Thiago Rodrigues Alves

**Análise filogenética de ralídeos Neotropicais
(Aves: Rallidae) com base em caracteres
osteológicos**

**Phylogenetic analysis of the Neotropical rails
(Aves: Rallidae) based on osteological
characters**

São Paulo, 2012

Thiago Rodrigues Alves

**Análise filogenética de ralídeos Neotropicais
(Aves: Rallidae) com base em caracteres
osteológicos**

**Phylogenetic analysis of the Neotropical rails
(Aves: Rallidae) based on osteological
characters**

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

Orientadora: Profa. Dra.
Elizabeth Höfling

São Paulo, 2012

Ficha Catalográfica

Alves, Thiago Rodrigues

Análise filogenética de ralídeos Neotropicais (Aves: Rallidae) com base em caracteres osteológicos.

84p.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Rallidae 2. Osteologia 3. Sistemática Filogenética I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Dedicatória

À minha família

Agradecimentos

À Profa. Dra. Elizabeth Höfling pela orientação, amizade, paciência e apoio durante todo o período da minha pós-graduação. Muito obrigado.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado concedida e à PROAP/PROEX pelos auxílios financeiros.

Aos coordenadores do Curso de Pós-graduação em Zoologia do IBUSP: Profs. Drs. Antônio Carlos Marques e Marcelo Rodrigues de Carvalho.

Aos curadores e responsáveis pelas coleções, pela consulta e empréstimo de materiais imprescindíveis para a realização desta dissertação: Dr. Herculano Marcos de Ferraz Alvarenga (Museu de História Natural de Taubaté), Dr. Luís Fábio Silveira (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), Dr. Marcos Raposo e Dr. Guilherme Renzo Rocha Brito (Museu Nacional do Rio de Janeiro).

Ao Dr. Herculano Alvarenga pela amizade, confiança e todos os ensinamentos durante meu período em Taubaté. Espero que toda sua dedicação à Ornitologia e seus esforços na direção do MHNT sejam recompensados pelo cumprimento de seus objetivos.

Aos professores das disciplinas da pós-graduação que contribuíram em muito para minha formação como biólogo: Profs. Luís Ricardo Lopes de Simone, Elizabeth Höfling, Mario César Cardoso de Pinna e Marcos Antônio dos Santos Silva, em especial aos docentes da disciplina de Vertebrados (Profs. Drs. Eleonora Trajano, Elizabeth Höfling, Luís Fábio Silveira, Miguel Trefaut Urbano Rodrigues, Marcelo Rodrigues de Carvalho, Mônica de Toledo Piza-Ragazz, Renata Pardini, e Taran Grant) pelas aulas, explicações e inúmeras discussões zoológicas.

Agradeço ao Dr. Peter Gibbs do Plant Sciences Laboratory School of Biology da University of St. Andrews, Escócia, pela revisão do Abstract.

Aos Amigos do laboratório de Ornitologia do IBUSP: Rafael Migotto, Viviane Kupriyanov, Guilherme Renzo Rocha Brito e Talitha da Cunha Pires pela dedicação inspiradora ao estudo da Ornitologia e ao companheirismo.

Agradecimentos especiais a Rafael Migotto pelo exemplo de amizade e determinação. Por toda sua confiança e paciência, sempre com sugestões e críticas construtivas sobre esta dissertação e ao Guilherme Renzo Rocha Brito por me ajudar na fase final deste trabalho. Muito obrigado.

Aos amigos do Museu de História Natural de Taubaté pelos momentos de aprendizado e descontração durante os dois anos do meu período em Taubaté: Fernanda Porcari Molena, Fernando Procorro, Diana da Silva, Graziela do Couto Ribeiro e Ricardo Mendonça dos Santos. Em especial a Fernanda Porcari pelas viagens a São Paulo, conversas e por disponibilizar sua residência quando a república em que morava estava em pé de guerra.

Aos colegas monitores da disciplina de Vertebrados: João Paulo Capretz, Marco Sena, Rodrigo Borghesan, Carolina Nisa e Paula Moraes, pelo companheirismo indiscutível. Mesmo cansados de tantas aulas e monitorias, sempre estávamos de bom humor e buscando mais conhecimento sobre os grupos zoológicos estudados.

À minha família pela confiança, respeito pela minha profissão e incentivo em todas as minhas metas, não somente na vida acadêmica: meus pais Cláudio Sérgio Alves e Teresa Cristina Rodrigues Alves, meu irmão Lucas Rodrigues Alves, minha avó materna Teresa Albertina Ferreira Rodrigues e meus avós paternos Teresa Pettenusi Alves e Lourenço Alves Neto.

Aos meus colegas de república pelo valor baixo da hospedagem, respeito, descontração e muitas risadas: Roberto Kupper, Paulo Roberto, Eduardo Júnior e o Rottweiler Lex.

Aos meus amigos de longa data que sempre acreditaram no meu esforço: Guilherme Madeira, Célio Justus, Rodrigo Viana, Denis Freitas, Diego Freitas, Arnaldo Pereira e André Rodrigues. Pelos bons fins de semana quando eu retornava para Santos e conseguia recompor minhas energias.

Em especial a José Fontenelle, Eduardo Mourão e Raquel Alves por todo apoio durante minha graduação, pelos intensivos estudos antes do meu ingresso na pós-graduação, caronas, risadas e muitas outras vivências excelentes. Obrigado por tudo.

Para todos aqueles não mencionados que contribuíram de forma indireta para este trabalho.

Sumário

1. Introdução	1
1.1 Gruiformes	1
1.2 Rallidae	2
1.3 Taxonomia	5
1.4 Osteologia	9
1.5 Registro fóssil	10
2. Objetivos	11
3. Justificativa	11
4. Materiais e Métodos	12
4.1 Material de estudo.....	12
4.2 Análises filogenéticas	13
5. Resultados discutidos	16
5.1 Caracteres	16
5.2 Análises filogenéticas	47
6. Discussão Geral.....	62
7. Conclusões	64
8. Resumo	65
9. Abstract	66
10. Referências Bibliográficas	67
Anexo I. Relação de exemplares	75
Anexo II. Matriz de caracteres	78
Anexo III. Valores de IC, IR e RC para cada caráter.....	83

1. Introdução

1.1. Gruiformes

Devido a aspectos morfológicos externos e hábitos terrestres, os representantes da ordem Gruiformes já foram relacionados aos Galliformes e Ciconiiformes (Seebohm, 1895; Fürbringer, 1888; Hellmayr & Conover, 1942), no entanto, a maioria dos trabalhos suporta a hipótese de parentesco com Charadriiformes (Sharpe, 1894; Lowe, 1931; Sibley & Ahlquist, 1990; Livezey, 1998; Ericson *et al.*, 2006).

A ordem é um grupo diverso de aves terrestres tradicionalmente constituída por dez a doze famílias atuais: Mesitornithidae, Pedionomidae, Turnicidae, Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Rallidae, Heliornithidae, Rhynochetidae, Eurypygidae, Cariamidae e Otididae (Beddard, 1898; Peters, 1934; Taylor, 1996; Livezey, 1998). Estudos baseados em caracteres morfológicos e moleculares apontam diferentes hipóteses de relacionamento, frequentemente propondo a inclusão de Pedionomidae e Turnicidae em outros táxons (Sharpe, 1984; Taylor, 1996; Livezey & Zusi, 2007; Ericson *et al.*, 2006).

A tradicional composição da ordem tem seu monofiletismo questionado por diversos autores. A filogenia proposta por Livezey & Zusi (2006; 2007) baseada em 2954 caracteres osteológicos, miológicos, siríngiais e tegumentares propõe que Gruiformes seja constituído das famílias: Otididae, Cariamidae, Eurypygidae, Rhynochetidae, Psophiidae, Aramidae e Gruidae. As famílias Turnicidae e Mesitornithidae foram incluídas em sua própria ordem, Turniciformes. O estudo também corrobora a relação de grupo-irmão entre Rallidae e Heliornithidae suportada por diversos autores (Fürbringer, 1888; Beddard, 1898; Lowe, 1931; Livezey, 1998; Cracraft *et al.*, 2004; Ericson *et al.*, 2006; Livezey & Zusi, 2007; Fain *et al.*, 2007; Hackett *et al.*, 2008), no entanto, este clado (Ralliformes) é grupo-irmão de Charadriiformes.

A maioria dos trabalhos baseados em dados moleculares (Sibley & Ahlquist, 1990; Dyke & van Tuinen, 2006; Ericson *et al.*, 2006; Fain *et al.*, 2007; Hackett *et al.*,

2008) afirmam que as relações evolutivas da tradicional ordem Gruiformes são problemáticas e o grupo certamente não é monofilético. Nas filogenias propostas por Ericson *et al.* (2006) e Hackett *et al.* (2008) são encontrados quatro clados distintos: (1) Gruiformes, composto por Aramidae, Gruidae, Psophiidae, Heliornithidae e Rallidae; (2) Otididae como grupo-irmão do clado (Gruiformes + Cuculiformes); (3) um clado composto por Eurypygidae e Rhynochetidae, no qual é grupo-irmão dos Caprimulgiformes e (4) Cariamidae como grupo-irmão de um grande clado constituído por Passeriformes, Psittaciformes e Falconidae. Além disso, Hackett *et al.* (2008) questionam o monofiletismo da família Rallidae, uma vez que o gênero *Sarothrura* é mais proximamente relacionado a Heliornithidae.

Dentre as propostas filogenéticas mais fortemente corroboradas está a relação de grupo-irmão entre as famílias Eurypygidae e Rhynochetidae (Cracraft, 1982; Livezey, 1998; Ericson *et al.*, 2006; Livezey & Zusi, 2007; Fain *et al.* 2007; Hackett *et al.* 2008), relação próxima já refletida em trabalhos de classificação do século XIX (Bartlett, 1862; Sharpe, 1894) e a relação de grupo-irmão entre as famílias Gruidae e Aramidae, tendo Psophiidae como grupo externo formando um clado (Livezey, 1998; Ericson *et al.*, 2006; Livezey & Zusi, 2007; Hackett *et al.*, 2008), também mencionadas por taxonomistas em trabalhos anteriores (Sharpe, 1891; Beddard, 1898; Peters, 1934; Hellmayr & Conover, 1942).

1.2. Rallidae

A família Rallidae é representada por aves de hábitos terrestres popularmente conhecidas como saracuras, sanãs, carquejas, galinhas-d'água, frangos-d'água e pintos-d'água (Pinto, 1978; Sick, 1997). Dentre as famílias de vertebrados terrestres, os ralídeos apresentam uma das maiores distribuições geográficas, ocorrendo em todos os continentes com exceção da Antártica, e em diversas ilhas oceânicas remotas (Olson, 1973; Ripley & Beehler, 1985). A maioria das espécies ocorre em habitats relacionados a ambientes aquáticos como regiões estuarinas e litorâneas, porém, certos gêneros ocupam desde florestas densas a savanas (Taylor & Perlo, 1998).

Morfológicamente, é um grupo bastante homogêneo, com corpo curto e achatado lateralmente. Na maioria das espécies não existe dimorfismo sexual externo acentuado, sendo os machos ligeiramente maiores que as fêmeas. Apenas os gêneros africanos *Sarothrura* e os representantes de *Rallina* da Nova Guiné possuem plumagem sexualmente dimórfica (Taylor & Perlo, 1998).

Devido à grande amplitude de hábitos alimentares, a forma do bico é bastante variada, sendo longa e levemente curvada para baixo nas espécies que forrageiam o alimento no solo úmido, até curta e robusta, nas espécies de hábitos vegetarianos. Galinhas-d'água e carquejas possuem um escudo frontal pronunciado e colorido na região proximal do bico, mais evidente durante o período reprodutivo (McFarlane, 1975; Taylor & Perlo, 1998).

Os ralídeos apresentam pernas longas e finas, com dedos relativamente curtos nas espécies terrestres e longos nas espécies semiaquáticas e aquáticas. Os representantes com hábitos aquáticos mais especializados possuem lobos laterais nos dedos, vestigiais nas galinhas-d'água e bastante desenvolvidos em carquejas (Fjeldså, 1982; Taylor & Perlo, 1998).

A maioria dos ralídeos possui plumagem críptica, de coloração marrom, cinza ou preta, porém, nos frangos-d'água, a coloração é predominantemente azul e verde iridescentes. As partes inferiores, em alguns gêneros, são listradas (ex: *Porzana*) ou uniformes (ex: *Aramides*). Em galinhas-d'água, carquejas e frangos-d'água, as coberteiras inferiores da cauda são brancas, de grande contraste com o restante da plumagem (Taylor & Perlo, 1998; Stang & McRae, 2009).

Características relacionadas à perda da capacidade de voo são observadas frequentemente em ralídeos insulares, que compõem cerca de 25% das espécies atuais e extintas (Slikas *et al.*, 2002). Este fator envolve redução da musculatura e dos componentes ósseos das asas e cintura escapular, degeneração das penas e maior desenvolvimento da musculatura da perna (Fedducia, 1996; Livezey, 2003). Estes caracteres evoluíram certamente por convergência e por isso possuem pouca importância filogenética (Diamond, 1991; Trewick, 1997). Olson (1973), Feduccia

(1996), Taylor e Perlo (1998) consideram a perda da capacidade de voo uma condição neotênica, que evolui rapidamente e envolve poucas modificações genéticas.

Os ralídeos compõem a maior família de Gruiformes, representados por 33 gêneros atuais, sendo 13 deles monotípicos, e 135 espécies (Taylor & Perlo, 1998). Diversas classificações anteriores foram propostas para a família, demonstrando sua complexidade taxonômica. Sharpe (1894) propõe 50 gêneros e 165 espécies; Peters (1934) considera 52 gêneros e 138 espécies; Olson (1973) reduz o número de gêneros para 35 e não produz uma lista de espécies. Morony *et al.* (1975) consideram 152 espécies; Ripley (1977) reduz bruscamente o número de gêneros para 18 e 122 espécies; Sibley & Ahlquist (1990) listam 34 gêneros e 142 espécies, enquanto Taylor (1996) considera 33 gêneros e 133 espécies. Ainda, este último autor cita 33 espécies como ameaçadas, dentre elas, 16 provavelmente extintas desde 1.600.

Com exceção do estudo de Hackett *et al.* (2008), os demais autores suportam a hipótese filogenética que a família seja monofilética, não havendo discussões sobre a inclusão ou exclusão de seus representantes para outros táxons (Livezey, 1998; Fain *et al.*, 2007). Entretanto, o contexto histórico da organização das espécies em subfamílias apresenta controvérsias. Peters (1934) divide os Rallidae em duas subfamílias: Fulicinae, representados por espécies do gênero *Fulica*, e Rallinae, contendo todas as demais espécies. Verheyen (1957) propõe cinco subfamílias, porém, sem justificativas anatômicas convincentes para esta divisão. Brodkorb (1967) sugere três subfamílias: Rallinae, Gallinulinae e Fulicinae, também de maneira arbitrária e sem fundamentação morfológica.

Com base em métodos de hibridação DNA-DNA, Sibley & Ahlquist (1985, 1990) sugerem que os representantes do gênero *Sarothrura* sejam incluídos em uma família a parte, Sarothruridae, e em sua própria superfamília Sarothruoidea, devido a divergirem do restante do grupo há cerca de 60 milhões de anos, no Paleoceno. No entanto, a maioria dos trabalhos baseados em dados morfológicos (Olson, 1973; Livezey, 1998) suportam a hipótese de que *Sarothrura* seja relacionado aos gêneros *Rallina*, *Coturnicops* e *Micropygia*.

A classificação mais recente baseada em caracteres osteológicos proposta por Olson (1973) e corroborada por Livezey (1998) reduz o número de subfamílias para somente duas: Himantornithinae, contendo apenas uma espécie do Velho Mundo e Rallinae, incluindo todas as demais espécies. Previamente a Peters (1934), apenas Gray (1871) validou o gênero *Himantornis* em sua própria subfamília.

