

Fabio Sarubbi Raposo do Amaral

**Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves,
Accipitridae): uma perspectiva evolutiva**

São Paulo

2008

Fabio Sarubbi Raposo do Amaral

**Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves,
Accipitridae): uma perspectiva evolutiva**

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

Orientadora:
Profa. Dra. Anita Wajntal

São Paulo

2008

Ficha Catalográfica

Amaral , Fabio Sarubbi Raposo do

Estudos moleculares em acipitrídeos (Aves, Accipitridae): uma perspectiva evolutiva
i+162

Tese (Doutorado) - Instituto de
Bióciências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Genética e Biologia
Evolutiva.

1. sistemática molecular 2. biogeografia
histórica 3. comportamento migratório 4.
estrutura secundária
Universidade de São Paulo. Instituto de
Bióciências. Departamento de Genética e
Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Anita Wajntal
Orientadora

Resumo

A família Accipitridae representa uma das maiores radiações de aves atuais, ocupando habitats diversos em grande parte do planeta. Entre as divisões propostas para a família no passado, o grupo dos gaviões buteoninos figura entre um dos poucos que se aproximam em composição a uma linhagem monofilética, de acordo com análises filogenéticas recentes. Além de ocorrer tanto no Novo Mundo como no Velho Mundo, a maior parte das espécies de gaviões buteoninos está concentrada na América do Sul e na América Central, o que os torna um modelo atrativo para a análise de padrões e processos de diversificação em escalas continental e local. Outro aspecto interessante do grupo é o grande número de espécies migratórias, padrão ainda pouco explorado sob uma perspectiva filogenética.

Os principais objetivos deste trabalho foram inferir as relações filogenéticas entre as espécies de gaviões buteoninos, analisar a evolução do comportamento migratório no grupo, e inferir padrões e processos de diversificação, com ênfase na região Neotropical. Foram utilizados mais de 7.000 pares de base de DNA mitocondrial e nuclear de 51 espécies de gaviões buteoninos, compreendendo o maior estudo filogenético do grupo até o momento. Do total de seqüências utilizadas, cerca de um terço foi representado por seqüências de DNA do 12S, tRNA^{Val} e 16S, que contém uma proporção de sítios de evolução dependente resultante da existência de uma estrutura secundária. Como forma de avaliar o impacto destes sítios nas estimativas, foram também realizadas análises alternativas que incorporaram informação de estrutura secundária. Devido à indisponibilidade de um modelo de estrutura secundária de 16S para aves, este foi aqui elaborado com base em uma análise comparativa de representantes de todas as ordens de aves atuais.

Os resultados sugerem que os gêneros *Buteo*, *Leucopternis* e *Buteogallus* como atualmente reconhecidos não são monofiléticos, o que ressalta a falta de concordância entre a classificação atual e a histórica evolutiva do grupo. Cinco linhagens principais foram encontradas, sendo a base da árvore composta por espécies predominantemente neotropicais, e a porção mais derivada principalmente por espécies neárticas e do Velho Mundo. Este resultado, associado às estimativas de tempo de divergência, sugere um longo período de diversificação na região Neotropical (com início entre o Oligoceno Superior ou o Mioceno, e se estendendo até o Pleistoceno), com colonização e diversificação recentes na região Neártica e no Velho Mundo (com início no Mioceno Superior ou no Plioceno, se estendendo até o Pleistoceno). O comportamento migratório evoluiu diversas vezes, e pode ter contribuído para a diversificação de algumas espécies, ao possibilitar a colonização de habitats antes não ocupados e promover especiação em ilhas.

Na região Neotropical, disjunções de espécies de florestas de terras baixas que ocupam áreas a leste e oeste dos Andes ocorreram quatro vezes, possivelmente em dois eventos vicariantes. As disjunções mais antigas podem ter sido causadas pelo soerguimento da cordilheira, enquanto não foi possível definir claramente os processos envolvidos nas especiações mais recentes. Foram encontradas duas linhagens distribuídas em habitats alagados e ripários. Os resultados sugerem não somente um longo processo de diversificação, de forma independente das espécies de florestas não alagadas, mas também conexões históricas entre florestas de várzea da Amazônia e habitats costeiros. Espécies florestais e de áreas abertas não são reciprocamente monofiléticas. De forma similar, em alguns casos, espécies pertencentes a um mesmo bioma não são proximamente relacionadas, o que sugere uma história complexa de diversificação na região. A utilização de dados de sítios emparelhados de seqüências de RNA não trouxe mudanças significativas nas topologias e inferências de tempo de divergência, possivelmente devido à baixa variação das hastes neste grau de divergência.

Abstract

The family Accipitridae represents one of the largest radiations of modern birds, with species being found in a plethora of habitats around the world. Among the divisions proposed for the family in the past, the group of the buteonine hawks is one of the few that approximate monophyletic lineages, according to recent phylogenetic analyses. Besides occurring both in the New World and Old World, most buteonine hawk species are mainly found in Central and South America, what provides an opportunity to evaluate patterns and processes of diversification in both continental and local scales.

The main goals of this work were to infer phylogenetic relationships among species of buteonine hawks, analyze the evolution of migratory behaviour, and evaluate patterns and processes of diversification, especially in the Neotropical region. We obtained more than 7.000 base pairs of mitochondrial and nuclear DNA sequences from 51 species of buteonine hawks, what comprises the largest phylogenetic analysis of the group so far. Approximately one third of the total dataset was obtained from DNA sequences of 12S, tRNAVal and 16S, which are known to have paired sites that evolve in concert due to the presence of a secondary structure. Alternative analyses incorporating such information have been performed, as a way to evaluate the effects of secondary structure in the phylogenetic analyses. Since a model of secondary structure of 16S of birds was not available so far, we build one based on comparative analysis of representatives of all modern avian orders.

