UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

ALEXANDRE HENRIQUE DE QUADROS

FILOGENIA DE FALCONIFORMES (AVES)

BASEADA EM COMPORTAMENTO DE

AUTOLIMPEZA

São Paulo 2008

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

ALEXANDRE HENRIQUE DE QUADROS

FILOGENIA DE FALCONIFORMES (AVES)

BASEADA EM COMPORTAMENTO DE

AUTOLIMPEZA

Tese apresentada ao Instituto de
Psicologia da Universidade de São
Paulo como parte dos requisitos
para obtenção do título de Doutor
em Psicologia, área de
concentração Psicologia
Experimental.

Orientador: Dr. Carlos C. Alberts

São Paulo 2008

FINANCIAMENTO: CNPQ

De Quadros, Alexandre Henrique

Filogenia de Falconiformes (Aves) baseada em comportamento de autolimpeza/Alexandre Henrique de Quadros - 2008.

Tese (Doutorado em Psicologia) - Universidade de São Paulo, 2008.

Área de concentração: Psicologia Experimental

Orientador: Dr. Carlos C. Alberts

1. Falconiformes 2. Filogenia 3. Comportamento 4. Autolimpeza

FOLHA DE APROVAÇÃO

Alexandre Henrique de Quadros

Filogenia de Falconiformes (Aves) baseada em comportamento de autolimpeza

Tese apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Psicologia, área de concentração Psicologia Experimental.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. Carlos C. Alberts - Orientador

Assinatura: _____

Profa. Titular Emma Otta - Instituto de Psicologia - USP

Assinatura: _____

Profa. Dra. Cibele Biondo - Instituto de Biociências - USP

Assinatura: _____

Prof. Dr. Fernando Barbosa Noll - UNESP - Rio Preto

Assinatura: _____

Prof. Dr. Hílton Ferreira Japyassu - Instituto Butantan

Assinatura: _____

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Carlos C. Alberts pela fundamental amizade, colaboração e disponibilidade ao longo de quase duas décadas que nos conhecemos.

Aos professores do Departamento de Psicologia Experimental, Profa. Titular Emma Otta, Profa. Titular Vera H. Bussab, Profa. Dra. Patrícia Izar, Prof. Dr. Takechi Sato e ao Prof. Dr. Hilton F. Japyassu do Instituto Butantan.

Agradeço ao Zoológico de São Paulo por permitir a coleta de dados nos recintos, principalmente à minha amiga Kátia Cassaro (setor de mamíferos) e Fernanda (setor de aves) que não mediram esforços para me ajudar na coleta de dados.

Aos meus amigos Prof. Dr. Edson Costa (SENAC), Prof. Ms. Michel Mott, do Centro de Ciências Humanas da Universidade de Mogi das Cruzes (UMC), Prof. Ms. Amari Goulart da Escola Técnica Federal pelo apoio e incentivo incessante.

Prof. Dr. Vitor Miranda, curador do Herbarium Mogiense da Universidade de Mogi das Cruzes (UMC) pela oportunidade de discutir temas em comum.

Agradeço à minha querida amiga Profa. Dra. Márcia B. Melhado pelo incondicional apoio em momentos muito difíceis e pela forte amizade que nos une.

Resumo

Este estudo foi baseado em seqüências de autolimpeza e em métodos probabilísticos para compor as seqüências de comportamento. Foi testada a posição filogenética de membros da Ordem Falconiformes e Ciconiiformes. Sete táxons foram estudados: a garça-branca-grande, *Ardea*(=*Casmerodius*) *alba*, Família Ardeidae; harpia, *Harpia harpyja*, Família Accipitridae; gavião-do-rabo-branco, *Buteo albicaudatus*, Família Accipitridae; abutre-careca, *Trigonoceps occipitalis*, Família Accipitridae; abutre-do-coqueiro, *Gypohierax angolensis*, Família Accipitridae; gavião-pinhé, *Milvago chimacima*, Família Falconidae; urubu-comum, *Coragyps atratus*, Família Cathartidae. Para a análise das seqüências comportamentais foram adicionados outros sete táxons de outro estudo (*Harpia* foi contada apenas uma vez). As seqüências de autolimpeza para as treze espécies totalizaram 3.190, que foram usadas como caracteres filogenéticos. A análise filogenética das seqüências comportamentais resultou em uma única árvore mais parcimoniosa (CI= 0,51 e RI= 0,44). O cladograma obtido apresentou bons escores no teste *Bootstrap*, mas não apresentou um arranjo muito claro entre os ramos. É possível que dificuldades ao se registrar eventos comportamentais possam ter causado os problemas na topologia do cladograma. Baseando-se nessa hipótese foram excluídas três espécies que apresentaram maior incongruência na topologia. Um novo cladograma foi obtido (CI= 0,69 e RI= 0,47). A última análise propõe que Falconiformes não é um grupo monofilético; Cathartidae e Threskiornitidae são táxons estreitamente relacionados a Falconiformes. *Ardea* foi considerada como grupo externo e não relacionado a

Threskiornitidae. Em suma, Falconiformes é apresentado como um táxon contido em Ciconiiformes; Cathartidae não é um grupo basal, ao contrário, é um grupo mais recente e grupo-irmão de Threskiornitidae. As duas espécies de abutres aparecem como grupos divergentes.

Palavras-chave: Falconiformes, filogenia, comportamento, autolimpeza

Summary

This study was based on self-grooming sequences, and probabilistic methods to compose sequences of behavior. The phylogenetic position of members of Orders Falconiformes and Ciconiiformes was inferred. Seven taxa were studied: the Great Egret, *Ardea* (= *Casmerodius*) *alba*, Family Ardeidae; Harpy Eagle, *Harpia harpyja*, Family Accipitridae; the White-tailed Hawk, *Buteo albicaudatus*, Family Accipitridae; the White-headed Vulture, *Trigonoceps occipitalis*, Family Accipitridae; the Palm-nut Vulture, *Gypohierax angolensis*, Family Accipitridae; Yellow-headed Caracara, *Milvago chimachima*, Family Falconidae; and American Black Vulture, *Coragyps atratus*, Family Cathartidae. For the analysis of behavioral sequences seven other taxa (*Harpia* was presented twice) of previous study were added. The total numbers of sequences of self-grooming for thirteen species arrive at 3,190, which were used as phylogenetic characteres. The sequences composed the behavioral characters for the phylogenetic analysis, and resulted in only one more parsimonious tree (CI= 0,51, RI= 0,44). The cladogram presents good scores in bootstrap analysis but displayed a not very clear arrangement among the branches. It is possible that the difficulties in acquiring behavioral acts caused the problems seen in the cladogram. Based on this hypothesis three species (more incongruent) were excluded and a new most parsimonious tree (CI= 0,69 and RI= 0,47) was got. The last analysis support that Falconiformes is not a monophyletic group; the Cathartidae and Threskiornitidae are closely related taxa of Falconiformes. *Ardea* was considered as out-group and are not included as close to Threskiornitidae. In addition, Falconiformes is presented as a Ciconiiformes

taxon; Cathartidae is not a basal group, on the contrary, is the most recent group and also the sister group to Threskiornitidae. The two species of Old World Vultures appear as divergent groups.

Keywords: Falconiformes, phylogeny, behavior, self-grooming

Sumário

Apresentação.....	01
1. Introdução.....	03
1.1. A Ordem Falconiformes e seus problemas de classificação....	06
1.2. As propostas de classificação da Ordem Falconiformes.....	08
1.2.1. A classificação de Sibley e Ahlquist baseada em hibridização de DNA.....	08
1.2.2. Filogenia de Falconiformes baseada em comportamento...	11
1.2.2.1. A classificação cladística.....	11
1.2.2.2. Proposta filogenética baseada em comportamento de autolimpeza.....	15
1.3. Os abutres do velho mundo e a Família Cathartidae.....	19
1.4. O comportamento como caractere filogenético.....	24
1.4.1. O comportamento de autolimpeza como caractere filogenético.....	30
1.4.2. As seqüências de autolimpeza.....	36
2. Objetivos.....	41
3. Método.....	42
3.1. O catálogo de categorias.....	42
3.2. As espécies estudadas.....	59
3.3. As filmagens.....	63
3.4. Análise das filmagens.....	65
3.4.1. Transcrições.....	65
3.5. Análises.....	66
3.5.1. Análise das seqüências	66
3.5.2. Análise através do método DITREE.....	69
3.5.3. Análise através do programa EthoSeq.....	72
3.5.4 Análise pelo programa PAUP.....	74
4. Resultados e discussão.....	76
4.1 As aves e os eventos comportamentais.....	76
4.2 As seqüências probabilísticas.....	85
4.3 Caracteres filogenéticos e topologias.....	93
4.4 Harmonia de caracteres.....	108
5. Conclusão.....	112

6.	Referências.....	118
7.	Apêndice.....	150
8.	Anexos.....	158

Lista de figuras

Figura 1	Filogenia de Cathartidae baseada em hibridização de DNA...	10
Figura 2	Árvores hipotéticas baseadas em parcimônia.....	13
Figura 3	Filogenia de Cathartidae baseada em comportamento de autolimpeza.....	17
Figura 4	Filogenia de Cathartidae baseada em caracteres morfo-anatômicos.....	18
Figura 5	Apresentação esquemática das partes do corpo de uma ave...	45
Figura 6	O gavião-real, <i>Harpia harpyja</i>	47
Figura 7	O abutre-egípcio, <i>Neophron percnopterus</i>	48
Figura 8	Gavião-do-rabo-branco, <i>Buteo albicaudatus</i>	49
Figura 9	O gavião-pinhé, <i>Milvago chimachima</i>	50
Figura 10	Urubu-comum, <i>Coragyps atratus</i>	51
Figura 11	O falcão-peregrino, <i>Falco peregrinus</i>	52
Figura 12	O guará, <i>Eudocimus ruber</i>	54
Figura 13	O pato-da-carolina, <i>Aix sponsa</i>	55
Figura 14	Um exemplo de árvore orientada.....	72
Figura 15	Gráfico exibindo a quantidade de eventos observados por espécie comparativamente.....	77
Figura 16	Gráfico demonstrando a relação entre número de eventos registrados e indivíduos observados.....	79
Figura 17	Cladograma etológico para sete espécies.....	95
Figura 18	Cladograma etológico para treze espécies.....	98
Figura 19	Cladograma etológico para onze espécies.....	101
Figura 20	Cladograma para dez espécies.....	102
Figura 21	Linhagem das aves modernas.....	106

Figura 22	Rápida especiação após extinção em massa.....	107
Figura 23	Teste PTP para o cladograma de onze espécies.....	109
Figura 24	Teste G1 para o cladograma de onze espécies.....	110
Figura 25	Teste G1 e PTP para o cladograma de dez espécies.....	111

Apresentação

Esta tese é o produto de uma série de pesquisas elaboradas no Departamento de Psicologia Experimental do IP-USP.

O Prof. Takechi Sato criou, em colaboração com outros pesquisadores, como a Dra. Vera Bussab, uma linha específica de estudos do comportamento baseada em seqüências probabilísticas. O Prof. Carlos C. Alberts, em sua tese de doutorado, fundiu a análise cladística aos métodos probabilísticos e propôs que a evolução dos animais poderia ser entendida através do uso de seqüências de comportamento (autolimpeza) como fonte de informação. Os resultados suscitaram novas pesquisas que pudessem gerar maior confiabilidade na somatória de métodos e ao mesmo tempo testá-lo em diferentes espécies de animais. O Dr. Hilton Japyassu, em conjunto com o Dr. Alberts, a Dra. Patrícia Izar e do Dr. Sato, colaboraram para a criação de um software, EthoSeq, que automatizou e aprimorou a maior parte dos procedimentos dessa técnica. Neste momento inicio minha dissertação de mestrado orientado pelos Profs. Carlos Alberts e Takechi Sato.

A dissertação foi uma tentativa de estudar a autolimpeza de aves (urubus e gaviões) e desenvolver um modelo (catálogo de categorias) que pudesse ser usado para seqüenciar este comportamento.

Além da presente tese diversos outros trabalhos, em nível de iniciação científica e mestrado, sob orientação de Alberts, Japyassu e/ou Sato, são produtos dessa linha de pesquisa, incluindo dois trabalhos publicados em revistas internacionais e três capítulos de livro.

1. Introdução

As aves compõem o grupo de tetrápodes mais numeroso com cerca de 9.700 espécies (Sick, 1997). A distribuição deste grupo de organismos abrange todo o planeta, estando presente em regiões bastante inóspitas como os pólos ártico e antártico.

A origem das aves é controversa, mas é corrente a idéia de que as aves evoluíram a partir dos dinossauros (Feduccia *et al.*, 2007). Segundo Blondel e Mourer-Chauviré (1998) as hipóteses acerca da origem das aves modernas (Neornithes) apontam basicamente para duas possibilidades: 1) o surgimento dos Neornithes depois da extinção em massa dos dinossauros (circa 65 m.a.); 2) as aves modernas têm uma história mais antiga, que teria começado na Era Mesozóica, há cerca de 145 milhões de anos.

Discussões acerca da evolução das aves ainda estão longe de findarem. No princípio do século XIX naturalistas compunham classificações das aves baseadas no creacionismo e nos momentos da criação divina. Esse sistema perdurou até o surgimento de um pensamento evolucionista proposto por Darwin e Wallace, na segunda metade do século XIX (Cracraft *et al.*, 2004). Ainda no século XIX, Thomas H. Huxley (1867) escreveu importantes trabalhos sobre a classificação das aves com critérios explicitamente evolucionistas. O pensamento evolucionista de Huxley (1868) forneceu o contexto para fortes

argumentos da relação filogenética existente entre aves e dinossauros.

A teoria da evolução orgânica da segunda metade do século XIX deu origem a estudos, como o de Fürbringer (1888), que influenciaram fortemente trabalhos focados na sistemática e evolução das aves do século seguinte, sendo visível sua influência ainda nos tempos atuais.

A preocupação com ampliação do conhecimento acerca da evolução dos organismos vivos e extintos ocupou o cenário naturalístico das primeiras décadas do século XX. Na ornitologia não foi diferente. Wetmore (1930, 1934, 1940, 1951, 1960) desenvolveu importantes pesquisas sobre a sistemática e classificação das aves. Stressemann (1927 - 1934) compôs cerca de 900 páginas contribuindo significativamente para o conhecimento da biologia das aves. Estes trabalhos clássicos foram seguidos de grandes nomes da ciência (G. L. Stebbins, T. Dobzhansky, J. Huxley, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, S. Wright, entre outros) e da ornitologia - como Ernest Mayr (1942, 1969) e George Gaylord Simpson (1961)-, que se ocupavam da construção de uma Síntese Moderna da Teoria da Evolução Biológica.

Segundo Cracraft (2004) a sistemática ornitológica, assim como toda a atividade da sistemática biológica, passou por três eventos de transformação. O primeiro foi o advento da cladística. Esta escola de sistemática foi desenvolvida por Willi Hennig (1950, 1966) e é mais que um conjunto de técnicas

quantitativas, a cladística constitui uma corrente de pensamento orientada pelos princípios filosóficos da Teoria da Evolução. O segundo evento foi a introdução de técnicas moleculares que possibilitou a aquisição de um grande número de caracteres. Este desenvolvimento tecnológico potencializou os estudos filogenéticos, uma vez que era possível agrupar uma grande quantidade de informação biológica. O terceiro evento foi o consolidador da corrente filosófica (cladística) e da grande quantidade de informação biológica (fontes moleculares): Tecnologia de Informação. O desenvolvimento tecnológico, na forma de *hardwares* e *softwares*, constituiu o elo aglutinador que marcou a fusão, atualmente indissociável, da informação biológica, informática e filogenia.

Apesar da emergência cada vez mais intensa das fontes moleculares para reconstrução filogenética, o comportamento vem conquistando espaço no cenário da biologia evolutiva. A partir de técnicas de bioinformática próximas a aquelas usadas em fontes moleculares é possível propor reconstruções filogenéticas bastante congruentes.

Para os estudos ornitológicos as filogenias moleculares, a partir de grande quantidade de informação biológica, abriram a possibilidade da reestruturação do conhecimento ornitológico até então sedimentado. As importantes contribuições das diferentes áreas do conhecimento tendem a orientar o campo de visão do pesquisador a um espectro de ilimitadas possibilidades. Dentre as possibilidades está a diversificação

das fontes de caracteres das reconstruções filogenéticas ornitológicas combinando comportamento e bioinformática.

O foco do presente estudo é um grupo de aves muito particular, os Falconiformes. E particular é também a fonte de caracteres utilizada para reconstrução filogenética, o comportamento de autolimpeza. No contexto da bioinformática o que une o comportamento e as aves para compor uma filogenia é o *software* chamado EthoSeq.

1.1. A Ordem Falconiformes e seus problemas de classificação

A Ordem Falconiformes é bem distribuída pelo mundo. Seus representantes estão presentes em todos os continentes (com exceção da Antártida) e são popularmente conhecidos como águias, abutres, gaviões, açores (Família Accipitridae), falcões (Família Falconidae), urubus, condores (Família Cathartidae), pássaro-serpentário (Família Sagitariidae), e tantos outros nomes referentes às aves de rapina. Apesar de ser um grupo bastante estudado, a relação de parentesco com outros grupos e entre seus membros (entre famílias, gêneros e espécies) ainda é controversa (Griffiths, 1994a). Alguns problemas de classificação da Ordem Falconiformes são citados abaixo:

1 - Segundo Griffiths (1994b), a Família Falconidae (falcões, carcarás, etc) é um exemplo de que as relações filogenéticas da Ordem Falconiformes não são bem resolvidas. O autor revela ter havido diversas reclassificações de subfamílias e gêneros nas últimas décadas, sem haver um consenso. O autor sustenta que a Família Falconidae pode conter mais subfamílias (e possivelmente gêneros) que o proposto até então, mas não propõe uma nova classificação para o grupo;

2 - Seibold e Helbig (1995), Wink (1995) e Lerner e Mindell (2005) afirmam que a Subfamília Aegypiinae (Accipitridae), que agrupa os abutres do velho mundo, possui mais ramificações do que aparenta, podendo a necrofagia ter surgido três vezes durante a evolução dos Falconiformes;

3 - A posição filogenética da Família Cathartidae (urubus e condores) talvez seja a questão de menor consenso. Diversos estudos apontam para um parentesco muito próximo com as cegonhas (Ordem Ciconiiformes), enquanto outros situam os grupos entre as aves de rapina (Ordem Falconiformes), ver item 1.3. Propostas como a de Sibley e Ahlquist (1990) baseada em hibridização de DNA e Avise et al. (1994) baseada em seqüenciamento de DNA agrupam os urubus entre as cegonhas, contudo propostas baseadas em morfo-anatomia (Griffiths, 1994a) e em comportamento (Quadros, 2002) classificam os urubus como Falconiformes.

1.2. As propostas de classificação da Ordem Falconiformes

1.2.1. A classificação de Sibley e Ahlquist (1990, 1991) baseada em hibridização de DNA

Os trabalhos de Sibley e Ahlquist seguem a escola fenética de classificação filogenética. Na escola fenética o sistema de referência deveria levantar o maior número de caracteres possíveis, *"cujo resultado é um diagrama ramificado entre as unidades terminais que indicam uma maior ou menor semelhança média no conjunto de caracteres considerados"* (Amorim, 1994). Uma classificação fenética não procura reconstruir a história filogenética do grupo estudado, mas agregar ou separar taxa em função da semelhança média de suas características.

A Ordem Falconiformes até a publicação da obra *"Phylogeny and classification of birds of the world"* (Sibley e Ahlquist, 1990) era um grupo de pouco consenso quanto à sua posição filogenética. Após o trabalho de Sibley e Ahlquist (1990), houve uma tendência, que é cada vez mais crescente, de se adotar essa classificação que propunha Cathartidae como táxon irmão de Ciconiidae (ver Figura 1) como base para trabalhos ornitológicos. Obras ornitológicas importantes, como Sick (1986), adotavam uma classificação filogenética mista composta de diversos trabalhos que usavam morfologia, anatomia, comportamento e paleobiologia como fontes de caracteres filogenéticos. Sick (1997) adotou integralmente a

classificação filogenética e a nomenclatura binomial propostas por Sibley e Ahlquist (1990), alterando significativamente a composição da edição anterior.

Em 1988, Sibley *et al.*, publicaram um trabalho voltado para a reconstrução das filogenias de alguns grupos de aves atuais usando técnicas de Hibridização de DNA. Sibley e Ahlquist (1991) publicaram um artigo no qual estudaram táxons terminais (famílias, subfamílias e espécies) em grupos que geraram uma menor aceitação depois da publicação de Sibley e Ahlquist (1990), como a Família Cathartidae e várias famílias da Ordem Passeriformes, usando a mesma técnica dos trabalhos anteriores.

Os trabalhos citados acima foram precursores de diversos estudos filogenéticos usando DNA e outras moléculas como fonte de caracteres para diversos grupos de aves (Lanyon, 1992; Seibold *et al.* 1993; Avise *et al.*, 1994; Bleiweiss *et al.*, 1994; Krajewski e Fetzner, 1994; Wink, 1995; Wink *et al.*, 1996; Edwards e Arctander, 1997; Slikas, 1997; García-Moreno e Mindell, 2000; Armstrong *et al.*, 2001; Wyk *et al.*, 2001; Aleixo, 2002; Lovette e Bermingham, 2002; Pereira *et al.*, 2002; Xia *et al.*, 2003; Austin *et al.*, 2004; Eberhard e Bermingham, 2004; Pereira e Baker, 2004; Gay *et al.*, 2005; Cox *et al.*, 2007).

A proposta filogenética de Sibley e Ahlquist (1990, 1991) despertou a atenção da comunidade ornitológica para uma suposta mudança nos conhecimentos, até então estruturados,

sobre as aves viventes. Os autores não propunham somente uma reclassificação de grupos de pouco consenso, mas também de grupos já bem estabelecidos, sugerindo inclusive uma nova nomenclatura baseada em seus estudos.

Figura 1. Filogenia proposta por Sibley e Ahlquist (1990), baseada em hibridização de DNA, exibindo Cathartidae e Ciconiidae como grupo natural.

Apesar de ser uma obra de grande importância no meio ornitológico, o trabalho de Sibley e Ahlquist, chamado de "Tapestry", foi sistematicamente criticado quanto à sua composição metodológica (Cracraft, 1992; Lanyon, 1992). Lanyon (1992) argumenta que o trabalho de Sibley e Ahlquist simplesmente não pode ser refeito usando os métodos descritos por eles. O algoritmo usado para gerar fenogramas foi o UPGMA (*Unweighted Pair-Group Method Arithmetic*), que faz análise de

conglomerado e não analisa matrizes com células vazias. Os autores afirmam que modificaram a matriz para que UPGMA pudesse analisá-la, mas não dizem claramente como.

Lanyon (1992) compõe uma feroz crítica ao método de análise da matriz modificada e afirma que a *tapestry* é metodologicamente inaceitável. Talvez a fator de maior complexidade esteja na dificuldade encontrada em refazer as análises de Sibley e Ahlquist, uma vez que não é claro como foi composta a matriz de dados.

Lanyon analisou a *tapestry* como um geneticista e feneticista e afirma que a filogenia obtida por Sibley e Ahlquist não pode ser vista em um contexto científico. Os resultados da *tapestry* podem ser aceitos por pessoas leigas em filogenia e nas técnicas empregadas na sua reconstrução, mas não por sistematas.

1.2.2. Filogenia de Falconiformes baseada em comportamento

1.2.2.1. A classificação cladística

A estrutura das classificações da escola cladista, ou filogenética, segundo Amorim (1994), "*deveria refletir de maneira precisa o conhecimento disponível sobre as relações filogenéticas entre os táxons incluídos na classificação*". As classificações deveriam mostrar as relações de parentesco

(supostas) entre os táxons. Recuperar a informação genealógica e mostrá-la nas árvores é uma questão fundamental para os filogeneticistas.

A Escola cladística caracteriza-se pelo uso da parcimônia em suas análises. O grau de ajuste entre um cladograma e um conjunto de caracteres é medido pelo método da máxima parcimônia. Segundo Miyaki *et al.* (2004) o método da máxima parcimônia se baseia em um modelo de evolução no qual uma mudança é mais provável que duas. De acordo com este método as transformações evolutivas entre os estados dos caracteres são mapeadas de forma parcimoniosa nos segmentos do cladograma. O número total de transformações mapeadas representa a medida de ajuste entre o cladograma e os caracteres.

Bunckup (2007) entende que a parcimônia seja um princípio filosófico geral. A partir deste princípio existem diferentes métodos para calcular o valor de cada transformação mapeada. A Figura 2 exemplifica o princípio da máxima parcimônia, em cada uma das possíveis topologias (**A,B,C**), o aparecimento do caractere "pulmão" está indicado com um traço nos ramos de ocorrência do evento evolutivo. De acordo com o método da máxima parcimônia, a topologia escolhida seria **A**, pois as outras exibem duas mudanças evolutivas ocorrendo (pulmão), contra apenas uma da topologia **A**, que representa a árvore mais parcimoniosa, ou seja, com menor número de mudanças.

Figura 2 - Topologias hipotéticas para três táxons (rato, lagarto e peixe).
O traço exibido nos ramos revela o aparecimento de pulmão.

Fonte: Miyaki *et alli* (2004)

Além do cladograma final, os cladistas usam índices para entender a consistência da proposta filogenética. Dois importantes índices são descritos abaixo, segundo Amorim (1994):

- 1) **Índice de Consistência (CI)** é definido pela equação $CI = m/s$, onde **CI** é o Índice de Consistência, **m** é o número mínimo de passos que um caractere ou um conjunto de caracteres pode exibir em um cladograma e **s** é o número efetivo de passos apresentado na evolução do caractere ou presentes no cladograma. Se o **CI** for igual a 1,0 significa que não há qualquer homoplasia (convergência evolutiva) na evolução do grupo, de acordo com a informação depositada no cladograma. Caso

o **CI** seja menor que 1,0 significa que há homoplasia entre os taxa estudados. Então, o Índice de Consistência é um número maior que 0 e menor ou igual a 1 e que será menor quanto maior for número de eventos homoplásticos no cladograma.

2) Índice de Retenção (**RI**) indica a fração de caracteres apomórficos associados a um grupo de táxons que são aparentes em relação àqueles caracteres verdadeiros. Esse índice leva em consideração outro valor, **g**, que é o número máximo possível de surgimentos de um caractere em um determinado cladograma. O **RI** é calculado através da equação: $r = g - s / g - m$, onde **r** é a retenção, **s** é o número de passos presentes no cladograma, **g** é o número de passos que um caractere ou um conjunto deles pode exibir. Quando os caracteres compartilhados pelos taxa não exibirem homoplasias, o **r** será igual a um (**r=1,0**); quando um caractere ou um conjunto deles for exclusivo de um táxon ou táxons (isso é chamado de autapomorfia), com ou sem homoplasia, o **r** será igual a zero (**r=0**); o **r** para homoplasia é 0,5 (**r=0,5**).

A diferença entre *ci* e *ri* é que no primeiro caso, todas as homoplasias têm valor maior que 0, enquanto que, no segundo, apenas homoplasias não-autapomórficas têm valor maior que 0.

Para uma revisão sobre os índices de análise cladística ver Kitching et al. (2000) e Amorim (1994, 2002).

1.2.2.2. Proposta filogenética baseada em comportamento de autolimpeza

De Quadros (2002) fez uma análise cladística das relações filogenéticas da Família Cathartidae com as Ordens Falconiformes e Ciconiiformes, utilizando o comportamento de autolimpeza como caractere filogenético. O resultado demonstra que Cathartidae é um grupo mais aparentado à Ordem Falconiformes que com a Ordem Ciconiiformes (Figura 3).

De Quadros (2002) usou o programa EthoSeq (Japyassu, *et al.*, 2005) para encontrar as seqüências comportamentais a partir do catálogo de categorias (ver Método). O programa EthoSeq gera automaticamente as seqüências probabilísticas a partir das árvores orientadas de máxima probabilidade (ver Sato, 1984; Cromberg, 1995; Peixoto, 2002) e procura as seqüências no conjunto de dados verificando se realmente existem.

A filogenia proposta por De Quadros foi gerada a partir da presença e ausência de 1.940 caracteres (seqüências de autolimpeza) para sete táxons. A análise, que usa o algoritmo Penny, do programa Phylip resultou em um único cladograma mais parcimonioso, com 2.630 passos, com Índice de Consistência (CI) de 0,74 e Índice de Retenção (RI) de 0,74, totalmente resolvido, ou seja, sem nenhuma politomia (figura 3). Neste cladograma, os dois representantes das cegonhas (Ciconiiformes) estão mais próximos entre si. O mesmo acontece

com os dois representantes dos urubus e também com os dois representantes dos gaviões (Accipitridae). Além disso, o anatídeo (Anatidae: Anseriformes), que no caso é o pato-da-carolina, é externo a estes três grupos. Esta organização demonstra que o comportamento de autolimpeza funciona como caractere filogenético. Existe coerência na divisão dos grupos, como revelado pelo método. Se esta organização não ocorresse, se ela fosse incoerente, ou seja, se as cegonhas estivessem separadas entre si, por exemplo, seria mais fácil duvidar da eficiência do método. O resultado mais importante, no entanto, é a posição de Cathartidae, mais próxima de Accipitridae que de Ciconiiformes.

A proposta de De Quadros (2002) corrobora a reconstrução filogenética baseada em caracteres morfo-anatômicos de Griffiths (1994a) para a Família Cathartidae. O cladograma (Figura 3) obtido por Griffiths (1994a) exhibe várias politomias, mas no ramo Falconiformes está presente a Família Cathartidae como grupo irmão de Accipitridae. Griffiths usou 49 caracteres extraídos da musculatura da siringe para 88 táxons e obteve uma árvore de consenso com 195 passos, com Índice de Consistência (CI) de 0,40 e Índice de Retenção (RI) de 0,86.

Figura 3. Cladograma obtido por De Quadros (2002). Este cladograma demonstra uma maior relação entre a Família Cathartidae e a Família Accipitridae, corroborando a proposta de Griffhiths (1994a) e contrariando a proposta de Sibley e Ahlquist (1990) que agrupam Cathartidae como um táxon pertencente à Ordem Ciconiiformes.

Figura 4. Cladograma de Griffiths (1994a) mostrando uma relação filogenética mais estreita entre Falconiformes e Cathartidae que entre Ciconiiformes e Cathartidae. Ciconiidae (Ciconiiformes) aparece como um grupo monofilético. As várias politomias não elucidam as relações filogenéticas dos Falconiformes com os outros grupos estudados.

1.3. Os abutres do velho mundo e a Família Cathartidae

Os abutres (Accipitridae) e os urubus (Cathartidae) apresentam características compartilhadas tais como a necrofagia e morfologia. Estudos mais antigos como Brown e Amadon (1968), Austin (1968) e publicações ornitológicas baseadas nesses estudos (Sick, 1986) refletem a idéia corrente na época: os urubus são parentes próximos aos abutres. Esses estudos desenvolveram-se em um período no qual a cladística estava surgindo e seus conceitos e métodos ainda parcamente utilizados. No campo da ornitologia os anos 90 do século XX foram dedicados às reconstruções filogenéticas baseada em caracteres moleculares, que promoveram a revisão da classificação das aves em geral, incluindo a Ordem Falconiformes.

Segundo Seibold e Helbig (1995) a relação entre urubus e condores (Família Cathartidae) e os abutres do velho mundo (Falconiformes: Accipitridae: Aegypiinae) é muito pouco clara. Os autores afirmam que Cathartidae constitui um grupo não relacionado a Aegypiinae, mas também não relacionado a Ciconiidae, possivelmente sendo Cathartidae um grupo monofilético. Diversos autores (König, 1982; Rea, 1983; Elmslie e Holdaway, 1988; Sibley e Ahlquist, 1990; Proctor e Lynch, 1993; Avise *et al.*, 1994; Hertel, 1994) propõem a inserção de Cathartidae na Ordem Ciconiiformes, mas essa hipótese não é consensual. Ligon (1967), Storer (1971),

Fiduccia (1977), Stresemann e Amadon (1979), Cracraft (1981), Griffiths (1994a) e De Quadros, (2002), argumentam que a Família Cathartidae é um táxon integrante da Ordem Falconiformes. As hipóteses levantadas acima fazem de Ciconiiformes um táxon de importância para o entendimento das relações filogenéticas da Família Cathartidae e por sua vez os urubus podem ajudar a entender a evolução da necrofagia nos abutres do velho mundo.

Seibold e Helbig (1995) chegaram às suas conclusões através de análises do citocromo *b* mitocondrial. Os autores afirmam que a Subfamília Aegypiinae seria na verdade duas subfamílias: a Subfamília Aegypiinae, composta pelo clado *Aegypius-Gyps*, e a Subfamília Gypaetinae, composta pelo clado *Neophron-Gypaetus*. De acordo com Seibold e Helbig a Subfamília Gypaetinae seria um clado mais primitivo em relação à Subfamília Aegypiinae e que estaria relacionada a ancestrais não-abutres da Família Accipitridae. Wink (1995) concorda com a existência de dois grupos de abutres não diretamente relacionados. O autor usou seqüências do citocromo *b* mitocondrial em suas análises filogenéticas. Ele argumenta que a necrofagia teria surgido três vezes durante o processo evolutivo das aves atuais: 1) a Família Cathartidae teria surgido como um ramo separado de Falconiformes; 2) o clado *Neophron-Gypaetus* (Accipitridae) que seria um grupo basal em Accipitridae, relacionado aos Gêneros *Aquila*, *Buteo*, *Haliaeetus* e *Circaetus*; 3) o complexo *Gyps-Aegypius* que

engloba a maior parte dos abutres do velho mundo teria surgido em um momento posterior. Ou seja, Wink classifica os abutres em duas subfamílias, corroborando a proposta de Seibold e Helbig (1995), porém não adota a nomenclatura Aegypiinae e Gypaetinae.

