the Republic of Panama. Part I. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, v. 150, 483 p.
- Wiley, E. O. 1980. Phylogenetics systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botanic*, v. 5, p. 194-220.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons, 349 p.
- Wink, M.; Sauer-Gürth, H. 2004. Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes. In: Meyburg, B. U.; Chancellor, R. D. (eds.). *Proceedings of the VI World Conference on birds of prey and pws*. Budapest, Hungary.

**ANEXO I** – Relação dos exemplares utilizados para as análises osteológicas e filogenéticas e informações disponibilizadas pelas instituições de origem. AZUSP – Coleção de Aves do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo; MHNT – Museu de História Natural de Taubaté; MNRJ – Museu Nacional do Rio de Janeiro; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MZUSP	sem n°	<i>Buteo brachyurus</i>	?	Orquidário de Santos - SP
MHNT	1817	<i>Buteo brachyurus</i>	?	cativoiro, Zoológico de São Paulo - SP
MHNT	518	<i>Buteo brachyurus</i>	♂	Tremembé - SP
MHNT	792	<i>Buteo nitidus</i>	♂	Vera Cruz - México
MHNT	930	<i>Buteo nitidus</i>	♀	Rio Crixá-Mirim - Mundo Novo - GO
MHNT	593	<i>Buteo platypterus</i>	♂	cativoiro, Nat. Zoo. Park. - EUA
MHNT	970	<i>Buteo buteo</i>	♀	Bydgoszcz - Polônia
MHNT	1888	<i>Buteo buteo</i>	♂	Frankfurt - Alemanha
MHNT	788	<i>Buteo polyosoma</i>	♀	Buenos Aires - Argentina
MHNT	809	<i>Buteo swainsoni</i>	♀	Kansas - EUA
MHNT	449	<i>Buteo jamaicensis</i>	?	EUA
MHNT	441	<i>Buteo lineatus</i>	?	EUA
MHNT	231	<i>Buteo albicaudatus</i>	♀	Tremembé - SP

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	746	<i>Buteo albicaudatus</i>	?	Vale do Paraíba - SP
MHNT	1027	<i>Buteo albicaudatus</i>	♂	Tremembé - SP
MHNT	1029	<i>Buteo albicaudatus</i>	♀	Tremembé - SP
MHNT	1481	<i>Buteo albicaudatus</i>	?	São Luiz do Paraitinga - SP
MHNT	4841	<i>Buteo albicaudatus</i>	♀	Ubatuba - SP
MHNT	1869	<i>Buteo albicaudatus</i>	?	Monte Verde - MG
MZUSP	sem no	<i>Buteo albicaudatus</i>	♂	E.E. Uruçuí-Una - PI
MHNT	233	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Tremembé - SP
MHNT	377	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Rio Crixás - GO
MHNT	595	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Tremembé - SP
MHNT	755	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Chasconus, Prov. Buenos Aires - Argentina
MHNT	923	<i>Buteo magnirostris</i>	♂	Mundo Novo - GO
MHNT	1073	<i>Buteo magnirostris</i>	♂	São Luiz do Paraitinga - SP
MHNT	6179	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Macapá - AP
MHNT	6180	<i>Buteo magnirostris</i>	♂	Macapá - AP
AZUSP	006	<i>Buteo magnirostris</i>	♂	São Paulo - SP
AZUSP	545	<i>Buteo magnirostris</i>	?	Condomínio São Pedro, Guarujá - SP
AZUSP	1079	<i>Buteo magnirostris</i>	?	desconhecida



Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
AZUSP	1093	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	desconhecida
AZUSP	1412	<i>Buteo magnirostris</i>	♀	Vila Gumercindo, São Paulo - SP
MHNT	4840	<i>Parabuteo unicinctus</i>	?	Jaíba - MG
MHNT	885	<i>Busarellus nigricollis</i>	♂	Anhembi - SP
MHNT	1781	<i>Leucopternis albicollis</i>	?	cativeiro, São Paulo - procede do Maranhão
MNRJ	sem no	<i>Leucopternis albicollis</i>	♀	Rio Teles Pires (margem direita) - MT
MZUSP	sem no	<i>Leucopternis polionota</i>	?	Juquitiba - SP
MZUSP	sem no	<i>Leucopternis polionota</i>	?	desconhecida
MHNT	1279	<i>Leucopternis lacernulata</i>	♀	Poruba, Ubatuba - SP
MHNT	1905	<i>Leucopternis lacernulata</i>	?	cativeiro, Zoológico de São Paulo - SP
MHNT	718	<i>Heterospizias meridionalis</i>	♀	Rio Caiapós - TO
MHNT	312	<i>Heterospizias meridionalis</i>	♀	Tremembé - SP
MHNT	50	<i>Heterospizias meridionalis</i>	♀	Tremembé - SP
MZUSP	sem no	<i>Heterospizias meridionalis</i>	♀	E.E. Uruçuí-Una - PI
MZUSP	sem no	<i>Heterospizias meridionalis</i>	?	desconhecida
MHNT	959	<i>Buteogallus urubitinga</i>	♂	Rio Crixá-Mirim, Mundo Novo - GO
MNRJ	sem no	<i>Buteogallus urubitinga</i>	♀	Rio Teles Pires (margem esquerda) - MT

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	1874	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	?	Montevideo - Uruguai
MHNT	918	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	?	cativeiro
MHNT	1825	<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	?	desconhecida
MHNT	1815	<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	♂	Rio de Janeiro - RJ
MHNT	757	<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	♂	Selviria - MS
MHNT	622	<i>Spizaetus tyrannus</i>	♂	cativeiro, Zoológico de São Paulo - SP
MHNT	1023	<i>Spizaetus tyrannus</i>	♂	Ubatuba - SP
MHNT	904	<i>Spizaetus tyrannus</i>	♀	Patrimônio, Parati - RJ
MHNT	6178	<i>Spizaetus ornatus</i>	?	Santana (Distrito de Igarapé do lago) - AP
MHNT	733	<i>Geranospiza caerulescens</i>	♀	São Paulo - SP
MZUSP	sem no	<i>Geranospiza caerulescens</i>	♀	Recife - PE
MHNT	1691	<i>Leptodon cayannensis</i>	♀	cativeiro, Zoológico de São Paulo - SP
MHNT	sem no	<i>Leptodon cayannensis</i>	?	Rio Araguaia - GO
AZUSP	1298	<i>Leptodon cayannensis</i>	♀	desconhecida
MHNT	277	<i>Harpagus bidentatus</i>	?	Rio Suiá-Missu - MT
MHNT	1872	<i>Harpagus diodon</i>	?	cativeiro, Zoológico de São Paulo - SP
MHNT	806	<i>Ictinia mississippiensis</i>	♀	Kingsdown, Kansas - EUA

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	779	<i>Ictinia mississippiensis</i>	♂	Kansas – EUA
MHNT	728	<i>Ictinia plumbea</i>	♂	Anhembi - SP
MZUSP	sem no	<i>Gampsonyx swainsonii</i>	?	Santa Cruz da Serra - RO
MHNT	732	<i>Elanus leucurus</i>	♂	São Bernardo do Campo - SP
MHNT	271	<i>Elanus leucurus</i>	♂	Taubaté - SP
AZUSP	206	<i>Elanus leucurus</i>	?	desconhecida
AZUSP	1076	<i>Elanus leucurus</i>	♀	desconhecida
AZUSP	1094	<i>Elanus leucurus</i>	?	desconhecida
AZUSP	1193	<i>Elanus leucurus</i>	?	desconhecida
MHNT	699	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	♂	Chasconus Pv. Buenos Aires - Argentina
MHNT	667	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	?	Tremembé - SP
MHNT	544	<i>Circus cyaneus</i>	?	Hazelhurst, PA - EUA
MHNT	1334	<i>Accipiter striatus</i>	♀	New Jersey - EUA
MHNT	960	<i>Accipiter nisus</i>	♀	Zoológico de Krakow - Polônia
MHNT	663	<i>Accipiter bicolor</i>	♀	Rio Caiapós - TO
MHNT	4881	<i>Accipiter bicolor</i>	♂	Ubatumirim, Ubatuba - SP
MHNT	990	<i>Accipiter gentilis</i>	♀	Zawiercie-Silesia - Polônia