The results suggest that the genera *Buteo*, *Leucopternis* and *Buteogallus* as currently accepted are not monophyletic, what stress a lack of concordance between current classification and the evolutionary history of this group. Five main lineages were found, and the most basal part of the topology is composed by mainly neotropical species, while the majority of nearctic and Old World species were positioned in the most derived part of the tree. Together with divergence time estimates, those results suggest a long period of diversification in the Neotropics (possibly beginning in the Upper Miocene or Oligocene, and extending to the Pleistocene), with a latter colonization and diversification of the Nearctics and Old World (possibly beginning between the Upper Oligocene or Pliocene, and extending to the Pleistocene). Migratory behaviour evolved several times, and may have contributed to diversification by means of exploitation of previously unavailable habitats as well as promotion of speciation in islands.

Lowland species disjunctions between each side of the Andes occurred four times, possible due to two vicariant events. The earliest disjunctions may have been caused by Andean orogeny, but no process could be clearly attributed to the two most recent speciations. Two lineages restricted to flooded habitats were found. The results suggest not only a long process of diversification in such habitats, independently of species of non-flooded habitats, but also a historical relationship between *varzea* forests in Amazonia and costal habitats. Similarly, species that occupy the same biome are not the closest relatives in several cases, what suggests a complex history of diversification in the Neotropical region. Inclusion of secondary structure information did not affect significantly phylogenetic and divergence time estimates, likely due to the low variation in stems in such level of divergence.

Introdução Geral

Esta tese apresenta um estudo de sistemática molecular de um grupo de acipitrídeos distribuído por quase todo o mundo, os gaviões buteoninos. Foram realizadas reconstruções filogenéticas, estimativas de tempo de divergência e uma reconstrução de estados ancestrais, que basearam uma inferência sobre aspectos da diversificação do grupo, com ênfase na região Neotropical. Um modelo de estrutura secundária do rRNA 16S de aves foi construído, e junto a modelos do tRNA^{Val} e 12S foram utilizados na avaliação do impacto da dependência de sítios destas seqüências nas reconstruções filogenéticas.

Nesta introdução serão abordados aspectos relacionados ao estudo da biogeografia histórica, uma breve introdução sobre padrões e processos de diversificação na região Neotropical, e por fim uma introdução sobre a ordem Falconiformes e a família Accipitridae, aos quais os gaviões buteoninos pertencem. Nos capítulos subseqüentes, serão introduzidos com mais detalhes aspectos relacionados a cada um destes estudos.

1. A biogeografia e a sistemática no estudo da evolução

Um dos fatos mais intrigantes sobre a diversidade biológica é a existência de padrões de distribuição particulares e não-aleatórios dos organismos sobre a Terra. A percepção da existência de comunidades de composição faunística e florística distintas de acordo com a localização geográfica, assim como a busca por explicações para tais padrões, é antiga, podendo ser encontrada em manuscritos do século XVIII (LINNAEUS, 1781). O desenvolvimento de expedições e coleções biológicas gerou já no século XIX a elaboração da divisão do planeta em regiões zoológicamente distintas (WALLACE, 1876), a proposição de fatores como clima, rios e topografia como obstáculos a dispersão de animais (WALLACE, 1852; 1876) e tipos de solos para vegetais (CANDOLLE, 1859), além de hipóteses sobre a importância de componentes geográficos na variação biológica (GLOGER, 1833; BERGMANN, 1847; ALLEN, 1877).

A descrição dos padrões atuais de distribuição e a formulação de hipóteses sobre processos históricos de diversificação culminou no desenvolvimento da biogeografia, disciplina que pode ser definida

simplesmente como o estudo da distribuição dos organismos (CRISCI *et al.*, 2003). Descobertas em disciplinas alheias a biologia estão entre os maiores propulsores do desenvolvimento da biogeografia, o que reflete sua natureza multidisciplinar (CRISCI *et al.*, 2003). No início do século XX, Alfred Wegener (1915) propôs a teoria da deriva continental, desafiando a idéia de estabilidade geológica predominante nos séculos anteriores; a crosta terrestre não seria estática, e embora tenha sido unida em um único bloco há cerca de 200 milhões de anos, teria gradualmente se fragmentado em blocos que se movimentam, processo que teria gerado a conformação moderna dos continentes.

A ampla aceitação da teoria de Wegener (1915) apenas na década de 60 (HUMPHRIES & PARENTI, 1999) coincidiu temporalmente com o desenvolvimento da sistemática filogenética por Hennig (1966). Hennig propôs que as classificações deveriam refletir a história evolutiva dos táxons, que seriam inferidas com base na identificação de sinapomorfias (estados de caracteres derivados compartilhados), simplesiomorfias (estados de caracteres ancestrais compartilhados) e homoplasias (surgimentos independentes de um mesmo estado de caráter), ao invés de similaridades entre as espécies. Além da importância evidente da sistemática filogenética para a classificação, tornou-se também viável a geração de dados sobre a relação entre as áreas em que estas espécies estão distribuídas. Deste modo, de forma concomitante ao desenvolvimento da sistemática filogenética Croizat (1964) criou um novo paradigma: a hipótese da evolução sincrônica da Terra e dos organismos (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

As distribuições dos organismos são dinâmicas e assumem configurações diversas, sendo afetadas constantemente por conseqüências diretas e indiretas do clima e da topografia ao longo do tempo. A biogeografia ecológica estuda os processos que mantêm as distribuições em períodos recentes, enquanto a biogeografia histórica avalia a importância de fatores passados na diversificação dos táxons e áreas (CRISCI *et al.*, 2003). A biogeografia ecológica por si só não explica os padrões de diversidade e distribuição já que, por exemplo, similaridades entre clima e topografia de áreas distintas no globo não necessariamente levam a composições faunísticas e florísticas similares (HUMPHRIES & PARENTI, 1999). Por outro lado,

a biogeografia histórica não pode explicar a geração da diversidade sem considerar aspectos ecológicos recentes, que mantêm as distribuições atuais (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

Crisci *et al.* (2003) enumeram 9 classes de métodos de inferência da biogeografia histórica, entre eles Centros de Origem e Dispersão, Biogeografia Filogenética, Áreas Ancestrais, Panbiogeografia, Biogeografia Cladística, Análise de Parcimônia de Endemicidade, Métodos Baseados em Eventos, Filogeografia e Biogeografia Experimental. Estes métodos diferem entre si principalmente em relação ao uso ou não de filogenias nas estimativas, modelos explícitos de diversificação, e premissas como ocorrência de vicariância, dispersão e extinção (CRISCI *et al.*, 2003).