Olson (1973) e Ripley (1977) consideram *Himantornis* o ralídeo mais distinto devido à plumagem juvenil diferenciada e caracteres osteológicos cranianos e pós-cranianos semelhantes a *Psophia*. Taylor & Perlo (1998) também apontam *Himantornis* como o único representante de Rallidae a não possuir uma glândula uropigiana e por convergência, apresenta asas eutáxicas (quinta secundária presente), observadas apenas no gênero *Amaurolimnas*.

1.3. Taxonomia

A etimologia da palavra “ralídeo” provém da obra francesa *L' Histoire de La nature des oiseaux* (Belon, 1555 *apud* Ripley, 1977), que descreve *Coturnix coturnix* como “rei dos faisões” devido a seus hábitos migratórios. A palavra inglesa “rail”, traduzida para o português, significa trilho, e diversos autores, como Ripley, 1977, relacionaram “rail” a denominação “fino como um trilho”, devido à forma do corpo curta e compressa lateralmente. Entretanto, em sua descrição, Ray (1713 *apud* Ripley, 1977) argumenta que a palavra “rail” pode ter sido originada do sentido de realeza em francês, réel.

O conhecimento dos ralídeos teve início desde que os primeiros catalogadores e naturalistas começaram a publicar compêndios nos séculos dezesseis, dezessete e dezoito. A obra *Synopsis Methodica Avium* (Ray, 1713) cita seis gêneros e doze espécies, entre elas as carquejas, galinhas-d'água, *Rallus aquaticus* e *Crex crex*, além de citar erroneamente os jaçanãs, membros da ordem Charadriiformes, devido as suas semelhança morfológicas. Todas são descritas como aves semelhantes a faisões (Phasianidae), capazes de nadar, mas sem membranas interdigitais.

O gênero tipo *Rallus*, empregado por Linnaeus (1758) foi utilizado para a espécie da região Paleártica *Rallus aquaticus*, cujo epíteto específico está relacionado ao seu habitat. Outros ralídeos originalmente descritos por Linnaeus (1758), como *Porphyrio porphyrio*, *Crex crex*, *Porzana carolina*, *Gallinula chloropus* e *Fulica atra* fortalecem a percepção dos ralídeos como aves de comportamentos crípticos que habitam manguezais e áreas alagadas (Livezey, 2003).

Os representantes da avifauna Neotropical são bastante comprometidos com as divergências taxonômicas infrafamiliares. De acordo com Taylor & Perlo (1998), a família é representada por 50 espécies, distribuídas em 13 gêneros. Três espécies (*Laterallus jamaicensis*, *Porzana spiloptera* e *Gallinula angulata*) foram recentemente incluídas (CBRO, 2009), provavelmente, devido a registros casuais.

O gênero *Coturnicops*, Gray, 1855, compreende três espécies, *C. exquisita* e *C. noveboracensis* do Velho Mundo e *C. notata*, restrita a América do Sul. Da mesma maneira que o gênero monotípico *Micropygia*, Bonaparte, 1856, são frequentemente relacionados a *Sarothrura* devido a semelhanças na plumagem e acentuado dimorfismo sexual externo, ausente nos demais representantes da família (Olson, 1973; Ripley, 1977; Taylor, 1996). No entanto, a hipótese filogenética de Livezey (1998) demonstra que estes gêneros são relacionados a certos representantes de *Porzana*, que não constitui um grupo monofilético.

O gênero *Laterallus* compreende um grupo heterogêneo e, possivelmente, não monofilético de ralídeos de pequeno porte, restritos ao Novo Mundo. Diferente de Peters (1934) e Ripley (1977), Sharpe (1894) e Stresemann & Stresemann (1966) incluem a espécie *fasciatus* no gênero *Anurolimnas* devido a semelhanças na plumagem com *A. castaneiceps*. Olson (1973) também sugere a inclusão de *viridis* em *Anurolimnas*, argumentando que desta forma o gênero *Laterallus* provavelmente, formaria um grupo monofilético.

Não existem questionamentos na literatura sobre o monofiletismo de *Aramides*, Pucheran, 1845 de distribuição Neotropical. No entanto, suas relações evolutivas intrafamiliares ainda não estão bem compreendidas. Ripley (1977) aponta que não existem diferenças morfológicas suficientes para tratar as espécies de ralídeos florestais

em gêneros distintos, incluindo as espécies do Novo Mundo de *Aramides* e *Amaurolimnas* no gênero *Eulabeornis*. A hipótese filogenética de Livezey (1998) aponta as espécies de *Aramides* como grupo-irmão de *Amaurolimnas*, corroborando propostas anteriores (Olson, 1973).

Os representantes do gênero *Pardirallus*, Bonaparte, 1856 são ralídeos de distribuição restrita à região Neotropical, caracterizados pelo bico longo e amarelo esverdeado (Taylor & Perlo, 1998). O gênero inclui a espécie de plumagem rajada *P. maculatus* Noddaert, 1738 e duas espécies de coloração uniforme, *P. nigricans* Viellot, 1819 e *P. sanguinolentus* Swainson, 1838.

As espécies de *Pardirallus* são frequentemente incluídas no gênero *Rallus*, Linné, 1758 por diversos autores (Pinto, 1963; 1978; Sclater, 1868; Ripley & Beehler, 1985; Sick 1997), porém, estudos filogenéticos apontam que *Pardirallus* não possui parentesco próximo aos representantes de *Rallus* (Livezey, 1998; Livezey & Zusi, 2006).

As relações evolutivas entre as espécies de *Pardirallus* não são bem compreendidas. Peters (1934) e Hellmayr & Conover (1942) incluem *nigricans* e *sanguinolentus* no gênero *Ortygonax* e a espécie *maculatus* no gênero monotípico *Pardirallus*, devido a sua plumagem com barras brancas ventrais e manchas brancas no corpo. Entretanto, Dickerman & Parkers (1969) e Dickerman & Haverschmidt (1971) descrevem que a plumagem negra no juvenil de *maculatus* é semelhante a *sanguinolentus* e *nigricans*, e que a plumagem rajada de branco é evidentemente uma condição derivada recente. Segundo a filogenia proposta por Livezey (1998), as três espécies são proximamente relacionadas, porém, foram demonstradas por meio de uma politomia e suas relações de parentesco não foram esclarecidas.

As espécies popularmente conhecidas como frangos-d'água-azul também têm sua taxonomia discutida. Sclater (1868), Olson (1973) e Taylor & Perlo (1998) consideram apenas um único gênero, *Porphyrio* Brisson, 1760, para reunir estas aves de distribuição cosmopolita, caracterizadas pela coloração azul e verde brilhosa, com artelhos longos adaptados à vida paludícola.

Devido a adaptações morfológicas relacionadas ao ambiente aquático, os representantes de *Porphyrio* já foram relacionados aos gêneros *Gallinula* e *Fulica* e inseridos em sua própria subfamília, Fulicinae, por Sclater (1868). Posteriormente, Verheyen (1957) designa a subfamília Porphyriinae, agrupando apenas as espécies do gênero.

As espécies meridionais *alleni*, *martinica* e *flavirostris* são frequentemente inseridas no gênero *Porphyryula* Blyth, 1849 devido ao menor porte e bico mais delgado (Peters, 1934; Hellmayr & Conover 1942; Pinto, 1964; 1978; Livezey, 1998; Sick, 1998). De maneira semelhante, a espécie de grande porte com asas reduzidas da Nova Zelândia, *mantelli*, é designada em um gênero monotípico, *Notornis* Owen, 1848 (Owen, 1848; Forbes, 1923; Peters, 1934). De acordo com a filogenia de Livezey (1998), os representantes de *Porphyrio* formam um clado em que as espécies meridionais são um grupo monofilético, podendo ser designadas ao gênero *Porphyryula*.

De distribuição cosmopolita, porém com um número considerável de espécies na região Neotropical, os gêneros *Gallinula* e *Fulica* têm sido historicamente relacionados desde catálogos anteriores ao século XX (Linnaeus, 1758; Sharpe, 1894). *Gallinula* Brisson, 1760, caracterizado por sua plumagem de coloração escura, branca nos flancos e bico colorido com escudo frontal (Taylor & Perlo, 1998), foi primariamente descrito por tautonimia como *Fulica* Linné, 1758. Além disso, autores como Sclater & Salvin (1868) já trataram estes dois gêneros em uma subfamília à parte, Fulicinae, e a maioria das análises filogenéticas suportam a hipótese de que sejam grupo-irmão (Livezey, 1998; Livezey & Zusi, 2003; Fain et al., 2007).

Estudos baseados em dados morfológicos (Boyd & Alley, 1947; Fjeldså, 1982), comportamentais (Navas, 1960) e ecológicos (McFarlane, 1975) apontam *Fulica rufifrons* como a espécie menos especializada do gênero, assim como proposto por estudos filogenéticos morfológicos e moleculares (Livezey, 1998; Livezey & Zusi, 2006; Fain et al., 2007), em que *F. rufifrons* é o representante mais basal.

Existe extrema controvérsia quanto à taxonomia da espécie *Porphyriops melanops* Sharpe, 1894, previamente designada como *Rallus melanops* Vieillot, 1819. Sclater (1868), Peter (1934), Hellmayr & Conover (1942), Pinto (1978) e Sick (1997)

consideram *melanops* em um gênero monotípico, *Porphyriops*. Entretanto, Olson (1973), Ripley (1977), Ripley & Beehler (1985) e Taylor & Perlo (1998) incluem a espécie no gênero *Gallinula*. As hipóteses filogenéticas demonstram que *Porphyriops* é um ramo basal do clado que compreende as espécies de *Gallinula*.

1.4. Osteologia

Estudos osteológicos são de grande importância para o entendimento da relação de parentesco entre as espécies de ralídeos (Owen, 1882; Shufeldt, 1919; Olson, 1973; Ripley, 1977; Kuroda, 1993; Livezey, 1998).

A família é caracterizada por apresentar crânio esquizognato, ou seja, os vômeres são completamente fusionados e formam um osso único longo que impede o contato dos ossos maxilopalatino (Sharpe, 1894). Os ossos nasais, que circundam a região posterior da cavidade nasal não se estendem até a sutura frontal – pré-maxilar, condição nomeada holorrina (Ripley, 1977) e na maioria das espécies há uma fina membrana óssea separando as narinas.

O lacrimal é bastante desenvolvido e se articula quase totalmente com o frontal ou com a barra nasal em alguns gêneros. O tamanho do processo supraorbital é variável e o processo descendente pode tocar na barra jugal em alguns representantes (ex: *Himantornis*). O ectetmoide é moderadamente desenvolvido e não se articula ao lacrimal nos representantes de todos os gêneros, com exceção de *Himantornis* (Cracraft, 1968). Algumas espécies, como a saracura-matraca (*Rallus longirostris*) e *Porzana carolina* apresentam glândulas de sal supraorbitais bastante desenvolvidas, assim como as espécies extintas *Atlantisia elpenor* e *Fulica chathamensis*, onde é observada uma estreita ponte interorbital e depressões na região supraorbital do crânio (Bang, 1968).

Os ralídeos possuem esterno longo e estreito, triangular, com um par de processos laterais posteriores equivalentes à metade ou 1/3 do comprimento total do esterno (Sharpe, 1894; Olson, 1973). A cintura pélvica é mais variável devido a espécies com hábitos mergulhadores (ex: *Fulica*), nas quais é bastante alongada e afilada. Os

representantes de hábitos mergulhadores também apresentam o tarsometatarso comprimido lateralmente (Olson, 1973; Ripley, 1977).

A perda da capacidade de voo também implica em várias modificações osteológicas, principalmente na redução dos ossos das asas e cintura escapular. A quilha do esterno é completamente ausente ou reduzida e há um aumento considerável do ângulo entre a escápula e o coracoide, como também observado por convergência em aves paleognatas (Owen, 1882; Fedducia, 1996; Livezey, 1990; 2003).

1.5. Registros fósseis

Os primeiros fósseis relacionados aos ralídeos datam do Eoceno Inferior, há cerca de 50 milhões de anos. Todas as cinco espécies desse período são baseadas em porções distais do tibiotarso, pouco contribuindo para o esclarecimento de suas relações com espécies atuais (Olson, 1974). Com base em estudos de hibridação DNA-DNA, Sibley & Ahlquist (1985) sugerem que os ralídeos podem ter se originado há cerca de 86 milhões de anos, equivalente ao Cretáceo Superior. Apenas fósseis do Oligoceno Superior e Mioceno Inferior, há cerca de 20 a 30 milhões de anos, apresentam materiais diagnosticáveis e semelhantes aos ralídeos modernos (Olson, 1977; Mourer-Chauviré *et al.*, 2004; Mayr, 2009).

Ralídeos continentais fósseis são comuns em depósitos do Terciário da Europa, Ásia e América do Norte e a maioria dos fósseis do Plioceno e do Pleistoceno têm sido incluídos em gêneros atuais, assim como uma grande quantidade de fósseis encontrados em ilhas oceânicas (Olson, 1974; Boles, 2005; Mayr, 2009). A maioria destas espécies insulares foi extinta recentemente, há cerca de 500 anos, devido à intensa exploração marinha europeia.

2. Objetivos

- Contribuir com o conhecimento da osteologia comparada das aves da família Rallidae;
- Criar hipóteses de relacionamento filogenético com base nos caracteres osteológicos analisados;
- Comparar as hipóteses alcançadas com reconstruções filogenéticas de trabalhos prévios, verificando a congruência entre os componentes resgatados;
- Sugerir propostas de mudanças no sistema de classificação do grupo de acordo com as hipóteses filogenéticas aqui obtidas.

3. Justificativa

A maioria das classificações propostas para a família Rallidae, principalmente referentes às categorias de subfamílias e gêneros, é baseada em trabalhos que utilizaram dados morfológicos externos e comportamentais e ausentes de um método filogenético. Neste aspecto, o estudo comparativo de uma fonte interna de caracteres (esqueleto) sob o ponto de vista filogenético é importante para o conhecimento anatômico do grupo e para a construção de um sistema de classificação mais informativo.

4. Materiais e Métodos

4.1 Material de estudo

Foi utilizado neste estudo um total de 100 esqueletos referentes a espécimes das famílias Rallidae e Heliornithidae, totalizando 13 gêneros e 31 espécies pertencentes às seguintes coleções osteológicas: Museu de História Natural de Taubaté (MNHT), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Coleção de Aves do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo (AZUSP) e Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ).

A maioria dos espécimes analisados encontrava-se previamente preparado e já incorporado ao acervo dessas coleções. Quando recém-coletadas, as aves foram descarnadas e posteriormente preparadas utilizando larvas de *Dermestes* sp. no Museu de História Natural de Taubaté. A listagem do material está disponível no Anexo I, que apresenta dados sobre o táxon, instituição de origem, número de tombo, localidade e sexo dos indivíduos, quando disponíveis.

As variações esqueléticas foram descritas utilizando-se a nomenclatura de Baumel & Witmer (1993), sendo que em alguns casos foi necessário o uso de terminologias adicionais, como as variações morfológicas do osso lacrimal citadas por Cracraft (1968) e as descrições anatômicas de Livezey & Zusi (2007). A nomenclatura taxonômica adotada está de acordo com Taylor (1996).

Cada estado de caráter foi descrito e fotografado com câmera digital Sony Cyber-shot DSC-H50 e, quando necessário, observados em estereomicroscópio Opton modelo Tim-2T equipado com câmera digital DCM-35. As medidas do esqueleto foram feitas com paquímetro Zaas de 0,1mm de precisão.

Os exemplares demonstrados nas figuras pertencem à coleção osteológica do Museu de História Natural de Taubaté, nos quais os estados discutidos são nomeados e indicados com escalas de 1 cm. As imagens foram editadas utilizando o programa Adobe Photoshop CS2.