Lerner e Mindell (2005) realizaram uma reconstrução filogenética com 14 subfamílias, 29 gêneros e 81 espécies da Ordem Falconiformes baseada em caracteres moleculares (DNA mitocondrial e intron nuclear). Este estudo, bastante abrangente, compõem um cenário que corrobora os estudos de Seibold e Helbig (1995) e Wink (1995) para as relações filogenéticas das subfamílias Aegypiinae e Gypaetinae. O cladograma proposto por Lerner e Mindell sugere que a Subfamília Gypaetinae, na qual se insere o abutre-do-coqueiro (*Gypohierax angolensis*), é um grupo mais primitivo em relação ao clado Aegypiinae. Os autores extraíram cerca de três mil caracteres e encontraram significativa divergência com filogenias reconstruídas com caracteres anatômicos. Referente às relações filogenéticas dos abutres com outros accipitrídeos Lerner e Mindell (2005) obtiveram os seguintes resultados:

- a) As subfamílias Harpiinae, Gypaetinae e Aegypiinae não compõem um grupo monofilético;
- b) A Subfamília Gypaetinae é mais relacionada às outras subfamílias de Accipitridae;
- c) A Subfamília Aegypiinae é mais relacionada à Subfamília Circaetinae do que aos outros abutres;

d) Gypaetinae é proposto como um clado de transição da Subfamília Haliaeetinae. Tanto Seibold e Helbig (1995) quanto Wink (1995) não são conclusivos quanto à relação da Família Cathartidae com as Ordens Falconiformes e Ciconiiformes. Lerner e Midell (2005) não incluem os urubus em suas análises, não permitindo inferência quanto às relações filogenéticas entre Cathartidae e os abutres. Contudo, o estudo de De Quadros (2002), através de uma análise cladística usando 1.940 caracteres para sete táxons, conseguiu uma única árvore mais parcimoniosa que insere Cathartidae na Ordem Falconiformes. Estas propostas fazem dos abutres do velho mundo um grupo de primaz interesse para estudo filogenético da Ordem Falconiformes, em especial um estudo que enfoque os dois clados propostos por Seibold e Helbig (1995) e Wink (1995), representantes de subfamílias de Accipitridae, Ciconiiformes e a Família Cathartidae.

A Família Ardeidae e os Falconiformes

As considerações sobre a classificação de Ardeidae (garças) não são consensuais. Sheldon (1986, p. 26) revela que no século XIX a disposição da cobertura das asas em aves classificava todas as garças em um ramo próximo às Famílias Cathartidae e Sagittaridae, assume, porém, que o padrão adotado para a classificação coloca Ardeidae próxima à Família Cathartidae, ainda que a morfologia de Ardeidae esteja mais

próxima de Ciconiidae. Verheyen (1961) classifica Ardeidae como um grupo monofilético (Ardeiformes) mais relacionado aos Pelicaniformes que aos Ciconiiformes. Ligon (1967) agrupa cegonhas e urubus, mas distancia cegonhas e garças.

Van Tuinen *et al.* (2001) assinalam que estudos feitos com aves aquáticas (entre elas a Família Ardeidae) levam a poucos esclarecimentos quanto às suas relações filogenéticas. Os dados foram obtidos de espécies de Ciconiiformes (*sensu* Sibley e Ahlquist, 1990), Gruiformes, Pelicaniformes e Procelariiformes. Em Ciconiiformes foram incluídos na análise o condor (*Vultur gryphus*) e a garça-dorminhoca (*Nyctcorax nyctcorax*). Sheldon e Slikas (1997) corroboram a afirmação acima, concluindo que a Família Ardeidae tem uma classificação pouco clara, podendo estar mais próxima filogeneticamente das outras famílias de Ciconiiformes ou de Pelicaniformes, ou ainda, de Falconiformes. Os autores argumentam que a especialização aquática de Ardeidae, assim como de outros grupos, obscureceu a história evolutiva destas aves. Diversos outros trabalhos tentam classificar a Família Ardeidae (Cottam, 1957; Meyrriecks, 1960 e 1962; Kahl, 1967; Ligon, 1967; Gysels, 1968; La Rue, 1970; Sibey e Ahlquist, 1972; Olson, 1979; Payne e Risley, 1976; Olson e Feduccia, 1980, Cracraft, 1981; Hancock, 1984; Sibley e Ahlquist, 1985). As pesquisas de Sheldon *et al.*, (1995), McCracken e Sheldon (1998) e Sheldon *et al.* (2000) abordam as relações evolutivas de Ardeidae e expõem soluções para os arranjos intra-família.

Dados moleculares, osteológicos e comportamentais (vocalização) apontaram para incongruências nas topologias, o que, segundo os autores, pode ser resultado da tendência que se manifestou por meio de estratégias ruins de amostragem ou idiossincrasias da evolução (p. ex., diferenças entre taxas evolutivas e convergência de caracteres) em um ou vários tipos de dados.

1.4. O comportamento como caractere filogenético

Desde das primeiras décadas até os anos 80 e 90 do século XX abundantes pesquisas foram realizadas na tentativa de agrupar o comportamento dentre as possíveis fontes de informação biológica propícias às reconstruções filogenéticas (Lorenz, 1941; Timbergen, 1959; Hodos e Campbell, 1969; Bussab, 1982; Aronson, 1981; Prum, 1990; Brooks e McLeannan, 1991; de Queiroz e Wimberger, 1993; Edwards e Naeem, 1993; Alberts, 1996; Pinna, 1997).

A questão sobre o conteúdo filogenético presente no comportamento foi fortemente evidenciada em estudos recentes (Noll, 2002; Robillard *et al.*, 2006a,b; Bridge *et al.*, 2007; Reynolds *et al.*, 2007; Rubenstein e Lovette, 2007; Sachs *et al.*, 2007)

O comportamento é a interface do animal com o meio e seus aspectos evolutivos constituem um parâmetro fundamental para a

sobrevivência da espécie. Reynolds et al. (2007) compuseram uma original pesquisa correlacionando paternidade genética e paternidade inferida da espécie de ave *Ptilonorhynchus violaceus* (Passeriformes: Ptilonorhynchidae). Os autores comparam observações em campo do comportamento de acasalamento entre as assembléias de aves, amostras de sangue dos filhotes e fêmeas e marcadores genéticos inseridos nos machos. Para todos os filhotes o pai mais provável era aquele que tinha sido visto acasalando com a fêmea. Todos os pais genéticos mais prováveis foram aqueles portando os marcadores genéticos, vistos no local de exibição e acasalando com as fêmeas. Os resultados demonstram que a paternidade genética pode ser inferida a partir da observação do comportamento de acasalamento com um grau razoável de certeza em *P. violaceus*.

As reconstruções filogenéticas atuam como uma forma de testar o componente evolutivo do comportamento. Atualmente não se discute a presença de sinal filogenético no comportamento, e sim como extraí-lo.

Nos anos 70 do século XX foi levantada uma forte oposição quanto à hipótese do sinal filogenético contido no comportamento. Atz (1970), talvez tenha resumido com mais ênfase as tradicionais objeções para o uso do comportamento como caractere de informação filogenética. Segundo Atz, o comportamento é evanescente e varia constantemente durante a vida do animal tornando difícil a comparação. As pressões do meio atuam sobre o comportamento produzindo poucas variações

comportamentais que resultariam em altos níveis de similaridade, ou seja, pressões semelhantes produzem estratégias comportamentais semelhantes e não necessariamente homólogas (Atz, 1970). As evoluções tecnológica, metodológica e filosófica das décadas seguintes demonstraram que Atz (1970) estava equivocado, contudo, o cenário científico daquela época permitia este tipo de argumentação.

Segundo Edwards e Naeem (1993), a maior objeção é refere-se à homologia do comportamento: seria difícil provar que as similaridades comportamentais entre as espécies são homologias. Os autores estudaram o comportamento de reprodução cooperativa (*cooperative breeding*) usando-o como caractere filogenético. Os resultados obtidos (árvores com diversos pontos de incongruência) demonstraram que este comportamento pode ser uma homoplasia em grupos muito próximos de aves (Ordem Passeriformes). Os autores argumentam que há evidências deste comportamento em ancestrais comuns das espécies que apresentam o comportamento, mas as pressões ambientais podem ter moldado o comportamento de diferentes formas nas populações ancestrais. Contudo, admitem também que o resultado da análise filogenética não propicia comentários sobre a plasticidade e variação específica da reprodução cooperativa. Para Edwards e Naeem (1993) reprodução cooperativa nos grupos estudados que o apresentam seria uma "Inércia Evolutiva", ou seja, uma característica que persistiu em alguns descendentes,

mesmo que as pressões sobre ela tenham cessado devido a eventos ambientais que oscilariam rapidamente.

McLeannan e Brooks (1993) afirmam que a reprodução cooperativa é conjunto de vários caracteres e os diferentes tipos de reprodução cooperativa (*cooperative breeding*) representam o efeito de uma fina interação entre o ambiente e os organismos. Segundo os autores, os resultados de Edwards e Naeem (1993), quando se entende que os comportamentos usados por eles são homólogos, geram árvores genealógicas caóticas. McLeannan e Brooks (1993) argumentam que o erro estaria na escolha do comportamento sem a suposição de que existiriam variações oriundas de interação fina com o ambiente, sem relação genealógica. Portanto, nem todos tipos reprodução cooperativa podem ser entendidos como homólogos.

Fraga e Giácomo (2004) ao estudarem o comportamento de reprodução cooperativa em *Pseudoleistes guirahuro* e *P. virescens* (Aves: Passeriformes: Icteridae) argumentaram que este é possivelmente uma característica ancestral manifestada em ambas espécies. Os autores utilizaram-se as filogenias moleculares de icterídeos (Johnson e Lanyon, 1999; Lanyon e Omland, 1999) as quais propõem que *Pseudoleistes guirahuro*, *P. virescens* e *Xanthopsar flavus* formam um clado distinto dentro da Família Icteridae. Fraga e Giácomo (2004) propõem que as estrutura de comportamento que norteam a reprodução cooperativa são bastante semelhantes em diferentes espécies, apesar do comportamento gregário ser diverso. Contudo, a

pesquisa limita-se pela visão puramente observacional e o tratamento dos dados é pouco esclarecedor.

Rubenstein e Lovette (2007) estudaram a reprodução cooperativa nos esturnídeos africanos (Aves: Passeriformes: Sturnidae) e apresentaram uma filogenia molecular em nível específico completa e a usaram para determinar o papel do ambiente na evolução e manutenção da reprodução cooperativa. Os autores analisaram o comportamento de 45 espécies de aves e elaboraram uma formulação temporal, usaram a precipitação por longos períodos para caracterizar o grau de sazonalidade. As savanas não possuem um ciclo sazonal bem delimitado, o principal evento é a precipitação pluviométrica que altera significativamente a estrutura social dos esturnídeos. A precipitação propicia a reprodução em um ambiente semi-árido e existe uma consonância entre o estímulo à reprodução cooperativa e o evento climático. Rubenstein e Lovette (2007) concluem que a reprodução cooperativa é um comportamento adaptativo presente em ancestrais dos esturnídeos modernos com a função de sincronizar a vantagem evolutiva ligada à cooperação e período de abundância promovido pela sazonalidade.

Apesar de problemas em potencial, os etólogos argumentam que caracteres comportamentais herdados podem efetivamente produzir filogenias consistentes (Lorenz, 1958; Hinde e Timbergen, 1965; Prum, 1990; Edwards e Naeem, 1993; Paterson *et. al.*, 1995; Mclennan e Mattern, 2001;; Japyassu e Viera,

2002; De Quadros, 2002; De Quadros *et al.*, 2003; Japyassu *et al.*, 2003; Giannini e Bertelli, 2004; Alberts *et al.*, 2005). Alguns comportamentos podem ser estritamente relacionados a algumas espécies e são estáveis ao longo da história evolutiva.

Atualmente não há uma corrente que se oponha ao uso do comportamento para estudar a genealogia de grupos biológicos, as restrições são quanto à homologia do comportamento (Edwards e Naeem, 1993). McLeannan e Brooks (1993) expõem como comportamentos homoplásticos podem ser tomados como homólogos, mas afirmam que os comportamentos homólogos podem gerar árvores filogenéticas bastante congruentes. Estudos filogenéticos elaborados com comportamento corroboram reconstruções anteriores que usavam caracteres de outra fonte biológica (morfologia, anatomia, DNA, ecologia), demonstrando a viabilidade do comportamento como caracteres filogenéticos (Prum, 1990; de Queiroz e Wimberger, 1993; Alberts, 1996; Price e Lanyon, 2002). Filogenias comportamentais, quando comparadas com filogenias independentes, demonstraram um alto grau de congruência, por exemplo, filogenia de: tiranídeos (Aves: Passeriformes: Tyrannidae) baseada em dados morfológicos e comportamentos relacionados à construção do ninho (Birdsley, 2002); Robillard e Desutter-Grancolas (2004) analisaram o comportamento de estridulação de grilos (Insecta: Orthoptera: Grylloidea: Eneopteridae) e juntamente com dados morfológicos reconstruíram a filogenia deste grupo encontrando

elevados índices de congruência. Outros trabalhos seguem a mesma premissa, p. ex., o estudo com priprídeos (Aves: Passeriformes: Pipridae) com comportamento de corte e morfologia da siringe (Prum, 1990).

O comportamento pode ser entendido como uma ótima fonte de caracteres filogenéticos, pois é a interação do genótipo com o meio ambiente, é a utilização por parte do animal de todo o seu potencial genético em função de sua sobrevivência e perpetuação da espécie. O comportamento é uma estrutura que pode ser herdada tanto quanto a morfologia e o DNA, pois representa a manifestação da adaptabilidade da espécie.

1.4.1. O comportamento de autolimpeza como caractere filogenético

A autolimpeza é uma série de comportamentos dirigidos ao corpo do próprio animal, geralmente de forma bastante estereotipada (Berridge, 1990). A autolimpeza é ubíqua nos vertebrados terrestres, mas suas funções ainda não são claras (Spruijt *et al.*, 1992). Acredita-se que a função primária estaria ligada à manutenção da pelagem ou plumagem, da temperatura e remoção de ectoparasitas (Ferkin *et al.*, 1996). Ferkin *et al.* (2001) estudaram a autolimpeza em roedores (*Microtus pennsylvanicus*) e concluíram que este comportamento é um meio de comunicação social, de atrair as fêmeas e afastar possíveis competidores através da dispersão de feromônios na

pelagem. Em camundongos foram amputadas as patas dianteiras de recém-nascidos e, ainda assim, quando adultos, os animais apresentavam os mesmos padrões de autolimpeza facial com movimentos da cabeça, das pálpebras e da língua, como se uma pata estivesse passando por estas regiões. Até mesmo as articulações onde foram feitas as amputações exibiam os movimentos correspondentes (Fentress, 1973). Entre os gatos, a autolimpeza facial foi observada em animais com poucas horas após o nascimento, ainda com os olhos fechados, ou seja, isolados visualmente (Alberts, 1996). A autolimpeza apresenta padrões bastante fixos, isso a torna uma boa fonte de caracteres filogenéticos, pois é a reação do animal aos estímulos endógenos e exógenos, e se enquadra dentro da definição de estrutura fixa de base genética necessária para ser entendida como caractere filogenético.

Segundo Mooring e Hart (1997) a autolimpeza é altamente efetiva para remoção de ectoparasitas em ungulados e em outras espécies. Os autores afirmam que a autolimpeza em ungulados é regulada por mecanismos internos de tempo (*clock*), sendo a taxa de exibição modulada de acordo com custos e benefícios. Este tipo de comportamento estaria ligado a uma programação genética que diminuiria a exibição de surtos de autolimpeza em função dos comportamentos ligados à corte e reprodução (Mooring *et al.*, 1998). Mooring e Hart (1997) estudaram a autolimpeza no antílope africano, *Aepyceros melampus*, a impala, a frequência na exibição depende de fatores ambientais

e da maturidade do animal, bem como da densidade de indivíduos no ambiente. Este bovídeo é uma presa para diversos carnívoros africanos; um surto muito longo de autolimpeza em um ambiente muito esparsos com poucos indivíduos pode colocar em risco a vida do animal. Durante o período de acasalamento em *A. melampus* os surtos de autolimpeza reduzem-se consideravelmente nos machos maduros sexualmente. A diminuição da autolimpeza em *A. melampus* está correlacionada ao aumento de testosterona, maturidade sexual, sexo, ecoparasitas e condições ambientais, ou seja, ritmos endógenos e exógenos determinam a frequência da autolimpeza em *A. melampus*.

Bussab (1982) estudou o comportamento de autolimpeza da mosca doméstica. Este trabalho aponta que a elevada frequência e estereotipia do comportamento de autolimpeza podem esclarecer relações filogenéticas entre as espécies de moscas. Em espécies próximas de moscas, as diferenças nos padrões de autolimpeza são consideradas mínimas e são relativas à omissão ou ao aparecimento de algum componente. Pesquisas, como a de Bussab (1982), revelam a potencialidade do comportamento de autolimpeza, ainda que relacionados a um grupo evolutivamente distante das aves. O fato de vertebrados e invertebrados exibirem a autolimpeza revela a importância deste comportamento. Por meio das observações de Bussab (1982) pode-se inferir sobre a homologia do comportamento de autolimpeza e sua utilização com fonte de dados filogenéticos.

Ferkin e Leonard (2005) e Leonard e Ferkin (2005) relacionam a autolimpeza com uma multiplicidade de funções. Os autores estudaram várias espécies de roedores na tentativa de encontrar indícios que possam auxiliar na compreensão da autolimpeza. Ferkin e Li (2005) realizaram uma pesquisa com comportamento sexual e social de camundongos (*Mus musculus*). Alguns animais tiveram suas gônadas retiradas e outros não. Aqueles gonatomizados foram separados em dois grupos, os que receberam hormônios sexuais (injetados ou na pelagem) e os que não receberam os hormônios. O objetivo era verificar qual a relação existente entre a percepção olfativa dos animais e seu comportamento sexual e social frente a indivíduos não capazes de reproduzir. Os pesquisadores encontraram uma forte correlação entre autolimpeza e comunicação sexual. Os indivíduos gonatomizados que receberam hormônios foram percebidos como competidores sexuais e receberam mais *displays* de autolimpeza. A autolimpeza, neste caso, seria uma forma de reafirmar a presença para o macho reprodutor. As fêmeas interagem mais com indivíduos virtualmente capazes de reproduzir. Os animais que não receberam hormônios não foram entendidos como competidores, portanto não estimulavam a exibição de autolimpeza, nem como sexualmente atraentes (não havia procura por odores na região anogenital). O contexto descrito acima reafirma a importância da autolimpeza como característica presente em um passado evolutivo e preservada através dos genes. Indivíduos sem capacidade reprodutiva não

estimulam uma cadeia de comportamentos voltados à reprodução e uma vez que desperta a seqüência de comportamentos os animais competem entre si, através da autolimpeza, para conseguir acasalar.

Ferkin *et al.* (2001) sustentam o mesmo padrão de comportamento do camundongo (Ferkin e Li, 2005) para a espécie de roedor *Microtus ochrogaster*. O macho de *M. ochrogaster* utiliza exhibições de autolimpeza para atrair fêmeas e para evitar encontros com outros machos capazes de reprodução. As fêmeas tendem a investigar com mais freqüência o território demarcado e quando encontram sinais olfativos de outras fêmeas, desencadeam longos surtos de autolimpeza. Outros estudos (Young *et al.*, 1991; Bressers *et al.*, 1995; Luque-Larena *et al.*, 2002; Wolff *et al.*, 2002; Ferkin *et al.*, 2007) demonstram a importância da autolimpeza e padrões de exibição muito próximos em roedores de diversas espécies. Este é claramente um comportamento que pode ser utilizado para reconstrução filogenética de roedores.

Farris (1972) propôs que a autolimpeza de insetos (Insecta: Hymenoptera) fosse usada para a reconstrução filogenética do grupo. Foram registrados surtos de autolimpeza de 115 espécies dos quais foram gerados dados para análise de 150 espécies no total. O trabalho de Farris é particularmente interessante, pois, apesar de não se tratar de um estudo sobre seqüências de autolimpeza, é justamente o que ele procurou. Foram elaboradas 17 categorias de autolimpeza corporal baseadas em áreas do

corpo do animal que eram focadas durante os surtos. Várias categorias eram compostas da relação seqüencial de outras duas. O método de Farris não permitiu que ele fizesse inferências profundas sobre a evolução do grupo ou do uso da autolimpeza para a reconstrução filogenia, mas abriu precedente para tal.

Alberts (1996) utilizou o comportamento de autolimpeza facial para propor filogenia de alguns felídeos. A autolimpeza facial dos felídeos é bastante intensa, principalmente depois da alimentação. Sua função vai além da dessensibilização dos aparatos sensoriais dos gatos, forma parte de uma complexa rede de atividades etofisiológicas das quais depende a homeostase do organismo. Utilizando rotas comportamentais, que foram obtidas usando o algoritmo DITREE (Sato, 1984), chegou a um único cladograma após uma análise filogenética. Esse estudo mostra a possibilidade de reconstruir a filogenia de felídeos utilizando caracteres comportamentais. Mostra ainda que alguns caracteres comportamentais podem ser bastante fixos e estereotipados, como é o caso da autolimpeza.

O comportamento de autolimpeza é relativamente bem estudado em mamíferos, mas a autolimpeza das aves foi parcamente pesquisada. Estudos como de Lorenz (1971), Lefebvre (1982), Lefebvre e Joly (1982), Hatch *et al.* (1986), Cuthill *et al.* (1992) e Clayton e Cotgreave (1994) revelam a da complexidade da autolimpeza em aves. A organização hierárquica da autolimpeza foi aferida por estes estudos. O que chama tenção

é como a organização da autolimpeza em aves é fixa em padrões bastante estereotipados. Todos os autores citados cogitam que a estrutura fixa do autolimpeza leva à hipótese de uma origem evolutiva deste comportamento.

1.4.2. As seqüências de autolimpeza

As seqüências de comportamento compõem a alternância entre atos comportamentais ou entre classes de comportamentos.

Roberts (1995,1996), Ferriere *et al.* (1996) e Ruxton e Roberts (1999) buscaram compreender a seqüência de alternância do comportamento de vigilância em aves gregárias. Estes estudos não focaram a sucessão entre atos, mas (basicamente) entre duas classes de comportamento, vigilância e reconhecimento inter-específico (*inter-scan*). Os autores buscavam entender a organização da vigilância dos bandos de diversas aves que se reproduzem em colônias e se a quantidade de indivíduos do bando influenciava o comportamento do grupo todo.

As seqüências de vocalizações de *Turdus viscivorus* (Aves: Passeriformes: Turdidae) foram estudadas por Isaac e Maler (1963). Os autores buscaram entender a organização do canto de *T. viscivorus* por meio da relação probabilística aplicada aos eventos comportamentais. Foram estudadas duas populações da espécie em cidades distintas e o resultados apontaram para um

padrão específico para *T. viscivorus*. Isaac e Maler (1963) afirmam que outra espécie, *T. merula*, possui uma estrutura seqüencial de vocalização muito próxima a *T. viscivorus*, mas argumentam que não têm dados para expor qualquer processo filogenético atuante.

Dawkins e Dawkins (1976) estudaram a autolimpeza de mosca por uma perspectiva seqüencial. Propõem que as seqüências de comportamento podem ser previstas em termos de probabilidade de ocorrência seqüencial e relacionaram as estruturas geradas entre as diferentes espécies, encontrando uma consonância que demonstra a relevância das seqüências de autolimpeza como estruturas fixas. Tal perspectiva revela a preocupação em, não somente, compreender as questões relacionadas aos fatores motivacionais da autolimpeza, mas também entender a estrutura na qual se organiza o comportamento. Tanto Isaac e Maler (1963) quanto Dawkins e Dawkins (1976) utilizam matrizes de primeira ordem para compor uma relação de transições entre as categorias, modelo baseado nas Cadeias Markovianas.

Bursten *et al.* (2000) estudaram a autolimpeza cefalocaudal (CCG) em esquilos (*Spermophilus beecheyi*) e afirmam que a seqüência comportamental é bastante estereotipada, e que se modifica pouco devido às pressões do meio. O CCG faz parte da comunicação social de esquilos e a exibição de movimentos exagerados é um comportamento agonístico ritualizado na competição intrassexual. Ou seja, a correta seqüência de comportamentos é importante para a manutenção de laços sociais

e relaciona-se diretamente com a vantagem reprodutiva que o indivíduo pode adquirir ao afastar competidores por fêmeas. Esta construção de idéias permite interpretar o conjunto de comportamentos (CCG) arranjados em uma seqüência definida como uma reminiscência de um passado evolutivo, uma das condições necessárias para a reconstrução filogenética.

Segundo Alberts (1996), o comportamento pode ser medido de várias maneiras: de acordo com a forma, freqüência e seqüência. Tanto a forma quanto a freqüência e seqüência sofrem fortes influências do meio. É difícil comparar as formas do comportamento em indivíduos de uma espécie, pois eles exibem proporções corpóreas diferentes, e mais difícil seria comparar espécies diferentes. A freqüência do comportamento sofre considerável influência dos estímulos ambientais e pode ser alterada com esquemas de reforçamento (Taira e Rolls, 1996; Eckstein e Hart, 2000a, b; Imaizumi *et al.*, 2000). Alberts propõe que a seqüência comportamental seja, possivelmente, a melhor medida para se definir se um comportamento é estereotipado ou não.

Robillard *et al.* (2006) elaboraram um estudo no qual partiram da premissa que o canto dos grilos é estereotipado e comprovaram que o "chamado" é encontrado em todas as espécies. A estrutura do chamado parece ser a mesma para as diversas espécies, o que eleva a percepção de que o canto é uma boa fonte de caracteres filogenéticos e as seqüências originadas da fragmentação do canto são bastante fixas e estereotipadas.

Os autores levantam o problema da equiparação entre as seqüências para a análise filogenética. A partir destes problemas expuseram a possibilidade de otimização de seqüências usando algoritmos que verificam o sinal filogenético do comportamento e buscam paridade entre as seqüências. A fragmentação em seqüências e o uso de algoritmos para amplificar o sinal filogenético expuseram o quanto é regular a estrutura seqüencial do canto nos grilos. O estudo ressalta a relação entre o comportamento e a significância biológica para a sua escolha como fonte de informação filogenética, tendo como critério embasador a reconstrução filogenética muito bem definida e congruente com outros estudos.

De Quadros (2002) estudou as seqüências de autolimpeza em aves de rapina, cegonhas e patos. O autor constatou que as seqüências de autolimpeza são bastante fixas e estereotipadas para os grupos estudados. Este estudo utilizou a mesma estratégia de amplificação do sinal filogenético que Robillard *et al.* (2006). O autor propôs que seqüências probabilísticas teriam uma estrutura fixa a tal ponto de ser possível reconstruir a evolução biológica das aves estudadas. O método utilizado para construir seqüências probabilísticas de comportamento de autolimpeza (detalhado em Método) permite gerar grandes quantidades de caracteres. Muitos caracteres tendem a gerar árvores caóticas, a mesmo que o sinal filogenético seja forte. O resultado de uma única árvore mais

parcimoniosa e totalmente resolvida aponta para uma possível solução no uso do comportamento como caractere filogenético. Os resultados obtidos evidenciaram que métodos de amplificação do sinal filogenético, assim como aquele usado por Robillard *et al.* (2006), são coerentes quando o comportamento se originou⁴ de um processo evolutivo. Dessa forma pode-se inferir que as seqüências comportamentais podem revelar estruturas genéticas herdadas de um passado evolutivo.

2. Objetivos

Os objetivos da presente pesquisa são:

- a) Propor o uso do comportamento de autolimpeza, mais precisamente as seqüências de autolimpeza, como caractere filogenético na reconstrução da filogenia de Falconiformes;
- b) Testar as seqüências de autolimpeza para reconstruções filogenéticas de grupos próximos de aves em nível de subfamília;
- c) Averiguar a validade do catálogo de categorias como modelo para observação de comportamentos em diferentes táxons;
- d) Utilizar o *software* EthoSeq como ferramenta para obtenção de seqüências probabilísticas de autolimpeza, com o objetivo de amplificar o sinal filogenético.

3. Método

3.1. O catálogo de categorias

A construção de um catálogo principia-se pelo levantamento de comportamentos, objetivando a possibilidade de estudar um determinado comportamento ou um conjunto deles em um ambiente com múltiplas variáveis correlacionadas. Um catálogo de categorias é uma representação descritiva de categorias comportamentais. No contexto deste estudo, o catálogo de categorias constitui um elemento fundamental para a análise de seqüências probabilísticas. As categorias existentes no catálogo representam os comportamentos a serem analisados. EthoSeq exige que as categorias sejam representadas por mnemônicos, que podem ser abreviações ou codificações das categorias comportamentais.

A complexidade em estudar seqüências de comportamentos está justamente em extraí-las. Estudos realizados com animais despendem tempo para a construção do catálogo de comportamentos.

Os meios mais usados para apreender comportamentos neste tipo de análise observacional são principalmente a gravação de vídeo e transcrição direta dos eventos observáveis. Durante a exibição de uma gama de comportamentos, tendo em mente a busca de seqüências comportamentais, a gravação de imagem e som através de filmagens é mais apropriado uma vez que a

transcrição direta de eventos observáveis pode não ter a mesma eficácia devido às variáveis contingenciais presentes (posição desfavorável para observação, seqüências muito rápidas, distância do observador, entre outras). Assim, a elaboração do catálogo de comportamentos para análise das dinâmicas comportamentais começaria com filmagens, através das quais são identificados, extraídos e categorizados comportamentos para a análise.

A descrição da categoria comportamental é um ponto chave para não haver conflitos entre categorias. Não é raro ocorrer comportamentos e variações do mesmo que traduzem uma única categoria comportamental. As variações comportamentais, quando referentes à mesma categoria, devem ser contempladas na descrição da categoria. Há outras questões pertinentes que devem ser levadas em consideração, p. ex., a lateralidade. Exibir um comportamento pelo lado esquerdo, e o mesmo comportamento pelo lado direito, podem ser exemplos de eventos comportamentais distintos ou variações de uma categoria. O que determinará isso é a relevância destas variantes ante o espaço amostral e significância de transições lado esquerdo/lado direito (ver Alberts, 1996; De Quadros, 2002).

De modo geral, o catálogo de categorias comportamentais é uma sumarização da totalidade de comportamentos exibidos em situações e momentos específicos. Esta síntese deve ser o mais abrangente possível, sem tornar-se demasiadamente grande. Um grande número de categorias leva a uma grande matriz com

poucas transições. Este é um parâmetro para o qual o experimentador deve estar atento no momento de construir o catálogo de categorias, pois o entendimento das associações entre as categorias é o objetivo do método. Alberts (1996), De Quadros (2002) e Japyassu *et. al.* (2003) usaram em suas análises não mais que 25 categorias comportamentais para cerca de oito mil eventos comportamentais.

O catálogo usado para estudar a autolimpeza das aves é aquele proposto por De Quadros (2002), e as 19 categorias apresentadas a seguir constituem o catálogo de categorias levantado para as sete espécies de aves estudadas pelo autor. As partes das aves citadas nas descrições são aquelas mostradas na Figura 5.

Figura 5 - Representação esquemática das partes do corpo de uma ave.
Adaptado de HÖFLING e CAMARGO (1996).

O catálogo de categorias

O catálogo de categorias, que segue abaixo, foi desenvolvido tendo por base a autolimpeza corporal do uruburei (*Sarcorhamphus papa*), da garça-branca-grande (*Ardea=Casmerodius alba*; Ardeidae; Ciconiiformes) e do queroquero (*Vanellus chilensis*; Charadriidae; Charadriiformes).

1 - (CBA) - Coçar bico/cabeça com a pata por baixo da asa (Figura 6); a ave retira uma pata do pouseiro, abduz os dígitos de modo que todos estejam dispostos juntos em direção à cabeça; movimenta o sinsacro de maneira que o flanco fique abaixo da linha do flanco; movimenta uma pata flexionando-a para baixo da asa e depois para cima, ao mesmo tempo em que exhibe uma torção do pescoço para o lado e depois para baixo; une os 2º e 3º dígitos de forma que as extremidades das garras estejam alinhadas na mesma direção e próximas ao bico; inicia-se, então, um movimento do tarso, de maneira que as pontas das garras percorram a porção lateral esquerda da cabeça ou do bico;

Figura 6 - O gavião-real, *Harpia harpyja*, representando as categorias CBA (coçar o bico/cabeça por baixo da asa) e EMA (esfregar o mento na asa).

2- (APV) - Arrumar penas de vôo (Figura 7); a ave torce o pescoço para o lado, posicionando a cabeça sobre o encontro do mesmo lado; em seguida, com o bico, penteia as penas das rêmiges primárias, iniciando na base e terminando no ápice; ao pentear puxa a pena para cima, curvando-a. Enquanto a percorre exibe rápidos movimentos de abrir e fechar do bico, como se estivesse "mastigando" a pena. Inclui também: arrumar as rêmiges primárias pela parte de trás do corpo (Figura 7). A

ave torce o pescoço e leva a cabeça em direção ao uropígio; torce a cabeça em direção a uma asa; começa, então, a pentear as primárias, puxando-as para cima;

Figura 7 - Abutre-egípcio (*Neophron percnopterus*, Accipitridae, Falconiformes) realizando autolimpeza referente à categoria APV (arrumar penas de vôo).

