Thiago Vernaschi Vieira da Costa

Osteologia e filogenia das Aves Caprimulgiformes, com ênfase em Nyctibiidae e Caprimulgidae

Osteology and phylogeny of the avian order Caprimulgiformes, with special emphasis on Nyctibiidae and Caprimulgidae

São Paulo

2014

Thiago Vernaschi Vieira da Costa

Osteologia e filogenia das Aves Caprimulgiformes, com ênfase em Nyctibiidae e Caprimulgidae

Osteology and phylogeny of the avian order Caprimulgiformes, with special emphasis on Nyctibiidae and Caprimulgidae

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

Orientador: Prof. Dr. Luís Fábio Silveira

São Paulo

2014

Ficha Catalográfica

Costa, Thiago Vernaschi Vieira da

Osteologia e filogenia das Aves Caprimulgiformes, com ênfase em Nyctibiidae e Caprimulgidae

454 páginas

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

1. Caprimulgiformes 2. Osteologia 3. Filogenia

I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).
_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).

_____

Prof. Dr. Luís Fábio Silveira
Orientador

Dedicatória

Aos meus pais, Beto e Claudete, e ao meu irmão Guga;
pelo carinho e entusiasmo que sempre demonstraram
pela minha profissão e minha paixão pelas aves (em
especial pelos bacuraus e urutaus!), e
por renunciarem muito de suas próprias vidas para
que eu chegasse até aqui

Epígrafe

"Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando a beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos."

Isaac Newton

Agradecimentos

Em primeiro lugar agradeço ao Prof. Dr. Luís Fábio Silveira pela oportunidade de poder participar de seu grupo de pesquisa e pela orientação competente e transparente durante esses anos de convivência no doutorado. Pela dedicação que destina às coleções ornitológicas do MZUSP, e por propiciar sempre um ambiente de trabalho altamente agradável e produtivo. Desde o meu primeiro contato para o ingresso na pós-graduação até a fase final dessa tese tem sido um grande mestre e amigo. A essa e todas as oportunidades que me foram confiadas, sou profundamente grato Luís.

À Coordenadoria de Apoio a Pessoal Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado, bem como pela bolsa do Programa Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE – Proc. BEX 5360/317) concedida entre agosto de 2013 e fevereiro de 2014.

Ao Prof. Dr. Marcelo Carvalho pela competência e seriedade à frente da coordenação da Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Biociências-USP, pela atenção, gentileza e presteza com que trata os alunos e as questões relativas à Pós-Graduação, e por todo o apoio com relação à bolsa PDSE.

À Frank Chapman Foundation pelo Collection Study Grant recebido em 2012 para visitar as coleções ornitológicas do American Museum of Natural History, em Nova York, e ao Field Museum of Natural History, de Chicago, pelo auxílio recebido através do Visiting Scholarship em 2012 para visitar as coleções daquela instituição.

Aos curadores e gerentes das coleções e instituições por gentilmente me receberem em suas instituições, por permitirem livre acesso às coleções sob sua responsabilidade ou pelo empréstimo de material: Dr. Alexandre Aleixo (MPEG, Belém), Dr. Joel Cracraft, Paul Sweet, Peter Capainolo e Merle Okada (AMNH, Nova York), Dr. John Bates, Mary Hennen, Stephanie Ware e Lori Breslauer (FMNH, Chicago), Drª. Helen James, Dr. R. Terry Chesser e especialmente Chris Milensky e Carla Dove (NMNH, Smithsonian Institution, Washington), Dr. James Van Remsen e Steve Cardiff (LSUMNS, Baton Rouge), Steve Rogers, Tim Pearson e Megan Paustian (CMNH, Pittsburgh), Dr. Scott Edwards, Jeremiah Trimble e Katherine Eldridge (MCZ, Cambridge), Dr. Mark Adams e Joanne Cooper (British Museum of Natural History, Tring, Reino Unido) e Drª. Christine Lefévre, Anne Previato e Marie Portas (MNHN, Paris, França). Alguns museus gentilmente cederam por empréstimo alguns

espécimes durante visita aos museus americanos em 2012 e 2013, e por conta disso sou especialmente grato a Drª. Janet Hinshaw e Dr. Diarmaid O'Foighil (University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbour), Drª. Carla Cicero e Dr. Rauri Bowie (Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley), Dr. A. Townsend Peterson e Mark Robbins (Kansas University Natural History Museum, Lawrence), Dr. Andrew Kratter (Florida Museum of Natural History, Gainesville), Dr. Richard Prum e Kristof Zyskowski (Peabody Museum of Natural History, New Haven) e Dr. David Winkler (Cornell University Museum of Vertebrates, Ithaca).

Em especial gostaria de agradecer à Drª. Helen James, curadora da Divisão de Aves da Smithsonian Institution, em Washington DC, pela supervisão, atenção e todas as discussões sobre Caprimulgiformes e Aves em geral durante o produtivo período de doutorado sanduíche naquela instituição. A toda a equipe da Divisão de Aves, Dr. Gary Graves, Drª. Mercedes Foster, Dr. Storrs Olson, Mort e Phyllis Isler, Chris Milensky, Drª. Carla Dove, Brian Schmidt, Christina Gebhard, Jacob Saucier, Craig Ludwig, Faridah Nahlan, Marcy Heacker, Jim Whatton, Joe Jehl, Caroline Duffie, Daniel Thomas e Daniel Field. Agradecimento especial ao Chris e à Carla por gentilmente me receberem em sua casa durante algumas semanas e por toda a ajuda durante a minha pesquisa. Meus agradecimentos também à Mary Sangrey, do Academic Research Center, e Francine Berkowitz, do Office of International Relations, pela atenção e gentileza durante minha estadia no Smithsonian.

À Catherine Bechtoldt e sua família por gentilmente me receberem em Chicago durante visita ao Field Museum; ao amigo Karl Mokross e seus colegas por me receberem em Baton Rouge, Louisiana, e a todo pessoal de Baton Rouge que me receberam tão bem naquela cidade: Jared, Phil, Gustavo, Naty, César, Dan, Andrés e todo o pessoal do LSUMNS.

Muitas pessoas contribuíram de diversas formas durante a realização desse trabalho, com discussões sobre bacuraus, sistemática e assuntos relacionados, assim como leitura, sugestões ou colaborações em manuscritos provindos da tese. Entre eles sou especialmente grato a Fábio Raposo do Amaral, Sérgio Vanin, Helen James, Mike Braun, Johan Ingels, Nigel Cleere, Sérgio Posso, Fernando Pacheco, Bret Whitney, Mario Cohn-Haft e David Winkler. Pelos ensinamentos em sistemática, meus agradecimentos ao Prof. Dr. Mario de Pinna, e pelas discussões acerca das análises filogenéticas sou grato também a Kevin Nixon, John Wenzel, Eduardo Almeida, Fernando Noll e Ismael Franz.

Devo deixar registrado meus agradecimentos e admiração a muitos coletores e pesquisadores que dispenderam tempo, recurso e interesse à pesquisa e coleta de aves noturnas, particularmente de bacuraus e muitas das quais estudadas nessa tese, em particular a Robert Dickerman, Herbert Friedmann e Alexander Wetmore, e dos pesquisadores contemporâneos, a Mark Robbins, que muito tem contribuído ao conhecimento dos bacuraus do novo mundo, pelo esforço de coleta de espécies pouco representadas em coleções e pela generosa atenção no empréstimo de material da Universidade do Kansas.

Aos amigos da Seção de Aves do MZUSP pelos incontáveis e agradáveis momentos durante esses anos: Aline Correa, Anna Ferraroni, Chico Dénes, Erika Machado, Érica Pacífico, Fábio Schunck, Fernanda Alves, Fernanda Bocalini, Glaucia Del Rio, Gustavo Bravo, Jeremy Dickens, Léo Novaes, Luciano M. Lima, Deborah "Luna", Marina Somenzari, Naty Aristizábal, Naty Luchetti, Patty Lopes, Patrick Pina, Rafael Marcondes, Sérgio Bolivar, "Marcola" A. Rego, Thyago Santos, Vagner Cavarzere, Vinicius "Tico" Tonetti e Vitor Q. Piacentini. Nunca esquecerei o carinho com que me receberam no lab. Espero realmente algum dia poder retribuir um pouco o que vocês fizeram por mim. Ao Vagner Cavarzere e Rafael Marcondes também pela ótima companhia durante algumas viagens aos museus.

Aos funcionários da seção de Pós-Graduação Lilian Parpinelli, Shirlene Barros, Helder Rossi e Erika Takamoto, especialmente à Lilian por toda a ajuda e atenção em diversos momentos e durante o pedido da bolsa do PDSE. A todos funcionários do MZUSP, Dione Serripieri, Altair, Ismael, Eliseu, Cláudio, e especialmente a Marina Lima e Marcelo Félix pela amizade e pela preparação cuidadosa de parte do material estudado.

Aos amigos de longa data Helbert Medeiros e Vania Pretti por me receberem em São Paulo e com os quais passei momentos inesquecíveis no CRUSP, meus sinceros agradecimentos. Aos companheiros do ap. 94 Canadá, Charles Santos, Érico Machado e Elis Rosa pelos momentos que passamos ali. Aos housemates e amigos de Hyattsville durante o período pré-doc no Smithsonian, Davide Cerruti, Tim Slattery, Jennifer Bien-Aime e Karllinha Barbosa.

À Karllinha, minha pequena, pelo amor, carinho e paciência em quase todas as fases do doutorado; por aguentar as minhas ranzinzices e todo o incentivo nesses anos compartilhados com os bacuraus e urutaus; por ter me acompanhado durante o doutorado sanduíche na nossa "american life" em Washington DC; por tudo isso e muito mais, muito obrigado Ká!

Índice

Introdução Geral 01

Capítulo 1. Sistemática de Caprimulgiformes (Aves) com base em caracteres osteológicos

Abstract/Resumo 05

1.1. Introdução 07

1.2. Objetivos 20

1.3. Materiais e Métodos

1.3.1. Material de estudo 21

1.3.2. Nomenclatura e osteologia 22

1.3.4. Análises filogenéticas 23

1.4. Resultados e Discussão

1.4.1. Caracteres 25

1.4.2. Análise filogenética 150

1.4.3. Aspectos osteológicos e anátomo-funcionais 161

1.4.4. Sistemática 167

1.5. Conclusões 171

1.6. Nova proposta de classificação 172

Capítulo 2. Filogenia de Nyctibiidae (Nyctibiiformes) com base em caracteres osteológicos

Resumo/Abstract 174

2.1. Introdução 176

2.2. Objetivos 180

2.3. Material e Métodos

2.3.1. Material de estudo 181

2.3.2. Nomenclatura 182

2.3.3. Osteologia 182

2.3.4. Análises filogenéticas 183

2.4. Resultados e Discussão

2.4.1. Caracteres 185

2.4.2. Análise filogenética 225
2.4.3 Osteologia e aspectos funcionais 225
2.4.4. Sistemática 230
2.5. Conclusões 237
2.6. Nova proposta de classificação 238

Capítulo 3. Filogenia da família Caprimulgidae (Caprimulgiformes) com base em caracteres osteológicos
Resumo/Abstract 240
3.1. Introdução 242
3.2. Objetivos 254
3.2. Material e Métodos
3.2.1. Material de estudo 255
3.2.2. Nomenclatura 256
3.2.3. Osteologia 256
3.2.4. Análise filogenética 257
3.3. Resultados e Discussão
3.3.1. Caracteres 259
3.3.2. Análise filogenética 380
3.3.3. Aspectos anatômicos e funcionais 398
3.3.4 Aspectos sistemáticos 401
3.4. Discussão
3.4.1. Osteologia e aspectos funcionais 284
3.4.2. Sistemática 288
3.5. Conclusões 406
3.6. Nova proposta de classificação 407

Discussão Geral e Conclusões 411
Resumo (GERAL) 414
Referências Bibliográficas 416
ANEXOS 425

Introdução Geral

A ordem Caprimulgiformes é composta tradicionalmente pelas famílias Steatornithidae, Podargidae, Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae (Sibley & Ahlquist 1990, Holyoak 2001, Cleere 1998, 1999, Livezey & Zusi 2006). A característica mais evidente dos representantes dessa ordem são os hábitos noturnos e crepusculares e os padrões de plumagem bastante típicos, geralmente em tons de marrom e cinza, que conferem às espécies uma notável camuflagem durante o período diurno. Além da plumagem críptica, algumas aves Caprimulgiformes apresentam interessantes comportamentos de camuflagem com o ambiente, notavelmente nas famílias Nyctibiidae e Podargidae (Cleere 1998, 1999, Cohn-Haft 1999, Cleere 2010). Devido aos hábitos noturnos e padrões crípticos de plumagem, as aves Caprimulgiformes foram consideradas por muito tempo relacionadas às corujas (*e.g*. Sibley & Ahlquist 1990); entretanto, a maioria dos estudos recentes indicam um alto suporte ao relacionamento dessas famílias com os Apodiformes, ordem que inclui andorinhões (famílias Apodidae e Hemiprocnidae) e beija-flores (família Trochilidae) (Cracraft 1981, Mayr 2002, Fain & Houde 2004, Ericson *et al*. 2006, Livezey & Zusi 2006, Barrowclough *et al*. 2006, Braun & Huddleston 2009, Yuri *et al*. 2013).

Embora apresentem muitas características em comum, particularmente relacionadas aos hábitos noturnos e os padrões de plumagem, as famílias Caprimulgiformes são muito heterogêneas entre si, tanto em sua morfologia como ecologicamente. Por conta disso, as relações sistemáticas entre as aves que tradicionalmente compõem essa ordem foram e ainda são alvo de muita controvérsia, e os diversos estudos baseados em diferentes fontes de dados têm apresentado diferentes padrões de relacionamento entre as famílias. De fato, os estudos sistemáticos dos representantes da ordem Caprimulgiformes tiveram seu início no final do século XVIII e início do XIX, com os trabalhos clássicos de anatomia comparada, em sua maioria com base em caracteres osteológicos, miológicos e plumagem. Nas últimas décadas, alguns estudos morfológicos e muitos baseados em dados moleculares têm apresentado diferentes padrões de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes (Mayr 2002, Fidler *et al*. 2004, Fain & Houde 2004, Barrowclough *et al.* 2006, Ericson *et al.* 2006, Livezey & Zusi 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009, Mayr 2010). A

despeito do trabalho de Livezey & Zusi (2006), a maioria dos estudos recentes demonstrou que a ordem, como tradicionalmente reconhecida, é parafilética, uma vez que Aegothelidae é supostamente mais proximamente relacionada aos Apodiformes do que aos demais Caprimulgiformes (Mayr 2002, Fain & Houde 2004, Ericson *et al*. 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009, Mayr 2010). A ordem Apodiformes inclui aves bastante distintas dos Caprimulgiformes superficialmente, mas que apresentam importantes caracteres compartilhados com aquela ordem (ver detalhes no capítulo 1). No entanto, há muita incongruência entre os estudos sistemáticos em Caprimulgiformes, e o relacionamento entre as famílias dessa ordem é ainda bastante incerto.

A exemplo do observado com a ordem Caprimulgiformes, algumas famílias têm passado por importantes revisões sistemáticas nos últimos anos. Um exemplo claro é a família Caprimulgidae, cuja classificação até recentemente refletia estudos realizados com base essencialmente em plumagem e caracteres de morfologia externa (Peters 1940) e abrigou grupos não monofiléticos por muitos anos, tal como as subfamílias Caprimulginae e Chordeilinae e o gênero *Caprimulgus*. Estudos moleculares recentes apresentaram padrões inéditos de relacionamento entre os representantes daquela família, indicando a necessidade de uma profunda revisão sistemática em Caprimulgidae (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014). Embora as espécies daquela família apresentem importantes variações em sua morfologia, nenhum estudo propôs hipóteses filogenéticas de seus representantes com base em caracteres morfológicos.

Da mesma forma que em Caprimulgidae, a família Nyctibiidae tem sido alvo de alguns estudos sistemáticos moleculares nas últimas décadas (Mariaux & Braun 1996, Brumfield *et al*. 1997, Braun & Huddleston 2009). Os estudos demonstraram haver uma alta divergência genética entre as espécies dessa família, não reconhecida na sistemática atual da família na qual os representantes são incluídos em um único gênero. De forma similar, estudos morfológicos preliminares demonstraram haver uma importante variação na osteologia entre as espécies em Nyctibiidae (Costa & Donatelli 2009). Entretanto, assim como em Caprimulgidae, nenhum estudo sistemático aprofundado e com ampla abrangência taxonômica foi realizada na família Nyctibiidae.

Este estudo tem como objetivos principais investigar a osteologia das famílias Caprimulgiformes, analisando as particularidades de cada grupo, e apresentar hipóteses filogenéticas entre as famílias daquela ordem com base em caracteres osteológicos,

cujos resultados são apresentados no Capítulo 1. Dessa forma, fez-se necessário também o estudo aprofundado da osteologia das famílias da ordem Apodiformes, considerada proximamente relacionada aos Caprimulgiformes. Nos capítulos 2 e 3 são abordados os resultados do estudo detalhado da osteologia das famílias Nyctibidae e Caprimulgidae, respectivamente, comentados num contexto anátomo-funcional, e apresentadas hipóteses filogenéticas daquelas famílias com base em caracteres osteológicos.

CAPÍTULO 1

SISTEMÁTICA DE CAPRIMULGIFORMES (AVES) COM BASE EM CARACTERES OSTEOLÓGICOS

Abstract

The avian order Caprimulgiformes traditionally includes five families (Steatornithidae, Podargidae, Aegothelidae, Caprimulgidae and Nyctibiidae), characterized by their distinctive nocturnal habits and cryptic plumage. Nevertheless, in spite of their overall similarity, the families are morphologically and ecologically distinctive. Recent studies have shown a remarkable molecular divergence among the caprimulgiform families and have suggested that Aegothelidae is close related to the order Apodiformes. However, the relationships between the families are still poorly known and very incongruent among studies. Based on this, the main goal of this study is to conduct a phylogenetic analysis of the orders Caprimulgiformes and Apodiformes based on 120 osteological characters, with the orders Psittaciformes, Strigiformes, Coraciiformes and Trogoniformes as outgroups. A single most parsimonious tree (L = 158, CI = 0,79, RCI = 0,67, RI = 0,85) revealed: Steatornithidae and Podargidae as basal families, nested at the base of the clade including all Caprimulgiformes and Apodiformes; a strong support to the clade composed by Caprimulgidae and Nyctibiidae; and a strong support to the close link between Aegothelidae and the Apodiform birds, indicating the paraphyly of the order. These results agree to some extent previous molecular and morphological studies, mainly regarding the systematic position of Aegothelidae but with an unprecedent morphological support. Based on the phylogenetic hypothesis and on the remarkable osteological variation among the families, I suggest elevating each Caprimulgiform family to ordinal level.

Resumo

A ordem Caprimulgiformes inclui tradicionalmente cinco famílias (Steatornithidae, Podargidae, Aegothelidae, Caprimulgidae e Nyctibiidae), caracterizadas principalmente pelos seus hábitos noturnos e padrões crípticos de plumagem. No entanto, a despeito da superficial similaridade, as famílias que compõem essa ordem são bastante heterogêneas com relação à sua morfologia e seus aspectos ecológicos. Estudos recentes têm demonstrado um alto grau de divergência entre aquelas famílias, indicando que a família Aegothelidae é de fato mais próxima da ordem Apodiformes. Contudo, há uma evidente incongruência entre os estudos com relação ao relacionamento entre as famílias. Com base nesses aspectos, o objetivo principal deste estudo foi propor uma hipótese filogenética para as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes com base em 120 caracteres osteológicos, com representantes das ordens Psittaciformes, Strigiformes, Coraciiformes e Trogoniformes como grupos-externos na análise. Uma única árvore mais parcimoniosa (L = 158, IC = 0,79, ICR = 0,67, IR = 0,85) demonstrou: Steatornithidae e Podargidae como sucessivamente basais dentro da ordem em relação às demais famílias; um alto suporte ao clado composto pelas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae; e o relacionamento da família Aegothelidae com os Apodiformes, indicando o parafiletismo da ordem. Esses resultados corroboram em parte os estudos morfológicos e moleculares prévios, principalmente quanto à posição da família Aegothelidae, mas com um suporte morfológico sem precedentes na literatura. Com base na hipótese filogenética e nas consideráveis variações osteológicas observadas, faz-se necessária a elevação das famílias em nível de ordem.

1.1. Introdução

Os Caprimulgiformes

A ordem Caprimulgiformes como tradicionalmente reconhecida é composta pelas famílias Steatornithidae, Podargidae, Aegothelidae, Caprimulgidae e Nyctibiidae (Sibley & Ahlquist 1990, Holyoak 2001, Livezey & Zusi 2006). A maioria das famílias possui poucas espécies: a família Steatornithidae inclui um gênero e uma espécie (*Steatornis caripensis*); Podargidae inclui três gêneros e 12 espécies; Aegothelidae inclui um gênero e nove espécies; Nyctibiidae inclui um gênero e sete espécies; e a grande exceção é a família Caprimulgidae, que atualmente inclui aproximadamente 20 gêneros e 89 espécies (Cleere 1998, 1999, Holyoak 2001, Cleere 2010). O único representante atual da família Steatornithidae, o guácharo (*Steatornis caripensis*), apresenta distribuição neotropical, ocorrendo localmente no sul da América Central, no norte da América do Sul e no sopé dos Andes, incluindo países como Panamá, Trinidad, Guiana Inglesa, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia e extremo norte do Brasil (Fig. 1, Thomas 1999, Holyoak 2001, Cleere 2010). O guácharo apresenta características únicas entre os Caprimulgiformes: hábito frugívoro e nidificação em cavernas (Holyoak 2001). Com relação a esse último aspecto, é fato conhecido que a espécie se utiliza de ecolocação quando na completa escuridão das cavernas, um dos poucos exemplos entre as aves (Cobb 1968, Cleere 1999). Aquela propriedade é utilizada para deslocamento dentro da caverna, mas aparentemente não para a captura de frutos, atividade para a qual a ave se utiliza da visão e do olfato, sendo este último sentido aparentemente bem desenvolvido naquela espécie (Snow 1961). Apresenta hábito gregário, nidificando e convivendo em colônias dentro das cavernas (Holyoak, 2001).

Os podargídeos incluem três gêneros com distribuição na Austrália e sudeste da Ásia (Fig. 2, Cleere 1998, Holyoak 1999b). Os gêneros *Podargus*, *Batrachostomus* e o recém descrito *Rigidipenna* apresentam características bastante distintivas, principalmente com relação à morfologia do bico, forte e largo. As distinções entre os gêneros foram inicialmente propostas com base em caracteres de plumagem, principalmente das penas da cauda, e quanto à ausência de glândula uropigiana em *Podargus* (Wetmore 1918, Holyoak 2001), mais recentemente também se baseando em dados moleculares e osteológicos (Cleere *et al*. 2007). Um estudo clássico de hibridização de DNA sugeriu que os gêneros *Podargus* e *Batrachostomus* divergem em

um nível suficiente para inclui-los em famílias distintas (Sibley & Ahlquist 1990). O gênero *Podargus* inclui três espécies, *P. papuensis*, *P. strigoides* e *P. ocellatus*; o gênero *Batrachostomus* inclui nove espécies: *B. auritus, B. septimus*, *B. harterti*, *B. stellatus*, *B. moniliger*, *B. hogsoni*, *B. poliolophus*, *B. javensis* e *B. cornutus*. Recentemente, *Podargus ocellatus inexpectatus* foi elevada a nível específico e incluída no gênero à parte *Rigidipenna* com base em dados moleculares e morfológicos (Cleere *et al*. 2007)

A família Aegothelidae inclui nove espécies, incluídas no único gênero *Aegotheles*, com ocorrência na Austrália e sudeste da Ásia: *A. insignis*, *A. tatei*, *A. crinifrons*, *A. wallacii*, *A. archboldti*, *A. albertisi*, *A. savesi*, *A. bennettii* e *A. cristatus* (Fig. 1, Holyoak 1999a, 2001). As espécies *A. insignis* e *A. crinifrons* são consideravelmente maiores que as demais, às quais já foi descrito o gênero *Euaegotheles*. Essas espécies, além de maiores, apresentam plumagem semelhante aos podargídeos, uma condição mencionada como plesiomórfica (Holyoak 2001). Os aegotelídeos em geral apresentam hábitos crepusculares e noturnos, e são, a exemplo dos demais caprimulgiformes, muito pouco conhecidos; uma das espécies, *A. savesi*, é praticamente desconhecida em vida, conhecida somente de poucos espécimes em museus (Olson *et al*. 1989).

A família Nyctibiidae, conhecidos popularmente como urutaus e mães-da-lua, inclui sete espécies Neotropicais, ocorrendo desde o sul do México até o sul da América do Sul, e alcançando sua maior diversidade na região Amazônica (Fig. 2, Cleere 1998, Cohn-Haft 1999). São aves conhecidas pela distintiva camuflagem em troncos verticais, onde permanecem pousados durante o período diurno com os olhos fechados e a cauda posicionada ao longo do tronco, simulando uma continuação deste. Devido aos seus hábitos noturnos e crípticos, poucas informações existem mesmo com relação aos aspectos mais básicos dessas espécies, como distribuição e história natural (Cohn-Haft 1993, Cohn-Haft 1999, Costa *et al*. 2010). Atualmente, as sete espécies são incluídas no gênero *Nyctibius*: *N. griseus*, *N. grandis*, *N. aethereus*, *N. jamaicensis*, *N. leucopterus*, *N. bracteatus* e *N. maculosus*. As espécies apresentam uma alta similaridade em plumagem, a qual é em tons de cinza e marrom, com exceção de *N. bracteatus*, a qual apresenta uma distinta plumagem marrom com pintas brancas (Cohn-Haft 1999, Cleere 2010). Contudo, apresentam vocalizações bastante diferentes, as quais costumam ser emitidas em noites de lua crescente e cheia (Cohn-Haft 1999). Mais detalhes sobre a família Nyctibiidae são apresentados mais adiante, no capítulo 2.

Os caprimulgídeos, conhecidos como bacuraus e curiangos, formam o grupo mais diverso entre os Caprimulgiformes (Cleere 1999). As 89 espécies reconhecidas atualmente foram incluídas tradicionalmente em duas ou três subfamílias, Chordeilinae, Caprimulginae e, em alguns trabalhos, Eurostopodinae (Cleere 1998, 1999, 2010). Esta última já foi reconhecida como uma família à parte por alguns autores (*e.g*. Sibley & Ahlquist 1990), da mesma forma como foi sugerido às outras duas subfamílias por Oberholser (1914). No entanto, estudos recentes têm demonstrado que as subfamílias, conforme atualmente reconhecidas, não formam grupos monofiléticos (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014, capítulo 3 deste estudo). Os bacuraus ocorrem em todos os continentes, exceto nas regiões mais frias do globo, e nos mais variados hábitats: desde áreas de floresta a desertos semi-áridos, de altas altitudes até o nível do mar (Fig. 3). Em sua maioria, apresentam hábitos noturnos e são ativos principalmente em noites de lua cheia, embora alguns gêneros (e.g. *Chordeiles* e *Nyctiprogne*) sejam mais ativos no período crepuscular. Maiores detalhes da família Caprimulgidae são apresentados mais adiante no capítulo 3.

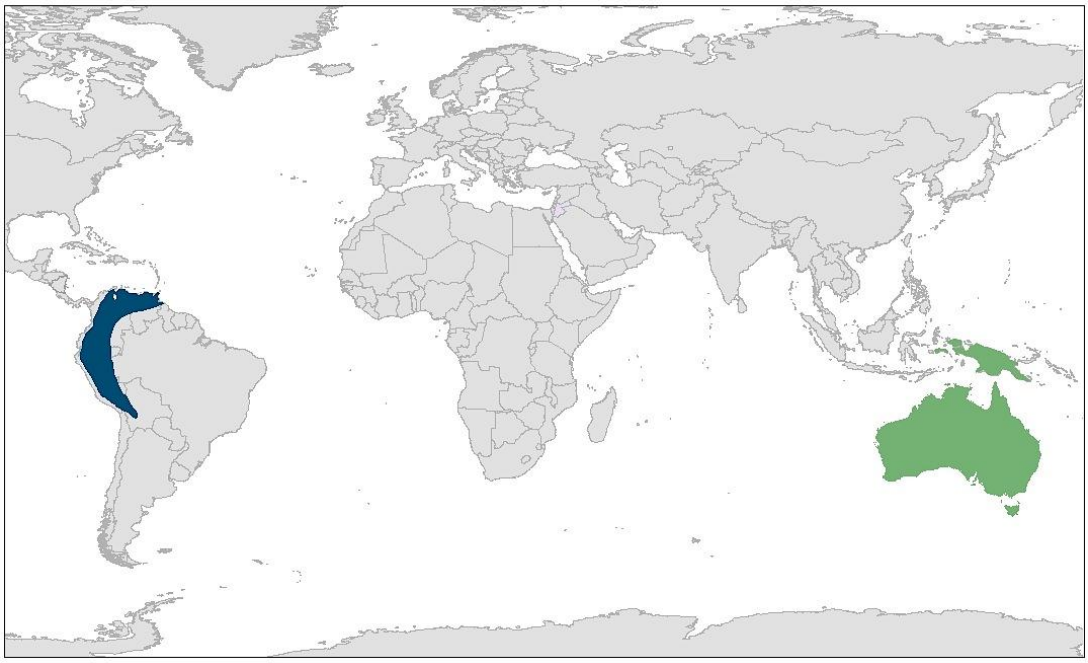


Figura 1. Distribuição das famílias Steatornithidae (azul) e Aegothelidae (verde), com base em Cleere (2010).

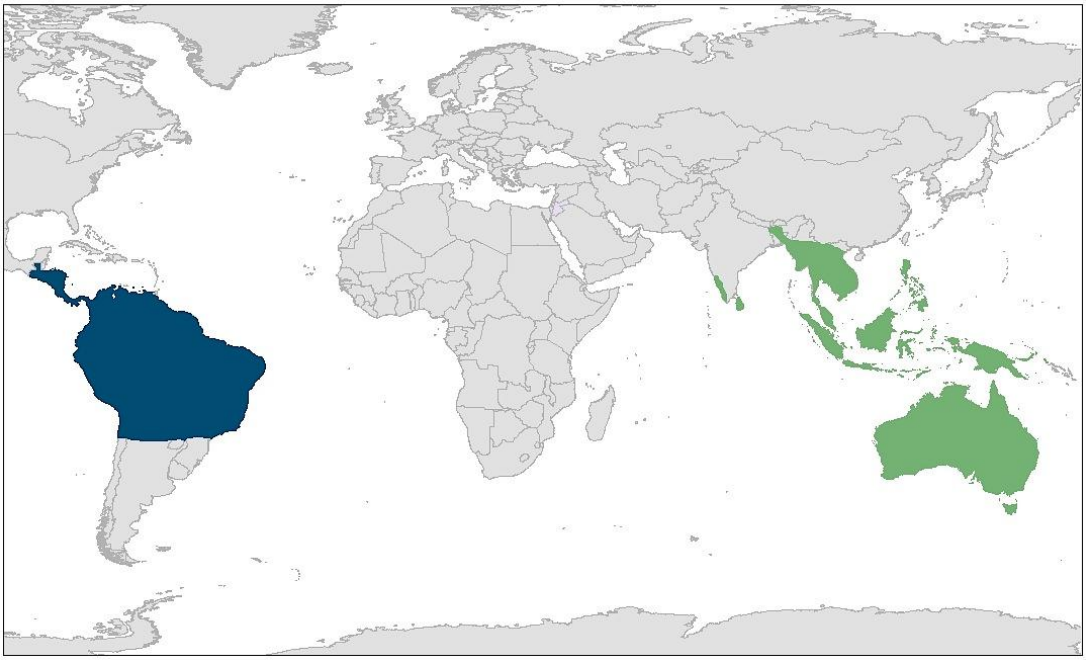


Figura 2. Distribuição das famílias Nyctibiidae (azul) e Podargidae (verde), com base em Cleere (2010)

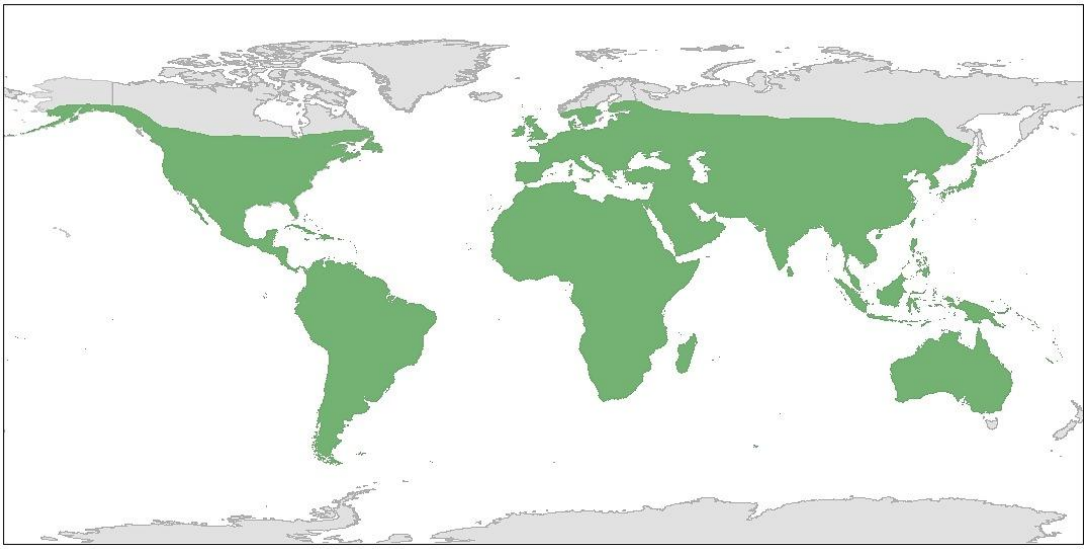


Figura 3. Distribuição da família Caprimulgidae, com base em Cleere (2010) .

Embora apresentem muitas características em comum, tais como os hábitos noturnos e a plumagem críptica, as famílias Caprimulgiformes são muito heterogêneas entre si, tanto morfologicamente quanto a aspectos comportamentais, ecológicos e moleculares. De fato, as relações sistemáticas entre as aves que tradicionalmente compõem essa ordem foram e ainda são alvo de muita controvérsia, e os diversos estudos baseados em diferentes fontes de dados, morfológicos e moleculares, têm demonstrado diferentes padrões de relacionamento entre as famílias. A maioria dos

estudos recentes indicam que a ordem como tradicionalmente reconhecida é parafilética (Mayr 2002, Fain & Houde 2004, Ericson *et al*. 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009, Mayr 2010), uma vez que Aegothelidae é aparentemente mais próxima das aves Apodiformes do que dos demais Caprimulgiformes. A ordem Apodiformes inclui aves bastante distintas dos Caprimulgiformes superficialmente, tais como andorinhões e beija-flores, mas que apresentam importantes caracteres compartilhados com aquela ordem (mais detalhes da sistemática dessas duas ordens abaixo).

Registro fóssil

O registro fóssil das aves Caprimulgiformes não era muito considerável até a metade da década de 80 (Brodkorb 1971, Holyoak 2001). Entre os primeiros fósseis atribuídos a essa ordem está *Archaeotrogon*, um gênero conhecido de quatro espécies do Eoceno tardio da França e incluídas na família Archaeotrogonidae (Mourer-Chauviré 1989). Originalmente considerada como próximo dos atuais trogonídeos, *Archaeotrogon* foi posteriormente considerado como um grupo extinto mais próximo dos Caprimulgiformes devido à descoberta de espécimes adicionais.

Um fóssil proveniente do Eoceno inferior da América do Norte foi descrito a partir de dois esqueletos quase completos escavados no Wyoming, Estados Unidos, em uma formação denominada Green River (Olson 1987). *Prefica nivea* foi atribuído à família Steatornithidae, atualmente restrita à região Neotropical. Aquela espécie apresenta menor porte com relação a *Steatornis caripensis*, um tarsometatarso relativamente mais curto e diversas características consideradas plesiomórficas pelo autor, sendo então incluída na subfamília Preficinae. A anatomia mandibular de *Prefica nivea*, bastante similar a *Steatornis*, poderia estar relacionada a um possível hábito frugívoro naquela espécie. Devido à similar configuração da mandíbula de *P. nivea*, e baseado na ocorrência sintópica de fósseis de famílias e gêneros vegetais cujos frutos são consumidos por *Steatornis* atualmente, Olson (1987) menciona que os hábitos frugívoros dessa família podem ter surgido já no Eoceno inferior, ou anteriormente.

Da família Aegothelidae são conhecidos três fósseis, um não descrito proveniente da França, um *Aegotheles* da Nova Zelândia e um distinto gênero da Austrália (Mourer-Chauviré 1989, Rish & McEvey 1977). A ultima espécie, descrita como *Quipollornis koniberi*, apresenta importantes caracteres que permitem sua inclusão naquela família mas com distinta morfologia nos membros inferiores a nas

asas. Com relação ao fóssil de *Aegotheles* da Nova Zelândia, a espécie foi descrita originalmente como *Megaegotheles novazealandiae* e posteriormente incluída no gênero *Aegotheles* (Holyoak 2001).

Com relação aos podargídeos, quatro importantes fósseis são conhecidos: *Fluvioviridavis platyramphus*, do Eoceno dos Estados Unidos; *Quercypodargus olsoni*, proveniente do Eoceno superior da França; *Masillapodargus longipes*, do Eoceno médio da Alemanha; e *Eurofluvioviridavis robustipes* (Olson 1987, Mourer-Chauviré 1989, Mayr 1999, Mayr 2001, Mayr 2005, Nesbitt *et al*. 2011). *Masillapodargus* parece ser mais próximo morfologicamente com os atuais Podargidae do que *Fluvioviridavis*, enquanto que o relacionamento de *Quercypodargus* com os demais é incerta (Nesbitt *et al*. 2011).

O primeiro fóssil atribuído aos Nyctibiidae, *Euronyctibius kurockini*, foi descrito a partir de um úmero incompleto proveniente do Oligoceno da França (Mourer-Chauviré 1989). No entanto, estudos recentes baseados em novo material coletado, particularmente úmeros melhor preservados, indicaram que o fóssil deva ser atribuído à família Steatornithidae (Mourer-Chauviré 2013). Dessa forma, o registro fóssil da família Nyctibiidae restringe-se a duas espécies do gênero *Paraprefica* Mayr 1999. Aquele gênero foi descrito a partir de fósseis bem preservados provenientes da região de Messel, na Alemanha (Mayr 1999). *Paraprefica kelleri* Mayr, 1999 e *P. major* Mayr, 1999 apresentam caracteres bastante distintos e atribuíveis a Nyctibiidae, sendo possível verificar muitos dos caracteres derivados no crânio, esterno e tarsometatarso observados nas espécies atuais (Mayr 1999, Mayr 2001, Mayr 2005). Essas duas espécies são os únicos representantes extintos conhecidos da família e única evidência da ocorrência desse grupo no Velho Mundo, atualmente endêmico da região Neotropical. Das espécies atuais são conhecidos fósseis de *Nyctibius jamaicensis* da Jamaica e de *Nyctibius griseus* do período Pleistoceno de Minas Gerais e Bahia (Sick 1997, Silva *et al*. 2012). No capítulo 2 são apresentados detalhes da osteologia da família Nyctibiidae, e uma análise filogenética da família incluindo o gênero *Paraprefica*.