4.2 Análises filogenéticas

As hipóteses de relacionamento entre os Rallidae foram inferidas de acordo com as metodologias da Escola de Sistemática Cladista (Hennig 1950; 1966) adotando-se o princípio da parcimônia para a análise dos dados (Wiley, 1981; Farris, 1983; Kitching *et al.*, 1998; Farris, 2008).

Os caracteres provenientes da análise osteológica comparativa entre os terminais foram numerados de acordo com a ordem anatômica proposta na *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.*, 1993). Os diferentes estados de caracteres, referentes às estruturas do esqueleto (homologias primárias *sensu* de Pinna, 1991) foram codificados em caracteres numéricos (0, 1, 2...) que não indicam polaridade de uma série de transformações, sendo esta concluída após o enraizamento dos diagramas obtidos. Caracteres polimórficos, nos quais terminais apresentam mais de um estado de caráter, foram considerados. Os estados foram organizados em uma matriz de caracteres no programa Nexus Data Editor (Page, 1998), disponibilizados no Anexo II.

A raiz foi determinada no terminal *Heliornis fulica*, devido à maioria dos trabalhos que estudaram as relações filogenéticas destes grupos apontar a família Heliornithidae como grupo-irmão de Rallidae (Livezey, 1998; Ericson *et al.*, 2006; Fain *et al.*, 2007; Livezey & Zusi, 2007; Hackett *et al.*, 2008).

As análises de parcimônia e a otimização dos caracteres foram realizadas no programa PAUP (Swofford, 2001) e para a visualização e edição dos diagramas, o programa Treeview (Page, 2001).

A fim de se encontrar os diagramas que melhor representam a distribuição dos estados dos caracteres pelo princípio da parcimônia, foi realizada uma busca heurística com o algoritmo TBR (“Tree-Bisection-Reconnection”), considerado o de melhor eficiência (Kitching *et al.*, 1998), uma vez que o grande número de táxons terminais (>13) não permite uma busca exata das árvores mais parcimoniosas. O número de réplicas nas análises foi alterado de 10 (padrão do programa) para 1000 e em cada ciclo de busca (“Stepwise Addition”), foram mantidas duas árvores salvas. A adição de terminais foi realizada de forma randômica (“AddSeq=Random”), no intuito de se evitar

o encontro repetido de árvores subótimas. O número de árvores salvas na memória do programa (MaxTrees) foi aumentado para 100 a cada réplica de busca e a opção de colapso em politomias de ramos não sustentados (comprimento mínimo igual a zero) foi escolhida (“Collapse=MinBrLen”).

No caso de homoplasias, no qual há mais de uma possibilidade de otimização dos caracteres na hipótese mais parcimoniosa (ambigüidade), o critério adotado foi ACCTRAN (“accelerated transformation optimization”) devido a melhor suportar as hipóteses de homologia primária e maximizar as mudanças homoplásticas de caracteres representadas por reversões ao invés de convergências e paralelismos (de Pinna, 1991).

Os caracteres multiestados (aqueles com mais de dois estados) foram considerados como não-ordenados, uma vez que na literatura não se encontram informações sobre possíveis séries de transformação e as observações obtidas aqui não indicam ordenação para estes estados. Os índices de consistência (IC), retenção (IR) e consistência re-escalado (RC) de cada caráter estão disponíveis no Anexo III.

Na análise inicial, procurou-se calcular o digrama de consenso estrito, árvore que contém apenas os grupos que ocorrem em todos os possíveis cladogramas. Em seguida, foi calculado o diagrama de consenso de maioria, no qual são considerados grupos presentes em um número pré-especificado de árvores possíveis. O suporte de Bremer (índice de decaimento), que informa o número de passos extras para que um determinado ramo seja colapsado foi calculado no programa Treerot.3v (Sorenson & Franzosa, 2007).

Com o objetivo de se testar uma possível maior resolução das árvores de consenso, o procedimento de pesagem sucessiva foi utilizado. Este procedimento atribui pesos aos caracteres em função do grau de incongruência em relação aos demais caracteres, utilizando para tal a média dos índices de consistência re-escalados. Desta forma, é diferente da pesagem *a priori*, em que a atribuição de pesos é determinada antes da análise, na maioria dos casos de maneira arbitrária (Farris, 1969; Goloboff, 1993). De acordo com Amorim (2002), o procedimento de pesagem sucessiva pode ser mais poderoso como método de recuperação filogenética que a parcimônia simples.

Após a obtenção de árvores salvas pelo procedimento de pesagem sucessiva, foi calculado um diagrama de consenso-estrito para comparação com as árvores obtidas anteriormente nas análises sem pesagem.

5. Resultados discutidos

5.1 Caracteres

Nos 31 táxons terminais, foram encontrados 50 caracteres osteológicos, dos quais 17 são cranianos e 33 pós-cranianos. A codificação dos estados está disponível na matriz de caracteres no anexo II.

A descrição detalhada dos diferentes estados de caráter encontrados nas espécies analisadas e suas ilustrações estão disponíveis nesta seção.

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

[01] – *Fossa glandulae nasalis*. (0) – ausente/ (1) – presente

A *fossa glandulae nasalis* está presente em *Rallus longistrostris* e *Porzana carolina*, como uma depressão rasa na superfície dorsal da margem supraorbital da órbita, situada por quase toda a extensão do osso frontal. Nos outros táxons estudados, a fossa é ausente.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT10.120

(1) *Rallus longirostris* MHNT270

FGN – *Fossa glandulae nasalis*

[02] – Expansão lateral da *margo supraorbitalis* do os frontale. (0) ausente/ (1) presente

Porphyrio porphyrio possui a margem supraorbital do osso frontal expandida lateralmente, de forma convexa quando observado em vista dorsal. Nos demais táxons, a margem supraorbital é afilada, de forma côncava.

(0) *Fulica armilata* MHNT1.994

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT72

MSo – *Margo supraorbitalis*

[03] – *Processus supraorbitalis* do os lacrimale. (0) – ausente ou vestigial/ (1) – presente

Porphyrio possui o processo supraorbital do lacrimal bastante reduzido ou ausente, enquanto que nos outros táxons analisados o processo está presente, apresentando formas variáveis.

(0) *Gallinula tenebrosa* MHNT1.166

(1) *Porphyrio martinica* MHNT723

PSoL – *Processus supraorbitalis* do os lacrimale

[04] – Alongamento caudolateral do *processus supraorbitalis* do os lacrimale. (0) – ausente/ (1) – presente

Dentre os representantes em que o processo supraorbital do lacrimal é evidente, *Aramides* apresenta um alongamento caudolateral pronunciado, com a região caudal do processo terminando na porção mediana da margem supraorbital do osso frontal. Nos outros táxons analisados, o alongamento é pouco pronunciado.

(0) *Pardirallus nigricans* MHNT1992

(1) *Aramides cajanea* MHNT603

PsoL – *Processus supraorbitalis* do os lacrimale

[05] – Processo anterior do *os lacrimale*. (0) – ausente/ (1) – presente

Crex crex e *Laterallus viridis* possuem um processo anterior curto e arredondado na porção medial do processo descendente do lacrimal. Este caráter ocorre de forma polimórfica em *Coturnicops noveboracensis*. Nos demais táxons, o processo anterior é ausente.

(0) *Fulica rufifrons* MHNT458

(1) *Crex crex* MHNT265

PAL – Processo anterior do lacrimal

[06] – Processo posterior do *os lacrimale*. (0) – ausente/ (1) – presente

Os representantes do gênero *Aramides*, *Pardirallus nigricans* e *P. maculatus* possuem um processo posterior caudal curto situado no meio do processo descendente do lacrimal. Esta estrutura está ausente nos demais táxons analisados.

(0) *Pardirallus nigrans* MHNT1992

(1) *Aramides cajanea* MHNT597

PPL – Processo posterior do lacrimal

Os Parasphenoidale, Os Basisphenoidale, Os Laterosphenoidale, Os Squamosum

[07] – Tendões calcificados na *fossa temporalis*. (0) – ausente/ (1) – presente

Porphyrio porphyrio possui tendões calcificados presos na *fossa temporalis* que se projetam rostroventralmente em direção à barra jugal. Todos os demais táxons analisados não possuem tendões calcificados na fossa temporal.

(0) *Porphyrio flavirostris* MHNT1.425

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT72

PZ – *Processus zygomaticus*; TC – Tendões calcificados

[08] – *Processus zygomaticus*. (0) – vestigial/ (1) – curto/ (2) – longo

Nos representantes do gênero *Porphyrio martinica* e *P. flavirostris*, o *processus zygomaticus* é evidentemente afilado e alongado rostroventralmente, com sua extremidade distal localizada mais rostralmente em relação ao *processus supraorbitalis*. Em *P. porphyrio* os tendões calcificados na região da *fossa temporalis* ocultam a identificação do processo zigomático.

Nos demais táxons analisados, o processo zigomático é curto e amplo, com sua extremidade distal posicionada ventralmente ao processo supraorbital.

(0) *Gallinula tenebrosa* MHNT1.166

(1) *Porphyrio martinica* MHNT1.997

(2) *Porphyrio porphyrio* MHNT72

PZ – *Processus zygomaticus*/ TC – Tendões calcificados

Os Basioccipitale, Os Exoccipitale, Os supraoccipitale

[09] – *Sulcus veni occipitalis externus*. (0) – ausente/ (1) – presente

Nos exemplares analisados, o *foramen veni occipitalis externa* está localizado lateralmente ao *foramen magnum*. *Aramides* e *Laterallus* possuem um sulco transversal associado ao forâmen, enquanto que nos outros táxons analisados este sulco está ausente.

(0) *Porphyrio porphyrio* MHNT1.369

(1) *Aramides saracura* MHNT1.991

Svoe – *Sulcus veni occipitalis externus*

Ossa Faciei: Os Nasale, Os Premaxillare, Os Maxillare

[10] – Extensão da *apertura nasi ossea*. (0) – longa/ (1) – curta

Heliornithidae e os representantes do gênero *Porphyrio* analisados apresentam o comprimento da *apertura nasi ossea* equivalente a menos da metade do comprimento total da maxila. Nos demais táxons analisados, o comprimento da abertura nasal é maior do que a metade do comprimento total da maxila.

(0) *Gallinula tenebrosa* MHNT1.166

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT72

ANO – *Apertura nasi ossea*

[11] – Forma da porção caudal da *apertura nasi ossea*. (0) – afilada/ (1) – arredondada

A maioria dos ralídeos analisados possui a porção caudal da *apertura nasi ossea* afilada, estendendo-se caudalmente à *zona flexoria craniofacialis*. No entanto, Heliornithidae e alguns representantes de Rallidae, como *Gallinula* e *Fulica* possuem a porção caudal de forma arredondada.

(0) *Gallinula chloropus* MHNT10.112

(1) *Pardirallus sanguinolentus* MHNT1.269

ANO – Apertura nasi ossea

[12] – Espessura do *processus maxillaris nasalis* (0) – delgado/ (1) – largo

Rallus e *Crex* possuem o *processus maxillaris* delgado e o osso lacrimal articula-se principalmente ao frontal. Nos demais táxons analisados, o processo é amplo e o osso lacrimal encontra-se mais rostralmente, articulado a porção terminal do processo maxilar.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT10.120

(1) *Crex crex* MHNT265

PMN – *Processus maxillaris nasalis*

[13] – Posição do *processus maxillaris palatinum*. (0) – lateral/ (1) – medial

Heliornis, *Crex* e os representantes de *Porphyrio* possuem o processo maxilar palatino posicionado lateralmente, encostado à porção anterior do osso palatino por toda sua extensão, sendo o vômer de fácil visualização. Nos demais táxons, o processo é

posicionado medialmente, encostando-se ao osso palatino apenas em sua parte mais distal.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT1997

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.112

PMP – *Processus maxillaris palatinum*

[14] – *Crista tomialis*; *angulus tomialis maxillaris*. (0) – ausente/ (1) – presente

O *angulus tomialis maxillaris* é uma projeção caudal afilada da *crista tomialis* localizada ventralmente à articulação entre a barra jugal e o processo maxilar. Está presente em *Heliornithidae* e em alguns gêneros de ralídeos analisados, tais como *Porphyrio*, *Amaurornis* e *Crex*.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT201

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.112

ATM – *Angulus tomialis maxillaris*

Os Palatinum, Vomer, Os Pterygoideum, Os Jugale

[15] – *Angulus caudolateralis* do osso *palatinum*. (0) – arredondado/ (1) - afilado
Porphyrio possui o ângulo caudolateral do palatino afilado, enquanto que nos outros táxons analisados ele é arredondado.

(0) *Gallinula tenebrosa* MHNT1178

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT1369

ACP – *Angulus caudolateralis palatinum*

Ossa mandibulae

[16] – *Processus retroarticularis*. (0) – ausente ou vestigial/ (1) – evidente

Em ralídeos, o *processus retroarticularis* é comparativamente menor em relação ao processo observado em Anseriformes. Livezey & Zusi, 1997 denominaram esta estrutura de *hamulus retroarticularis*.

Heliornithidae e *Porphyrio* possuem o processo de forma reduzida ou ausente, entretanto, nos demais táxons analisados, o processo situa-se na porção caudal da mandíbula, posterior à *cotyla lateralis mandibularis*, orientado dorsalmente na forma de gancho.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT10120

(1) *Fulica armilata* MHNT1994

PR – *Processus retroarticularis*

Ossa Accessoria Cranii

[17] – Concavidade dos *ossa sclerae*. (0) – pouco evidente/ (1) – pronunciada

Em *Fulica* a concavidade dos *ossa sclerae* é bastante pronunciada, com uma proeminência lateral na margem interna que proporciona uma forma cônica. Nos demais táxons, a concavidade e a proeminência na margem interna é vestigial ou ausente.

(0) *Pardirallus nigricans* MHNT2.000

(1) *Fulica armilata* MHNT1.994

Columna vertebralis: Vertebrae cervicallis

[18] – *Lamina arcocostalis*. (0) – ausente/ (1) – presente

A *lamina arcocostalis* é uma fina projeção óssea frequentemente perfurada que se estende ventrolateralmente da face lateral do corpo da vértebra até posições variáveis no *processus costalis*. Normalmente, está presente a partir da terceira até a nona vértebra

cervical em todos os representantes de *Porphyrio*, *Aramides cajanea* e *Heliornis fulica*. Nos outros táxons analisados, a lâmina é ausente.

(0) *Gallinula tenebrosa* MHNT1.178

(1) *Porphyrio martinica* MHNT10120

LA – *Lamina arcocostalis*

Columna vertebralis: Vertebrae thoracicae

[19] – *Foramina pneumatica* nas *vertebrae thoracicae*. (0) – ausente ou vestigial/ (1) – presente

A maioria dos representantes de Rallidae possui um forâmen pneumático na face lateral das vértebras torácicas, localizado dorsocaudalmente à *fovea costalis capituli*. *Heliornithidae* e os demais táxons de Rallidae analisados possuem o forâmen vestigial apenas em determinadas vértebras ou ele está completamente ausente.

(0) *Rallus longirostris* MHNT270

(1) *Pardirallus nigricans* MHNT2000

FP – *Foramina pneumatica*; FCC – *Fovea costalis capituli*

Columna vertebralis: Vertebrae synsacrales

[20] – Forâmen no primeiro *processus transversus* associado ao sinsacro. (0) – ausente/ (1) – presente

Porphyrio, *Amaurornis* e *Aramides* possuem um forâmen no primeiro processo transversal da vértebra sinsacral. Este forâmen é ausente nos demais táxons analisados e ocorre no estado polimórfico em *Pardirallus nigricans*.