3 - (PRT) - Pentear as rêmiges secundárias e/ou terciárias (Figura 8); a ave torce o pescoço para o lado em direção ao encontro do mesmo lado; com o bico penteia rapidamente as rêmiges secundárias e/ou terciárias, iniciando o movimento da base ao ápice; ao pentear puxa a pena para cima; enquanto a

percorre e exibe rápidos movimentos de abrir e fechar do bico, como se a estivesse "mastigando";

Figura 8 - Representação das categorias AST (arrumar rêmiges secundárias/terciárias por trás), PRT (pentear rêmiges secundárias/terciárias) e AUR (arrumar coberteiras do uropígio, crisso e retrizes) no gavião-do-rabo-branco (*Buteo albicaudatus*, Accipitridae, Falconiformes).

4 - (ACD) - Arrumar as coberteiras do dorso com o bico (Figura 9); a ave gira a cabeça pelo lado até o dorso, em um ângulo de

aproximadamente 135° ; protraí o esterno e penteia as coberteiras com o bico puxando para cima, da base ao ápice, "mastigando-as";

Figura 9 - Gavião-pinhé (*Milvago chimachima*) com a representação das categorias ACD (arrumar coberteiras do dorso) e APV (arrumar penas de vôo).

5 - (ACG) - Arrumar coberteiras da garganta (Figura 10); a ave curva a cabeça sobre a garganta, acima da linha dos encontros. Protraí o esterno de forma a obter uma maior curvatura com o pescoço; penteia com o bico as coberteiras, da base ao ápice, repetidamente, por toda a região da garganta, repetindo o movimento de "mastigar" na base das coberteiras;

Figura 10 - Esquema representativo das categorias ACP (arrumar coberteiras do peito), ACG (arrumar coberteiras da garganta) e ACA (arrumar coberteiras do abdome) no urubu-comum (*Coragyps atratus*).

6 - (ACP) - Arrumar coberteiras do peito (Figura 10); curvando a cabeça sobre o peito e penteia as coberteiras com o bico, puxando-as para cima da base ao ápice, repetidamente, por toda a região do peito, repetindo o movimento de "mastigar" na base das coberteiras;

7 - (ACA) - Arrumar coberteiras do abdome (Figura 11); a ave curva a cabeça até o abdome, contraindo o esterno e subindo os encontros; puxa para cima as coberteiras, da base

ao ápice, repetindo o movimento de "mastigar" na base das coberteiras;

Figura 11 - Falcão-peregrino (*Falco peregrinus*, Falconidae) exibindo a representação das categorias ACA (arrumar coberteiras do abdome) e ACE (arrumar coberteiras do encontro).

8 - (AUR) - Arrumar coberteiras do uropígio, crisso e retrizes (Figura 8); a ave gira o pescoço em direção ao dorso,

ao mesmo tempo em que abduz ligeiramente a asa e abre as retrizes. Se o pescoço gira para o lado esquerdo, o flanco direito fica elevado em relação ao esquerdo. Desenvolve-se um comportamento de "mastigar" as coberteiras do uropígio e/ou crisso e/ou de "pentear" as retrizes. A ave sacode horizontal e rapidamente as retrizes, que podem estar em sentido horizontal ou vertical;

9 - (ACE) - Arrumar coberteiras do encontro (Figura 11); torcendo o pescoço em direção ao encontro. Inclinado ligeiramente o corpo, a ave abduz sutilmente a asa, enquanto, com o bico, inicia o comportamento de "mastigar", nas penas sob o encontro;

10 - (LIT)- Limpeza do tarso (Figura 12); a ave inclina ligeiramente o corpo para frente, dobrando o pescoço para baixo e torcendo-o em direção ao tarso. O movimento termina quando a ave alcança o calção de um dos tarsos. Então exhibe movimentos de abrir e fechar do bico, penteando as penas que cobrem o calção, da base ao ápice. Abduzindo ligeiramente o tarso e com rápidos movimentos laterais, agita fortemente a pata. Movimenta a cabeça em direção ao solo e com a ponta do bico atinge os dedos de uma pata;

Figura 12 - *Eudocimus ruber* com esquema representativo de LIT (limpar o tarso), SCL (sacudir a cabeça lateralmente) e AUR (arrumar coberteiras do uropígio, crisso e retrizes).

11 - (LCD) - Limpar a cabeça no dorso (Figura 12); a ave torce o pescoço para um lado do corpo, levando a cabeça em direção ao dorso, de forma que o pescoço curva-se totalmente para trás deixando o loro e a região malar, de um lado da face, em contato com o dorso. Fazendo um movimento giratório com o pescoço leva a cabeça em direção à asa e para frente; quando a cabeça atinge a asa o movimento giratório se detém, então, a ave realiza um movimento giratório com a cabeça, esfregando a região nugal nas coberteiras terciárias da asa;

Figura 13 - Representação esquemática de um membro da Família Anatidae (Anseriformes), pato-da-carolina, *Aix sponsa*, exibindo as categorias ECA (esfregar a cabeça na asa), CBT (coçar o bico em um objeto) e LCD (limpar a cabeça no dorso).

12 - (AST) - Arrumar as rêmiges secundárias/terciárias pela parte de trás do corpo (Figura 8); a ave torce o pescoço para um lado do corpo, ao mesmo tempo em que movimenta a cabeça em direção ao uropígio, ultrapassando a linha vertical do encontro (Figura 6). Enquanto exibe este movimento, estica ou afasta do flanco uma asa. Então, protraindo o esterno - deixando o flanco oposto ao da asa a ser "limpa" ligeiramente inclinando em relação à postura OBS - a ave alcança as rêmiges secundárias da porção superior da asa com o bico. Com o bico "penteia" as rêmiges da base ao ápice, repetidamente;

13 - (EMA) - Esfregar o mento na asa (Figura 6); a ave esfrega o mento nas coberteiras terciárias anteriores de uma asa. Este esfregar consiste em torcendo o pescoço, levar a cabeça em direção às coberteiras terciárias anteriores da asa. E em seguida, esfrega o mento nas coberteiras, em um movimento de vai-e-vem em sentido antero-posterior;

14 - (SAC) - Sacudir o corpo; a ave inicia um movimento giratório para um lado do corpo. O movimento, então, é executado inversamente, sem interrupção, para um lado e para outro velozmente. A cabeça e o pescoço acompanham o movimento giratório do restante do corpo;

15 - (SCL) - Sacudir a cabeça lateralmente (Figura 12); com um movimento lateral da cabeça para um lado do corpo, a ave a sacode horizontalmente, sem alterar a postura do corpo; o pescoço e o bico podem ou não apresentar pequenos movimentos;

16 - (CBT) - Coçar o bico em um objeto (Figura 13); a ave esfrega o bico em um objeto. Posiciona a cabeça sobre o objeto (por exemplo, um galho), de forma que, ao movimentar o seu bico para frente e para baixo, toda a extensão longitudinal do mesmo raspe na superfície do objeto. Nesta categoria inclui-se também molhar o bico na água, submergindo apenas o ápice do bico;

17 - (ECA) - Esfregar a cabeça na asa; a ave direciona a cabeça para a asa. Quando o bico atinge a asa, a ave prona a cabeça sobre o encontro, fazendo um movimento rotatório para frente e para cima com a cabeça;

18 - (NAL) - Não autolimpeza, categoria composta de comportamentos não relacionados à limpeza corporal: Abrir e fechar a boca; a ave abre o bico permanecendo nesta posição por 1-2 segundos. A postura do corpo não é alterada durante este movimento e, ao final deste evento, a ave pode ou não agitar levemente a cabeça. Encobrir o bico sob a asa; a ave abduz ligeiramente uma asa, ao mesmo tempo em que torce o pescoço para a asa entreaberta. A cabeça direciona-se para sob a asa, mas somente o bico é encoberto. A ave pode permanecer ou não de olhos abertos.

19 - (OBS) - Observar; a ave permanece em sua postura natural de observação em pouso ou interrompe o movimento durante um surto e olha fixamente para algo;

Comentários acerca da categoria OBS

A categoria OBS foi elaborada por De Quadros (2002) com base na postura do animal e tempo de permanência naquela postura. O autor propôs o tempo de 1 s (um segundo) para que a categoria OBS tenha efeito como tal.

Cabe a esta elaboração uma questão: seria possível que este tempo (de 1 s) realmente revele uma pausa entre os surtos de comportamento para todas as espécies de aves estudadas?

Ao proceder essa linha de raciocínio é preciso observar o seguinte: as diferentes espécies estudadas pelo autor possuem

morfologia semelhante, o que torna possível a busca de um padrão comportamental baseada em transição corporal, contudo, as diferentes dimensões dos animais tendem a ser um obstáculo para uma padronização do *timing* do comportamento.

Gould (2006, p. 67) afirma que animais pequenos vivem um contexto temporal diferente de animais maiores, o que leva a uma dificuldade e equívoco nos procedimentos analíticos que buscam compreender os padrões de comportamento de diferentes espécies com base em um modelo temporal único.

Como objeto de comparação Gould propõe uma questão interessante: os camundongos vivem menos que os elefantes?

A resposta para essa pergunta parece simples, contudo, não é prudente adotar o tempo cronológico nos parâmetros humanos como um ponto pacífico para compreensão do *timing* de outras espécies.

É importante salientar que os animais têm mais ou menos a mesma sincronia temporal, observando as proporções. Um camundongo respira aproximadamente o mesmo número de vezes durante a vida que um elefante, e por sua vez, o coração de um elefante bate aproximadamente o mesmo número de vezes durante a vida que o camundongo (Gould, 2006, p. 67).

Se as afirmações acima estão corretas, então, determinar um segundo como padrão temporal para todas as espécies recai no erro antropocêntrico de um único padrão cronológico. A solução adotada foi compor um parâmetro de transição corporal como as outras categorias.

3.2. As espécies estudadas

A escolha das espécies estudadas foi feita em função da disponibilidade e do número de indivíduos existentes em exposição nos Zoológicos ou exposições particulares. A nomenclatura binomial adotada para as aves é a proposta por *International Commission on Zoological Nomenclature* (2007). A inserção da Família Cathartidae na Ordem Falconiformes baseia-se no estudo de De Quadros (2002).

As seqüências probabilísticas de autolimpeza estudadas nesta tese foram compostas com base em duas fontes de dados: a) sete espécies de aves observadas em zoológicos - descritas em seguida e b) dados obtidos de mais sete espécies da literatura (De Quadros, 2002).

Os táxons que foram foco do trabalho de campo neste estudo são:

- a) Abutre-careca (*Trionocephs occipitalis* -
Falconiformes: Accipitridae: Aegyptiinae);
- b) Abutre-do-coqueiro (*Gypohierax angolensis* -
Falconiformes: Accipitridae: Gypaetinae);
- c) Gavião-do-rabo-branco (*Buteo albicaudatus* -
Falconiformes: Accipitridae: Buteoninae);
- d) Harpia (*Harpia harpyja* - Falconiformes: Accipitridae:
Harpinae);

- e) Urubu-comum (*Coragyps atratus* - Falconiformes: Cathartidae);
- f) Gavião-pinhé (*Milvago chimachima* - Falconiformes: Falconidae);
- g) Garça-branca-grande (*Ardea=Casmerodius alba* - Ciconiiformes: Ardeidae).

As espécies cujas seqüências de autolimpeza foram extraídas da literatura são:

- a) Condor-andino (*Vultur gryphus* - Falconiformes: Cathartidae);
- b) Urubu-rei (*Sarcohamphus papa* - Falconiformes: Cathartidae);
- c) Gavião-caboclo (*Buteogallus meridionalis* - Falconiformes: Accipitridae: Buteoninae/Accipitrinae);
- d) Harpia (*Harpia harpyja* - Falconiformes: Harpinae);
- e) Colhereiro (*Platalea ajaja* - Ciconiiformes: Threskiornitidae);
- f) Guará (*Eudocimus ruber* - Ciconiiformes: Threskiornitidae);
- g) Pato-da-carolina (*Aix sponsa* - Anseriformes: Anatidae).

Em seguida estruturam-se as justificativas para a escolha dos referidos táxons.

- a) O Abutre-careca (*Trionocephs occipitalis*) e o Abutre-do-coqueiro (*Gypohierax angolensis*), Subfamílias Aegypiinae e Gypaetinae, respectivamente, são dois dos representantes das subfamílias de interesse desta pesquisa. A escolha dos dois táxons foi feita em função da disponibilidade em zoológicos, pois são as duas únicas espécies de abutres constantes em exposições. No zoológico de São Paulo foi encontrado um indivíduo de cada espécie, um macho de *G. angolensis* e uma fêmea de *T. occipitalis*;
- b) O urubu-comum (*Coragyps atratus*) é uma ave abundante em todos os ambientes neotropicais e de ampla distribuição. *C. atratus* pode ser observado sem muito esforço próximo a fontes de alimentos como a área de alimentação de animais em exposição no zoológico. É um importante táxon para esta pesquisa uma vez que faz parte da Família Cathartidae e faz parte da premissa de testar a força do sinal filogenético em caracteres comportamentais, uma vez que foi testada a sua posição perante as outras duas espécies de catartídeos (*S. papa* e *V. gryphus*);
- c) As espécies: Gavião-do-rabo-branco (*Buteo albicaudatus*), Gavião-caboclo (*Buteogallus meridionalis*) e Harpia (*Harpia harpyja*) são espécies de importantes para inferência das relações filogenética entre os abutres, as águias e gaviões. *B. meridionalis*

é um táxon até recentemente incluído no gênero *Heterospizias* e, portanto, classificado na Subfamília Accipitrinae. Lerner e Mindell (2005) consideram que o gênero *Heterospizias* é mais relacionado com *Harpia harpyja* que com o gênero *Buteo*. A Hertel (1994) afirma que não há suporte para a fusão entre *Buteogallus* e *Heterospizias* e organização *International Commission on Zoological Nomenclature* (2007) considera as duas nomenclaturas (*Buteogallus meridionalis* e *Heterospizias meridionalis*) como possíveis;

- d) Garça-branca-grande, *Ardea=Casmerodius alba*, (Ardeidae); Colhereiro, *Platalea ajaja* (Threskiornitidae); Guará, *Eudocimus ruber*, (Threskiornitidae); Ciconiiformes é um táxon especialmente interessante, pois pode ser entendido como parente próximo aos urubus e aos gaviões e águias (ver item 1.3). Ciconiiformes é um grupo, aparentemente, possivelmente homogêneo - ver Ligon, (1967) para argumentação contrária -, e a presença de das espécies acima descritas configura uma forma de testar a coerência da análise filogenética a partir da perspectiva etológica;
- e) Gavião-pinhé (*Milvago chimachima*) é uma espécie de falconídeo escolhida para que fosse uma norteadora durante a discussão das árvores filogenéticas, pois os falconídeos constituem um grupo bem esclarecido (ver

Beker, 1987; Griffiths, 1994a,b; Dove e Banks, 1999; Griffiths, 1999; Griffith et al., 2004; Nittinger et al., 2005).

- f) Pato-da-carolina, *Aix sponsa*, (Anseriformes: Anatidae) como grupo externo. A Família Anatidae é um táxon não relacionado aos grupos propostos e com a genealogia relativamente bem esclarecidas (ver Johnsgard, 1961; Brush, 1976; Kessler e Avise, 1984; Livezey 1986, 1989 a, b, 1991, 1995 a, b, c, 1996 a, b, c, 1997 a, b, c; Corbin, et al., 1988; Faith, 1989; Avise et al., 1992; Livezey e Humphrey, 1992; Quinn, 1992; Sraml et al., 1996). As questões sistemáticas que envolvem os anatídeos são bem específicas de alguns gêneros e subfamílias (ver Sorenson, 1998; Johnson e Sorenson, 1998; Johnson e Sorenson, 1999; Johnson et al., 1999). Grupos bem estudados como este podem fornecer valiosas informações sobre a consistência metodológica ao final da análise.

3.3. As filmagens

As filmagens foram feitas com filmadoras digitais que permitiram a conexão direta com um microcomputador para a edição da filmagem. As filmadoras foram colocadas sobre um tripé de 150-170 cm de altura quando armado e que possibilitou

rápidos movimentos com a filmadora. Este procedimento é especialmente útil para recintos abertos.

As coletas de dados abrangeram todos os períodos do dia. No caso dos gaviões e águias, as filmagens foram realizadas durante os períodos mais quentes (entre 11 horas e 15 horas), momentos em que a exibição da autolimpeza é mais freqüente nestes rapinantes.

Para a filmagem em zoológico as filmadoras foram colocadas a uma distância focal adequada do sujeito, respeitando os limites externos do recinto e suficiente para permitir bons enquadramentos. Como as filmadoras digitais possuem zoom bastante potente (300 vezes em média) o comportamento de autolimpeza pode ser observado mesmo à distância. Os indivíduos de cada espécie foram filmados individualmente, logo que o surto começar. Ao final do surto do primeiro indivíduo, a filmadora foi direcionada para outro indivíduo, não importando em qual fase do surto esteja. Como forma de otimizar o uso do tempo e material, cada espécie foi filmada durante 30 minutos em cada sessão. Quando havia um grupo grande animais (p. ex. *Coragyps atratus*), o indivíduo que exibía um surto era o focado, quando interrompia o *display* por 1 minuto a filmadora era voltada ao próximo indivíduo que exibía um surto de autolimpeza.

É importante ressaltar que as observações não buscaram seqüenciar os comportamentos, mas sim registrá-los para que fossem geradas as seqüências probabilísticas por EthoSeq (ver

item 3.5). O programa EthoSeq utiliza uma matriz de primeira ordem para gerar os encadeamentos possíveis para um determinado universo de informação (comportamentos observados). Ou seja, o *software* busca a relações existentes entre dois atos (transições de primeira ordem) e não em seqüências pré-determinadas pelo observador.

3.4. Análise das filmagens

3.4.1 Transcrições

Os comportamentos de autolimpeza, capturados pelas filmagens, foram transcritos através da exibição em programa para edição de vídeo para microcomputadores. A facilidade de aquisição de equipamentos digitais facilita enormemente esse tipo de pesquisa. *Softwares* gratuitos de edição digital de vídeos permitem observar surtos compostos e muito velozes, sem a complexidade e custo de uma ilha analógica de edição.

As transcrições foram feitas através da observação do comportamento exibido na tela em velocidade reduzida e transcrito para o papel a fim de não desviar demais a atenção do observador. As transcrições poderiam ser feitas diretamente nos protocolos de entrada de EthoSeq, mas empiricamente foi constatado que isto gera confusão no momento de registrar os mnemônicos devido à quantidade de informação e ao ruído

existentes, que provocam o desvio da concentração do observador.

Alberts (1996) considerou cada movimento envolvido na autolimpeza facial como uma categoria comportamental. No presente estudo foi adotada a metodologia empregada por De Quadros (2002), que é contada uma categoria de autolimpeza quando a ave transpõe da posição de observação (OBS) ou de uma parte do corpo para outra. Uma ave pode permanecer tempo considerável (3-5 minutos) realizando a limpeza em uma só região do corpo, neste caso foi registrada somente uma categoria.

3.5. Análises

3.5.1. Análises das seqüências

Segundo Peixoto (2002), os métodos atualmente utilizados para investigar os padrões de encadeamento dividem-se em: (a) aqueles que investigam as dependências seqüenciais do encadeamento comportamental e, (b) aqueles que consideram a organização do sistema comportamental como um sistema de diferentes rotinas, cada rotina constituída por um conjunto de atos (ou eventos comportamentais), coordenadas para executar certa função.

Uma seqüência comportamental é a sucessão de comportamentos exibidos e pode ser vista como um processo estocástico. A transcrição das seqüências de eventos comportamentais discretos é apenas uma forma simplificada de análise do comportamento. Esta ótica pode ser útil para entender as associações entre comportamentos que não são observáveis sem uma análise criteriosa.

Uma forma de análise muito usada para representar as seqüências comportamentais é a matriz de transição de primeira ordem (Tabela I), que representa as transições entre as categorias do catálogo de categorias comportamentais. Transições de primeira ordem são aquelas que o evento posterior é dependente do evento anterior. A matriz é representada pelo arranjo de dois eventos; um caminho é uma seqüência de dois eventos, no qual o segundo evento de um caminho é o próximo evento do caminho seguinte. Os eventos precedentes são colocados nas linhas e as colunas representam os eventos subseqüentes que ocorrem em uma seqüência, sendo gerada uma matriz de probabilidade condicional. Probabilidade condicional é aquela a qual as transições absolutas refletem a freqüência individual dos comportamentos, ou seja, a probabilidade de um comportamento ocorrer em função da ocorrência de outro comportamento. A probabilidade de um caminho, dada uma matriz de transição de primeira ordem, pode ser calculada por: $P(A,B,C,D) = p(A) p(B/A) p(C/B) p(D/C)$

onde: $p(A)$ é a probabilidade incondicional do ato A,

$p(B/A)$ é a probabilidade condicional do ato subsequente B dado o ato precedente A, etc.

Uma característica necessária para o estudo do comportamento através das matrizes de transição é a condição estacionária do comportamento, ou seja, que as probabilidades de transição não variem com o tempo (Bekoff, 1977; van der Heijen, *et. al.*, 1990).

Tabela I - Matriz de transição de primeira ordem hipotética. O valor de cada célula refere-se à quantidade de vezes que uma categoria transitou pela outra. Os zeros significam que não houve transição.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l
a	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
b	0	0	0	1	0	0	5	1	0	0	0	0
c	0	0	0	0	6	0	4	0	0	0	0	0
d	0	0	1	0	1	0	1	4	0	0	0	0
e	3	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
f	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0
g	0	2	4	0	1	2	0	11	0	0	0	1
h	5	0	1	6	4	1	4	0	0	5	0	0
i	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0
j	0	0	0	1	1	0	2	1	0	0	1	0
k	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0
l	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Uma matriz de transição pode ser analisada em termos de associação seqüencial ou em termos de associação temporal, dependendo dos objetivos das análises e de como se organizam no tempo e na seqüência em relação aos efeitos seqüenciais ou aos estados motivacionais internos (Slater, 1973).

3.5.2. Análise através do método DITREE

Um método possível para encontrar um provável arranjo interno de comportamentos pode ser o das árvores orientadas (DITREE), implementado por Sato (1984) no algoritmo MRDITREE (*Most Reliable Directed Trees based on Graph Theory*).

MRDITREE é um algoritmo baseado na Teoria dos Grafos que é capaz de compor seqüências de comportamento probabilísticas que ocorrem acima do acaso. Este método permite entender relações entre comportamentos que tenham um padrão de funcionamento. A contribuição deste tipo de análise está no fato de poder entender o arranjo seqüencial das interações e a relação existente entre os comportamentos de forma probabilística, gerando caminhos mais prováveis entre as categorias que transitam entre si. MRDITREE mostra exatamente isso, faz uma síntese da probabilidade de ocorrência seqüências das categorias comportamentais, exibindo esta informação em forma de árvore, o que facilita a observação das relações seqüenciais entre os comportamentos (Sato, 1991; Cromberg, 1995; Alberts, 1996).

O software analisa as matrizes de transição de primeira ordem e as converte em matrizes de probabilidade condicional. Analisando as associações entre os eventos comportamentais (Sato, 1991).

A partir das matrizes (de transição e de probabilidade condicional), o algoritmo gera árvores orientadas (Figura 13) que permitem observar como os eventos são organizados seqüencialmente e a probabilidade dos caminhos. As árvores orientadas são representações mais simplificadas obtidas eliminando a informação redundante, no caso, um evento comum a dois pares de eventos. Exemplo: (A, B, C, D) é uma representação simplificada dos caminhos ((A, B), (B, C), (C, D)), ou seja, é um caminho elementar. Para a representação de um caminho elementar, um comportamento é representado apenas uma vez. Deste modo, o caminho (A, B, A, D) não é elementar porque A é representado duas vezes (Sato, 1991). Sato (1991) e Cromberg (1995) justificam o uso das matrizes de transição de primeira ordem: as matrizes de transição de primeira ordem são relativamente simples de se analisar; existem vários modelos de análise para estas matrizes; o número de eventos na seqüência empírica é normalmente insuficiente para suportar análises estatísticas das ordens mais elevadas; na maioria das seqüências comportamentais, dependência de primeira ordem constitui o aspecto mais importante e muitas vezes o único da seqüência; mesmo que a seqüência apresente dependência de ordem superior, a matriz de primeira ordem, ainda assim, terá utilidade no momento de uma análise da estrutura primária da seqüência (Peixoto, 2002; Izar et al., 2004; Izar, et al., 2005 e Japyassu et al., 2005).

Figura 14 - Um exemplo de árvore orientada (DITREE) hipotética. Esquematização de uma DITREE, baseada na matriz de transição de primeira ordem (tabela I) e matriz de probabilidade condicional. Nesse diagrama, a seria o elemento-fonte (a primeira categoria) e as categorias no final dos ramos seriam os elementos-destino. A coluna lateral à esquerda da árvore indica a probabilidade dos caminhos.

Para selecionar apenas caminhos de máxima probabilidade, o algoritmo MRDITREE tende a preservar apenas relacionamentos mais fortes. Cada evento de um catálogo comportamental é representado apenas uma vez no diagrama gerado e pode ser colocado na posição de origem, ou seja, cada evento pode ser a raiz de uma árvore. Assim, se N é o número de eventos comportamentais de um catálogo de categorias, N será o número

de eventos-raiz (Alberts, 1996; Izar et al., 2004;). O número de eventos comportamentais necessários para gerar árvores orientadas confiáveis é, segundo Alberts (1996), expresso pela fórmula $Nm = Nc^2.5$. Sendo Nm o número mínimo de eventos comportamentais, Nc o número de categorias e 5 é uma constante.

A análise de associação seqüencial inicia-se com teste de independência para as matrizes de primeira ordem. Se o modelo é rejeitado, é possível detectar as transições significativas examinando as células (ver método de Colgan e Smith, 1978, Fagen e Young, 1978, Fagen e Mankovitch, 1980 e van Hooff, 1982; Sato, 1991). Abrindo mão da manipulação de variáveis, adentra-se na aproximação observacional que é indutiva, não experimental e multivariada, procurando elucidar e descrever padrões variados, em vez de testar uma hipótese *a priori*.

3.5.3. Análise através do programa EthoSeq

O software EthoSeq foi usado neste tese para conseguir a lista de seqüências que darão originaram aos caracteres filogenéticos. EthoSeq gera as seqüências probabilísticas através das árvores orientadas, buscando as seqüências com mais elementos possíveis. Alberts (1996) usou algoritmo

MRDITREE desenvolvido por Sato (1984) para propor filogenia de felídeos usando a autolimpeza, que é o mesmo método que o software EthoSeq utiliza para construir seqüências, pois, o algoritmo MRDITREE foi implementado de forma a dar origem ao software EthoSeq. EthoSeq traz alguns diferenciais como, opção de uma listagem somente das seqüências mais possíveis, a busca das seqüências construídas no conjunto de dados e a interatividade com programas estatísticos mais comuns - Statistica, SPSS e Exel (De Quadros, 2002). Alberts decompôs as seqüências probabilísticas encontradas pelo método Dintree manualmente, retirando o último elemento da seqüência até formar díades e depois retirava o primeiro elemento da seqüência original até formar díades novamente. O programa EthoSeq não segue o mesmo método de decomposição de seqüências. EthoSeq procura apenas as seqüências mais prováveis, quando encontradas seqüências menores que compõem uma maior, o software a entende como uma outra seqüência independente da seqüência maior. Após este procedimento, EthoSeq verifica a presença de cada uma das seqüências nos dados originais.

Além de construir uma matriz com as seqüências probabilísticas, o software dispõe na matriz informações como: quantas vezes uma seqüência apareceu no conjunto de dados, quantas vezes se repetiu em cada espécie e em que seqüência do arquivo de entrada a seqüência probabilística pode ser encontrada (para uma revisão sobre método DITREE e EthoSeq ver

Alberts, 1996; De Quadros, 2002; De Quadros et al., 2003; Izar et al., 2004; Japyassu et al., 2003; Izar, et al., 2005 e Japyassu et al., 2005). O apêndice I apresenta um pequeno tutorial para a utilização de EthoSeq.

3.5.4 Análise com o programa PAUP

As seqüências probabilísticas foram transformadas em dados binários (de presença e ausência) e analisados pelo programa PAUP (*Phylogenetic Analysis Under Parsimony* - Swofford, 2003). PAUP é um software comumente usado em análises filogenéticas e está disponível no website <http://www.lms.si.edu/>.

A matriz binária foi obtida através da conversão de todos os valores diferentes de 0, que serão transformados em 1, assim foi gerada uma matriz de 0 e 1. Essas seqüências da matriz binária serão transpostas de colunas para linhas separadas por espaços simples. Esta fase é importante e não há um programa ou macro de programa para transformação de seqüência de eventos em ausência e presença. Empiricamente foi possível constatar que o erro humano gerado durante a conversão é freqüente e, por conseqüência, distorce toda a análise seguinte.

A análise filogenética foi feita pelo algoritmo de busca exata *Branch and bound*, desenvolvido por Hendy e Penny (1982). Neste algoritmo todas as árvores candidatas à melhor árvore

são testadas. As árvores que representam soluções subótimas são rejeitadas. A partir desse método o algoritmo aproveita as árvores que economizam mais passos, ou seja, mais parcimoniosas.

A verificação do sinal filogenético foi realizado através de dois testes: 1) Teste de permutação (PTP - *Permutation Test Probability*), proposto por Faith e Cranston (1991) implementado no programa PAUP. Através de uma planilha foram confeccionados gráficos com os valores da frequência dos comprimentos das árvores nas réplicas (Schneider, 2003); 2) teste G1 foi realizado no PAUP e faz uma amostragem ao acaso computando o comprimento das árvores resultantes dos dados da análise (Hillis e Huelsenbeck, 1992; Sokal e Rohlf, 1995; Schneider, 2003).

Foi usado o teste *Bootstrap* que verifica a confiança na topologia da árvore. Os escores das testagens foram apresentados nas topologias. A base das análises consiste em uma reamostragem simples com reposição pseudo-aleatória dos dados. O objetivo é encontrar combinações que permitam revelar a consistência interna dos dados (Russo *et al.*, 2004).

4. Resultados e discussão

4.1 As aves e os eventos comportamentais

A fase naturalística deste trabalho foi a que demandou maior tempo de execução. Suas características intrínsecas reveladas pelo papel do observador exposto às condições ambientais compõem um desafio à construção de métodos observacionais capazes de distinguir, registrar e analisar eventos comportamentais relacionados a uma classe específica de comportamento, que no caso é autolimpeza.

Neste estudo foram registrados 3.644 eventos comportamentais, distribuídos conforme a tabela abaixo.

Tabela 2 exibindo os eventos capturados por espécie e a quantidade de exemplares amostrados. Pode-se observar que a quantidade de eventos está abaixo da amostra estipulada pela fórmula $Nm=Nc^2.5$. Outro elemento que se nota é a presença de amostragens feitas de apenas um exemplar - no caso de *Trigonoceps occipitalis* e *Gypohierax angolensis*.

Espécies	Quantidade de eventos	Exemplares	Gênero
<i>Ardea alba</i>	739	4	?
<i>Coragyps atratus</i>	634	9	?
<i>Buteo albicaudatus</i>	449	2	Macho e fêmea
<i>Trigonoceps occipitalis</i>	671	1	Fêmea
<i>Gypohierax angolensis</i>	553	1	Macho
<i>Milvago chimachima</i>	406	4	?
<i>Harpia harpyja</i>	357	8	4 fêmeas 4 machos

Na Figura 15 são apresentados os conjuntos de eventos obtidos por este estudo e por De Quadros (2002). Pode-se observar uma oscilação relevante entre o número de eventos entre as espécies observadas. Para táxons *Aix sponsa* (Anseriformes: Anatidae), *Platalea ajaja* (Ciconiiformes: Threskiornitidae), *Eudocimus ruber* (Ciconiiformes: Threskiornitidae) e *Sarcohamphus papa* (Falconiformes: Cathartidae) foi registrado um número próximo de eventos. Os outros táxons comparativamente não apresentaram grandes oscilações nos escores de eventos registrados. Como o período de observação foi o mesmo, abarcando condições ambientais semelhantes entre as observações e os horários de registro de comportamentos para as diferentes espécies são equiparáveis, pode-se inferir que condições intrínsecas aos animais contribuam para os resultados demonstrados pela Figura 15.

Figura 15 - Gráfico demonstrando a quantidade de eventos comportamentais por espécie utilizada na análise seqüencial. Às aves observadas neste estudo somam-se neste gráfico aquelas estudadas por De Quadros (2002). As colunas representam o total de eventos observados para cada espécie.

A relação entre o número de exemplares que participaram do estudo com a quantidade de eventos capturados para cada espécie é exibida na Figura 16. O gráfico compara o total de eventos observados para cada espécie e os indivíduos usados neste estudo e da literatura, somando treze espécies. Pode-se observar que nem sempre muitos indivíduos produziram muitos eventos. Na Figura 16 as espécies com número indivíduos estudados com quase o dobro da média - *Coragyps* e *Harpya* - não produziram muitos eventos. Isto significa que cada espécie possui um padrão de exibição de comportamentos de autolimpeza. Uma exceção talvez deva ser feita às espécies *Platalea ajaja* e *Eudocimus ruber*. Ambos pertencentes à mesma ordem e família. Aparentemente conjuntos próximos de exemplares estudados em um mesmo período produziram um *pool* semelhante em quantidade de eventos comportamentais de autolimpeza. A mesma semelhança não

foi observada para outros grupos-irmãos, como Cathartidae (*Coragyps*, *Vultur* e *Sarcoramphus*) e Accipitridae (*Buteo*, *Buteogallus* e *Harpia*). As duas espécies de abutres comporam um cenário próximo ao registrado para os threskiornitídeos, ou seja, exibiram paridade de eventos e em um mesmo período de observação e idêntico número de indivíduos. Uma questão a ser levantada é a elevada frequência de autolimpeza observada em *Aix sponsa*. Apenas dois indivíduos produziram o maior registro de todas as espécies estudadas. Este animal necessita da autolimpeza para impermeabilizar as penas com cera produzida pela glândula uropigeana. Os outros animais aquáticos possuem essa estratégia, contudo o deslocamento pela água é muito inferior àquele realizado pelo pato-da-carolina (*Aix sponsa*), daí a necessidade constante de impermeabilização das penas deste pato.