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	49	<i>Necrosyrtes monachus</i>	?	Cunga - Angola - África
MHNT	520	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	?	cativeiro, Nat. Zoo. Park. - EUA
MHNT	917	<i>Gyps fulvus</i>	?	Parque Nacional Doñana - Espanha
MHNT	514	<i>Aquila chrysaetos</i>	♂	cativeiro, Nat. Zoo. Park. EUA
MHNT	1862	<i>Harpia harpyja</i>	♀	cativeiro, Zoológico de São Paulo – SP
MHNT	942	<i>Harpia harpyja</i>	?	Pq. Museu Paraense Emílio-Goeldi - Belém - PA
MHNT	1885	<i>Harpia harpyja</i>	?	cativeiro, ZooParque Itatiba-SP
MHNT	905	<i>Pandion haliaetus</i>	♀	Rio Caiapós - TO
MHNT	51	<i>Pandion haliaetus</i>	?	cativeiro, Nat. Zoo. Park. - EUA
MHNT	48	<i>Sagittarius serpentarius</i>	?	cativeiro, Nat. Zoo. Park. - EUA
MHNT	219	<i>Caracara plancus</i>	♂	Tremembé - SP
MHNT	288	<i>Caracara plancus</i>	♂	Tremembé - SP
MHNT	1503	<i>Caracara plancus</i>	♀	Tremembé - SP
MHNT	795	<i>Cathartes aura</i>	♂	São Luiz do Paraitinga - SP
MHNT	625	<i>Coragyps atratus</i>	♂	Ubatuba - SP

## ANEXO II – Matriz de caracteres

TERMINAL/CARÁTER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pandion haliaetus</i>	1	0	0	-	0	0	-	1	2	2	0	0	1
<i>Gyps fulvus</i>	0	2	3	1	0	1	0	0	2	0	1	1	1
<i>Necrosyrtes monachus</i>	0	2	3	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0/1	1	2	0
<i>Elanus leucurus</i>	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	0	1	?	?	?	?	?	0	1	1	?	0	0
<i>Harpagus bidentatus</i>	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Ictinia mississippiensis</i>	0	1	2	0	1	0	-	1	1	0	0/1	2	0
<i>Leptodon cayanensis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0
<i>Harpia harpyja</i>	0	2	2	0	1	1	1	0	2	0	0	1	0
<i>Circus cyaneus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Accipiter bicolor</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Spizaetus tyrannus</i>	0	2	2	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0
<i>Aquila chrysaetos</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	2	0	1	1	0
<i>Geranospiza caerulescens</i>	0	1	2	0	1	1	0	1	2	0	1	0	0
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	2	1	0	2	0
<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Buteogallus urubitinga</i>	0	2	2	0	1	1	1	1	1	1	0	2	0
<i>Buteogallus meridionalis</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	0/2	0
<i>Leucopternis lacernulata</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Leucopternis albicollis</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0/1	2	0
<i>Leucopternis polionota</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	?	1	0	2	0
<i>Busarellus nigricollis</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Parabuteo unicinctus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Buteo magnirostris</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Buteo buteo</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Buteo albicaudatus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	2	1	1	2	0
<i>Buteo nitidus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0
<i>Buteo brachyurus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0
<i>Buteo polyosoma</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	2	1	1	2	0
<i>Buteo jamaicensis</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Buteo swainsoni</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	2	0
<i>Buteo lineatus</i>	0	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0