(0) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

(1) *Porphyrio martinica* MHNT10.120

For - Foramen

[21] – Depressão medial das *vertebrae synsacrales*. (0) – ampla e curta/ (1) – estreita e longa

Os representantes de *Fulica* possuem uma depressão medial evidentemente estreita e alongada na face dorsal pós-acetabular do sinsacro, apresentando os *foramina intertransversaria* vestigiais ou completamente oclusos. Nos demais táxons observados, a depressão medial é vestigial e ampla lateralmente, com os forâmenes intertransversais frequentemente distintos.

(0) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

(1) *Fulica armilata* MHNT1.994

VS – *Vertebrae synsacrales*; FI – *Foramen intersynsacralis*

[22] – Número de *vertebrae synsacrales* associado à *ala postacebularis ilii*. (0) – uma ou duas, variável/ (1) três.

Os representantes de *Fulica*, com exceção de *F. rufifrons*, possuem três vértebras sinsacrais associadas à ala pós-acetabular, acomodando dorsalmente a extensão caudal da *fossa renalis*. Nos demais táxons o número de vértebras sacrais associados à *ala postacebularis ilii* é variável entre uma a duas vértebras.

(0) *Pardirallus sanguinolentus* MHNT695

(1) *Fulica atra* MHNT1.345

VS – *Vertebrae synsacrales*; API – *Ala postacetabularis ilii*

[23] – *Extremitas caudalis synsacri*. (0) – anquilosada/ (1) – não anquilosada

Os representantes de *Fulica* possuem as vértebras sinsacrais da extremidade caudal fusionadas à *ala postacetabularis ilii*. Nos outros táxons analisados é possível observar a sutura entre as vértebras.

(0) *Gallinula chloropus* MHNT10.112

(1) *Fulica armilata* MHNT1.994

ECS – *Extremitas caudalis synsacri*

Columna Vertebralis: Vertebrae caudales

[24] – *Processus transversus* nas *vertebrae caudales*. (0) – longo/ (1) – curto

Os representantes de Rallidae possuem os processos transversais das vértebras caudais curtos e orientados laterocaudalmente, enquanto que Heliornithidae apresenta estes processos bem alongados lateralmente.

(0) *Heliornis fulica* MHNT353

(1) *Porphyrio martinica* MHNT723

PT – *Processus transversus*

Sternum

[25] – *Foramen pneumaticum* na *facies visceralis sterni*. (0) – ausente/ (1) – presente

Os representantes do gênero *Aramides* possuem um forâmen pneumático na porção cranial da face visceral do esterno, posterior à *pila coracoidea*. Nos demais táxons analisados, este forâmen é ausente.

(0) *Amaurornis phoenicurus* MHNT266

(1) *Aramides saracura* MHNT1.305

For - *Foramen*

[26] – Extensão da *margo costalis sterni*. (0) – ampla/ (1) – restrita

Gallinula e *Porphyrio* possuem a *margo costalis sterni* ampla, ocupando toda a margem lateral do corpo do esterno. Nos outros táxons, a margem costal está restrita à porção cranial do corpo do esterno, ocupando cerca de metade da margem lateral.

(0) *Aramides saracura* MHNT10.102

(1) *Porphyrio martinica* 1.997

MCS – *Margo costalis sterni*

[27] – Número de *incisurae costales*. (0) – cinco/ (1) - seis

Quando observado em vista lateral, o esterno possui uma série de *incisurae costales* separadas por espaços (*processus articularis sternocostalis*) onde se articulam as costelas esternais. Os gêneros *Coturnicops*, *Anurolimnas*, *Laterallus*, *Gallinula* e *Porzana* possuem cinco incisuras costais, já os outros táxons analisados possuem seis incisuras ou são polimórficos.

(0) *Crex crex* MHNT265

(1) *Fulica armilata* MHNT1994

[28] – Forma da *pila coracoidea*. (0) – vestigial/ (1) – forma de T/ (2) – forma de V

A *pila coracoidea* é um pilar ósseo transversalmente orientado na margem cranial da face dorsal do esterno. Este pilar é evidente na maioria dos ralídeos e pode apresentar duas formas distintas: forma de V (e. g: *Laterallus*, *Porzana*, *Coturnicops*) e forma de T em *Gallinula chloropus* e *G. tenebrosa*. Heliornithidae, *G. melanops* e *Fulica* possuem o pilar coracóideo vestigial.

(0) *Fulica armilata* MHNT1.994

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

(2) *Pardirallus sanguinolentus* MHNT765

PC – *Pila coracoidea*

[29] – Tamanho da *incisura lateralis* em relação ao *corpus sterni*. (0) – curto/ (1) – médio/ (2) – grande

A relação entre o comprimento da incisura lateral em relação ao corpo do esterno pode apresentar três estados distintos. O comprimento da incisura é pequeno, correspondendo a cerca de 1/7 do corpo do esterno em *Heliornithidae*. Os representantes dos gêneros *Aramides*, *Pardirallus* e *Porphyrio* possuem o comprimento da incisura equivalente a 1/3 do comprimento total do esterno, enquanto que *Gallinula* e *Fulica* apresentam o tamanho da incisura correspondente à metade do corpo do esterno.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Pardirallus nigricans* MHNT1.992

(2) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

IL – *Incisura lateralis*

[30] – Expansão da *trabecula medialis*. (0) – ausente/ (1) – presente

Heliornithidae possui a porção caudal da *trabecula medialis* expandida lateralmente, diferente de Rallidae, em que a porção caudal da trabécula é evidentemente afilada.

(0) *Pardirallus maculatus* MHNT1.056

(1) *Heliornis fulica* MHNT75

TM – *Trabecula medialis*

[31] – Posição do *apex carinae* em relação à *spina externa*. (0) alinhado à *spina externa*/ (1) posterior à *spina externa*

Heliornithidae e os representantes de *Aramides*, *Gallinula*, *Fulica*, *Crex* e *Neocrex* apresentam o ápice da quilha do esterno alinhado ventralmente à *spina externa*, de forma que a margem rostral da quilha do esterno é côncava. Nos demais táxons analisados, o *apex carinae* encontra-se posteriormente em relação à *spina externa* e a concavidade da margem rostral é menos acentuada. Ambos os estados podem ser visualizados em vista lateral.

(0) *Fulica armilata* MHNT1.994

(1) *Laterallus melanophaius* MHNT997

AC – *Apex carinae*; SE – *Spina externa*

[32] – *Sulcus carinae*. (0) – ausente ou vestigial/ (1) – presente

A maioria dos gêneros de ralídeos, como *Rallus*, *Aramides* e *Pardirallus* possui um sulco evidente entre as *crista lateralis carinae*. Nos demais táxons o sulco é ausente ou bastante reduzido, sendo possível observar a *crista medialis* entre as cristas laterais por toda a extensão cranial da quilha.

(0) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

(1) *Amaurornis phoenicurus* MHNT266

SC – *Sulcus carinae*; CM – *Crista medialis*

Clavicula (Furcula)

[33] – *Apophysis furculae*. (0) – ausente/ (1) – presente

Heliornithidae possui um processo ventroposterior curto na porção medial da fúrcula (*apophysis furculae*) que se articula a uma depressão côncava no *apex carinae*. Nos membros de Rallidae, a apófise é ausente e a fúrcula não é articulada ao ápice da quilha do esterno.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Fulica rufifrons* MHNT476

AF – *Apophysis furculae*

[34] – Extremidade cranial do *processus procoracoideus*. (0) – ventral ao corpo do coracoide/ (1) – perpendicular ao corpo do coracoide

Heliornithidae apresenta a extremidade cranial do processo procoracoide projetada ventralmente, propiciando um sulco supracoracoide bastante profundo. Nos Rallidae, a extremidade cranial é pouco projetada ventralmente, sendo perpendicular ao corpo do coracoide.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Fulica rufifrons* MHNT458

PP – *Processus procoracoideus*/ Fur - fúrcula

[35] – Extensão do *processus procoracoideus*. (0) – curta/ (1) – longa

A projeção da borda medial do coracoide (*processus procoracoideus*) é curta nos representantes de *Rallus*, *Crex*, *Coturnicops* e *Porzana flaviventer*, com sua extremidade cranial quase perpendicular à *facies articularis clavicularis* e o *sulcus supracoracoideus* pouco evidente. Nos demais táxons, o processo procoracoide é longo, apresentando a extremidade cranial estendida medialmente, evidentemente não perpendicular à *facies articularis clavicularis*, propiciando um sulco supracoracoide evidente.

(0) *Pardirallus nigricans* MHNT2.000

(1) *Rallus longirostris* MHNT270

PPc – *Processus procoracoideus*

Humerus

[36] – Relação entre o comprimento do úmero e o do fêmur. (0) – comprimento semelhante/ (1) – úmero maior que o fêmur/ (2) – úmero menor que o fêmur

Os representantes de *Gallinula*, *Crex*, *Fulica rufifrons* e outros gêneros de Rallidae possuem o comprimento do úmero semelhante ao comprimento do fêmur. Heliornithidae, *F. atra*, *F. americana* e *F. armilata* apresentam o comprimento do úmero relativamente maior em relação ao do fêmur. Nos outros táxons, tais como *Aramides* e *Pardirallus*, o comprimento do úmero é evidentemente menor do que o do fêmur.

(0) *Fulica atra* MHNT1.345

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.112

(2) *Aramides saracura* MHNT10.102

Um – Úmero/ Fe - Fêmur

Pelvis (Os coxae + Synsacrum)

[37] – *Fenestra ischiopubica*. (0) – ausente/ (1) – presente

Heliornithidae possui a *fenestra ischiopubica* localizada ventrocaudalmente ao *foramen obturatum*, presente devido à anquilose ou articulação entre o *processus terminalis ischii* e a porção medial do corpo do púbis. Nos outros táxons analisados, a fenestra é ausente.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT2.369

Flp – *Fenestra ischiopubica*

[38] – Forma do *foramen ilioischadicum*. (0) – oval/ (1) – circular

Heliornithidae, *Gallinula melanops* e os representantes de *Fulica* possuem o *foramen ilioischadicum* localizado caudalmente ao acetábulo, de forma oval,

provavelmente devido ao alongamento craniocaudal da pélvis. Nos demais táxons, o forâmen é aproximadamente circular.

(0) *Fulica armilata* MHNT1.994

(1) *Porphyrio porphyrio* MHNT1369

Fli – *Foramen ilioischadicum*

[39] – *Foramen obturatum*. (0) – ausente/ (1) – presente

Heliornithidae possui o *foramen obturatum* de forma oval situado caudoventralmente ao acetábulo e cranialmente à *fenestra ischiopubica*. O forâmen é formado devido à anquilose entre a face dorsal do púbis e a borda ventral do ísquio. Nos demais táxons analisados, o forâmen é ausente.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Neocrex erythrops* 4.415

FO – *Foramen obturatum*

[40] – *Pars pudenda fossae*. (0) – rasa/ (1) – profunda

A parte caudal da fossa renal (*pars pudenda fossae*) é rasa nos representantes de Heliornithidae devido à conformidade do *processus marginalis caudalis*, delgado e expandido lateralmente. Nos Rallidae a fossa é evidentemente profunda.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Fulica atra* MHNT1.345

PPF – *Pars pudenda fossae*

[41] – Relação entre o comprimento da região pré-acetabular e pós-acetabular. (0) moderada/ (1) grande

Heliornithidae, *Fulica atra*, *F. americana* e *F. armilata* apresentam o comprimento da região pré-acetabular moderado, correspondendo a cerca de metade do comprimento total do sinsacro. Nos outros táxons, a região pré-acetabular é relativamente grande, correspondendo a cerca de 60%.

(0) *Fulica armilata* MHNT1.994

(1) *Amaurornis phoenicurus* MHNT266

PrA – Região pré-acetabular; PoA – Região pós-acetabular

[42] – Anquilose da *crista iliaca dorsalis* à *crista iliosynsacrales*. (0) não anquilosada/ (1) por toda a extensão da crista/ (2) cranial

Todos os representantes de *Fulica* e *Gallinula*, com exceção de *G. melanops*, possuem a *crista iliaca dorsalis* livre por quase toda a extensão da região pré-acetabular, sendo anquilosada à *crista iliosynsacrales* apenas na porção mais cranial do sinsacro. Na maioria dos outros táxons de Rallidae, a crista ilíaca é anquilosada à *crista iliosynsacrales* por toda a região pré-acetabular. Heliornithidae e *G. melanops* possuem a crista ilíaca não anquilosada.

(0) *Heliornis fulica* MHNT72

(1) *Fulica armilata* MHNT1.994

(2) *Pardirallus maculatus* MHNT1.056

CID – *Crista iliaca dorsalis*; CI – *Crista iliosynsacralis*

[43] – *Crista dorsolateralis ilii*. (0) – vestigial/ (1) – evidente

Todos os representantes de Rallidae possuem a crista dorsolateral ilíaca evidente, expandida lateralmente ou ventrolateralmente, de formas variáveis, e delimitando a superfície dorsal e lateral do ílio. Heliornithidae apresenta a crista bastante vestigial, não expandida lateralmente.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

CDI – *Crista dorsolateralis ilii*

[44] – Distância entre as *spina dorsolateralis ilii*. (0) – curta/ (1) – longa

Na maioria dos representantes de Rallidae, com exceção de *Porphyrio flavirostris*, a *spina dorsolateralis ilii* é orientada caudalmente e pouco curva, com concavidade medial ausente ou vestigial, propiciando uma curta distância entre as espinhas. Heliornithidae e *P. flavirostris* possuem a *spina dorsolateralis ilii* curva, com concavidade medial pronunciada e uma longa distância entre as espinhas.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT10.120

(1) *Porphyrio flavirostris* MHNT1.425

SDI – *Spina dorsolateralis ilii*

[45] – Orientação da extremidade caudal do *processus terminalis ischii*. (0) – ausente/ (1) – ventrocaudal/ (2) – caudal

Heliornithidae, *Amauornis phoenicurus* e os representantes de *Gallinula* e *Fulica* possuem a extremidade caudal do *processus terminalis ischii* orientada ventrocaudalmente, com sua porção terminal delgada. Em *Heliornis*, a extremidade é articulada à porção medial do púbis. Nos demais representantes com este estado, observa-se uma leve projeção dorsal da região medial do púbis.

Amauornis flavirostra e os representantes de *Porphyrio* possuem a extremidade caudal do processo orientada caudalmente, com sua porção terminal arredondada, mais distante do púbis.

Nos demais táxons analisados, o *processus terminalis ischii* não é alongado caudalmente e não apresenta orientação evidente.

(0) *Porphyrion martinica* MHNT10.120

(1) *Gallinula chloropus* MHNT10.121

(2) *Pardirallus nigricans* MHNT1.992

PTI – *Processus terminalis ischii*

Os Femoris

[46] – *Tuberculum musculi gastrocnemius lateralis*. (0) – vestigial/ (1) – evidente

Nos representantes de Rallidae, o *tuberculum musculi gastrocnemius lateralis* localiza-se na face ventral e distal do fêmur, posicionado cranialmente à *crista tibiofibularis* de forma evidente. Em Heliornithidae, o tubérculo é vestigial.

(0) *Heliornis fulica* MHNT75

(1) *Fulica atra* MHNT1.345

TMG – *Tuberculum musculi gastrocnemius*

Tibiotarsus

[47] – Elevação da *crista cnemialis cranialis*. (0) – ausente/ (1) – presente

Heliornithidae e os representantes de *Fulica* apresentam uma elevação pontiaguda da *crista cnemialis cranialis* associada ao encurtamento do fêmur, observada também em outros grupos de aves de hábitos mergulhadores. Nos demais táxons analisados, esta elevação é ausente e a extremidade cranial é arredondada.