Figura 16 - Gráfico exibindo a relação entre os eventos comportamentais registrados e indivíduos que formaram o grupo amostral. A linha tracejada e os números em negrito representam o número de indivíduos estudados e as colunas o total de eventos observados para cada espécie.

A captura de eventos comportamentais seguiu as estratégias de observação desenvolvidas por De Quadros (2002) – ver Método. As observações revelaram um padrão de maior intensidade da autolimpeza em períodos mais quentes para as aves de rapina (inclusa neste termo está a Família Cathartidae), compreendido entre 10 h e 15 h. No caso do Zoológico de São Paulo a alimentação dos rapinantes ocorria entre 13 h e 15 h. Este procedimento provocava a diminuição dos surtos de autolimpeza, uma vez que a atenção era voltada completamente para o alimento.

Antes da elaboração do estudo foi aventada a possibilidade do aumento de surtos de autolimpeza após a alimentação das aves, tal fenômeno não foi comprovado. A autolimpeza nos

mamíferos após a alimentação, como observou Alberts (1996) em seu estudo com felinos, aumenta consideravelmente, surgindo uma boa oportunidade para capturar eventos de autolimpeza. Nas espécies que foram estudadas em cativeiro - *Trigonoceps occipitalis*, *Gypohierax angolensis*, *Harpia harpyja*, *Buteo albicaudatus* e *Milvago chimachima* -, ocorre exatamente o contrário, deixaram de exibir comportamentos comuns durante o período que precede o fornecimento de alimento (quando há a agitação em outros recintos em função do alimento).

Nos mamíferos a autolimpeza após a alimentação compõe um elemento importante para a manutenção da homeostase do animal. Após a ingestão do alimento o animal exibe a autolimpeza como inibidor do estresse e excitação provocados pela presença de alimento e seu consumo.

As aves em cativeiro observadas neste estudo manifestavam excitação à presença do tratador na forma de cessação completa das atividades e agitação intensa no portão de acesso ao recinto, através do qual era fornecido o alimento. Foi comum a observação de surtos de autolimpeza interrompidos pela presença do tratador com ou sem alimento sendo transportado. Este tipo de condicionamento pode interferir nas observações, não somente na forma de cessamento dos comportamentos, mas também de orientação dos mesmos através do reconhecimento das rotinas impostas pela administração do zoológico, que neste caso seria o período de distribuição de alimento. Ou seja, justamente nos períodos de maior intensidade de surtos, era

oferecido alimento e após a oferta havia o cessamento de surtos.

Uma outra observação cabe a um tipo de ruído ambiental que influenciou a captura de comportamentos de autolimpeza: a presença dos visitantes do zoológico. As observações foram realizadas preferencialmente em dias que o zoológico é fechado à visitação. Contudo, para aproveitar as condições ambientais favoráveis (temperatura quente, sem vento, com condições de luminosidade propícias) algumas observações foram realizadas em dias de visitação pública. A presença de público afeta o comportamento do animal em cativeiro. Mesmo animais que nasceram em cativeiro exibem comportamentos de alerta quando visitantes se aproximam do recinto. Os animais provenientes de captura (como *Milvago chimachima*) exibem altos níveis de estresse - manifestados pelas intensas tentativas de fuga do recinto - quando detectavam a presença de pessoas agitadas verbalizando.

Duas espécies estudadas não são encontradas em cativeiro no zoológico: *Ardea alba* e *Coragyps atratus*. A garça-branca-grande (*Ardea alba*) é encontrada com frequência nos recintos de outros animais e facilmente observável, pois está habituada à presença humana. Além disso, as filmadoras facilitaram a observação à distância. Os indivíduos da espécie *Ardea alba* exibiram longos surtos e amplos períodos sem atividade. A observação desta espécie foi oportunista, pois sua capacidade de locomoção, por não ser animal da exposição do Zoológico de

São Paulo, induzia o deslocamento por longos trajetos do pesquisador, com considerável dispêndio de tempo que poderia ser aproveitado para observação em cativeiro, em função das condições propícias. Contudo, pode ser verificado que os surtos de autolimpeza de *Ardea* manifestavam-se de maneira equânime durante o dia, sendo possível a captura de surtos de autolimpeza independente do horário de observação.

As condições climáticas também influenciaram as observações. Temperaturas amenas e vento inibiram a atividade das aves. Foi comum a filmagem de animais durante duas horas com menos de uma dezena de comportamentos de autolimpeza em condições climáticas representadas por temperatura amena e vento abundante. Os animais que aparentemente são mais afetados são aqueles em liberdade, como o urubu-comum (*Coragyps atratus*) e a garça-branca-grande (*Ardea alba*). Silva e Costa (2005) também encontraram dificuldades em registrar comportamentos de crocodilianos em cativeiro durante temperaturas amenas, aumentando a atividade comportamental em períodos mais quentes do dia.

Foi comum observar bandos de urubus (*Coragyps atratus*) com mais de vinte indivíduos, pois este animal vive em grupos. A formação de grandes grupos (dezenas de indivíduos) deste animal não favorece a observação de autolimpeza, uma vez que o nível de interação intra-específica é muito elevada, aumentando a interrupção dos surtos e o deslocamento dos indivíduos, gerando uma mudança constante de foco da filmadora

e do observador. Esta constante movimentação limitou a quantidade de eventos comportamentais observados para cada indivíduo, promovendo o registro de surtos curtos e possivelmente com maior amplitude de ruído informacional. Entre os meses de julho e novembro ocorre intensa atividade ligada à corte, com demonstrações de acrobacias aéreas típicas da corte e comportamento agonístico em terra, transformando o registro de autolimpeza mais limitado do que dos animais em cativeiro.

Dos animais em cativeiro a captura de comportamento de autolimpeza procedeu de forma linear. Os animais que possuem longos intervalos (horas) entre os surtos - harpia, *Harpya harpija* e o gavião-do-rabo-branco, *Buteo albicaudatus* - mantiveram uma regularidade de atividade durante as observações. O abutre-careca, *Trigonoceps occipitalis*, e o abutre-do-coqueiro, *Gypohierax angolensis*, demonstraram longos períodos sem autolimpeza e nos momentos mais quentes do dia exibiram intensa atividade com intervalos curtos (dez minutos ou menos) durante os surtos. O gavião-pinhé, *Milvago chimachima*, demonstrou ser uma exceção à linearidade de comportamentos esperados para espécies em cativeiro. Esta espécie estava exposta ao público em um recinto ocupado por mais duas espécies, o urubu-rei, *Sarcoramphus papa*, e pela águia-pescadora-africana, *Haliaeetus vocifer*. A mescla de espécies diferentes em um mesmo recinto, com intensa interação inter-específica, e constantes comportamentos direcionados à

fuga tornou truncado o registro de comportamentos de autolimpeza. Os exemplares de *Milvago chimachima* estudados foram adquiridos pelo zoológico através da apreensão de animais traficados ou que se acidentaram de alguma forma, sendo conduzidos ao zoológico, portanto que viviam em liberdade. No decorrer do estudo todos os indivíduos de *Milvago chimachima* morreram.

4.2 As seqüências probabilísticas

A partir do registro de comportamentos de autolimpeza foram geradas matrizes de primeira ordem e a partir delas matrizes de probabilidade condicional (para detalhes sobre as matrizes ver Método). As matrizes de probabilidade condicional originam as árvores orientadas de máxima probabilidade que delas, por fim, foram extraídas as seqüências probabilísticas de autolimpeza.

As análises dos comportamentos de autolimpeza das sete espécies de aves resultaram em uma matriz com 1.339 seqüências comportamentais probabilísticas obtidas por Ethoseq. A junção entre os dados comportamentais de De Quadros (2002) e os obtidos pelo presente estudo, ou seja, os 3.644 eventos comportamentais mais os 7.956 para sete espécies de De Quadros resultou em um total de 11.620 eventos e 3.190 seqüências probabilísticas para as treze espécies de aves - a harpia é

uma espécie comum a ambos os estudos, sendo contabilizada apenas uma vez no conjunto de espécies estudadas.

As 3.190 seqüências probabilísticas encontradas na análise dos 11.620 eventos das treze espécies de aves representam cadeias de eventos comportamentais possíveis para os grupos estudados. Algumas das seqüências são encontradas especificamente em uma determinada espécie, como:

- [ACE, LIT, LCD, AST, EMA, SAC, SCL, CBT], seqüência probabilística encontrada somente em *Buteogallus meridionalis*;
- [EMA, SAC, SCL, CBT, ECA, NAL, ACA], presente somente em *Vultur gryphus*;
- [SAC, SCL, CBT, ECA, NAL, OBS, SAC], seqüência exclusiva de *Harpia harpyja*.

Outras seqüências probabilísticas são comuns a muitas espécies, como:

- [OBS, AUR, OBS], seqüência ausente somente em *Ardea alba*;
- [OBS, APV, OBS], ausente em *Ardea alba* e *H. harpyja*.

É uma tendência que as maiores seqüências sejam encontradas em poucas espécies, ou em uma única, e que as seqüências menores sejam comuns a várias espécies. Seqüências menores têm maior probabilidade de ocorrência e as maiores têm menor probabilidade. Este tipo de resultado é o esperado para este tipo de análise e reflete a coerência interna do método

probabilístico e maior confiabilidade nos resultados obtidos através dele.

As seqüências probabilísticas representam uma síntese dos comportamentos vinculados à autolimpeza das aves estudadas, e desta síntese alguns pressupostos podem ser levantados antes da discussão da análise filogenética:

- a) O registro de comportamentos de autolimpeza abarcou um amplo período de observação (cerca de dois anos) o que coloca em relevância a influência do ambiente sobre a coleta, uma vez que as condições ambientais são heterogêneas;
- b) As espécies *Trigonoceps occipitalis*, o abutre-careca, e *Gypohierax angolensis*, o abutre-do-coqueiro, foram representados no estudo somente por um exemplar de cada táxon (revelado na Tabela 2). Isto pode ser um fator complicador para análise comportamental quando compreendida a relação existente entre as motivações individuais e exibição de comportamentos;
- c) O condicionamento dos animais a certas rotinas administrativas, como no caso do fornecimento de alimento em períodos específicos e diários, poderia orientar os comportamentos, orientando as análises das seqüências;
- d) A influência de interações inter e intra-específicas poderia provocar aumento do ruído informacional na análise seqüencial;

Os tópicos acima relacionados revelam nuances que podem comprometer estudos que utilizam comportamento como fonte de caracteres filogenéticos. No caso do presente trabalho, a reconstrução da filogenia faz parte de seus objetivos, como também o faz a testagem do método envolvido para conhecer os possíveis entreves que podem ser encontrados neste tipo de estudo naturalístico.

Partindo do pressuposto acima, é importante encontrar e expor as falhas do estudo para que as próximas composições sejam mais apuradas.

A questão colocada acerca da diluição dos eventos ao longo do tempo tem um valor relativo quando entendido como problema metodológico. Neste estudo o objetivo não foi buscar seqüências ao longo do tempo e sim seqüências sem o contingente cronológico. O método procura seqüências de eventos acima do acaso e a influência do ambiente sobre a coleta de dados seria mais intensa se todos os eventos comportamentais fossem registrados em um curto período e ao mesmo tempo. Em um momento no qual o clima manifestasse uma tendência a ser mais ameno seriam esperados menos comportamentos de autolimpeza. Não são conhecidos padrões de autolimpeza orientados por fatores climáticos para estes organismos. No intuito de contornar este possível problema as observações foram diluídas.

A coleta de comportamento de um único exemplar das espécies *Trigonoceps occipitalis* e *Gypohierax angolensis* foi motivada

pelo fato destes indivíduos serem os únicos em exposição em zoológicos brasileiros. Possíveis problemas de registro de comportamentos são continuamente apontados como visto na introdução deste estudo, mas no contexto específico do método usado este tipo de abordagem é coerente. A oportunidade de estudar estes animais compôs um panorama de relevante importância na fase etológica deste trabalho, uma vez que os táxons representam grupos de pouco consenso quanto à sua classificação e evolução (ver Seibold e Helbig, 1995; Wink, 1995; Lerner e Mindell, 2005; Johnson *et al.*, 2006). O fato das seqüências serem extraídas de apenas um exemplar não constitui uma refutação ao método ou aos resultados encontrados. Dentre as justificativas apresentadas como benefício do método está a amplificação do sinal filogenético. Uma vez detectado o sinal filogenético na estrutura analisada, entendida como sendo as seqüências de autolimpeza, o *software* potencializa a informação disponível na tentativa de deixá-la mais evidente. Se estes indivíduos possuem informação filogenética disponível em seus surtos de autolimpeza, ainda que mesclado com variação individuais deste comportamento, EthoSeq irá ampliá-la. O teste desta argumentação foi feito através da análise filogenética resultante do alinhamento das seqüências e comparação com outras filogenias. Para uma revisão sobre métodos que usam otimização de seqüências comportamentais veja: Abbott (1995), Dugatkin (2001), Hay *et*

al. (2003), van de Aalst *et al.* (2003), Dasutter-Grandcolas e Robillard (2003) e Robillard *et al.* (2006).

O condicionamento dos animais às rotinas do zoológico é um elemento que deve ser esperado ao realizar estudos em cativeiro. O comportamento é a interface do potencial genético do animal com o meio ambiente, então é natural que a ave se ajuste às situações que possuem relevância como a alimentação. Neste cenário que se compõe, as aves ajustam seu comportamento - ou nascem nesta rotina ou são inseridas nela -, e os métodos aplicados para extrair o sinal filogenético visam obter um padrão que possa ser estudado. No que se refere ao conceito de homologia, fundamental para uma análise filogenética, os comportamentos só podem ser considerados propícios quando apresentam um padrão, revelando uma estrutura e comum aos táxons. A idéia de desmembrar as seqüências em busca da redundância (amplificação ou otimização) de informação visa exatamente revelar uma situação na qual as variações individuais são suprimidas e o padrão da espécie é revelado. Esta hipótese foi testada na reconstrução filogenética.

As interações intra e inter-específicas podem gerar registros de comportamentos com seqüências muito curtas. Os métodos utilizados por De Quadros (2002) não revelaram a nuance que surtos truncados, com muitas interrupções, não produzem bons dados. O critério usado para registrar comportamentos das aves em cativeiro foi o mesmo que o usado para as aves em liberdade. Ou seja, quando o surto de um

indivíduo era interrompido, a filmadora era direcionada para um outro indivíduo que estivesse exibindo um surto (ver Método). Das duas espécies em liberdade que foram estudadas, o urubu-comum (*Coragyps atratus*) manifestou uma ampla gama de interações intra-específicas originando surtos curtos e interrompidos pelas interações. O mesmo aconteceu com espécie gavião-pinhé (*Milvago chimachima*), porém esta espécie estava na exposição do Zoológico de São Paulo. Em ambas as situações o problema era as múltiplas interações. Os métodos utilizados neste estudo, como já mencionado, buscam padrões de comportamento, é possível que a produção de dados com pequenos surtos realmente provoquem mais ruído do que informação na análise filogenética, porém os trabalhos feitos até então com esses métodos não demonstraram fragilidade ao serem utilizados surtos interrompidos para a análise filogenética.

Apesar dos problemas encontrados para o registro de comportamentos, a análise probabilística prevê que níveis de ruído informacional possam ocorrer e que somente as seqüências mais prováveis (com menos ruído) prevalecem nestas representações probabilísticas.

A idéia de geração de seqüências comportamentais baseadas em análise estocástica, com a finalidade de transformá-los em caracteres filogenéticos promove alguns benefícios que foram usados para contrapor os problemas de ordem naturalística encontrados:

- As seqüências probabilísticas selecionadas para compor a

análise são somente aquelas que ocorrem acima do acaso, isto limita o nível de ruído e possíveis problemas em análises futuras. A desconstrução das seqüências até o nível de díades é um meio de amplificar a informação;

- EthoSeq procura as seqüências mais prováveis na base de dados antes de torna-las disponíveis no arquivo de saída, desta forma, apenas as seqüências reais, ainda que decompostas, são analisadas. Mesmo as menores partes das seqüências são usadas somente quando existem no conjunto de dados;
- O método dispõe uma grande quantidade de seqüências, que originam igual quantidade de caracteres. É de se esperar que muitos caracteres possam gerar muitas árvores igualmente parcimoniosas na análise filogenética. No caso das árvores elaboradas com base em caracteres comportamentais, amplificados ou não, a tendência é encontrar poucas ou uma árvore mais parcimoniosa. Desta forma, as seqüências de comportamento parecem se organizar de maneira muito congruente nas reconstruções filogenéticas e a quantidade de caracteres não compõe um problema em si;

Como arrazoadado da discussão acima proposta é possível compor um panorama de obtenção de informação comportamental através de seqüências da autolimpeza. Problemas de ordem naturalística podem gerar ruído informacional, mas a tendência

é que o método probabilístico disponha ao pesquisador uma poderosa ferramenta de manipulação da informação obtida. Este conjunto de métodos produz uma grande gama de tipos de análises e no estágio das seqüências probabilísticas é possível estudar questões voltadas ao indivíduo ou ao grupo de indivíduos e não somente de arranjos comportamentais inter-específicas, como foi a prática deste estudo (veja Oden, 1977; Fagen e Young, 1978; Izar, 1994 e 1999; Cromberg 1995; Peixoto, 2002; Robillard et al., 2006).

4.3 Caracteres filogenéticos e topologias

A primeira etapa desta análise consiste em averiguar a coerência das árvores filogenéticas geradas para as sete espécies de aves que foram observadas durante o estudo de campo.

Foram encontradas nesta análise feita por meio de EthoSeq 1.339 seqüências probabilística que foram consideradas como caracteres filogenéticos e depois de transformados em caracteres binários. Estes caracteres foram analisados por PAUP (ver Método), utilizando o algoritmo *Branch and Bound*. Foi gerado o cladograma mais parcimonioso (Figura 17) com 1.704 passos, CI=77 e RI=37. O teste *Bootstrap* com 100

réplicas apresentou valores de 100% nos primeiros ramos mais ancestrais e 79% e 72% para os ramos terminais

A análise dos índices demonstra uma árvore bastante consistente e com satisfatórios níveis de probabilidade de refletir a evolução dos táxons estudados. Por outro lado, do ponto de vista da análise topológica, a constituição de um agrupamento gera desconfiança quanto ao resultado obtido: o clado *Harpia-Milvago*. *Milvago* é um falconídeo e sua posição como grupo-irmão de um accipitrídeo não causaria problemas se não existissem outros accipitrídeos em análise. Este item exhibe a incongruência topológica neste ramo específico. No entanto, entre uma grande quantidade de árvores possíveis, apenas uma revelou ser a mais parcimoniosa.

Do total de 1.339 caracteres PAUP considerou informativo somente 431. Este escore pode parecer um elemento de descrédito para uma análise filogenética, porém não o é. É possível que estes caracteres tenham sido orientados durante a evolução da autolimpeza destes organismos, e que realmente tenham um forte relacionamento entre si como estruturas evolutivas.

Do ponto de vista topológico a árvore contrapõe a hipótese apontada por Sibley e Ahlquist (1990) e Lerner e Mindell (2005) as quais afirmam que a Família Accipitridae é mais próxima das águias-pescadoras (Pandionidae). O cladograma (Figura 17) apresenta o táxon *Ardea alba* e *Coragyps atratus* como grupos isolados e os Falconiformes como um clado coeso.

Contudo, *Trigonoceps* aparece como um grupo mais primitivo em relação a *Gypohierax*, não corroborando as hipóteses levantadas no item 1.3 deste estudo.

É prudente aventar a possibilidade desta árvore conter uma forte incongruência por causa da coleta dos dados do falconídeo, como apontado no item 4.1. A análise do cladograma levantou a possibilidade de ser um táxon pouco informativo, o que norteou à decisão referente à exclusão da espécie nas próximas análises.

As demais espécies que fizeram parte da análise estão dispostas nas árvores apresentadas no decorrer deste tópico.

Figura 17 - As relações filogenéticas obtidas para as sete espécies de aves estudadas. Os táxons *Ardea alba* e *Coragyps atratus* aparecem isolados, enquanto que outros táxons exibem um proximidade filogenética. Os escores nos ramos internos são baseados no teste *Bootstrap* com 100 réplicas.

Com o intuito de conseguir mais informação sobre a evolução dos organismos estudados, os dados obtidos por De Quadros (2002) foram somados a esta análise. Todos os procedimentos com EthoSeq e PAUP foram executados novamente para que os programas pudessem gerar novos modelos de análise para comparação entre todos os táxons.

Como resultado desta fusão dos dados dos sete táxons foram encontrados 3.190 caracteres para as treze espécies. E destes caracteres foi gerada uma única árvore mais parcimoniosa. A árvore encontrada (Figura 18) possui 6.065 passos, $RI=0,44$ e $CI=0,51$. PAUP encontrou 2.617 caracteres informativos para a análise de parcimônia. Os testes *Bootstrap* e *Jackknife* com 100 e 1.000 réplicas exibiram escores robustos (acima de 95%) em quatro ramos, outros quatro apresentaram escores moderados (70-84%) e um ramo com escore fraco (51 a 69%).

Apesar de CI e RI evidenciarem um grau moderado de homoplasias, os escores do teste *Bootstrap* exibem uma relativa confiança em alguns ramos do cladograma. Em uma análise topológica existem dois pontos de incongruência bastante evidentes: os clados *Ardea-Gypohierax-Coragyps* e *Buteo-Milvago-Trigonoceps*.

Ardea-Gypohierax-Coragyps pertencem a três famílias e (possivelmente) duas ordens diferentes. Mesmo que seja considerada a proposta de Sibley e Ahlquist (1990) para o parentesco entre Cathartidae e Ciconiiformes, não é possível explicar a composição de *Ardea* e *Gypohierax* como grupos-

irmãos. Um outro ponto de incongruência é o clado *Buteo-Milvago-Trigonoceps*, novamente grupos muito distintos aparecem unidos através de características comuns. Seguindo um parâmetro de análise baseado unicamente na topologia da árvore, sem considerar o grande número de estudos feitos sobre estes grupos, seria possível considerar uma linha correta de evolução dos organismos. Os testes estatísticos apontam segurança dos ramos, contudo, o índice de consistência revela muitas homoplasias e, portanto, concluiu-se que esta topologia, ao menos para estes ramos, não traduz a evolução dos táxons neles contidos. Uma possível argumentação para esta estrutura incongruente estaria ligada às explanações do item 4.1 sobre as observações naturalísticas e registro dos comportamentos.

Vultur, *Sarcohamphus*, *Eudocimus* e *Platalea* aparecem como táxons separados e pouco relacionados. *Vultur* e *Sarcohamphus* são membros da Família Cathartidae e, portanto, estreitamente relacionados. O mesmo acontece com *Eudocimus* e *Platalea*, que são classificados como Threskiornitidae. Ou seja, a topologia apresenta vários problemas de organização demonstrando não ser uma solução adequada para os problemas de classificação dos falconiformes.

Com o objetivo de eliminar a informação desarmônica e obter topologias aceitáveis do ponto de vista estatístico e teórico, foram testadas diversas combinações que buscaram obter o melhor arranjo de número de caracteres, escores estatísticos e

índices informativos aferidos por PAUP. O conjunto de caracteres gerado para as treze espécies foi o que mais apresentou caracteres informativos de todas as combinações e, por isso, foi usado para compor as demais árvores.

Figura 18 - Exibe as relações filogenéticas encontradas para as treze espécies de aves estudadas. Existem aqui duas incongruências que são: a posição de *Coragyps atratus* e de *Milvago chimachima*. Os valores nos ramos internos referem-se ao teste *Bootstrap* com 1.000 réplicas.

Os 3.190 caracteres geraram uma outra árvore para onze espécies (Figura 19), da qual foram excluídos os táxons *Milvago chimachima* e *Coragyps atratus* por serem entendidos como geradores de ruído. É possível que essas espécies possam revelar muito sobre a organização dos eventos evolutivos que direcionaram a filogenia de falconiformes. Contudo, aparentemente, a coleta de informações biológicas não foi

suficientemente bem sucedida para conseguir registrar eventos que pudessem originar informação consistente.

Os índices desta árvore (CI=0,53 e RI=0,44) apontam para moderados escores de homoplasias. Com 5.489 passos e 2.568 caracteres informativos apresenta um arranjo mais harmônico do que o cladograma anterior. O teste *Bootstrap* exhibe elevada consistência dos ramos, a não ser o clado *Buteo-Trigonoceps* que apresenta o escore de 52%.

Quanto aos arranjos presentes na topologia é possível observar a indicação de *Harpia* e *Buteogallus* como grupos-irmãos. Lerner e Mindell (2005) apontam para esta estreita relação entre estes táxons corroborando este clado. *Buteo-Trigonoceps* e *Ardea-Gypohierax* são apresentados como grupos-irmãos, contudo este arranjo não se sustenta. *Buteo albicaudatus* é considerado por Riesing et al. (2003) como táxon basal do gênero *Buteo* e poderia estar mais relacionado com os representantes dos abutres. Apesar desta proposta ser viável, o que o cladograma apresentado não vai de encontro com a proposta de Riesing et al. (2003), pois no cladograma (Figura 18) *Buteo* seria mais relacionado com um abutre (*Trigonoceps*) do que com as águias (*Harpia*).

Ardea-Gypohierax é outra relação problemática apresentada pelo cladograma. Segundo Seibold e Helbig (1995), Wink (1995) e Lerner e Mindell (2005) *Gypohierax angolensis* é classificado como membro da Subfamília Gypaetinae, que seria um clado mais primitivo da Família Accipitridae (ver item 1.3). Apesar de

ser uma possibilidade, a estreita relação entre *Ardea-Gypohierax* parece ser mais uma incongruência da árvore que seria justificada pela possível classificação de Ardeidae em Ciconiiformes e, portanto estaria mais intimamente relacionada a *Platalea* e a *Eudocimus*.

Vultur e *Sarcohamphus* são mostrados como grupos separados, assim como *Eudocimus* e *Platalea*, ou seja, a topologia não reflete a evolução de grupos próximos e por isso não se sustentada. Assim sendo, a tentativa de buscar de arranjos mais significativos prosseguiu até ser encontrada a próxima árvore.

Ardea alba tornou um táxon importante na análise final, pois percebeu-se a pouca clareza de suas relações evolutivas. Pela multiplicidade de pontos de vistas diferentes baseados em reconstruções filogenéticas com as mais diferentes fontes pode-se inferir sobre a complexidade deste grupo, o que ficou evidente nas próximas análises. A discussão sobre a evolução de Ardeidae por ser vista no item 1.3.

Uma visão sobre a evolução de Ardeidae permitiu seguir a idéia por meio da qual seria possível considerar *Ardea* um táxon menos relacionado a *Platalea* e *Eudocimus* do que se presumia. Por isso a próxima topologia (Figura 20) inclui *Ardea* como grupo externo na tentativa de propor que Ardeidae seja um grupo próximo, porém de orientação filogenética pouco esclarecida. Neste caso *Aix sponsa* foi retirado na análise já que representa um grupo distante dos outros grupos estudados.

Figura 19 - exibe o cladograma mais parcimonioso obtido utilizando 3.190 caracteres para onze espécies. Os valores nos ramos referem-se ao teste *Bootstrap* com 100 réplicas.

A árvore (Figura 20) propõe uma estrutura bastante interessante do ponto de vista topológico, estatístico e teórico. A partir dos 3.190 caracteres foi encontrada somente uma árvore mais parcimoniosa com 4.150 passos, $CI=0,69$ e $RI=0,47$. O teste *Bootstrap* com 100 réplicas revelou escores entre 78 e 100%, demonstrando relevância estatística dos ramos. PAUP encontrou 1.271 caracteres informativos para a análise de parcimônia. É interessante observar que apesar de haver a retirada de apenas um táxon o número de caracteres informativos decresceu a cerca da metade ao da análise anterior. Como termos absolutos isso não é relevante, pois

conforme ocorre a diminuição do número de táxons na análise a tendência é que haja a diminuição de caracteres informativos. No que se refere ao arranjo de caracteres durante a análise de parcimônia o menor número de caracteres tende a produzir menos transições (menos passos) e maior harmonia.

Figura 20 - Topologia da árvore com dez espécies. Nesta análise foi extraído o táxon *Aix sponsa*, além de *Coragyps* e *Milvago*. Os escores referem-se ao teste *Jackknife* e *Bootstrap* com 100 réplicas, respectivamente.

O cladograma acima (Figura 20) apresenta quatro pontos de bastante relevância: a) *Trionocephs* revela-se como táxon próximo a *Buteo* e menos relacionado em relação a *Gypohierax* (corrobora a proposta de Lerner e Mindell, 2005); b) *Threskiornitidae* e *Cathartidae* aparecem como grupos

estritamente relacionados; c) os táxons membros da Família Threskiornitidae exibem pouca afinidade com *Ardea*; d) *Buteo* - *Harpia-Buteogallus* é um arranjo previsto por Lerner e Mindell (2005) e Riesing *et al.* (2003).

A hipótese levantada por Wink (1995), Seibold e Helbig (1995) e Lerner e Mindell (2005) foi confirmada no que se refere às Subfamílias Aegypiinae e Gypaetinae. *Gypohierax* e *Trigonoceps* aparecem separados e, portanto, as subfamílias destes táxons não são monofiléticas. É importante observar que os táxons excluídos (*Milvago* e *Coragyps*) são aqueles que foram cogitados como problemáticos ainda na fase de registro dos comportamentos. A exclusão de *Aix* pode ser justificada pela premissa de que o melhor grupo externo é um grupo-irmão (Schneider, 2003). No início da pesquisa o táxon *Ardea* consistia na melhor forma de testar a aderência do método, pois, apesar de ser um grupo de classificação duvidosa (ver item 1.3) a organização ICNZ (2007) considera como membro de Ciconiiformes. Mais interessante que a contradição da estabelecida relação entre Ciconiiformes e Ardeidae, é a proximidade entre Cathartidae, Threskiornitidae e Accipitridae.

Slikas (1997) encontrou parentesco entre Cathartidae, Ciconiidae e Threskiornitidae utilizando dados moleculares (Hibridação de DNA) e método de distância. Apesar de conseguir uma árvore de consenso que indicou o parentesco, não havia outro grupo, como Falconiformes para comparar os resultados.

Uma provável explicação para o arranjo Threskiornitidae-Cathartidae pode ser a radiação de espécies após o evento K-T (Cretáceo-Terciário) de extinção em massa, no final do Cretáceo, *circa* 65 m. a. A. P. (Blondel e Mourer-Chauviré, 1998). A teoria conhecida como "*bottleneck*" considera a extinção da maioria das linhagens de aves e a sobrevivência de poucas ou de uma só linhagem, parecida com os Charadriiformes (para argumentação contrária veja Feduccia, 2003). Por outro lado, dados moleculares suportam que algumas linhagens de aves evoluíram no terciário *circa* 100 m.a. A.P. (Cooper e Penny, 1997). Apesar das divergentes hipóteses que tentam explicar a diversidade das aves modernas, o ponto de partida é a explosão radiativa após o evento K-T (Feduccia, 1997, 2007) que possibilitou a especiação e aparecimento de grupos modernos de aves em períodos posteriores.

A proximidade evolutiva entre Cathartidae e Threskiornitidae poderia ser entendida como consequência de uma rápida especiação ocorrida no Paleoceno, por volta de 50 m. a. A. P., evidenciada pelos fósseis mais antigos relativo à linhagem de aves modernas (Ericson *et al.*, 2006). Registros fósseis mais antigos de Cathartidae são encontrados no Eoceno, *circa* 55 m. a. A. P. (Cracraft e Rich, 1972), o que revela a possível especiação deste grupo próxima às evidências fósseis das atuais ordens de Neoaves (grupos mais recentes de aves - Figura 20), apesar de Ericson *et al.* (2006) situarem o surgimento de Cathartidae e Accipitridae no Cretáceo. Härlid

(1997) realizou uma tentativa de classificar os grupos modernos de aves (Neognathae) e grupos mais basais (Paleognathae). Para isso utilizou DNA mitocondrial e citocromo *b* de representantes sete grupos de aves (Passeriformes, Galliformes, Anseriformes, Struthioniformes, Gruiformes, Procellariiformes e Caprimulgiformes). As análises não foram elucidativas quanto ao período de divergência evolutiva, contudo pôde averiguar que as ordens de aves estudadas não têm um ponto de profunda segmentação entre Paleognathae e Neognathae.

Compondo um cenário evolutivo baseado no cladograma da Figura 20, o qual aponta para um clado formado por Cathartidae-Threskiornitidae, pode-se inferir que Cathartidae e Threskiornitidae fazem parte da mesma linhagem evolutiva e que se relacionam intimamente com Accipitridae. É possível que a rápida especiação após a extinção em massa no final do Cretáceo tenha provido uma diversidade e linhagens que apareceram quase simultaneamente no Paleoceno e Eoceno. Feduccia (2003) afirma que a evolução de Neoaves (ou Neornithes) aconteceu no final do Cretáceo (Figura 21) e que os grupos atuais diferenciaram-se em um período de tempo bastante curto. A hipótese de Feduccia (2003) viria a embasar a proposta de um grupo de aves, no caso Cathartidae-Threskiornitidae, que teriam se diferenciado muito rapidamente e em períodos posteriores teriam se especializado e gerando fenótipos muito distintos.

Figura 21 - Linhagem das aves modernas a partir da segmentação de Paleognathae e Neognathae.