Da família Caprimulgidae o registro fóssil é bastante escasso; são conhecidas as espécies *Ventivorus ragei*, do Período Eoceno da França, e duas espécies do Período Quaternário, *Caprimulgus piurensis* do Peru e *Siphonorhis daiquiri*, escavado em cavernas de Cuba.

Estudos sistemáticos clássicos

A história da sistemática dos representantes da ordem Caprimulgiformes tem seu início no final do século XVIII e início do XIX, com os trabalhos clássicos de anatomia comparada, em sua maioria com dados osteológicos, mas também miologia e plumagem. Entre os primeiros estudos acerca das relações sistemáticas da ordem Caprimulgiformes, a maioria sempre demonstrou uma clara dicotomia com relação aos possíveis grupos próximos, seja com falconiformes e strigiformes, ou com andorinhões.

As afinidades entre as atuais famílias de uma forma similar como conhecemos atualmente foram reconhecidas originalmente pelos anatomistas do século XIX (Sclater 1866a, 1866b, Beddard 1866, Hartert 1892, Gadow 1892, Hartert 1897). De fato, o primeiro autor a organizar os membros da ordem Caprimulgiformes de forma mais semelhante à atual foi Sclater (1866a,b), com base em alguns caracteres osteológicos e de morfologia externa, particularmente de bico e pés. Esse autor reuniu os gêneros *Caprimulgus, Steatornis, Podargus*, *Batrachostomus*, *Nyctibius* e *Aegotheles* na família Caprimulgidae, subdividida nas subfamílias Caprimulginae, Steatornithinae e Podarginae (esta última reunindo *Podargus*, *Batrachostomus*, *Nyctibius* e *Aegotheles*). De forma similar e baseado em caracteres do bico e de plumagem, Sundevall (1889) reúne os gêneros *Steatornis*, *Nyctibius*, *Aegotheles* e *Podargus* na subfamília Podarginae, dentro do grupo "Ampligulares"; esse grupo incluía ainda as subfamílias Trogoninae (surucuás), Caprimulginae e Cypselinae (andorinhões).

Em seu trabalho clássico sobre classificação de vários grupos de aves, Huxley (1867) criou o grupo Cypselomorphae reunindo as famílias Caprimulgidae, Cypselidae (andorinhões) e Trochilidae (beija-flores), sendo esse grande grupo proximamente relacionado aos Passeriformes, com os quais foram reunidos no grupo Aegithognathae. Nesse trabalho, Huxley (1867) postula ainda que há uma estreita relação de *Aegotheles* com os Cypselidae, e que *Podargus* parece ser mais proximamente relacionado às corujas. Posteriormente, Sclater (1880b) também reconhece uma relação próxima de Caprimulgidae com andorinhões e beija-flores.

Garrod (1873, 1874) em alguns de seus clássicos trabalhos sobre anatomia e classificação das aves, faz menção à existência de uma relação próxima entre *Steatornis* e as corujas, com base particularmente em pterilose, mencionando que aquele gênero se assemelha a muitos outros grupos (*e.g.* Caprimulgidae, Coraciidae, Momotidae e Galbulidae) em algumas particularidades de sua anatomia interna, tais como presença de duas carótidas e ausência do músculo *ambiens*. Garrod (1874) inclui esses grupos (e

mais alguns, como os atuais Passeriformes, Trogonidae e Bucconidae) na ordem Passeriformes, dentro da subclasse Anomalognathae; andorinhões e beija-flores são incluídos em uma ordem à parte, Cypseliformes.

Robert W. Schufeldt, um dos maiores anatomistas de aves do século XIX, produziu uma série de trabalhos acerca de osteologia de diversos grupos. Em um de seus trabalhos (Schufeldt 1885), esse autor conclui que *Nyctibius* e *Steatornis* são mais proximamente relacionados às corujas, e que andorinhões são, por sua vez, distantes de Caprimulgidae e mais próximos das andorinhas (atuais Passeriformes Hirundinidae). Quase que simultaneamente a Schufeldt, o também anatomista Beddard (1886) apresenta uma visão distinta, baseado principalmente em anatomia da siringe de alguns representantes Caprimulgiformes. Aquele autor reúne no grupo Caprimulgi as subfamílias Steatornithinae, Podarginae (com *Podargus* e *Batrachostomus*), Aegothelinae (somente com *Aegotheles*) e Caprimulginae (incluindo *Caprimulgus*, *Chordeiles* e *Nyctidromus*). Em uma obra posterior, Beddard (1898) menciona que muitos Caprimulgiformes (*Caprimulgus*, *Podargus* e *Steatornis*) apresentam muitas semelhanças na anatomia da siringe com alguns grupos de Cuculiformes.

No fim do século XIX, Gadow (1889) com base em anatomia do intestino das aves, conclui que Caprimulgidae tem muitas particularidades em comum com andorinhões e beija-flores. Na mesma época, Hartert (1892) reuniu em seu Catálogo das Aves os Cypselidae (andorinhões) juntamente com Caprimulgidae, Podargidae e Steatornithidae na subordem Coraciae; dentro da família Caprimulgidae aquele autor inclui as subfamílias Caprimulginae e Nyctibiinae, e em Podargidae as subfamílias Podarginae e Aegothelinae.

No início do século XIX, Alexander Wetmore (1918) realizou um estudo acerca da anatomia interna de *Nyctibius*, incluindo principalmente detalhes dos sistemas digestivo e circulatório, de forma comparativa com grupos próximos. Aquele autor destina, ainda, boa parte de seu estudo à anatomia da língua naqueles grupos. Em suma, conclui que Nyctibiidae apresenta inúmeras similaridades com a família Caprimulgidae, e em alguns caracteres com as famílias Podargidae e Aegothelidae. Dessa forma, sugere a inclusão daquelas famílias como uma subordem dentro de Coraciiformes, Nycticoraciae. Embora incluída naquela subfamília, Steatornithidae é mencionada como sendo bastante distinta das demais pelo autor, incluída na superfamília Steatornithoidea, enquanto que as demais são incluídas na superfamília Caprimulgoidea.

Estudos filogenéticos

A partir da metade do século XX, com as obras de Willi Hennig (1950, 1966) e o surgimento da sistemática filogenética, observa-se uma mudança nos paradigmas dos estudos em sistemática zoológica. Particularmente com as aves Caprimulgiformes, o primeiro trabalho com abordagem cladista acerca de suas relações sistemáticas foi o de Cracraft (1981), no qual o autor reúne as aves Caprimulgiformes com os Apodiformes (andorinhões e beija-flores) como um grupo monofilético. Apenas alguns caracteres osteológicos que reúnem esses grupos são mencionados no trabalho, entre eles um bico curto e largo na base; aberturas nasais grandes e se estendendo por quase todo o comprimento do bico; arcos jugais longos; e processo orbital do quadrado reduzido. Ainda segundo o autor, muitos desses caracteres foram secundariamente modificados em Podargidae, Steatornithidae e Trochilidae. Dentro de Caprimulgiformes, Cracraft (1981) elenca também alguns caracteres osteológicos derivados para dividir o grupo em duas subordens: Podargi e Caprimulgi; o primeiro reunindo Podargidae e Aegothelidae, e o segundo reunindo Steatornithidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, sendo as duas últimas reunidas na infraordem Caprimulges.

Já no início da década de 1990, Sibley & Ahlquist (1990) apresentam uma análise sistemática das aves com base em hibridização de DNA. Nessa obra, os Strigiformes, e não os Apodiformes, são mencionados como o grupo mais próximo de Caprimulgiformes, e os grupos que compõem a ordem são muito divergentes. Entre alguns dos principais resultados, os autores ressaltam o relacionamento próximo entre Nyctibiidae e Steatornithidae e criação das famílias Batrachostomidae e Eurostopodidae (Fig. 4)

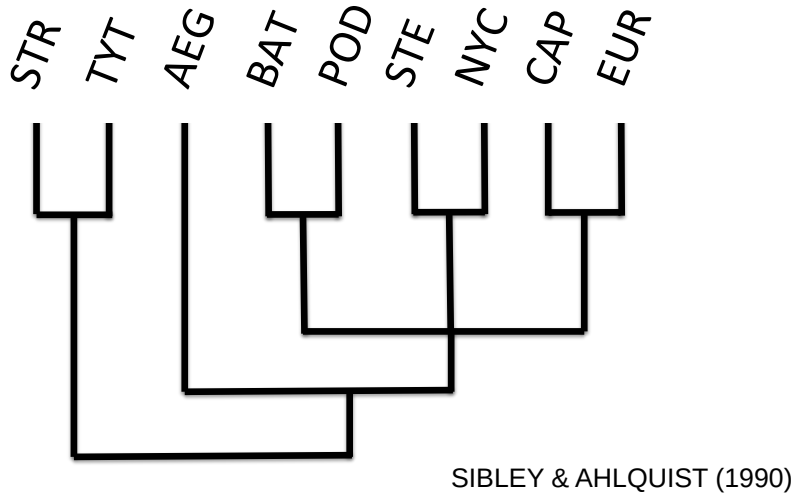


Figura 4. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Strigiformes, de acordo com Sibley & Ahlquist (1990). Legenda: STR – Strigidae, TYT – Tytonidae; AEG – Aegothelidae; BAT – Batrachostomidae; POD – Podargidae; STE – Steatornithidae; NYC – Nyctibiidae; CAP – Caprimulgidae; EUR - Eurostopodidae

Nas últimas décadas, alguns estudos morfológicos e muitos baseados em dados moleculares têm apresentado diferentes padrões de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes (Mayr 2002, Fidler *et al*. 2004, Fain & Houde 2004, Barrowclough *et al.* 2006, Ericson et al. 2006, Livezey & Zusi 2007, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009, Mayr 2010). Com relação aos estudos morfológicos, Mayr (2002) realizou uma análise filogenética com base em 25 caracteres osteológicos e miológicos das ordens Caprimulgiformes e Apodiformes, indicando o parafiletismo da primeira ordem. O principal resultado daquele estudo foi a maior proximidade da família Aegothelidae com as aves Apodiformes, um resultado que foi obtido quase simultaneamente por estudos moleculares (Fidler *et al*. 2004, Fain & Houde 2004). Anos depois, Mayr (2010) apresenta um novo estudo demonstrando o mesmo padrão de relacionamento entre as ordens Caprimulgiformes e Apodiformes com base em 69 caracteres osteológicos, miológicos e de morfologia externa (Fig. 6).

Entre os anos de 2006 e 2007, Brad Livezey e Richard Zusi publicam uma obra importante acerca das relações filogenéticas entre todos os grupos de aves com base em caracteres osteológicos. Naquele estudo, os autores encontram um relacionamento próximo entre Caprimulgiformes e Apodiformes, no entanto ambas sendo monofiléticas como tradicionalmente reconhecidas (Livezey & Zusi, 2006, 2007, Fig. 5)

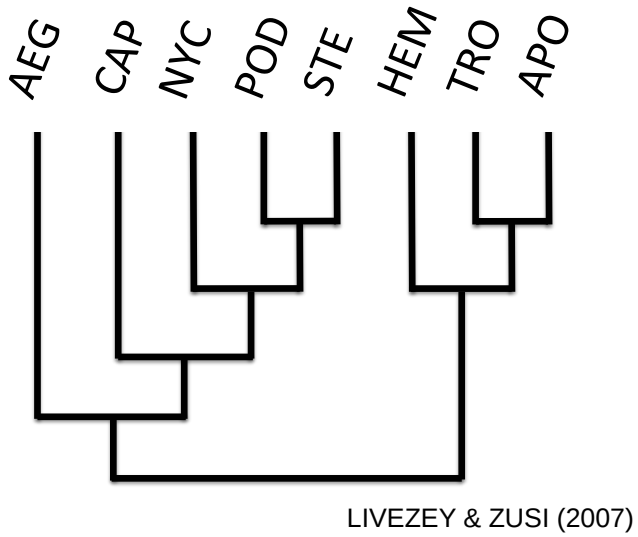


Figura 5. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Livezey & Zusi (2007). Legenda: AEG – Aegothelidae; CAP – Caprimulgidae; NYC – Nyctibiidae; POD – Podargidae; STE – Steatornithidae; HEM – Hemiprocnidae; TRO – Trochilidae; APO – Apodidae.

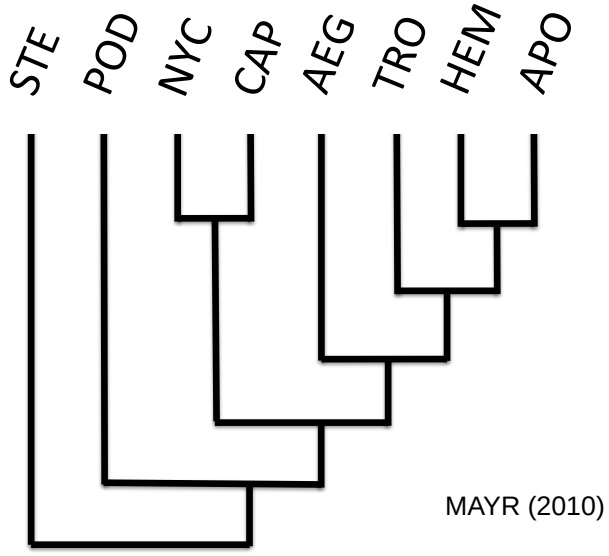


Figura 6. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Mayr (2010). Legenda: STE – Steatornithidae; POD – Podargidae; NYC – Nyctibiidae; CAP – Caprimulgidae; AEG – Aegothelidae; TRO – Trochilidae; HEM – Hemiprocnidae; APO – Apodidae.

Na mesma década, diversos estudos com base em dados moleculares encontraram diferentes padrões de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes. No entanto, todos os estudos convergem quanto ao relacionamento próximo entre Aegothelidae e as famílias Apodiformes (Fidler *et al*. 2004, Fain & Houde 2004, Barrowclough *et al.* 2006, Ericson *et al*. 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009). Entre os resultados conflitantes entre esses estudos está o relacionamento próximo entre Podargidae e Caprimulgidae recuperado por Barrowclough *et al*. (2006), contrário ao apresentado por Ericson *et al*. (2006), no qual Podargidae é grupo-irmão de Steatornithidae (Figs. 7 e 8). Já no trabalho de Hackett *et al*. (2008), Podargidae é basal dentro de um clado composto por Caprimulgidae, Aegothelidae e os Apodiformes, enquanto que Steatornithidae e Nyctibiidae são grupos irmãos (Fig. 9). Já no estudo de Braun & Huddleston (2009), o relacionamento entre a maioria das famílias é bastante incerto, exceto quanto à posição de Aegothelidae e das famílias da ordem Apodiformes (Fig. 10)

Devido aos conflitos entre as diferentes hipóteses obtidas tanto por dados morfológicos como moleculares, o relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes é ainda bastante incerto, e a despeito da posição sistemática de Aegothelidae pouca congruência existe entre os diversos estudos sistemáticos dessa ordem.

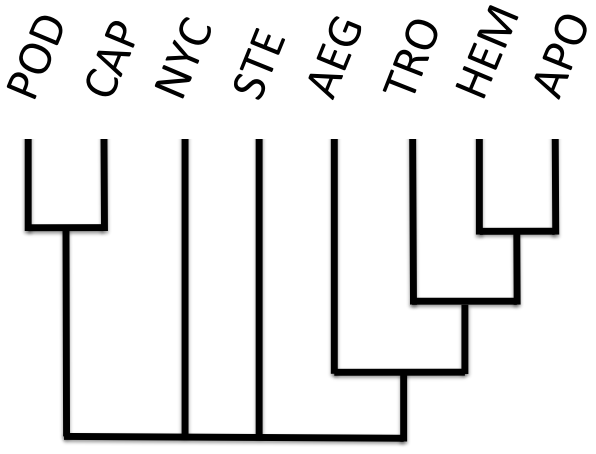


Figura 7. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Barrowclough *et al.* (2006).

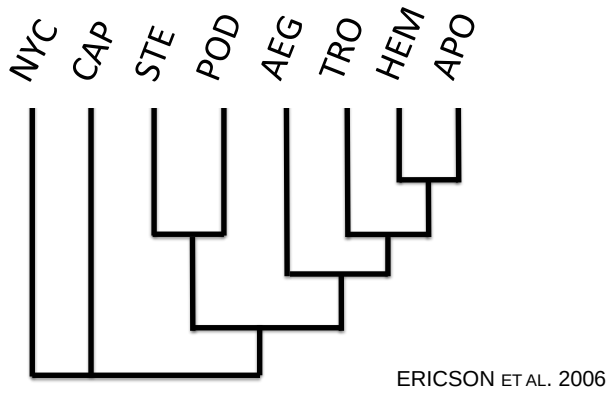


Figura 8. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Ericson *et al*. (2006).

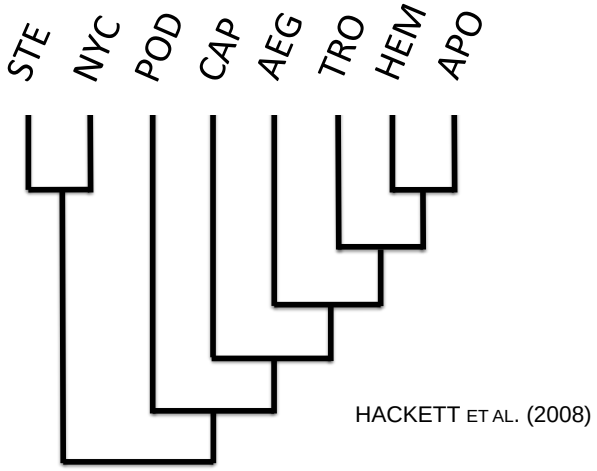


Figura 9. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Hackett *et al.* (2008).

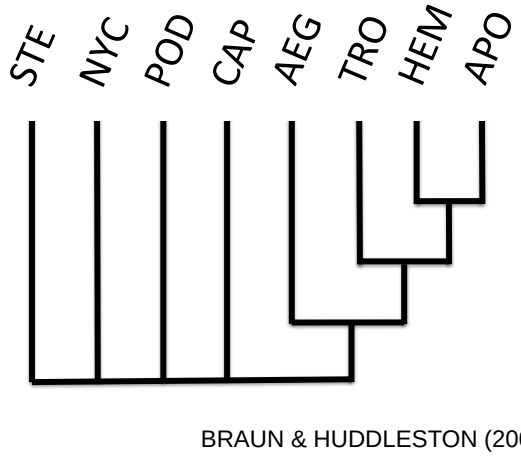


Figura 10. Proposta de relacionamento entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, de acordo com Braun & Huddleston (2009).

1.2. Objetivos

Devido às controvérsias existentes entre os diversos estudos quanto ao relacionamento entre as famílias tradicionalmente incluídas na ordem Caprimulgiformes, os objetivos do presente capítulo foram:

- Contribuir ao conhecimento da osteologia dos representantes da ordem Caprimulgiformes;

- Realizar uma análise filogenética da ordem Caprimulgiformes com base em caracteres osteológicos com uma ampla abrangência taxonômica;

- Analisar o posicionamento da família Aegothelidae e seu relacionamento com as famílias da ordem Apodiformes, conforme mencionado na literatura.

1.3. Materiais e Métodos

1.3.1. Material de estudo

O presente estudo incluiu espécimes dos representantes tradicionalmente incluídos na ordem Caprimulgiformes (Steatornithidae, Podargidae, Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae), bem como das famílias da ordem Apodiformes (Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae). Com relação ao grupo interno, foram estudados o maior número possível de espécimes existentes em coleções nacionais e estrangeiras, totalizando 443 espécimes (Anexo 1). Dessa forma, o estudo contemplou: o único gênero (*Steatornis*) da família Steatornithidae; os três gêneros (*Podargus*, *Batrachostomus* e *Rigidipenna*) e cinco espécies da família Podargidae; o único gênero (*Nyctibius*) e seis espécies da família Nyctibiidae; o único gênero e duas espécies da família Aegothelidae (*Aegotheles*); 20 gêneros e 49 espécies da família Caprimulgidae (gêneros *Eurostopodus*, *Lyncornis*, *Chordeiles*, *Nyctiprogne*, *Lurocalis*, *Caprimulgus*, *Macrodipteryx*, *Gactornis*, *Antrostomus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctidromus*, *Setopagis*, *Systellura*, *Eleothreptus*, *Nyctipolus*, *Hydropsalis, Uropsalis e Macropsalis*); o único gênero da família Hemiprocnidae (*Hemiprocne*) e quatro espécies; oito gêneros e dez espécies da família Apodidae (*Streptoprocne*, *Cypseloides*, *Cypsiurus*, *Aeronautes*, *Hirundapus, Chaetura*, *Apus* e *Collocalia*); e 16 gêneros e espécies da família Trochilidae (*Phaethornis*, *Ramphodon*, *Glaucis*, *Amazilia*, *Anthracothorax*, *Ensifera*, *Campylopterus*, *Ramphomicron*, *Coeligena*, *Doryfera*, *Calypte*, *Chlorostilbon*, *Florisuga*, *Heliodoxa*, *Heliothrix* e *Ocreatus*).

Como grupo externo da análise, foram incluídos representantes da ordens Coraciiformes (Coraciidae e Leptosomatidae), Strigiformes (Strigidae), Psittaciformes (Psittacidae) e Trogoniformes (Trogonidae) (Anexo 1).

Todo o material foi estudado diretamente nas instituições ou obtido por empréstimo, e estão depositados nos seguintes museus:

MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil.
AMNH	American Museum of Natural History, New York, EUA.
BMNH	British Museum of Natural History, Tring, Reino Unido.

CMNH	Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, EUA.
CUOC	Cornell University Ornithology Collection, Ithaca, EUA.
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, EUA.
FLMNH	Florida Museum of Natural History, Gainesville, EUA.
KUMNH	Kansas University Museum of Natural History, Lawrence, EUA
LSUMNS	Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, EUA.
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, EUA.
MVZ	Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, EUA.
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França.
UMMZ	University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbour, EUA.
USNM	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA.
YPM	Yale Peabody Museum, New Haven, EUA.

1.3.2. Nomenclatura e osteologia

A nomenclatura específica adotada para os táxons terminais segue as monografias atuais das aves Caprimulgiformes (Cleere 1998, Cleere 1999, Cohn-Haft 1999, Holyoak 1999a, 1999b, Holyoak 2001). Para a descrição dos caracteres osteológicos, utilizou-se a nomenclatura proposta na *Nomina Anatomica Avium* (Baumel & Witmer 1993) e evitou-se criar novos nomes para estruturas não mencionadas em naquela obra.

Foram analisados 443 esqueletos de todas as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, e 26 espécimes de cinco famílias do grupo externo depositados nas instituições mencionadas acima, sendo que na maioria dos casos mais de um espécime foi examinado. A maioria dos exemplares analisados nas instituições encontrava-se preparada em via seca. Alguns espécimes das famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae coletados e depositados no MZUSP foram preparados com auxílio de larvas de besouros do gênero *Dermestes*, em um dermestário.

A partir do estudo da osteologia comparada da espécies, foram levantados 120 caracteres. Do total, 113 consistem em séries de transformação binárias e 7 são multiestados. Todos os caracteres foram inseridos e codificados em uma matriz por meio dos softwares NDE 0.5.0 (Page 2001) e Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison 2010), a qual encontra-se no anexo II. A apresentação e descrição dos caracteres é feita com auxílio de figuras para facilitar a visualização das estruturas. Para cada ilustração a barra de escala é de 1 cm, exceto quando mencionado diferentemente. O estudo da osteologia das espécies do grupo interno e externo foi feito comparativamente e descrita utilizando um estereomicroscópio Leica Wild M3B. A maioria das estruturas relevantes foi fotografada utilizando-se câmera digital Sony DSC-HX9V acoplada ao estereomicroscópio em situações para estruturas diminutas. As fotografias foram tratadas em programa de edição de fotos do Macbook Pro, MS Powerpoint e Photoshop CS5. Para tomada de alguns ângulos entre estruturas, foi utilizado um transferidor 180º marca Bandeirante.

1.3.4. Análises filogenéticas

Foi utilizado o método cladístico e o princípio da parcimônia para construção das hipóteses filogenéticas (Hennig 1966, Wiley 1981, Farris 1983), as quais foram implementadas no software TNT v.1.1 (Goloboff *et al*. 2008). Os caracteres foram considerados com pesos iguais e as séries de transformação foram consideradas não ordenadas, uma vez que não permitiram o reconhecimento inequívoco da sequência de transformação. O critério de otimização de caracteres ambíguos foi ACCTRAN. Acredita-se que esse critério seja o que mais preserva as hipóteses de homologia primária (de Pinna 1991).

Bootstrap foi estimado utilizando-se 5000 réplicas e 10 buscas por réplica. Como medida de suporte dos ramos foi utilizado também o índice de decaimento de Bremer (Bremer 1994), de árvores subótimas com 30 passos adicionais e colapsando ramos com suporte inferior a um. O suporte de Bremer representa o número de passos adicionais além do número mínimo para que os ramos colapsem. Todas autapomorfias foram excluídas da análise por serem não informativas para as hipóteses de relacionamento das espécies e por inflacionar o índice de consistência (Kitching *et al.* 1998). Entretanto, a autapomorfias são comentadas nas seções resultados e discussão.

Foram utilizados os algoritmos de busca tradicionais, bem como os de nova tecnologia, os quais foram desenvolvidos para serem aplicados a matrizes grandes e permitirem uma busca mais efetiva das árvores mais curtas dentro de um universo de árvores sub-ótimas. Neste estudo, foram feitos diferentes testes de busca utilizando-se cada uma das tecnologias disponíveis no TNT isoladamente e em conjunto: Ratchet (Nixon, 1999), Sectorial-search, Drift e Tree-fusing (Goloboff 1999), alterando-se o número de réplicas em 100, 1000 e 10000. O número de passos obtido para a árvore mas curta não se alterou tanto pelas análises tradicionais como pelas novas tecnologias. Foram calculados índices de consistência, consistência reescalonado e de retenção para a árvore e índice de consistência para cada caráter. Para visualização das sinapomorfias e transições dos caracteres, foi utilizado o programa Winclada, versão 1.00.08 (Nixon, 2002), e a edição foi feita em Photoshop 7.0 e MS Powerpoint para Mac.

1.4. Resultados e Discussão

1.4.1. Caracteres

Seguem relacionados abaixo os 120 caracteres da osteologia das aves Caprimulgiformes utilizados na análise filogenética, acompanhados de ilustrações, descrição e comentários.

SKELETON AXIALE

OSSA CRANII

1. Osso frontal (*Os frontale*); região frontal; depressão frontal (*depressio frontalis*) (IC = 0,5)

(0) ausente

Steatornis caripensis USNM560206

(1) presente

Nyctibius aethereus USNM621717

Na região frontal do crânio, todas as famílias Caprimulgiformes apresentam uma depressão frontal, exceto Steatornithidae e Aegothelidae, sendo que esta última apresenta aquela região do crânio bastante estreita.

2. Região frontal; margem lateral; presença de curvatura (IC = 1)

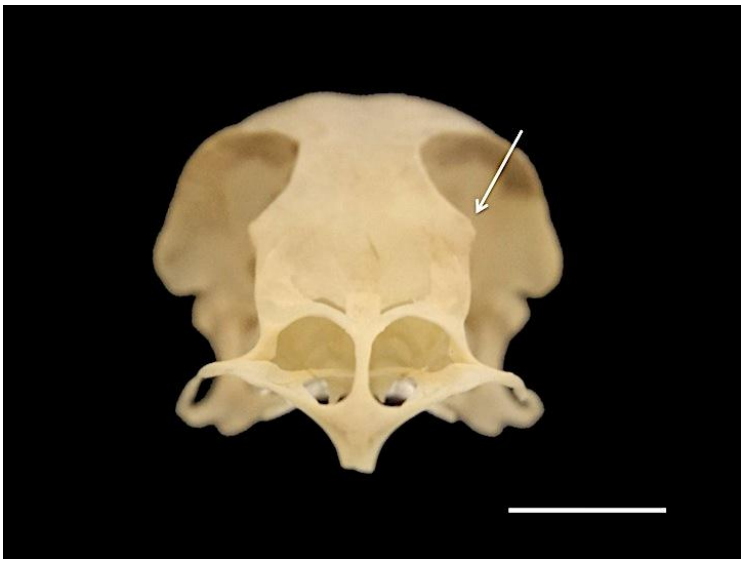
(0) confluente / leve

Hydropsalis climacocerca USNM621956

(1) acentuada

Aegotheles crinifrons USNM560816

(2) mais acentuada que 1

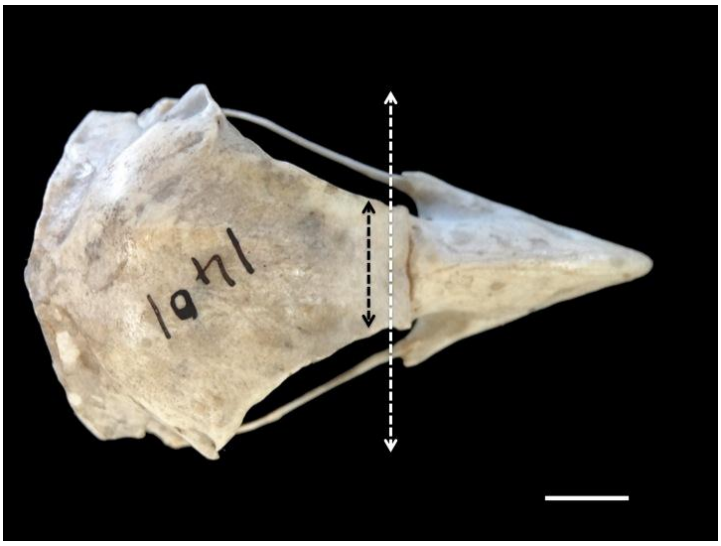


Hirundapus caudacutus USNM632245

Nas famílias Podargidae e Aegothelidae, bem como nas famílias Apodiformes, a margem lateral da região frontal, que margeia dorsorrostralmente a órbita, apresenta uma protuberância lateral próxima à região de fusão naso-frontal. Por ser local de fusão e articulação do osso lacrimal nas aves em geral, pode ser que aquele osso seja responsável a esse alargamento nesses grupos. Embora os podargídeos apresentem a mesma condição (1) que as demais, é importante ressaltar que naquele grupo aquela região é bastante distinta de Aegothelidae e dos Apodiformes.

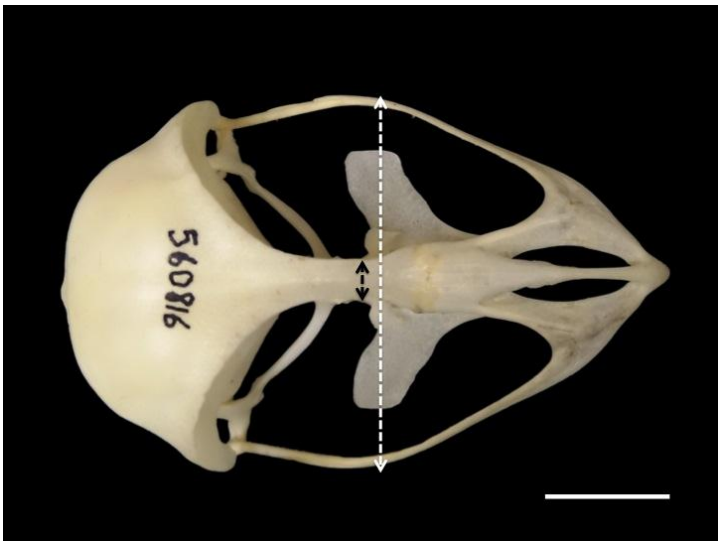
3. Região frontal; largura (IC = 1)

(0) larga



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) estreita

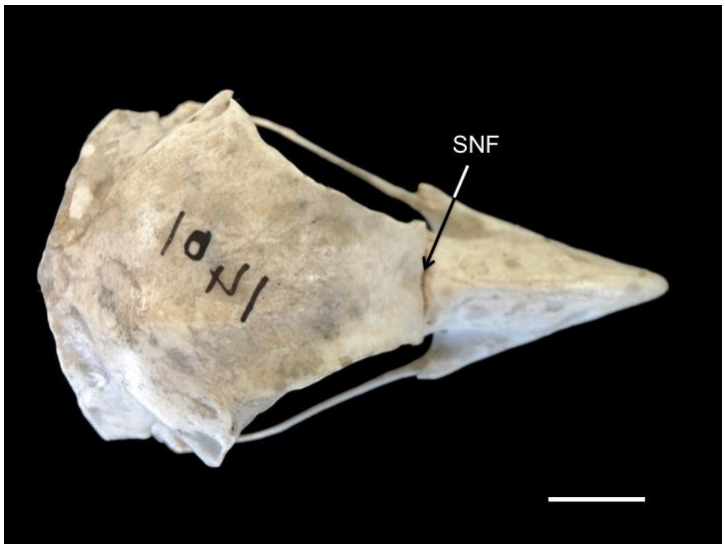


Aegotheles crinifrons USNM560816

A região frontal nos Caprimulgiformes é relativamente larga nos podargídeos e em *Steatornis*, enquanto que nas demais famílias é notavelmente mais estreita[1].

4. Região frontal; sutura fronto-nasal (IC = 1)

(0) presente



Steatornis caripensis MCZ1401

[1] Em Caprimulgidae, alguns gêneros apresentam a região frontal mais larga, *e.g. Chordeiles* e *Lurocalis* (ver capítulo 3)

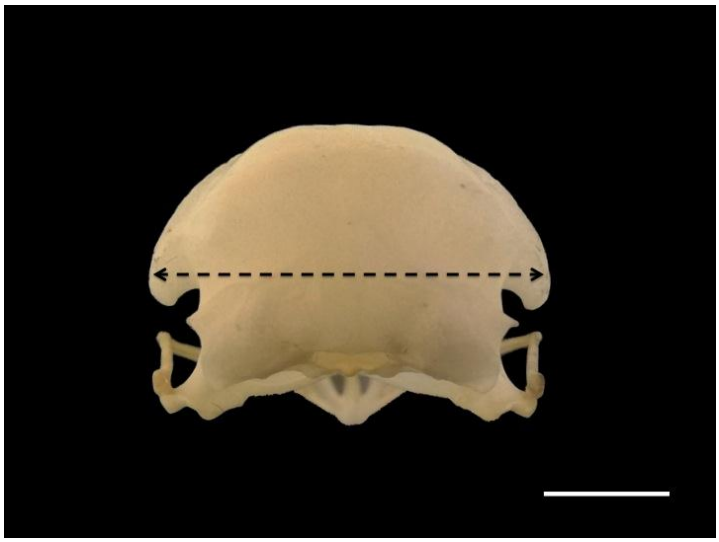
(1) ausente

Antrostomus carolinensis USNM562546

A região frontal em Steatornithidae apresenta uma conspícua sutura nasofrontal (SNF), enquanto que nas demais famílias Caprimulgiformes e Apodiformes essa sutura está ausente.

5. Região Occipital (*Os basioccipitale, Os exoccipitale et Os supraoccipitale*); largura em relação à altura (IC = 1)

(0) pouco larga



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) larga

Nyctibius grandis USNM623085

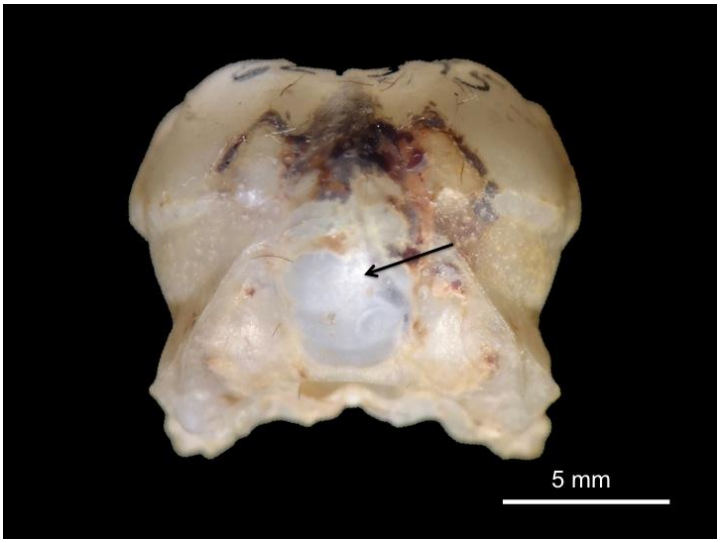
Entre os Caprimulgiformes e Apodiformes, as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae apresentam um notável alargamento da região occipital do crânio, condição distinta dos demais grupos analisados. Embora aparentemente os representantes da família Podargidae apresentem um alargamento dessa região, ela não é proporcionalmente larga em relação à altura do crânio, como observado naquelas duas famílias.

6. Região Occipital (*Os supraoccipitale*); proeminência cerebelar; porte/grau de desenvolvimento (IC = 1)

(0) pouco desenvolvido

Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) desenvolvido



Glaucis hirsuta USNM621396

Em Podargidae, Steatornithidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, a proeminência cerebelar é menos desenvolvida que na família Aegothelidae e nas famílias de Apodiformes.

7. Região Occipital (*Os exoccipitale*); presença de duas fossas lateralmente à proeminência cerebelar (IC = 1)

(0) ausentes

Chordeiles minor USNM614373

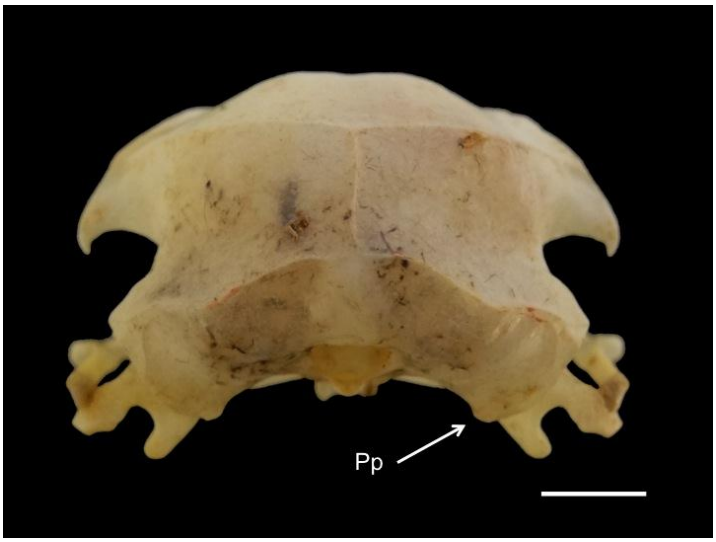
(1) presentes

Cypseloides phelpsi USNM622775

Lateralmente à proeminência cerebelar, os Apodiformes apresentam uma conspícua fossa, a qual está ausente nas famílias Caprimulgiformes e demais grupos estudados. Em algumas espécies (*e.g*. nas famílias Trochilidae e Hemiprocnidae), essa fossa apresenta também um forame.