Um dos objetivos comuns a todos os métodos biogeográficos é a inferência de relações entre áreas onde grupos monofiléticos diversos estão distribuídos (VAN VELLER *et al.*, 2003). Métodos que utilizam hipóteses filogenéticas buscam padrões biogeográficos gerais por meio de comparação de hipóteses filogenéticas de grupos taxonômicos diversos que ocupam a mesma área, e as semelhanças e divergências entre as topologias são observadas. Associações positivas podem estar relacionadas ao efeito coletivo de um mesmo processo, afetando diversos grupos distintos de forma similar (vicariância), enquanto incongruência pode sugerir eventos de dispersão, extinção, ou um arcabouço temporal distinto na diversificação das diferentes linhagens (HUMPHRIES & PARENTI, 1999).

O uso de métodos de inferência filogenética utilizando dados moleculares e genealogias de genes, *i.e.* biogeografia molecular (CRISCI *et al.*, 2003) e métodos filogeográficos (AVISE *et al.*, 1987), têm se expandido de forma crescente nos últimos anos devido ao desenvolvimento dos métodos analíticos, além da atual facilidade de obtenção de seqüências macromoleculares (DESALLE *et al.*, 2002). Além das inferências das relações filogenéticas, dados moleculares podem ser utilizados em aproximações dos tempos de divergência entre linhagens, que embora sejam motivo de amplo debate (ARBOGAST *et al.*, 2002), quando utilizadas com cautela adicionam um componente temporal às análises. Apesar das amplas possibilidades proporcionadas pelo uso de dados moleculares, a análise deste tipo de dado não está livre de obstáculos, como por exemplo: a existência bem

documentada de *numts*, que consistem em cópias de genes mitocondriais presentes no núcleo (BENSASSON *et al.*, 2001), que podem confundir inferências filogenéticas quando não detectados (SANDERSON & SHAFFER, 2002); a possibilidade de composições de base heterogêneas entre as seqüências analisadas, o que pode gerar artefatos filogenéticos (GRUBER *et al.*, 2007); e a presença de sítios correlacionados em determinados tipos de seqüências (e.g. DNA ribossômico), o que viola o princípio de independência de caracteres, premissa comum a todos os métodos filogenéticos (DIXON & HILLIS, 1993). Análises filogenéticas utilizando moléculas devem considerar aspectos inerentes a este tipo de conjunto de dados, como forma de minimizar potenciais efeitos negativos não apenas na inferência das relações entre os táxons, como também em análises biogeográficas.

2. Padrões e processos de diversificação na região Neotropical

Dentre os diversos desafios da biologia evolutiva moderna, o entendimento da diversificação biológica na região Neotropical, que compreende a biota distribuída do sul do México ao sul da América do Sul, figura entre os de maior interesse e complexidade. As florestas de terras baixas neotropicais, em especial, albergam uma fauna que se destaca como uma das mais diversas de qualquer unidade biogeográfica do planeta (HAFFER, 1990). O número total de espécies de aves que ocorrem na região Neotropical, por exemplo, é de aproximadamente 3.751, sendo destas 1.599 endêmicas (STOTZ *et al.*, 1996). Além desta alta diversidade, uma grande proporção de espécies de aves apresenta distribuições restritas, apesar do alto potencial de dispersão proporcionada pela capacidade de vôo. Tais padrões de distribuição espacial são freqüentemente compartilhados por táxons pertencentes a grupos taxonômicos distintos, e a percepção de áreas ricas em endemismos com distribuições relativamente coincidentes foram denominadas como refúgios por HAFFER (1969) e áreas de endemismo por Cracraft (1985).

A tentativa de explicar estes padrões levou à formulação de diversos modelos, que propõem processos supostamente responsáveis pela geração

e manutenção do conjunto único de características da biota neotropical (WALLACE, 1852; HAFFER, 1969; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970; ENDLER, 1982; SALO *et al.*, 1986; TUOMISTO *et al.*, 1995; MARROIG & CERQUEIRA, 1997). Alguns dos primeiros estudos biogeográficos que contemplaram a biota neotropical (e.g. DARLINGTON JR., 1957) sugeriam que esta seria muito antiga e estável, o que propiciaria a manutenção de uma biota rica devido à baixas taxas de extinção e acúmulo de espécie. No entanto, atualmente o dinamismo geológico e climático têm sido valorizados, ao invés da estabilidade, como principais processos geradores de diversidade (SALO *et al.*, 1986; WHITMORE & PRANCE, 1987; BUSH, 1994; RASANEN *et al.*, 1995; MARROIG & CERQUEIRA, 1997; NORES, 1999). Entre as teorias formuladas como o intuito de explicar a diversificação neotropical figuram os modelos de Centros de Origem e Dispersão (REIG, 1984), Rios como Barreira (WALLACE, 1852), Gradientes Ecológicos (ENDLER, 1982), Dinâmica de Rios (SALO *et al.*, 1986), Heterogeneidade Ambiental (TUOMISTO *et al.*, 1995), Vicariância Geotectônica (NELSON & PLATNICK, 1981), Teoria dos Refúgios (HAFFER, 1969; VANZOLINI & WILLIAMS, 1970), e Hipótese da Laguna (MARROIG & CERQUEIRA, 1997; NORES, 1999).