Fonte: Mindell e Brown (2007)

O clado Cathartidae-Threskiornitidae faz parte de uma configuração evolutiva mais complexa que é a relação entre Accipitridae e Cathartidae-Threskiornitidae. O conjunto de dados permite inferir que a Família Accipitridae não é monofilética e agrupa inclusive representantes de Ciconiiformes. Novamente a rápida especiação após o evento K-T e a posterior especialização dos organismos nos períodos seguintes poderiam ser a causa da topologia encontrada (Figura 20).

As diversas propostas apresentadas no item 1.3 que aproximam os urubus das cegonhas corroboram a topologia encontrada, e mais do que isso dá margem para afirmações mais intensas:

- a) Cathartidae e Threskiornitidae (Ciconiiformes) são grupos irmãos;
- b) É possível que (ver Conclusão) Cathartidae tenha se especiado posteriormente a Accipitridae, mas estaria agrupado também em falconiformes;
- c) Accipitridae não é um grupo monofilético e inclui Cathartidae e Threskiornitidae;
- d) Ardeidae possivelmente é um táxon mais próximo de Falconiformes do que de Ciconiiformes;
- e) Ardeidae pode ser um grupo basal em relação a Falconiformes.

Figura 22 - Evolução das aves exibindo a rápida especiação de Neoaves no Paleoceno após a crise da extinção em massa.

Fonte: Feduccia (2003)

TRENDS in Ecology & Evolution

4.4 Harmonia de caracteres

Os caracteres comportamentais foram testados quanto à presença de sinal filogenético por meio do Teste de Permutação (PTP) e teste G1. O teste de permutação (PTP) indica que o escore da árvore mais parcimoniosa com onze espécies e 5.489 passos está distante da curva de distribuição das réplicas geradas aleatoriamente (Figura 23). A hipótese nula (ausência de sinal filogenético) é que o escore da árvore mais parcimoniosa, obtido dos dados reais, estaria dentro da curva de distribuição dos escores obtidos através da permutação ao acaso da matriz de dados (Schneider, 2003). Quando a árvore mais parcimoniosa ocorre à extrema esquerda da curva de dados randomizados infere-se que existe uma estrutura filogenética presente. Contudo, o teste de permutação é pouco rigoroso evidenciando apenas se os caracteres não têm sinal filogenético (Viana, 2007). Segundo Peres-Neto e Marques (2000) o teste PTP tem baixo poder discriminatório por ser dependente do número de terminais e da proporção dos estados dos caracteres na matriz.

O teste G1 evidencia a presença de sinal filogenético (para ver a significância do teste G1 veja Hillis e Bull, 1993). Hillis e Huelsenbeck (1992) observam que a medida que o sinal filogenético aumenta a distribuições tornam-se mais assimétricas para esquerda. E é justamente o observado para a árvore de onze espécies na (Figura 24). Segundo Viana (2007)

quando a curva é assimétrica e a árvore mais parcimoniosa encontra-se à esquerda dessa (Figura 24 e 25A), em direção ao menor escore de parcimônia, há a indicação de que existe sinal filogenético nos dados.

Figura 23 - Teste de permutação (*Permutation Test Probability* - PTP) para 11 espécies e 3.190 caracteres. A escala dos Escores das Árvores foi alterada (10^{-1}) para a curva pudesse ser visualizada. A seta indica a posição da árvore mais parcimoniosa

Ainda que o teste PTP evidencie apenas a ausência do sinal filogenético, os dois testes combinados (TPT e G1) ajudam a esclarecer algumas questões levantadas sobre a harmonia dos caracteres.

Figura 24 - Teste G1 que examina a distribuição dos escores das árvores geradas a partir de *Branch and Bound* para 11 espécies e 3.190 caracteres. A seta indica a posição da árvore mais parcimoniosa.

Nas distribuições do teste PTP para as topologias com onze e dez espécies (Figuras 23 e 25B) a seta indica que o aparecimento da árvore de menos escore distancia-se da curva de dados. Isto significa que em ambas não há ausência de sinal filogenético, mas também não significa presença. Somente o fato de haver duas ramificações congruente nas topologias seria informação suficiente para que o teste PTP apresentasse essa configuração.

O teste G1 para as topologias com onze e dez espécies compõe outro panorama (Figuras 24 e 25A), pois exibem grupamentos de dados ligeiramente diferentes. Na Figura 23 é possível observar que apesar da distribuição de dados estar orientada à direita, há uma distribuição ao centro o que

configura uma menor uniformidade e moderada presença de sinal filogenético. Na Figura 25A a organização dos dados é nitidamente à direita e a árvore de menor escore permanece à esquerda e isto, segundo Schneider (2003) e Viana (2007), configura presença de sinal filogenético.

Figura 25 - Teste G1 (A) e PTP (B) para a topologia com dez táxons. O Teste de permutação teve sua escala alterada (10^{-2}) para que a curva de freqüência dos escores pudesse ser observada nitidamente. As setas indicam as posições da árvore mais parcimoniosa nos respectivos testes.

Ainda que os testes PTP e G1 exibissem um contexto menos favorável aos caracteres comportamentais o fato de existir somente uma árvore mais parcimoniosa para todas as combinações de dados aferidas configura um forte argumento a favor da reconstrução baseada em seqüências de autolimpeza.

5. Conclusão

O registro de comportamentos de autolimpeza em animais em cativeiro mostrou-se mais eficaz do que as observações de animais em liberdade. Ao reconstruir a filogenia dos táxons estudados pode-se correlacionar a multiplicidade de interações intra e interespecíficas observadas na fase naturalística como sendo um fator desencadeador de ruído informacional. Aparentemente o ruído originou problemas durante o alinhamento das seqüências de caracteres.

As observações acerca dos comportamentos registrados em zoológicos permitem alcançar algumas considerações. A primeira diz respeito à regularidade na exibição de surtos de autolimpeza que os animais em cativeiro apresentaram, tendo como exceção *Milvago*. Esta pesquisa foi executada em um contexto no qual um ambiente repleto de estímulos e as evidentes diferenças entre os organismos favorecem incontáveis possibilidades relacionadas aos eventos comportamentais. A partir dessa premissa obter um catálogo de categorias que possa ser usado como padrão para todos os táxons é um indicativo de que o método de registro de comportamentos parte de um embasamento sólido.

A segunda consideração relaciona-se à exceção do gavião-pinhé (*Milvago chimachima*). *Milvago* foi uma boa escolha como táxon por ser um consensual representante de Falconiformes. A idéia central era de conseguir registrar comportamentos de um

falconídeo e não necessariamente de *Milvago*. Contudo, este tipo estudo é dependente do plantel da coleção zoológica em exibição, e *Milvago* era o falconídeo disponível. Verificou-se que os indivíduos de *Milvago* não estavam habituados ao cativeiro o que gerou a captura de seqüências de comportamentos bastante truncadas e, possivelmente, sem sinal filogenético.

A terceira refere-se aos animais em liberdade. As aves em liberdade apresentaram outro tipo de dinâmica comportamental. O nível de estímulos é muito maior, pois existe a situação da interação interespecífica ampla. *Ardea* é uma ave pouco gregária enquanto que *Coragyps* forma grupos e bandos. *Coragyps* é uma ave altamente oportunista e disputa alimentos dispostos aos animais em recintos. *Ardea* por sua vez é predadora (principalmente piscívora) e aproveita resíduos de alimentos em lagos que atraem os peixes para predá-los. A interação de *Coragyps* na disputa de alimento e principalmente o período de acasalamento originaram registros pouco coerentes com proposta de utilizar autolimpeza na busca de sinal filogenético. Como arrazoadado das informações acima dispostas, propõe-se a outros estudos que o método de observação para animais em cativeiro e em liberdade seja distinto. Enquanto os animais em cativeiro (pelo menos aqueles habituados) exibem regularidade na autolimpeza, o mesmo não se pode esperar de grupos de dezenas de indivíduos disputando alimento e competindo para acasalar. Sugere-se que a observação de animais em liberdade busque

focar indivíduos que estejam em pequenos grupos ou solitários. É importante levar em consideração, a biologia do animal, como seu ciclo reprodutivo e comportamento gregário.

O método probabilístico busca padrões de encadeamento de comportamentos e como resultado constrói seqüências. As seqüências construídas neste estudo são reflexo do conteúdo informacional registrado na fase naturalística. Isto quer dizer que o sinal filogenético foi registrado, mas também o ruído foi capturado.

Apesar dos problemas em potencial as seqüências de autolimpeza construídas são estruturas bastante fixas nas aves estudadas. O método probabilístico gerador de seqüências mostrou-se bastante eficiente para captar um padrão de comportamento e potencializá-lo, buscando amplificar a informação filogenética.

As 3.190 seqüências comportamentais foram conseguidas com base em uma amostragem menor que sugeria pelo método (com o ideal por volta de 1.800 eventos por táxon). Tal fato pode ter possibilitado os arranjos incongruentes com outras reconstruções filogenéticas, uma vez que a amostra pode não ter sido suficiente. Este ponto refere-se a uma falha metodológica relacionada à coleta de dados e propicia o aparecimento de dúvidas sobre os cladogramas obtidos. Sobre a composição de seqüências fica claro que a robustez do método de busca de padrões de encadeamento permite obter características muito particulares do comportamento das aves.

A regularidade das seqüências evidencia a solidez do catálogo de categorias, que em princípio objetiva facilitar ao máximo o reconhecimento de categorias de autolimpeza. É importante ressaltar que apesar do pequeno ajuste realizado na categoria OBS, o catálogo permaneceu o mesmo daquele de De Quadros, o que fomenta a argumentação que este modelo para registro dos eventos comportamentais para as diversas espécies de aves é coerente. O modelo é uma síntese do potencial comportamental do animal e essa síntese foi captada e otimizada pelo método DITREE, por meio de EthoSeq.

O conjunto de métodos somados produziu resultados importantes, como a obtenção de uma única árvore em todas análises filogenéticas.

As reconstruções apontam para uma forte congruência entre os caracteres comportamentais. Apesar de problemas relativos aos táxons pouco esclarecedores (*Milvago* e *Coragyps*), a tendência geral das reconstruções corrobora estudos elaborados a partir de outras fontes de caracteres.

A configuração do clado Cathartidae-Threskiornitidae como grupo-irmão de Accipitridae permite concluir, com base neste resultado, que a Ordem Falconiformes não é um grupo monofilético, mas intimamente relacionado à Ordem Ciconiiformes. Os resultados suportam a não monofilia de Aegypiinae e Gypatinae e apresenta *Buteo* como grupo basal de Accipitridae, próximo aos abutres.

A presença de *Ardea* como grupo externo pode ter orientado melhor a análise filogenética. Isto pode ter relação com a notada segregação de *Aix* com seu conjunto de caracteres comportamentais fortemente distintos. Ainda que esta argumentação precise de mais testes, é fato que os resultados obtidos a partir da composição de *Ardea* como grupo externo foram melhores em termos de índices (CI e RI), escores (*bootstrap*) e topologia (congruência com outras reconstruções).

O estudo da autolimpeza das aves permite um olhar diferenciado sobre os processo evolutivos que orientam a adaptabilidade deste grupo de organismos. Não é somente o fato do comportamento ser a interface entre o potencial genético do animal que torna este tipo de pesquisa importante, mas também tentar entender como esta interface evoluiu.

A presente pesquisa levanta mais questões do que respostas sobre a evolução dos táxons estudados, o que é normal uma vez que o foco do estudo não são objetos do mundo inanimado, mas sim organismos enredados em uma complexa rede de inter-relações chamada vida.

Sugere-se a outros trabalhos que objetivem estudar o comportamento de autolimpeza como fonte de caracteres filogenéticos levem em consideração: a) um outro tipo de análise, como a análise Bayseana, poderia ajudar a corroborar reconstruções como as aqui propostas; b) comparar reconstruções baseadas em outras fontes de caracteres com os

mesmos táxons poderia ajudar a entender a organização do comportamento como estrutura que reflete o passado evolutivo de aves.

Em suma, o comportamento de autolimpeza é uma boa fonte de caracteres filogenéticos, pois mostrou ser bastante conservativo. Os métodos utilizados para amplificar o sinal filogenético exibiram coerência e são válidos para este objetivo. Mais do que um estudo naturalístico, as seqüências de comportamento permitem observar nuances muito específicas sobre a evolução das aves.

4. Referências

- ABBOTT, A. (1995) Sequence Analysis: New Methods for Old Ideas. *Annual Review of Sociology*, 21: 93-113.
- ALBERTS, C.C. (1996) O comportamento de autolimpeza do gato doméstico (*Felis catus*) e uma proposta para usá-lo como caracter filogenético. *Tese de Doutorado não publicada apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP)*, 125p.
- ALBERTS, C.C.; H.F. JAPYASSU e P. IZAR (2005) Seqüências comportamentais como caracteres filogenéticos: o software EthoSeq. In: Koichi Sameshima; Dora Ventura. (Org.). *Métodos em Neurociências e Comportamento*, v. 1.
- ALEIXO, A. (2002) Molecular systematics and the role of the "Varzea"- "terra-firme" ecotone in the diversification of Xiphorhynchus woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). *The Auk* (119)3: 621
- AMORIM, D. de S. (2002) *Fundamentos de sistemática filogenética*. Ribeirão Preto, S. P.: Holos.
- AMORIM, D.S. (1994) *Elementos básicos de sistemática filogenética*. São Paulo: Sociedade Brasileira de Entomologia
- ARMSTRONG, M. H., E.L, BRAUN and R. T., KIMBALL (2001) Phylogenetic utility of avian ovomucoid intron G: A comparison of nuclear and mitochondrial phylogenies in Galliformes. *The Auk* (118) 3: 799

- ARONSON, L.R. (1981) Evolution of telencephalic function in lower vertebrates. *In: Rosenblatt eds. Brain mechanisms of behavior in lower vertebrates.* Cambridge: Cambridge University.
- ATZ, J.W. (1970) The application of the idea of homology to behavior. *in: Aronson, LR Lehrmab, DS and Rosenblatt, JS. (eds.) Development and evolution of behavior: essays in memory of TC Schneirla.* San Francisco: WH Freeman.
- AUSTIN, J., B., VINCENT and E., PASQUET. (2004) A global molecular phylogeny of the small puffinus shearwaters and implications for systematics of the little-audubon's shearwater complex. *The Auk* (121)3: 847-865
- AVISE, J. C., R. T. ALISAUKAS, W. S. NELSON and D. ANKNEY (1992) Matriarchal population genetic structure in an avian species with female natal philopatry. *Evolution* 46:1084-1096.
- AVISE, J.C., W.S., NELSON and C.G., SIBLEY (1994) DNA sequence support for a close phylogenetic relationship between some storks and New World Vultures. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91 (5): 51173-51177
- BECKER, J. J. (1987) Revision of "Falco" ramenta Wetmore and the Neogene evolution of the Falconidae. *The Auk* 104: 270-276.
- BEKOFF, M. (1977) Quantitative studies of three areas of classical ethology: Social dominance, behavioral Taxonomy, and social behavioral variability. *In: B. A. Hazlett*

- (Editor), *Quantitative Methods in the Study of Animal Behavior*, Academic Press, London, 1977. pp. 1-46.
- BERRIDGE, K.C. (1990) Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species. *Behaviour* 113 (1-2): 21-56.
- BIRDSLEY, J.S. (2002) Phylogeny of the tyrant flycatchers (Tyrannidae) based on morphology and behavior. *The Auk*, 119(3): 715-734.
- BLEIWEISS, R., J. A. W., KIRSCH, and LAPOINTE, F.-J. (1994) DNA hybridization-based phylogeny for "higher" non-passerines: reevaluating a key portion of the avian family tree. *Molecular Phylogenetic Evolution* 3(3): 248-225
- BLONDEL, J. and C., MOURER-CHAUVIRÉ (1998) Evolution and history of the western Palaearctic avifauna. *TREE* 13 (12): 488-492
- BRESSERS, W.M.A.; M.R., KRUK; A.M.M., VAN ERP; D.C. WILLEKENS-BRAMER; P., HACCOU and E., MEELIS (1995) Time structure of self-grooming in the rat: self-facilitation and effects of hypothalamic stimulation and neuropeptides. *Behavioral Neurosciences*, 109(5): 955-964.
- BRIDGE, E. S., G., VOELKER, C. W., THOMPSON, A. W., JONES and A. J. BAKER (2007) Effects of size and migratory behavior on the evolution of wing molt in terns (Sternae): a phylogenetic-comparative study. *The Auk* 124(3):841-856

- BROCK, W. A. and DURLAUF, S. N. (2001) Discrete choice with social interactions. *Review of Economic Studies* 68: 235-260.
- BROOKS, D.R. and D.A., MCLENNAN (1991) *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- BROOKS, D.R. and D.A., MCLENNAN (1991) *Phylogeny, Ecology and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROOKS, D.R., and D.A., MCLENNAN (2002) *The Nature of Biodiversity. An Evolutionary Voyage of Discovery*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, L.H. and D., AMADON, (1968) *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. London: Country Life Books.
- BRUSH, A. H. (1976) Waterfowl feather proteins: analysis of use in taxonomic studies. *Journal für Zoologie*, 179:467-498.
- BUNCKUP, P. A. (2007) Métodos de análise filogenética e biogeográfica. In: IX Simpósio Colombiano de Ictiología, *Anais*. Universidade de Magdalena, Santa Marta, Colombia.
- BURSTEN, S. N.; K. C., BERRIDGE and D. H., OWINGS (2000) Do california ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*) use ritualized syntactic cephalocaudal grooming as an agonistic signal? *Journal of Comparative Psychology*, 114(3): 281-290.
- BUSSAB, V.S.R. (1982) Organização da autolimpeza corporal em moscas: plasticidade do desenvolvimento. *Tese de Doutorado*

não publicada apresentada no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP), 294p.

- CLAYTON, D. H. and P., COTGREAVE (1994) Relationship of bill morphology to grooming behaviour in birds. *Animal Behaviour*, 47: 195-201.
- CODDINGTON, J.A., (1986a). *The Monophyletic Origin of the Orb Web*. Shear, W. (Ed.), Stanford University Press, Palo Alto.
- CODDINGTON, J.A., (1986b). Orb webs in non-orb weaving ocre faced spiders (Araneae: Deinopidae): a question of genealogy. *Cladistics* 2, 5367.
- COLGAN, P. W. and SMITH, J. T. (1978). Multidimensional contingency table analysis. In: P. W. -Colgan (Editor), *Quantitative Ethology*, John Wiley, New York, pp. 145-174.
- COOPER, A. and D., PENNY (1997) Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence. *Science* 275: 1109-1113.
- CORBIN, K. W., B. C. LIVEZEY and P. S. HUMPHREY (1988) Genetic differentiation among steamer-ducks (Anatidae: Tachyeres): an electrophoretic analysis. *Condor* 90:773-781.
- COTTAM, P. (1957) The pelecaniform characters of the skeleton of the Shoe-bill Stork, *Balaeniceps rex*. *Bulletin of British Museum of Natural History* 5: 51-72.
- COX, W. A.; R. T., KIMBALL and E. L., BRAUN (2007) Phylogenetic position of the new world quail (Odontophoridae): eight nuclear loci and three

mitochondrial regions contradict morphology and the Sibley-Shlquist tapestry. *The Auk* 124(1):71-84

CRACRAFT, J. (1981) Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (class Aves). *Auk* 98: 681-714.

CRACRAFT, J. (1992) Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Classe Aves). *Auk* 98: 681-714

CRACRAFT, J. and P. V., RICH (1972) The systematics and evolution of the Cathartidae in the old world tertiary. *The Condor*, 74: 272-283.

CRACRAFT, J.; F.K., BARKER; M., BRAUN; J., HARSHMAN; G.J., DYKE; J., FEINSTEIN; S., STANLEY; A., CIBOIS; P., SCHIKLER; P., BERESFORD; J., GARCIA-MORENO; M.D., SORENSON; T., YURI and D., MINDELL (2004) Phylogenetic relationship among modern birds (Neornithes). Toward an avian tree of life. *In: Cracraft J, Donoghue M.J. , editors. In Assembling the tree of life.* New York: Oxford University Press.

CROMBERG, V. U. (1995) *A organização do comportamento de autolimpeza corporal de machos e fêmeas da Musca domestica.* Tese de Doutorado. Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.

CUTHILL, I.; M., WITTER and L., CLARKE (1992) The function of bill-wiping. *Animal Behaviour*, 43: 103-115.

- DAWKINS, R. and M. S., DAWKINS (1976) Hierarchical organization and postural facilitation: rules for grooming in flies. *Animal Behaviour*, 24: 739-755.
- DE PINNA, M. C. (1997) Behavioral characters in phylogeny reconstruction. *Anais de Etologia*, 15: 109-124.
- DE QUADROS, A.H. (2002) Filogenia da Família Cathartidae (Aves) baseada em comportamento de autolimpeza. *Dissertação de Mestrado não publicada apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP)*, 175p.
- DE QUADROS, A.H., C.C. ALBERTS and T. SATO (2003) Phylogeny of birds based on self-grooming behavior. *In: XIX International Meeting of Ethology. Anais. Florianópolis, Brasil.*
- DE QUEIROZ, A., and P.H. WIMBERGER (1993) The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47: 46-60.
- DE QUEIROZ, A., and P.H. WIMBERGER (1993) The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47: 46-60.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L., and T., ROBILLARD (2003) Phylogeny and the evolution of calling songs in *Gryllus* (Insecta, Orthoptera, Gryllidae). *Zoologica Scripta* 32, 173-183.
- DESUTTER-GRANDCOLAS, L., C., D'HAESE and T., ROBILLARD (2003) The problem of characters susceptible to parallel evolution

- in phylogenetic analysis: a reply to Marque's and Gnaschini (2001) with emphasis on cave life phenotypic evolution. *Cladistics* 19, 131-137.
- DOVE, C. J. and R. C., BANKS (1999) A taxonomic study of crested caracaras (Falconidae). *Wilson Bulletin*, 111(3): 330-339.
- DUGATKIN, L. A. (2001) Bystander effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology* 12(3): 348-352
- EBERHARD, J. R. and E., BERMINGHAM (2004) Phylogeny and biogeography of the amazona ochrocephala (aves: psittacidae) complex. *The Auk* (121) 2: 318
- ECKSTEIN, R. A. and B. L., HART (2000a) Grooming and control of fleas in cats. *Applied Animal Behaviour Science* 68: 141-150
- ECKSTEIN, R. A. and B. L., HART (2000b) The organization and control of grooming in cats. *Applied Animal Behaviour Science* 68: 131-140
- EDWARDS, S.V. and S., NAEEM (1993) The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *The American Naturalist* 141 (5): 754-789
- EDWARDS, S. V. and P. ARCTANDER (1997) Re: Congruence and Phylogenetic Reanalysis of Perching Bird Cytochrome b Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7 (2): 266-271
- EMSLIE, S.D., J. S., HOLDAWAY (1988) The fossil history and phylogenetic relationships of condor (Ciconiiformes:

- Vulturidae). *New World Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 212-228.
- FAGEN, R.M. and MANKOVITCH, N. J. (1980) Two-act transitions, partitioned contingency tables, and the 'significant cells' problem. *Animal Behaviour* 28: 1017-1023.
- FAGEN. R. M. and YOUNG, D. Y., (1978) Temporal patterns of behavior: durations, intervals, latencies and sequences. . In: P. W. Colgan (Editor), *Quantitative Ethology* , John Wiley, New York, pp. 79-114.
- FAITH, D. P. (1989) Homoplasy as pattern: multivariate analysis of morphological convergence in Anseriformes. *Cladistics* 5:235-258.
- FAITH, D. P. and P. S., CRANSTON (1991) Could a cladograma this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- FARISH, D. J. (1972) The evolutionary implications of qualitative variation in the grooming behaviour of the Hymenoptera (Insecta). *Animal Behaviour*, 20: 662-676.
- FARRIS, J.S. (1970) Methods for computing Wagner trees. *Systematics and Zoology* 19:83-92.
- FEDUCCIA, A. (1995) Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science*, 267: 637-638.
- FEDUCCIA, A. (2003) "Big bang" for tertiary birds? *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4): 172-176.
- FEDUCCIA, A.; L. D., MARTIN and S., TARSITANO (2007) Archaeopteryx 2007: quo vadis? *The Auk* 124(2):373-380.

- FELSENSTEIN, J. (1993) *PHYLIP phylogeny inference package*.
Seattle, WA, Department of Genetics, The University of
Washington.
- FENTRESS, J.C. (1973) Development of grooming in mice amputated
forelimbs. *Science* 179: 704-705
- FERKIN M. H., SOROKIN, E. S. and R. E., JOHNSTON (1996) Self-
grooming as a sexually dimorphic communicative behaviour in
meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behavior* 51:
801-810.
- FERKIN, M. H. and H. Z., LI (2005) A battery of olfactory-
based screens for phenotyping the social and sexual
behaviors of mice. *Physiology & Behavior*, 85: 489-499.
- FERKIN, M. H., S. T., LEONARD, L. A., HEATH and C. GILLERMO
PAZ-Y-MIÑO (2001) Self-Grooming as a Tactic Used by Prairie
Voles *Microtus ochrogaster* to Enhance Sexual Communication.
Ethology 107: 939-949
- FERKIN, M. H.; S. T., LEONARD and J. P., GILLESS (2007)
Exogenous melatonin administration affects self-grooming
and conspecific odor preferences in long-photoperiod meadow
voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Physiology & Behavior*, 91:
255-263.
- FERKIN, M. H.; S. T., LEONARD; L. A.; HEATH, and G. O., PAZ-Y-
MINÄ, C. (2001) Self-grooming as a tactic used by prairie
voles, *Microtus ochrogaster*, to enhance sexual
communication. *Ethology* 107: 939-949.

- FERRIERE, R.; B., CAZELLES; F., CEZILLY and J.-P., DESPORTES (1996) Predictability and chaos in bird vigilant behaviour. *Animal Behaviour*, 52: 457-472.
- FIDUCCIA, L. (1977) The whalebill is a stork. *Nature* 226 (5604): 719-720
- FRAGA, R. M. and A., DI GIÁCOMO (2004) Cooperative breeding of the Yellow-Rumped Marshbird (Icteridae) in Argentina and Paraguay. *The Condor* 106:671-673
- GARCÍA-MORENO, J. and D.P., MINDELL (2000) Rooting a Phylogeny with Homologous Genes on Opposite Sex Chromosomes (Gametologs): A Case Study Using Avian CHD. *Molecular Biological Evolution* 17: 1826-1832
- GAY, L., D. A., BELL and P-A., CROCHET (2005) Additional data on mitochondrial dna of north American large gull taxa. *The Auk* 122(2):684-688
- GIANNINI, N. P. and S., BERTELLI (2004) Phylogeny of extant penguins based on integumentary and breeding characters. *The Auk* (121) 2:422-435
- GOULD, S.J. (2006) *Darwin e os grandes enigmas da vida*. São Paulo: Martins Fontes.
- GREENE, H.W., (1994) *Homology and behavioural repertoires*. In: Hall, B.K. (Ed.), *Homology: the Hierarchical Basis of Comparative Biology*. Academic Press, San Diego, pp. 369-391.
- GRIFFITHS, C. (1994a) Monophyly of the falconiformes based on syringeal morphology. *The Auk* 111(4): 787-805

- GRIFFITHS, C. (1994b) Syringeal morphology and the phylogeny of the Falconidae. *The Condor* 96: 127-140.
- GRIFFITHS, C. S.; G. F., BARROWCLOUGH; J. G., GROTH and L., MERTZ (2004) Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 101-109.
- GRIFFITHS, C.S. (1999) Phylogeny of the Falconidae inferred from molecular and morphological data. *The Auk*, 116(1): 116-130.
- GYSELS, H. (1968) Biochemical approach of the central systematic position of the Ciconiiformes. *Ardea* 56: 267-280
- HANCOCK, J. (1984) Aerial stretch display of the eastern race of the Great White Egret *Egretta alba*. *Ibis* 126: 92-94.
- HATCH, K. K.; L., LEFEBVRE and R.E., LEMON (1986) Grooming in the veery and the american robin: Evidence for a simple timing hierarchy. *Behavioural Processes*, 12: 227-236.
- HAY, B.; G., WETS and K., VANHOOF (2003) Web Usage Mining by Means of Multidimensional Sequence Alignment Methods. *Lecture Notes in Computer Science*, 2703: 50-65
- HBW - HANDBOOK OF BIRDS OF THE WORLD (2000) Lynx Ediciones: Barcelona, Espanha.
- HELBIG, A. J. and I., SEIBOLD (1995) Are Storks and New World Vultures Paraphyletic? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6(2): 315-319

- HENDY, M. D., and D. PENNY (1982) Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Biosciences* 59: 277-290.
- HENNG, W. (1950) *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Verlag.
- HENNIG, W. (1966) *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois.
- HERTEL, F. (1994) Diversity size and feeding morphology within past and vulture assemblages. *Ecology* 75(4): 1074-1084
- HILLIS, D. M. and J. J., BULL (1993), An empirical test of Bootstrapping as a method for Assessing Confidence in Phylogenetic Analysis. *Systematic Biology*, 42(2): 182-192.
- HILLIS, D. M. and J. P., HUELSENBECK (1992) Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analysis. *The Journal of Heredity*, 83: 189-195.
- HINDE, R.A. and N., TIMBERGEN (1965) The comparative study of species-specific behavior. In: McGill, ed. Readings in animal behavior. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- HODOS, W. and B.G. CAMPBELL (1969) Scala nature: why there is no theory in comparative psychology. *Psychological Review* 76: 337-350
- HÖFLING, E. e H., CAMARGO (1996) *Aves no Campus*. 2ª. São Paulo: Edusp. 126p
- HUXLEY, T. H. (1867) On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the

- cranial bones observable in the class. *Proceedings of Zoological Society of London*. 1867: 415-472.
- HUXLEY, T. H. (1868) On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. *Geologica Magna* 5: 357-365.
- IMAIZUMI, M., S. SAWANO, M. TAKEDA and T. FUSHIKI (2000) Grooming behavior in mice induced by stimuli of corn oil in oral cavity. *Physiology & Behavior* 71: 409-414
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (2007) - disponível em www.zoobank.org - acessado em 20/10/2007.
- ISAAC, D. and P., MALER (1963) Ordering of sequences of singing behaviour of Mistle Thrushes in relationship to timing. *Animal Behaviour*, 11: 179-188.
- IZAR, P. (1994) Análise da estrutura social de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em semi-cativeiro. *Dissertação de Mestrado não publicada apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP)*.
- IZAR, P. (1999) Aspectos de ecologia e comportamento de um grupo de macacos-prego (*Cebus apella*) em área de Mata Atlântica, SP. *Tese de doutorado não publicada apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo (USP)*.
- IZAR, P.; FERREIRA, R G; SATO, T. (2005) Describing the organization of dominance relationships by Dominance Directed Tree method. *American Journal of Primatology*, no prelo.

- IZAR, PATRÍCIA ; JAPYASSÚ, HILTON F. ; ALBERTS, C. C. (2004) Métodos da teoria dos grafos para análise quantitativa do comportamento. In: Agnaldo Garcia; Elizeu Batista Borloti; R. Suemi Tokumaru. (Org.). *Etologia, uma perspectiva histórica e tendências contemporâneas*. Vitória: UFES.
- JAPYASSÚ, H. F. , ALBERTS, C. C. ; IZAR, P. ; SATO, T. (2005) Ethoseq: a tool for phylogenetic analysis and data mining on behavioral sequences. *Behavior Research Methods Instruments and Computers*, United States.
- JAPYASSÚ, H. F. ; ALBERTS, C. C. ; IZAR, P. ; SATO, T. (2003) Sinal filogenético em seqüências comportamentais longas: a plasticidade introduz ruído na análise?. *IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul. Anais* , Águas de São Pedro. p. 44-45.
- JAPYASSÚ, H.F. and C., VIERA (2002) Predatory plasticity in *Nephilengys cruentata* (Araneae: Tetragnathidae): Relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour* 139, p. 529-5
- JOHNSGARD, P. A. (1961) The taxonomy of the Anatidae - a behavioural analysis. *Ibis* 103a:71-85.
- JOHNSON, J. A.; H. R L., LERNER; P. C., RASMUSSEN and D. P. MINDELL (2006) Systematics within *Gyps* vultures: a clade at risk. *BMC Evolutionary Biology*, 6:65-77.
- JOHNSON, K. P. and M. D., SORENSON. (1998) Comparing molecular evolution in two mitochondrial protein coding genes (cytochrome b and ND2) in the dabbling ducks (Tribe: Anatini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 82-94.