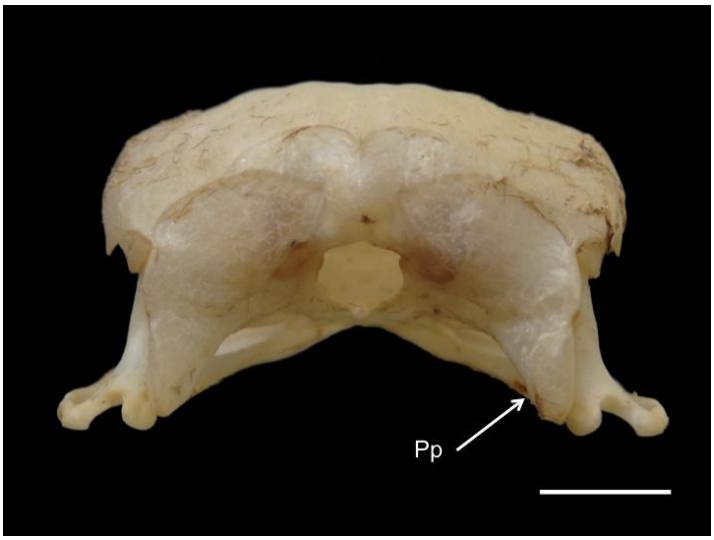
8. Região occipital (*Os exoccipitale*); processos paroccipitais (*Processus paroccipitalis*); projeção ventral (IC = 1)

(0) curta



Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) longa



Antrostomus carolinensis USNM562556

Na região exoccipital, as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresentam os processos paroccipitais bastante pronunciados ventralmente, enquanto que as demais famílias apresentam uma condição bastante distinta. Essa configuração dos processos paroccipitais fazem com que a região ventral caudal do crânio apresente uma forma côncava peculiar àquelas famílias. Essa característica já foi observada naquelas famílias por Mayr (2002, 2010).

9. Região occipital; forame magno (*foramen magnum*); posicionamento (IC = 1)

(0) mais dorsalmente

Steatornis caripensis MCZ1401 (esquerda)

Batrachostomus auritus USNM430279 (direita)

(0) mais ventralmente

Cypseloides phelpsi USNM622775 (esquerda)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

O posicionamento do forame magno na região occipital apresenta duas conformações distintas nos Caprimulgiformes e Apodiformes. Em Steatornithidae, Podargidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, o forame é mais dorsal na região occipital, enquanto que em Aegothelidae e nos Apodiformes fica mais ventralmente, sendo clara essa distinção a partir do aspecto caudal do crânio nesses grupos.

10. Região occipital (*Os exoccipitale*); fossa parabasal (*fossa parabasalis*); formato (IC = 1)

(0) de um triângulo equilátero aproximado

Hemiprocne longipennis MCZ131166

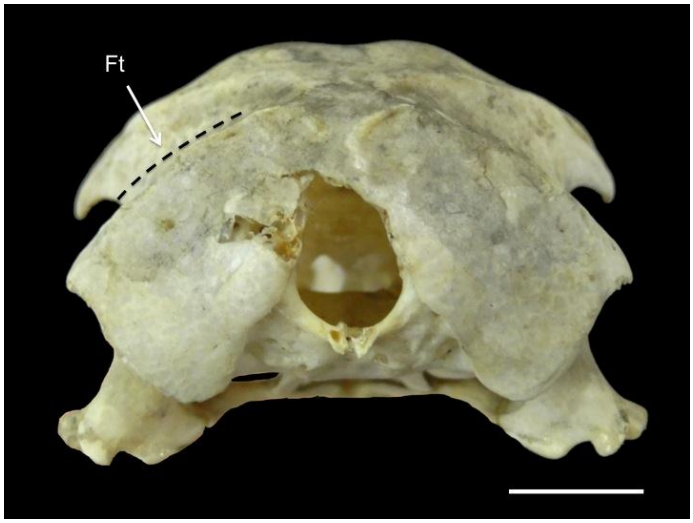
(1) de um triangulo isósceles aproximado

Nyctibius griseus USNM623033

Na região exoccipital, localiza-se a fossa parabasal, uma depressão onde abrem-se os canais dos nervos cranianos, das artérias oftálmicas externas e da carótida cerebral. Na maioria das famílias estudadas, a localização dos canais, equidistantes entre si, conferem à fossa parabasal um formato de triângulo equilátero aproximado. Entretanto, nas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae, o óstio do canal da carótida (*Ostium canalis carotici*) é mais afastado dos demais, atribuindo à fossa parabasal um formato de triângulo isósceles.

11. Região esquamosal (*Os squamosum*); fossa temporal (*fossa temporalis*); extensão (IC = 0,5)

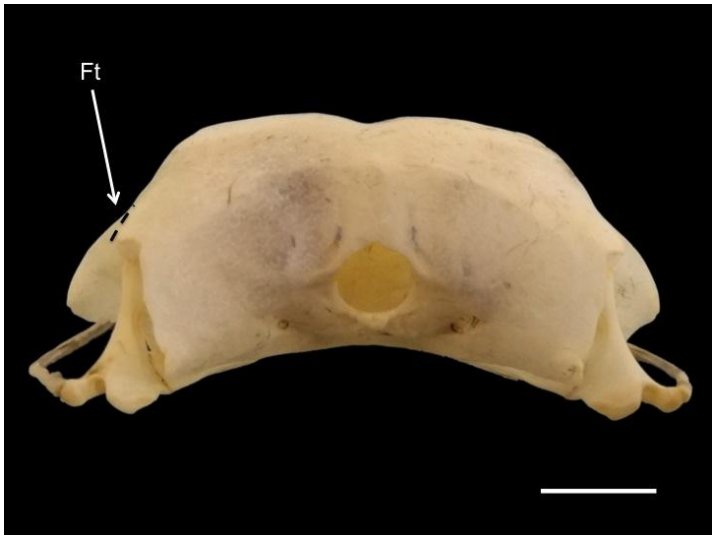
(0) longa



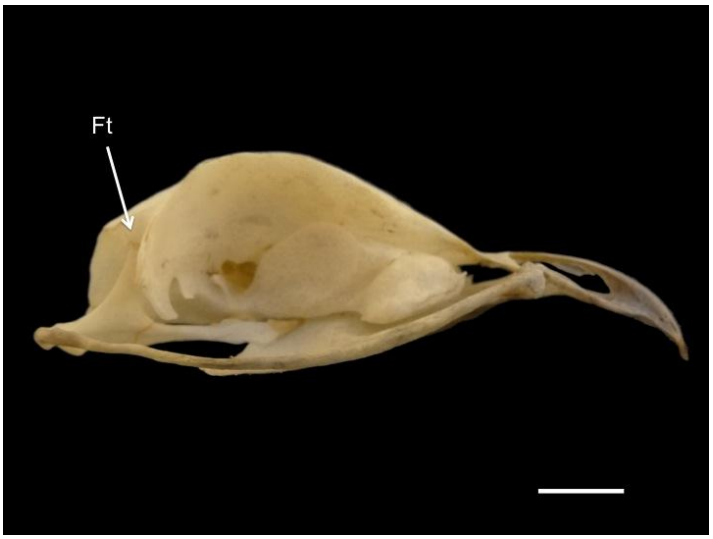
Steatornis caripensis MCZ1401

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) curta



Nyctibius aethereus USNM621717



Nyctibius aethereus USNM621717

A fossa temporal varia em comprimento entre as famílias de Caprimulgiformes e Apodiformes analisadas. Em Steatornithidae e Podargidae a fossa temporal é bastante longa, enquanto que nas demais famílias é mais curta.

12. Região esquamosal (*Os squamosum*); fossa temporal (*fossa temporalis*); profundidade (IC = 1)

(0) profunda

Streptoprocne zonaris USNM614120

(1) rasa

Nyctipolus nigrescens USNM621718

Com relação à profundidade da fossa temporal, em Nyctibiidae e Caprimulgidae a fossa é bastante rasa, bem como curta, enquanto que nas demais famílias a fossa temporal é mais profunda

13. Região esquamosal; processo zigomático (*Processus zygomaticus*) (IC = 1)

(0) presente/longo

Batrachostomus septimus UMMZ207453

(0) ausente ou curto

Antrostomus carolinensis USNM562556

Entre as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, o processo zigomático é bem desenvolvido em Podargidae e Steatornithidae, enquanto que nas demais famílias é bastante curto ou inconspícuo.

14. Região esquamosal; processo pós-orbital (*Processus postorbitalis*) (IC = 0,5)

(0) longo

Batrachostomus septimus UMMZ207453

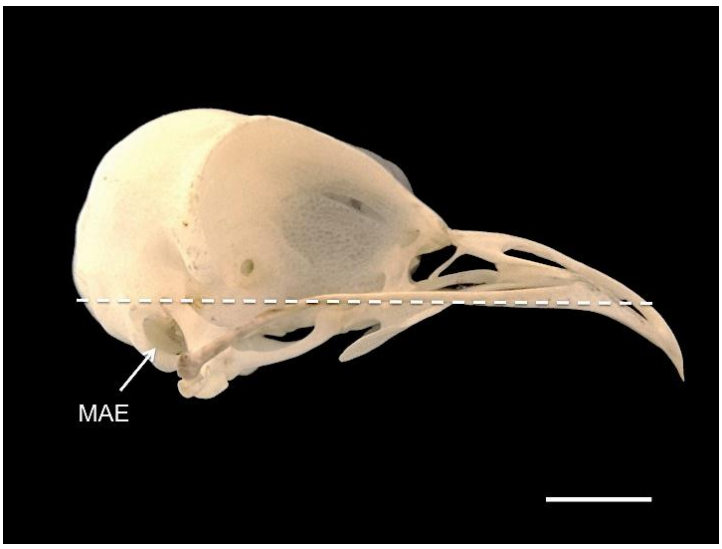
(1) curto

Antrostomus carolinensis USNM562556

O processo pós-orbital é bastante curto nas famílias Caprimulgidae, Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae, enquanto que nas demais famílias é longo. Em Nyctibiidae, aquele processo apresenta uma típica configuração, larga e achatada no eixo antero-posterior (mais detalhes no capítulo 2).

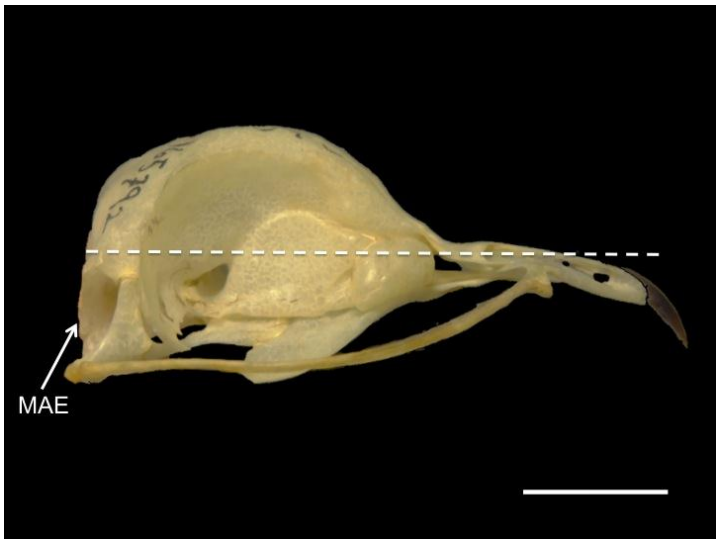
15. Região esquamosal; meato acústico externo (*Meatus acusticus externus*); altura da margem dorsal do meato no crânio, com relação às regiões orbital e maxilar (IC = 1)

(0) baixo



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) alto



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

O meato acústico externo é formado por diferentes regiões ósseas da porção caudolateral do crânio, particularmente da ala parasfenóide, processo paroccipital e crista timpânica do osso quadrado. Entre os Caprimulgiformes e Apodiformes, as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresentam o meato, particularmente a sua margem dorsal, posicionado mais dorsalmente no crânio, enquanto que as demais famílias apresentam o meato mais ventralmente.

16. Região esquamosal; meato acústico externo; inclinação de sua margem caudal em relação ao eixo transversal sagital do crânio (IC = 0,5)

(0) em ângulo oblíquo

Cypseloides phelpsi USNM622775

(0) paralelo

Antrostomus carolinensis USNM562556

Em vista caudal do crânio, a margem caudal do meato acústico externo - e margem lateral do processo paroccipital - apresenta duas condições distintas quanto a seu ângulo de inclinação com relação ao eixo longitudinal sagital do crânio. Na maioria das famílias, aquela região é posicionada em ângulo oblíquo ao eixo longitudinal sagital do crânio, enquanto que em Caprimulgidae e Nyctibiidae é posicionada verticalmente, paralela ao eixo longitudinal sagital do crânio.

17. Região esquamosal; meato acústico externo; presença de uma incisura medial na margem caudal do meato, em vista caudal do crânio (IC = 1)

(0) ausente

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) presente

Nyctidromus albicollis USNM562198

Em aspecto caudal do crânio, a margem lateral do processo paroccipital apresenta em Nyctibiidae e Caprimulgidae[2] uma incisura medial característica, ausente nas demais famílias.

18. Região paraesfenóide (*Os parasphenoidale*); largura (IC = 0,33)

(0) larga

Chordeiles nacunda USNM614647

(0) estreita

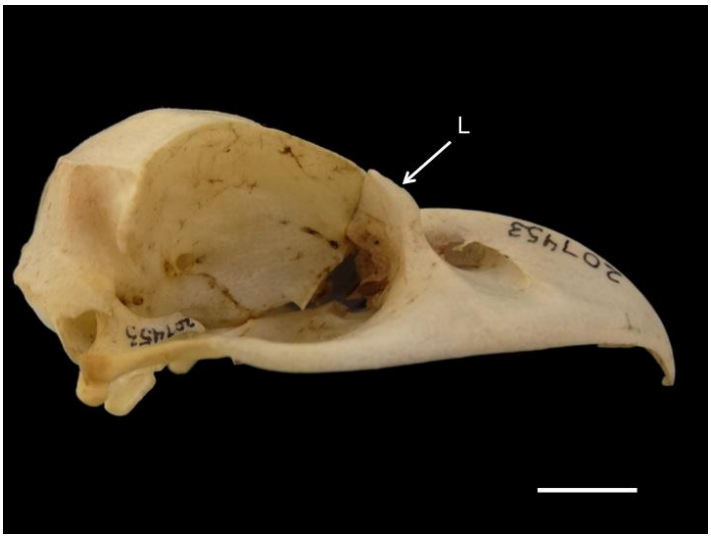
Aegotheles crinifrons USNM560816

[2] Essa condição varia entre os representantes da família Caprimulgidae, visto que essa incisura está ausente em algumas espécies (ver capítulo 3)

A região parasfenóide varia de forma importante entre os Caprimulgiformes e Apodiformes. Em Podargidae, Aegothelidae, Hemiprocnidae e Apodidae, aquela região é estreita, enquanto que em Caprimulgidae[3], Nyctibiidae e Steatornithidae é bastante larga.

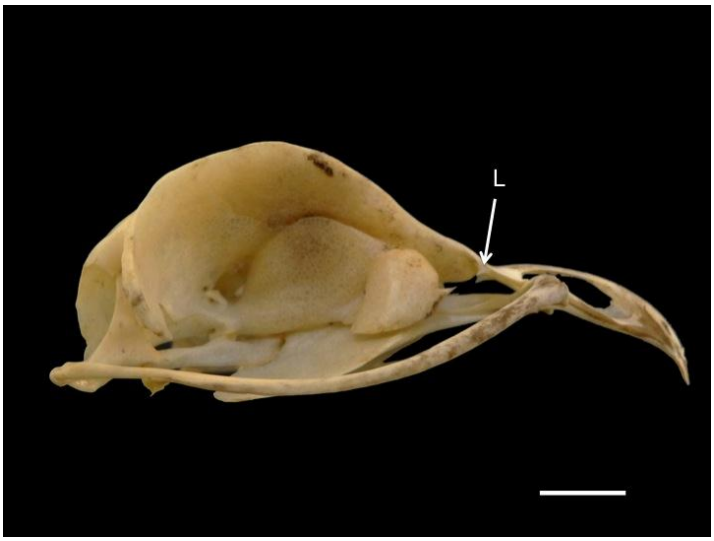
19. Osso lacrimal (*Os lacrimale*); tamanho (IC = 0,33)

(0) grande



Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) reduzido ou vestigial



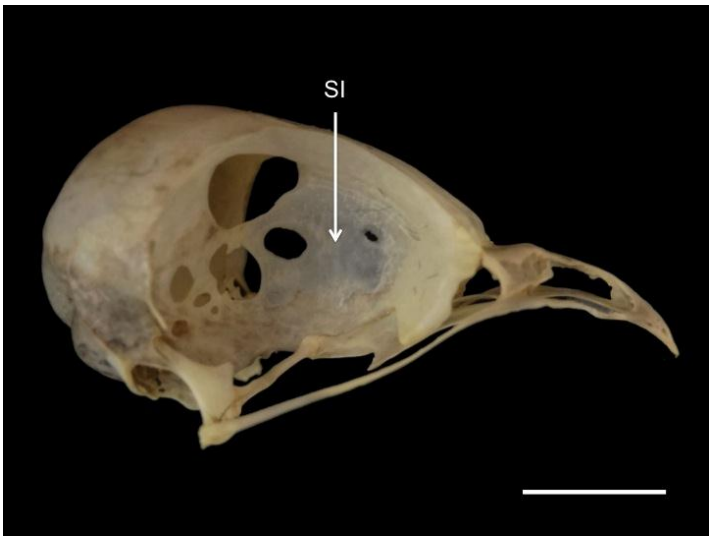
Nyctibius grandis USNM623085

[3] Em Caprimulgidae a região parasfenóide é larga em todas as espécies, exceto em *Uropsalis* (ver capítulo 3)

O osso lacrimal é bastante desenvolvido em Podargidae e Caprimulgidae, embora apresente distintas conformações e posicionamento entre aquelas famílias. Nos demais grupos, o osso lacrimal é bastante reduzido e inconspícuo (ver mais detalhes desse osso em Nyctibiidae e Caprimulgidae nos capítulos 2 e 3, respectivamente).

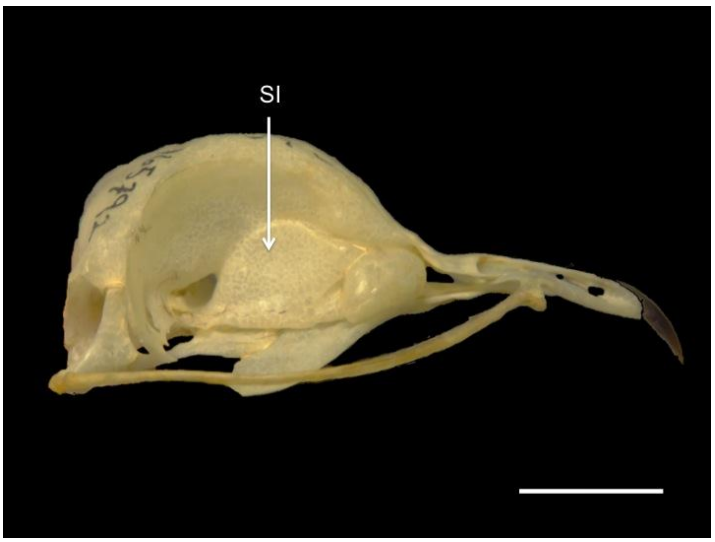
20. *Orbita*; septo interorbital (*septum interorbitale*) (IC = 1)

(0) estreito ou com fenestras



Streptoprocne zonaris USNM614120

(1) largo/espesso



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

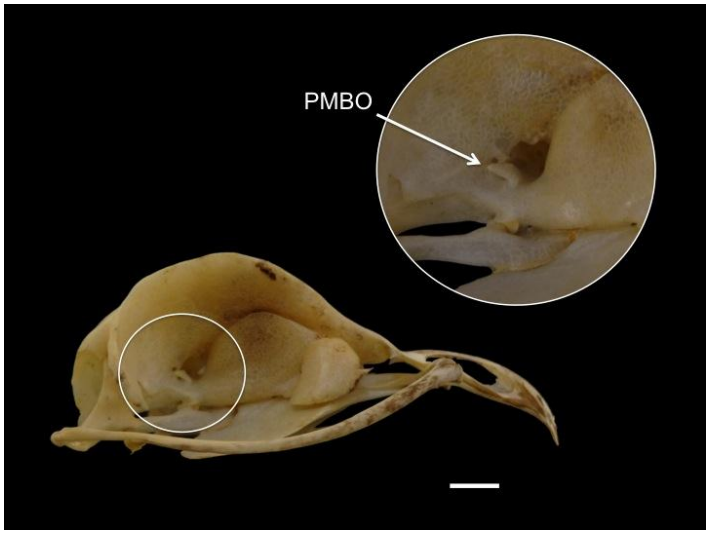
O septo interorbital apresenta duas configurações distintas nos grupos estudados quanto à sua espessura. Na maioria das famílias o septo é estreito, apresentando inclusive fenestras nos Apodiformes. Em Nyctibiidae e Caprimulgidae o septo apresenta um peculiar espessamento, bastante distinto dos demais grupos.

21. Órbita; septo interorbital; processo do músculo bulbo ocular (*Processus musculi bulbi oculi*) (IC = 1)

(0) ausente

Aegotheles crinifrons USNM560816

(0) presente



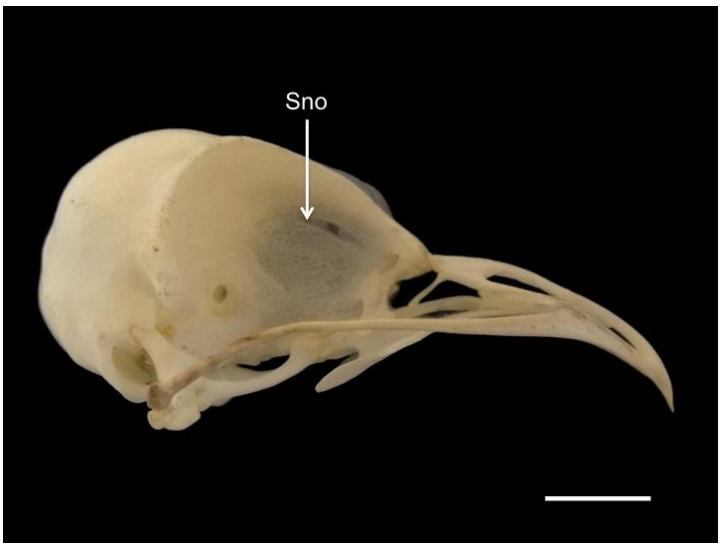
Nyctibius grandis USNM623085

Além do espessamento característico do septo interorbital, as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresentam uma distinta projeção naquela região do

crânio, caudalmente ao forame magno. Aquele processo é local de origem aos *musculi bulbi oculi*, um complexo de seis músculos que se inserem na esclera e contribuem à movimentação do globo ocular (Baumel & Witmer 1993). A presença desse processo naquelas famílias é mencionado também por Mayr (2002, 2010) e Livezey & Zusi (2006).

22. Órbita; septo interorbital; sulco dos nervos olfatórios (*Sulcus nervi olfactorii*) (IC = 1)

(0) curto



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) longo

Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

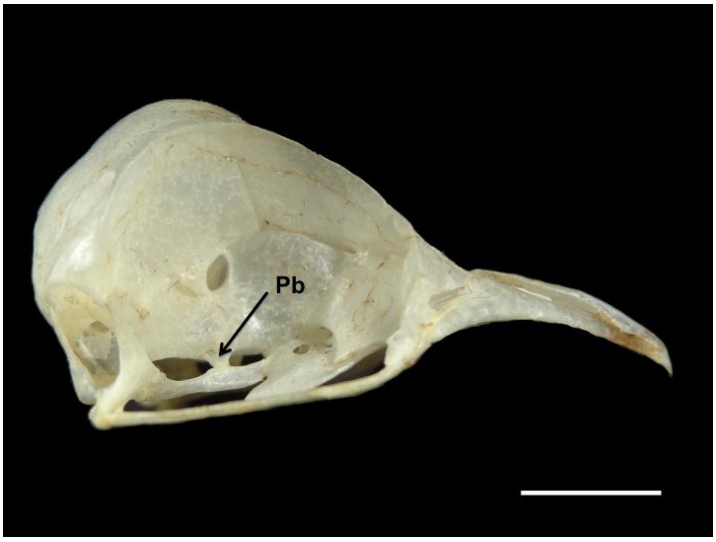
O sulco dos nervos olfatórios, o qual também é local de passagem da artéria etmóide (Baumel & Witmer 1993), se posiciona longitudinalmente no septo interorbital. Na maioria das famílias estudadas esse sulco não é muito profundo e conspícuo, e está restrito à região anterior da órbita, enquanto que em Nyctibiidae e Caprimulgidae o sulco é bastante conspícuo desde o forame óptico até a região anterior da órbita.

23. Órbita; septo interorbital; processo basipterigóide (*Processus basipterigoidei*) (IC = 1)

(0) ausente

Streptoprocne zonaris USNM614120

(1) presente

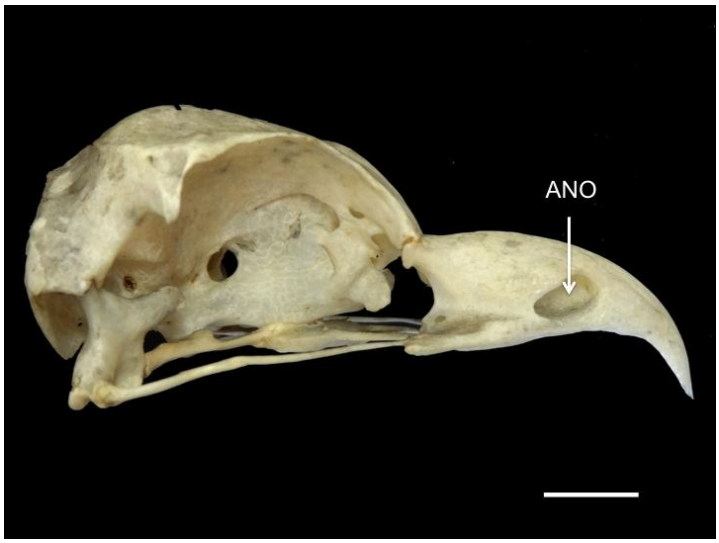


Chordeiles acutipennis USNM632513

Na região ventral do septo interorbital, as famílias Caprimulgiformes apresentam um distinto processo basipterigóide (pb), local de articulação do osso pterigóide com a base do crânio, com exceção de Aegothelidae. Aquela família não apresenta tal processo, a exemplo das famílias da ordem Apodiformes.

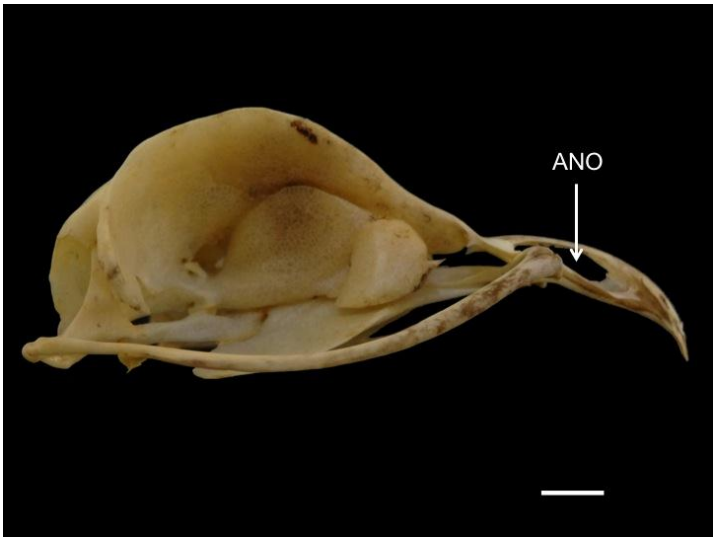
24. *Ossa Faciei*; Maxila (*Os maxillare, premaxillare et nasale*); abertura nasal (IC = 1)

(0) ossificada



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) não ossificada



Nyctibius grandis USNM615095

A abertura nasal (ANO) apresenta diferentes configurações nos grupos estudados, sendo totalmente ossificada em Podargidae e Steatornithidae, enquanto que em Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae é aberta, não ossificada. Essa segunda condição é apresentada também pelas famílias Apodidae, Hemiprocnidae e Trochilidae.

25. Maxila; comprimento (IC = 1)

(0) longa

Batrachostomus auritus USNM430279

(1) curta

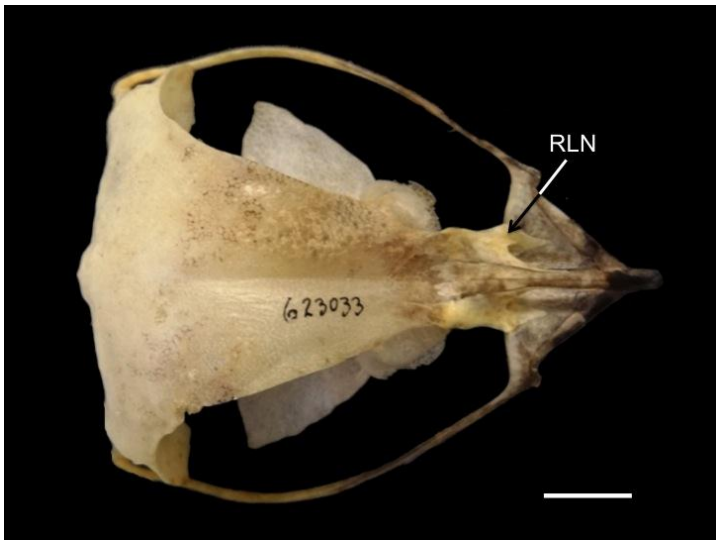
Nyctibius griseus USNM623033

O comprimento da maxila varia entre as famílias de Caprimulgiformes e Apodiformes, sendo relativamente longa em Podargidae, Steatornithidae e Trochilidae,

e curta em Nyctibiidae, Caprimulgidae, Apodidae e Hemiprocnidae de forma bastante característica.

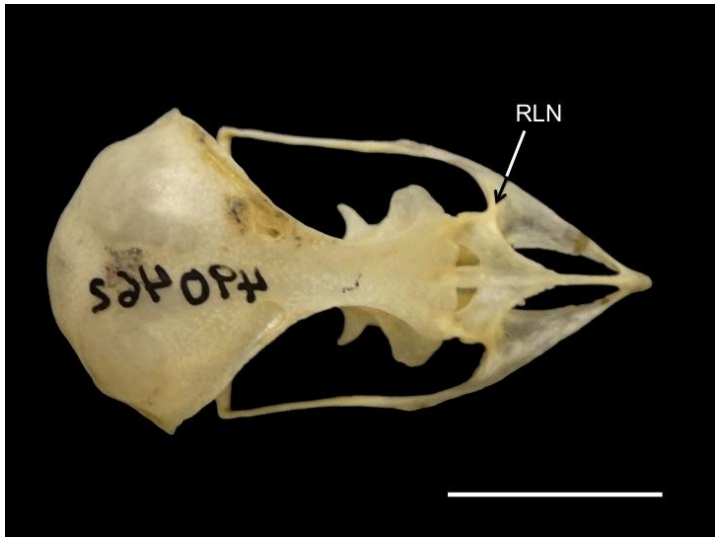
26. Maxila; osso nasal (*os nasale*); direcionamento do ramo lateral (*processus maxillaris*) (IC = 1)

(0) reto



Nyctibius griseus USNM623033

(1) lateralmente



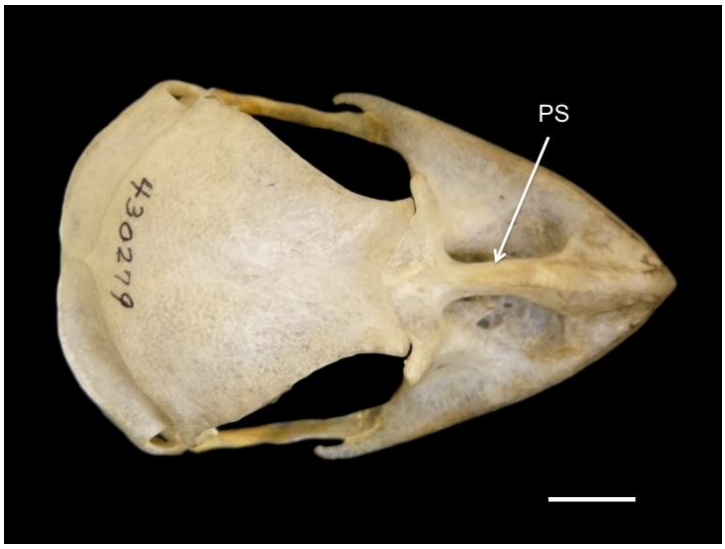
Apus pallidus USNM490462

O osso nasal apresenta dois ramos rostralmente, os processos maxilares e premaxilares. O processo maxilar, ou ramo lateral do nasal (RLN), é direcionado rostralmente em Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae, contribuindo à

configuração da região caudal da narina. Nos Apodiformes, o ramo maxilar do nasal é direcionado lateralmente, em ângulo reto com relação ao ramo premaxilar do nasal.

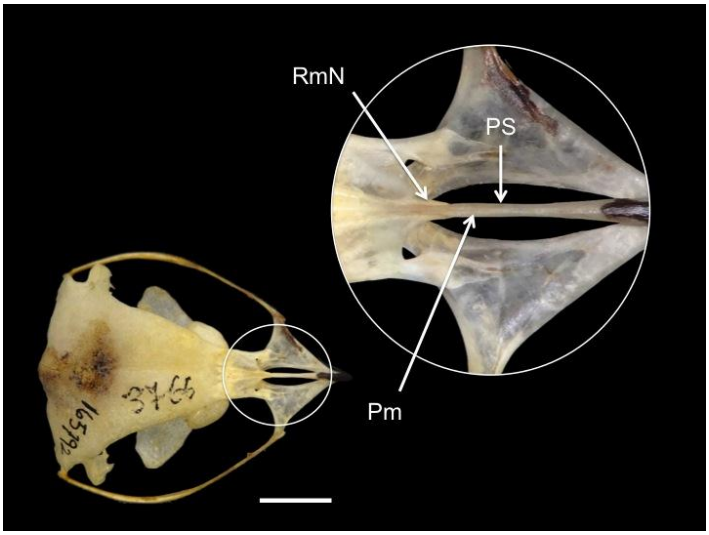
27. Maxila; *pila supranasalis*; ossos premaxilar (*Os premaxillare*) e nasal (*Os nasale*) (IC = 1)

(0) fundidos



Batrachostomus auritus USNM430279

(1) articulados



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

A pila supranasal (PS), localizada dorsalmente à abertura nasal, se configura de forma assaz similar nas famílias Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae, bem como nas famílias Apodiformes. Naqueles grupos, a pila supranasal é constituída em sua

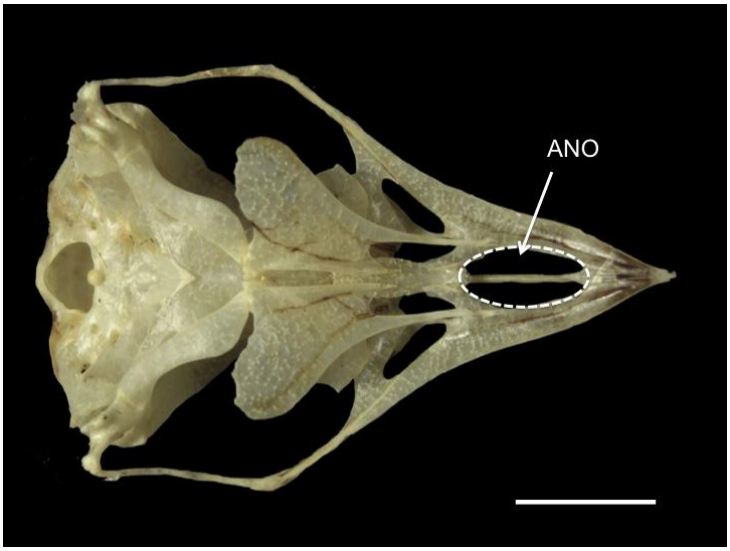
porção mais caudal, lateralmente, pelos ramos premaxilares dos ossos nasais (RmN), e principalmente pelos ossos premaxilares (Pm). As famílias Podargidae e Steatornithidae apresentam uma configuração bastante distinta e de difícil comparação.

28. Maxila; abertura nasal óssea, aspecto ventral; formato (IC = 1)

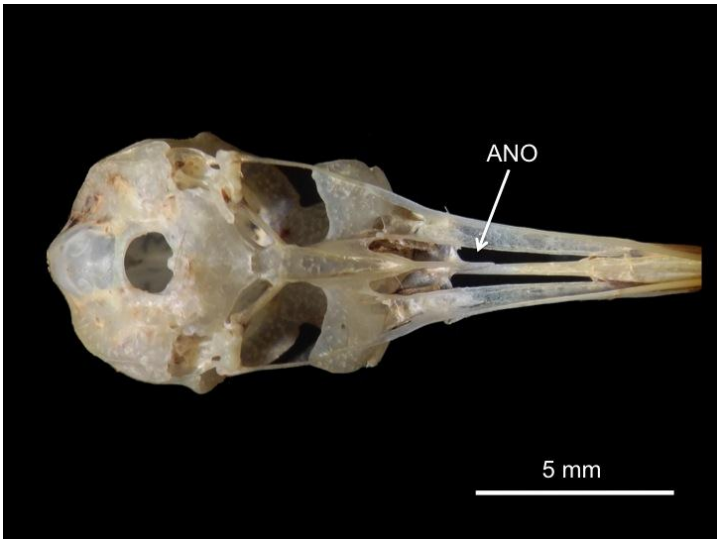
(0) fechada

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) ovalada/alongada



Nyctidromus anthonyi LSUMNS75600

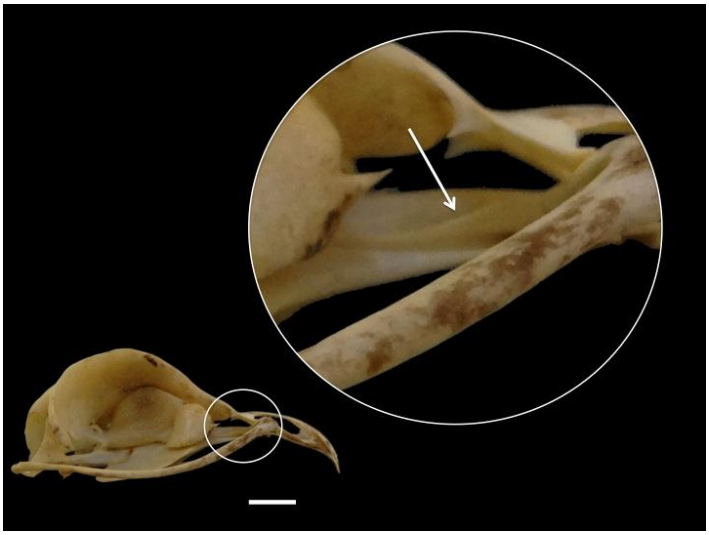


Glaucis hirsuta USNM621396

A abertura nasal óssea em vista ventral é bastante peculiar nas famílias Nyctibiidae[4], Caprimulgidae[5], Aegothelidae, Apodidae, Hemiprocnidae e Trochilidae, em forma aberta e ovalada. Em Trochilidae, a abertura nasal é bastante alongada devido ao comprimento característico do bico naquela família.