Estudos filogenéticos e filogeográficos contemplando aves neotropicais, em todos os níveis taxonômicos, representam uma oportunidade única para a descrição de padrões de descontinuidades biológicas, e caracterização espacial e temporal de diversificação. Como consequência, o acúmulo de análises desta natureza é de grande valor empírico para avaliações críticas de modelos de diversificação propostos, elaboração de novos modelos, teste de congruência entre grupos taxonômicos distintos, e consequente desenvolvimento do conhecimento dos processos que foram determinantes para a diversificação e manutenção da biota neotropical.

3. A controversa ordem Falconiformes

Os acipitrídeos pertencem à ordem Falconiformes, grupo de composição incerta e relações filogenéticas ainda mal definidas (STRESEMANN & AMADON, 1979; AMADON & BULL, 1988; SIBLEY & AHLQUIST,

1990; REMSEN JR. *et al.*, 2007). Tradicionalmente são incluídas nesta ordem as famílias Accipitridae (águias, gaviões, e abutres do velho mundo), Pandionidae (águia pescadora), Sagittariidae (serpentário) e Falconidae (falcões e caracará) (e. g. SICK, 1997). Alguns autores incluem ainda a família Cathartidae (abutres do novo mundo, WETMORE, 1960; BROWN & AMADON, 1968; CRACRAFT, 1981; THIOLLAY, 1994), e as famílias Strigidae e Tytonidae (e. g. CRACRAFT, 1981) nesta ordem.

Existe pouco consenso sobre as relações dos Falconiformes com outras ordens de aves, e o próprio monofiletismo da ordem é questionado já em trabalhos clássicos (BROWN & AMADON, 1968; JOLLIE, 1977). Esta problemática não se restringe apenas à ordem Falconiformes, já que a falta de consenso das relações entre ordens e famílias é generalizada dentro da Classe Aves (CRACRAFT *et al.*, 2004). Este fato tem motivado um grande número de inferências filogenéticas, utilizando os mais diversos conjuntos de caracteres (VAN TUINEN *et al.*, 2000; MAYR & CLARKE, 2003; FAIN & HOUDE, 2004; ERICSON *et al.*, 2006; GIBB *et al.*, 2007; LIVEZEY & ZUSI, 2007).

O trabalho de Sibley e Ahlquist (1990), baseado na técnica de hibridação DNA-DNA, constituiu um dos primeiros esforços para a inferência das relações entre as linhagens de aves modernas com base em moléculas. Sibley e Ahlquist (1990) propõe, por exemplo, que a família Cathartidae seria mais proximamente relacionada aos Ciconiformes do que às famílias tradicionalmente incluídas na ordem Falconiformes, o que constitui uma das maiores controvérsias da sistemática ornitológica. Embora tenha contribuído de forma significativa para o delineamento de algumas relações, de forma geral a classificação proposta por estes autores é questionada devido a limitações da técnica, falta de métodos rigorosos para análise dos dados, e desenho experimental enviesado por pré-concepções de relações filogenéticas (CRACRAFT *et al.*, 2004).

Estudos filogenéticos recentes abordando as relações das principais linhagens de aves, incluindo as famílias tradicionalmente incluídas da ordem Falconiformes, de modo geral apresentam topologias pouco resolvidas e com baixo suporte estatístico. Este padrão tem sido justificado como resultante de uma radiação rápida, o que pode ter gerado ramos curtos que dificultam análises filogenéticas (POE & CHUBB, 2004; mas veja GIBB *et al.*,

2007 para opinião contrária). As análises moleculares mais resolvidas até o momento sugerem que: 1) a família Pandionidae é irmã da família Accipitridae (LERNER & MINDELL, 2005; ERICSON *et al.*, 2006; GIBB *et al.*, 2007; GRIFFITHS *et al.*, 2007); 2) a família Sagittariidae é irmã deste grupo (ERICSON *et al.*, 2006; GRIFFITHS *et al.*, 2007) e, finalmente, 3) a família Falconidae não é proximamente relacionados às famílias Accipitridae, Pandionidae e Sagittariidae (FAIN & HOUDE, 2004; ERICSON *et al.*, 2006). O estudo de Ericson *et al.* (2006), que apresenta uma das topologias moleculares mais resolvidas até o momento (apesar do grande número de politomias), sugere que a família Cathartidae seria mais proximamente relacionada às três últimas famílias do que a família Falconidae.

Recentemente Livezey e Zusi (2007) realizaram uma análise filogenética incluindo mais de 2600 caracteres morfológicos. Estes autores inferiram o monofiletismo de um clado contendo as famílias Accipitridae, Pandionidae, Falconidae, Sagittariidae e Cathartidae, com 100% de suporte de *bootstrap*, sendo este clado irmão dos Strigiformes. Esta sugestão de proximidade filogenética entre aves de rapina diurnas e noturnas corrobora Mayr e Clarck (2003), que também utilizaram dados morfológicos. No entanto, os resultados deste último trabalho indicam que a ordem Falconiformes não seria monofilética, devido à maior proximidade de Accipitridae e Falconidae aos Strigiformes do que às famílias Sagittariidae e Cathartidae. Um dos resultados mais interessantes da análise de Livezey e Zusi (2007) é o agrupamento de Pandionidae e Falconidae como grupos irmãos, o que junto à inferência do monofiletismo da ordem contraria alguns trabalhos moleculares recentes (e. g. ERICSON *et al.*, 2006; GIBB *et al.*, 2007).