(0) *Fulica armilata* MHNT1994

(1) *Gallinula melanops* MHNT10.112

CCC – *Crista cnemialis cranialis*

Tarsometatarsus

[48] – *Canalis hypotarsi*. (0) – ausente/ (1) – presente

Todos os Rallidae analisados, com exceção de *Porphyrio*, possuem um *canalis hypotarsi* na região medial à *crista medialis hypotarsi*. Quando presente, o canal pode ser observado fechado ou parcialmente fechado, provavelmente devido a fatores ontogenéticos ou variação individual. Em *Heliornithidae* e nos representantes de *Porphyrio*, o canal é completamente ausente.

(0) *Porphyrio martinica* MHNT723

(1) *Amaurornis phoenicurus* MHNT266

CH – *Canales hypotarsi*; CMH – *Crista medialis hypotarsi*

[49] – Extensão e profundidade do *sulcus flexorius*. (0) – proximal e rasa/ (1) – extensa e profunda

Heliornithidae e os representantes de *Porphyrio* possuem o *sulcus flexorius* longo, ocupando cerca da metade do comprimento da face plantar do tibiotarso. O sulco é evidentemente profundo, propiciando um estreitamento da face medial.

Nos outros táxons analisados, o *sulcus flexorius* ocupa apenas a parte cranial do tibiotarso e sua profundidade é rasa.

(0) *Laterallus melanophaius* MHNT1.532

SF – *Sulcus flexorius*

(1) *Porphyrio martinica* MHNT723

[50] – Concavidade da *fossa parahypotarsalis medialis*. (0) – vestigial/ (1) – pronunciada

Em Heliornithidae e *Porphyrio*, a *fossa parahypotarsalis medialis*, localizada caudalmente à *crista medialis hypotarsi*, apresenta concavidade pronunciada. Nos demais táxons, a concavidade é ausente ou vestigial.

(0) *Pardirallus nigricans* MHNT1.992

(1) *Porphyrio martinica* MHNT1.997

FPM – *Fossa parahypotarsalis medialis*; CMH – *Crista medialis hypotarsi*

5.2 Análises Filogenéticas

As análises de parcimônia da matriz contendo 50 caracteres osteológicos e 31 táxons terminais foram realizadas utilizando diferentes ferramentas de otimização e cálculos de consenso, com o intuito de se verificar o produto destas duas diferentes análises.

Em uma primeira análise, direta da matriz e ausente de métodos de pesagem de caracteres, foram obtidas 151 árvores igualmente parcimoniosas com comprimento igual a 99 passos. Os clados representados em 100% das árvores obtidas são exibidos no diagrama de consenso estrito (Fig. 1) com índice de consistência (IC) igual a 0,56 e índice de retenção (RI) de 0,77. Observou-se uma baixa resolução entre os componentes neste cladograma, o que pode estar relacionado com o número de terminais amostrados e a quantidade de caracteres parcimoniosamente não informativos (autapomorfias) na matriz de dados (13 dos 50 caracteres). A topologia subsequente (Fig. 2), obtida pelo consenso de maioria, exhibe todos os clados presentes no mínimo em 50% das árvores originais.

Em uma segunda análise, com procedimentos de ponderação sucessiva dos caracteres, foram obtidas 14 árvores igualmente parcimoniosas. Além do número consideravelmente menor de árvores, a topologia exibida na árvore de consenso estrito (Fig. 3) resultou em uma melhor resolução se tratando do posicionamento filogenético dos terminais de maior interesse deste estudo, como por exemplo, as relações intraespecíficas dos representantes do gênero *Porphyrio* e as relações filogenéticas de *G. melanops* com os gêneros *Gallinula* e *Fulica*. Desta forma, essa análise pôde oferecer melhores condições para comparar os dados aqui obtidos com propostas taxonômicas de estudos prévios.

Os caracteres sinapomórficos que sustentam os clados exibidos foram listados com informações sobre seu índice de consistência (IC), as transições dos estados de caracteres e informações sobre ambiguidade e não ambiguidade, representados pelos símbolos --> e ==>, respectivamente, e o valor do suporte de Bremer dos clados exibidos na filogenia.

Devido à maior resolução obtida na análise de consenso estrito com procedimento de pesagem *a posteriori*, os clados obtidos nesta topologia (Fig. 3) foram numerados e discutidos abaixo. Os caracteres autapomórficos também foram descritos, a fim de se diagnosticar os táxons estudados com base em caracteres osteológicos.

Clado 1 (*Porphyrio porphyrio* + (*P. martinica* + *P. flavirostris*))

Caráter 4: (1 ==> 0) – *Processus supraorbitalis* do *os lacrimale* (IC = 1,0)

Caráter 8: (1 --> 0) – *Processus zygomaticus* (IC = 1,0)

Caráter 19: (0 --> 1) – *Foramina pneumatica* nas *vertebrae thoracicae* (IC = 0,25)

Caráter 20: (0 ==> 1) – Forâmen no primeiro *processus transversus* associado ao *synsacrum* (IC = 0,33)

Caráter 26: (1 ==> 0) – Extensão da *margo costalis sterni* (IC = 0,50)

Caráter 29: (0 --> 1) – Tamanho da *incisura caudolateralis* em relação ao *corpus sterni* (IC = 0,40)

Caráter 31: (1 ==> 0) – Posição do *apex carinae* em relação à *spina externa* (IC = 0,33)

Caráter 45: (0 --> 2) – Orientação da extremidade caudal do *processus terminalis ischii* (IC = 0,40)

Caráter 49: (0 ==> 1) – Extensão e profundidade do *sulcus extensorius* (IC = 1,0)

Este clado está presente na topologia de consenso estrito com procedimento de pesagem *a posteriori* e na topologia de consenso estrito sem método de pesagem com valor de suporte de Bremer igual a 2, porém, nesta última, suas relações mais inclusivas não foram completamente resolvidas.

O ramo é sustentado por nove eventos, sendo seis deles homoplásticos e quatro dependentes do critério de otimização. A hipótese obtida neste estudo corrobora com o monofiletismo e a posição basal das aves tradicionalmente chamadas de frangos-d'água-azul na família Rallidae (Olson, 1973; Livezey, 1998). Deste modo, a classificação taxonômica designada por Verheyen (1957), na qual inclui todas as espécies do gênero na subfamília Porhyriinae é sustentada na topologia aqui obtida, porém, isto pode ter ocorrido devido à ausência do terminal *Himantopus haematopus* na análise, considerado

por diversos autores como único representante da subfamília Himantornithinae (Olson, 1973; Ripley, 1977; Livezey, 1998; 2003).

A maior discordância pode ser observada nas filogenias baseadas em dados moleculares, nas quais o gênero *Porphyrio* não exibe uma posição basal e está relacionado aos representantes dos gêneros *Gallinula* e *Fulica* (Trewick, 1997) e com o gênero *Porzana* na análise de Houde (2007). A hipótese de Trewick (1997) corrobora a relação evolutiva entre os gêneros *Porphyrio*, *Gallinula* e *Fulica* argumentada historicamente por taxonomistas (Verheyen, 1957; Brodkorb, 1967) com base em aspectos morfológicos e adaptações para o mergulho.

Clado 2 (*Porphyrio martinica* + *P. flavirostris*)

Caráter 8: (0 ==> 1) – *Processus zygomaticus* (IC = 1,0)

Caráter 27: (0 ==> 1) – Número de *incisura costales* (IC = 0,25)

Duas sinapomorfias não-ambíguas e uma homoplástica sustentam a hipótese de relacionamento irmão entre as espécies de frangos-d'água-azul do Novo Mundo. Esta relação pode também ser observada na hipótese filogenética de Livezey (1998). Mesmo sem uma maior representatividade taxonômica do gênero, é possível verificar neste estudo que as espécies de pequeno porte são mais relacionadas entre si do que a *Porphyrio porphyrio*.

Desta maneira, por se tratar de um grupo monofilético, este clado permite que *Porphyrio martinica* e *Porphyrio flavirostris* sejam designadas ao gênero *Porphyrula*, como proposto em classificações anteriores (Peters, 1934; Hellmayr & Conover, 1942; Pinto, 1964; 1978). Não foi possível estabelecer aqui uma comparação mais precisa em relação à filogenia molecular de Houde (2007) devido a *Porphyrio porphyrio* ser o único representante do gênero na análise e na de Trewick (1997), que não contempla a espécie *P. flavirostris* em seu estudo.

Clado 3 (gênero *Gallinula* + gênero *Fulica*)

Caráter 11: (0 --> 1) – Forma da porção caudal da *apertura nasi ossea* (IC = 0,25)

Caráter 14: (1 ==> 0) – *Angulus tomialis maxillaris* (IC = 0,33)

Caráter 26: (1 ==> 0) – Extensão da *margo costalis sterni* (IC = 0,50)

Caráter 28: (2 --> 0) – Forma da *pila coracoidea* (IC = 0,67)

Caráter 42: (1 ==> 2) – Anquilose da *crista iliaca dorsalis* à *crista iliosynsacralis* (IC = 0,67)

Caráter 45: (0 --> 1) – Orientação da extremidade caudal do *processus terminalis ischii* (IC = 0,40)

Seis sinapomorfias sustentam o clado formado pelos membros de *Gallinula* e *Fulica*, sendo todas homoplásticas, três não-ambíguas, duas cranianas e quatro pós-cranianas. A relação entre estes dois gêneros já foi argumentada desde as primeiras classificações da família (Linnaeus, 1758; Sharpe, 1894), sendo frequentemente inseridas na subfamília Fulicinae devido a suas semelhanças anatômicas (Verheyen, 1957; Brodkorb, 1967).

A hipótese de *Gallinula* grupo-irmão de *Fulica* obtida neste estudo é corroborada com as filogenias baseadas em dados moleculares (Trewick, 1997, Houde, 2007) e morfológicos (Livezey, 1998), ambas com alto valor de “Bootstrap” para este clado.

As relações de parentesco com outros representantes da família apresentam discordâncias. Trewick (1997) suporta a hipótese de parentesco do clado (*Gallinula*, *Fulica*) com o gênero *Porphyrio* e Houde (2007) sustenta o clado (*Porzana* (*Gallinula*, *Fulica*), enquanto que estudos morfológicos argumentam o parentesco destes gêneros com *Amaurornis* (Olson, 1973; Livezey, 1998). Neste estudo, o ramo contendo os membros de *Gallinula* e *Fulica* é grupo-irmão de um grande clado composto por todos os ralídeos analisados, com exceção da espécie *Crex crex* e o clado que contém as espécies de *Porphyrio*.

Desta forma, visto as discordâncias sobre a posição filogenética nos demais estudos e os dados aqui obtidos, as relações desse clado, tão fortemente sustentado

como um grupo monofilético com os demais componentes da família Rallidae, permanecem ainda mal compreendidas.

Clado 4 (nó basal *Gallinula melanops*)

Caráter 27: (0 ==> 1) – Número de *incisura costalis* (IC = 0,25)

Caráter 38: (1 ==> 0) – Forma do *foramen ilioischadicum* (IC = 0,50)

O clado é suportado por dois eventos homoplásticos e não dependentes de otimização, ambos pós-cranianos. Nesta filogenia, a espécie *Gallinula melanops* é congruente ao nó basal do ramo que suporta os representantes do gênero *Fulica* como um grupo natural. Esta hipótese sugere que *G. melanops* é mais relacionada aos membros de *Fulica* do que às demais espécies de *Gallinula*, apontando para sua inclusão no gênero *Fulica*, no entanto, visto que diversos táxons representantes destes gêneros estão ausentes neste trabalho, uma possível proposta de mudança taxonômica é ainda precoce, evidenciando a necessidade de estudos posteriores.

Como pode ser observado na topologia, o monofiletismo do gênero *Gallinula* não pode ser confirmado, uma vez que o clado 3 apresenta uma tricotomia basal. A maioria dos autores sugere, com base em caracteres morfológicos, que o gênero *Fulica* é derivado de um ancestral comum ao gênero *Gallinula*, diferindo deste último apenas por características especializadas para o hábito mergulhador, algo também paralelamente observado em outros grupos de Aves (Olson, 1974; Ripley, 1977; Taylor, 1994).

A posição filogenética de *G. melanops* encontrada neste estudo foi sugerida por Olson (1974), quando o autor apontou características morfológicas dos membros posteriores de *F. rufifrons* e *G. melanops* para indicar que estas espécies são intermediárias entre os dois gêneros e que não existem caracteres externos que os diferenciem. No entanto, na análise filogenética de Livezey (1998) *G. melanops* é um terminal basal ao ramo que sustenta as espécies do gênero *Gallinula* como um grupo monofilético irmão de *Fulica*. Informações acerca das relações desta espécie não puderam ser testadas nos estudos moleculares dada a ausência na amostragem taxonômica destas análises.

Clado 5 ((*Fulica atra* + *F. americana* + *F. armilata*) + *F. rufifrons*)

Caráter 17: (0 ==> 1) – Concavidade dos *ossa sclerae* (IC = 1,0)

Caráter 21: (0 ==> 1) – Depressão medial das *vertebrae synsacrales* (IC = 1,0)

Caráter 23: (1 ==> 0) – *Extremitas caudalis synsacri* (IC = 1,0)

Caráter 47: (0 ==> 1) – Elevação da *crista cnemialis cranialis* (IC = 0,50)

O clado está presente nas árvores de consenso estrito de ambas as análises realizadas neste estudo, suportado por um valor de Bremer igual a 2 e quatro sinapomorfias, todas não dependentes de otimização e apenas uma homoplástica. Os componentes deste ramo são representados por aves conhecidas como carquejas, cujo monofiletismo e sua proximidade com *Gallinula* se mostrou também congruente com análises filogenéticas baseadas em dados moleculares (Trewick, 1997; Houde, 2007) e morfológicos (Livezey, 1998).

Dentre as relações mais inclusivas do gênero, pode-se observar a posição basal de *Fulica rufifrons*. Esta hipótese é corroborada pela maioria dos autores, fundamentada em dados morfológicos (Olson, 1973; Ripley, 1977; Fjeldsa, 1982; Livezey 1998) e comportamentais (Navas, 1960). Informações sobre as relações dos componentes deste gênero não puderam ser compreendidas nas filogenias moleculares de Trewick (1997) e Houde (2007) devido à baixa representatividade taxonômica do gênero.

Clado 6 (*Fulica atra* + *F. americana* + *F. armilata*)

Caráter 22: (0 ==> 1) – Número de *vertebrae synsacrales* associado à *ala postacetabularis ilii* (IC = 1,0)

Caráter 36: (0 ==> 1) – Relação entre o comprimento do úmero e do fêmur (IC = 0,33)

Caráter 41: (0 ==> 1) – Relação entre o comprimento da região pré-acetabular e da pós-acetabular (IC = 0,50)

Sustentam este clado, três sinapomorfias, duas homoplásticas e independentes de otimização. Esta hipótese corrobora com o posicionamento basal de *F. rufifrons*, porém, o relacionamento entre as demais espécies amostradas (*F. armilata*, *F. americana* e *F. rufifrons*) na presente análise é demonstrado por uma politomia.

Clado 7 (gênero *Amauornis* + gênero *Aramides* + gênero *Pardirallus* + *Porzana carolina* + *Porzana albicollis*)

Caráter 29: (2 ==> 1) – Tamanho da *incisura lateralis* em relação ao *corpus sterni* (IC = 0,50)

Apenas um evento homoplástico e não-ambíguo sustenta este clado. Como pode ser visto na figura 3, os componentes do ramo são representados por uma politomia e suas relações de parentesco não foram completamente resolvidas. O monofiletismo dos gêneros *Aramides* e *Amauornis* foram corroborados com hipóteses de trabalhos prévios, no entanto, os membros de *Pardirallus* não formam um grupo monofilético no presente estudo. A espécie *P. maculatus* configura-se no nó basal do clado (*A. ypecaha* (*A. saracura*, *A. cajanea*)), não sendo corroborado por trabalhos filogenéticos anteriores. A relação evolutiva entre as espécies de *Pardirallus* é apresentada por uma politomia em Livezey (1998), e são relacionadas ao gênero monotípico *Cyanolimnas*, corroborando sugestões anteriores (Olson, 1974; Ripley, 1977). Este gênero é ausente na amostragem taxonômica deste trabalho.