29. Maxila; processo maxilopalatino (*Processus maxillopalatinus*) (IC = 0,5)

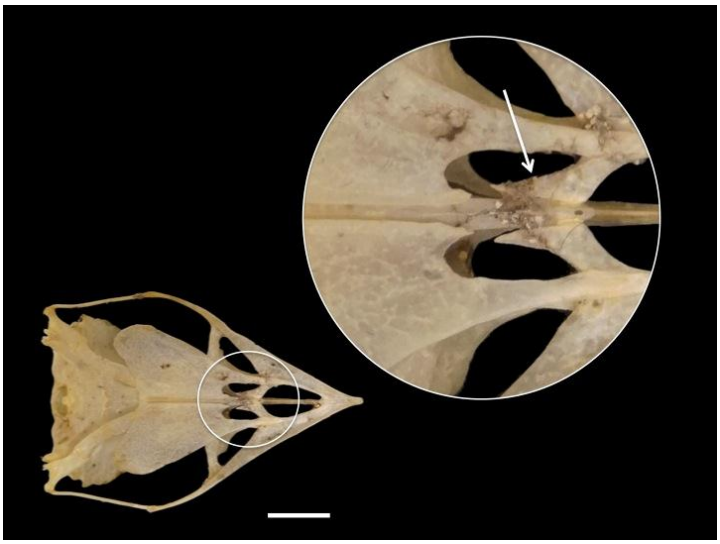
(0) longo



Nyctibius griseus USNM623033

[4] Esse caráter apresenta variações dentro dessa família (mais detalhes no capítulo 2)
[5] Esse caráter apresenta variações dentro dessa família (mais detalhes no capítulo 3)

(1) curto

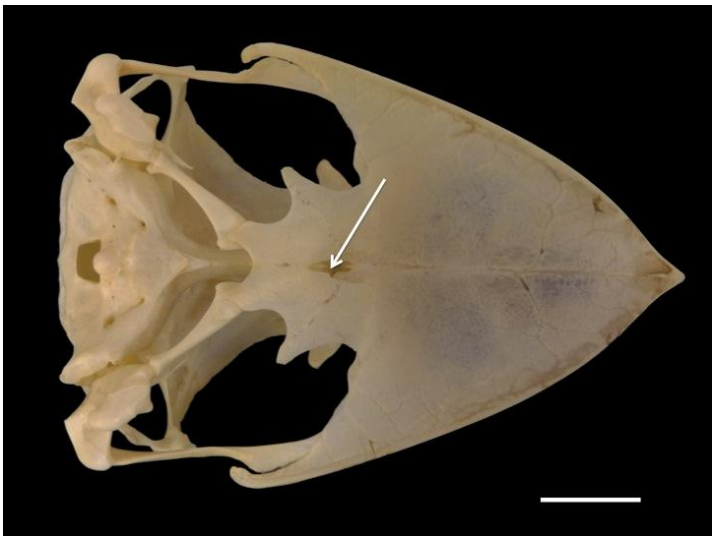


Lyncornis macrotis USNM431311

O processo maxilopalatino apresenta comprimento distinto nas famílias nas quais essa estrutura pode ser distinguida (Nyctibiidae, Caprimulgidae, Aegothelidae e Apodiformes), sendo longo em Nyctibiidae e Trochilidae e curto nas demais. Variações observadas nessa importante estrutura na família Capimulgidae é apresentada em detalhes no capítulo 3.

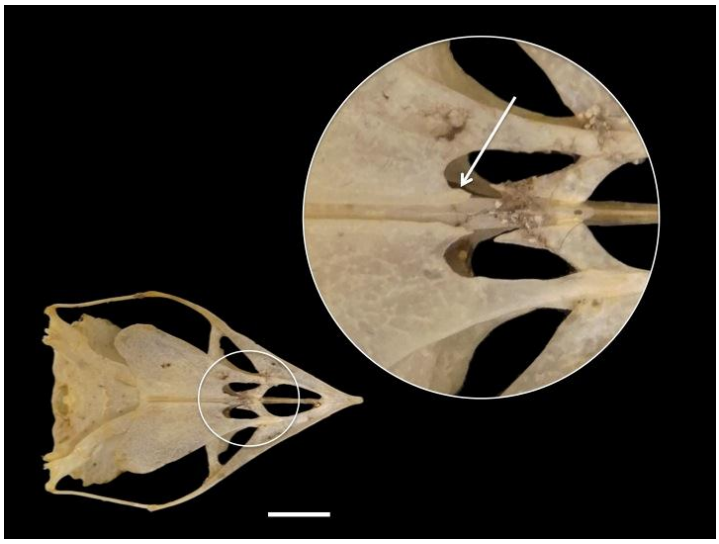
30. Osso palatino (*Os palatinum*); presença de um processo rostral (*Processus rostralis*) (IC = 0,5)

(0) ausente



Podargus papuensis USNM614956

(1) presente

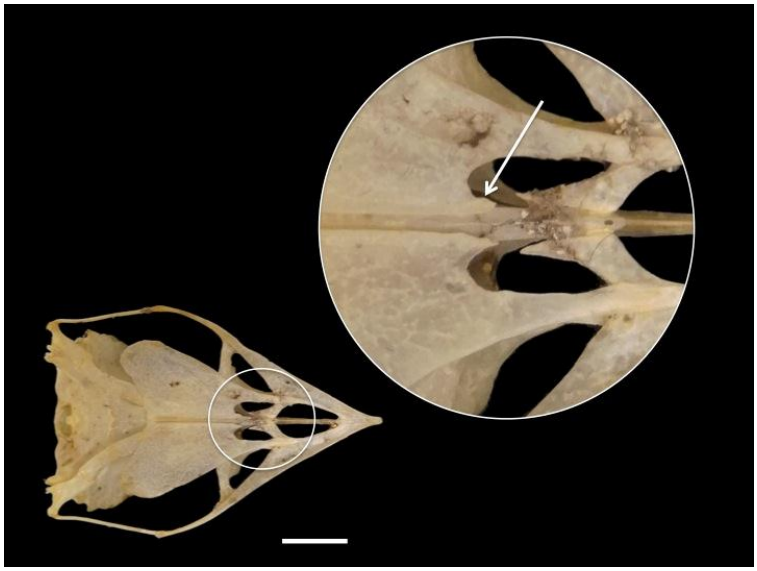


Lyncornis macrotis USNM431311

Os ossos palatinos apresentam uma configuração similar em alguns Caprimulgiformes (Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae) e Apodiformes. Naqueles grupos, nota-se a presença (exceto em Nyctibiidae) de um distinto processo rostral, localizado medialmente naquele osso. Em Podargidae e Steatornithidae essa estrutura como observada nas demais famílias é também ausente.

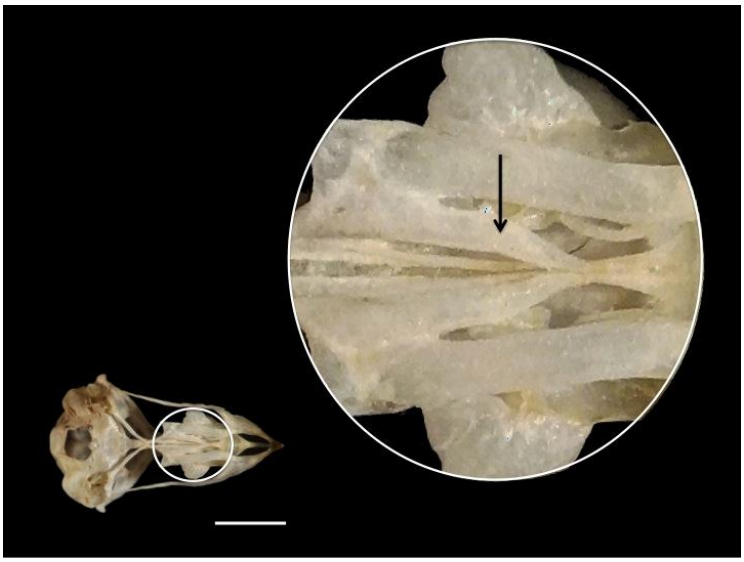
31. Osso palatino; comprimento do processo rostral (IC = 1)

(0) curto



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) longo



Collocalia spodiopygia USNM561585

Os processos rostrais do palatino, referidos no caráter anterior, são bastante longos nos Apodiformes em relação aos Caprimulgiformes.

32. Osso palatino; incisura lateralmente ao processo rostral (IC = 1)

(0) curta

Chordeiles nacunda USNM614647

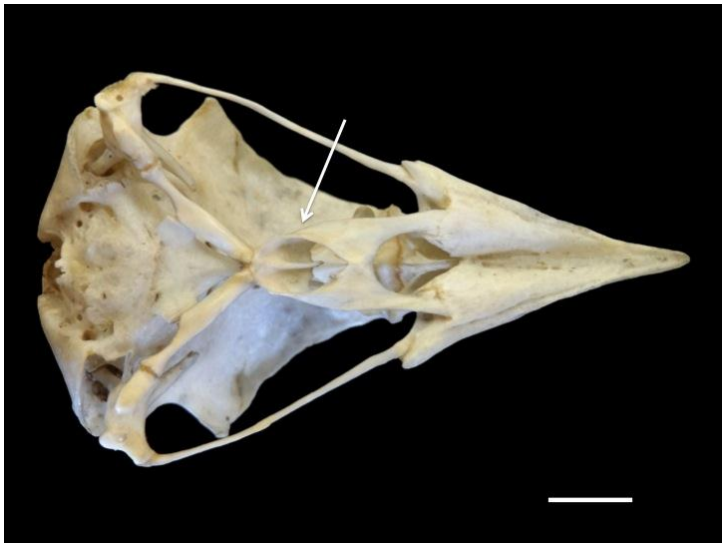
(1) profunda

Aegotheles crinifrons USNM560816

A incisura que nota-se medialmente ao processo rostral do palatino (seta) é bastante curta em Caprimulgidae, distintamente da família Aegothelidae e dos Apodiformes nas quais a incisura é bastante profunda. Nyctibiidae não apresenta o processo rostral e, consequentemente, a referida incisura.

33. Osso palatino; ângulo caudolateral (*Angulus caudolateralis*); expansão lateral (IC = 1)

(0) ausente



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) presente

Aegotheles crinifrons USNM560816

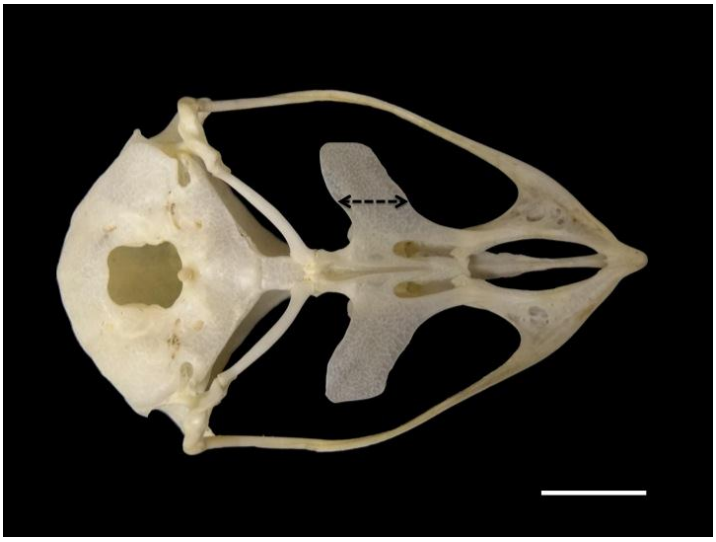
(2) presente e mais expandido que 1

Nyctibius grandis USNM623085

A conformação do ângulo lateral do palatino varia de forma importante entre os Caprimulgiformes e Apodiformes. As famílias Aegothelidae, Caprimulgidae e Nyctibiidae apresentam aquela região bastante expandida lateralmente, de forma mais pronunciada nas duas últimas famílias.

34. Osso palatino; ângulo caudolateral (*Angulus caudolateralis*); largura (IC = 1)

(0) estreita



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) larga

Nyctibius griseus USNM623033

Entre as famílias Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, que apresentam a expansão lateral do palatino, as duas ultimas famílias apresentam o angulo caudolateral bastante largo.

35. Osso palatino; parte lateral (*pars lateralis*); processo pterigóide (*Processus pterygoideus*) (IC = 0,5)

(0) presente

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) ausente

Nyctibius grandis USNM623085

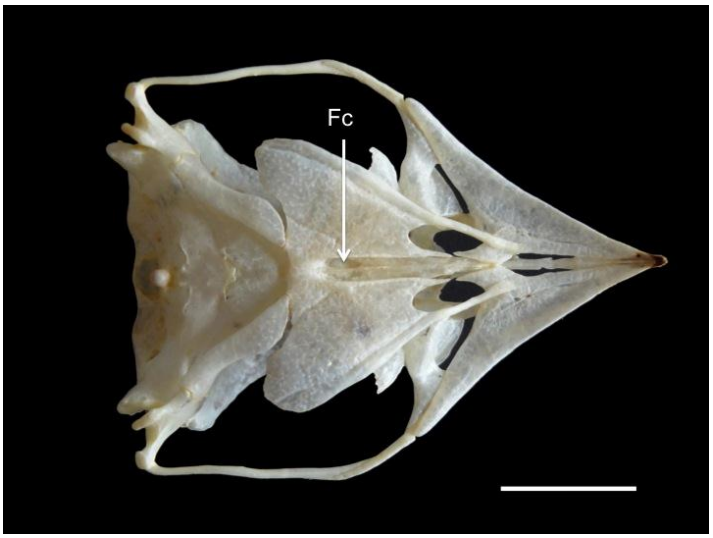
Entre os Caprimulgiformes e Apodiformes, as famílias Podargidae e Aegothelidae, bem como em todas da ordem Apodiformes, apresentam um processo pterigóide na margem caudal do osso palatino.

36. Osso palatino; parte coanal (*pars choanalis*); fossa coanal (*fossa choanalis*) (IC = 1)

(0) indistinguível

Podargus papuensis USNM614956

(1) bem delimitada



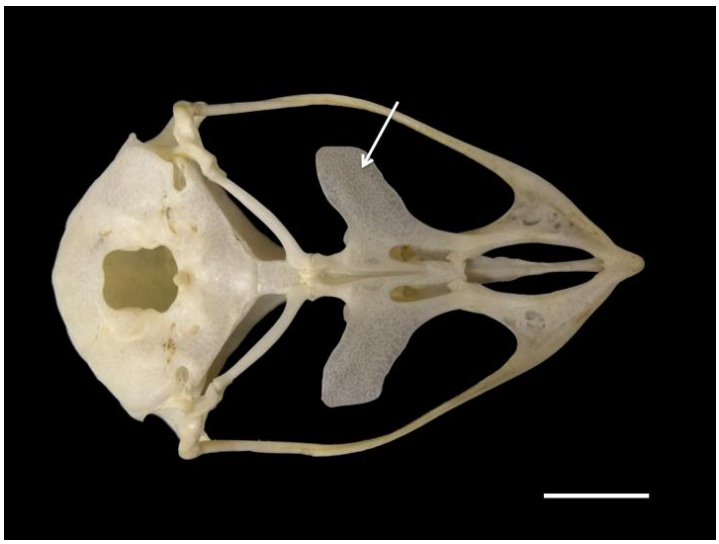
Chordeiles nacunda USNM614647

A fossa coanal (Fc) é uma rasa depressão que participa da formação da câmara que conecta a cavidade nasal com a orofaringe (Baumel & Witmer 1993). Está localizada medialmente nos ossos palatinos, delimitada pelas cristas mediais da parte coanal daqueles ossos. Na maioria das famílias Caprimulgiformes (Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae) e na ordem Apodiformes, observa-se uma condição bastante similar na configuração da fossa coanal, em formato estreito e alongado

medialmente nos ossos palatinos. Aquela região é bastante modificada e distinta em Steatornithidae e Podargidae.

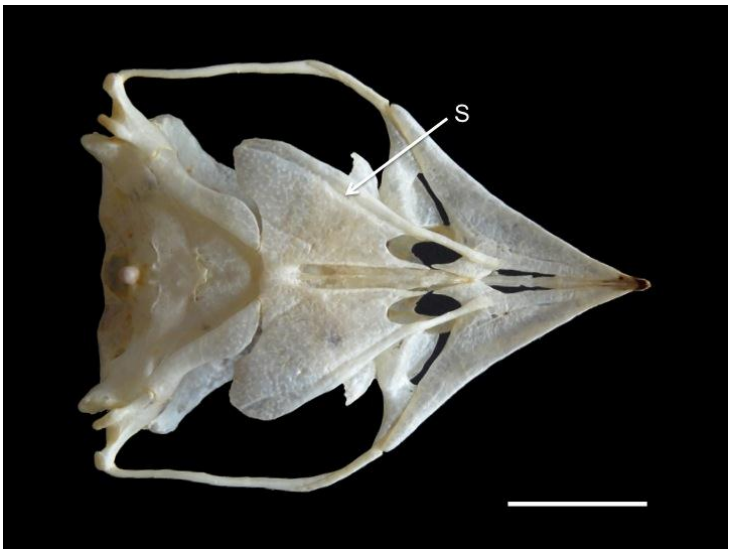
37. Osso palatino; parte lateral; presença de um sulco de vaso sanguíneo (IC = 1)

(0) ausente



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) presente

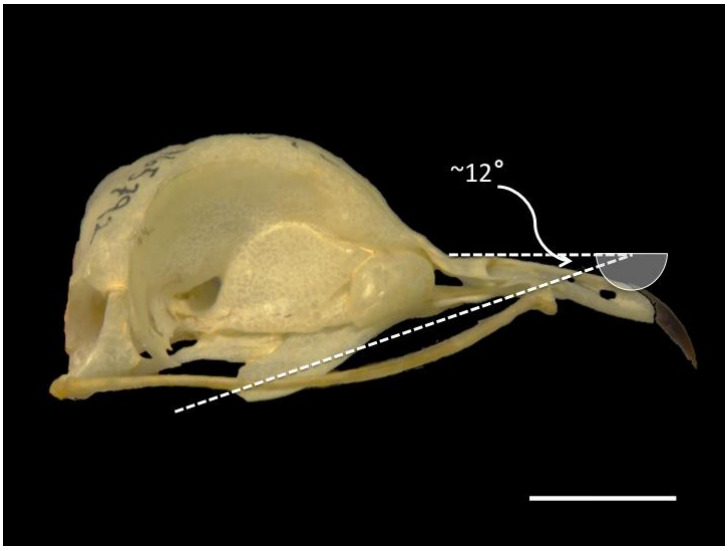


Chordeiles nacunda USNM614647

Os ossos palatinos na famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresentam um conspícuo sulco em sua face ventral. Na primeira família, aquele sulco fica mais medialmente no osso, enquanto que em Caprimulgidae margeia toda a extensão lateral do osso palatino. Esses sulcos são impressões de vasos sanguíneos que podem ser visualizados nitidamente no palato das aves em vida com o bico aberto.

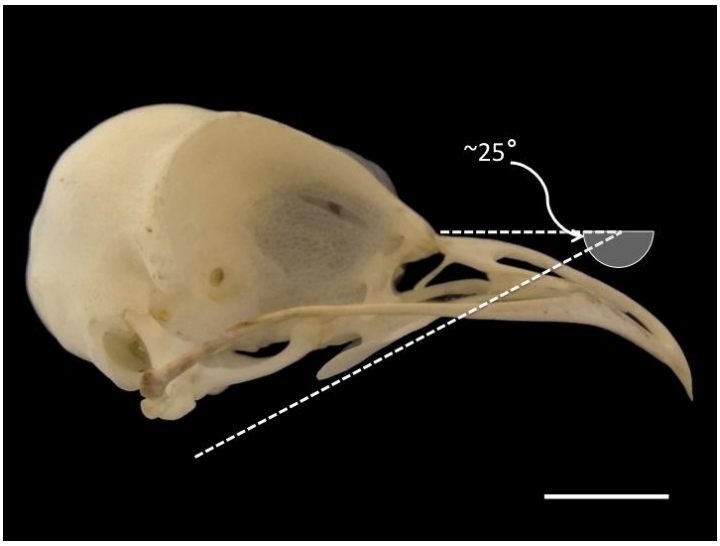
38. Ossos palatino e pterigóide (*Os palatinum et pterygoidei*); em aspecto lateral do crânio, ângulo de inclinação do conjunto palatino + pterigóide em relação à maxila (IC = 1)

(0) ângulo fechado (entre 10 e 15 graus)

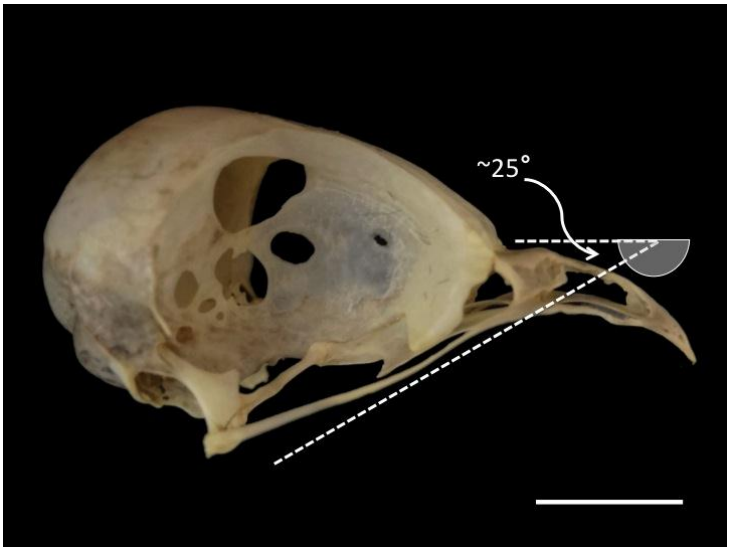


Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

(0) ângulo aberto (*ca*. 25 graus)



Aegotheles crinifrons USNM560816

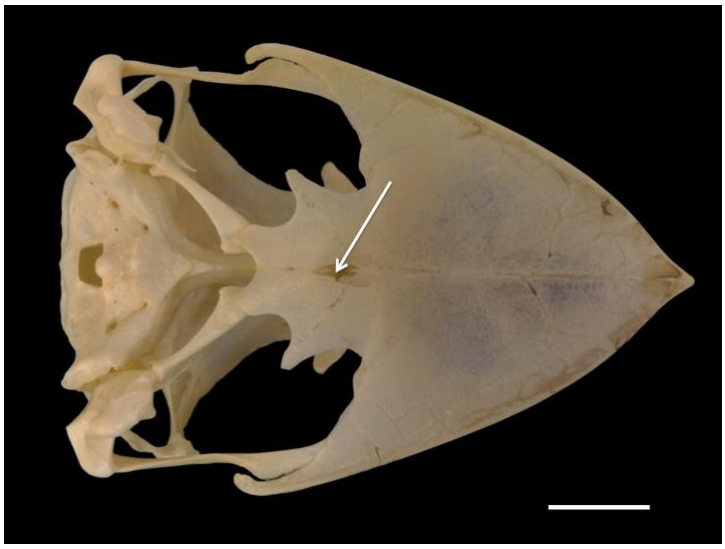


Streptoprocne zonaris USNM614120

Em vista lateral do crânio das espécies analisadas observou-se duas distintas configurações quanto ao formato geral do crânio, particularmente quanto à orientação e inclicação da parte ventral do crânio. Nos Caprimulgiformes, excetuando-se os aegotelídeos, os ossos pterigóides e palatinos apresentam um ângulo mais fechado em relação ao eixo longitudinal do crânio, comparativamente aos Apodiformes, nos quais o ângulo de inclinação do complexo pterigóide-palatino é mais aberto. A família Aegothelidae, conforme mencionado acima, apresenta uma condição assaz similar às famílias apodiformes.

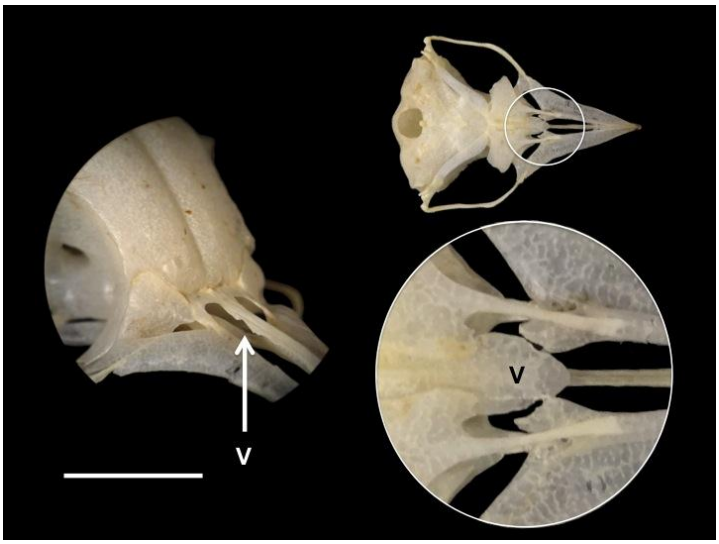
39. Osso vômer (*Os vomer*); afilado rostralmente (IC = 1)

(0) não



Podargus papuensis USNM614956

(1) sim



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

O osso vômer (V) apresenta diferentes conformações e configurações nas aves. Nos Caprimulgiformes, dois padrões são observados: em Podargidae e Steatornithidae, nos quais o osso vômer é indistinguível no palato; e em Nyctibiidae[6], Caprimulgidae e Aegothelidae, nas quais o vômer é afilado rostralmente. As famílias Apodiformes apresentam também essa condição na região rostral do vômer.

40. Arco jugal (*Os jugale et quadratojugale*); comprimento (IC = 0.5)

(0) curto

Batrachostomus auritus USNM430279

[6] A extremidade rostral do vômer em Nyctibiidae apresenta importantes variações (ver capítulo 2)

(1) longo

Nyctibius griseus USNM623033

O arco jugal é mais alongado nos caprimulgídeos, aegotelídeos e nictibiídeos, enquanto que nas demais famílias é relativamente mais curto

41. Arco jugal; presença de curvatura (IC = 0,5)

(0) reta

Batrachostomus auritus USNM430279

(1) curva

Nyctibius griseus USNM623033

Nas famílias Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae o arco jugal apresenta notável curvatura, sendo na ultima família restrita ao osso jugal. Nas demais famílias analisadas o arco jugal é reto.

42. Osso quadrado (*Os quadratum*); parte ventral; localização no crânio (IC = 1)

(0) mais externamente

Chordeiles nacunda USNM614647

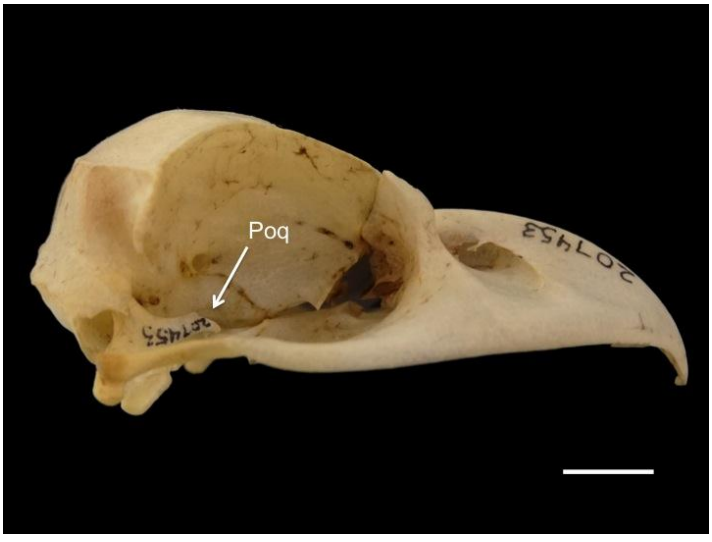
(1) mais internamente

Apus pallidus USNM490462

O osso quadrado nos Apodiformes apresenta sua parte ventral localizada mais medialmente no crânio, com relação tanto à região caudal como à região lateral do crânio.

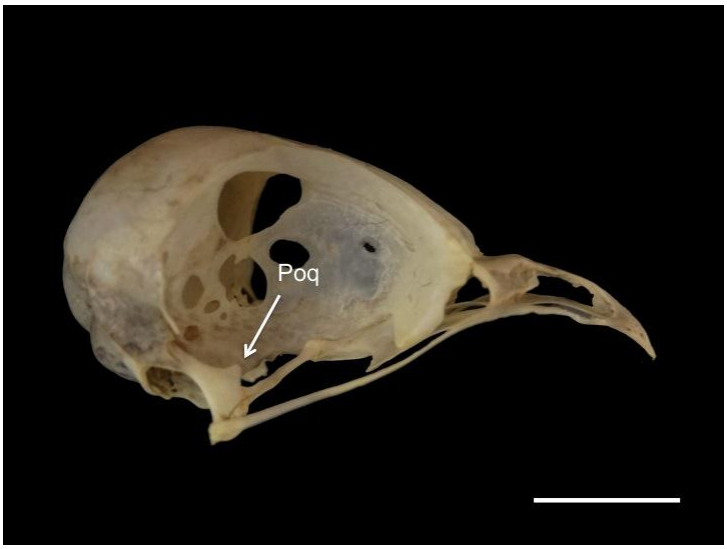
43. Osso quadrado (*Os quadratum*); processo orbital do quadrado (*processus orbitalis*) (IC = 1)

(0) desenvolvido/longo



Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) curto



Streptoprocne zonaris USNM614120

(2) ausente

Nyctibius grandis USNM623085

O processo orbital do quadrado (Poq) é bastante variável quanto ao seu tamanho entre as aves caprimulgiformes e apodiformes. As famílias Podargidae e Steatornithidae apresentam um bem desenvolvido processo orbital do quadrado, enquanto que Aegothelidae, Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae apresentam aquele processo bastante curto. Já nos nictibiídeos e caprimulgídeos o processo orbital do quadrado está totalmente ausente.

44. Osso quadrado; parte ventral; côndilo caudal (*condylus caudalis*) (IC = 1)

(0) desenvolvido/longo

Steatornis caripensis MCZ1401

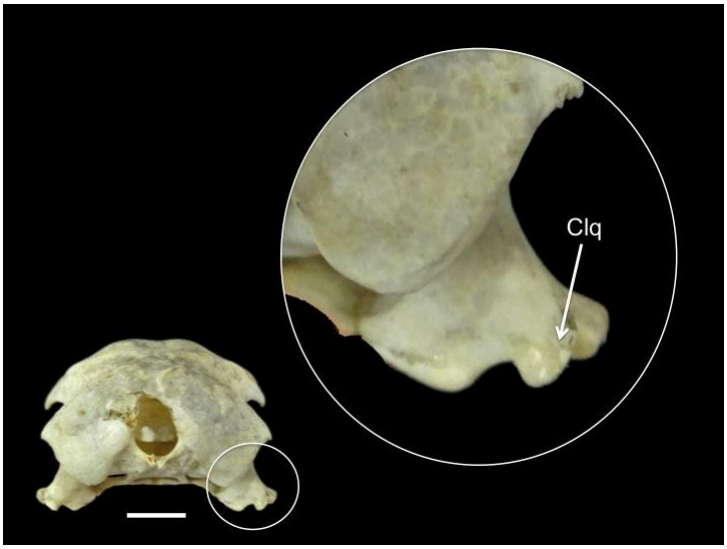
(0) curto

Nyctibius grandis USNM623085

Em aspecto ventral, o osso quadrado apresenta um curto processo caudal (Ccq) na maioria dos Caprimulgiformes e em todos Apodiformes, sendo mais alongado somente em Podargidae e Steatornithidae.

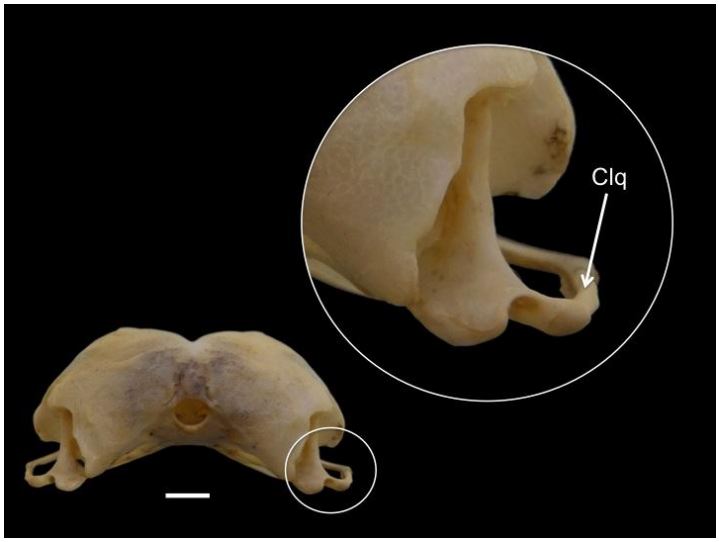
45. Osso quadrado; parte ventral; côndilo lateral (*condylus lateralis*) (IC = 1)

(0) curto



Steatornis caripensis MCZ1401

(0) desenvolvido/longo

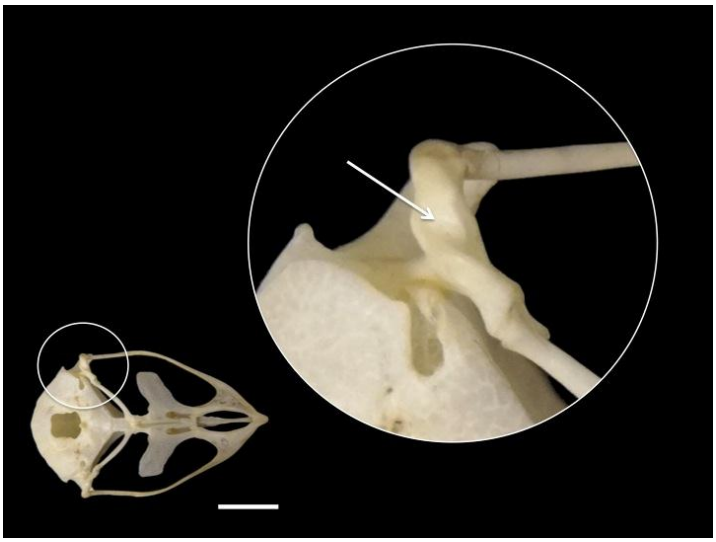


Nyctibius grandis USNM623085

Em Nyctibiidae e Caprimulgidae, o côndilo lateral do osso quadrado (Clq) é bastante expandido lateralmente, comparativamente aos demais grupos estudados.

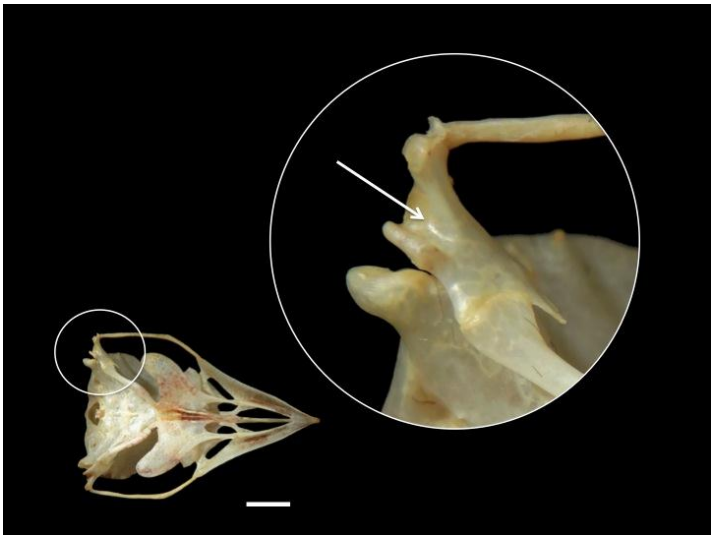
46. Osso quadrado; parte ventral; sulco intercondilar (*sulcus intercondilaris*) (IC =1)

(0) raso



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) profundo

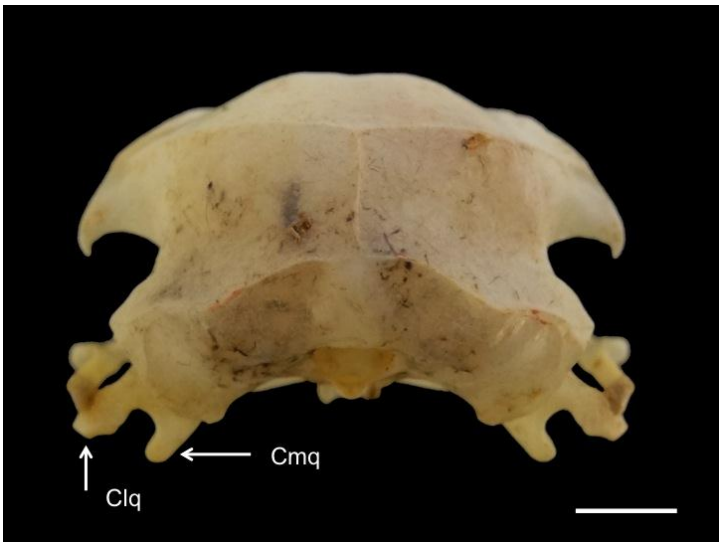


Caprimulgus batesi USNM622984

O sulco intercondilar apresenta similar conformação nos nictibiídeos e caprimulgídeos, sendo bastante profundo e estreito naquelas famílias, enquanto nas demais é mais raso.

47. Osso quadrado; em vista caudal, côndilo medial mais ventralmente que o lateral, ou ambos na mesma linha (IC = 1)

(0) mais ventralmente



Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) mesma linha

Nyctibius grandis USNM623085

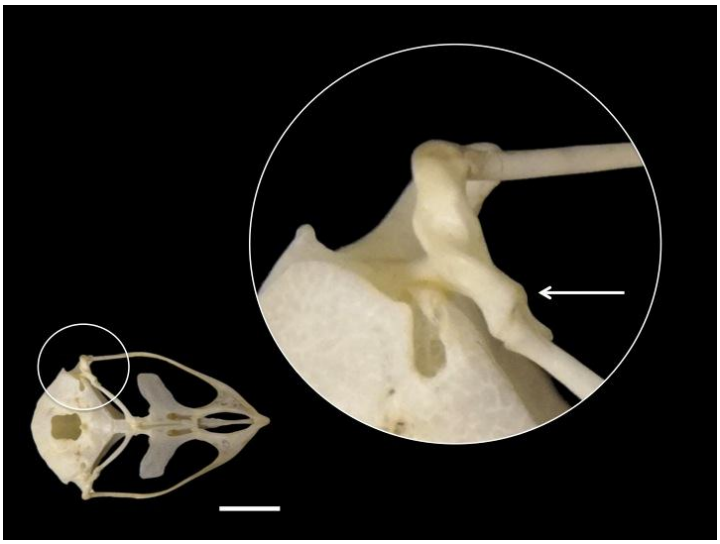
Todos os caprimulgiformes, apresentam os côndilos lateral (Clq) e medial (Cmq) do quadrado alinhados ventralmente, enquanto que os podargídeos apresentam o côndilo lateral mais dorsalmente posicionado em relação ao côndilo medial, a exemplo de muitos representantes do grupo externo (*e.g.* Coraciidae, Leptosomatidae).