TERMINAL/CARÁTER	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Pandion haliaetus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	2	1	0	0	2
<i>Gyps fulvus</i>	1	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	1
<i>Necrosyrtes monachus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Elanus leucurus</i>	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	?	1	1	1	0	?	0	0	0	1	0	1	1
<i>Harpagus bidentatus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Ictinia mississippiensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1
<i>Leptodon cayanensis</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Harpia harpyja</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2
<i>Circus cyaneus</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2
<i>Accipiter bicolor</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	0	1	0	1	1	2	1	0	1	1	1	0	2
<i>Spizaetus tyrannus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	2
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2
<i>Geranospiza caerulescens</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1
<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1
<i>Buteogallus urubitinga</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1
<i>Buteogallus meridionalis</i>	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1
<i>Leucopternis lacernulata</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Leucopternis albicollis</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Leucopternis polionota</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Busarellus nigricollis</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2
<i>Parabuteo unicinctus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo magnirostris</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo buteo</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo albicaudatus</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo nitidus</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo brachyurus</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo polyosoma</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo jamaicensis</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo swainsoni</i>	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo lineatus</i>	?	1	1	1	1	2	0	0	?	1	1	1	1

TERMINAL/CARÁTER	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
<i>Pandion haliaetus</i>	0	0	-	-	0	0	1	0	0	1	1	0	1
<i>Gyps fulvus</i>	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
<i>Necrosyrtes monachus</i>	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Elanus leucurus</i>	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Harpagus bidentatus</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ictinia mississippiensis</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Leptodon cayanensis</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1
<i>Harpia harpyja</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
<i>Circus cyaneus</i>	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Accipiter bicolor</i>	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Spizaetus tyrannus</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Aquila chrysaetos</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Geranospiza caerulescens</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	1	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteogallus urubitinga</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteogallus meridionalis</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Leucopternis lacernulata</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Leucopternis albicollis</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Leucopternis polionota</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Busarellus nigricollis</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Parabuteo unicinctus</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1
<i>Buteo magnirostris</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1
<i>Buteo buteo</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo albicaudatus</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo nitidus</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo brachyurus</i>	0	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo polyosoma</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo jamaicensis</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo swainsoni</i>	1	2	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Buteo lineatus</i>	0	2	0	1	0	1	?	1	0	0	1	0	1

TERMINAL/CARÁTER	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
<i>Pandion haliaetus</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Gyps fulvus</i>	0	0	1	1	-	2	0	2	0	1	0	-	0
<i>Necrosyrtes monachus</i>	0	0	0	1	-	0	0	2	0	1	0	-	0
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Elanus leucurus</i>	2	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	1
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	2	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	?
<i>Harpagus bidentatus</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Ictinia mississippiensis</i>	2	2	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1
<i>Leptodon cayanensis</i>	2	2	0/1	0	1	1	0	0	0	1	1	?	1
<i>Harpia harpyja</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Circus cyaneus</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	?	1
<i>Accipiter bicolor</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Spizaetus tyrannus</i>	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	?	1
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Geranospiza caerulescens</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	?	1
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteogallus urubitinga</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteogallus meridionalis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Leucopternis lacernulata</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Leucopternis albicollis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Leucopternis polionota</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Busarellus nigricollis</i>	1	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Parabuteo unicinctus</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo magnirostris</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo buteo</i>	1	0	0	0	0/1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo albicaudatus</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo nitidus</i>	1	0/1	0	0	0/1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo brachyurus</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo polyosoma</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo jamaicensis</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo swainsoni</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>Buteo lineatus</i>	1	1	0	0	1	0	0	?	?	1	1	?	1