O relacionamento próximo entre os membros dos gêneros *Porzana* e *Aramides* é corroborado na filogenia baseada em dados moleculares de Trewick (1997), na qual *Porzana* constitui um grupo monofilético irmão de *Aramides*. No entanto, a análise filogenética de Houde (2007) e a hipótese filogenética de Livezey (1998) suportam a hipótese de parentesco de *Porzana* com os membros de *Gallinula* e *Fulica*.

Existe um forte questionamento sobre o monofiletismo do gênero *Porzana* por diversos autores (Olson, 1974; Ripley, 1977; Taylor, 1996). No presente estudo, *P. flaviventer* configura-se como componente de outro clado, enquanto que na filogenia de Livezey (1998) os representantes de *Porzana* amostrados aqui constituem um grupo monofilético.

Clado 8 ((*Aramides saracura* + *A. cajanea*) + *A. ypecaha*)

Caráter 3: (0 ==> 1) – Alongamento caudolateral do *processus supraorbitalis* do os *lacrimale* (IC = 1,0)

Caráter 9: (0 ==> 1) – *Sulcus veni occipitalis externus* (IC = 0,33)

Caráter 20: (0 ==> 1) – Forâmen no primeiro *processus transversus* associado ao *synsacrum* (IC = 0,33)

Caráter 25: (0 ==> 1) – *Foramen pneumaticum* na *facies visceralis sterni* (IC = 1,0)

Caráter 31: (0 --> 1) – Posição do *apex carinae* em relação à *spina externa* (IC = 0,33)

Suportam este clado cinco sinapomorfias, quatro independentes de otimização, três homoplásticas e apenas uma localizada no esqueleto craniano. Este clado também está presente na árvore de consenso estrito sem ponderação sucessiva, com valor de suporte de Bremer igual a 2, no entanto, está representado por uma tricotomia. O monofiletismo do grupo é corroborado na filogenia de Livezey (1998) e suas relações mais inclusivas suportam a hipótese de que *A. saracura* seja basal aos demais representantes do gênero. No entanto, no presente estudo, uma sinapomorfia homoplástica suporta o clado (*A. saracura*, *A. cajanea*), sendo *A. ypecaha* grupo-irmão deste clado.

O estudo filogenético molecular de Trewick (1997) suporta a hipótese de parentesco entre *Aramides* e o gênero *Porzana*. Diversos autores (*e. g.* Olson, 1973; Ripley, 1977) propõem que os membros de *Aramides* sejam proximamente relacionados com os gêneros monotípicos *Amaurolimnas* e *Eulabeornis*, porém, mesmo no estudo filogenético de Livezey (1998) que apresenta uma ampla amostragem taxonômica, essas relações não puderam ser compreendidas. Devido à ausência destes gêneros nas coleções osteológicas consultadas neste estudo, as relações entre estes táxons não puderam ser testadas.

Clado 9 (*Amauornis phoenicurus* + *Amauornis flavisostris*)

Caráter 20: (0 ==> 1) – Forâmen no primeiro *processus transversus* associado ao *synsacrum* (IC = 0,33)

Caráter 45: (0 --> 1) – Orientação na extremidade caudal do *processus terminalis ischii* (IC = 0,40)

Duas sinapomorfias sustentam este clado, ambas homoplásticas e uma não-ambígua. O monofiletismo do gênero é corroborado na análise filogenética de Livezey

(1998), no entanto, suas relações com outros membros de Rallidae não são claras. No presente estudo, *Amaurornis* situa-se em um clado representado por uma politomia contendo os gêneros *Porzana*, *Pardirallus* e *Aramides*. Na filogenia de Livezey (1998) o gênero é relacionado aos membros dos gêneros *Porzana*, *Gallinula* e *Fulica*. A relação com *Porzana* também é sugerida por Olson (1974) baseada em características osteológicas.

Clado 10 (nó basal *Coturnicops noveboracensis*)

Caráter 9: (1 ==> 0) – *Sulcus veni occipitalis externus* (IC = 0,33)

Caráter 36: (2 --> 0) – Relação entre o comprimento do úmero e do fêmur (IC = 0,28)

O clado é suportado por duas sinapomorfias homoplásticas, uma delas não-ambígua. Observa-se que *Coturnicops notata* configura-se no nó basal que sustenta o clado com os representantes de *Rallus* amostrados. Desta forma, o gênero não é monofilético. Esta hipótese não é corroborada por Livezey (1998), cujas as espécies de *Coturnicops* constituem um grupo monofilético e estão inseridas em um grande clado representado pela maioria das espécies do gênero *Porzana*. Com base em caracteres tegumentares, Olson (1974) propõe que o gênero *Coturnicops* seja aparentado às espécies de *Sarothrura*. As hipóteses baseadas em dados moleculares não incluem espécies de *Coturnicops* em sua amostragem, sendo assim, a relação intragenérica e com os demais representantes de Rallidae ainda não estão claras.

Clado 11 (gênero *Rallus*)

Caráter 12: (1 ==> 0) – Espessura do *processus maxillaris* (IC = 0,50)

O clado é sustentado por apenas uma sinapomorfia homoplástica e independente de otimização. Como pode ser observado na topologia da figura 3, os representantes de *Rallus* não são proximamente relacionados com os membros do gênero *Pardirallus*, sendo congruente com os dados obtidos na filogenia de Livezey (1998). Desta forma, o arranjo taxonômico adotado por diversos autores, que incluem as espécies de *Pardirallus* no gênero *Rallus* (Pinto, 1963; 1978; Sclater, 1868; Ripley & Beehler,

1985; Sick, 1997) não é recomendado, por não corroborar com as topologias alcançadas em estudos filogenéticos.

No presente estudo, o gênero é monofilético, porém suas relações mais inclusivas não foram resolvidas. Olson (1974) sugere que *Rallus* não é um grupo monofilético, assim como na análise filogenética de Livezey (1998) e na topologia obtida por Trewick, (1997) baseada em dados moleculares. A proximidade filogenética com o gênero *Gallirallus* é corroborada nesses trabalhos, no entanto, exemplares deste gênero não estão amostrados nesta análise.

Autopomorfias

Terminal *Heliornis fulica*

Caráter 11: (0 --> 1) – Forma da porção caudal da *apertura nasi ossea* (IC = 0,25)

Caráter 24: (1 ==> 0) – *Processus transversus* das *vertebrae caudalis* (IC = 1,0)

Caráter 28: (2 ==> 0) – Forma da *pila coracoidea* (IC = 0,67)

Caráter 30: (0 ==> 1) – Expansão da *trabecula medialis* (IC = 1,0)

Caráter 33: (0 ==> 1) – *Apophysis furculae* (IC = 1,0)

Caráter 34: (1 ==> 0) – Extremidade cranial do *processus procoracoideus* (IC = 1,0)

Caráter 36: (0 ==> 1) – Relação entre o comprimento do úmero e do fêmur (IC = 0,33)

Caráter 37: (0 ==> 1) – *Fenestra ischiopubica* (IC = 1,0)

Caráter 38: (1 ==> 0) – Forma do *foramen ilioischadicum* (IC = 0,50)

Caráter 39: (0 ==> 1) – *Foramen obturatum* (IC = 1,0)

Caráter 40: (1 ==> 0) – *Pars pudenda fossae* (IC = 1,0)

Caráter 41: (0 ==> 1) – Relação entre o comprimento da região pré-acetabular e pós-acetabular (IC = 0,50)

Caráter 42: (1 ==> 0) – Anquilose da *crista iliaca dorsalis* a *crista iliosynsacralis* (IC = 0,66).

Caráter 43: (1 ==> 0) – *Crista dorsolateralis ilii* (IC = 1,0)

Caráter 45: (0 --> 1) – Orientação da extremidade caudal do *processus terminalis ischii* (IC = 0,40)

Caráter 47: (0 ==> 1) – Elevação da *crista cnemialis cranialis* (IC = 0,50)

Terminal *Laterallus melanophaius*

Caráter 35: (0 ==> 1) – Extensão do *processus procoracoideus* (IC = 0,33)

Terminal *Porzana flaviventer*

Caráter 32: (1 ==> 0) – *Sulcus carinae* (IC = 0,25)

Terminal *Coturnicops notata*

Caráter 36: (0 ==> 2) – Relação entre o comprimento do úmero e do fêmur (IC = 0,33)

Terminal *Rallus longirostris*

Caráter 1: (0 ==> 1) – *Fossa glandulae nasalis* (IC = 0,50)

Terminal *Anurolimnas viridis*

Caráter 5: (0 ==> 1) – Processo anterior do *os lacrimale* (IC = 0,50)

Caráter 18: (0 ==> 1) – *Lamina arcocostalis* (IC = 0,33)

Caráter 29: (1 ==> 2) – Tamanho da *incisura lateralis* em relação ao *corpus sterni* (IC = 0,40)

Terminal *Porzana albicollis*

Caráter 32: (1 ==> 0) – *Sulcus carinae* (0,25)

Terminal *Amaurornis flavirostris*

Caráter 45: (1 --> 2) – Orientação da extremidade caudal do *processus terminalis ischii* (IC = 0,40)

Terminal *Aramides cajanea*

Caráter 18: (0 ==> 1) – *Lamina arcocostalis* (IC = 0,33)

Terminal *Porzana carolina*

Caráter 1: (0 ==> 1) – *Fossa glandulae nasalis* (IC = 0,50)

Terminal *Gallinula melanops*

Caráter 19: (1 ==> 0) – *Foramina pneumatica* nas *vertebrae thoracicae* (IC = 0,25)

Caráter 42: (2 ==> 0) – Anquilose da *crista iliaca dorsalis* à *crista iliosynsacralis* (IC = 0,66).

Terminal *Crex crex*

Caráter 5: (0 ==> 1) – Processo anterior do *os lacrimale* (IC = 0,50)

Caráter 12: (1 ==> 0) – Espessura do *processus maxillaris* (IC = 0,50)

Caráter 35: (1 ==> 0) – Extensão do *processus procoracoideus* (IC = 0,33)

Terminal *Porphyrio porphyrio*

Caráter 2: (0 ==> 1) – Expansão lateral da *margo supraorbitalis* do *os frontale* (IC = 1,0)

Caráter 7: (0 ==> 1) – Tendões calcificados na *fossa temporalis* (IC = 1,0)

Caráter 11: (0 --> 1) – Forma da porção caudal da *apertura nasi ossea* (IC = 0,25)

Caráter 15: (0 ==> 1) – *Angulus caudolateralis* do *os palatinum* (IC = 1,0)

Terminal *Porphyrio flavirostris*

Caráter 16: (0 ==> 1) – *Processus retroarticularis* (IC = 0,5)

Caráter 32: (0 ==> 1) – *Sulcus carinae* (IC = 0,25)

Caráter 44: (0 ==> 1) – Distância entre as *spina dorsolateralis ilii* (IC = 1,0)

Figura 1: Consenso estrito de 151 hipóteses igualmente parcimoniosas. L = 99, IC = 0,56, IH = 0,43, IR = 0,77 CR = 0,43. Os valores sobre os nós referem-se ao suporte de Bremer.

Figura 2: Consenso de maioria (50%) de 151 hipóteses igualmente parcimoniosas. L = 99, IC = 0,56, IH = 0,43, IR =, 0,77 CR = 0,43.

Figura 3: Consenso estrito com método de pesagem posterior dos caracteres das 14 árvores igualmente parcimoniosas obtidas. Os números em vermelho referem-se aos clados discutidos acima.

6. Discussão Geral

Com a finalidade de se esclarecer as relações filogenéticas entre os membros de Rallidae amostrados e testar a monofilia de gêneros representados exclusivamente no Neotrópico, foram demonstradas três topologias submetidas a diferentes métodos de otimização e consenso, no qual forneceram hipóteses de relacionamento entre os terminais.

Observando a topologia de consenso estrito, ausente de critério de pesagem *a posteriori* dos caracteres, nota-se uma topologia de baixa resolução, no entanto, os clados formados são altamente congruentes com os disponíveis na literatura. Quando vista a árvore de consenso de maioria, um número maior de componentes foi resgatado, pelo fato destes clados estarem presentes em pelo menos 50% das 151 árvores igualmente parcimoniosas geradas na análise. Diversos agrupamentos visualizados na topologia de consenso de maioria são congruentes quando comparados à árvore de consenso estrito, submetida ao critério de pesagem dos caracteres, como por exemplo os clados 1, 3, 8 e 10.

O método de pesagem posterior dos caracteres certamente contribui para uma melhor resolução entre os componentes amostrados, permitindo que a hipótese filogenética aqui obtida pudesse ser comparada de forma mais significativa com outras filogenias disponíveis na literatura. Além disso, com exceção do clado 7 em que a relação entre alguns terminais é representada por uma politomia, a árvore de consenso estrito apresenta a mesma topologia das árvores 59, 60, 71, 84 e 87 das 151 árvores igualmente parcimoniosas, demonstrando ser coerente com o conjunto de dados.

Na árvore de consenso estrito com pesagem posterior dos caracteres, pode ser observada uma politomia basal de ramos (*Heliornis fulica*, *Porphyrio*, demais membros de Rallidae). Isso se deve à longa distância filogenética entre os terminais amostrados e à raiz do cladograma, uma vez que diversos táxons estão ausentes na análise. No entanto, a amostragem taxonômica se mostrou adequada para o problema proposto a ser estudado, pois a hipótese que se está testando é o monofiletismo de alguns gêneros, ou

seja, o posicionamento filogenético de espécies dentro de diferentes gêneros historicamente relacionados, e não particularmente o monofiletismo da família Rallidae.

Quando comparadas as hipóteses filogenéticas baseadas em dados moleculares com a hipótese apresentada neste estudo, nota-se que as maiores discordâncias referem-se à posição filogenética dos membros do gênero *Porphyrio* na família Rallidae. Enquanto que aportes morfológicos sustentam a hipótese de que os frangos-d'água-azul sejam grupo-irmão dos demais membros da subfamília Rallinae (Livezey, 1998), congruente com a hipótese aqui apresentada, as filogenias moleculares (Trewick, 1997; Houde, 2007) suportam uma posição mais inclusiva e seu relacionamento com o gênero *Gallinula*.

Certamente, algumas relações de parentesco, como por exemplo, a relação entre as espécies de *Aramides* e *Amaurolimnas concolor* e a proximidade dos gêneros *Coturnicops* e *Micropygia*, não puderam ser compreendidas em sua totalidade neste trabalho devido à baixa representatividade taxonômica de alguns gêneros nas coleções osteológicas consultadas.

Visto os dados obtidos no presente estudo, constata-se que os caracteres osteológicos são filogeneticamente informativos para hipóteses de relacionamento dos membros de Rallidae, além disso, os caracteres levantados neste trabalho podem ser incluídos a matriz de estudos baseados em outros componentes morfológicos ou moleculares.

7. Conclusões

As relações filogenéticas entre os representantes de *Rallus* não puderam ser totalmente compreendidas, no entanto observa-se na topologia que o gênero não é proximamente relacionado às espécies de *Pardirallus*, não corroborando classificações que incluem os membros de *Pardirallus* no gênero *Rallus*.

O posicionamento filogenético dos representantes do gênero *Porphyrio* como um grupo-irmão de todos os outros representantes da subfamília Rallinae foi corroborado no presente trabalho, assim como outras hipóteses filogenéticas com base em caracteres morfológicos.