- JOHNSON, K. P. and M. D., SORENSON. (1999) Phylogeny and biogeography of dabbling ducks (genus: *Anas*): a comparison of molecular and morphological evidence. *Auk* 116: 792-805.
- JOHNSON, K. P. and S. M. LANYON (1999) Molecular systematics of the grackles and allies, and the effect of additional sequence (CYT *b* and ND2). *Auk* 116:759-768.
- JOHNSON, K. P., F. MCKINNEY and M. D. SORENSON. (1999) Phylogenetic constraint on male parental care in the dabbling ducks. *Proceedings of Royal Society of London B* 266: 759-763.
- KAHL, M. P. (1967) Observations on the behavior of the Hammerkop *Scopus umbretta* in Uganda. *Ibis* 109: 25-32.
- KESSLER, L. G. and J. C. AVISE (1984) Systematic relationships among waterfowl (Anatidae) inferred from restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA. *Syst. Zool.* 33:370-380.
- KITCHING, I.A.; P.L., FOREY; C.J., HUMPHRIES and D.M., WILLIAMS (2000) *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. 2nd. New York: Systematics Associations Publications, n. 11.
- KLUGE, A.G. and J.S. FARRIS, (1969) Quantitative phylogenetics and the evolution of anurans. *Systematics and Zoology* 18:1-32.
- KÖNIG, C. (1982) Zur systematischen Stellung der Neuweltgeier (Cathartidae). *Journal für Ornithologie* 123: 259-267

- KRAJEWSKI, C. and J.W., FETZNER (1994) Phylogeny of cranes (Gruiformes: Gruidae) based on cytochrome-b DNA sequences. *Auk* 111: 351-365
- LA RUE, C. J. (1970) A comparative study of the skull in the Ciconiiformes. *Ph.D. Thesis*. Univ. of Maryland.
- LANYON, S. M. (1992) Book Reviews: Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution - Sibley e Ahlquist. 1990. *The Condor* 94: 304-310
- LANYON, S. M. and K. E. OMLAND (1999) A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-b sequence data. *Auk* 116:629-639.
- LEFEBVRE, L. (1982) The organization of grooming in budgerigars. *Behavioural Processes*, 7: 93-106.
- LEFEBVRE, L. and R., JOLY (1982) Organization rules and timing in kestrel grooming. *Animal Behaviour*, 30: 1020-1028.
- LERNER, H. R. and D. P., MINDELL (2005) Phylogeny of eagles, Old World Vultures, and other Accipitridae based on nuclear mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 327-346.
- LIGON, J. D. (1967) Relationship of the cathartid vultures. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 651: 1-26.
- LIGON, J.D. (1967) *Relationships of the cathartid vultures. Occasional Papers of the Museum Zoology of University Michigan* (651)

- LIVEZEY, B. C. (1986) A phylogenetic analysis of Recent anseriform genera using morphological characters. *Auk* 103:737-754.
- LIVEZEY, B. C. (1989a) Phylogenetic relationships and incipient flightlessness in the extinct Auckland Islands merganser. *Wilson Bulletin*, 101:410-435.
- LIVEZEY, B. C. (1989b) Phylogenetic relationships of several subfossil Anseriformes of New Zealand. *Occasional Papers of the Museum of Natural History University Kansas* 128:1-25.
- LIVEZEY, B. C. (1991) A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (tribe Anatini) based on comparative morphology. *Auk* 108:471-507.
- LIVEZEY, B. C. (1995a) A phylogenetic analysis of the whistling and white-backed ducks (Anatidae, Dendrocygninae) using morphological characters. *Annals of Carnegie Museum* 64:65-97.
- LIVEZEY, B. C. (1995b) Phylogeny and comparative ecology of stiff-tailed ducks (Anatidae: Oxyurini). *Wilson Bulletin* 107:214-234.
- LIVEZEY, B. C. (1995c) Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae: Mergini). *Condor* 97:233-255.
- LIVEZEY, B. C. (1996a) A phylogenetic reassessment of the tadornine-anatine divergence (Aves: Anseriformes: Anatidae). *Annals of Carnegie Museum*, 65:27-88.

- LIVEZEY, B. C. (1996b). A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes: Anserinae), including selected fossil species. *Systematic Biology*, 45:415-450.
- LIVEZEY, B. C. (1996c). A phylogenetic analysis of modern pochards (Anatidae: Aythyini). *Auk* 113:74-93.
- LIVEZEY, B. C. (1997a) A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121:361-428.
- LIVEZEY, B. C. (1997b) A phylogenetic analysis of modern sheldgeese and shelducks (Anatidae, Tadornini). *Ibis* 139: 51-66.
- LIVEZEY, B. C. (1997c) A phylogenetic classification of waterfowl (Aves: Anseriformes), including selected fossil species. *Annals of Carnegie Museum*, 66:457-496.
- LIVEZEY, B. C. and P. S. HUMPHREY (1984) Diving behaviour of steamer ducks *Tachyeres* spp. *Ibis* 21236:257-260.
- LIVEZEY, B. C. and P. S. HUMPHREY (1986) Flightlessness in steamer-ducks (Anatidae: Tachyeres): its morphological bases and probable evolution. *Evolution*, 40:540-558.
- LIVEZEY, B. C. and P. S. HUMPHREY (1992) Taxonomy and identification of steamer-ducks (Anatidae: Tachyeres), pp. 125. Lawrence, Kansas: Museum of Natural History, University of Kansas.
- LORENZ, K. (1941) Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *Journal der Ornithologie* 89: 194-294.

- LORENZ, K. (1971) Comparative studies of the motor patterns of Anatinae. pp. 14-114, in: Studies in Animal and Human Behavior, Vol. 2 (R. Martin, translation of *Journal für Ornithologie*, 89:19-29 (1941)).
- LOVETTE, I. J. and E., BERMINGHAM (2002) What is a wood-warbler? Molecular characterization of a monophyletic Parulidae. *The Auk* (119) 3: 695
- LUQUE-LARENA, J. J.; P., LÓPEZ and J. GOSÁLBEZ (2002) responses of snow voles, *Chionomys nivalis*, towards conspecific cues reflect social organization during overwintering periods. *Ethology*, 108, 947-959.
- MAYR, E. (1942) *Systematic and origins of species: from the viewpoint of a zoologist*. New York: Columbia University.
- MAYR, E. (1969) *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw Hill.
- MCCRACKEN, K. G. and F. H., SHELDON (1998) Molecular and osteological phylogenies: sources of incongruence. *The Auk* 115 (1): 127-141.
- MCLENNAN, D. A. and M.Y., MATTERN (2001) The phylogeny of Gasterosteidae: combining behavioral and morphological data sets. *Cladisitcs*, 17: 11-27.
- MEYERRIECKS, A. J. (1960) Comparative breeding behavior of four species of North American herons. *Publication of Nuttall Ornithology Club* 2: 1-158.
- MEYERRIECKS, A. J. (1962) Diversity typifies heron feeding. *Natural History* 71: 48-59.

- MINDELL, D. P. and A. MEYER (2001) Homology evolving. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (8): 434-440
- MINDELL, D. P. and J. W., BROWN (2007) Tree of life: Neornithes, modern birds. Disponível em <http://www.tolweb.org/Neornithes/15834> - acessado em 25/11/2007.
- MIYAKI, C. Y.; C.A. de M., RUSSO e S.L. PEREIRA (2004) Reconstrução filogenética. Introdução e o método da máxima parcimônia. In: *Biologia Molecular e evolução*. S. R. Mاتيoli (org.). Ribeirão Preto: Holos.
- MOORING, M. S. and B. L., HART (1997) Self grooming in impala mothers and lambs: testing the body size and tick challenge principles. *Animal Behavior* 53: 925-934
- MOORING, M. S., A. J., GAVAZZI and B. L., HART (1998) Effects of Castration on Grooming in Goats. *Physiology & Behavior* 64 (5): 707-713
- NITTINGER, F.; E., HARING; W., PINSKER; M., WINK; and A., GAMAUF (2005) Out of Africa? Phylogenetic relationships between *Falco biarmicus* and the other hierofalcons (Aves: Falconidae). *Journal of Zoological Systematics* (2005) 43(4): 321-331.
- NOLL, F.B. (2002) Behavioral phylogeny of corbiculate Apidae (Hymenoptera: Apinae), with special reference to social behavior. *Cladistics* 18, 137-153.
- ODEN, N. (1977) Partitioning dependence in nonstationary behavioral sequences. In: *Quantitative methods in the study*

of animal behavior (B. A. Hazlett ed.), New York: Academic Press.

OLSON, S. L. (1979) Multiple origins of the Ciconiiformes. *Proceedings of Colonial Waterbird Group* 1978: 165-170.

OLSON, S. L. and A., FEDUCCIA (1980) Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae). *Smithsonian Contr. Zoology* 316: 1-73.

OMLAND, K.E. (1997) Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution* 51:1636-1646.

PARKES, K. C. (1978) A review of the classification of the Ciconiiformes. P. 7-15 in *Wading birds* (SPRUNT IV, OGDEN and WINCKLER, eds). *National Audubon Society*, 7, New York.

PATERSON, A.M., D.R. GRAY and G.P. WALLIS (1995) Parasites, petrels and penguins: does louse phylogeny reflect seabird phylogeny? *International Journal for Parasitology* 23: 515-526.

PAYNE, R. B. and C. J., RISLEY (1976) Systematic and evolutionary relationship among the herons (Ardeidae). *Miscellaneous Publication of University of Michigan Museum of Zoology* 150: 1-115.

PEIXOTO, J. E. (2002) *Aspectos comportamentais da perdiz (Rhynchotus rufescens) em cativeiro durante fase reprodutiva. Um estudo de caso. Dissertação de Mestrado não publicada. Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos. Universidade de São Paulo.*

- PEREIRA, S. L., A. J., BAKER and A., WAJNTAL (2002) Combined nuclear and mitochondrial DNA sequences resolve generic relationships within the Cracidae (Galliformes, Aves). *Systematic Biology* (51)6: 946
- PEREIRA, S. L. and A. J., BAKER (2004) Vicariant speciation of curassows (aves, cracidae): a hypothesis based on mitochondrial dna phylogeny. *The Auk* (121)3:682-694
- PERES-NETO, P. R. and MARQUES, F. (2000) When are random data not random, or is the PTP test useful? *Cladistics* ,16: 420-424.
- PRICE, J. J. and S. M., LANYON (2002) Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas. *Evolution*, 56(7): 1514-1529.
- PROCTOR, H.C. (1996) *Behavioral characters and homoplasy: perception versus practice*. In: Sanderson, M.J., Hufford, L. (Eds.), *Homoplasy, the Recurrence of Similarity in Evolution*. San Diego: Academic Press, pp. 131-148.
- PROCTOR, N.S. and P.J., LYNCH (1993) *Manual of ornithology avian structure and function*. Arbor: Yale University
- PRUM, R.O. (1990) Phylogenetic analysis of evolution of display behavior in neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology* 84: 202-231.
- QUINN, T.W. (1992) The genetic legacy of mother goose--phylogeographic patterns of lesser snow goose *Chen caerulescens caerulescens* maternal lineages. *Molecular Evolution* 1:105-117.

- REA, A. (1983) *Cathartid affinities: A brief overview*. Pages 26-56, in: *Vulture biology and management* (SR Wilbur and JA Jackson, Eds.) Univ. California Press, Berkeley.
- REYNOLDS, S. M.; K., DRYER; J., BOLLBACK; J. A. C. UY; G. L., PATRICELLI; T. ROBSON; G., BORGIA and M. J., BRAUN (2007) Behavioral paternity predicts genetic paternity in satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*), a species with a non-resource-based mating system. *The Auk* 124(3):857-867.
- RHYMER, J. M., M. J. WILLIAMS and M. J. BRAUN (1994) Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*A. superciliosa*). *Auk* 111:970-978.
- RIESING, M. J.; L., KRUCKENHAUSER; A.; GAMAUF and E., HARING (2003) Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 27: 328-342.
- ROBERTS, G. (1995) A real-time response of vigilance behaviour to changes in group size. *Animal Behaviour*, 50, 1371-1374.
- ROBERTS, G. (1996) Testing for patterns in sequences of vigilance behaviour. *Animal Behaviour*, 51, 1179-1182.
- ROBILLARD, T., G., HÖBEL and H.C., GERHARDT (2006) Evolution of advertisement signals in North American hylid frogs: vocalizations as end-products of calling behavior. *Cladistics* 22: 533-545.
- ROBILLARD, T.; F., LEGENDRE, L., DESUTTER-GRANDCOLAS and P., GRANDCOLAS (2006) Phylogenetic analysis and alignment of

- behavioral sequences by direct optimization. *Cladistics* 22: 602-633
- ROE, A., and G.G., SIMPSON (1958) *Behavior and Evolution*. New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- RUBENSTEIN D. R., and I. J., LOVETTE (2007) Temporal environmental variability drives the evolution of cooperative breeding in birds. *Current Biology* 17: 1414-1419.
- RUSSO, C. A. de M.; C.Y., MIYAKI e S.L., PEREIRA (2004) Reconstrução filogenética: métodos geométricos. *In: Biologia molecular e evolução*. (S.R. MATIOLI ed.). Ribeirão Preto, São Paulo: Holos.
- RUXTON, G.D. and G., ROBERTS (1999) Are vigilance sequences a consequence of intrinsic chaos or external changes? *Animal Behaviour*, 57: 493-495
- SACHS, J. L.; C. R. HUGHES; G. L., NUECHTERLEIN and D., BUITRON (2007) Evolution of coloniality in birds: a test of hypotheses with the red-necked grebe (*Podiceps grisegena*). *The Auk* 124(2):628-642.
- SATO, T. (1984) Most Reliable Directed Tree Realization of First-Order Transition Matrices. *Manuscrito não publicado*.
- SATO, T. (1991) O estudo da organização do comportamento através da Teoria dos Grafos. *Biotemas* 4: 95-110.
- SCHARFF, N., and J.A., CODDINGTON (1997) A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae

- (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120, 355-434.
- SCHNEIDER, H. (2003) *Métodos de análise filogenética: um guia prático*. 2^a ed. Ribeirão Preto: Holos/Sociedade Brasileira de Genética,
- SEIBOLD, I., A.J., HELBIG and M., WINK (1993) Molecular systematics of falcons (Family Falconidae). *Naturwissenschaften* 80: 87-90
- SEIBOLD, I and A.J., HELBIG (1995) Evolutionary history of New and Old World vultures inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London - Biological Sciences*, 350(1332): 163-78
- SHELDON, F. H. (1986) A study of the evolution and phylogeny of the herons (Ardeidae) using DAN-DNA Hybridization. *Doctoral Thesis. Yale University*.
- SHELDON, F. H. and B., SLIKAS (1997) Advances in Ciconiiform systematics 1976-1996. *Colonial Waterbirds* 20 (1): 106-114.
- SHELDON, F. H.; C. E., JONES and K. G. MCCracken (2000) Relative patterns and rates of evolution in heron nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution* 17 (3): 437-450.
- SHELDON, F. H.; K. G., MCCracken and K. D., SUEBING (1995) Phylogenetic relationships of the zigzag heron (*Zebrilus undulates*) and white-crested bittern (*Tigriornis*

leucolophus) estimated by DNA-DNA hybridization. *The Auk* 112 (3): 672-679.

SHIELDS, G. F. and A. C. WILSON (1987) Subspecies of the Canada goose (*Branta canadensis*) have distinct mitochondrial DNAs. *Evolution* 41:662-666.

SHIELDS, G. F. and A. C. WILSON. 1987. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. *Journal of Molecular Evolution* 24:212-217.

SIBLEY and AHLQUIST (1972) A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Bulletin of Peabody Museum of Natural History* 39: 1-276.

SIBLEY, C. and J., AHLQUIST (1990) *Phylogeny and classification of birds of the world*. New Haven: Yale Univ. Press.

SIBLEY, C. and J., AHLQUIST (1991) *Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's*. In: *Behavior and evolution of birds* (D. W. Mock eds.) New York: Freeman.

SIBLEY, C. G. and J. E., AHLQUIST (1985) The relationships of some groups of African birds, based on comparisons of the genetic material, DNA. P. 115-161 in *Proceedings of International Symposium of African Vertebrates* (SCHUCHMANN, eds). Zool. Forschung und Museum A. Koenig, Bonn.

SIBLEY, C., J., AHLQUIST and B.L. MOROE, Jr. (1988) A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk* 105: 409-423

- SICK, H. (1985) *Ornitologia brasileira, uma introdução*.
Brasília: Univ. de Brasília
- SICK, H. (1997) *Ornitologia brasileira*. 2a, Rio de Janeiro:
Nova Fronteira
- SILVA, G. M. da e L. C. M. COSTA (2005) Descrição dos padrões
motores do *Tupinambis merianae* (Duméril & Bilbron, 1839)
(Squamata, Teiidae) e do *Caiman crocodilus yacare* (Daudin,
1802) (Crocodylia, Alligatoridae) em cativeiro no Zoológico
Municipal de Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira
de Zoociências*, 7 (1): 93-109.
- SIMPSON, G.G. (1961) *Principles of animal taxonomy*. New York:
Columbia University Press.
- SLATER, P. J. B. (1973) Describing sequences of behavior. In:
P. P. G. Bateson and P. H. Klopfer (Editors), *Perspectives
in Ethology*, Plenum Press, New York, pp. 131-153.
- SLIKAS, B. (1997) Phylogeny of the avian family Ciconiidae
(Storks) based on cytochrome b sequences and DNA-DNA
hybridization distances. *Molecular Phylogenetics and
Evolution* 8 (3): 275-300.
- SOKAL, R. R. and F. J., ROHLF (1995) *Biometry: the principles
and practice of statistics in biological research*. 3rd ed.
New York: W.H. Freeman & Company.
- SORENSEN, M. D. (1998) Molecular systematics of the waterfowl
(Family Anatidae). Project report, work in progress, Boston
University.

- SPRUIJT, B. M., J. A. R. A. M., VAN HOOFF and W. H., GISPEN
(1992) Ethology and neurobiology of grooming behavior.
Physiological Reviews, 72, 825-852.
- SRAML, M., L. CHRISTIDIS, S. EASTEAL, P. HORN and C. COLLET
(1996) Molecular relationships within Australian waterfowl
(Anseriformes). *Australian Journal of Zoology*, 44:47-58.
- STORER, R.W. (1971) *Classification of birds*. in: *Avian Biology*
(Farner and King, eds). New York: Academic Press
- STRESEMANN, E. and D., AMADON (1979) *Falconiformes*. in: *Chek-*
list of the birds of the world. v.1 (Mayr and Cotrell,
eds). Cambridge: Harvard Press.
- STRESSEMAN, E. (1927-1934) Aves. In: *Handbuch der Zoologie*
(Kükenthal and Krumbach, eds.), vol. 7: 1-899. Berlin:
Walter de Gruyter.
- STUART, A.E., and D.C., CURRIE (2001) Using caddisfly
(Trichoptera) casebuilding behaviour in higher level
phylogeny reconstruction. *Canadian Journal of Zoology*, 79,
1842-1854.
- STUART, A.E., F.F., HUNTER and D.C., CURRIE, (2002) Using
behavioral characters in phylogeny reconstruction.
Ethology, Ecology and Evolution 14, 129-139.
- SWOFFORD, D.L. (2003) *PAUP**. *Phylogenetic Analysis Under*
*Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sunderland,
Massachusetts: Sinauer Associates.

- TAIRA, K. and E.T., ROLLS (1996) Receiving grooming as a reinforcing for the monkey. *Psychology & Behavior* 59 (6): 1189-1192
- TIMBERGEN, N. (1959) Comparative studies of behavior of gulls (Laridae): a progress report. *Behaviour* 15: 1-70.
- TUOHY, J. M., K. P. MCHUGH, and S. R. DE KLOET (1992) Systematic relationships among some Anatini as derived from restriction-endonuclease analysis of a repeated DNA component. *Auk* 109:465-473.
- Van der AALST, W.M.P.; B.F., VAN DONGEN; J., HERBST; L., MARUSTER; G., SCHIMM and A.J.M.M., WEIJTERS (2003) Workflow mining: a survey of issues and approaches. *Data Knowledge Engineering*, 47: 237-267.
- VAN DER HEIJEN, P.G.; H., DE VRIES; J.A.R.A.M., VAN HOOFF. (1990) Correspondence analysis of transition matrices, with special to missing entries and asymmetry. *Animal Behaviour*, 40: 49-64.
- VAN HOOFF, J. A. R. A. M., (1982) *Categories and sequences of behaviour: methods of description and analysis*. In: K. R. Scherer and P. Ekman (Editors), *Handbook of Methods in Nonverbal Behaviour Research*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 362-439.
- Van TUINEN, M.; D. B., BUTVILL; J.A.W., KIRSCH and S. B., HEDGES (2001) Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. *Proceedings of Royal Society of London: Biological Sciences*, 268 (1474): 1345-1350

- VAN WAGNER, C. E. and A. J. BAKER (1990) Association between mitochondrial DNA and morphological evolution in Canada geese. *Journal of Molecular Evolution*, 31:373-382.
- VERHEYEN, R. (1961) A new classification for the non-passerine birds of the world. *Bulletin of Royal Institution of Natural Science* 37: 1-36.
- VIANA, R. T. (2007) *Filogenia e biogeografia histórica dos Gyrodactylidae (Monogenoidea): morfologia, moléculas e evidência total*. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, P. R.
- WETMORE, A. (1930) A systematic classification for the birds of the world. *Proceedings of U.S. National Museum*, 76:1-8.
- WETMORE, A. (1934) A systematic classification for the birds of the world/revised and amended. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collection*, 89(13): 1-11.
- WETMORE, A. (1940) A systematic classification for the birds of the world. *Smithsonian Institution Misc. Coll.*, 99(7): 1-11.
- WETMORE, A. (1951) A revised classification for the birds of the world. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collection*, 117(4): 1-22.
- WETMORE, A. (1960) A classification for the birds of the world. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collection*, 139(11): 1-37.
- WINK, M. P. (1995) Phylogeny of Old and New World vultures (Aves: Accipitridae and Cathartidae) inferred from

- nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Zeitschrift für Naturforschung* 50(11-12): 868-882
- WINK, M., P., HEIDRICH and C., FENTZLOFF (1996) A mtDNA Phylogeny of Sea Eagles (genus *Haliaeetus*) based on nucleotide sequences of the cytochrome b-gene. *Biochemical Systematics and Ecology* 24 (7-8): 783-791
- WOLFF J. O., M. H., WATSON and S. A., THOMAS (2002) Is self-grooming by male prairie voles a predictor of mate choice? *Ethology*, 108: 169-179.
- WYK, E. van, H. van der, BANK and G.H., VERDOORN (2001) Allozyme variation in four populations of African whitebacked vultures (*Gyps africanus*) and phylogenetic between four vulture species from southern Africa. *Biochemical Systematics and Ecology* 29: 485-512
- XIA X., Z., XIE and K.M., KJER (2003) 18S ribosomal RNA and tetrapod phylogeny. *Systematic Biology* (52) 3: 283
- YOUNG, R. K. and D. D., THIESSEN (1991) Washing, drying, and anointing in adult humans (*Homo sapiens*): commonalities with grooming sequences in rodents. *Journal of Comparative Psychology*, 105(4): 340-344.
- ZIMMER, R., B. ERDMANN, W. K. THOMAS and T. W. QUINN (1994) Phylogenetic analysis of the *Coscoroba coscoroba* using mitochondrial sr DNA gene sequences. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 3:85-91.

6. Apêndice

Lista de figuras

Figura 1	Exemplo de arquivo de entrada de EthoSeq.....	152
Figura 2	Procedimento de entrada de arquivos em EthoSeq.....	153
Figura 3	Layout de EthoSeq durante a entrada de dados.....	154
Figura 4	Árvores fonte-destino e destino-fontes geradas por EthoSeq.....	155
Figura 5	Entrada de arquivo TGS.....	156
Figura 6	Entrada de arquivo MDF para comparação com TGS.....	156
Figura 7	Matriz exportada para Excel.....	157

6.1 Tutorial para EthoSeq

O software EthoSeq possui importantes estratégias de análise de padrões de comportamento. Com o intuito de promover maiores esclarecimentos sobre o uso desta ferramenta, seguem-se as etapas para a análise probabilística de comportamentos.

Os arquivos de entrada para EthoSeq são chamados MDF (*Multiple Sessions File*) e têm a extensão *mdf*. Essas rotinas têm uma construção específica e da qual depende a correta análise das informações contidas no arquivo.

A Figura 1 exibe um exemplo de arquivo *mdf*. Nesta ilustração podem-se observar alguns detalhes destacados em vermelho. É importante seguir as normas de composição da rotina, pois pequenos desvios, como espaços a mais, podem gerar erros na análise e o software não identifica a anomalia. Um erro comum é colocar mais espaços do que o exigido pelo programa. A distância entre cada elemento da rotina, como a numeração e a categoria, deve ser de no máximo de um espaço. Não deve haver marcas de parágrafo entre as numerações dos eventos comportamentais.

Na Figura 2 pode-se ver o procedimento de entrada de dados *mdf*. Nesta etapa a entrada de dados dos táxons é feita individualmente.

Figura 1 - Os destaques em vermelho representam elementos críticos para a correta construção do arquivo *mdf*. A letra **A** refere-se ao final do registro de cada seqüência. É preciso a correta sintaxe para que o programa entenda o final de uma seqüência e o início de outra. **B** compõe o cabeçalho de cada seqüência, no campo *title* é identificada a origem da informação. Em **C** é possível observar que todas as categorias registradas no arquivo recebem uma numeração crescente, essa é outra exigência de EthoSeq.

```

1.126 ACG
1.127 OBS
1.128 ACG
1.129 OBS
1.130 ACG
1.131 OBS
1.132 ACG
1.133 {end}

Observational data file .....: 1jut.odf
Title .....: Harpia4
From .....: Start of observation
To .....: End of observation

Time Captura
-----
0.0 -
0.0 OBS
0.1 SCL
0.2 NAL
0.3 OBS
0.4 NAL
0.5 OBS
0.6 APV
0.7 NAL
0.8 OBS
0.9 PRT
0.10 OBS
0.11 AUR
0.12 OBS
0.13 AUR
0.14 OBS
0.15 SCL
0.16 OBS
0.17 NAL
0.18 SCL

```

Figura 2 - A linha tracejada identifica a forma de entrada do arquivo. Existe a opção de entrada em outros formatos, inclusive compatibilidade para Excel. No caso em destaque o formato de entrada seria para arquivo *mdf*, como aquele apresentado na Figura anterior.

A Figura 3 apresenta um *layout* de EthoSeq quando carregado com arquivo *mdf*. Na seqüência numérica: 1) apresenta o título do arquivo que foi carregado e a extensão do mesmo; 2) Exibe as categorias comportamentais encontradas no arquivo de entrada; 3 e 4 representam respectivamente a linha e a coluna de categorias entre as quais ocorre transições; 5) a opção *kill diagonal*, que confere a possibilidade de zerar as diagonais nas quais ocorra a transição de uma categoria por ela mesma. Nestas diagonais os das células devem ser igual a zero. A opção *Calculate trees* inicia o processo de geração de árvores orientadas; 6) escolha entre o método de construção de árvores orientadas, *TGS both* seria a melhor opção uma vez que as árvores orientadas seriam geradas na direção fonte-destino

e destino-fonte, potencializa o conteúdo informacional construído pelo método probabilístico; 7) apresenta o número de transições totais e a probabilidade final.

Figura 3 - Esta Figura exhibe o layout do software EthoSeq quando alimentado com arquivo de análise.

Na Figura 4 são apresentadas as árvores orientadas de máxima probabilidades geradas por EthoSeq. A partir das árvores que são construídas as seqüências probabilísticas.

A tarefa seguinte é salvar o arquivo em formato *tgs* (em *TGS Files/Save TGS*). Os arquivos *tgs* (*Tree Generated Sequency*) juntamente com os arquivos *mdf* originalmente utilizados para compor as matrizes de transição são usados (Figuras 5 e 6) para compor uma matriz com todas as seqüências geradas, os táxons nas quais foram encontradas, os arquivos que exibem as seqüências e a ocorrência de cada arranjo seqüencial (Figura 7).

Figura 4 - Esta Figura apresenta as árvores fonte-destino (A) e destino-fonte (B). Os arranjos compreendem as transições entre todas as categorias existentes no arquivo de análise.

Figura 5 - A opção *TGS Files/Open TGS* reporta a uma janela que dispõe a opção de escolha dos arquivos *tgs*.

Figura 6 - A opção *Scan Experimental Files/Other Files* permite a comparação entre as seqüências probabilísticas (*tgs*) e os arquivos de entrada (*mdf*).

Figura 7 - A matriz com os dados de saída que foram exportados para Excel através da opção *Export TO Excel* e depois transformados em caracteres binários.

A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
TGS from:	Tree Generated Sequence (TGS):	Total:	N files:	SubT: Aix:	SubN: Aix:	SubT: And:	SubN: And:	SubT: But:	SubN: But:	SubT: BU:	SubN: BU:	SubT: COF:	SubN: COF:
1	trigonocephs-III tgs and milvageAUR, NAL,	69	30	26	13	0	0	1	1	3	1	1	1
2	trigonocephs-III tgs and ButegACA, NAL,	9	6	2	2	0	0	1	1	0	0	1	1
3	buteo-III tgs and Palatea tgs OBS, PRT,	600	101	195	49	97	1	13	5	8	1	55	1
4	trigonocephs-III tgs ACD, NAL,	10	6	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
5	trigonocephs-III tgs and SarcophACE, ACD,	14	12	6	5	1	1	0	0	0	0	0	0
6	trigonocephs-III tgs CBT, LIT,	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	trigonocephs-III tgs and SarcophLCD, ACE,	3	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
8	buteo-III tgs and trigonocephs-I ACE, OBS,	150	61	71	30	9	1	4	3	4	1	9	1
9	buteo-III tgs and milvage-III tgsAUR, OBS,	634	85	343	41	4	1	60	6	13	1	11	1
10	buteo-III tgs and trigonocephs-I ACP, OBS,	262	67	113	32	7	1	12	5	13	1	20	1
11	buteo-III tgs and trigonocephs-I APV, OBS,	392	73	175	36	0	0	16	4	9	1	6	1
12	trigonocephs-III tgs and PalateaACP, ACA,	41	34	20	17	1	1	3	3	0	0	0	0
13	buteo-III tgs and trigonocephs-I ECA, OBS,	96	28	42	13	0	0	12	4	4	1	0	0
14	buteo-III tgs and trigonocephs-I OBS, CBT,	87	24	36	11	1	1	0	0	1	1	0	0
15	buteo-III tgs and milvage-III tgsACG, OBS,	597	101	311	50	21	1	8	4	9	1	21	1
16	trigonocephs-III tgs and milvageACP, NAL,	30	13	4	4	0	0	1	1	4	1	0	0
17	trigonocephs-III tgs LIT, AST,	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	trigonocephs-III tgs and PalateaAUR, APV,	31	20	13	10	0	0	1	1	0	0	0	0
19	trigonocephs-III tgs and SarcophACE, AST,	49	24	22	12	0	0	0	0	0	0	0	0
20	trigonocephs-III tgs and milvageNAL, SCL,	212	47	92	22	0	0	0	0	9	1	1	1
21	trigonocephs-III tgs and milvageLIT, NAL,	10	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
22	trigonocephs-III tgs and buteo-I SAC, OBS,	34	24	11	10	0	0	4	4	3	1	4	1
23	trigonocephs-III tgs and EudociACE, APV,	11	7	5	3	0	0	0	0	0	0	0	0
24	trigonocephs-III tgs and gypohiSCL, LCD,	5	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
25	trigonocephs-III tgs and PalateaACE, PRT,	110	44	41	21	16	1	3	2	0	0	5	1
26	trigonocephs-III tgs and SarcophPRT, ACE,	54	32	21	15	6	1	0	0	0	0	2	1
27	trigonocephs-III tgs and vulturhPRT, ECA,	4	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
28	trigonocephs-III tgs and SarcophLIT, ACA,	18	11	8	5	0	0	0	0	0	0	0	0
29	trigonocephs-III tgs LIT, ECA,	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	trigonocephs-III tgs and PalateaECA, AUR,	13	9	9	5	0	0	0	0	0	0	0	0
31	buteo-III tgs and trigonocephs-I LCD, OBS,	75	28	36	13	0	0	0	0	1	1	0	0

7. Anexo I

7.1 Arquivos MDF com as rotinas de entrada para análise de EthoSeq

Observational data file	0.24 AST	0.60 ACE
ljut.odf	0.25 AUR	0.61 ACG
Title	0.26 OBS	0.62 ACA
ArdeaIII	0.27 ACG	0.63 ACG
From: Start	0.28 AST	0.64 PRT
of observation	0.29 PRT	0.65 OBS
To: End	0.30 OBS	0.66 ACP
of observation	0.31 ACG	0.67 OBS
	0.32 PRT	0.68 PRT
	0.33 OBS	0.69 OBS
Time Captura	0.34 ACG	0.70 ACE
-----	0.35 PRT	0.71 OBS
0.0 -	0.36 OBS	0.72 PRT
0.1 PRT	0.37 PRT	0.73 OBS
0.2 OBS	0.38 ACP	0.74 PRT
0.3 CBT	0.39 OBS	0.75 OBS
0.4 OBS	0.40 ACE	0.76 PRT
0.5 PRT	0.41 PRT	0.77 OBS
0.6 OBS	0.42 OBS	0.78 CBA
0.7 AST	0.43 ACE	0.79 OBS
0.8 OBS	0.44 PRT	0.80 CBA
0.9 PRT	0.45 ACG	0.81 OBS
0.10 ACG	0.46 PRT	0.82 ACP
0.11 NAL	0.47 NAL	0.83 ACG
0.12 OBS	0.48 OBS	0.84 OBS
0.13 ACP	0.49 PRT	0.85 PRT
0.14 LIT	0.50 ACG	0.86 OBS
0.15 OBS	0.51 PRT	0.87 ACP
0.16 AST	0.52 OBS	0.88 PRT
0.17 OBS	0.53 ACD	0.89 OBS
0.18 ACG	0.54 PRT	0.90 ACG
0.19 ACP	0.55 OBS	0.91 ACD
0.20 OBS	0.56 ACG	0.92 PRT
0.21 PRT	0.57 PRT	0.93 OBS
0.22 AST	0.58 AST	0.94 ACG
0.23 PRT	0.59 OBS	0.95 ACE