48. Osso quadrado; parte ventral; côndilo medial (IC = 1)

(0) curto

Caprimulgus batesi USNM622984

(1) alongado

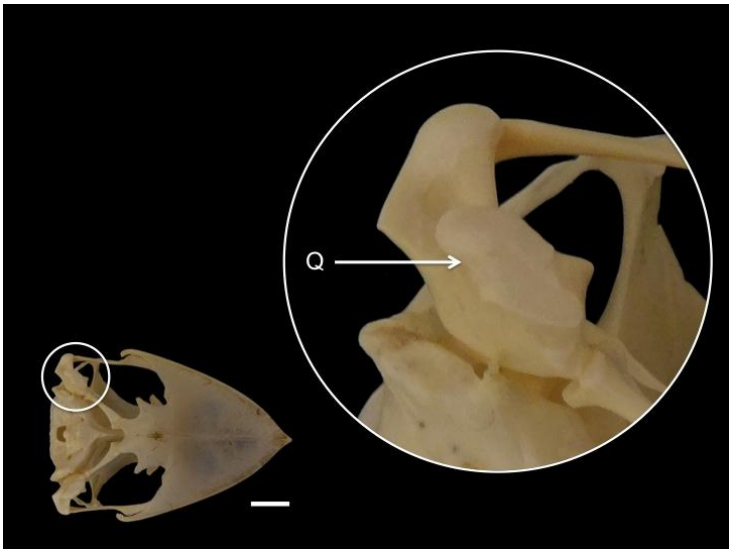


Aegotheles crinifrons USNM560816

A região ventral do osso quadrado apresenta uma similaridade notável entre as famílias Aegothelidae, Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae. Essa aparência peculiar é devida principalmente à configuração alongada do côndilo medial, que se projeta rostralmente próximo à região de articulação com o osso pterigoide.

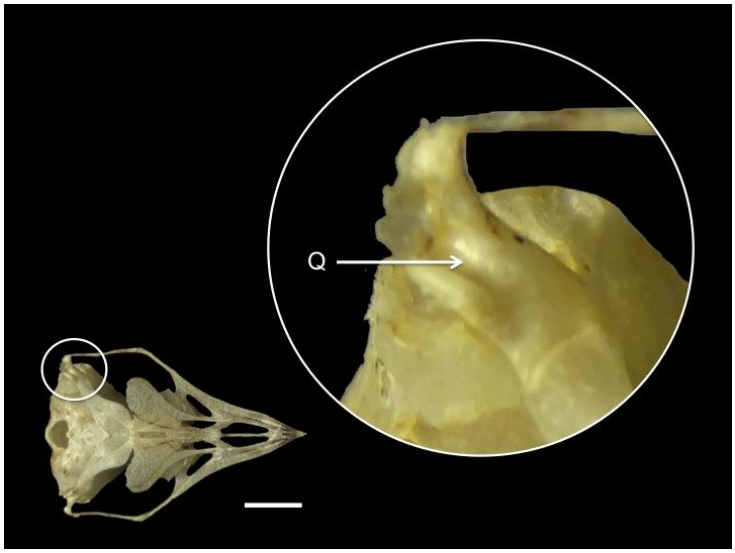
49. Osso quadrado; região ventral; formato (alongado ou não) (IC = 1)

(0) Não



Podargus papuensis USNM614956

(1) Sim

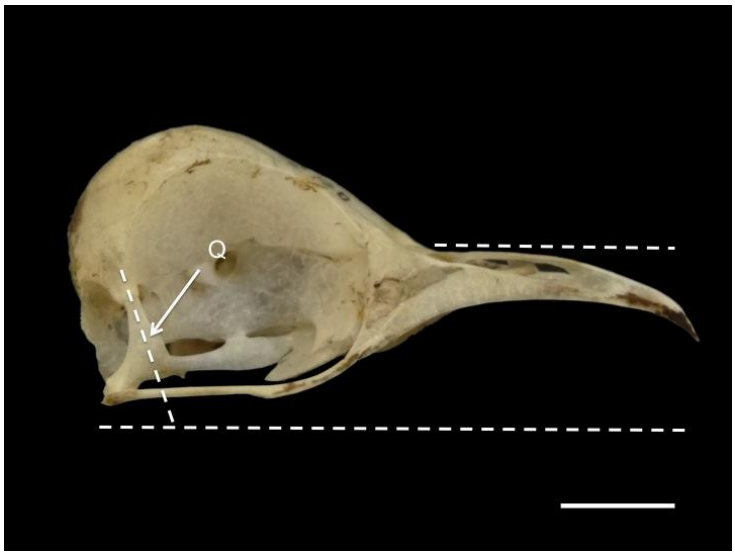


Nyctidromus anthonyi LSUMNS75600

O osso quadrado é notavelmente alongado, sob aspecto ventral, em Caprimulgidae, Nyctibidae, Aegothelidae e nos Apodiformes, de forma distinta de Steatornithidae e Podargidae.

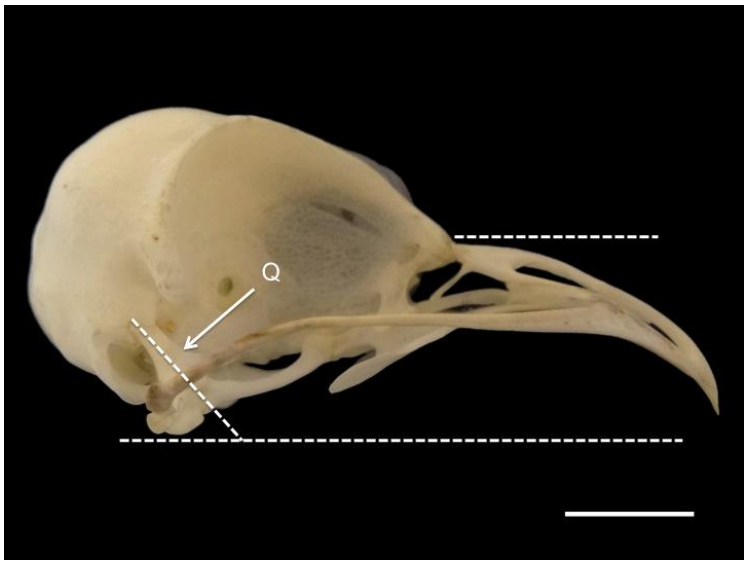
50. Osso quadrado; em vista lateral, ângulo de inclinação do quadrado em relação ao eixo longitudinal do crânio (IC = 1)

(0) reto ou pouco inclinado

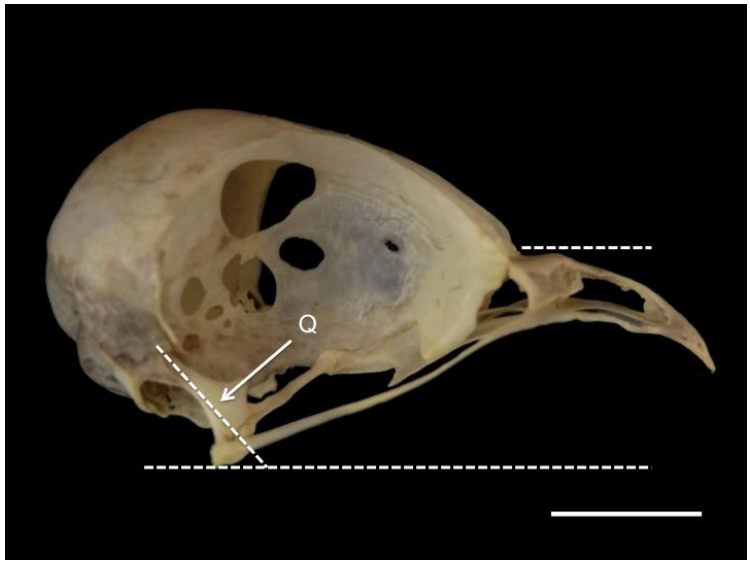


Nyctipolus nigrescens USNM621718

(1) bastante inclinado



Aegotheles crinifrons USNM560816

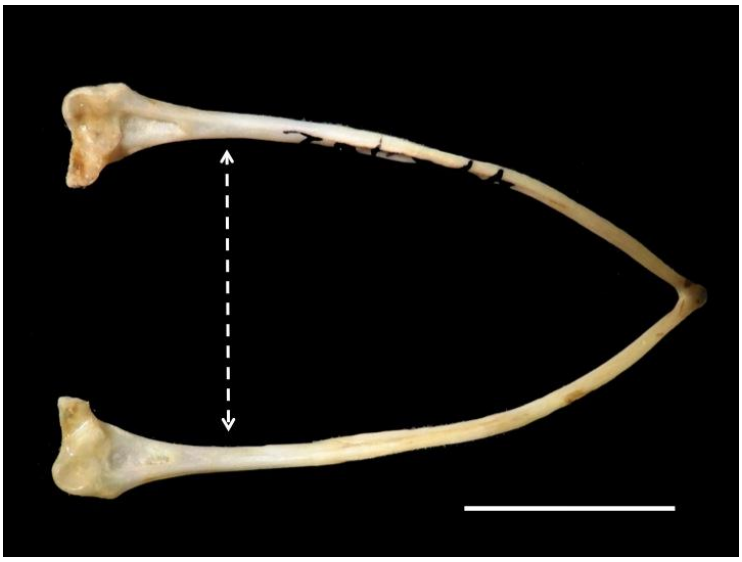


Streptoprocne zonaris USNM614120

Da mesma forma como mencionado acima, no caráter 38, com relação ao ângulo de inclinação do complexo pterigóide-palatino relativamente ao eixo longitudinal do crânio, observa-se um alto grau de inclinação do osso quadrado em relação ao mesmo eixo. Esse grau de inclinação é acentuado em Aegothelidae, Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae, enquanto que nos demais grupos estudados o ângulo é mais fechado.

51. *Ossa mandibulae* (mandíbula); separação entre os ramos mandibulares (IC = 1)

(0) separados entre si



Apus pallidus USNM490462

(1) mais separados que 1

Nyctibius grandis USNM623085

Os ramos mandibulares nas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae são bastante expandidas lateralmente e separadas entre si, comparadas às demais famílias.

52. Mandíbula; parte sinfisial (*Pars symphysialis*); rostro mandibular (*rostrum mandibulae*); comprimento (IC = 0,66)

(0) largo

Batrachostomus auritus USNM430279

(1) curto

Aegotheles crinifrons USNM560816

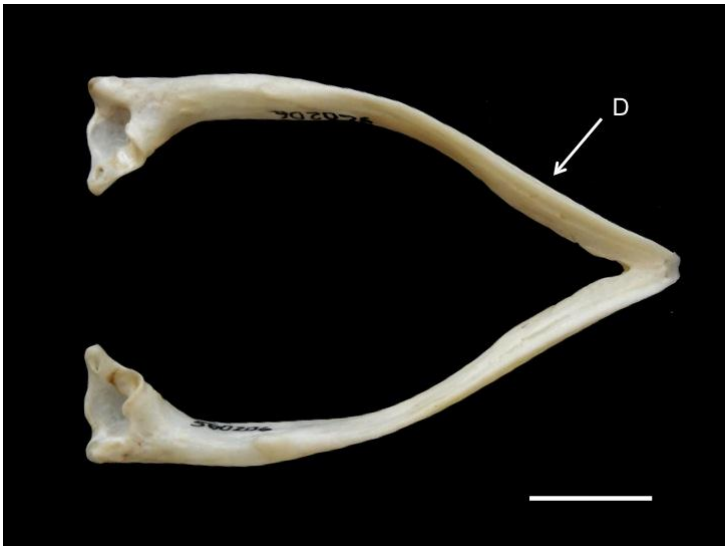
(2) bastante curto

Nyctibius grandis USNM623085

A mandíbula apresenta formas bastante distintas entre as aves Caprimulgiformes. Particularmente com relação ao rostro mandibular (Rm), seu comprimento é bastante variável, sendo largo em Podargidae, de comprimento intermediário a curto em Steatornithidae e Aegothelidae e extremamente curto em Caprimulgidae e Nyctibiidae, nas quais representa cerca de 3% do comprimento total da mandíbula. Nos apodiformes, o rostro mandibular é também curto, exceto em Trochilidae, cujos representantes apresentam aquela região mandibular alongada, conforme observado em toda a mandíbula.

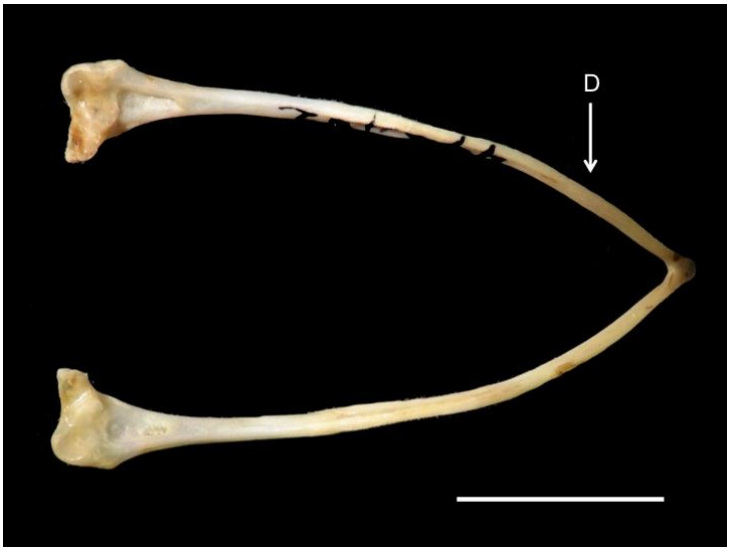
53. Mandíbula; parte sinfisial; osso dental (*Os dentale*); largura (IC = 1)

(0) médio



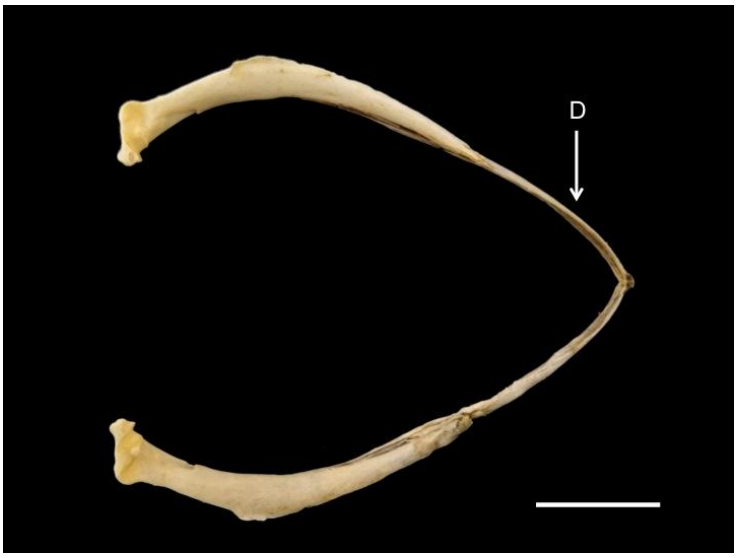
Steatornis caripensis USNM560206

(1) estreito



Apus pallidus USNM490462

(2) bastante estreito

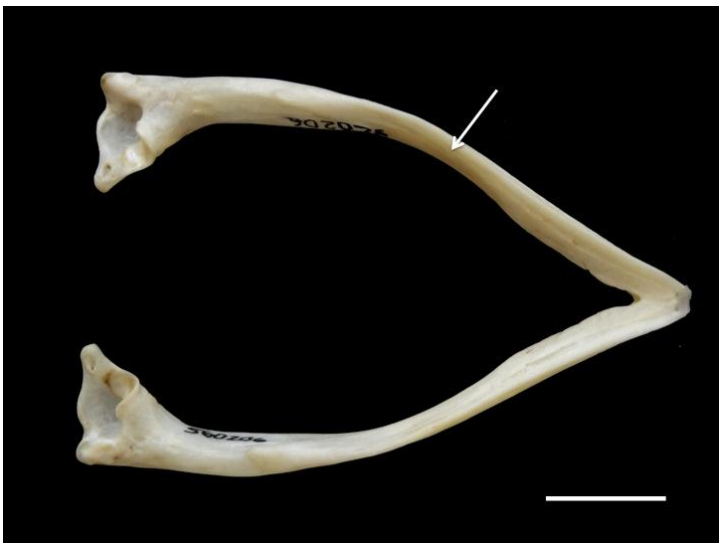


Nyctibius grandis USNM623085

Nos nictibiídeos e caprimulgídeos, a região rostral dos ramos mandibulares, referentes ao osso dental (D), são bastante estreitos e achatados látero-lateralmente; tal condição é bastante distinta dos demais grupos analisados.

54. Mandíbula; parte intermediária (*Pars intermedia*); articulações intraramais na região mediana dos ramos mandibulares (IC = 1)

(0) ausentes



Steatornis caripensis USNM560206

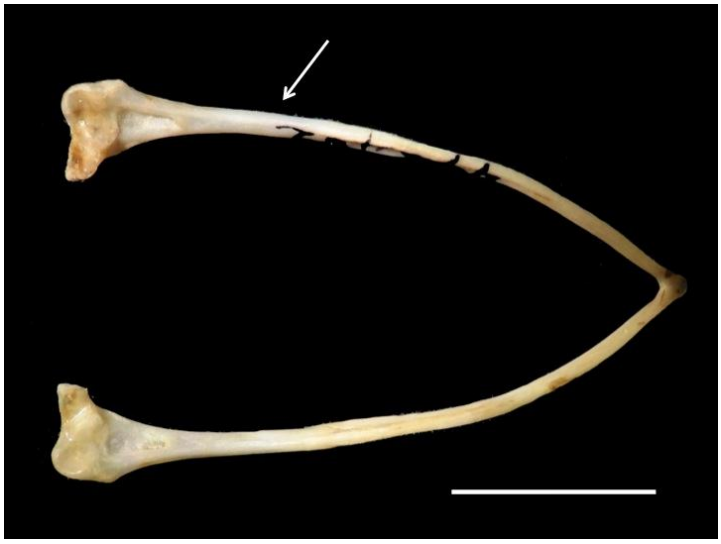
(1) presentes

Nyctibius grandis USNM623085

Entre as características notáveis que as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae apresentam na mandíbula está a presença de articulações intramandibulares, localizadas na região mediana dos ramos mandibulares. Aquelas duas famílias exibem essa peculiaridade de forma muito similar, a qual já foi mencionada na literatura (Bühler 1970, 1981, Costa & Donatelli 2009).

55. Mandíbula; ramos mandibulares; metade caudal larga e achatada dorsoventralmente (IC = 1)

(0) não



Apus pallidus USNM490462

(1) sim

Hydropsalis climacocerca USNM635886

A metade caudal dos ramos mandibulares é bastante distinta nos caprimulgídeos e nictibiídeos comparada a todas demais famílias estudadas. Aquela região, caudalmente à articulação mediana intraramal observada naquelas famílias, é caracteristicamente larga e achatada dorsoventralmente.

56. Mandíbula; parte intermediária, processo coronóide (*Processus coronoideus*); posição (IC = 1)

(0) ausente, ou posicionado dorsalmente

Steatornis caripensis USNM560206

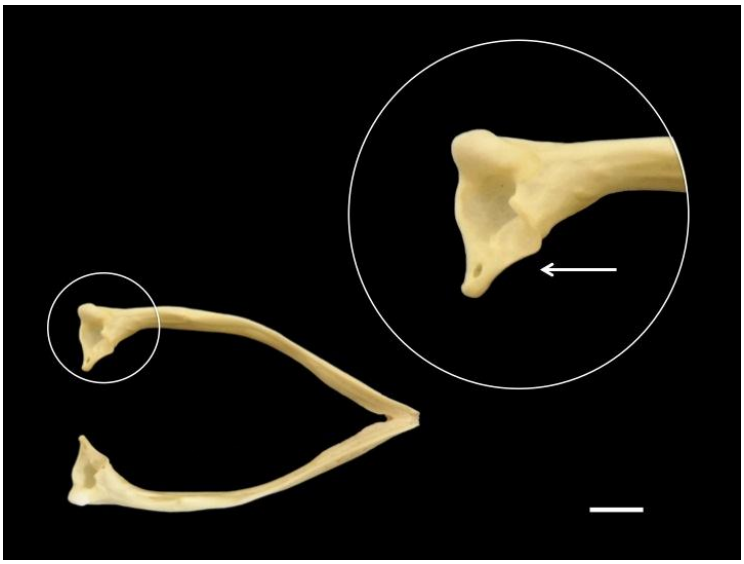
(1) lateralmente

Hydropsalis climacocerca USNM635886

Dada toda a configuração típica da mandíbula em Caprimulgidae e Nyctibiidae, o processo coronóide localiza-se lateralmente, diferentemente de outros grupos de aves. Nas demais famílias Caprimulgiformes e Apodiformes estudadas, o processo coronóide está ausente, enquanto que nas famílias analisadas do grupo-externo está posicionado dorsalmente.

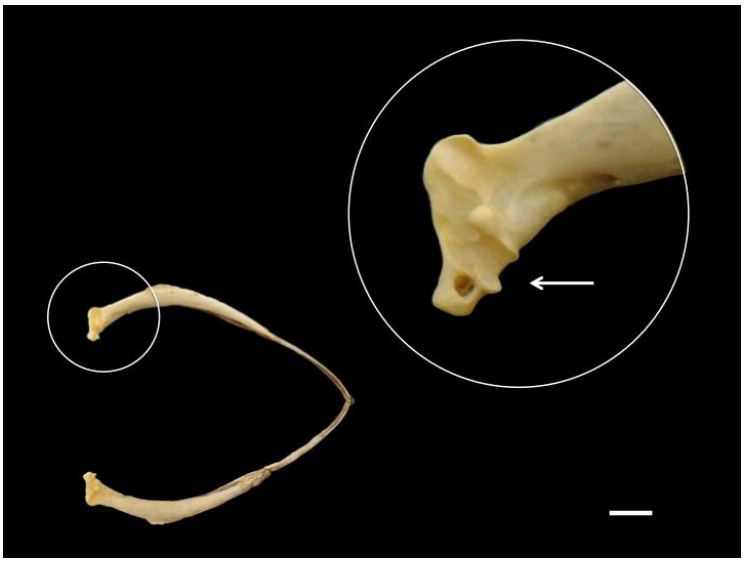
57. Mandíbula; parte caudal (*Pars caudalis*); processo medial (*Processus medialis mandibulae*); comprimento (IC = 1)

(1) médio



Aegotheles crinifrons USNM560816

(2) longo



Nyctibius grandis USNM623085

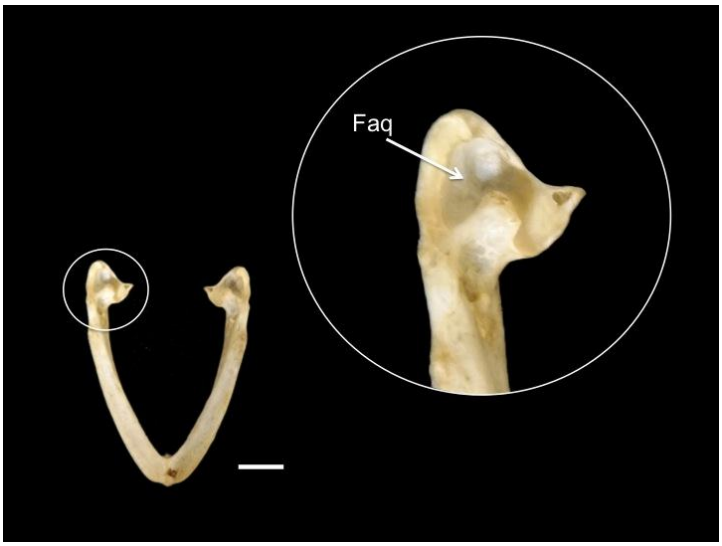
O processo medial da mandíbula é longo em todos os grupos analisados; contudo, em Nyctibiidae e Caprimulgidae é bastante alongado medialmente e com formato similar.

58. Mandíbula; parte caudal; fossa articular quadrática (*Fossa articularis quadratica*); largura (IC = 1)

(1) estreita

Nyctibius grandis USNM623085

(1) larga

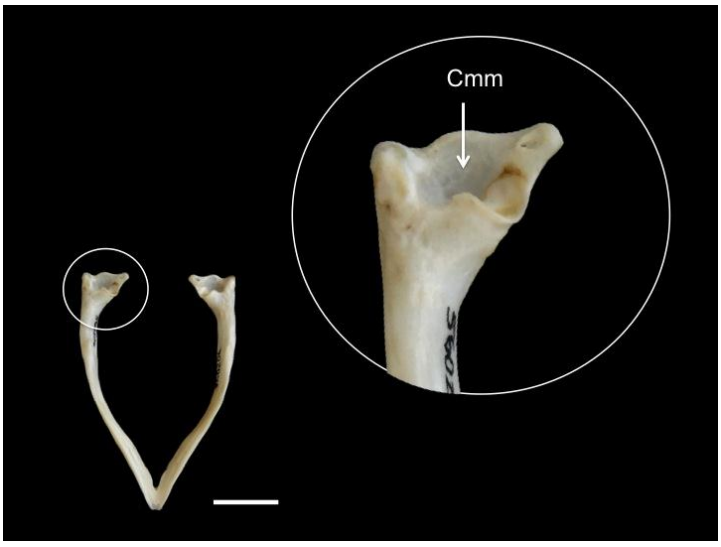


Podargus papuensis USNM614956

A fossa articular quadrática (Faq) da mandíbula, região de articulação com o côndilo lateral do osso quadrado, é larga em Steatornithidae e Podargidae, e estreita nos demais grupos analisados.

59. Mandíbula; parte caudal; côndilo medial da mandíbula em formato globular (IC = 1)

(0) não



Steatornis caripensis USNM560206

(1) sim

Nyctibius grandis USNM623085

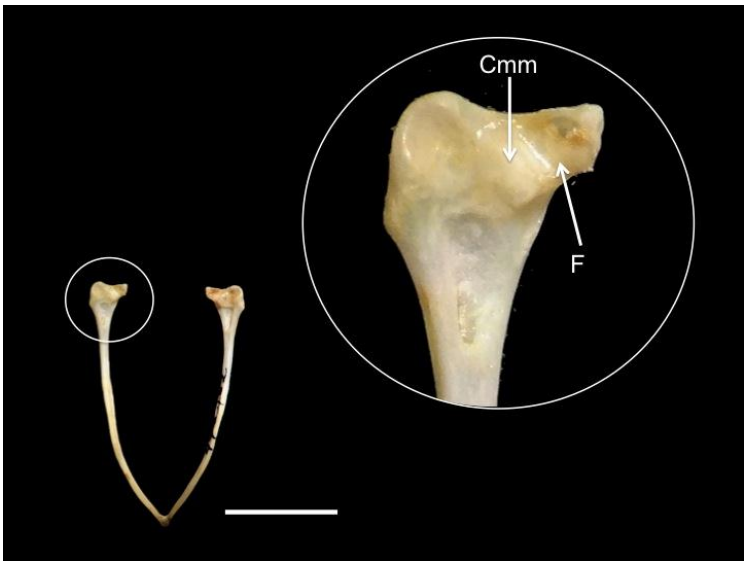
O côndilo medial da mandíbula apresenta forma globular bastante característica nas famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, condição distinta de todas as demais famílias estudadas.

60. Mandíbula; parte caudal; côndilo medial da mandíbula menos desenvolvido e fossa mais rasa (IC = 1)

(0) não

Nyctibius grandis USNM623085

(1) sim

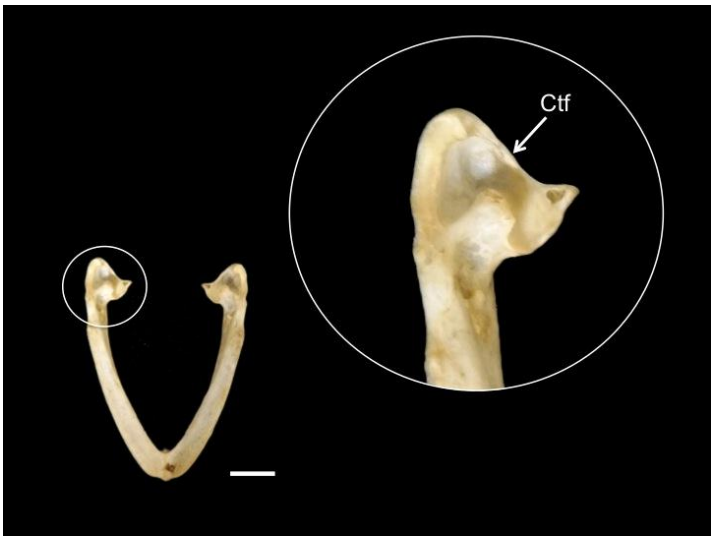


Apus pallidus USNM490462

A fossa articular quadrática é bastante típica nos Apodiformes por ser bastante rasa e o côndilo medial mais baixo. Essa condição é apresentada de forma bastante similar pelos aegotelídeos, enquanto que as demais famílias apresentam a fossa quadrática profunda.

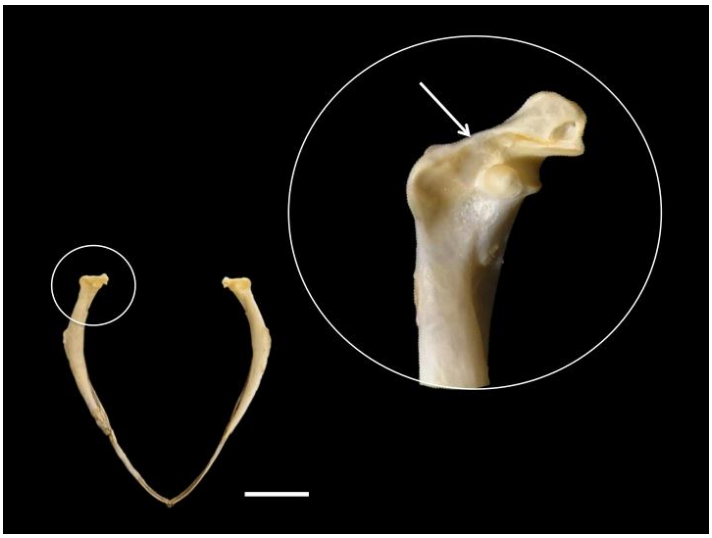
61. Mandíbula; parte caudal; crista transversal da fossa quadrática (*Crista transversa fossae*) (IC = 1)

(0) presente



Podargus papuensis USNM614956

(0) ausente



Nyctibius grandis USNM623085

A crista transversal que delimita a fossa quadrática caudalmente está presente em Podargidae e Steatornithidae e ausente ou pouco desenvolvida nas demais famílias.

62. Coluna vertebral (*Columna vertebralis*); número de vértebras cervicais e torácicas (*vertebrae cervicales et thoracicae*) (IC = 1)

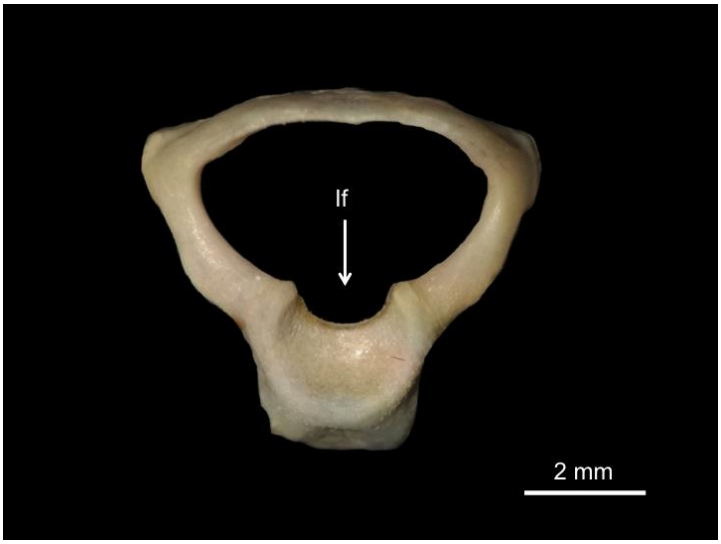
(0) 18 ou mais

(1) 17

O número de vértebras cervicais e torácicas (pré-sacrais) varia entre as famílias estudadas, sendo 19 em Steatornithidae, 18 em Podargidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae, e 17 em todas espécies de Nyctibiidae e Caprimulgidae.

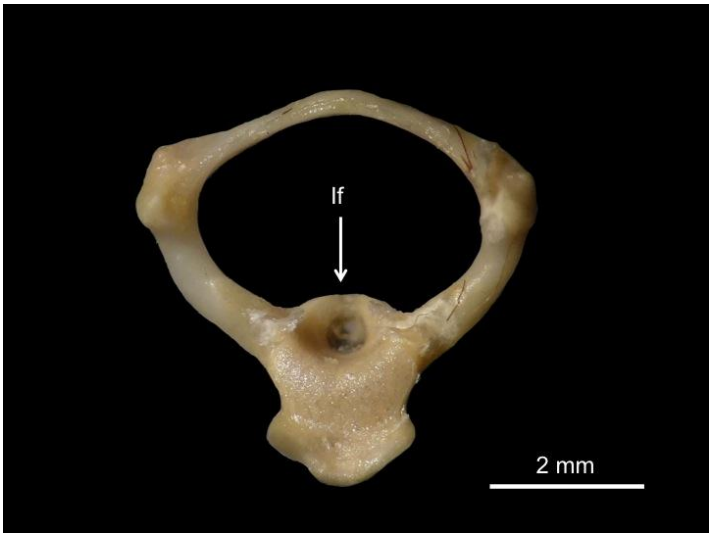
63. Vértebras cervicais especiais (*vertebrae cervicales speciales*); Atlas; *incisura fossae* (IC = 1)

(0) aberta



Nyctibius aethereus USNM621717

(1) fechada

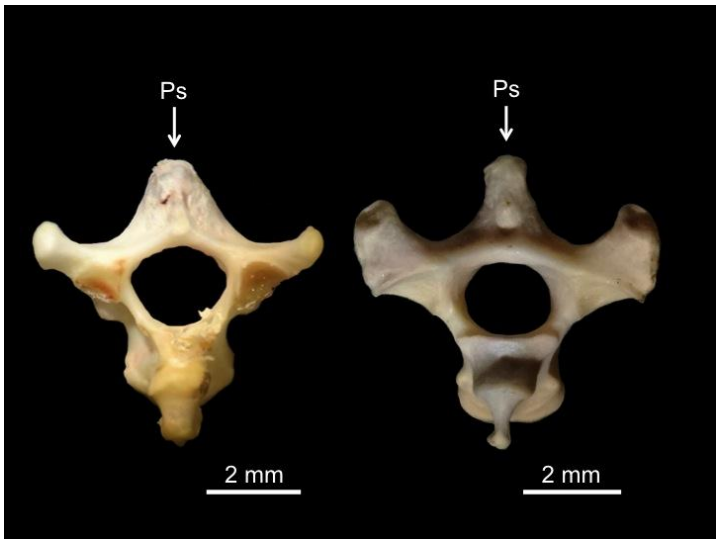


Streptoprocne zonaris USNM614120

A primeira vértebra cervical, Atlas, apresenta importantes variações entre as famílias Caprimulgiformes. Podargidae e Steatornithidae apresentam distintas conformações particularmente quanto ao arco vertebral (*arcus atlantis*), sendo únicas para cada grupo (discutidas mais abaixo). Entre as demais famílias, o arco vertebral apresenta uma forma padrão arredondada, e as famílias Apodidae e Trochilidae exibem a *incisura fossae* (If) fechada, distinta das demais.

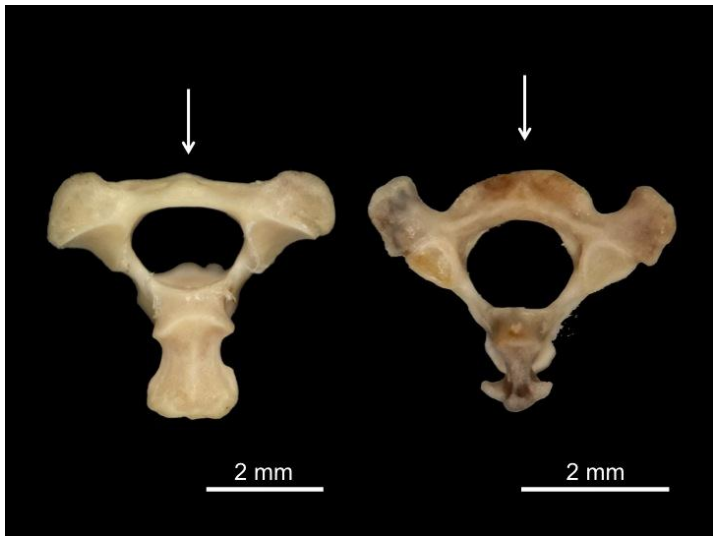
64. Vértebras cervicais especiais; Axis; processo espinhoso (*processus spinosus*) (IC = 1)

(0) presente e desenvolvido



Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM623085 (direita)

(0) curto ou ausente

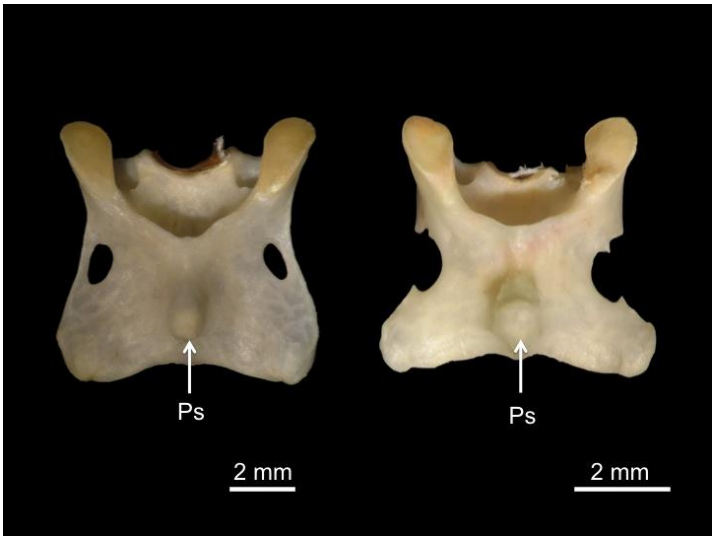


Hemiprocne mystacea USNM560828 (esquerda)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

A segunda vértebra cervical, o Axis, apresenta uma importante distinção no processo espinhoso (Ps) entre as famílias de Caprimulgiformes e Apodiformes: Podargidae, Steatornithidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae apresentam aquele processo bastante longo, enquanto que Aegothelidae, Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae exibem um processo espinhoso extremamente curto, quase ausente, uma característica notável daquelas famílias.