As relações evolutivas interespecíficas dos membros de *Porphyrio* foram esclarecidas, sendo a espécie *P. martinica* grupo-irmão de *P. flavirostris*, o que corrobora a hipótese de relacionamento próximo dos representantes de pequeno porte do gênero. Desta forma, a validade do gênero *Porphyrula* é consolidada, corroborando classificações anteriores.

O posicionamento basal da espécie *Gallinula melanops* em relação as espécies do gênero *Fulica* aqui encontrado, sugere uma mudança taxonômica, no entanto, visto que as relações mais profundas deste clado estão representadas por uma tricotomia e que não foram amostradas todas as espécies reconhecidas para estes gêneros, tornam-se necessários estudos filogenéticos adicionais utilizando outras fontes de caracteres.

Segundo as informações filogenéticas obtidas, *Fulica rufifrons* é um terminal basal de um clado que contém as demais espécies do gênero amostradas.

Conclui-se que os caracteres osteológicos contribuíram para o entendimento das relações de parentesco entre os terminais amostrados e a constatação de determinados gêneros como entidades monofiléticas, corroborando estudos filogenéticos anteriores e indicando mudanças nomenclaturais.

8. Resumo

A família Rallidae é representada por aves cosmopolitas popularmente conhecidas como saracuras, sanãs, carquejas, galinhas-d'água e frangos-d'água. Compreende cerca de 135 espécies distribuídas em 33 gêneros, dos quais 13 são monotípicos. As relações filogenéticas baseadas em caracteres morfológicos e dados moleculares indicam diferentes afinidades entre os membros da família, principalmente na posição dos gêneros *Rallus*, *Porphyrio*, *Gallinula* e *Fulica*. Neste estudo, focado em espécies Neotropicais da família, uma nova análise filogenética baseada em caracteres osteológicos é proposta. Uma amostra de 100 esqueletos de 13 gêneros e 31 espécies foi analisada. No total 50 caracteres foram codificados, dos quais 17 são cranianos e 33 pós-cranianos para a construção de uma matriz e subsequente análise filogenética de acordo com o princípio da parcimônia. Foram calculados árvores de consenso estrito e consenso de maioria. A primeira gerou 151 árvores igualmente parcimoniosas com 99 passos. A análise com método de pesagem sucessiva dos caracteres obteve melhores resoluções entre as espécies amostradas. A topologia do cladograma permite a validade de determinados gêneros como entidades monofiléticas, como *Rallus*, *Porphyrio*, *Aramides*, *Gallinula* e *Fulica*. O posicionamento de *Porphyrio* como um ramo basal dentro da subfamília Rallinae foi suportado e suas relações interespecíficas demonstram que as espécies do Novo mundo são mais proximamente relacionadas do que *P. porphyrio*, permitindo a inclusão taxonômica de *Porphyrula*. A relação próxima entre as espécies do gênero *Gallinula* e *Fulica* foi corroborada, no entanto, *G. melanops* é um ramo basal do clado que inclui as espécies de *Fulica*, indicando que uma mudança taxonômica é necessária. A relação entre as espécies de *Rallus* e *Pardirallus* é distante e não suporta a inclusão das espécies de *Pardirallus* em *Rallus*. As maiores discordâncias da filogenia proposta em comparação com estudos moleculares referem-se à posição interna dos membros de *Porphyrio* e suas relações com outros gêneros.

9. Abstract

The family Rallidae is represented by cosmopolitan birds commonly known as wood-rails, crakes, coots, gallinules and swamp hens. It comprises around 135 species, distributed in 33 genera, of which 13 are monotypics. The phylogenetic relationships based on morphological characters and molecular parameters indicate different affinities among family species, mainly the position of the genera *Rallus*, *Porphyrio*, *Gallinula* and *Fulica*. In this study, focused on the Neotropical species of the family, a new phylogenetic analysis based on osteological characters is proposed. A sample of 100 skeletons of 13 genera and 31 species was analyzed. A total of 50 characters was codified, of which 17 were cranial and 33 post-cranial to provide a matrix construction and a subsequent phylogenetic analysis according to the principle of parsimony. A strict consensus and a majority rule consensus tree were calculated. The former generated 151 equally parsimonious trees with 99 steps. The successive weighting approach analyses of characters obtained better resolutions around the sampled species. The cladogram topology allows the acceptance of some genera as valid monophyletic groups, such as *Rallus*, *Porphyrio*, *Aramides*, *Gallinula* and *Fulica*. The position of *Porphyrio* as a basal branch within the subfamily Rallinae was supported and the interspecific relationships show that New World species were more closely related than *P. porphyrio*, allowing the taxonomic inclusion of *Porphyrula*. The close relationship between the species of *Gallinula* and *Fulica* was corroborated, but *G. melanops* is a basal branch of a clade that includes *Fulica* species, indicating that a taxonomic change is needed. The relationship of *Rallus* and *Pardirallus* is distant and so does not support the inclusion of *Pardirallus* species in *Rallus*. The major discordances of the proposed phylogeny in comparison with molecular studies concern the internal position of the *Porphyrio* members and their relationships with other genera.

10. Referências Bibliográficas

- Amorin, D. S. 2002. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Ed. Holos, 156 p.
- Bang, B. G. 1968. Olfaction in Rallidae (Gruiformes), a morphological study of thirteen species. *Journal of Zoology of London*, v. 156, p. 97-107.
- Bartlett, A. D. 1862. Note on the habits and affinities of the kagu (*Rhinochetus jubatus*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1862, p. 218-219.
- Baumel, J. J.; Witmer, L. 1993. Osteology. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazlie, J. E.; Evans, H. E.; Vanden Berge, J. C. (eds) *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2. ed. Cambridge, Publications of Nuttall Ornithologists Club, p. 45-132.
- Beddard, F. E. 1898. *The structure and classification of birds*. London: Longmans & Green, 548 p.
- Boles, W. E. 2005. A new flightless gallinule (Aves; Rallidae: *Gallinula*) from the Oligo-Miocene of Riversleigh, northwestern Queensland, Australia. *Records of Australian Museum*, v. 57, p. 179-190.
- Boyd, H. J.; Alley, R. 1948. The function of the head coloration of the nesting Coot and other nestling Rallidae. *Ibis*, v. 90, p. 582-593.
- Brodkorb, P. 1967. Catalogue of fossils birds. 3. Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes. *Bulletin of Florida State Museum (Biological Science)*, v. 11, p. 99-200.
- Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos (CBRO). 2009. Lista de Aves do Brasil. Versão 09/08/2009. Disponível em <http://cbro.org.br/CBRO/listapri.htm> (Acesso em 07/12/2009).

- 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. 1982. Phylogenetic relationships and transantartic biogeography of some gruiform birds. *Geobios*, v. 6, p. 393-402.
- Cracraft, J.; Barker, F. K.; Braun, M.; Harshman J.; Dyke, G. J.; Feinstein, J.; Stanley, S.; Cibois, A.; Schikler, P.; Beresford, P.; Garcia-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.; Donoghue, M. (eds) *Assembling tree of life*. Oxford University Press, New York, p. 468-489.
- de Pinna M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, v. 7, p. 367-394.
- Diamond, J. 1991. A new species of rail from the Solomon Islands and convergent evolution of insular flightlessness. *Auk*, v.108, p. 461-470.
- Dickerman, R. W.; Haverschmidt, F. 1971. Further notes on the juvenal plumage of the Spotted Rail (*Rallus maculatus*). *Wilson Bulletin*, v. 87, p. 412-413.
- Dickerman, R. W.; Parkes, K. C. 1969. Juvenal plumage of the Spotted Rail. *Wilson Bulletin*, v. 81, p. 207-209.
- Dyke, G. J.; van Tuinen, M. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 141, p. 153-177.
- Ericson, P. G.; Anderson, C. L.; Briton, T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Kallersjo, M.; Ohlson, J.; Parsons, T. J.; Zuccon, D., Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, v.2 p. 543-547.

- Fain, M. G.; Krajewski, C.; Houde, P. 2007. Phylogeny of “core Gruiformes” (Aves: Grues) and resolution of the Limpkin – Sungrebe problem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 43. p. 515-529.
- 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. 4, p. 1-23.
- Fedducia, J. A. 1996. *The origin and evolution of birds*. Yale, Yale University Press, 420 p.
- Forbes, H. O. 1923. The ralline genus *Notornis*, Owen. *Nature*, v. 112, p. 726.
- Fjeldså, J. 1982. Biology and systematic relations of the Andean Coot *Fulica Americana ardesiaca* (Aves, Rallidae). *Steenstrupia*, vol. 8, p. 1-21.
- Fürbringer, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz – und Bewegungsorgane*. Amsterdam: T. J. Van Holkema.
- Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, v. 11, p. 83-91.
- Gray, G. R. 1871. *Hand-list of genera and species of birds, distinguishing those contained in the British Museum, part 3*. London: British Museum (Natural History).
- 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, J.; 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*, v. 320, p. 1763-1768.
- Hellmayr, C. E.; Conover, B. 1942. *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.
- 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.
- Kuroda, N. 1993. Morpho-anatomy of the Okinawa Rail *Rallus okinawae*. *Journal Yamashina Institute of Ornithology*, v. 25, p. 12-27.
- 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. 1990. Evolutionary morphology of flightlessness in the Auckland Islands teal. *Condor*, v.92, p. 639-673.
- Livezey, B. C. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Philosophical Transaction, Biological Sciences*, v. 353, n. 1378, p. 2077-2151.
- Livezey, B. C. 2003. Evolution of flightlessness in rails (Gruiformes: Rallidae), phylogenetic, ecomorphological and ontogenetic perspectives. *Ornithological Monographs*, v. 53, p. 651.

- 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.
- Lowe, P. R. 1931. On the relations of Gruimorphae to the Charadriimorphae and Rallimorphae, with special reference to the taxonomic position of Rostratulidae, Jacanidae, and Burhinidae; with a suggested new order (Telmatomorphae). *Ibis*, vol. 73, p. 491-534.
- Mayr, G. 2009. Paleogene fossil birds. Springer-Verlag Berlim Heidelberg, 262 p.
- McFarlane, R. W. 1975. Notes on the Giant Coot (*Fulica gigantea*). *Condor*, v. 77, p. 324-327.
- Morony, J. J.; Bock, W. J.; Farrand, J. Jr. 1975. *Reference list of the birds of the world*. New York: American Museum of Natural History, 207 p.
- Mourer-Chauviré, C.; Berthet, D.; Hugueny, M. 2004. The late Oligocene birds of the Créchy quarry (Allier, France), with a description of two new genera (Aves: Pelecaniformes: Phalacrocoracidae, and Anseriformes: Anseranatidae). *Senckenberg Lethaea*, v. 84, p. 303-315.
- Navas, J. R. 1960. Comportamiento agresivo de *Fulica armillata* Viellot. *Revista del Museo Argentino de Ciencias naturales "Bernadino Ricadavio"*, v. 6, p. 103-129.
- Olson, S. L. 1973. A classification on the Rallidae. *Wilson Bulletin*, v. 85, n. 4, p. 381-416.
- Olson, S. L. 1974. The Pleistocene rails of North America. *Condor*, v. 76, p. 169-175.

- Olson S. L. 1977. A synopsis of the fossil Rallidae. P. 339-373 in Ripley, S. D. *Rails of the world: a monograph of the family Rallidae*. Boston: Godine.
- Owen, R. 1848. On the remains of the gigantic and presumed extinct wingless and terrestrial birds of New Zealand (*Dinornis* and *Palapteryx*), with indications of two other genera (*Notornis* and *Nestor*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1848, p. 1-11.
- Owen, R. 1882. On the sternum of *Notornis* and on sternal characters. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1882, p. 689-697.
- Page, R. D. M. 1998. Nexus data editor, v.0.5 <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/>
- Page, R. D. M. 2001. TreeView, v1.6 <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/>
- Peters, J. L. 1934. *Check-list of birds of the world*. Harvard University Press, Cambridge, v. 2, 401 p.
- Pinto, O. M. 1963. *Ornitologia brasiliense*. São Paulo, Imprensa Oficial do Estado, 182 p.
- Pinto, O. M. 1978. *Novo catálogo das aves do Brasil – primeira parte: Aves não Passeriformes e Passeriformes não Oscines, com exclusão da família Tyrannidae*. São Paulo, Empresa Gráfica da Revista dos Tribunais, 446 p.
- Ray, J. 1713. *Synopsis methodica avium*. London.
- Ripley, S. D. 1977. *Rails of the world*. Boston; Godine, 406 p.
- Ripley, S. D.; Beehler, B. M. 1985. *Rails of the world, a compilation of new information, 1975-1983 (Aves: Rallidae)*. *Smithsonian Contribution Zoology*, v. 417, p. 1-28.

- Sclater, P. L. 1868. Synopsis of the American rails (Rallidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868 p. 442-470.
- Seebohm, H. 1895. *Classification of birds; an attempt to diagnose the subclasses, orders, suborders, and families of existing birds*. Supplement. London: R. H. Porter.
- Sharpe, R. B. 1894. *Catalogue of the Fulicariae (Rallidae and Heliornithidae) and Alectorides (Aramidae, Eurypygidae, Mesithidae, Rhinocetidae, Gruidae, Psophiidae, and Otidae) in the collection of the British Museum*. London, British Museum (Natural History), v. 13, p. 353.
- Shufeldt, R. W. 1919. The osteology of the giant gallinule of the Philippines, *Porphyrio pulverulentus* Temminck. *Philippine Journal of Science*, v. 14, p. 87-104.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1985. The relationships of some groups of African birds, based on comparisons of the genetic material, DNA. *Proceedings International Symposium of African Vertebrates*, p. 115-162.
- Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven. Yale University Press, 976 p.
- Sibley, C. G.; Monroe, B. L. Jr. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. New Haven: Yale University Press, 1111 p.
- Sick, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Ed. Nova Fronteira, 862 p.
- Slikas, B.; Olson, S. L.; Fleischer, R. C. 2002. Rapid, independent evolution of flightlessness in four species of Pacific Island rails (Rallidae): an analysis based on mitochondrial sequence data. *Journal of Avian Biology*, v. 33, n. 1, p. 5-14.
- Sorenson, M. D; Franzosa, E. A. 2007. Treerot, version 3. Boston University, Boston, MA. <http://people.bu.edu/msoren/TreeRot.html>.

- Stang, A. T.; McRae, S. B. 2009. Why some rails have white tails: the evolution of white undertail plumage and anti-predator signaling. *Evolutionary Ecology*, v. 23, p. 943-961.
- Stresemann, E; Stresemann, V. 1966. Die Mäuser der Vögel. *Journal of Ornithology*, v. 107, p. 1-439.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods), v 4.0b. Sinauer, Sunderland.
- Taylor, B. 1996. Family Rallidae (rails, gallinules and coots), p. 109-209. In del Hoyo, J. Elliot, A.; Sargatal, J. (eds). *Handbook of the birds of the world*. Barcelona, Lynx Editions.
- Taylor, B.; van Perlo, B. 1998. *Rails – A guide to the rails, crakes, gallinules and coots of the world*. London, Pica Press, 600 p.
- Trewick, S. A. 1997. Flightlessness and phylogeny amongst endemic rails (Aves: Rallidae) of the New Zealand region. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, v. 352, n. 1352, p. 429-446.
- Verheyen, R. 1957. Contribution au demembrement de l'ordo artificiel des Gruiformes (Peters, 1934). Les Ralliformes. *Bulletin Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, v. 33, p. 44.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. New York, John Wiley & Sons, 349 p.