Estes resultados em conjunto sugerem que as divergências entre as linhagens principais de Aves são profundas, e não necessariamente refletem agrupamentos da taxonomia clássica. Além disso, existe conflito entre análises morfológicas e moleculares que merecem investigação (e. g. ERICSON *et al.*, 2006; LIVEZEY & ZUSI, 2007), e apenas uma grande quantidade de dados (e.g. dezenas de kilobases de seqüências, e milhares de caracteres morfológicos) e ampla amostragem taxonômica serão capazes de gerar maior resolução em inferências das relações das famílias tradicionalmente incluídas na ordem Falconiformes. A falta de monofiletismo da ordem, como

sugerido por alguns dos trabalhos moleculares citados, indica ainda que resultados robustos surgirão apenas quando o problema não for dissociado da inferência das relações entre todas as ordens de aves modernas. Por este motivo, resultados de análises baseadas em amostragens taxonômicas parciais (LERNER & MINDELL, 2005; GRIFFITHS *et al.*, 2007) devem ser tomados com cautela na determinação de relações entre famílias e ordens. Como exposto nos parágrafos anteriores, a composição dos Falconiformes, assim como propostas de relações com outras ordens, são ainda provisórias. Por este motivo, foram aqui consideradas as famílias Pandionidae, Accipitridae, Sagittaridae e Falconidae como componentes da ordem Falconiformes, classificação congruente com a adotada Thiollay (1994), com exceção da exclusão da família Cathartidae. Os catartídeos foram aqui considerada como pertencente à ordem Cathartiformes (como adotado pelo COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS, 2007).

4. Família Accipitridae: diversidade e características

A família Accipitridae figura como a mais rica da ordem Falconiformes em número de espécies, acumulando 237 espécies aceitas e distribuídas por quase todo o mundo, com exceção da Antártida (THIOLLAY, 1994). As espécies incluídas nesta família são caracterizadas como aves predadoras que apresentam bico e garras curvos, cerume e membros inferiores bem desenvolvidos, e visão apurada (THIOLLAY, 1994). Existe grande diversidade morfológica entre espécies da família; o menor accipitrídeo (*Gampsonyx swainsonii*) possui cerca de 25 centímetros de comprimento total, e massa entre 75 e 100 gramas, enquanto certos abutres do velho mundo (e.g. *Gyps*), podem alcançar mais de 12 kilos, e até 3 metros de envergadura de asas (THIOLLAY, 1994). Entre os tipos mais comuns de adaptações aerodinâmicas estão: aves florestais de asas curtas e arredondadas e cauda longa, como *Spizaetus tyrannus* e *Accipiter bicolor*; espécies de voo predominante planado, de asas longas e largas, e cauda média a curta, como *Buteo albicaudatus* e *Geranoetus melanoleucus*; e finalmente caçadores de voo rápido, de asas longas e estreitas, e cauda média como *Ictinia plumbea* (SICK, 1997).

A diversidade de presas consumidas pelos acipitrídeos inclui insetos, moluscos, anfíbios, peixes, répteis, mamíferos e outras aves (THIOLLAY, 1994). Embora a maioria das espécies seja estritamente carnívora, existem registros de consumo esporádico de frutos (e.g. *Elanoides*, *Gypohierax*) e carniça (SICK, 1997; FERGUSON-LEES & CHRISTIE, 2001). A maior parte das espécies brasileiras consome principalmente invertebrados (em sua maioria artrópodes, SICK, 1997).

A América Latina acumula o maior número de espécies de acipitrídeos do mundo, e diversos gêneros são exclusivos ou predominantemente distribuídos na região Neotropical (e.g. *Harpyhaliaetus*, *Morphnus*, *Geranospiza*, *Chondrohierax*, *Helicolestes*, *Harpagus*, *Rostrhamus*, *Leucopternis*, *Buteogallus* e *Harpia*, SICK 1997). No entanto, pouco se conhece sobre a biologia básica de grande parte dos acipitrídeos neotropicais (AMADON, 1982; BIERREGAARD JR, 1995; SICK, 1997), o que prejudica, por exemplo, a compreensão de aspectos da história evolutiva das espécies, além da elaboração de projetos de conservação (BIERREGAARD JR, 1995). A necessidade de estudos adicionais é reforçada pelo número crescente de espécies incluídas em listas de espécies ameaçadas de extinção, como atualmente no Brasil *Leucopternis lacernulatus*, *Harpyhaliaetus coronatus* e *Circus cinereus*.

Embora existam diversas revisões clássicas envolvendo acipitrídeos (e.g. RIDGWAY, 1876; JOHNSON & PEETERS, 1963; AMADON, 1964; BROWN & AMADON, 1968; AMADON, 1982), a maior parte das decisões taxonômicas aceitas até o presente têm sido baseadas em semelhanças de padrões de plumagem, e impressões de comportamento em campo (OLSON, 1985), o que muitas vezes pode ocultar a história evolutiva das linhagens. Este problema pode ser agravado pela convergência de caracteres de plumagem (THIOLLAY, 1994; veja exemplo em Passeriformes em OMLAND & LANYON, 2004) e polimorfismos intra-específicos, muito comuns entre acipitrídeos (FERGUSON-LEES & CHRISTIE, 2001). A necessidade de estudos filogenéticos utilizando dados moleculares e morfológicos é refletida até mesmo na dificuldade de alocação do relativamente rico registro fóssil da família (OLSON, 1985). Por estes motivos, grande parte da classificação entre

os acipitrídeos é ainda considerada provisória (FERGUSON-LEES & CHRISTIE, 2001).

A diversidade biológica dos acipitrídeos é comumente compartimentalizada em divisões que agrupam espécies utilizando critérios de semelhança morfológica e ecológica (THIOLLAY, 1994). Esta classificação inclui os *kites*, águias pescadoras, abutres do velho mundo, *harrisers*, açores, gaviões buteoninos, águias de "bota", e águias neotropicais (BROWN & AMADON, 1968; THIOLLAY, 1994), divisões não que necessariamente implicam ancestralidade comum direta das espécies incluídas (THIOLLAY, 1994). Embora alguns autores reconhecem subfamílias de acipitrídeos (PETERS, 1931; STRESEMANN & AMADON, 1979; DICKINSON, 2003), de forma geral assume-se que o status de conhecimento das relações entre os gêneros e espécies é insuficiente para a utilização de tais divisões (AMADON & BULL, 1988; THIOLLAY, 1994).