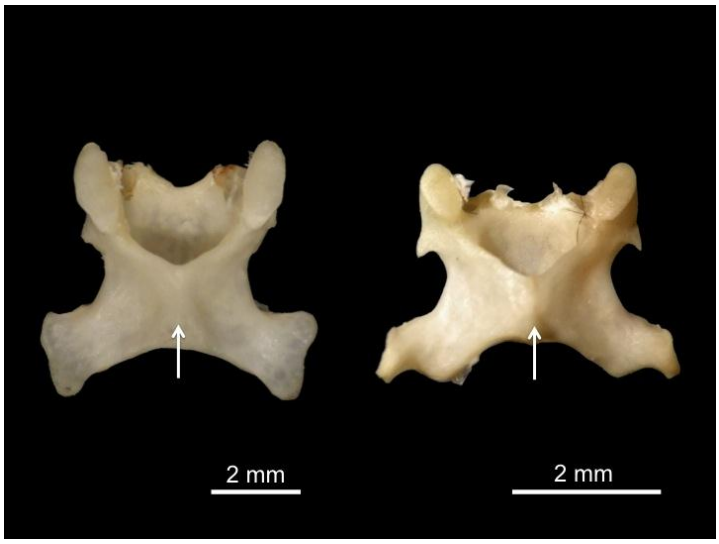
65. Terceira vértebra; processo espinhoso (*processus spinosus*) (IC = 1)

(0) presente e desenvolvido



Nyctibius aethereus USNM621717 (direita)
Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (direita)

(0) ausente

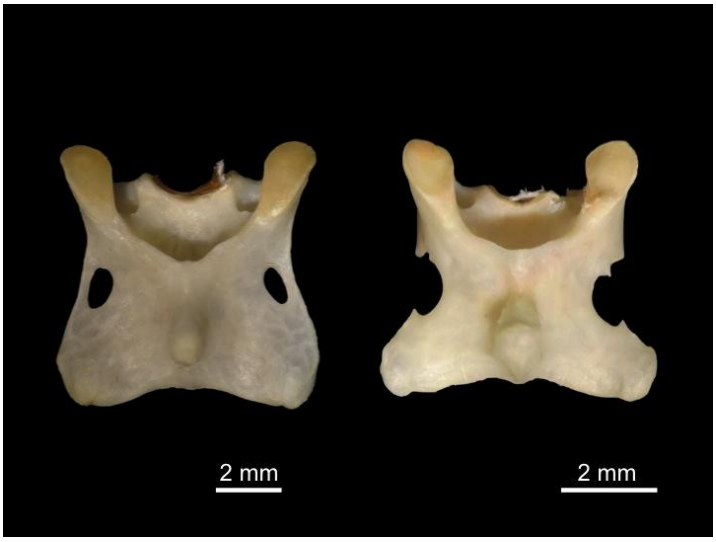


Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (direita)

De forma similar ao observado no Axis, a terceira vértebra cervical apresenta um conspícuo processo espinhoso (Ps) em Podargidae, Steatornithidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, enquanto que nas demais famílias caprimulgiformes e apodiformes aquele processo está ausente.

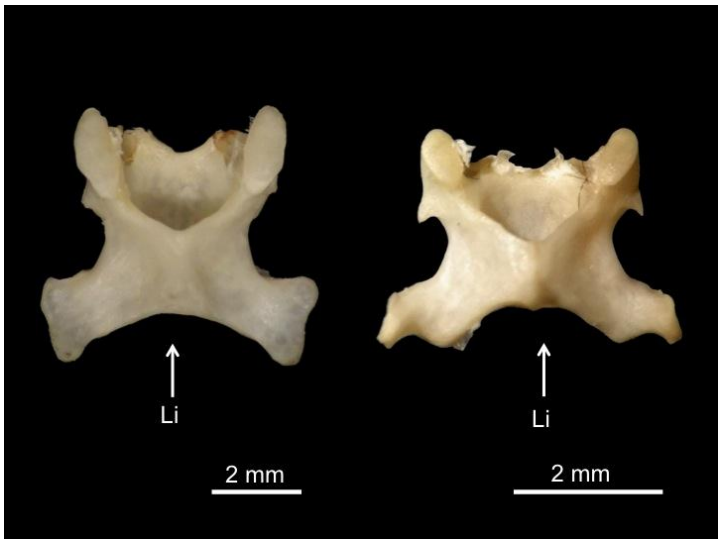
66. Terceira vértebra; lacuna interzipagófise (*lacuna interzygapophysis*) (IC = 1)

(0) ausente ou curta



Nyctibius aethereus USNM621717 (direita)
Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (direita)

(0) pronunciada

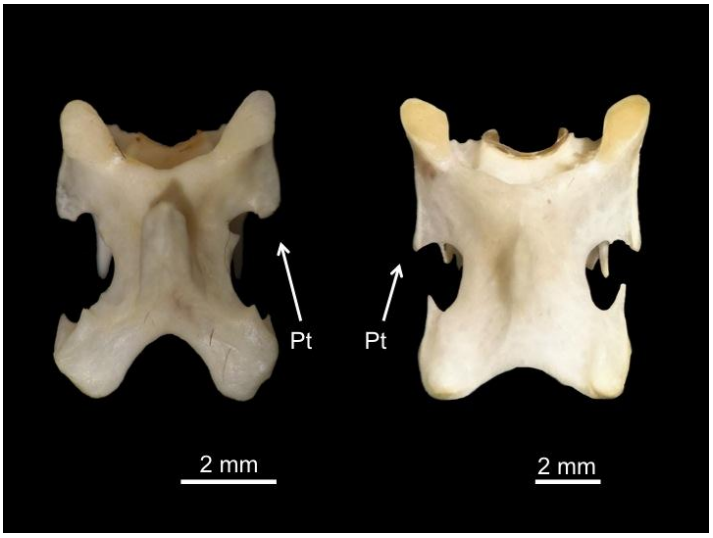


Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (direita)

Em aspecto dorsal da terceira vértebra cervical, as famílias Aegothelidae e os Apodiformes apresentam uma conspícua lacuna interzigapófise (Li), com as zigapófises expandidas lateralmente. Aquela lacuna é muito curta, quase ausente, nas demais famílias de Caprimulgiformes.

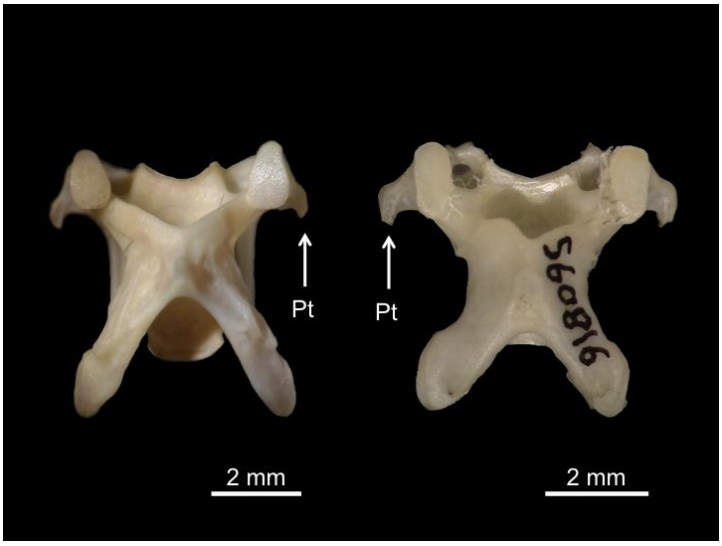
67. Quarta vértebra; processo transverso (*processus transversus*) (IC = 1)

(0) não expandidos lateralmente



Steatornis caripensis USNM560206 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM623085 (direita)

(1) expandidos lateralmente

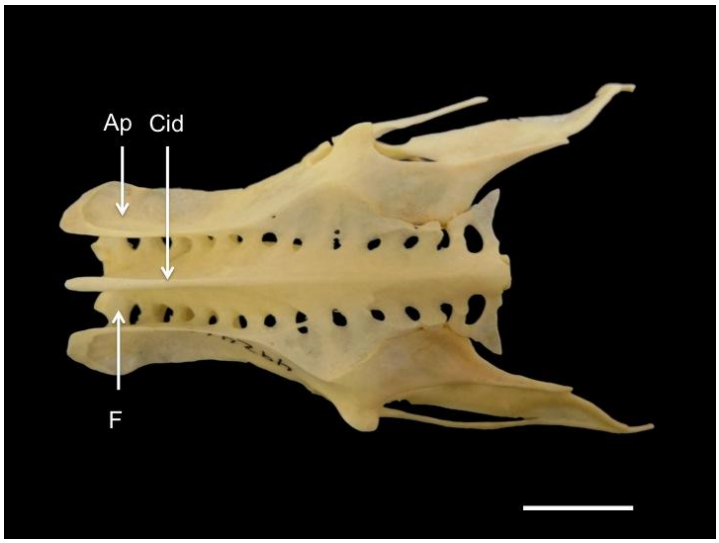


Hirundapus caudacutus USNM632245 (esquerda)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

A quarta vértebra, a exemplo das anteriores, apresenta interessante semelhança entre os aegotelídeos e os apodiformes. Em vista dorsal, os processos transversos (Pt) são mais expandidos lateralmente naquelas famílias comparadas às demais.

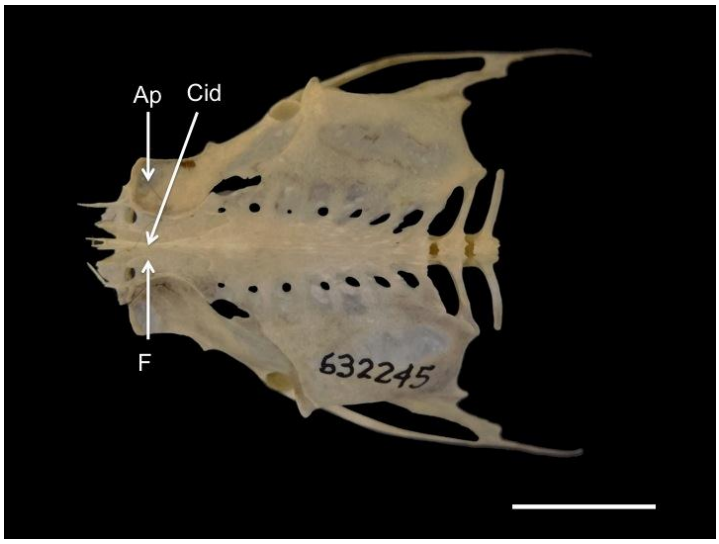
68. Sinsacro (*synsacrum*); fossa entre a crista ilíaca dorsal (*crista iliaca dorsalis*) e a ala preacetabular (*ala preacetabularis ilii*) (IC = 0,5)

(0) profunda



Podargus strigoides USNM492463

(0) rasa



Hirundapus caudacutus USNM632245

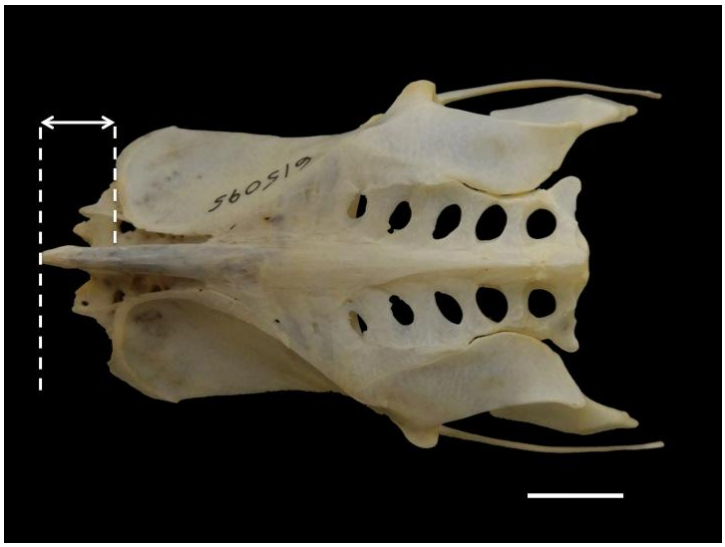
As fossas (F) mencionadas, situadas entre a ala preacetabular (Ap) e a crista ilíaca dorsal (Cid), são bastante rasas em Steatornithidae e nos Apodiformes, enquanto nas demais famílias são bem mais profundas. Variações desse caráter na família Caprimulgidae podem ser vistas no capítulo 3.

69. Sinsacro; extensão rostral da crista ilíaca dorsal (*crista iliaca dorsalis*) em relação às alas preacetabulares (IC = 0,5)

(0) curta

Podargus strigoides USNM492463

(1) extensa

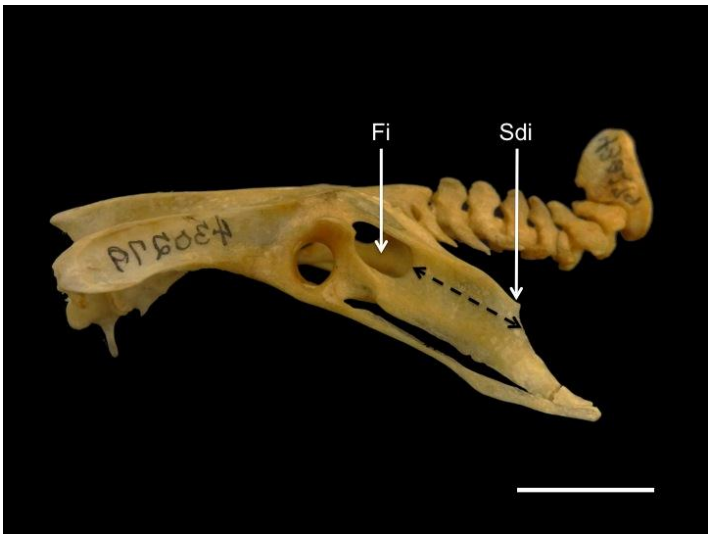


Nyctibius grandis USNM615095

Nas famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, bem como nas famílias da ordem Apodiformes, a crista ilíaca dorsal é mais projetada rostralmente, ultrapassando a linha rostral das alas preacetabulares. Nos demais grupos, as alas são rostralmente mais longas, estando rostralmente na mesma linha da porção anterior da crista ilíaca dorsal.

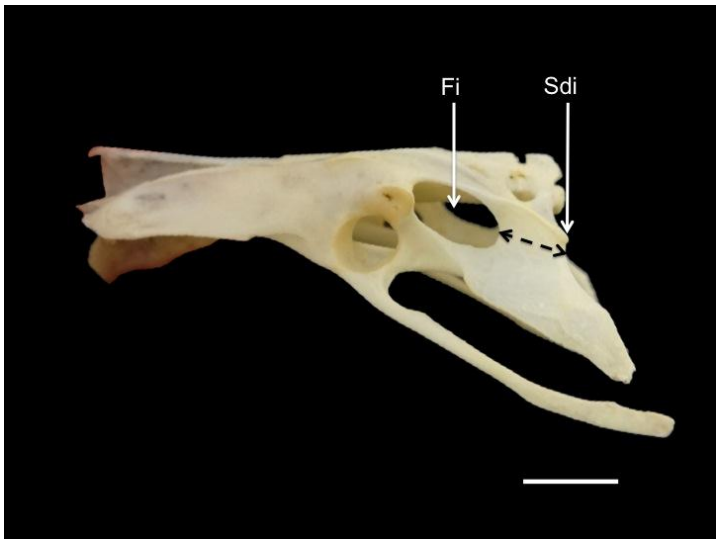
70. Sinsacro (*synsacrum*); largura entre o forame ilio-isquiádico (*foramen ilioischiadicum*) e a spina dorsolateral do ílio (*spina dorsolateralis ilii*) (IC = 1)

(0) largo



Batrachostomus auritus USNM430279

(1) curto

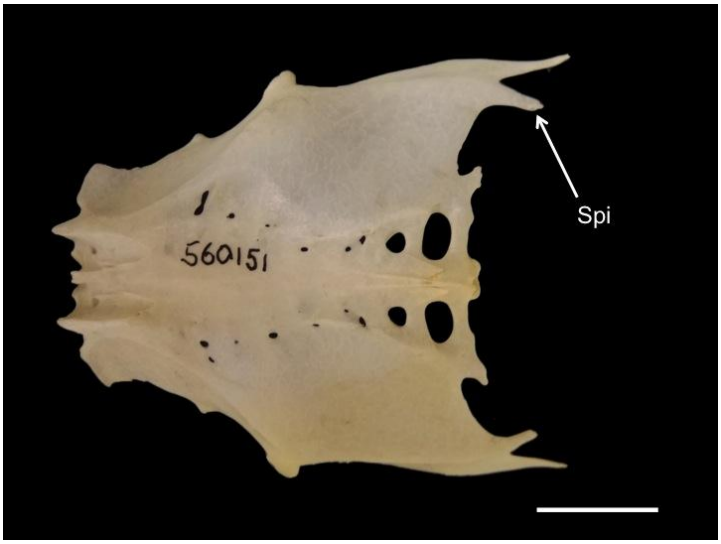


Nyctibius grandis USNM623085

Na porção caudal do sinsacro, em vista latera, a largura compreendida entre o forame ilio-isquiádico (Fi) e a spina dorsolateral do ílio (Sdi) é grande nas famílias Podargidae e Steatornithidae, enquanto que nas demais famílias caprimulgiformes e apodiformes aquela região é bastante curta.

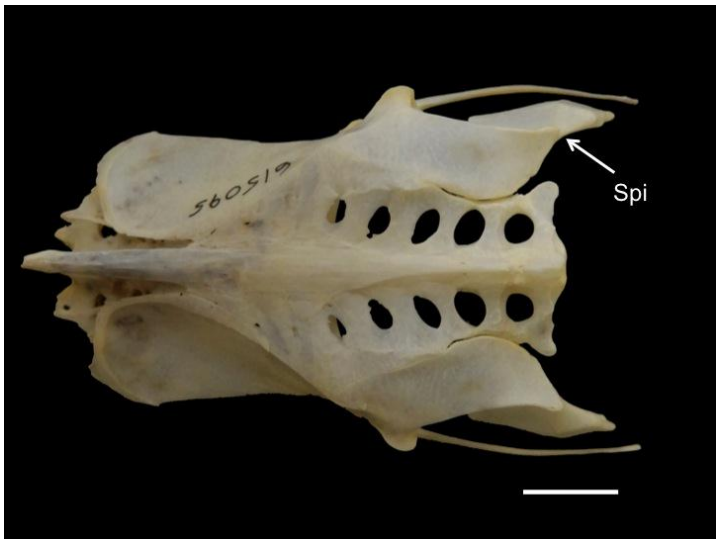
71. Sinsacro; spina dorsolateral do ílio (IC = 0,5)

(0) longo



Steatornis caripensis USNM560151

(1) curto

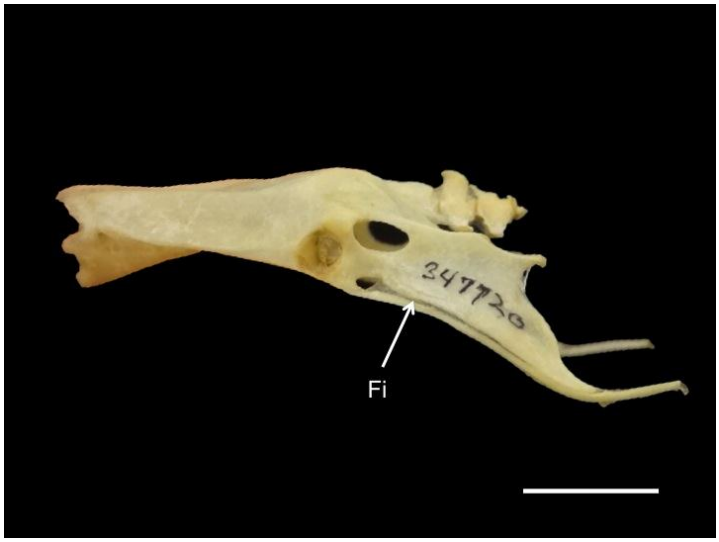


Nyctibius grandis USNM623085

A spina dorsolateral (Spi) é desenvolvida em Steatornithidae, assim como na maioria dos grupos externos analisados, diferentemente das demais famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, nas quais aquela estrutura é bastante curta, e em algumas situações aparentemente ausente.

72. Sinsacro; fenestra isquiopúbica (*fenestra ischiopubica*) (IC = 0,5)

(0) estreita/fechada



Antrostomus rufus USNM347720

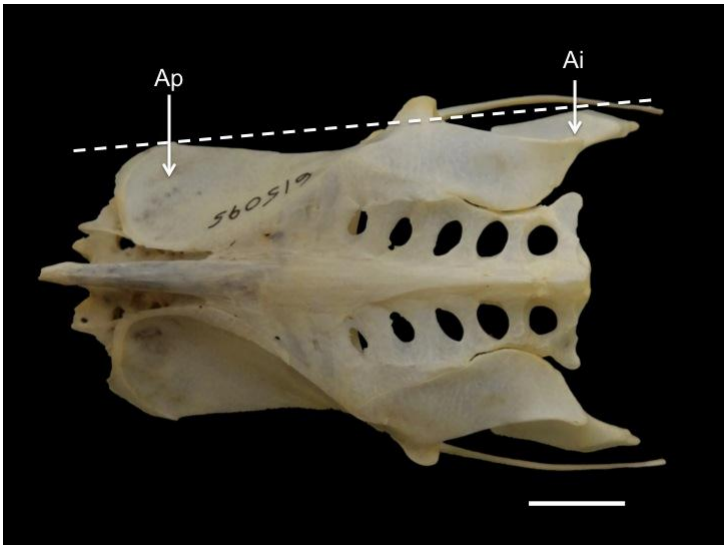
(1) aberta

Aegotheles crinifrons USNM560816

Em vista lateral do sinsacro, nota-se nos Caprimulgiformes e Apodiformes uma fenestra isquiopúbica (Fi) notavelmente aberta, sendo somente os caprimulgídeos apresentando aquela fenestra bastante estreita e fechada.

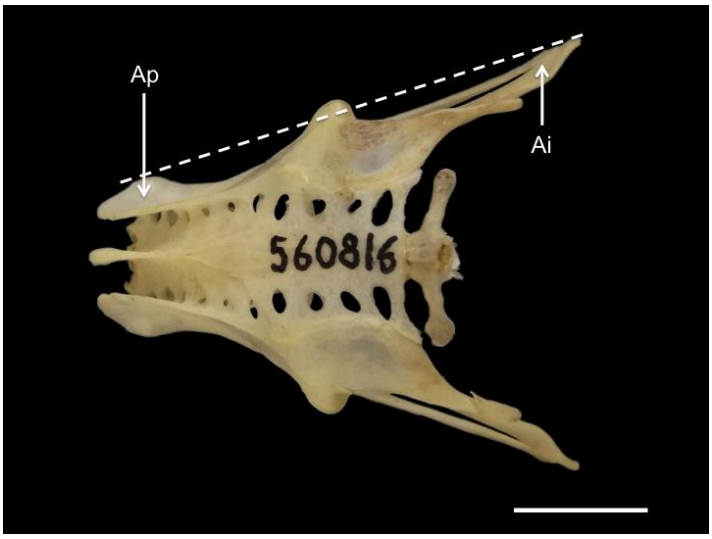
73. Sinsacro; largura da região caudal (*ala ischii*) comparativamente à região rostral (*ala preacetabular*) (IC = 0,5)

(0) pouco larga



Nyctibius grandis USNM615095

(1) bastante larga

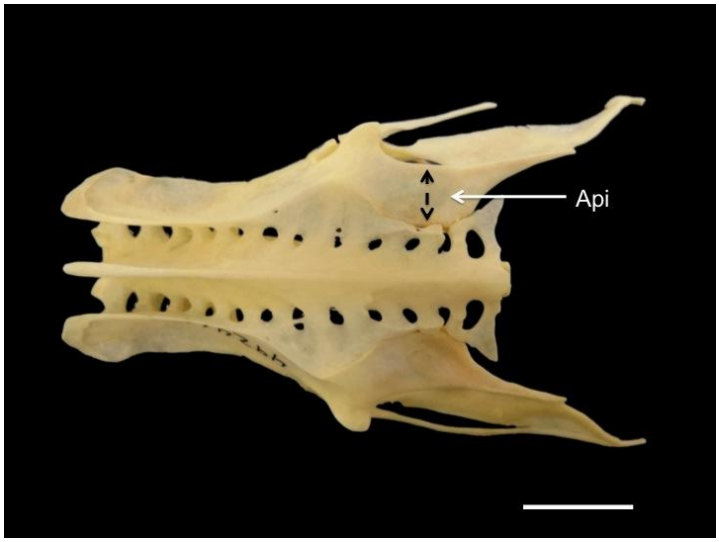


Aegotheles crinifrons USNM560816

Nas famílias Steatornithidae e Aegothelidae, bem como nos Apodiformes, a região caudal do sinsacro (das alas isquiais - Ai) é notavelmente mais larga que a região rostral (das alas preacetabulares - Ap), comparadas aos demais grupos, nos quais a região caudal do sinsacro é pouco mais larga que a região rostral.

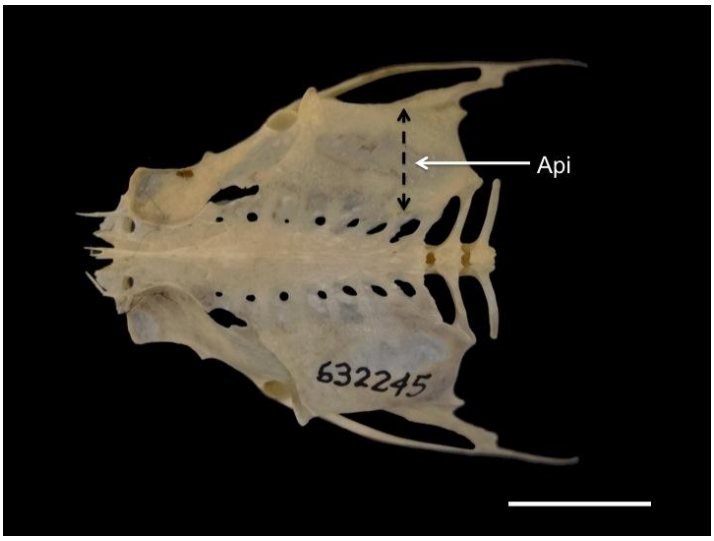
74. Sinsacro; largura da ala pós-acetabulária (*ala postacetabularis ilii*) (IC = 0,5)

(0) estreita



Podargus strigoides USNM492463

(1) larga



Hirundapus caudacutus USNM632245

A ala pós-acetabulária (Api) é bastante larga em Steatornithidae, a exemplo dos Apodiformes, enquanto que nas demais famílias é relativamente estreita e com configuração similar.

75. Sinsacro; processo terminal do ísquio (*Processus terminalis ischii*); direcionamento (IC = 1)

(0) ventrocaudal

Batrachostomus auritus USNM430279

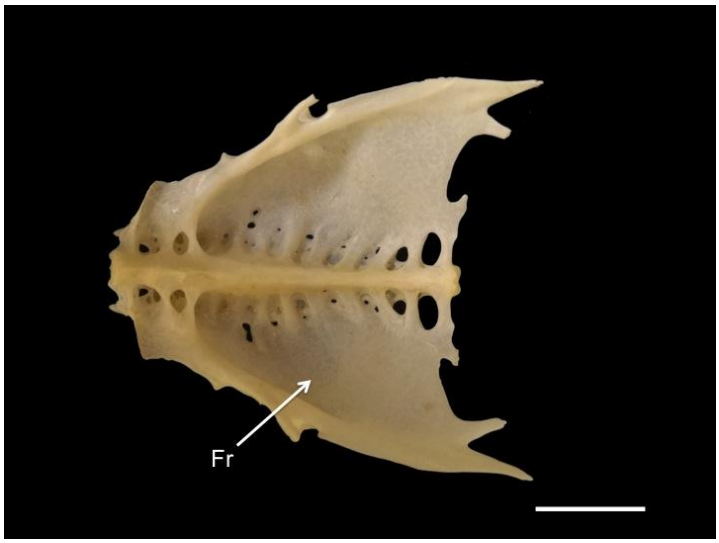
(0) mais ventralmente que 1

Aegotheles crinifrons USNM560816

O processo terminal do ísquio (Pti) é direcionado ventro-caudalmente em todos os grupos analisados. Contudo, em Aegothelidae e nos Apodiformes aquela região é direcionada mais ventralmente que nas demais famílias.

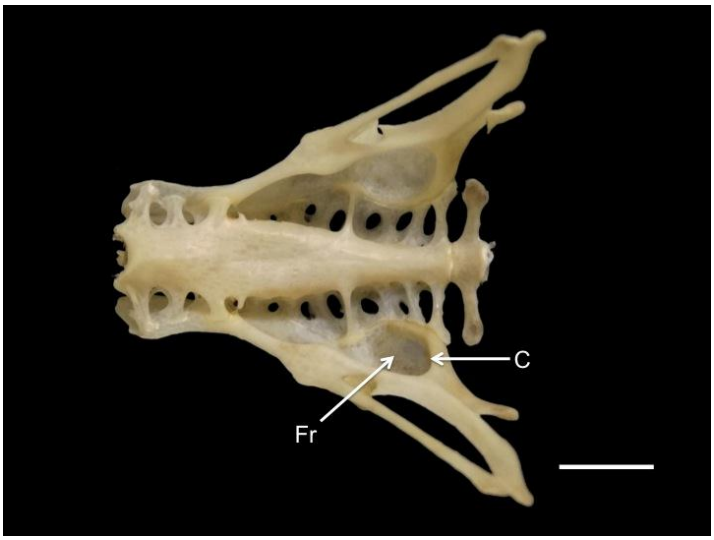
76. Sinsacro; aspecto ventral; crista na margem caudal da fossa renal (*fossa renalis*) (IC = 1)

(0) ausente



Steatornis caripensis USNM560151

(1) presente

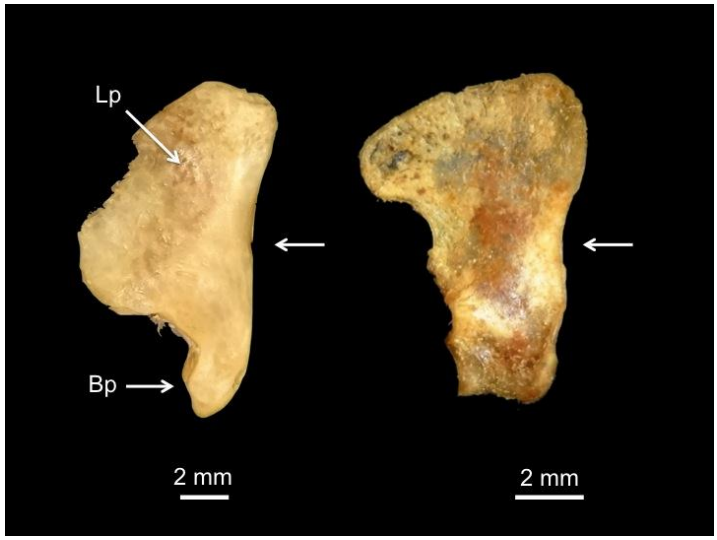


Aegotheles crinifrons USNM560816

Em vista ventral do sinsacro, a sua região caudal apresenta uma distinta crista (C) que delimita caudalmente a fossa renal (Fr) em todas as famílias Caprimulgiformes e Apodiformes, exceto em Steatornithidae na qual a fossa renal não apresenta nenhuma crista em sua região caudal.

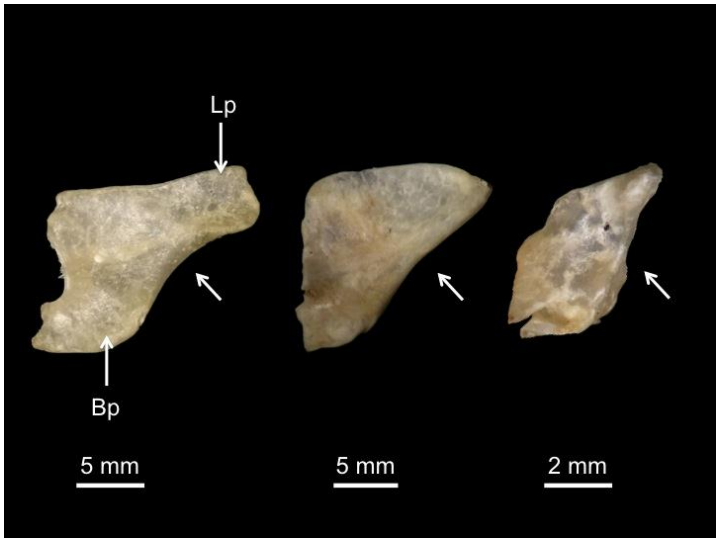
77. Vértebras caudais (*vertebrae caudales*); pigóstilo (*pygostylus*); presença de uma projeção caudal da porção dorsal da lamina pigóstila (*lamina pygostyli*) (IC = 0,5)

(0) ausente



Podargus strigoides USNM492463 (esquerda)
Caprimulgus fraenatus USNM499379 (direita)

(1) presente



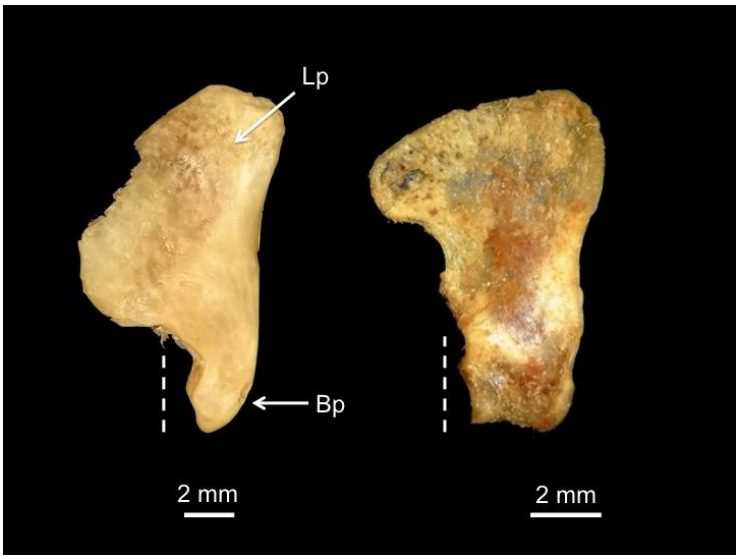
Aegotheles cristatus UMMZ 214241 (esquerda)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Ramphodon naevius USNM*562759* (direita)

O pigóstilo é uma estrutura composta pela fusão pós-natal das últimas vértebras caudais (Baumel & Witmer 1993). Entre os Caprimulgiformes e Apodiformes, apresenta importantes variações na conformação da lamina pigóstila. Nas famílias Aegothelidae e Steatornithidae, bem como nas famílias Apodiformes, a lamina pigóstila

(Lp) é projetada caudalmente em relação à base do pigóstilo (Bp), notando-se uma inclinação ou curvatura da margem caudal do pigóstilo. Em Steatornithidae, a extensão caudal da porção dorsal da lamina pigóstila é bastante acentuada, em uma condição sem paralelo entre os grupos analisados.

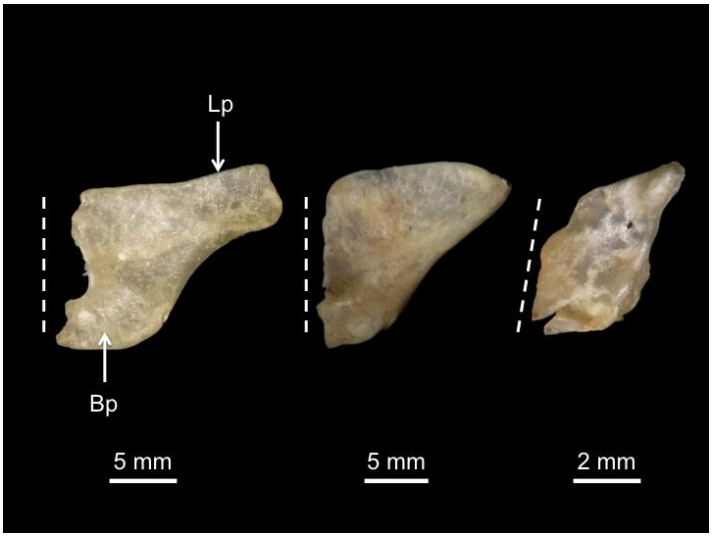
78. Vértebras caudais; pigóstilo; lâmina pigóstila se projeta mais rostralmente em relação à base do pigóstilo (IC = 1)

(0) presente



Podargus strigoides USNM492463 (esquerda)
Caprimulgus fraenatus USNM499379 (direita)

(0) ausente



Aegotheles cristatus UMMZ 214241 (esquerda)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Ramphodon naevius USNM*562759* (direita)

Entre as famílias Aegothelidae e os Apodiformes, o pigóstilo apresenta ainda a sua região rostral de forma relativamente reta, sem projeções rostrais da lamina pigóstila, conforme observado nas demais famílias.

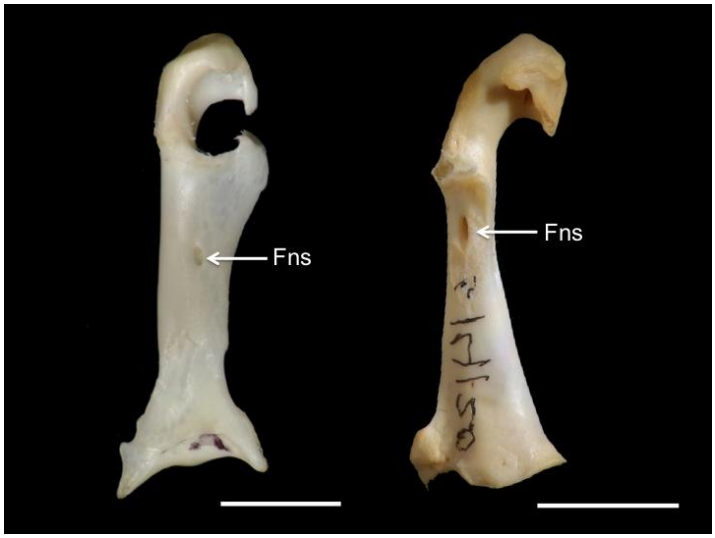
SKELETON APPENDICULARE

79. Osso coracóide (*os coracoideum*); corpo do coracóide (*corpus coracoidei*); forame do nervo supracoracóide (*foramen nervi supracoracoidei*) (IC = 1)

(0) ausente

Nyctibius aethereus USNM621717 (esquerda)
Podargus papuensis USNM614956 (centro)
Setopagis parvulus USNM555943 (direita)

(1) presente



Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (direita)

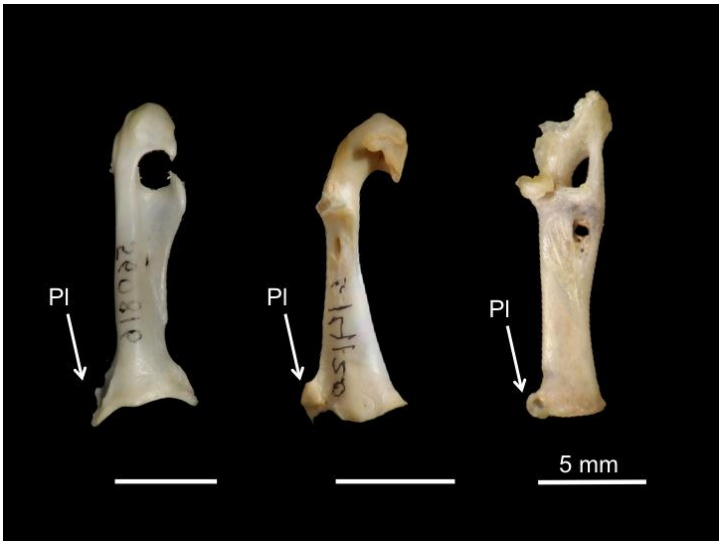
Os ossos coracóides variam de forma importante entre as aves Caprimulgiformes e Apodiformes. Em Aegothelidae observa-se um conspícuo forame do nervo supracoracóide (Fns), enquanto que nos demais Caprimulgiformes este forame está ausente. A presença do forame do nervo supracoracóide é também notada nas famílias Apodiformes, conforme apresentado na literatura (Mayr, 2010).