Anexo I – Relação de exemplares utilizados para análises osteológicas. 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
MHNT	848	<i>Coturnicops noveboracensis</i>	♀	Kansas – EUA
MHNT	862	<i>Coturnicops noveboracensis</i>	♂	Kansas – EUA
MHNT	240	<i>Coturnicops notatus</i>	?	Tremembé-SP
MHNT	282	<i>Coturnicops notatus</i>	?	Tremembé-SP
MHNT	1325	<i>Coturnicops notatus</i>	♀	Tremembé-SP
MHNT	1248	<i>Anurolimnas viridis</i>	♀	Santarém-PA
MHNT	222	<i>Laterallus melanophaius</i>	♀	Tremembé-SP
MHNT	997	<i>Laterallus melanophaius</i>	♀	Tremembé-SP
MHNT	1989	<i>Laterallus melanophaius</i>	♂	São Paulo-SP
MHNT	270	<i>Rallus longirostris</i>	♀	Panamá
MHNT	275	<i>Rallus limicola</i>	♂	Kansas – EUA
MHNT	869	<i>Rallus limicola</i>	♂	Kansas – EUA
MHNT	1449	<i>Rallus aquaticus</i>	?	Bialowieza - Polônia (cativeiro)
MHNT	1638	<i>Rallus aquaticus</i>	♀	Bialowieza - Polônia (cativeiro)
MHNT	265	<i>Crex crex</i>	?	Matruh – Egito
AZUSP	1522	<i>Aramides cajanea</i>	?	Sem procedência
MHNT	205	<i>Aramides cajanea</i>	♀	Rio Xingú – PA
MHNT	597	<i>Aramides cajanea</i>	♀	Rio Caiapó – TO
MHNT	603	<i>Aramides cajanea</i>	♂	Cocalinho – MT
MHNT	10101	<i>Aramides cajanea</i>	♀	São Paulo – SP
MZUSP	89165	<i>Aramides cajanea</i>	?	Sem procedência
MZUSP	89163	<i>Aramides cajanea</i>	♂	Embu-guaçu – SP
MHNT	739	<i>Aramides saracura</i>	♀	São Paulo – SP
MHNT	1305	<i>Aramides saracura</i>	♂	Taubaté – SP
MHNT	1991	<i>Aramides saracura</i>	♂	São Paulo – SP
MHNT	1988	<i>Aramides saracura</i>	♀	São Paulo – SP
MHNT	10102	<i>Aramides saracura</i>	♀	São Paulo – SP
MHNT	716	<i>Aramides ypecaha</i>	♀	Mozarlândia – GO
MHNT	948	<i>Aramides ypecaha</i>	?	Mozarlândia – GO

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	266	<i>Amaurornis phoenicurus</i>	♂	Índia
MHNT	1792	<i>Amaurornis phoenicurus</i>	?	São Paulo - SP (cativo)
MHNT	273	<i>Amaurornis flavirostris</i>	?	EUA (cativo)
MHNT	264	<i>Porzana carolina</i>	♀	New Jersey – EUA
MHNT	74	<i>Porzana albicollis</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	229	<i>Porzana albicollis</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	1532	<i>Porzana albicollis</i>	♂	Tremembé – SP
MZUSP	89164	<i>Porzana albicollis</i>	?	Dourado – SP
MHNT	209	<i>Porzana flaviventer</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	878	<i>Porzana flaviventer</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	4415	<i>Neocrex erythrops</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	230	<i>Pardirallus maculatus</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	1056	<i>Pardirallus maculatus</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	1111	<i>Pardirallus maculatus</i>	♀	Tremembé – SP
MZUSP	89149	<i>Pardirallus maculatus</i>	?	Tremembé – SP
MZUSP	89159	<i>Pardirallus maculatus</i>	♀	São Bernado do Campo - SP
MHNT	365	<i>Pardirallus nigricans</i>	♂	Taubaté – SP
MHNT	720	<i>Pardirallus nigricans</i>	♀	Taubaté – SP
MHNT	1992	<i>Pardirallus nigricans</i>	♀	São Paulo – SP
MHNT	2000	<i>Pardirallus nigricans</i>	♂	São Paulo – SP
MZUSP	89151	<i>Pardirallus nigricans</i>	?	Sem procedência
MZUSP	89152	<i>Pardirallus nigricans</i>	♂	São Paulo – SP
MZUSP	89153	<i>Pardirallus nigricans</i>	?	São Paulo – SP
MHNT	695	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	1269	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	72	<i>Porphyrio porphyrio</i>	♀	EUA (cativo)
MHNT	1369	<i>Porphyrio porphyrio</i>	?	Poznan - Polônia (cativo)
AZUSP	156	<i>Porphyrio martinica</i>	?	Sem procedência
AZUSP	1387	<i>Porphyrio martinica</i>	♂	Depave - SP (cativo)
AZUSP	1604	<i>Porphyrio martinica</i>	♀	Sem procedência
MHNT	201	<i>Porphyrio martinica</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	723	<i>Porphyrio martinica</i>	♂	Tremembé – SP
MHNT	1997	<i>Porphyrio martinica</i>	♀	Peruíbe – SP
MHNT	10120	<i>Porphyrio martinica</i>	♂	Praia Grande – SP
MZUSP	89160	<i>Porphyrio martinica</i>	♂	São Paulo – SP
MZUSP	89162	<i>Porphyrio martinica</i>	♀	Sem procedência

Instituição	Número	Táxon	Sexo	Procedência
MHNT	1525	<i>Porphyrio flavirostris</i>	♂	Bauru – SP
AZUSP	5	<i>Gallinula chloropus</i>	♀	São Paulo – SP
AZUSP	1527	<i>Gallinula chloropus</i>	?	Sem procedência
MHNT	301	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	Taubaté – SP
MHNT	321	<i>Gallinula chloropus</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	324	<i>Gallinula chloropus</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	1075	<i>Gallinula chloropus</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	10112	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	São Paulo – SP
MHNT	10121	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	São Paulo – SP
MZUSP	89156	<i>Gallinula chloropus</i>	?	São Paulo – SP
MZUSP	89157	<i>Gallinula chloropus</i>	♀	São Paulo – SP
MZUSP	89158	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	Água Funda – SP
MZUSP	89166	<i>Gallinula chloropus</i>	?	Chicago - EUA (cativo)
MZUSP	89167	<i>Gallinula chloropus</i>	?	Niterói – RJ
MZUSP	89168	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	São Paulo - SP (cativo)
MZUSP	89169	<i>Gallinula chloropus</i>	?	São Paulo – SP
MZUSP	89170	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	Água Funda – SP
MZUSP	90332	<i>Gallinula chloropus</i>	♂	Sem procedência
MHNT	1166	<i>Gallinula tenebrosa</i>	♀	Austrália
MHNT	1178	<i>Gallinula tenebrosa</i>	♂	Austrália
MHNT	73	<i>Gallinula melanops</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	225	<i>Gallinula melanops</i>	♀	Tremembé – SP
MHNT	1345	<i>Fulica atra</i>	♂	Krakow – Polônia
MHNT	274	<i>Fulica americana</i>	♂	Massachusetts – EUA
MHNT	1994	<i>Fulica armilata</i>	♀	Santa Catarina – SC
MHNT	4767	<i>Fulica armilata</i>	♂	Santa Catarina – SC
MNRJ	871	<i>Fulica armilata</i>	♂	Maricá – RJ
MHNT	458	<i>Fulica rufifrons</i>	♀	Chasconus – Argentina
MHNT	476	<i>Fulica rufifrons</i>	?	Chasconus – Argentina
MHNT	75	<i>Heliornis fulica</i>	♂	Rio Caiapó – TO
MHNT	353	<i>Heliornis fulica</i>	♀	Rio Caiapó – TO
MZUSP	89174	<i>Heliornis fulica</i>	♀	Dourado – SP
MZUSP	2022	<i>Heliornis fulica</i>	?	Sem procedência
MZUSP	2108	<i>Heliornis fulica</i>	♂	Dourado – SP

Anexo II – Matriz de caracteres

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Heliornis fulica</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Coturnicops noveboracensis</i>	0	0	1	0	0/1	0	0	1	0	0
<i>Coturnicops notata</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Anurolimnas viridis</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
<i>Laterallus melanophaius</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Rallus longirostris</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rallus limicola</i>	?	0	?	?	?	?	0	1	0	0
<i>Rallus aquaticus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Crex crex</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Aramides cajanea</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	0/1	0
<i>Aramides saracura</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Aramides ypecaha</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Amaurornis phoenicurus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Amaurornis flavirostris</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Porzana carolina</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Porzana albicollis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0/1	0
<i>Porzana flaviventer</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
<i>Neocrex erythrops</i>	?	0	?	0	?	?	0	?	0	?
<i>Pardirallus maculatus</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pardirallus nigricans</i>	0	0	1	0	0	0/1	0	1	0	0
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Porphyrio martinica</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1
<i>Porphyrio flavirostris</i>	0	0	0	0	0	?	0	2	0	1
<i>Gallinula chloropus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gallinula tenebrosa</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Gallinula melanops</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fulica atra</i>	0	0	?	0	?	?	0	1	0	0
<i>Fulica americana</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fulica armilata</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Fulica rufifrons</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0

Táxon/Caráter	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Heliornis fulica</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Coturnicops noveboracensis</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Coturnicops notata</i>	0	1	1	0	0	1	?	0	0	0
<i>Anurolimnas viridis</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Laterallus melanophaius</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Rallus longirostris</i>	?	0	1	?	0	1	?	0	0	0
<i>Rallus limicola</i>	?	0	?	?	?	1	0	0	0	0
<i>Rallus aquaticus</i>	0	0	1	0	0	1	?	0	0	0
<i>Crex crex</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Aramides cajanea</i>	0	1	1	0/1	0	1	0	1	1	1
<i>Aramides saracura</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Aramides ypecaha</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Amauornis phoenicurus</i>	0	1	0/1	1	0	1	0	0	1	1
<i>Amauornis flavirostris</i>	0	1	1	1	0	1	?	0	1	1
<i>Porzana carolina</i>	0	1	?	0	?	1	?	0	?	0
<i>Porzana albicollis</i>	0	1	0/1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Porzana flaviventer</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Neocrex erythrops</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0
<i>Pardirallus maculatus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Pardirallus nigricans</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0/1
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	0	1	1	0	0	1	?	0	1	0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	1	1	0	1	1	0	?	1	1	1
<i>Porphyrio martinica</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1
<i>Porphyrio flavirostris</i>	0	1	?	1	0	1	?	1	1	1
<i>Gallinula chloropus</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Gallinula tenebrosa</i>	1	1	1	0	0	1	?	0	1	0
<i>Gallinula melanops</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Fulica atra</i>	1	1	?	0	?	1	?	0	1	0
<i>Fulica americana</i>	1	1	1	0	0	1	?	0	1	0
<i>Fulica armilata</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
<i>Fulica rufifrons</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0

Táxon/Caráter	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Heliornis fulica</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Coturnicops noveboracensis</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Coturnicops notata</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Anurolimnas viridis</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Laterallus melanophaius</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Rallus longirostris</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Rallus limicola</i>	0	0	1	1	0	1	0/1	2	1	0
<i>Rallus aquaticus</i>	0	0	1	1	0	1	0/1	2	1	0
<i>Crex crex</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Aramides cajanea</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>Aramides saracura</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>Aramides ypecaha</i>	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>Amauornis phoenicurus</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0
<i>Amauornis flavirostris</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0
<i>Porzana carolina</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Porzana albicollis</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0
<i>Porzana flaviventer</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Neocrex erythrops</i>	0	0	1	1	0	1	0	2	2	0
<i>Pardirallus maculatus</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0
<i>Pardirallus nigricans</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	1	0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	0	0	1	1	0	0	0	2	1	0
<i>Porphyrio martinica</i>	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0
<i>Porphyrio flavirostris</i>	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0
<i>Gallinula chloropus</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0
<i>Gallinula tenebrosa</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0
<i>Gallinula melanops</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	1/2	0
<i>Fulica atra</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0
<i>Fulica americana</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0
<i>Fulica armilata</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0
<i>Fulica rufifrons</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0

Táxon/Caráter	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
<i>Heliornis fulica</i>	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0
<i>Coturnicops noveboracensis</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Coturnicops notata</i>	0	1	0	1	0	2	0	1	0	1
<i>Anurolimnas viridis</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Laterallus melanophaius</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Rallus longirostris</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Rallus limicola</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Rallus aquaticus</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Crex crex</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Aramides cajanea</i>	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Aramides saracura</i>	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Aramides ypecaha</i>	?	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Amauornis phoenicurus</i>	0	1	0	1	1	0/2	0	1	0	1
<i>Amauornis flavirostris</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Porzana carolina</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Porzana albicollis</i>	0	0	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Porzana flaviventer</i>	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1
<i>Neocrex erythrops</i>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Pardirallus maculatus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Pardirallus nigricans</i>	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Porphyrio porphyrio</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Porphyrio martinica</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Porphyrio flavirostris</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Gallinula chloropus</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Gallinula tenebrosa</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1
<i>Gallinula melanops</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Fulica atra</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Fulica americana</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Fulica armilata</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Fulica rufifrons</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1

Táxon/Caráter	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>Heliornis fulica</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Coturnicops noveboracensis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Coturnicops notata</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Anurolimnas viridis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Laterallus melanophaius</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Rallus longirostris</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Rallus limicola</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Rallus aquaticus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Crex crex</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Aramides cajanea</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Aramides saracura</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Aramides ypecaha</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Amauornis phoenicurus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Amauornis flavirostris</i>	0	1	1	0	2	1	0	1	0	0
<i>Porzana carolina</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Porzana albicollis</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Porzana flaviventer</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Neocrex erythrops</i>	0	1	1	0	0	1	0	?	0	0
<i>Pardirallus maculatus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pardirallus nigricans</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	0	1	1	0	2	1	0	0	1	1
<i>Porphyrio martinica</i>	0	1	1	0	2	1	0	0	1	1
<i>Porphyrio flavirostris</i>	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1
<i>Gallinula chloropus</i>	0	2	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Gallinula tenebrosa</i>	0	2	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Gallinula melanops</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0
<i>Fulica atra</i>	1	2	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Fulica americana</i>	1	2	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Fulica armilata</i>	1	2	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Fulica rufifrons</i>	0	2	1	0	1	1	1	1	0	0

Anexo III – Índices de consistência (CI), retenção (IR) e consistência re-escalonado dos caracteres analisados.

Caráter	IC	IR	RC
1	0.500	0.000	0.000
2	1.000	0/0	0/0
3	1.000	1.000	1.000
4	1.000	1.000	1.000
5	0.500	0.000	0.000
6	1.000	1.000	1.000
7	1.000	0/0	0/0
8	1.000	1.000	1.000
9	0.333	0.500	0.167
10	1.000	1.000	1.000
11	0.250	0.667	0.167
12	0.500	0.667	0.333
13	1.000	1.000	1.000
14	0.500	0.875	0.438
15	1.000	0/0	0/0
16	0.500	0.667	0.333
17	1.000	1.000	1.000
18	0.333	0.600	0.200
19	0.250	0.667	0.167
20	0.333	0.714	0.238
21	1.000	1.000	1.000
22	1.000	1.000	1.000
23	1.000	1.000	1.000
24	1.000	0/0	0/0
25	1.000	1.000	1.000
26	0.500	0.889	0.444
27	0.250	0.769	0.192
28	0.667	0.833	0.556
29	0.400	0.727	0.291
30	1.000	0/0	0/0
31	0.333	0.818	0.273
32	0.250	0.750	0.188
33	1.000	0/0	0/0
34	1.000	0/0	0/0
35	0.333	0.667	0.222
36	0.333	0.363	0.212
37	1.000	0/0	0/0

Caráter	IC	IR	RC
38	0.500	0.800	0.400
39	1.000	0/0	0/0
40	1.000	0/0	0/0
41	0.500	0.667	0.333
42	0.667	0.883	0.556
43	1.000	0/0	0/0
44	1.000	0/0	0/0
45	0.400	0.727	0.291
46	1.000	0/0	0/0
47	0.500	0.750	0.375
48	1.000	1.000	1.000
49	1.000	1.000	1.000
50	1.000	1.000	1.000