Embora estudos filogenéticos incluindo espécies de Accipitridae ainda sejam escassos quando comparados a outros grupos (e.g. famílias de Passeriformes), o número de inferências filogenéticas tem crescido de forma exponencial na última década. Um padrão comum que têm emergido nestes trabalhos é a falta de correspondência entre a classificação tradicional e as relações filogenéticas inferidas. Em níveis taxonômicos mais elevados, Lerner e Mindell (2005) e Griffiths *et al.* (2007) sugeriram que grande parte das divisões ou subfamílias propostas até o momento não correspondem a clados monofiléticos. Já entre gêneros, é possível citar, por exemplo, o falta de monofiletismo de *Buteo* (RIESING *et al.*, 2003), *Buteogallus* e *Leucopternis* (AMARAL *et al.*, 2006), *Aquila*, *Spizaetus* e *Hieraetus* (HELBIG *et al.*, 2005), 2005). Estes resultados tomados em conjunto indicam a necessidade de estudos filogenéticos adicionais em todos os níveis taxonômicos na família, que serão úteis para alinhar a classificação de espécies, gêneros e subfamílias com a história evolutiva do grupo e, principalmente, permitir a descrição de padrões e processos envolvidos na diversificação destas aves.

5. Referências Bibliográficas

ALLEN, J. A. The influence of physical conditions in the genesis of species. **Radical Review**, v. 1, p. 108-140. 1877.

AMADON, D. Taxonomic notes on birds of prey. **American Museum Novitates**, v. 2166, p. 1-24. 1964.

_____. A revision of the sub-buteonine hawks (Accipitridae, Aves). **American Museum Novitates**, v. 2741, p. 1-20. 1982.

AMADON, D., BULL, J. Hawks and owls of the world: a distributional and taxonomic list. **Western Foundation of Vertebrate Zoology**, v. 3, n. 4, p. 295-357. 1988.

AMARAL, F. S. R., MILLER, M. J., SILVEIRA, L. F., BERMINGHAM, E., WAJNTAL, A. Polyphyly of the hawk genera *Leucopternis* and *Buteogallus* (Aves, Accipitridae): multiple habitat shifts during the Neotropical buteonine diversification. **BMC Evolutionary Biology**, v. 6, p. 10. 2006.

ARBOGAST, B. S., EDWARDS, S. V., WAKELEY, J., BEERLI, P., SLOWINSKI, J. B. Estimating divergence times from molecular data on phylogenetic and population genetics timescales. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 707-740. 2002.

AVISE, J. C., ARNOLD, J., BALL, R. M., BERMINGHAM, E., LAMB, T., NEIGEL, J. E., REEB, C. A., SAUNDERS, N. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 489-522. 1987.

BENSASSON, D., ZHANG, D., HARTL, D., HEWITT, G. Mitochondrial pseudogenes: evolution's misplaced witnesses. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 6, p. 314-321. 2001.

BERGMANN, C. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. **Göttinger Studien** v. 3, n. 1, p. 595-708. 1847.

BIERREGAARD JR, R. O. The biology and conservation status of Central and South American Falconiformes: a survey of current knowledge. **Bird Conservation International**, v. 5, p. 329-345. 1995.

BROWN, L., AMADON, D. **Eagles, hawks and falcons of the world**. London: Country Life Books. 1968. 1 v.

BUSH, M. B. Amazonian speciation: a necessarily complex model. **Journal of Biogeography**, v. 21, n. 1, p. 5-17. 1994.

CANDOLLE, A. L. P. P. On the causes which limit vegetable species towards the north, in Europe and similar regions. **Annual Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution for the Year 1858**, p. 237-245. 1859.

COMITÊ BRASILEIRO DE REGISTROS ORNITOLÓGICOS. **Listas das aves do Brasil**. Disponível em: <http://www.cbro.org.br>. Acesso em: 16 de agosto de 2007

CRACRAFT, J. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (class Aves). **The Auk**, v. 98, n. 4, p. 681-714. 1981.

_____. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithological Monographs**, v. 36, p. 49-84. 1985.

CRACRAFT, J., BARKER, F. K., BRAUN, M., HARSHMAN, J., DYKE, G. J., FEINSTEIN, J., STANLEY, S., CIBOIS, A., SCHIKLER, P., BERESFORD, P., GARCÍA-MORENO, J., SORENSON, M. D., YURI, T., MINDELL, D. P. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. In: CRACRAFT, J. e DONOGHUE, M. J. (org). **Assembling the tree of life**. New York: Oxford University Press, 2004. p. 468-489.

CRISCI, J. V., KATINAS, L., POSADAS, P. **Historical Biogeography: an introduction**. Cambridge: Harvard University Press. 2003.

CROIZAT, L. **Space, time and form: the biological synthesis**. Caracas: Leon Croizat. 1964.

DARLINGTON JR., P. J. **Zoogeography: the geographical distribution of animals**. New York: Wiley. 1957. 675 p.

DESALLE, R., GIRIBET, G., WHEELER, W. **Techniques in molecular systematics and evolution**. Basel: Birkhäuser Verlag. 2002. 407 p.

DICKINSON, E. C. **The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World**. 3º ed. London: Christopher Helm. 2003. 1040 p.

DIXON, M. T., HILLIS, D. M. Ribosomal RNA secondary structure: compensatory mutations and implications for phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution**, v. 10, n. 1, p. 256-267. 1993.

ENDLER, J. A. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. **Integrative and Comparative Biology**, v. 22, n. 2, p. 441-452. 1982.