TERMINAL/CARÁTER	53	54	55	56	57	58	59
<i>Pandion haliaetus</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Gyps fulvus</i>	1	0	1	1	1	0	1
<i>Necrosyrtes monachus</i>	1	0	1	2	0	1	1
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Elanus leucurus</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Gampsonyx swainsonii</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Harpagus bidentatus</i>	0	1	0	1	0	1	0
<i>Ictinia mississippiensis</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>Leptodon cayanensis</i>	0	1	0	1	0	1	0
<i>Harpia harpyja</i>	1	0	1	0	1	0	1
<i>Circus cyaneus</i>	0	1	1	1	0	1	1
<i>Accipiter bicolor</i>	0	1	0	1	0	1	1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	1	0	0	1	0	1	1
<i>Spizaetus tyrannus</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Aquila chrysaetos</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Geranospiza caerulescens</i>	0	1	0	1	0	1	1
<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Harpyhaliaetus coronatus</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Buteogallus urubitinga</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Buteogallus meridionalis</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Leucopternis lacernulata</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Leucopternis albicollis</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Leucopternis polionota</i>	0	0	0	?	?	?	?
<i>Busarellus nigricollis</i>	1	0	0	1	0	1	1
<i>Parabuteo unicinctus</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo magnirostris</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo buteo</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo albicaudatus</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo nitidus</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo brachyurus</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo polyosoma</i>	0	0	0	1	1	1	1
<i>Buteo jamaicensis</i>	0	0	0	1	0	1	1
<i>Buteo swainsoni</i>	0	0	0	2	0	1	1
<i>Buteo lineatus</i>	0	0	0	1	0	1	1

**ANEXO III** – Índices de consistência (IC), retenção (IR) e consistência re-escalonado (RC) para cada um dos caracteres analisados.

<b>Caráter</b>	<b>IC</b>	<b>IR</b>	<b>RC</b>
1	1.000	0/0	0/0
2	0.667	0.857	0.571
3	0.750	0.667	0.500
4	1.000	1.000	1.000
5	0.500	0.750	0.375
6	0.500	0.000	0.000
7	0.250	0.250	0.063
8	0.250	0.400	0.100
9	0.333	0.500	0.167
10	0.333	0.556	0.185
11	0.111	0.429	0.048
12	0.250	0.538	0.135
13	1.000	1.000	1.000
14	0.167	0.643	0.107
15	0.250	0.250	0.063
16	0.500	0.500	0.250
17	1.000	1.000	1.000
18	0.500	0.909	0.455
19	0.286	0.667	0.190
20	0.500	0.846	0.423
21	1.000	0/0	0/0
22	0.667	0.800	0.533
23	1.000	0/0	0/0
24	0.500	0.900	0.450
25	1.000	0.600	1.000
26	0.400	0.571	0.229
27	0.333	0.692	0.231
28	0.667	0.857	0.571
29	1.000	0/0	0/0
30	0.200	1.000	0.120
31	0.500	0.500	0.250
32	1.000	0/0	0/0
33	0.333	0.600	0.200
34	0.250	0.571	0.143
35	1.000	0/0	0/0

<b>Carácter</b>	<b>IC</b>	<b>IR</b>	<b>RC</b>
36	0.500	0.889	0.444
37	0.250	0.500	0.125
38	0.250	0.400	0.100
39	0.500	0.000	0.000
40	0.500	0.667	0.333
41	0.222	0.563	0.125
42	0.333	0.000	0.000
43	1.000	1.000	1.000
44	0.250	0.400	0.100
45	0.286	0.643	0.184
46	0.500	0.500	0.250
47	0.333	0.600	0.200
48	0.333	0.750	0.250
49	0.500	0.000	0.000
50	1.000	1.000	1.000
51	0.500	0.500	0.250
52	1.000	1.000	1.000
53	0.333	0.500	0.167
54	0.500	0.857	0.429
55	0.200	0.333	0.067
56	0.500	0.714	0.357
57	0.333	0.000	0.000
58	0.333	0.333	0.111
59	0.500	0.500	0.250