80. Osso coracóide; extremidade esternal (*extremitas sternalis coracoidei*); processo lateral (*processos lateralis*) (IC = 1)

(0) longo

Nyctibius aethereus USNM621717 (esquerda)
Podargus papuensis USNM614956 (centro)
Setopagis parvulus USNM555943 (direita)

(0) curto



Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (centro)
Doryfera johannae USNM622823 (direita)

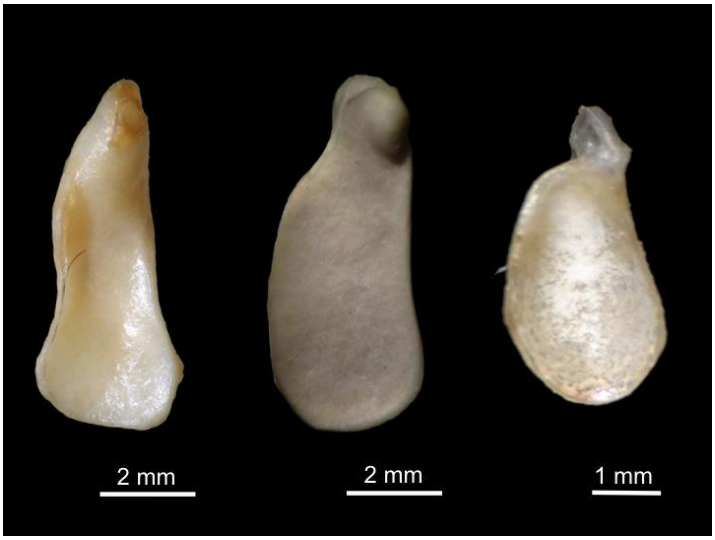
Na extremidade esternal do coracóide nas aves Caprimulgiformes, observa-se um bem desenvolvido processo lateral (Pl), com exceção da família Aegothelidae, na qual aquele processo é bastante curto, conforme observado nas famílias Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae.

81. Osso coracóide; extremidade esternal; face articular esternal (*facies articularis sternalis*) (IC = 1)

(0) estreita e alongada

Nyctibius grandis USNM623085 (esquerda)
Steatornis caripensis USNM560206 (centro)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

(1) larga



Hemiprocne mystacea USNM560828 (esquerda)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Ramphodon naevius USNM562759 (direita)

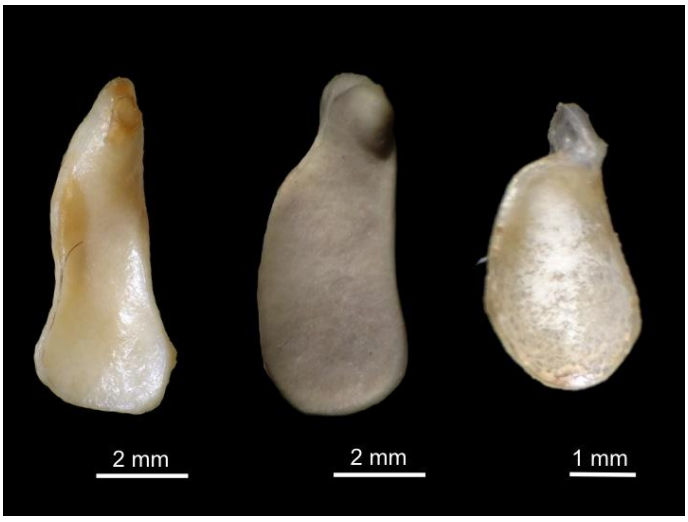
A extremidade esternal do coracóide, que se articula com o osso esterno, em vista frontal apresenta distintas configurações entre as ordens Caprimulgiformes e Apodiformes. Em todas as famílias Caprimulgiformes, aquela região é alongada, achatada e levemente curva, enquanto que em Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae é notavelmente ovalada, com uma configuração mais similar entre as duas últimas famílias.

82. Osso coracóide; extremidade esternal; face articular esternal (*facies articularis sternalis*); crista intermediária (*crista intermedia*) (IC = 1)

(0) presente

Nyctibius grandis USNM623085 (esquerda)
Steatornis caripensis USNM560206 (centro)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

(1) ausente



Hemiprocne mystacea USNM560828 (esquerda)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Ramphodon naevius USNM562759 (direita)

Sob a mesma vista frontal da extremidade esternal do coracóide, nota-se nos Caprimulgiformes a presença de uma distinta crista (C) na margem cranial daquele osso (margem esquerda do osso nas figuras), a qual está ausente nos Apodiformes. Nos Hemiprocnidae, observa-se uma sugestão da presença dessa crista, no entanto a conformação é mais similar aos demais apodiformes.

83. Osso coracóide; extremidade omal (*extremitas omalis coracoidei*); impressão do ligamento acrocoracohumeral (*impressio lig. acrocoracohumeralis*) (IC = 1)

(0) pouco acentuada

Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Setopagis parvulus USNM555943 (direita)

(1) bastante acentuada

Aeronautes sexatalis USNM554224 (esquerda)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

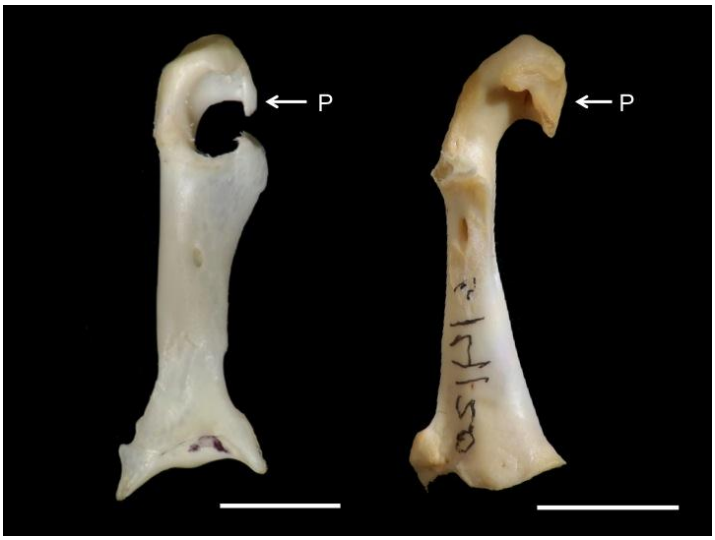
Os Apodiformes diferem dos Caprimulgiformes na configuração da extremidade omal do coracóide, particularmente no que se refere à conspícua impressão do ligamento acrocoracoumeral (Ila) naquela ordem.

84. Osso coracóide; extremidade omal; sulco do músculo supracoracóide (*sulcus supracoracoideus*); projeção dorsalmente ao sulco (IC = 0,5)

(0) ausente

Nyctibius aethereus USNM621717 (esquerda)
Podargus papuensis USNM614956 (centro)
Setopagis parvulus USNM555943 (direita)

(1) presente

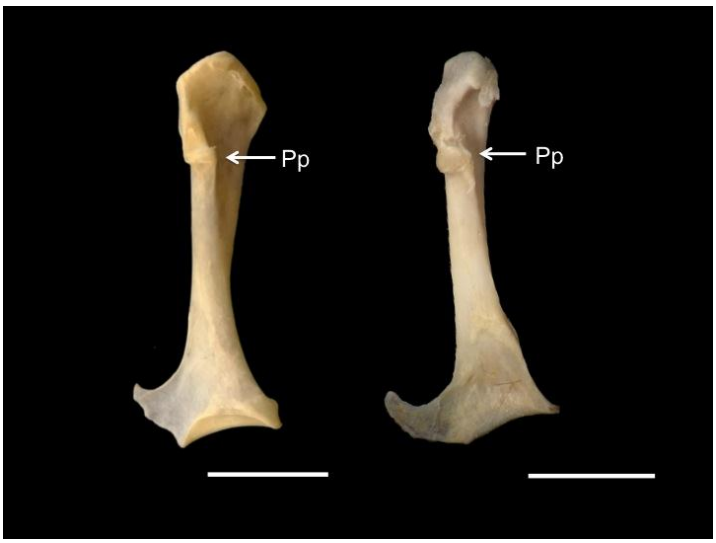


Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (direita)

Na extremidade omal do coracóide, dorsalmente ao sulco do músculo supracoracóide, observa-se uma característica projeção (P), direcionada ventralmente, nas famílias Aegothelidae, Hemiprocnidae e Apodidae. Em Trochilidae, aquele sulco é fechado como uma grande fenestra, devido possivelmente à fusão da projeção P com o processo procoracóide.

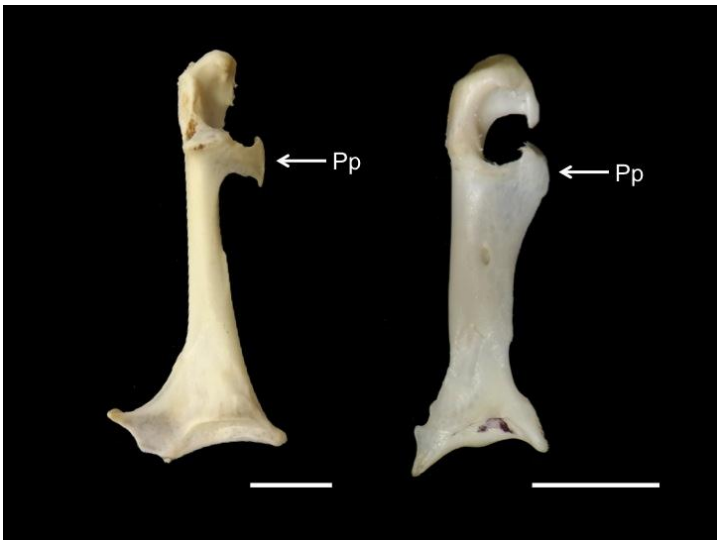
85. Osso coracóide; extremidade omal; processo procoracóide (*processus procoracoideus*) (IC = 1)

(0) curto ou ausente



Nyctibius aethereus USNM621717 (esquerda)
Setopagis parvulus USNM555943 (direita)

(1) longo



Podargus papuensis USNM614956 (esquerda)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

O processo procoracóide é curto na maioria dos Caprimulgiformes e Apodiformes, exceto nos aegotelídeos e podargídeos, nos quais nota-se um desenvolvido processo procoracóide, embora com distintas configurações.

86. Escápula (*scapula*); extremidade cranial (*extremitas cranialis scapulae*); face articular umeral (*facies articularis humeralis*) (IC = 1)

(0) robusta

Nyctibius grandis USNM623085 (esquerda)
Aegotheles cristatus UMMZ 214241 (direita)

(1) estreita

Aeronautes sexatalis USNM554224

A extremidade cranial da escápula, na sua face articular umeral (Fah), é notavelmente mais estreita no Apodiformes em comparação aos Caprimulgiformes, nos quais a região é mais larga.

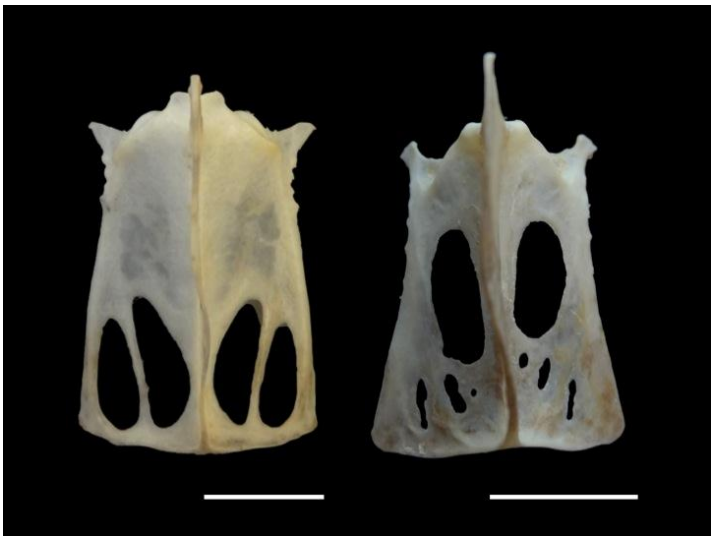
87. Esterno (*sternum*); margem caudal (*margo caudalis*); incisuras (IC = 1)

(0) presentes

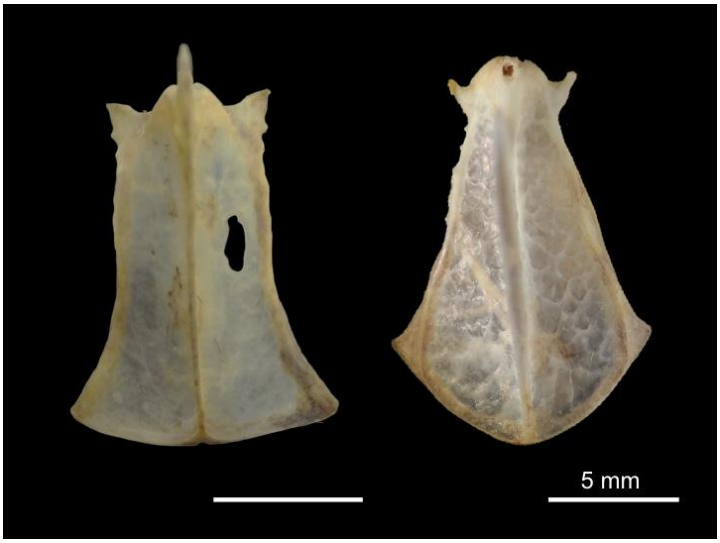
Podargus strigoides USNM492463 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM615095 (direita)

Steatornis caripensis LSUMNS170392 (esquerda)
Antrostomus carolinensis USNM562556 (direita)

(1) ausentes



Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Hemiprocne mystacea USNM560828 (direita)



Aeronautes sexatalis USNM554224 (esquerda)
Doryfera johannae USNM622823 (direita)

O osso esterno apresenta notáveis variações entre as aves caprimulgiformes, particularmente quanto à conformação das incisuras na margem caudal daquele osso. As incisuras estão presentes nas famílias Podargidae, Nyctibiidae, Caprimulgidae [7] e Steatornithidae. A família Aegothelidae não apresenta nenhuma incisura (embora apresente amplas fenestras), a exemplo das famílias Apodiformes.

[7] Em Caprimulgidae, o gênero *Macrodipteryx* não possui incisuras na margem caudal do esterno (ver capítulo 3)

88. Esterno; margem caudal; número de incisuras em cada lado (IC = 0,5)

(0) duas

Podargus strigoides USNM492463 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM615095 (direita)

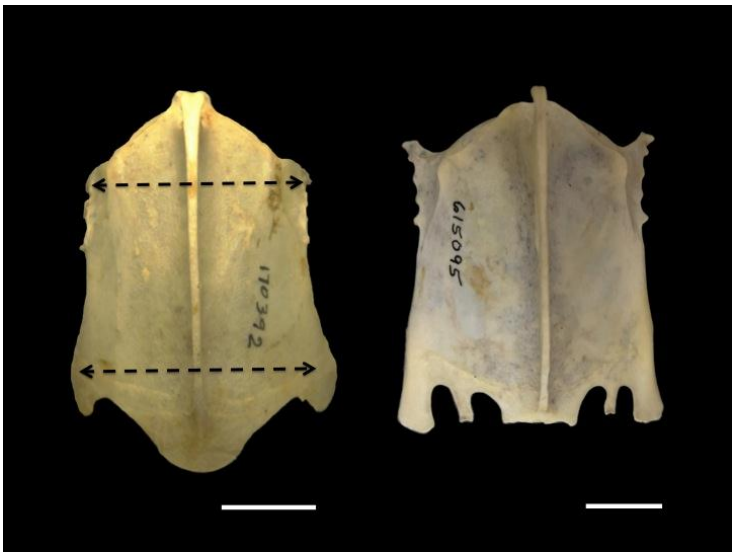
(1) uma

Steatornis caripensis LSUMNS170392 (esquerda)
Antrostomus carolinensis USNM562556 (direita)

Com relação ao número de incisuras em cada lado da margem caudal do esterno, Nyctibiidae e Podargidae apresentam duas incisuras em cada lado da margem caudal do esterno, a exemplo do observado no grupo externo, enquanto que Caprimulgidae e Steatornithidae possuem uma incisura em cada lado, a qual é menos pronunciada nesta última família.

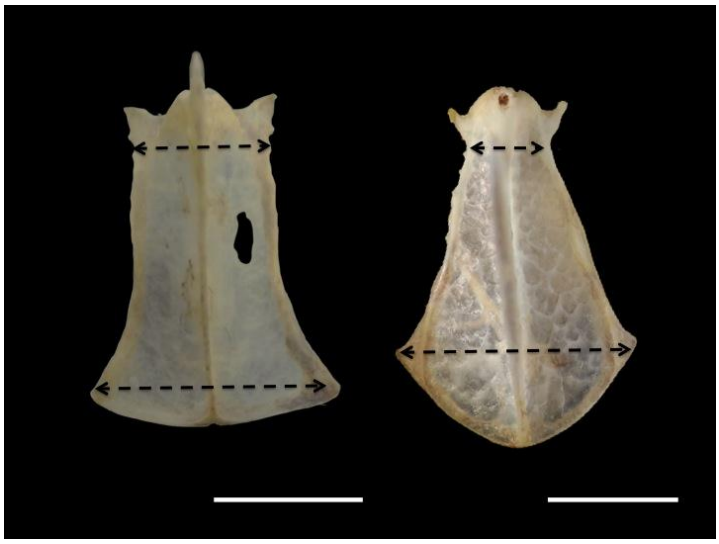
89. Esterno; margem caudal; largura em relação à margem cranial (*margo cranialis sterni*) (IC = 0,5)

(0) pouco larga



Steatornis caripensis LSUMNS170392 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM615095 (direita)

(1) bastante larga



Aeronautes sexatalis USNM554224 (esquerda)
Doryfera johannae USNM622823 (direita)

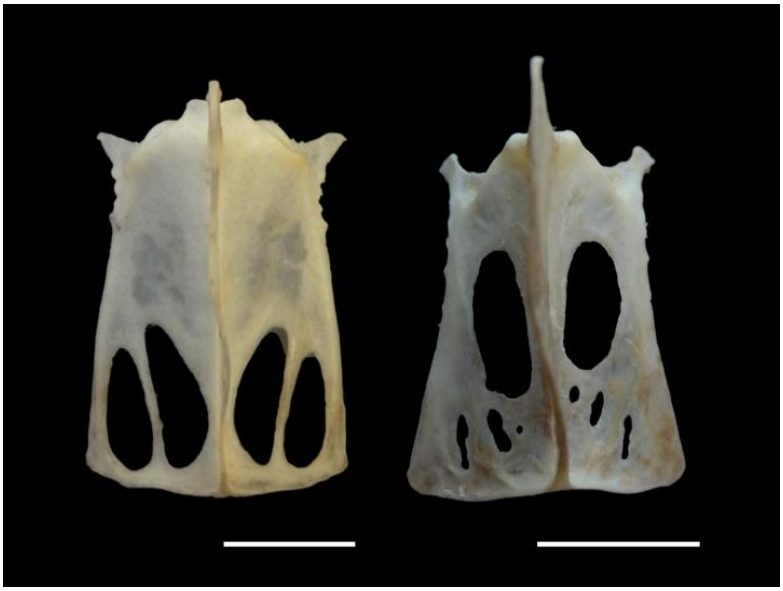
A largura da região caudal do esterno, em relação à largura da sua região cranial, é maior nos Apodiformes e em Caprimulgidae, enquanto que nos demais grupos as larguras são aproximadamente equivalentes.

90. Esterno; corpo do esterno (*corpus sterni*); presença de fenestras (IC = 0,5)

(0) ausentes

Steatornis caripensis LSUMNS170392 (esquerda)
Antrostomus carolinensis USNM562556 (direita)

(1) presentes

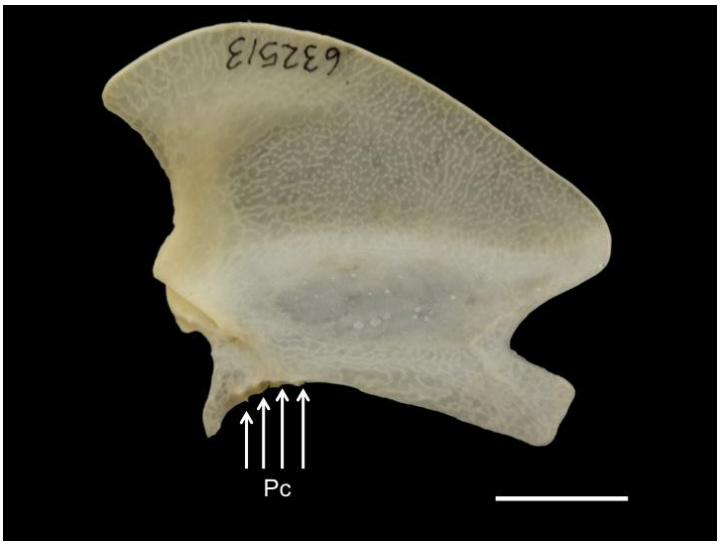


Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Hemiprocne mystacea USNM560828 (direita)

Todas as famílias de Caprimulgiformes apresentam incisuras na margem caudal do esterno, exceto Aegothelidae. Aquela família, no entanto, apresenta grandes fenestras, a exemplo dos Apodidae e Hemiprocnidae.

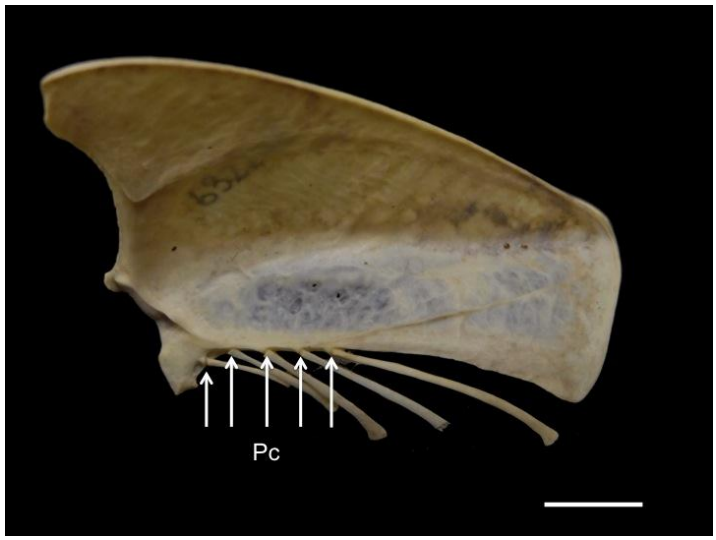
91. Esterno; margem lateral (*margo costalis [lateralis] sterni*); número de processos costais (*processus costalis*) (IC = 1)

(0) quatro ou menos



Chordeiles minor USNM632513

(1) cinco ou mais



Hirundapus caudacutus USNM632245

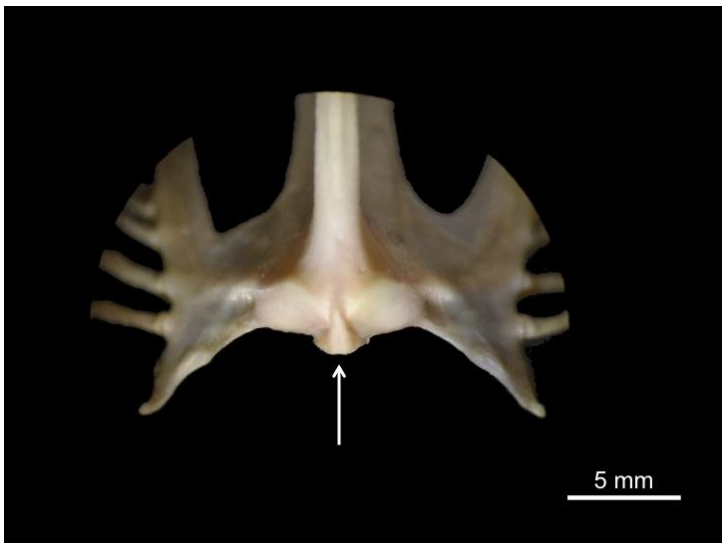
A margem lateral do esterno, em vista lateral, apresenta distintas incisuras e processos, locais de articulação com as costelas. Os Caprimulgiformes apresentam quatro ou menos processos costais, enquanto que os Apodiformes apresentam cinco ou mais.

92. Esterno; rostro esternal (*rostrum sterni*); espinho do rostro esternal (*spina externa rostri*) (IC = 1)

(0) ausente

Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) presente



Collocalia spodiopygia USNM561585

A região da margem cranial é bastante distinto entre Caprimulgiformes e Apodiformes. Nos membros desta última ordem, nota-se um conspícuo espinho no rostro esternal. Essa estrutura, lozalizada entre os sulcos de articulação dos coracóides, é local de inserção de partes da membrana esterno-coraco-clavicular (Baumel & Witmer 1993).

93. Esterno; rostro esternal; sulco articular do coracóide (*sulcus articularis coracoideus*); largura (IC = 1)

(0) largo

Chordeiles acutipennis USNM632513

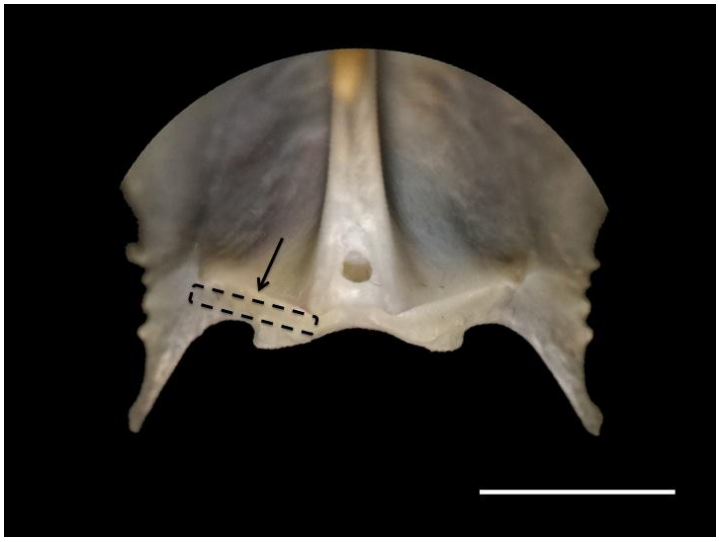
(1) estreito

Collocalia spodiopygia USNM561585

O sulco articular dos coracóides no rostro esternal é bastante distinto entre os Caprimulgiformes e Apodiformes. Naqueles primeiros é largo e amplo, como nas demais aves analisadas, enquanto que nos Apodiformes é bastante estreita.

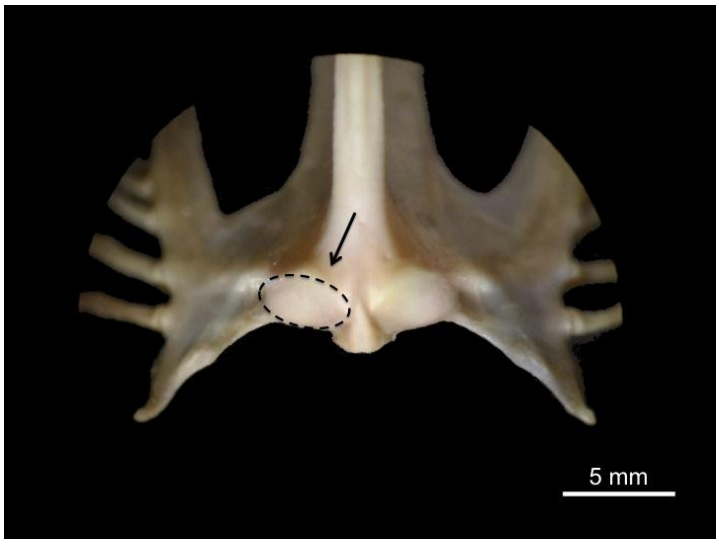
94. Esterno; rostro esternal; sulco articular do coracóide; formato (IC = 1)

(0) estreito e alongado



Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) ovalado



Collocalia spodiopygia USNM561585

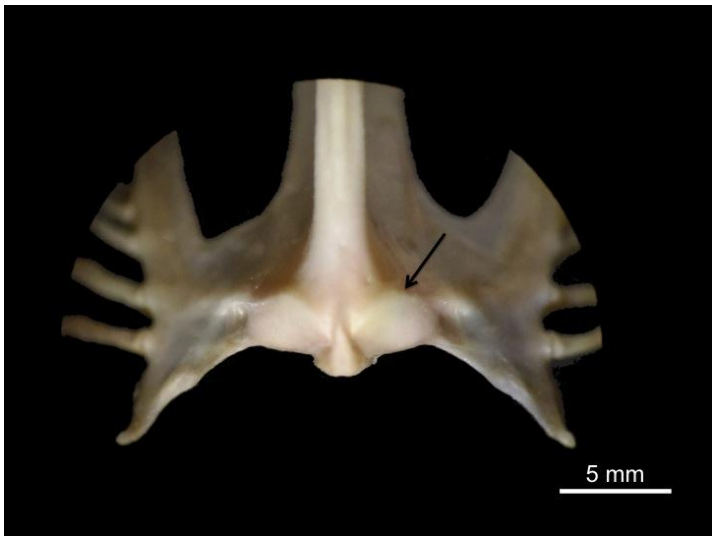
O formato do sulco articular dos coracóides é também bastante peculiar nos Apodiformes, apresentando formato ovalado, enquanto que os demais grupos analisados é estreito e alongado.

95. Esterno; rostro esternal; crista dorsalmente ao sulco articular do coracóide (IC = 1)

(1) presente

Hemiprocne longipennis MCZ131166

(1) ausente

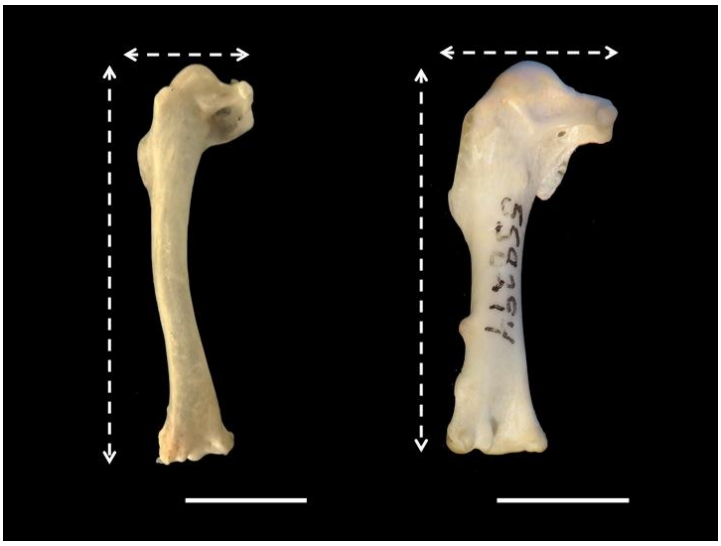


Collocalia spodiopygia USNM561585

No rostro esternal, caudalmente às faces de articulação dos coracóides, as famílias Caprimulgiformes e os Hemiprocnidae, bem como os grupos externos-analisados, apresentam uma conspícua crista, a qual está ausente em Apodidae e Trochilidae.

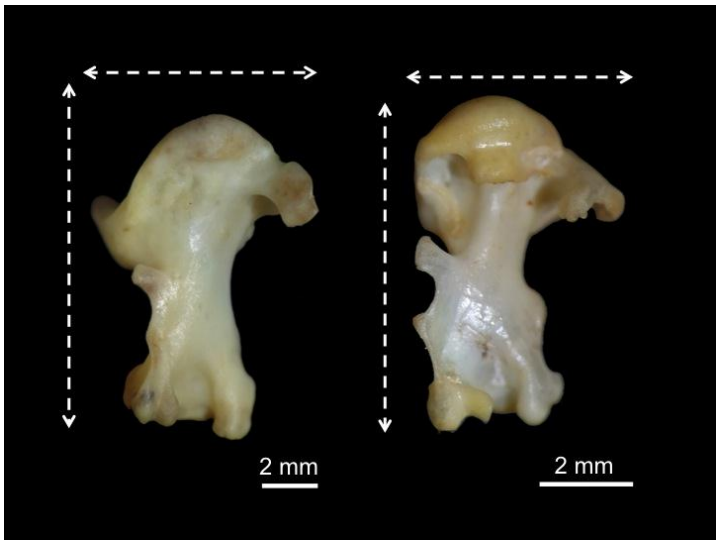
96. Úmero (*humerus*); comprimento do osso, em relação à largura da extremidade proximal (*extremitas proximalis humeri*) (IC = 1)

(0) longo



Antrostomus ridgwayi UMMZ210517 (esquerda)
Hemiprocne mystacea USNM558294 (direita)

(1) curto

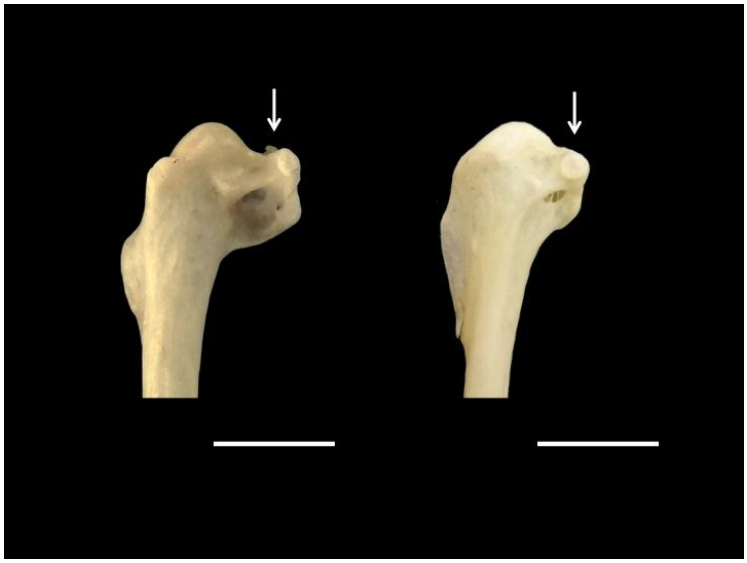


Aeronautes sexatalis USNM554224 (esquerda)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

O osso úmero apresenta variações importantes entre as aves caprimulgiformes e apodiformes. Em Apodidae e Trochilidae, aquele osso é assaz curto comparado aos demais grupos, inclusive aos Hemiprocnidae. Entre as famílias de Caprimulgiformes observa-se somente variações menores naquele osso.

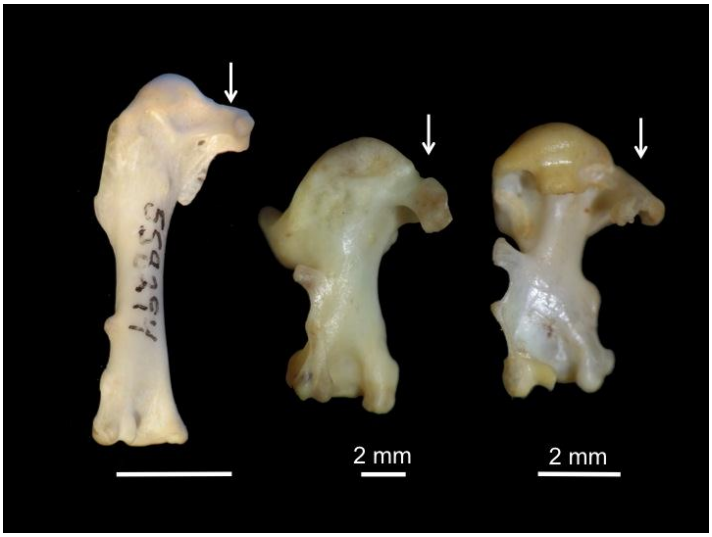
97. Úmero; extremidade proximal; tubérculo ventral (*tuberculum ventrale*) (IC = 1)

(0) proporcionalmente mais curto



Antrostomus ridgwayi UMMZ210517 (esquerda)
Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (direita)

(1) proporcionalmente mais longo

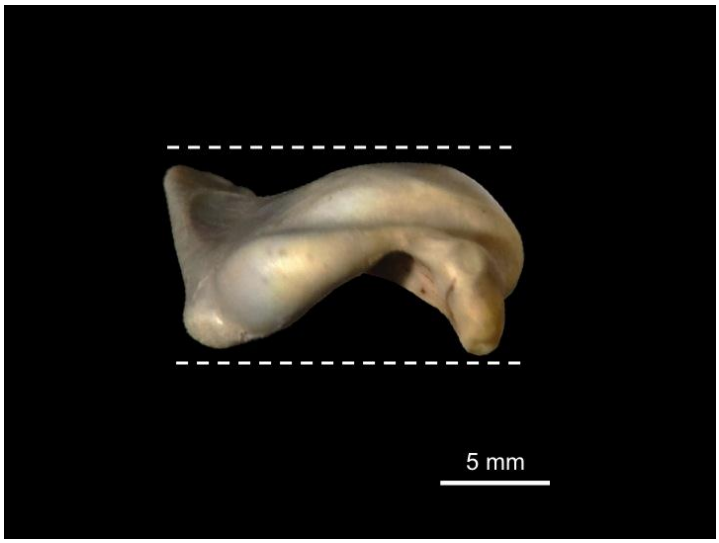


Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)
Aeronautes sexatalis USNM554224 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

O tubérculo ventral, na extremidade proximal do úmero, é notavelmente mais alongado nas famílias apodiformes comparado às famílias caprimulgiformes.

98. Úmero; extremidade proximal em aspecto frontal; tubérculo ventral e crista deltopectoralis (IC = 1)

(0) curtos



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) longos

Hemiprocne mystacea USNM558294

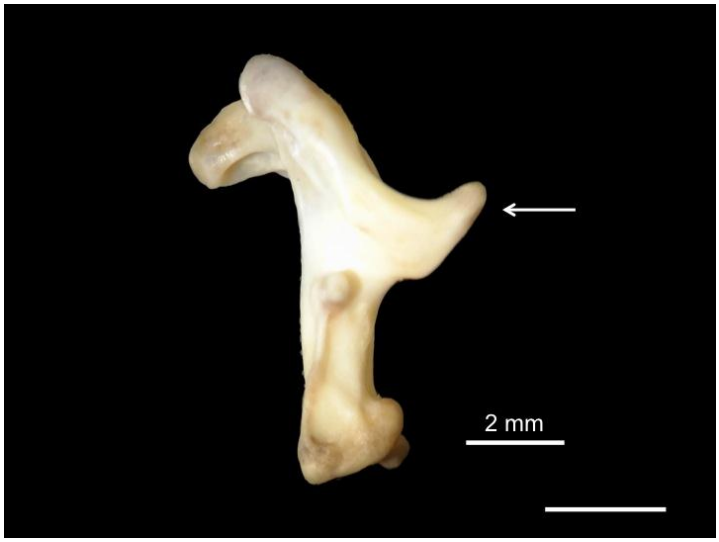
Em aspecto frontal da extremidade proximal do úmero, nota-se que o tubérculo ventral e a crista deltopeitoral são mais longos nos apodiformes, enquanto que nos caprimulgiformes e demais grupos estudados apresenta um padrão semelhante, onde a crista e o tubérculo ventral estão alinhados com a face dorsal e ventral do *caput humeri*, respectivamente.