ERICSON, P. G., ANDERSON, C. L., BRITTON, T., ELZANOWSKI, A., JOHANSSON, U. S., KALLERSJO, M., OHLSON, J. I., PARSONS, T. J., ZUCCON, D., MAYR, G. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. **Biology Letters**, v. 2, p. 543-547. 2006.

FAIN, M. G., HOUDE, P. Parallel radiations in the primary clades of birds. **Evolution**, v. 58, n. 11, p. 2558-2573. 2004.

FERGUSON-LEES, J., CHRISTIE, D. A. **Raptors of the World**. Boston: Houghton Mifflin. 2001. 992 p.

GIBB, G. C., KARDAILSKY, O., KIMBALL, R. T., BRAUN, E. L., PENNY, D. Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations. **Molecular Biology and Evolution**, v. 24, n. 1, p. 269-280. 2007.

GLOGER, C. W. L. **Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's**. Breslau: August Schulz. 1833. 159 p.

GRIFFITHS, C. S., BARROWCLOUGH, G. F., GROTH, J. G., MERTZ, L. A. Phylogeny, diversity, and classification of the Accipitridae based on DNA sequences of the RAG-1 exon. **Journal of Avian Biology**, v. 38, n. 5, p. 587-602. 2007.

GRUBER, K. F., VOSS, R. S., JANSA, S. A. Base-compositional heterogeneity in the RAG-1 Locus among Didelphid Marsupials: implications for phylogenetic inference and the evolution of GC content. **Systematic Biology**, v. 56, n. 1, p. 83-96. 2007.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian Forest Birds. **Science**, v. 165, n. 3889, p. 131-137. 1969.

_____. Avian species richness in tropical South America. **Studies on Neotropical Fauna & Environment**, v. 25, n. 3, p. 157-183. 1990.

HELBIG, A. J., KOCUM, A., SEIBOLD, I., BRAUN, M. J. A multi-gene phylogeny of aquiline eagles (Aves: Accipitriformes) reveals extensive paraphyly at the genus level. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 35, n. 1, p. 147-164. 2005.

HENNIG, W. **Phylogenetic systematics**. Urbana: University of Illinois Press. 1966.

HUMPHRIES, C. J., PARENTI, L. R. **Cladistic Biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions**. Oxford: Oxford University Press. 1999. 200 p.

JOHNSON, N. K., PEETERS, H. J. The systematic position of certain hawks in the genus *Buteo*. **Auk**, v. 80, n. 4, p. 417-446. 1963.

JOLLIE, M. **A Contribution to the Morphology and Phylogeny of the Falconiformes**. Department of Biology, University of Chicago. 1977.

LERNER, H. R., MINDELL, D. P. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 37, n. 2, p. 327-346. 2005.

LINNAEUS, C. **Selected dissertations from the Amoenitates Academicæ**. London: Robeson and Robeson. 1781.

LIVEZEY, B. C., ZUSI, R. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 1, p. 1-95. 2007.

MARROIG, G., CERQUEIRA, R. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon Hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology**, v. 2, p. 103-119. 1997.

MAYR, G., CLARKE, J. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. **Cladistics**, v. 19, n. 6, p. 527-553. 2003.

NELSON, G., PLATNICK, N. I. **Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance**. New York: Columbia University Press. 1981.

NORES, M. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 3, p. 475-485. 1999.

OLSON, S. L. The fossil record of birds. In: FARNER, D. S., KING, J. R. e PARKES, K. C. (org). **Avian biology**. Orlando: Academic Press, 1985. vol.8 p. 80-238.

OMLAND, K. E., LANYON, S. M. Reconstructing plumage evolution in orioles (Icterus): repeated convergence and reversal in patterns. **Evolution**, v. 54, n. 6, p. 2119-2133. 2004.

PETERS, J. L. **Check-list of birds of the world. Vol. 1**. Harvard University Press. 1931.

POE, S., CHUBB, A. L. Birds in a bush: five genes indicate explosive evolution of avian orders. **Evolution**, v. 58, n. 2, p. 404-415. 2004.

RASANEN, M. E., LINNA, A. M., SANTOS, J. C. R., NEGRI, F. R. Late Miocene Tidal Deposits in the Amazonian Foreland Basin. **Science**, v. 269, n. 5222, p. 386-390. 1995.

REIG, O. A. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). **Revista Brasileira de Genética**, v. 7, p. 333-365. 1984.

REMSEN JR., J. V., JARAMILLO, A., NORES, M., PACHECO, J. F., ROBBINS, M. B., SCHULENBERG, T. S., STILES, F. G., SILVA, J. M. C., STOTZ, D. F., ZIMMER, K. J. **A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union**. Disponível em: <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>. Acesso em: 21 de dezembro de 2007

RIDGWAY, R. **Studies of the American Falconidae**. Dept. of the Interior, United States Geological and Geographical Survey of Territories. 1876.

RIESING, M. J., KRUCKENHAUSER, L., GAMAUF, A., HARING, E. Molecular phylogeny of the genus Buteo (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 27, n. 2, p. 328-342. 2003.

SALO, J., KALLIOLA, R., HAKKINEN, I., MAKINEN, Y., NIEMELA, P., PUHAKKA, M., COLEY, P. D. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. **Nature**, v. 322, p. 254-258. 1986.

SANDERSON, M. J., SHAFFER, H. B. Troubleshooting molecular phylogenetic analyses. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 49-72. 2002.

SIBLEY, C. G., AHLQUIST, J. E. **Phylogeny and classification of birds**. New Haven: Yale University Press. 1990.

SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira. 1997. 912 p.

STOTZ, D. F., FITZPATRICK, J. W., PARKER III, T. A., MOSKOVITS, D. K. **Neotropical Birds: Ecology and Conservation**. Chicago: University of Chicago Press. 1996. 502 p.

STRESEMANN, E., AMADON, D. Order Falconiformes. In: MAYR, E. e COTTREL, G. W. (org). **Check-list of birds of the world**. Cambridge: Museum of Comparative Zoology, 1979. vol.1 p. 271-425.