0.96 PRT	0.132 PRT	0.168 NAL
0.97 ACE	0.133 OBS	0.169 OBS
0.98 PRT	0.134 PRT	0.170 ACG
0.99 ACE	0.135 AST	0.171 ACE
0.100 PRT	0.136 PRT	0.172 OBS
0.101 AST	0.137 AST	0.173 PRT
0.102 ACE	0.138 PRT	0.174 NAL
0.103 PRT	0.139 AST	0.175 OBS
0.104 AST	0.140 NAL	0.176 ACG
0.105 PRT	0.141 OBS	0.177 OBS
0.106 ACE	0.142 ACG	0.178 PRT
0.107 OBS	0.143 ACE	0.179 OBS
0.108 PRT	0.144 PRT	0.180 ACG
0.109 ACG	0.145 OBS	0.181 OBS
0.110 PRT	0.146 ACG	0.182 ACG
0.111 ACG	0.147 ACE	0.183 ACE
0.112 PRT	0.148 PRT	0.184 PRT
0.113 OBS	0.149 OBS	0.185 OBS
0.114 ACG	0.150 PRT	0.186 AST
0.115 PRT	0.151 OBS	0.187 OBS
0.116 ACG	0.152 NAL	0.188 AST
0.117 OBS	0.153 ACG	0.189 OBS
0.118 PRT	0.154 ACE	0.190 PRT
0.119 OBS	0.155 PRT	0.191 OBS
0.120 ACG	0.156 OBS	0.192 PRT
0.121 PRT	0.157 PRT	0.193 ACG
0.122 ACG	0.158 OBS	0.194 PRT
0.123 PRT	0.159 NAL	0.195 OBS
0.124 ACG	0.160 OBS	0.196 OBS
0.125 PRT	0.161 ACG	0.197 PRT
0.126 OBS	0.162 PRT	0.198 OBS
0.127 ACG	0.163 OBS	0.199 ACG
0.128 AST	0.164 PRT	0.200 OBS
0.129 OBS	0.165 NAL	0.201 PRT
0.130 NAL	0.166 OBS	0.202 OBS
0.131 ACG	0.167 ACG	0.203 PRT

0.204	OBS	0.240	PRT	0.276	OBS
0.205	PRT	0.241	OBS	0.277	PRT
0.206	OBS	0.242	PRT	0.278	OBS
0.207	ACG	0.243	AST	0.279	PRT
0.208	ACE	0.244	OBS	0.280	OBS
0.209	PRT	0.245	PRT	0.281	PRT
0.210	ACG	0.246	ACP	0.282	OBS
0.211	PRT	0.247	PRT	0.283	PRT
0.212	ACP	0.248	OBS	0.284	NAL
0.213	ACG	0.249	ACA	0.285	OBS
0.214	PRT	0.250	OBS	0.286	ACE
0.215	OBS	0.251	ACA	0.287	NAL
0.216	PRT	0.252	PRT	0.288	OBS
0.217	OBS	0.253	OBS	0.289	PRT
0.218	ACG	0.254	PRT	0.290	OBS
0.219	PRT	0.255	OBS	0.291	PRT
0.220	OBS	0.256	PRT	0.292	OBS
0.221	ACG	0.257	NAL	0.293	PRT
0.222	PRT	0.258	OBS	0.294	OBS
0.223	OBS	0.259	PRT	0.295	PRT
0.224	NAL	0.260	OBS	0.296	OBS
0.225	OBS	0.261	PRT	0.297	PRT
0.226	PRT	0.262	OBS	0.298	OBS
0.227	AST	0.263	PRT	0.299	ACG
0.228	OBS	0.264	NAL	0.300	OBS
0.229	ACE	0.265	OBS	0.301	ACG
0.230	PRT	0.266	SCL	0.302	OBS
0.231	AST	0.267	OBS	0.303	ACG
0.232	OBS	0.268	NAL	0.304	NAL
0.233	ACG	0.269	OBS	0.305	OBS
0.234	PRT	0.270	CBA	0.306	ACG
0.235	NAL	0.271	OBS	0.307	OBS
0.236	OBS	0.272	PRT	0.308	PRT
0.237	ACG	0.273	OBS	0.309	OBS
0.238	OBS	0.274	ACP	0.310	PRT
0.239	AST	0.275	PRT	0.311	OBS

0.312 PRT
0.313 OBS
0.314 PRT
0.315 OBS
0.316 PRT
0.317 ACE
0.318 OBS
0.319 PRT
0.320 NAL
0.321 OBS
0.322 PRT
0.323 OBS
0.324 PRT
0.325 OBS
0.326 PRT
0.327 OBS
0.328 PRT
0.329 OBS
0.330 PRT
0.331 OBS
0.332 PRT
0.333 OBS
0.334 PRT
0.335 AST
0.336 PRT
0.337 AST
0.338 OBS
0.339 PRT
0.340 OBS
0.341 ACG
0.342 OBS
0.343 PRT
0.344 NAL
0.345 OBS
0.346 NAL
0.347 PRT

0.348 OBS
0.349 PRT
0.350 OBS
0.351 ACE
0.352 PRT
0.353 OBS
0.354 ACG
0.355 NAL
0.356 OBS
0.357 ACE
0.358 ACD
0.359 ACE
0.360 PRT
0.361 OBS
0.362 PRT
0.363 OBS
0.364 PRT
0.365 OBS
0.366 PRT
0.367 OBS
0.368 PRT
0.369 OBS
0.370 PRT
0.371 AST
0.372 OBS
0.373 PRT
0.374 ACE
0.375 OBS
0.376 ACE
0.377 PRT
0.378 OBS
0.379 PRT
0.380 OBS
0.381 PRT
0.382 OBS
0.383 PRT

0.384 OBS
0.385 PRT
0.386 OBS
0.387 PRT
0.388 ACP
0.389 PRT
0.390 OBS
0.391 PRT
0.392 OBS
0.393 PRT
0.394 OBS
0.395 PRT
0.396 OBS
0.397 PRT
0.398 OBS
0.399 AST
0.400 AUR
0.401 AST
0.402 AUR
0.403 OBS
0.404 PRT
0.405 OBS
0.406 ACG
0.407 OBS
0.408 PRT
0.409 OBS
0.410 ACG
0.411 OBS
0.412 PRT
0.413 NAL
0.414 OBS
0.415 ACG
0.416 OBS
0.417 NAL
0.418 OBS
0.419 ACG

0.420 OBS
0.421 ACG
0.422 ACE
0.423 OBS
0.424 AUR
0.425 AST
0.426 OBS
0.427 PRT
0.428 OBS
0.429 PRT
0.430 NAL
0.431 OBS
0.432 ACG
0.433 OBS
0.434 ACG
0.435 ACE
0.436 OBS
0.437 PRT
0.438 OBS
0.439 ACG
0.440 OBS
0.441 ACG
0.442 OBS
0.443 ACG
0.444 OBS
0.445 ACE
0.446 OBS
0.447 ACE
0.448 OBS
0.449 PRT
0.450 OBS
0.451 PRT
0.452 OBS
0.453 ACE
0.454 ACG
0.455 PRT

0.456 ACE
0.457 PRT
0.458 OBS
0.459 PRT
0.460 AST
0.461 OBS
0.462 ACG
0.463 OBS
0.464 ACG
0.465 OBS
0.466 PRT
0.467 ACG
0.468 OBS
0.469 PRT
0.470 OBS
0.471 PRT
0.472 OBS
0.473 PRT
0.474 OBS
0.475 PRT
0.476 OBS
0.477 PRT
0.478 AUR
0.479 OBS
0.480 PRT
0.481 OBS
0.482 ACP
0.483 OBS
0.484 ACP
0.485 OBS
0.486 PRT
0.487 OBS
0.488 PRT
0.489 OBS
0.490 PRT
0.491 AUR

0.492 OBS
0.493 PRT
0.494 OBS
0.495 PRT
0.496 AUR
0.497 PRT
0.498 OBS
0.499 ACP
0.500 LIT
0.501 OBS
0.502 ACP
0.503 ACA
0.504 ACP
0.505 OBS
0.506 ACP
0.507 PRT
0.508 OBS
0.509 PRT
0.510 OBS
0.511 ACG
0.512 PRT
0.513 OBS
0.514 PRT
0.515 ACG
0.516 PRT
0.517 ACA
0.518 OBS
0.519 ACP
0.520 OBS
0.521 {end}

Observational data file	0.24 OBS	0.60 ACP
ljut.odf	0.25 AST	0.61 NAL
Title	0.26 OBS	0.62 SCL
ButeoIII	0.27 AST	0.63 NAL
From: Start	0.28 OBS	0.64 SCL
of observation	0.29 AST	0.65 NAL
To: End	0.30 OBS	0.66 SCL
of observation	0.31 ACG	0.67 NAL
	0.32 OBS	0.68 SCL
	0.33 ACP	0.69 NAL
Time Captura	0.34 NAL	0.70 OBS
-----	0.35 OBS	0.71 NAL
0.0 -	0.36 APV	0.72 OBS
0.1 APV	0.37 OBS	0.73 NAL
0.2 OBS	0.38 NAL	0.74 OBS
0.3 APV	0.39 OBS	0.75 CBA
0.4 OBS	0.40 CBA	0.76 OBS
0.5 APV	0.41 NAL	0.77 CBA
0.6 AUR	0.42 AUR	0.78 OBS
0.7 OBS	0.43 OBS	0.79 CBA
0.8 NAL	0.44 AST	0.80 OBS
0.9 OBS	0.45 OBS	0.81 CBA
0.10 ACP	0.46 ACD	0.82 OBS
0.11 OBS	0.47 AST	0.83 CBA
0.12 AUR	0.48 NAL	0.84 OBS
0.13 OBS	0.49 OBS	0.85 SAC
0.14 ACP	0.50 ACG	0.86 OBS
0.15 ECA	0.51 OBS	0.87 NAL
0.16 OBS	0.52 NAL	0.88 OBS
0.17 ACP	0.53 OBS	0.89 CBA
0.18 OBS	0.54 AST	0.90 OBS
0.19 ECA	0.55 OBS	0.91 PRT
0.20 OBS	0.56 ACE	0.92 OBS
0.21 AUR	0.57 OBS	0.93 NAL
0.22 OBS	0.58 ACP	0.94 PRT
0.23 ACG	0.59 OBS	0.95 NAL

0.96 OBS	0.132 ACG	0.168 AST
0.97 AUR	0.133 OBS	0.169 OBS
0.98 NAL	0.134 ACG	0.170 AST
0.99 OBS	0.135 OBS	0.171 OBS
0.100 LCD	0.136 ACG	0.172 NAL
0.101 OBS	0.137 OBS	0.173 OBS
0.102 AUR	0.138 ACP	0.174 ACP
0.103 NAL	0.139 OBS	0.175 OBS
0.104 OBS	0.140 ACP	0.176 ACE
0.105 NAL	0.141 OBS	0.177 OBS
0.106 AST	0.142 ACP	0.178 ACE
0.107 OBS	0.143 OBS	0.179 OBS
0.108 ECA	0.144 ACP	0.180 ACE
0.109 OBS	0.145 OBS	0.181 OBS
0.110 ACP	0.146 PRT	0.182 PRT
0.111 ECA	0.147 OBS	0.183 OBS
0.112 OBS	0.148 NAL	0.184 NAL
0.113 AUR	0.149 OBS	0.185 OBS
0.114 OBS	0.150 CBA	0.186 ACP
0.115 ACP	0.151 OBS	0.187 NAL
0.116 ACG	0.152 AUR	0.188 SCL
0.117 OBS	0.153 OBS	0.189 NAL
0.118 AST	0.154 AST	0.190 SCL
0.119 OBS	0.155 OBS	0.191 NAL
0.120 AST	0.156 ACD	0.192 SCL
0.121 OBS	0.157 AST	0.193 NAL
0.122 AST	0.158 OBS	0.194 SCL
0.123 OBS	0.159 AST	0.195 NAL
0.124 AST	0.160 OBS	0.196 SCL
0.125 OBS	0.161 AST	0.197 NAL
0.126 AST	0.162 NAL	0.198 OBS
0.127 OBS	0.163 OBS	0.199 NAL
0.128 AST	0.164 ACG	0.200 OBS
0.129 OBS	0.165 OBS	0.201 CBA
0.130 ACG	0.166 AST	0.202 OBS
0.131 OBS	0.167 OBS	0.203 CBA

0.204 OBS
0.205 CBA
0.206 OBS
0.207 CBA
0.208 OBS
0.209 CBA
0.210 OBS
0.211 NAL
0.212 OBS
0.213 SAC
0.214 OBS
0.215 SCL
0.216 OBS
0.217 NAL
0.218 CBA
0.219 OBS
0.220 NAL
0.221 OBS
0.222 NAL
0.223 OBS
0.224 CBA
0.225 OBS
0.226 CBA
0.227 NAL
0.228 OBS
0.229 APV
0.230 OBS
0.231 APV
0.232 OBS
0.233 APV
0.234 OBS
0.235 APV
0.236 OBS
0.237 AUR
0.238 OBS
0.239 NAL

0.240 OBS
0.241 CBA
0.242 OBS
0.243 CBA
0.244 OBS
0.245 CBA
0.246 NAL
0.247 OBS
0.248 PRT
0.249 OBS
0.250 LIT
0.251 OBS
0.252 CBA
0.253 OBS
0.254 NAL
0.255 OBS
0.256 NAL
0.257 OBS
0.258 NAL
0.259 OBS
0.260 PRT
0.261 NAL
0.262 OBS
0.263 PRT
0.264 NAL
0.265 OBS
0.266 AUR
0.267 OBS
0.268 ACP
0.269 OBS
0.270 ACP
0.271 OBS
0.272 ACP
0.273 OBS
0.274 ACP
0.275 OBS

0.276 PRT
0.277 OBS
0.278 PRT
0.279 OBS
0.280 NAL
0.281 OBS
0.282 NAL
0.283 AUR
0.284 OBS
0.285 AUR
0.286 NAL
0.287 OBS
0.288 NAL
0.289 OBS
0.290 ACP
0.291 NAL
0.292 OBS
0.293 AUR
0.294 OBS
0.295 ACP
0.296 OBS
0.297 NAL
0.298 OBS
0.299 AUR
0.300 OBS
0.301 NAL
0.302 OBS
0.303 NAL
0.304 APV
0.305 OBS
0.306 APV
0.307 OBS
0.308 NAL
0.309 AUR
0.310 OBS
0.311 SAC

0.312 OBS
 0.313 CBA
 0.314 NAL
 0.315 OBS
 0.316 LIT
 0.317 OBS
 0.318 LIT
 0.319 OBS
 0.320 LIT
 0.321 OBS
 0.322 LIT
 0.323 OBS
 0.324 LIT
 0.325 OBS
 0.326 CBT
 0.327 OBS
 0.328 AUR
 0.329 OBS
 0.330 {end}

Observational data file:
 ljut.odf
 Title:
 CoragyptIII
 From: Start
 of observation
 To: End
 of observation

Time Captura

 0.0 -
 0.1 PRT

0.2 NAL
 0.3 OBS
 0.4 ACG
 0.5 PRT
 0.6 OBS
 0.7 PRT
 0.8 OBS
 0.9 PRT
 0.10 OBS
 0.11 PRT
 0.12 OBS
 0.13 ACP
 0.14 OBS
 0.15 AST
 0.16 AUR
 0.17 OBS
 0.18 AST
 0.19 OBS
 0.20 PRT
 0.21 OBS
 0.22 SAC
 0.23 OBS
 0.24 NAL
 0.25 OBS
 0.26 PRT
 0.27 OBS
 0.28 PRT
 0.29 AUR
 0.30 OBS
 0.31 PRT
 0.32 OBS
 0.33 PRT
 0.34 NAL
 0.35 SCL
 0.36 NAL
 0.37 APV

0.38 AST
 0.39 OBS
 0.40 NAL
 0.41 OBS
 0.42 ACE
 0.43 PRT
 0.44 OBS
 0.45 PRT
 0.46 OBS
 0.47 ACE
 0.48 OBS
 0.49 ACG
 0.50 OBS
 0.51 AST
 0.52 OBS
 0.53 ACD
 0.54 ACP
 0.55 APV
 0.56 OBS
 0.57 APV
 0.58 OBS
 0.59 ACG
 0.60 OBS
 0.61 ACG
 0.62 OBS
 0.63 NAL
 0.64 OBS
 0.65 NAL
 0.66 OBS
 0.67 PRT
 0.68 OBS
 0.69 AST
 0.70 OBS
 0.71 AST
 0.72 NAL
 0.73 OBS

0.74	AST	0.110	NAL	0.146	PRT
0.75	NAL	0.111	OBS	0.147	AST
0.76	OBS	0.112	ACG	0.148	AUR
0.77	SCL	0.113	NAL	0.149	PRT
0.78	OBS	0.114	OBS	0.150	OBS
0.79	SCL	0.115	ACA	0.151	PRT
0.80	OBS	0.116	OBS	0.152	OBS
0.81	SCL	0.117	OBS	0.153	ACP
0.82	OBS	0.118	APV	0.154	OBS
0.83	ACG	0.119	OBS	0.155	ACP
0.84	OBS	0.120	ACD	0.156	OBS
0.85	PRT	0.121	OBS	0.157	PRT
0.86	OBS	0.122	PRT	0.158	NAL
0.87	AST	0.123	OBS	0.159	OBS
0.88	OBS	0.124	PRT	0.160	ACG
0.89	APV	0.125	ACA	0.161	OBS
0.90	OBS	0.126	NAL	0.162	PRT
0.91	APV	0.127	OBS	0.163	OBS
0.92	OBS	0.128	NAL	0.164	NAL
0.93	APV	0.129	OBS	0.165	OBS
0.94	OBS	0.130	AST	0.166	PRT
0.95	ACP	0.131	OBS	0.167	OBS
0.96	OBS	0.132	ACE	0.168	PRT
0.97	ACE	0.133	OBS	0.169	OBS
0.98	OBS	0.134	PRT	0.170	ACA
0.99	ACG	0.135	OBS	0.171	OBS
0.100	OBS	0.136	ACG	0.172	ACP
0.101	PRT	0.137	SCL	0.173	OBS
0.102	OBS	0.138	AST	0.174	PRT
0.103	ACG	0.139	OBS	0.175	OBS
0.104	OBS	0.140	NAL	0.176	PRT
0.105	PRT	0.141	AST	0.177	OBS
0.106	OBS	0.142	PRT	0.178	PRT
0.107	ACG	0.143	AST	0.179	OBS
0.108	OBS	0.144	PRT	0.180	LIT
0.109	PRT	0.145	AST	0.181	OBS

0.182 SAC	0.218 OBS	0.254 AUR
0.183 OBS	0.219 ACE	0.255 OBS
0.184 ACP	0.220 OBS	0.256 PRT
0.185 OBS	0.221 ACG	0.257 OBS
0.186 ACG	0.222 OBS	0.258 PRT
0.187 ACP	0.223 ACG	0.259 AST
0.188 ACG	0.224 ACE	0.260 OBS
0.189 OBS	0.225 OBS	0.261 ACG
0.190 NAL	0.226 AST	0.262 OBS
0.191 OBS	0.227 OBS	0.263 AUR
0.192 PRT	0.228 AST	0.264 ACP
0.193 OBS	0.229 OBS	0.265 PRT
0.194 PRT	0.230 ACG	0.266 CBA
0.195 AST	0.231 ACP	0.267 PRT
0.196 OBS	0.232 PRT	0.268 OBS
0.197 ACD	0.233 OBS	0.269 LIT
0.198 OBS	0.234 NAL	0.270 PRT
0.199 ACP	0.235 OBS	0.271 OBS
0.200 ACG	0.236 AST	0.272 PRT
0.201 NAL	0.237 OBS	0.273 NAL
0.202 OBS	0.238 NAL	0.274 AST
0.203 ACG	0.239 ACG	0.275 OBS
0.204 OBS	0.240 OBS	0.276 ACG
0.205 ACG	0.241 ACG	0.277 ACP
0.206 OBS	0.242 OBS	0.278 OBS
0.207 ACE	0.243 ACG	0.279 NAL
0.208 OBS	0.244 ACE	0.280 PRT
0.209 PRT	0.245 OBS	0.281 OBS
0.210 SCL	0.246 ACD	0.282 NAL
0.211 AST	0.247 PRT	0.283 PRT
0.212 OBS	0.248 AST	0.284 OBS
0.213 ACG	0.249 OBS	0.285 ACA
0.214 OBS	0.250 AUR	0.286 PRT
0.215 PRT	0.251 OBS	0.287 OBS
0.216 OBS	0.252 AUR	0.288 PRT
0.217 AST	0.253 OBS	0.289 OBS

0.290 PRT
0.291 OBS
0.292 PRT
0.293 OBS
0.294 ACG
0.295 OBS
0.296 ACG
0.297 OBS
0.298 ACP
0.299 OBS
0.300 CBA
0.301 OBS
0.302 PRT
0.303 OBS
0.304 AST
0.305 OBS
0.306 PRT
0.307 SCL
0.308 PRT
0.309 OBS
0.310 PRT
0.311 OBS
0.312 SAC
0.313 OBS
0.314 ACP
0.315 OBS
0.316 ACD
0.317 OBS
0.318 ACP
0.319 OBS
0.320 ACP
0.321 OBS
0.322 NAL
0.323 OBS
0.324 CBA
0.325 OBS

0.326 NAL
0.327 OBS
0.328 AST
0.329 AUR
0.330 OBS
0.331 AUR
0.332 NAL
0.333 OBS
0.334 ACE
0.335 ACG
0.336 PRT
0.337 OBS
0.338 ACG
0.339 PRT
0.340 ACE
0.341 PRT
0.342 OBS
0.343 ACG
0.344 ACE
0.345 PRT
0.346 AST
0.347 OBS
0.348 AST
0.349 OBS
0.350 SAC
0.351 OBS
0.352 AUR
0.353 OBS
0.354 PRT
0.355 OBS
0.356 PRT
0.357 OBS
0.358 ACG
0.359 ACE
0.360 OBS
0.361 ACP

0.362 AUR
0.363 AST
0.364 PRT
0.365 OBS
0.366 AST
0.367 PRT
0.368 AST
0.369 OBS
0.370 AST
0.371 NAL
0.372 OBS
0.373 SAC
0.374 NAL
0.375 OBS
0.376 PRT
0.377 OBS
0.378 AUR
0.379 OBS
0.380 PRT
0.381 OBS
0.382 PRT
0.383 OBS
0.384 AST
0.385 OBS
0.386 ACP
0.387 ACG
0.388 OBS
0.389 ACA
0.390 PRT
0.391 OBS
0.392 ACP
0.393 OBS
0.394 PRT
0.395 OBS
0.396 ACP
0.397 PRT

0.398	ACP	0.434	NAL	0.470	AST
0.399	PRT	0.435	OBS	0.471	OBS
0.400	OBS	0.436	AUR	0.472	ACD
0.401	ACP	0.437	OBS	0.473	AST
0.402	SCL	0.438	ACD	0.474	PRT
0.403	ACG	0.439	OBS	0.475	OBS
0.404	ACE	0.440	AST	0.476	PRT
0.405	PRT	0.441	OBS	0.477	ACE
0.406	ACP	0.442	CBA	0.478	OBS
0.407	OBS	0.443	OBS	0.479	ACP
0.408	PRT	0.444	SCL	0.480	OBS
0.409	ACP	0.445	OBS	0.481	NAL
0.410	OBS	0.446	SCL	0.482	ACP
0.411	AST	0.447	OBS	0.483	OBS
0.412	PRT	0.448	ACP	0.484	ACP
0.413	OBS	0.449	OBS	0.485	ACG
0.414	AST	0.450	PRT	0.486	NAL
0.415	PRT	0.451	OBS	0.487	OBS
0.416	OBS	0.452	PRT	0.488	ACA
0.417	NAL	0.453	ACG	0.489	OBS
0.418	CBA	0.454	OBS	0.490	ACP
0.419	OBS	0.455	ACG	0.491	OBS
0.420	PRT	0.456	OBS	0.492	ACP
0.421	OBS	0.457	PRT	0.493	OBS
0.422	AUR	0.458	AST	0.494	ACP
0.423	OBS	0.459	OBS	0.495	OBS
0.424	CBA	0.460	AST	0.496	CBA
0.425	OBS	0.461	OBS	0.497	NAL
0.426	SCL	0.462	AST	0.498	AST
0.427	OBS	0.463	OBS	0.499	OBS
0.428	NAL	0.464	AST	0.500	AST
0.429	OBS	0.465	OBS	0.501	OBS
0.430	AST	0.466	AST	0.502	AST
0.431	OBS	0.467	OBS	0.503	OBS
0.432	PRT	0.468	PRT	0.504	AST
0.433	OBS	0.469	OBS	0.505	OBS

0.506 PRT		0.22 SCL
0.507 OBS		0.23 OBS
0.508 AST		0.24 ACA
0.509 OBS	Observational data file	0.25 OBS
0.510 AST	ljut.odf	0.26 NAL
0.511 OBS	Title	0.27 ACP
0.512 AST	GypohieraxIII	0.28 OBS
0.513 OBS	From: Start	0.29 NAL
0.514 AST	of observation	0.30 OBS
0.515 OBS	To: End	0.31 APV
0.516 ACD	of observation	0.32 OBS
0.517 AUR		0.33 LCD
0.518 OBS	Time Captura	0.34 OBS
0.519 AUR	-----	0.35 LCD
0.520 ACD	0.0 -	0.36 OBS
0.521 OBS	0.1 PRT	0.37 PRT
0.522 CBA	0.2 NAL	0.38 NAL
0.523 PRT	0.3 OBS	0.39 OBS
0.524 NAL	0.4 SCL	0.40 PRT
0.525 OBS	0.5 OBS	0.41 OBS
0.526 AST	0.6 SCL	0.42 ACG
0.527 OBS	0.7 OBS	0.43 ACP
0.528 AST	0.8 SCL	0.44 OBS
0.529 OBS	0.9 OBS	0.45 APV
0.530 PRT	0.10 SCL	0.46 OBS
0.531 NAL	0.11 OBS	0.47 APV
0.532 OBS	0.12 AST	0.48 OBS
0.533 ACE	0.13 OBS	0.49 NAL
0.534 PRT	0.14 AST	0.50 LCD
0.535 CBA	0.15 OBS	0.51 NAL
0.536 OBS	0.16 NAL	0.52 OBS
0.537 PRT	0.17 OBS	0.53 NAL
0.538 ACG	0.18 NAL	0.54 OBS
0.539 AST	0.19 OBS	0.55 PRT
0.540 OBS	0.20 SCL	0.56 OBS
0.541 {end}	0.21 OBS	0.57 PRT

0.58	OBS	0.94	OBS	0.130	OBS
0.59	ACP	0.95	SCL	0.131	NAL
0.60	OBS	0.96	OBS	0.132	OBS
0.61	ACG	0.97	SCL	0.133	AST
0.62	OBS	0.98	OBS	0.134	OBS
0.63	ACG	0.99	SCL	0.135	ACP
0.64	OBS	0.100	OBS	0.136	OBS
0.65	PRT	0.101	SCL	0.137	NAL
0.66	OBS	0.102	OBS	0.138	OBS
0.67	PRT	0.103	SCL	0.139	NAL
0.68	OBS	0.104	LCD	0.140	OBS
0.69	PRT	0.105	OBS	0.141	PRT
0.70	OBS	0.106	NAL	0.142	SCL
0.71	APV	0.107	OBS	0.143	NAL
0.72	OBS	0.108	SCL	0.144	OBS
0.73	NAL	0.109	OBS	0.145	NAL
0.74	OBS	0.110	PRT	0.146	OBS
0.75	SCL	0.111	NAL	0.147	ACP
0.76	OBS	0.112	APV	0.148	OBS
0.77	ACG	0.113	NAL	0.149	ACD
0.78	OBS	0.114	OBS	0.150	OBS
0.79	ECA	0.115	SCL	0.151	ACD
0.80	CBA	0.116	OBS	0.152	SCL
0.81	NAL	0.117	NAL	0.153	ACD
0.82	OBS	0.118	OBS	0.154	OBS
0.83	NAL	0.119	PRT	0.155	ACD
0.84	OBS	0.120	OBS	0.156	OBS
0.85	NAL	0.121	PRT	0.157	ACD
0.86	OBS	0.122	OBS	0.158	OBS
0.87	NAL	0.123	NAL	0.159	ACD
0.88	OBS	0.124	OBS	0.160	OBS
0.89	SCL	0.125	SCL	0.161	ACD
0.90	OBS	0.126	OBS	0.162	OBS
0.91	NAL	0.127	SCO	0.163	ACD
0.92	OBS	0.128	ACP	0.164	OBS
0.93	SCL	0.129	NAL	0.165	ACD

0.166	OBS	0.202	ACA	0.238	SCL
0.167	ACD	0.203	OBS	0.239	NAL
0.168	OBS	0.204	CBT	0.240	SCL
0.169	ACD	0.205	OBS	0.241	NAL
0.170	OBS	0.206	CBT	0.242	SCL
0.171	ACD	0.207	OBS	0.243	NAL
0.172	OBS	0.208	CBT	0.244	AST
0.173	NAL	0.209	OBS	0.245	NAL
0.174	OBS	0.210	CBT	0.246	OBS
0.175	NAL	0.211	OBS	0.247	ACP
0.176	OBS	0.212	CBT	0.248	APV
0.177	AUR	0.213	OBS	0.249	OBS
0.178	OBS	0.214	CBT	0.250	SCL
0.179	AST	0.215	AST	0.251	NAL
0.180	OBS	0.216	OBS	0.252	CBT
0.181	AST	0.217	NAL	0.253	SCL
0.182	OBS	0.218	OBS	0.254	CBT
0.183	NAL	0.219	AUR	0.255	APV
0.184	OBS	0.220	NAL	0.256	OBS
0.185	APV	0.221	OBS	0.257	NAL
0.186	OBS	0.222	CBA	0.258	OBS
0.187	APV	0.223	OBS	0.259	NAL
0.188	OBS	0.224	LIT	0.260	OBS
0.189	APV	0.225	OBS	0.261	APV
0.190	OBS	0.226	SCL	0.262	OBS
0.191	NAL	0.227	NAL	0.263	AUR
0.192	OBS	0.228	OBS	0.264	OBS
0.193	AUR	0.229	NAL	0.265	AUR
0.194	OBS	0.230	SCL	0.266	OBS
0.195	AUR	0.231	NAL	0.267	PRT
0.196	OBS	0.232	OBS	0.268	NAL
0.197	NAL	0.233	NAL	0.269	OBS
0.198	OBS	0.234	ACP	0.270	SCL
0.199	CBA	0.235	OBS	0.271	OBS
0.200	OBS	0.236	ACP	0.272	SCL
0.201	ACP	0.237	NAL	0.273	OBS

0.274 SCL	0.310 OBS	0.346 CBA
0.275 OBS	0.311 APV	0.347 NAL
0.276 SCL	0.312 OBS	0.348 OBS
0.277 OBS	0.313 APV	0.349 NAL
0.278 AST	0.314 OBS	0.350 OBS
0.279 OBS	0.315 NAL	0.351 NAL
0.280 AST	0.316 LCD	0.352 OBS
0.281 OBS	0.317 NAL	0.353 NAL
0.282 NAL	0.318 OBS	0.354 OBS
0.283 OBS	0.319 NAL	0.355 SCL
0.284 NAL	0.320 OBS	0.356 OBS
0.285 OBS	0.321 PRT	0.357 NAL
0.286 SCL	0.322 OBS	0.358 OBS
0.287 OBS	0.323 PRT	0.359 SCL
0.288 SCL	0.324 OBS	0.360 OBS
0.289 OBS	0.325 ACP	0.361 SCL
0.290 ACA	0.326 OBS	0.362 OBS
0.291 OBS	0.327 ACP	0.363 SCL
0.292 NAL	0.328 OBS	0.364 OBS
0.293 ACP	0.329 ACP	0.365 SCL
0.294 OBS	0.330 OBS	0.366 OBS
0.295 NAL	0.331 PRT	0.367 SCL
0.296 OBS	0.332 OBS	0.368 OBS
0.297 APV	0.333 PRT	0.369 SCL
0.298 OBS	0.334 OBS	0.370 LCD
0.299 LCD	0.335 PRT	0.371 OBS
0.300 OBS	0.336 OBS	0.372 NAL
0.301 LCD	0.337 APV	0.373 OBS
0.302 OBS	0.338 OBS	0.374 SCL
0.303 PRT	0.339 NAL	0.375 OBS
0.304 NAL	0.340 OBS	0.376 PRT
0.305 OBS	0.341 SCL	0.377 NAL
0.306 PRT	0.342 OBS	0.378 APV
0.307 OBS	0.343 ACP	0.379 NAL
0.308 ACP	0.344 OBS	0.380 OBS
0.309 ACP	0.345 ECA	0.381 SCL

0.382 OBS
0.383 NAL
0.384 OBS
0.385 PRT
0.386 OBS
0.387 PRT
0.388 OBS
0.389 NAL
0.390 OBS
0.391 SCL
0.392 OBS
0.393 SCO
0.394 ACP
0.395 NAL
0.396 OBS
0.397 NAL
0.398 OBS
0.399 AST
0.400 OBS
0.401 ACP
0.402 OBS
0.403 NAL
0.404 OBS
0.405 NAL
0.406 OBS
0.407 PRT
0.408 SCL
0.409 NAL
0.410 OBS
0.411 NAL
0.412 OBS
0.413 ACP
0.414 OBS
0.415 ACD
0.416 OBS
0.417 ACD

0.418 SCL
0.419 ACD
0.420 OBS
0.421 ACD
0.422 OBS
0.423 ACD
0.424 OBS
0.425 ACD
0.426 OBS
0.427 ACD
0.428 OBS
0.429 ACD
0.430 OBS
0.431 ACD
0.432 OBS
0.433 ACD
0.434 OBS
0.435 ACD
0.436 OBS
0.437 ACD
0.438 OBS
0.439 NAL
0.440 OBS
0.441 NAL
0.442 OBS
0.443 AUR
0.444 OBS
0.445 AST
0.446 OBS
0.447 AST
0.448 OBS
0.449 NAL
0.450 OBS
0.451 APV
0.452 OBS
0.453 APV