THIOLLAY, J. M. Family Accipitridae (hawks and eagles). In: DEL HOYO, J. M. (org). **Handbook of the birds of the world: New World vultures to guineafowl**. Barcelona: Lynx Edicions, 1994. vol.2 p. 52-205.

TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K., KALLIOLA, R., LINNA, A., DANJOY, W., RODRIGUEZ, Z. Dissecting Amazonian Biodiversity. **Science**, v. 269, n. 5220, p. 63-66. 1995.

VAN TUINEN, M., SIBLEY, C. G., HEDGES, S. B. The Early History of Modern Birds Inferred from DNA Sequences of Nuclear and Mitochondrial Ribosomal Genes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 17, p. 451-457. 2000.

VAN VELLER, M. G. P., BROOKS, D. R., ZANDEE, M. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 3, p. 319-329. 2003.

VANZOLINI, P. E., WILLIAMS, E. E. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo**, v. 19, n. 1-298. 1970.

WALLACE, A. R. On the monkeys of the Amazon. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 20, p. 107-110. 1852.

_____. **The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface**. London: Macmillan. 1876.

WEGENER, A. **Die entstehung der kontinente und ozeane**. Braunschweig: Vieweg & Sohn. 1915.

WETMORE, A. A Classification for the birds of the world. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, v. 139, p. 1-37. 1960.

WHITMORE, T. C., PRANCE, G. T. **Biogeography and quaternary history in tropical America**. Oxford: Clarendon Press. 1987.

Capítulo 4

Conclusões

- A filogenia inferida com base no conjunto combinado representa a hipótese mais resolvida das relações entre espécies de gaviões buteoninos até o momento. Estes resultados não suportam o monofiletismo dos gêneros *Buteo*, *Leucopternis* e *Buteogallus*.
- Embora as hipóteses filogenéticas derivadas de partições mitocondriais e do FIB5 separados tenham sido congruentes entre si, houve conflito significativo destes dados com topologias oriundas do LDH. Este conflito é provavelmente resultado de retenção de alelos ancestrais, devido ao tempo de coalescência mais longo de genes nucleares se comparados aos genes mitocondriais, longo tempo de geração, populações grandes e entrenós curtos na filogenia.
- A utilização de dados de sítios emparelhados de seqüências de RNA incluídas nas análises não trouxe mudanças significativas para as topologias e as inferências de tempo de divergência, provavelmente devido ao baixo grau de divergência das hastes.
- Os dados sugerem que diversificação dos gaviões buteoninos se deu inicialmente na região Neotropical, com posterior colonização e diversificação na região Neártica e no Velho Mundo. Das cinco linhagens principais obtidas, as espécies predominantemente neárticas e do Velho Mundo se concentraram na porção mais derivada da topologia, enquanto as espécies neotropicais formam a base da topologia. A diversificação do grupo pode ter iniciado no Oligoceno ou Mioceno, com eventos de especiação ocorrendo até o Pleistoceno.
- O comportamento migratório evoluiu diversas vezes entre os gaviões buteoninos, embora exista uma linhagem quase completamente migratória onde o comportamento surgiu uma ou poucas vezes. A evolução do comportamento migratório pode ter contribuído para a diversificação do grupo por 1) permitir a colonização de regiões temperadas na América do Norte e no Velho Mundo, e 2) promover especiação por meio de isolamento de populações migratórias desviadas de suas rotas. Este último mecanismo pode ter sido responsável pela especiação nas ilhas de Galápagos, Havaí e República Dominicana.
- Quatro disjunções *trans/cis* andinas ocorreram durante a diversificação do grupo e, de acordo com as estimativas de tempo de divergência, as duas mais antigas são provavelmente relacionadas à orogênese dos Andes. As outras duas disjunções podem ter sido causadas pela orogênese dos Andes, formação de refúgio florestais ou eventos de dispersão. A existência de dois pares de separações ocorrendo em períodos distintos sugerem possíveis eventos vicariantes periódicos.
- As linhagens neotropicais de gaviões buteoninos que ocupam habitats alagados pertencem à duas linhagens distintas, que evoluíram de forma independente de outras linhagens que ocupam outros habitats. A diversificação de uma destas linhagens pode ter sido resultado do desenvolvimento da bacia Amazônica, e posteriormente flutuações do nível

do mar. A única espécie de acipitrídeo neotropical especializada em manguezais é relacionada a uma outra espécie costeira de hábitos mais generalista, e estas duas à uma espécie de floresta de várzea da Amazônia, o que sugere uma relação histórica entre estes habitats.

- A diversificação recente de *Leucopternis kuhli* e *Leucopternis melanops* não necessariamente é resultado do efeito do Rio Amazonas como barreira, e pode ter sido fruto de Refúgios Florestais, conformação distinta do Amazonas em uma época de nível mais elevado do nível do mar, ou uma combinação dos dois processos.
- Espécies de áreas florestais e abertas não são reciprocamente monofiléticas, o que indica uma história dinâmica de diversificação destes habitats. De forma similar, espécies que ocupam a Mata Atlântica, Amazônia e florestas de baixada *trans-andinas* não são diretamente relacionadas, o que implica múltiplas conexões entre estas áreas no passado.
- Como forma de alinhar a nomenclatura dos gaviões buteoninos a grupos monofiléticos, são propostas diversas modificações, como a utilização dos gêneros *Pseudastur*, *Percnotherax*, *Morphnarchus*, *Rupornis*, assim como reorganização dos gêneros utilizados atualmente.
- O modelo de estrutura secundária proposto para o rRNA 16S de aves é composto por 51 hastes, das quais 42 são sustentados por exemplos de substituição compensatória em aves ou entre aves e mamíferos. A disponibilização deste modelo será útil para novas análises que procurem avaliar o efeito da dependência de sítios em inferência filogenéticas de aves utilizando este marcador.