0.454 OBS
0.455 APV
0.456 OBS
0.457 NAL
0.458 OBS
0.459 AUR
0.460 OBS
0.461 AUR
0.462 OBS
0.463 NAL
0.464 OBS
0.465 CBA
0.466 OBS
0.467 ACP
0.468 ACA
0.469 OBS
0.470 CBT
0.471 OBS
0.472 CBT
0.473 OBS
0.474 CBT
0.475 OBS
0.476 CBT
0.477 OBS
0.478 CBT
0.479 OBS
0.480 CBT
0.481 AST
0.482 OBS
0.483 NAL
0.484 OBS
0.485 AUR
0.486 NAL
0.487 OBS
0.488 CBA
0.489 OBS

0.490 LIT	0.526 OBS	1.13 EMA
0.491 OBS	0.527 APV	1.14 SAC
0.492 SCL	0.528 OBS	1.15 SCL
0.493 NAL	0.529 AUR	1.16 CBT
0.494 OBS	0.530 OBS	1.17 ECA
0.495 NAL	0.531 AUR	1.18 NAL
0.496 SCL	0.532 OBS	1.19 OBS
0.497 NAL	0.533 {end}	1.20 SAC
0.498 OBS		1.21 OBS
0.499 NAL		1.22 CBA
0.500 ACP		1.23 OBS
0.501 OBS	Observational data file:	1.24 AUR
0.502 ACP	ljut.odf	1.25 OBS
0.503 NAL	Title	1.26 SCL
0.504 SCL	Harpial	1.27 OBS
0.505 NAL	From: Start	1.28 AUR
0.506 SCL	of observation	1.29 OBS
0.507 NAL	To: End	1.30 APV
0.508 SCL	of observation	1.31 OBS
0.509 NAL		1.32 APV
0.510 AST	Time Captura	1.33 AUR
0.511 NAL	-----	1.34 OBS
0.512 OBS	0.0 -	1.35 AUR
0.513 ACP	1.0 OBS	1.36 OBS
0.514 APV	1.1 CBA	1.37 AUR
0.515 OBS	1.2 APV	1.38 OBS
0.516 SCL	1.3 PRT	1.39 AUR
0.517 NAL	1.4 ACD	1.40 OBS
0.518 CBT	1.5 ACG	1.41 AUR
0.519 SCL	1.6 ACP	1.42 ACD
0.520 CBT	1.7 ACA	1.43 OBS
0.521 APV	1.8 AUR	1.44 AST
0.522 OBS	1.9 ACE	1.45 OBS
0.523 NAL	1.10 LIT	1.46 AUR
0.524 OBS	1.11 LCD	1.47 OBS
0.525 NAL	1.12 AST	1.48 AST

1.49 OBS	Title	1.26 OBS
1.50 ACE	Harpia2	1.27 ACP
1.51 OBS	From: Start	1.28 OBS
1.52 ACP	of observation	1.29 ACA
1.53 OBS	To: End	1.30 OBS
1.54 AST	of observation	1.31 AUR
1.55 OBS		1.32 OBS
1.56 AST	Time Captura	1.33 AUR
1.57 OBS	-----	1.34 OBS
1.58 ACP	0.0 -	1.35 AUR
1.59 OBS	1.0 OBS	1.36 OBS
1.60 AUR	1.1 ACE	1.37 CBA
1.61 OBS	1.2 OBS	1.38 OBS
1.62 AUR	1.3 CBA	1.39 ACP
1.63 CBA	1.4 OBS	1.40 OBS
1.64 OBS	1.5 AST	1.41 ACP
1.65 CBA	1.6 OBS	1.42 OBS
1.66 PRT	1.7 AST	1.43 ACP
1.67 OBS	1.8 OBS	1.44 OBS
1.68 ACD	1.9 AST	1.45 ACP
1.69 OBS	1.10 OBS	1.46 OBS
1.70 CBA	1.11 AST	1.47 ACP
1.71 OBS	1.12 OBS	1.48 OBS
1.72 CBA	1.13 ACP	1.49 ACP
1.73 OBS	1.14 OBS	1.50 OBS
1.74 APV	1.15 ACP	1.51 ACP
1.75 OBS	1.16 OBS	1.52 CBA
1.76 ACP	1.17 ACP	1.53 OBS
1.77 OBS	1.18 OBS	1.54 AUR
1.78 LIT	1.19 ACP	1.55 OBS
1.79 OBS	1.20 OBS	1.56 NAL
1.80 {end}	1.21 ACP	1.57 OBS
	1.22 OBS	1.58 AUR
	1.23 ACP	1.59 OBS
	1.24 OBS	1.60 ACD
	1.25 ACP	1.61 OBS

Observational	data	file	:
ljut.odf			

1.62 SCL	1.98 AST	
1.63 OBS	1.99 OBS	
1.64 SCL	1.100 AST	Observational data file:
1.65 OBS	1.101 OBS	ljut.odf
1.66 SCL	1.102 AST	Title:
1.67 OBS	1.103 OBS	Harpia3
1.68 SCL	1.104 AST	From: Start
1.69 OBS	1.105 OBS	of observation
1.70 SCL	1.106 AST	To: End
1.71 OBS	1.107 OBS	of observation
1.72 ACD	1.108 AST	
1.73 OBS	1.109 OBS	Time Captura
1.74 NAL	1.110 ACG	-----
1.75 OBS	1.111 OBS	0.0 -
1.76 ACD	1.112 ACG	1.0 OBS
1.77 OBS	1.113 OBS	1.1 ACE
1.78 ACD	1.114 ACG	1.2 OBS
1.79 OBS	1.115 OBS	1.3 CBA
1.80 NAL	1.116 ACG	1.4 OBS
1.81 OBS	1.117 OBS	1.5 AST
1.82 NAL	1.118 ACG	1.6 OBS
1.83 OBS	1.119 OBS	1.7 AST
1.84 NAL	1.120 ACG	1.8 OBS
1.85 OBS	1.121 OBS	1.9 AST
1.86 AST	1.122 ACG	1.10 OBS
1.87 OBS	1.123 OBS	1.11 AST
1.88 AST	1.124 ACG	1.12 OBS
1.89 OBS	1.125 OBS	1.13 ACP
1.90 AST	1.126 ACG	1.14 OBS
1.91 OBS	1.127 OBS	1.15 ACP
1.92 AST	1.128 ACG	1.16 OBS
1.93 OBS	1.129 OBS	1.17 ACP
1.94 AST	1.130 ACG	1.18 OBS
1.95 OBS	1.131 OBS	1.19 ACP
1.96 AST	1.132 ACG	1.20 OBS
1.97 OBS	1.133 {end}	1.21 ACP

1.22	OBS	1.58	AUR	1.94	AST
1.23	ACP	1.59	OBS	1.95	OBS
1.24	OBS	1.60	ACD	1.96	AST
1.25	ACP	1.61	OBS	1.97	OBS
1.26	OBS	1.62	SCL	1.98	AST
1.27	ACP	1.63	OBS	1.99	OBS
1.28	OBS	1.64	SCL	1.100	AST
1.29	ACA	1.65	OBS	1.101	OBS
1.30	OBS	1.66	SCL	1.102	AST
1.31	AUR	1.67	OBS	1.103	OBS
1.32	OBS	1.68	SCL	1.104	AST
1.33	AUR	1.69	OBS	1.105	OBS
1.34	OBS	1.70	SCL	1.106	AST
1.35	AUR	1.71	OBS	1.107	OBS
1.36	OBS	1.72	ACD	1.108	AST
1.37	CBA	1.73	OBS	1.109	OBS
1.38	OBS	1.74	NAL	1.110	ACG
1.39	ACP	1.75	OBS	1.111	OBS
1.40	OBS	1.76	ACD	1.112	ACG
1.41	ACP	1.77	OBS	1.113	OBS
1.42	OBS	1.78	ACD	1.114	ACG
1.43	ACP	1.79	OBS	1.115	OBS
1.44	OBS	1.80	NAL	1.116	ACG
1.45	ACP	1.81	OBS	1.117	OBS
1.46	OBS	1.82	NAL	1.118	ACG
1.47	ACP	1.83	OBS	1.119	OBS
1.48	OBS	1.84	NAL	1.120	ACG
1.49	ACP	1.85	OBS	1.121	OBS
1.50	OBS	1.86	AST	1.122	ACG
1.51	ACP	1.87	OBS	1.123	OBS
1.52	CBA	1.88	AST	1.124	ACG
1.53	OBS	1.89	OBS	1.125	OBS
1.54	AUR	1.90	AST	1.126	ACG
1.55	OBS	1.91	OBS	1.127	OBS
1.56	NAL	1.92	AST	1.128	ACG
1.57	OBS	1.93	OBS	1.129	OBS

1.130 ACG	0.18 SCL	0.54 OBS
1.131 OBS	0.19 OBS	0.55 AUR
1.132 ACG	0.20 NAL	0.56 OBS
1.133 {end}	0.21 OBS	0.57 SCL
	0.22 AUR	0.58 OBS
	0.23 OBS	0.59 NAL
Observational data file:	0.24 ECA	0.60 OBS
ljut.odf	0.25 NAL	0.61 EMA
Title	0.26 ECA	0.62 NAL
Harpia4	0.27 OBS	0.63 OBS
From: Start	0.28 NAL	0.64 AUR
of observation	0.29 OBS	0.65 OBS
To: End	0.30 SCL	0.66 EMA
of observation	0.31 NAL	0.67 OBS
	0.32 OBS	0.68 SCL
Time Captura	0.33 SCL	0.69 OBS
-----	0.34 OBS	0.70 ACP
0.0 -	0.35 SCL	0.71 NAL
0.0 OBS	0.36 OBS	0.72 OBS
0.1 SCL	0.37 SCL	0.73 AUR
0.2 NAL	0.38 OBS	0.74 OBS
0.3 OBS	0.39 SCL	0.75 EMA
0.4 NAL	0.40 OBS	0.76 OBS
0.5 OBS	0.41 EMA	0.77 EMA
0.6 APV	0.42 NAL	0.78 OBS
0.7 NAL	0.43 OBS	0.79 NAL
0.8 OBS	0.44 EMA	0.80 OBS
0.9 PRT	0.45 OBS	0.81 NAL
0.10 OBS	0.46 SCL	0.82 OBS
0.11 AUR	0.47 OBS	0.83 NAL
0.12 OBS	0.48 APV	0.84 OBS
0.13 AUR	0.49 NAL	0.85 ECA
0.14 OBS	0.50 OBS	0.86 NAL
0.15 SCL	0.51 AUR	0.87 OBS
0.16 OBS	0.52 OBS	0.88 NAL
0.17 NAL	0.53 AUR	0.89 AUR

0.90 OBS	0.126 AUR	0.6 NAL
0.91 ECA	0.127 OBS	0.7 AST
0.92 OBS	0.128 SCL	0.8 NAL
0.93 SCL	0.129 OBS	0.9 OBS
0.94 OBS	0.130 NAL	0.10 CBA
0.95 NAL	0.131 SCL	0.11 NAL
0.96 OBS	0.132 OBS	0.12 OBS
0.97 ACP	0.133 NAL	0.13 ACP
0.98 NAL	0.134 OBS	0.14 OBS
0.99 OBS	0.135 AUR	0.15 ACP
0.100 NAL	0.136 OBS	0.16 OBS
0.101 OBS	0.137 ECA	0.17 ACP
0.102 CBA	0.138 NAL	0.18 OBS
0.103 OBS	0.139 ECA	0.19 ACP
0.104 NAL	0.140 OBS	0.20 OBS
0.105 OBS	0.141 {end}	0.21 ACP
0.106 SCL		0.22 OBS
0.107 OBS		0.23 AST
0.108 SCL		0.24 OBS
0.109 OBS	Observational data file:	0.25 AST
0.110 SCL	ljut.odf	0.26 OBS
0.111 OBS	Title:	0.27 ACP
0.112 SCL	MilvagoIII	0.28 OBS
0.113 OBS	From: Start	0.29 ACP
0.114 SCL	of observation	0.30 NAL
0.115 NAL	To: End	0.31 OBS
0.116 OBS	of observation	0.32 NAL
0.117 NAL		0.33 OBS
0.118 OBS	Time Captura	0.34 ACP
0.119 APV	-----	0.35 OBS
0.120 NAL	0.0 -	0.36 ACP
0.121 OBS	0.1 OBS	0.37 NAL
0.122 PRT	0.2 NAL	0.38 OBS
0.123 OBS	0.3 OBS	0.39 ACP
0.124 AUR	0.4 AST	0.40 NAL
0.125 OBS	0.5 OBS	0.41 OBS

0.42	ACG	0.78	OBS	0.114	OBS
0.43	OBS	0.79	NAL	0.115	NAL
0.44	ACD	0.80	OBS	0.116	OBS
0.45	OBS	0.81	NAL	0.117	NAL
0.46	ACD	0.82	OBS	0.118	OBS
0.47	OBS	0.83	NAL	0.119	AUR
0.48	ACD	0.84	OBS	0.120	OBS
0.49	OBS	0.85	NAL	0.121	NAL
0.50	ACD	0.86	AUR	0.122	OBS
0.51	OBS	0.87	OBS	0.123	SAC
0.52	ACG	0.88	AUR	0.124	NAL
0.53	NAL	0.89	NAL	0.125	OBS
0.54	OBS	0.90	OBS	0.126	NAL
0.55	ACG	0.91	AUR	0.127	OBS
0.56	OBS	0.92	OBS	0.128	AST
0.57	ACP	0.93	ACD	0.129	NAL
0.58	OBS	0.94	OBS	0.130	OBS
0.59	NAL	0.95	AST	0.131	NAL
0.60	OBS	0.96	OBS	0.132	OBS
0.61	AST	0.97	AST	0.133	ACD
0.62	NAL	0.98	OBS	0.134	OBS
0.63	OBS	0.99	NAL	0.135	ACD
0.64	NAL	0.100	OBS	0.136	NAL
0.65	SCL	0.101	ACE	0.137	OBS
0.66	OBS	0.102	AST	0.138	NAL
0.67	NAL	0.103	NAL	0.139	OBS
0.68	CBA	0.104	AST	0.140	NAL
0.69	NAL	0.105	OBS	0.141	OBS
0.70	SCL	0.106	NAL	0.142	NAL
0.71	OBS	0.107	OBS	0.143	OBS
0.72	NAL	0.108	NAL	0.144	CBA
0.73	SCL	0.109	OBS	0.145	NAL
0.74	NAL	0.110	NAL	0.146	OBS
0.75	SCL	0.111	OBS	0.147	NAL
0.76	OBS	0.112	PRT	0.148	OBS
0.77	NAL	0.113	NAL	0.149	ACE

0.150	AST	0.186	ACG	0.222	AUR
0.151	NAL	0.187	NAL	0.223	OBS
0.152	OBS	0.188	OBS	0.224	ACD
0.153	ACE	0.189	NAL	0.225	OBS
0.154	AST	0.190	OBS	0.226	ACD
0.155	OBS	0.191	NAL	0.227	OBS
0.156	ACG	0.192	AUR	0.228	NAL
0.157	ACE	0.193	NAL	0.229	OBS
0.158	NAL	0.194	OBS	0.230	CBA
0.159	OBS	0.195	AUR	0.231	LIT
0.160	NAL	0.196	OBS	0.232	OBS
0.161	OBS	0.197	AUR	0.233	NAL
0.162	NAL	0.198	OBS	0.234	CBA
0.163	OBS	0.199	NAL	0.235	NAL
0.164	NAL	0.200	AUR	0.236	OBS
0.165	OBS	0.201	OBS	0.237	NAL
0.166	AUR	0.202	AST	0.238	OBS
0.167	OBS	0.203	OBS	0.239	ACP
0.168	ACG	0.204	ACP	0.240	NAL
0.169	NAL	0.205	NAL	0.241	OBS
0.170	OBS	0.206	OBS	0.242	NAL
0.171	NAL	0.207	LIT	0.243	OBS
0.172	OBS	0.208	OBS	0.244	CBA
0.173	SAC	0.209	NAL	0.245	NAL
0.174	OBS	0.210	OBS	0.246	OBS
0.175	AUR	0.211	AUR	0.247	AST
0.176	OBS	0.212	NAL	0.248	OBS
0.177	NAL	0.213	OBS	0.249	AST
0.178	OBS	0.214	ACD	0.250	PRT
0.179	NAL	0.215	OBS	0.251	OBS
0.180	OBS	0.216	ACP	0.252	AUR
0.181	ACP	0.217	NAL	0.253	OBS
0.182	NAL	0.218	OBS	0.254	AUR
0.183	ACP	0.219	LIT	0.255	NAL
0.184	NAL	0.220	NAL	0.256	OBS
0.185	OBS	0.221	OBS	0.257	ACE

0.258 AST
0.259 OBS
0.260 PRT
0.261 LCD
0.262 OBS
0.263 SAC
0.264 OBS
0.265 AST
0.266 OBS
0.267 NAL
0.268 OBS
0.269 AST
0.270 OBS
0.271 NAL
0.272 AST
0.273 NAL
0.274 OBS
0.275 CBA
0.276 NAL
0.277 OBS
0.278 ACP
0.279 OBS
0.280 ACP
0.281 OBS
0.282 ACG
0.283 OBS
0.284 ACG
0.285 OBS
0.286 ACG
0.287 OBS
0.288 AST
0.289 OBS
0.290 AST
0.291 OBS
0.292 ACG
0.293 OBS

0.294 ACG
0.295 NAL
0.296 OBS
0.297 NAL
0.298 OBS
0.299 ACG
0.300 OBS
0.301 ACG
0.302 NAL
0.303 OBS
0.304 ACG
0.305 NAL
0.306 OBS
0.307 ACG
0.308 OBS
0.309 ACD
0.310 OBS
0.311 ACD
0.312 OBS
0.313 ACD
0.314 OBS
0.315 ACD
0.316 OBS
0.317 ACG
0.318 NAL
0.319 OBS
0.320 ACG
0.321 OBS
0.322 ACP
0.323 OBS
0.324 NAL
0.325 OBS
0.326 AST
0.327 NAL
0.328 OBS
0.329 NAL

0.330 SCL
0.331 OBS
0.332 NAL
0.333 CBA
0.334 NAL
0.335 SCL
0.336 OBS
0.337 NAL
0.338 SCL
0.339 NAL
0.340 SCL
0.341 OBS
0.342 NAL
0.343 OBS
0.344 NAL
0.345 OBS
0.346 NAL
0.347 OBS
0.348 NAL
0.349 OBS
0.350 NAL
0.351 AUR
0.352 OBS
0.353 AUR
0.354 NAL
0.355 OBS
0.356 AUR
0.357 OBS
0.358 ACD
0.359 OBS
0.360 AST
0.361 OBS
0.362 AST
0.363 OBS
0.364 NAL
0.365 OBS

0.366	ACE	0.402	OBS	0.438	SAC
0.367	AST	0.403	NAL	0.439	OBS
0.368	NAL	0.404	OBS	0.440	AUR
0.369	AST	0.405	NAL	0.441	OBS
0.370	OBS	0.406	OBS	0.442	NAL
0.371	NAL	0.407	NAL	0.443	OBS
0.372	OBS	0.408	OBS	0.444	NAL
0.373	NAL	0.409	CBA	0.445	OBS
0.374	OBS	0.410	NAL	0.446	ACP
0.375	NAL	0.411	OBS	0.447	NAL
0.376	OBS	0.412	NAL	0.448	ACP
0.377	PRT	0.413	OBS	0.449	NAL
0.378	NAL	0.414	ACE	0.450	OBS
0.379	OBS	0.415	AST	0.451	ACG
0.380	NAL	0.416	NAL	0.452	NAL
0.381	OBS	0.417	OBS	0.453	OBS
0.382	NAL	0.418	ACE	0.454	NAL
0.383	OBS	0.419	AST	0.455	OBS
0.384	AUR	0.420	OBS	0.456	NAL
0.385	OBS	0.421	ACG	0.457	AUR
0.386	NAL	0.422	ACE	0.458	NAL
0.387	OBS	0.423	NAL	0.459	OBS
0.388	SAC	0.424	OBS	0.460	AUR
0.389	NAL	0.425	NAL	0.461	OBS
0.390	OBS	0.426	OBS	0.462	AUR
0.391	NAL	0.427	NAL	0.463	OBS
0.392	OBS	0.428	OBS	0.464	NAL
0.393	AST	0.429	NAL	0.465	AUR
0.394	NAL	0.430	OBS	0.466	OBS
0.395	OBS	0.431	AUR	0.467	AST
0.396	NAL	0.432	OBS	0.468	OBS
0.397	OBS	0.433	ACG	0.469	ACP
0.398	ACD	0.434	NAL	0.470	NAL
0.399	OBS	0.435	OBS	0.471	OBS
0.400	ACD	0.436	NAL	0.472	LIT
0.401	NAL	0.437	OBS	0.473	OBS

0.474 NAL
0.475 OBS
0.476 AUR
0.477 NAL
0.478 OBS
0.479 ACD
0.480 OBS
0.481 ACP
0.482 NAL
0.483 OBS
0.484 LIT
0.485 NAL
0.486 OBS
0.487 AUR
0.488 OBS
0.489 ACD
0.490 OBS
0.491 ACD
0.492 OBS
0.493 NAL
0.494 OBS
0.495 CBA
0.496 LIT
0.497 OBS
0.498 NAL
0.499 CBA
0.500 NAL
0.501 OBS
0.502 NAL
0.503 OBS
0.504 ACP
0.505 NAL
0.506 OBS
0.507 NAL
0.508 OBS
0.509 CBA

0.510 NAL
0.511 OBS
0.512 AST
0.513 OBS
0.514 AST
0.515 PRT
0.516 OBS
0.517 AUR
0.518 OBS
0.519 AUR
0.520 NAL
0.521 OBS
0.522 ACE
0.523 AST
0.524 OBS
0.525 PRT
0.526 LCD
0.527 OBS
0.528 SAC
0.529 OBS
0.530 AST
0.531 OBS
0.532 {end}

Observational data file:
ljut.odf
Title:
TrigonocepsIII
From: Start
of observation
To: End
of observation

Time Captura

0.0 -
0.1 LIT
0.2 NAL
0.3 LIT
0.4 OBS
0.5 LIT
0.6 OBS
0.7 NAL
0.8 OBS
0.9 PRT
0.10 OBS
0.11 NAL
0.12 OBS
0.13 PRT
0.14 NAL
0.15 SCL
0.16 OBS
0.17 NAL
0.18 SCL
0.19 OBS
0.20 ECA
0.21 OBS
0.22 PRT
0.23 OBS
0.24 NAL
0.25 PRT
0.26 ACE
0.27 PRT
0.28 ACE
0.29 PRT
0.30 NAL
0.31 OBS
0.32 ACA
0.33 ACP
0.34 OBS
0.35 PRT

0.36	OBS	0.72	AST	0.108	NAL
0.37	PRT	0.73	ACG	0.109	PRT
0.38	OBS	0.74	AST	0.110	NAL
0.39	PRT	0.75	NAL	0.111	OBS
0.40	OBS	0.76	APV	0.112	AUR
0.41	NAL	0.77	NAL	0.113	OBS
0.42	OBS	0.78	APV	0.114	AUR
0.43	PRT	0.79	AUR	0.115	ACG
0.44	AST	0.80	APV	0.116	AST
0.45	OBS	0.81	AUR	0.117	ACG
0.46	NAL	0.82	OBS	0.118	AST
0.47	OBS	0.83	NAL	0.119	ECA
0.48	PRT	0.84	ECA	0.120	AST
0.49	NAL	0.85	ACG	0.121	ACE
0.50	OBS	0.86	AST	0.122	AST
0.51	ACG	0.87	AST	0.123	APV
0.52	ACP	0.88	LCD	0.124	AUR
0.53	PRT	0.89	ECA	0.125	APV
0.54	NAL	0.90	AST	0.126	AUR
0.55	OBS	0.91	OBS	0.127	APV
0.56	ACG	0.92	AUR	0.128	OBS
0.57	OBS	0.93	NAL	0.129	APV
0.58	PRT	0.94	ACG	0.130	AUR
0.59	ECA	0.95	AST	0.131	OBS
0.60	ACP	0.96	NAL	0.132	NAL
0.61	NAL	0.97	ACG	0.133	ECA
0.62	OBS	0.98	AST	0.134	PRT
0.63	SCL	0.99	APV	0.135	OBS
0.64	OBS	0.100	AUR	0.136	APV
0.65	ACD	0.101	OBS	0.137	NAL
0.66	NAL	0.102	AUR	0.138	APV
0.67	APV	0.103	ACG	0.139	NAL
0.68	AUR	0.104	AST	0.140	APV
0.69	OBS	0.105	PRT	0.141	NAL
0.70	AUR	0.106	NAL	0.142	APV
0.71	PRT	0.107	AST	0.143	OBS

0.144 PRT
0.145 OBS
0.146 ECA
0.147 AUR
0.148 OBS
0.149 LCD
0.150 ACG
0.151 ECA
0.152 OBS
0.153 AST
0.154 APV
0.155 NAL
0.156 OBS
0.157 AST
0.158 OBS
0.159 AST
0.160 APV
0.161 AUR
0.162 OBS
0.163 NAL
0.164 OBS
0.165 AUR
0.166 OBS
0.167 AUR
0.168 ACG
0.169 ECA
0.170 AST
0.171 NAL
0.172 AST
0.173 NAL
0.174 AST
0.175 NAL
0.176 AST
0.177 NAL
0.178 OBS
0.179 ACD

0.180 APV
0.181 OBS
0.182 APV
0.183 OBS
0.184 APV
0.185 OBS
0.186 APV
0.187 OBS
0.188 NAL
0.189 PRT
0.190 OBS
0.191 ECA
0.192 ACP
0.193 OBS
0.194 ACG
0.195 OBS
0.196 NAL
0.197 OBS
0.198 PRT
0.199 NAL
0.200 OBS
0.201 ACP
0.202 NAL
0.203 OBS
0.204 ACA
0.205 NAL
0.206 LIT
0.207 NAL
0.208 OBS
0.209 NAL
0.210 OBS
0.211 PRT
0.212 NAL
0.213 OBS
0.214 PRT
0.215 NAL

0.216 OBS
0.217 ACP
0.218 ACE
0.219 OBS
0.220 ACE
0.221 PRT
0.222 OBS
0.223 PRT
0.224 OBS
0.225 AUR
0.226 OBS
0.227 AUR
0.228 OBS
0.229 AUR
0.230 OBS
0.231 AUR
0.232 NAL
0.233 OBS
0.234 PRT
0.235 NAL
0.236 AUR
0.237 OBS
0.238 AUR
0.239 AST
0.240 OBS
0.241 ACD
0.242 NAL
0.243 OBS
0.244 AUR
0.245 APV
0.246 OBS
0.247 ACG
0.248 AST
0.249 ECA
0.250 AST
0.251 ECA

0.252 AST
0.253 OBS
0.254 AST
0.255 AUR
0.256 OBS
0.257 PRT
0.258 NAL
0.259 PRT
0.260 NAL
0.261 OBS
0.262 ACA
0.263 LIT
0.264 ACA
0.265 NAL
0.266 LIT
0.267 NAL
0.268 OBS
0.269 ACA
0.270 LIT
0.271 ACA
0.272 LIT
0.273 OBS
0.274 AST
0.275 ACD
0.276 AST
0.277 ACD
0.278 AST
0.279 OBS
0.280 LIT
0.281 AST
0.282 PRT
0.283 NAL
0.284 PRT
0.285 OBS
0.286 NAL
0.287 PRT

0.288 ECA
0.289 AST
0.290 PRT
0.291 OBS
0.292 PRT
0.293 OBS
0.294 AST
0.295 OBS
0.296 NAL
0.297 AST
0.298 NAL
0.299 AST
0.300 OBS
0.301 LIT
0.302 ECA
0.303 OBS
0.304 APV
0.305 NAL
0.306 APV
0.307 NAL
0.308 APV
0.309 OBS
0.310 AUR
0.311 OBS
0.312 AUR
0.313 NAL
0.314 AUR
0.315 OBS
0.316 AUR
0.317 OBS
0.318 LCD
0.319 ECA
0.320 ACP
0.321 ACA
0.322 NAL
0.323 ACP

0.324 ECA
0.325 OBS
0.326 AST
0.327 APV
0.328 NAL
0.329 OBS
0.330 APV
0.331 OBS
0.332 APV
0.333 OBS
0.334 APV
0.335 OBS
0.336 APV
0.337 OBS
0.338 APV
0.339 PRT
0.340 OBS
0.341 APV
0.342 AST
0.343 APV
0.344 NAL
0.345 APV
0.346 NAL
0.347 APV
0.348 AUR
0.349 APV
0.350 NAL
0.351 OBS
0.352 ACE
0.353 NAL
0.354 OBS
0.355 NAL
0.356 OBS
0.357 NAL
0.358 OBS
0.359 CBT

0.360 NAL
0.361 OBS
0.362 NAL
0.363 OBS
0.364 NAL
0.365 OBS
0.366 CBT
0.367 NAL
0.368 OBS
0.369 LIT
0.370 NAL
0.371 CBA
0.372 OBS
0.373 NAL
0.374 OBS
0.375 NAL
0.376 APV
0.377 AUR
0.378 APV
0.379 OBS
0.380 NAL
0.381 OBS
0.382 APV
0.383 NAL
0.384 OBS
0.385 AST
0.386 OBS
0.387 ACD
0.388 AST
0.389 NAL
0.390 OBS
0.391 ACD
0.392 OBS
0.393 PRT
0.394 NAL
0.395 OBS

0.396 NAL
0.397 AST
0.398 NAL
0.399 OBS
0.400 CBT
0.401 NAL
0.402 OBS
0.403 SAC
0.404 OBS
0.405 ECA
0.406 PRT
0.407 OBS
0.408 NAL
0.409 OBS
0.410 ECA
0.411 PRT
0.412 OBS
0.413 PRT
0.414 NAL
0.415 OBS
0.416 PRT
0.417 OBS
0.418 ECA
0.419 PRT
0.420 OBS
0.421 ECA
0.422 PRT
0.423 OBS
0.424 LIT
0.425 OBS
0.426 NAL
0.427 OBS
0.428 ACA
0.429 NAL
0.430 ACA
0.431 OBS

0.432 NAL
0.433 OBS
0.434 PRT
0.435 OBS
0.436 PRT
0.437 OBS
0.438 PRT
0.439 NAL
0.440 OBS
0.441 LIT
0.442 NAL
0.443 OBS
0.444 NAL
0.445 OBS
0.446 ACA
0.447 OBS
0.448 NAL
0.449 OBS
0.450 ACD
0.451 OBS
0.452 ACE
0.453 PRT
0.454 ACE
0.455 PRT
0.456 CBT
0.457 LIT
0.458 OBS
0.459 PRT
0.460 NAL
0.461 PRT
0.462 NAL
0.463 OBS
0.464 ACD
0.465 OBS
0.466 ACD
0.467 OBS

0.468 ACD
0.469 NAL
0.470 OBS
0.471 NAL
0.472 AST
0.473 NAL
0.474 AST
0.475 NAL
0.476 OBS
0.477 ACG
0.478 ACE
0.479 PRT
0.480 ACE
0.481 OBS
0.482 ACE
0.483 PRT
0.484 ACE
0.485 OBS
0.486 AUR
0.487 OBS
0.488 ACG
0.489 NAL
0.490 ACG
0.491 ACD
0.492 AST
0.493 ACG
0.494 APV
0.495 NAL
0.496 OBS
0.497 NAL
0.498 OBS
0.499 APV
0.500 LCD
0.501 ACE
0.502 ACD
0.503 OBS

0.504 AUR
0.505 NAL
0.506 ACG
0.507 NAL
0.508 AST
0.509 ACG
0.510 PRT
0.511 AST
0.512 ACG
0.513 PRT
0.514 AST
0.515 ACG
0.516 AST
0.517 OBS
0.518 PRT
0.519 OBS
0.520 PRT
0.521 OBS
0.522 PRT
0.523 OBS
0.524 SCL
0.525 OBS
0.526 SCL
0.527 NAL
0.528 SCL
0.529 LCD
0.530 ECA
0.531 OBS
0.532 ECA
0.533 OBS
0.534 AST
0.535 OBS
0.536 ACA
0.537 OBS
0.538 ACP
0.539 OBS

0.540 ACD
0.541 OBS
0.542 PRT
0.543 OBS
0.544 ACE
0.545 OBS
0.546 NAL
0.547 OBS
0.548 NAL
0.549 OBS
0.550 CBT
0.551 NAL
0.552 OBS
0.553 PRT
0.554 NAL
0.555 OBS
0.556 PRT
0.557 OBS
0.558 ACG
0.559 ACP
0.560 OBS
0.561 AST
0.562 PRT
0.563 AST
0.564 PRT
0.565 OBS
0.566 ACE
0.567 PRT
0.568 NAL
0.569 OBS
0.570 ACP
0.571 PRT
0.572 OBS
0.573 AST
0.574 OBS
0.575 LCD

0.576	OBS	0.612	OBS
0.577	ECA	0.613	NAL
0.578	PRT	0.614	OBS
0.579	OBS	0.615	NAL
0.580	ECA	0.616	OBS
0.581	OBS	0.617	AST
0.582	SCL	0.618	APV
0.583	OBS	0.619	NAL
0.584	SCL	0.620	OBS
0.585	OBS	0.621	NAL
0.586	SCL	0.622	OBS
0.587	OBS	0.623	AST
0.588	SCL	0.624	OBS
0.589	OBS	0.625	ACE
0.590	SCL	0.626	APV
0.591	OBS	0.627	OBS
0.592	NAL	0.628	ACD
0.593	CBT	0.629	NAL
0.594	OBS	0.630	OBS
0.595	ACE	0.631	CBT
0.596	NAL	0.632	OBS
0.597	OBS	0.633	{end}
0.598	NAL		
0.599	OBS		
0.600	CBT		
0.601	NAL		
0.602	OBS		
0.603	CBT		
0.604	NAL		
0.605	OBS		
0.606	CBT		
0.607	NAL		
0.608	OBS		
0.609	LIT		
0.610	NAL		
0.611	CBT		