99. Úmero; extremidade proximal; crista deltopeitoral (*crista deltopectoralis*) (IC =1)

(0) larga e ampla

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) estreita e afilada



Aeronautes sexatalis USNM554224

A crista deltopeitoral apresenta um formato usual, alongado e achatado entre os caprimulgiformes e demais grupos analisados. Entretanto, em Apodidae e Trochilidae a crista apresenta um formato alongado e afilado bastante característico. Nas aves em geral, aquela crista, como o próprio nome alude, é local de inserção dos músculos peitoral (*m. pectoralis*) e deltóide maior (*m. deltoideus major*), inseridos em faces opostas da crista; desta forma, a configuração daqueles músculos nos Apodidae e

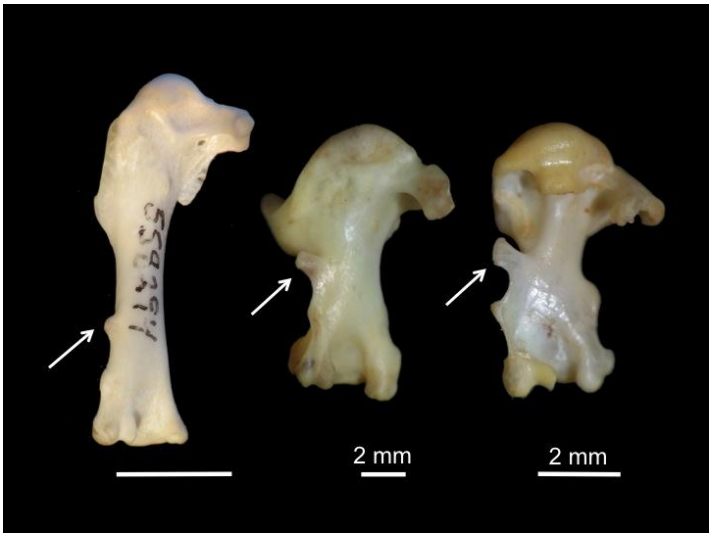
Trochilidae devem ser melhor estudados, dada à peculiar conformação da crista deltopeitoral.

100. Úmero; extremidade distal (*extremitas distalis humeri*); processo do músculo extensor carpal radial (*m. extensor carpi [metacarpi] radialis*) (IC = 1)

(0) ausente

Antrostomus ridgwayi UMMZ210517 (esquerda)
Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (direita)

(1) presente



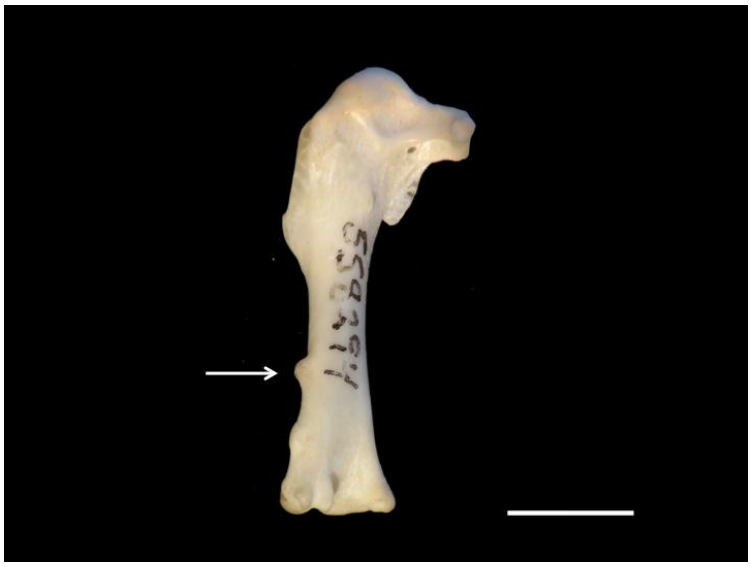
Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)
Aeronautes sexatalis USNM554224 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

O processo do músculo extensor carpal radial é bastante desenvolvido nas famílias apodiformes, uma característica peculiar daqueles grupos. Aquele músculo se insere no

processo extensor do osso metacarpal alular (Baumel e Witmer 1993), e é discutido em detalhes por Zusi & Bentz (1982).

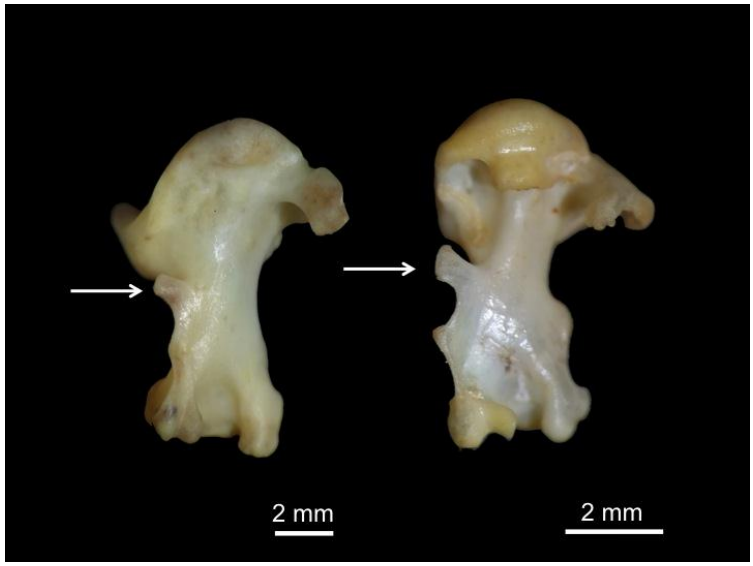
101. Úmero; extremidade distal; processo do músculo extensor carpal radial, referido no caráter anterior; tamanho (IC = 1)

(0) curto



Hemiprocne mystacea USNM558294

(1) robusto



Aeronautes sexatalis USNM554224 (esquerda)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

O processo do músculo extensor carpal radial varia bastante entre os apodiformes e dentro de cada família daquela ordem (Zusi & Bentz 1982, obs. pess.). Entretanto,

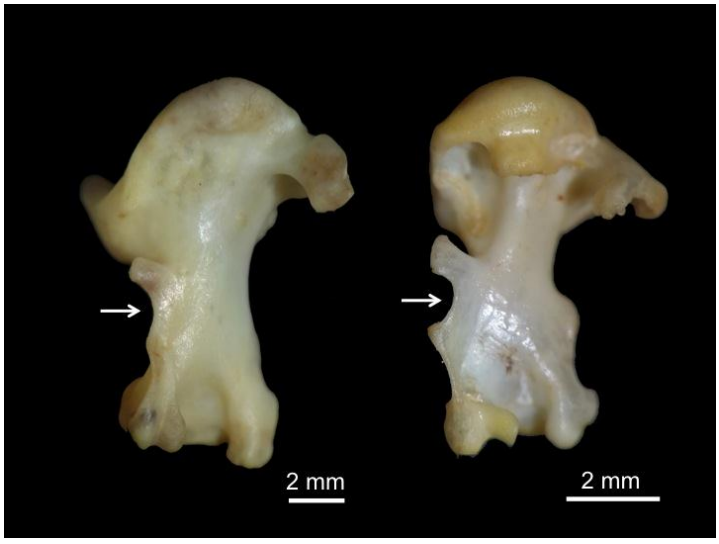
observa-se que aquele processo é mais desenvolvido em Apodidae e Trochilidae, comparativamente aos Hemiprocnidae.

102. Úmero; extremidade distal; crista ventralmente ao processo extensor do musculo radial (IC = 1)

(0) ausente

Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)

(1) presente

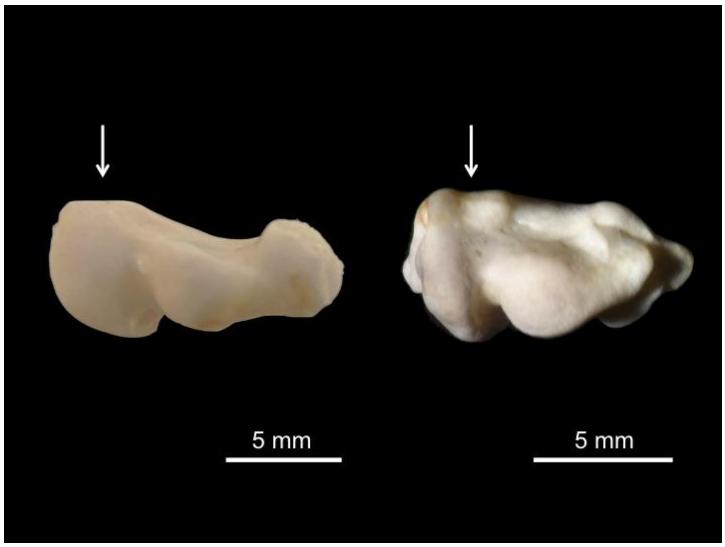


Aeronautes sexatalis USNM554224 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

As famílias Apodidae e Trochilidae apresentam uma crista ventralmente ao processo extensor do músculo carpal radial, ausente em Hemiprocnidae.

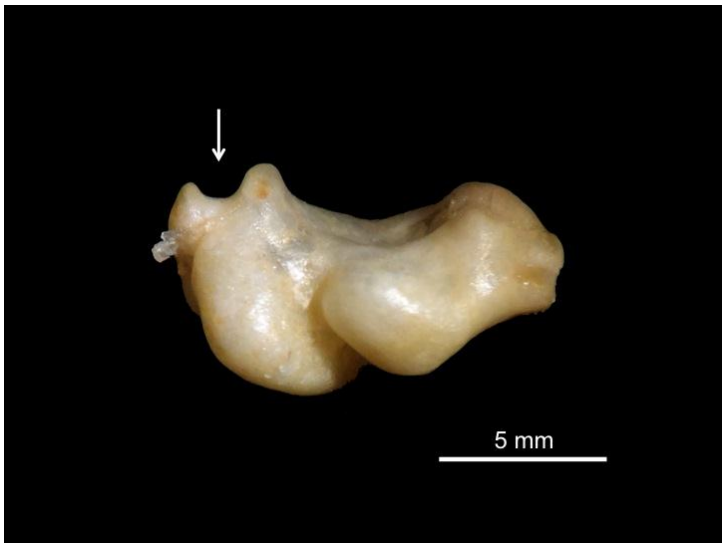
103. Úmero; extremidade distal; sulco escápulo-tricipital (*sulcus scapulotricipitalis*) (IC = 1)

(0) raso



Podargus papuensis USNM614956 (esquerda)
Steatornis caripensis USNM560206 (direita)

(1) profundo

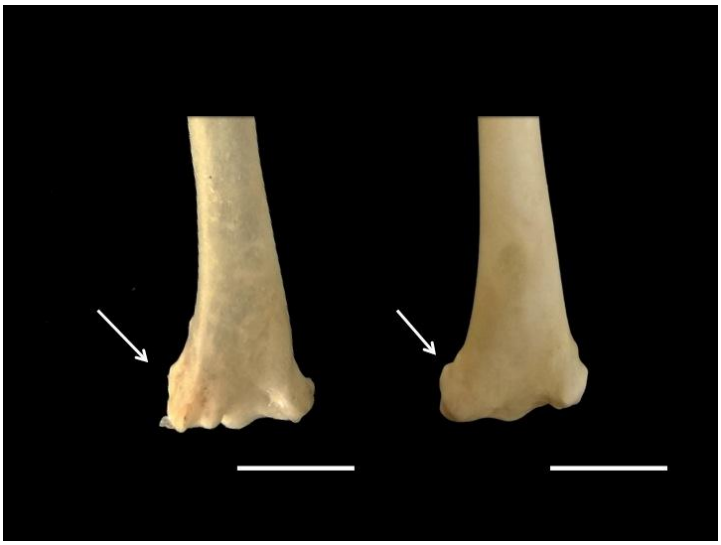


Antrostomus ridgwayi UMMZ210517

O sulco escápulo-tricipital, localizado na extremidade distal do úmero, é local de passagem de tendões do complexo muscular tríceps braquial. Nas famílias Nyctibiidae, Caprimulgidae, Aegothelidae e nos Apodiformes é relativamente profundo, comparativamente a Podargidae e Steatornithidae e os demais grupos estudados.

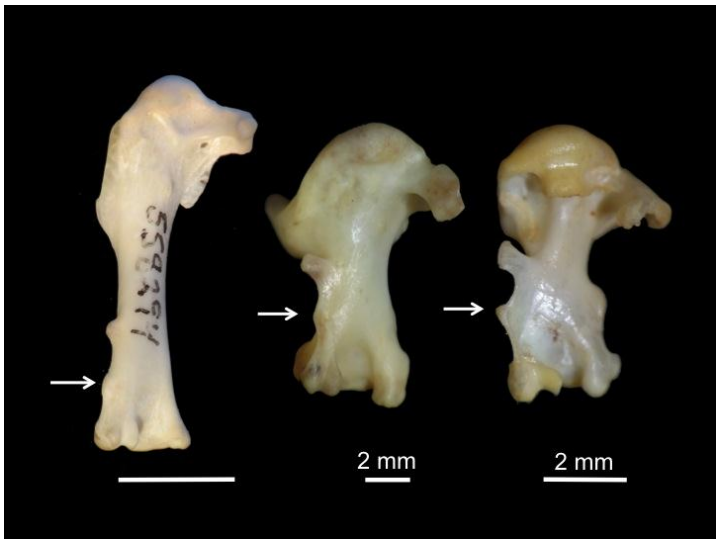
104. Úmero; extremidade distal; tubérculo do músculo tensor propatagial (*m. tensor propatagialis pars brevis*) (IC = 1)

(0) curto e mais ventral



Antrostomus ridgwayi UMMZ210517 (esquerda)
Rigidipenna inexpectata FLMNH40210 (direita)

(1) mais robusto e mais dorsalmente



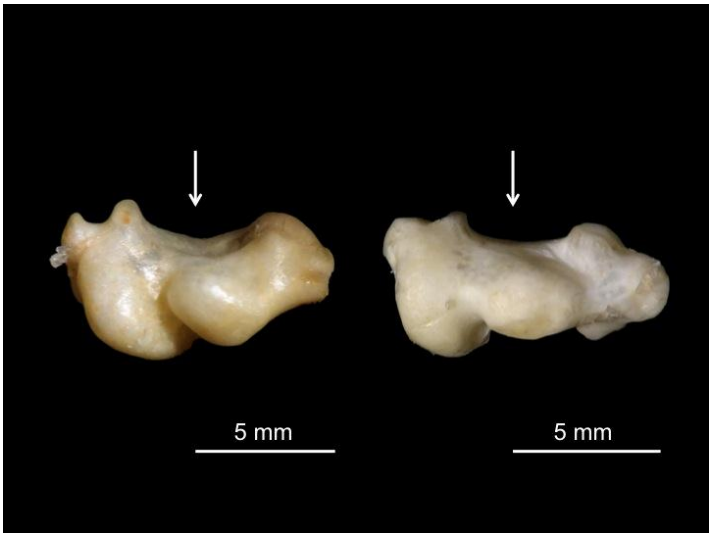
Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)
Aeronautes sexatalis USNM554224 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

O tubérculo do músculo tensor propatagial nos grupos analisados é curto e indistinguível, devido principalmente à sua proximidade com o epicôndilo dorsal do úmero. Contudo, nos apodiformes aquele processo é localizado em posição mais proximal, sendo mais conspícuo que nas demais famílias. Aquele músculo parece desempenhar papel importante tanto na flexão quanto da asa quanto no suporte da

membrana propatagial da asa quando estendida (Zusi & Bentz 1982). Esse processo é ainda denominado de tubérculo pronator por Zusi (2013).

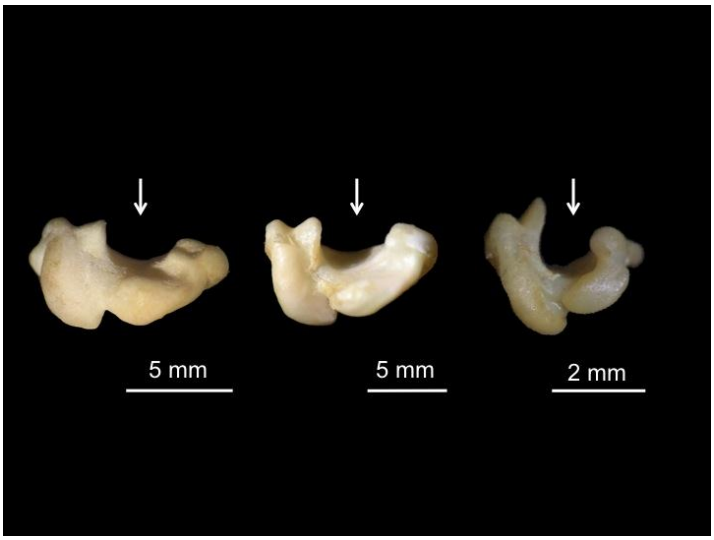
105. Úmero; extremidade distal; sulco úmero-tricipital (IC = 1)

(0) raso



Antrostomus ridgwayi UMMZ210517 (esquerda)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

(1) profundo



Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)
Apus pallidus USNM490462 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

Entre as famílias caprimulgiformes e apodiformes, observa-se uma notável distinção quanto à profundidade do sulco úmero-tricipital. Aquele sulco, juntamente com o sulco escápulo-tricipital, posicionado lateralmente, é local de passagem de

tendões o complexo muscular tríceps braquial. Nos apodiformes, o sulco úmero-tricipital é bastante profundo, com uma conformação bastante peculiar, enquanto em todos demais grupos o sulco é raso.

106. Ulna (*ulna*); comprimento em relação à largura (IC = 1)

(0) longa

Aegotheles crinifrons USNM560816 (direita)

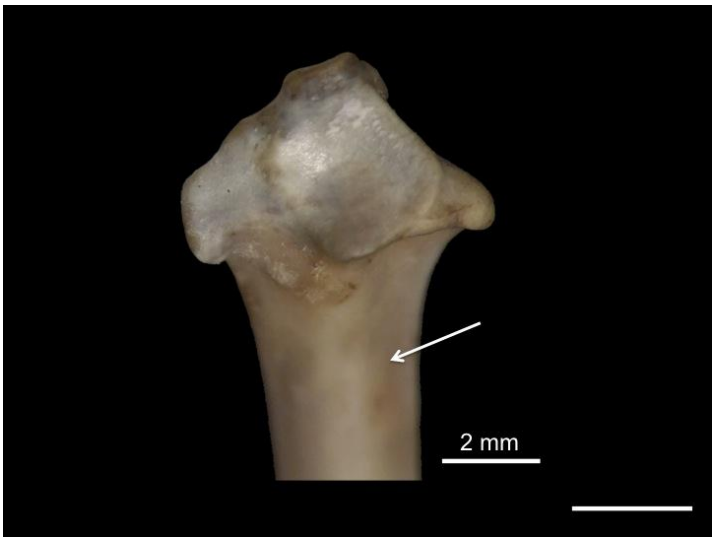
(1) curta

Streptoprocne zonaris USNM614120

A ulna apresenta um formato bastante peculiar nas famílias apodiformes, sendo relativamente curta, mais larga e robusta em comparação aos demais grupos, e sem apresentar a curvatura natural que os outros grupos apresentam.

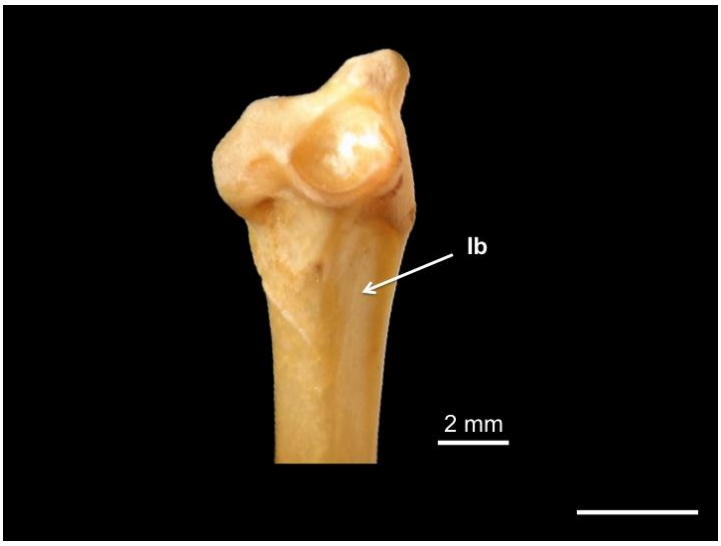
107. Ulna (*ulna*); extremidade proximal (*extremitas proximalis*); impressão do músculo baquial (*impressio m. brachialis*) (IC = 1)

(0) inconspícuo



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) conspícuo

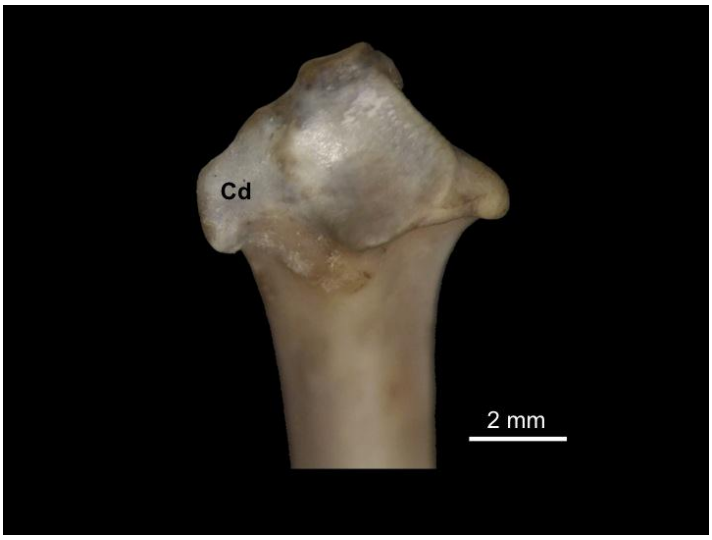


Lyncornis macrotis USNM431311

Na extremidade proximal da ulna, ventralmente à cótila ventral, nota-se o local de inserção do músculo braquial. Nas famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, a impressão do músculo braquial é mais pronunciada que nos demais grupos estudados.

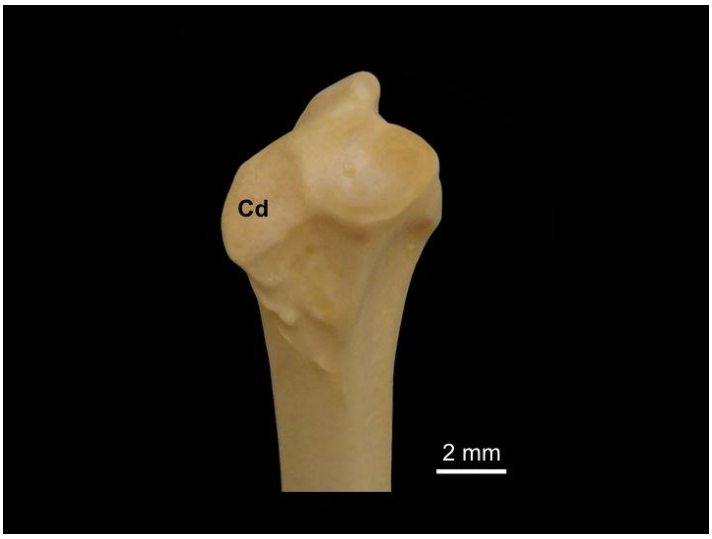
108. Ulna; extremidade proximal; processo cotilar dorsal (*processus cotylaris dorsalis*) (IC = 1)

(0) largo lateralmente



Aegotheles crinifrons USNM560816

(0) curto lateralmente

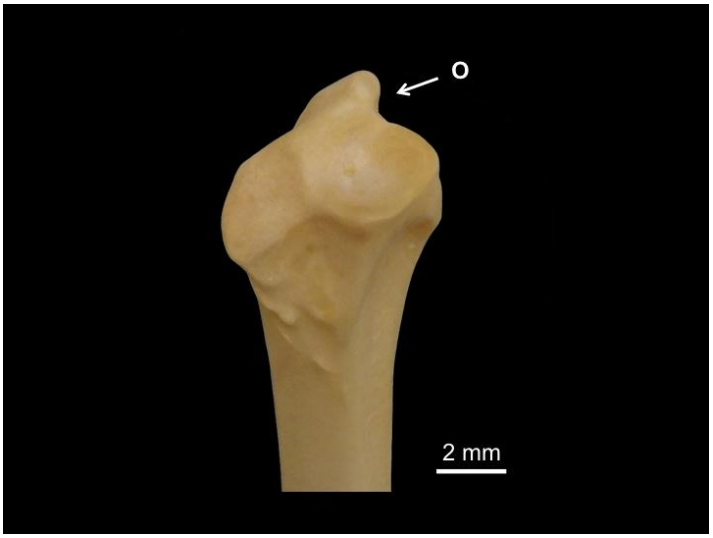


Nyctibius grandis USNM623085

A cótila dorsal da extremidade proximal da ulna, juntamente com a cótila dorsal, maior, é local de articulação com os côndilos dorsal e ventral, respectivamente, do úmero. Na maioria dos grupos analisados, a cótila dorsal apresenta um processo cotilar dorsal expandido lateralmente, exceto em Nyctibiidae e Caprimulgidae, nas quais o processo cotilar é curto lateralmente.

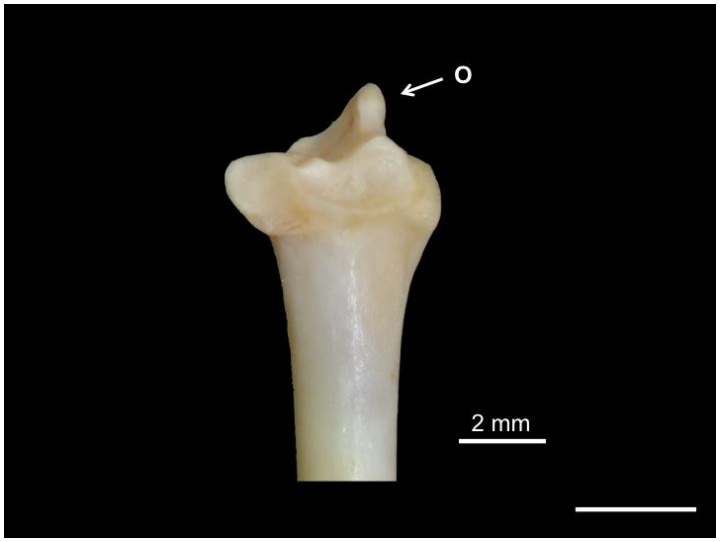
109. Ulna; extremidade proximal; olécrano (*olecranon*) (IC = 1)

(0) largo



Nyctibius grandis USNM623085

(1) estreito

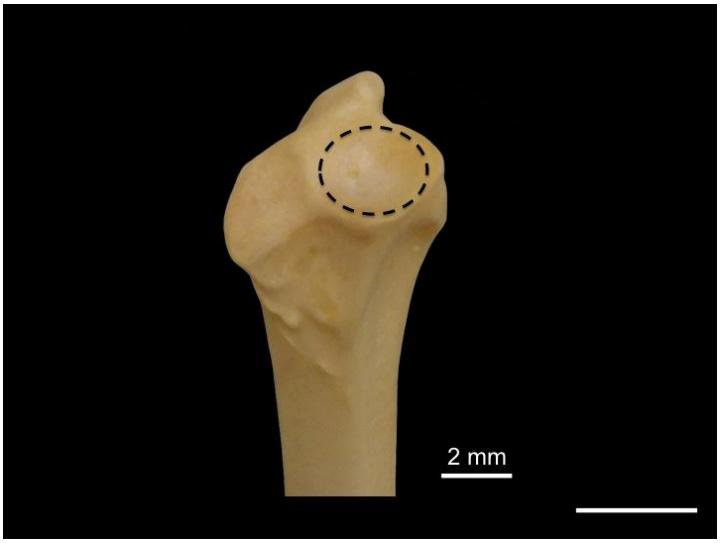


Aeronautes sexatalis USNM554224

Na extremidade proximal da ulna, localiza-se o olécrano, estrutura que é local de inserção do músculo humerotríceps e de articulação com o úmero. Em todos os caprimulgiformes, apodiformes e demais grupos estudados, o olecrano apresenta formato robusto, com exceção de Apodidae e Trochilidae, nas quais oolécrano apresenta forma mais afilada.

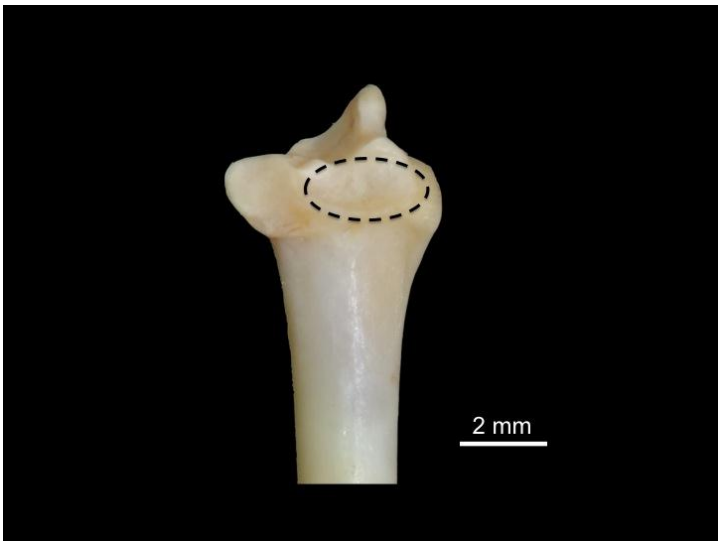
110. Ulna; extremidade proximal; cótila ventral (*cotyla ventralis*); formato (IC = 1)

(0) circular



Nyctibius grandis USNM623085

(1) ovalado

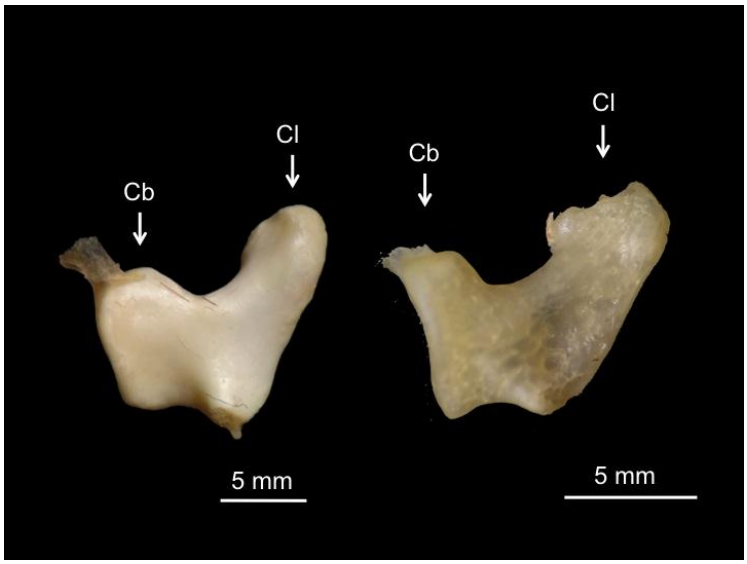


Aeronautes sexatalis USNM554224

A cótila ventral da extremidade proximal da ulna em todos os caprimulgiformes e demais grupos analisados apresenta formato circular aproximado, exceto em Apodidae e Trochilidae, nas quais a cótila apresenta formato ovalado, alongado lateralmente.

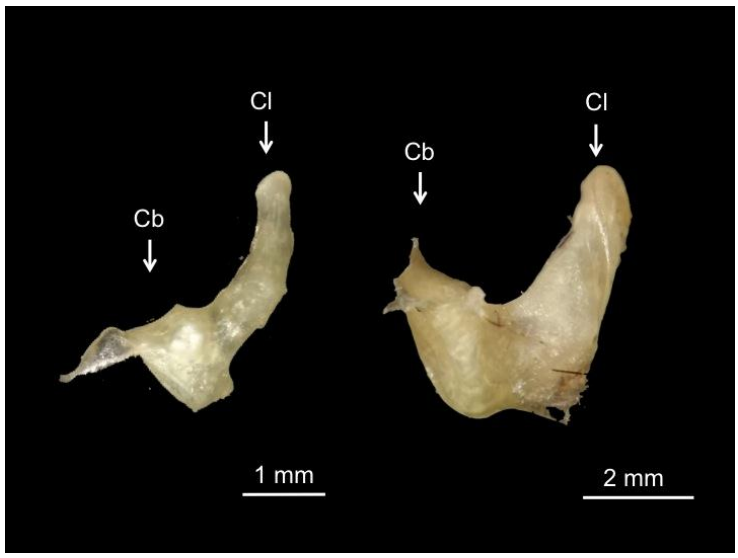
111. Osso carpo radial (*Os carpi radiale*); comprimento do crus longo (*crus longum*) em relação ao crus breve (*crus breve*) (IC = 1)

(0) pouco mais longo



Nyctibius griseus USNM623033 (esquerda)
Hydropsalis cayennensis USNM632382 (direita)

(1) bastante mais longo



Ramphodon naevius USNM562759 (esquerda)
Cypseloides phelpsi USNM622775 (direita)

Carpo ulnar é um osso pequeno localizado no ângulo caudal da região do punho das aves e na maioria dos grupos possui uma característica configuração em "U" aproximado. No entanto, nos Apodiformes o crus longo (*crus longum*), que é o ramo maior do osso carpo ulnar, é bastante mais longo que o crus breve (*crus breve*), o ramo

mais curto daquele osso. Em Trochilidae aquele osso é ainda mais modificado, apresentando o crus breve praticamente ausente.

112. Ossos carpais (*Ossa carpi*); carpometacarpo (*carpometacarpus*); falange digital maior (*phalanx digiti proximalis majoris*) protuberância metacarpal (*protuberantia metacarpalis*); comprimento (IC = 1)

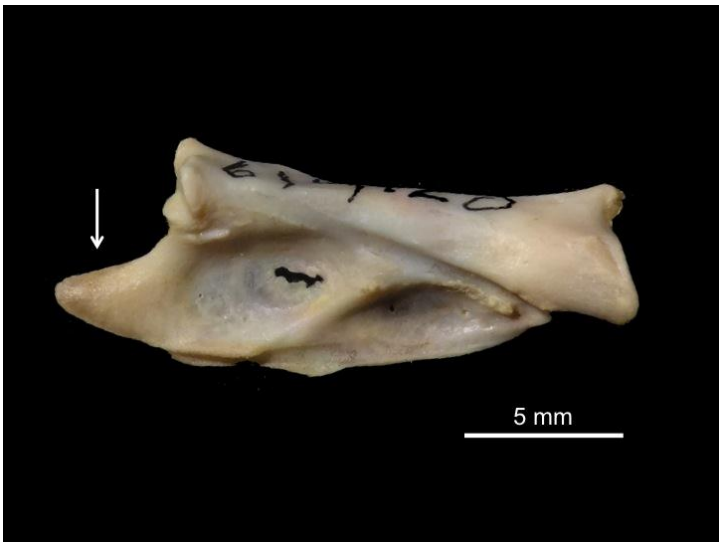
(0) curta

Podargus strigoides USNM492463

(1) média

Nyctibius griseus USNM623033

(2) longa

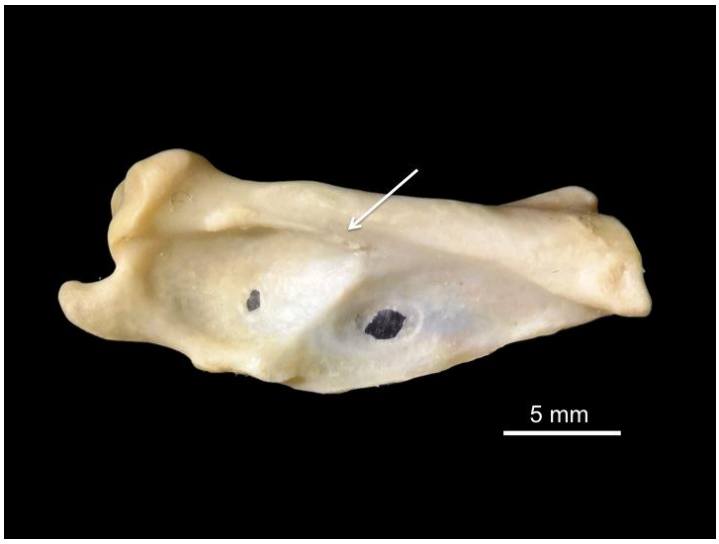


Streptoprocne zonaris USNM614120

Entre as famílias caprimulgiformes e apodiformes, a região distal da falange digital maior apresenta uma protuberância metacarpal que varia em forma e principalmente comprimento. Em Podargidae e Steatornithidae é bastante curta, praticamente ausente. Em Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, a protuberância apresenta um comprimento médio, enquanto que Hemiprocnidae, Apodidae e Trochilidae apresentam aquela protuberância bastante pronunciada.

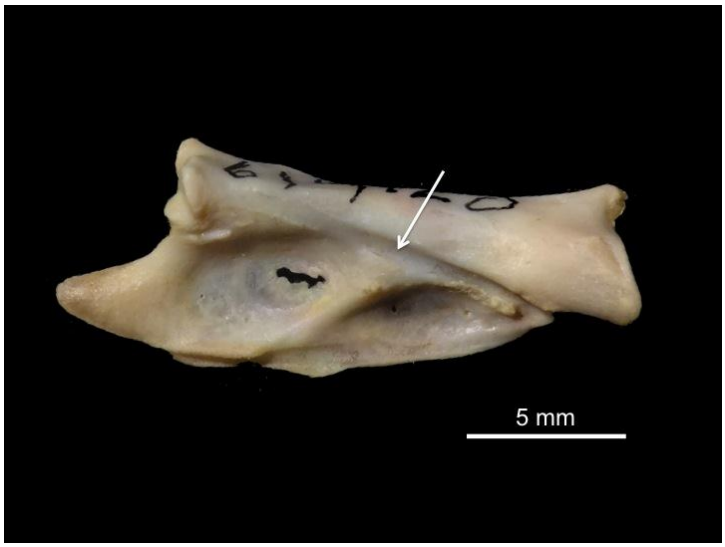
113. Falange digital maior; presença de um sulco longitudinal e oblíquo (IC = 1)

(0) ausente ou pouco conspícuo



Nyctibius griseus USNM623033

(1) conspícuo

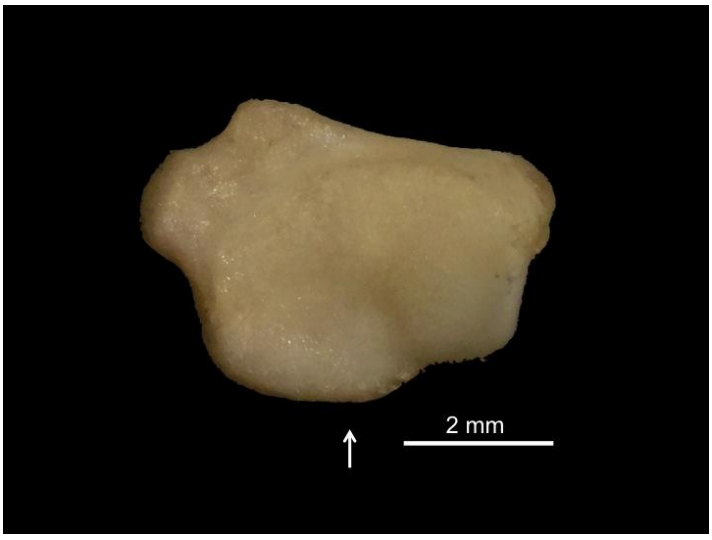


Streptoprocne zonaris USNM614120

A falange distal maior apresenta um sulco que se estende em ângulo oblíquo no eixo longitudinal daquele osso. Nos caprimulgiformes o sulco é ausente ou pouco conspícuo, enquanto que nos apodiformes é bastante conspícuo.

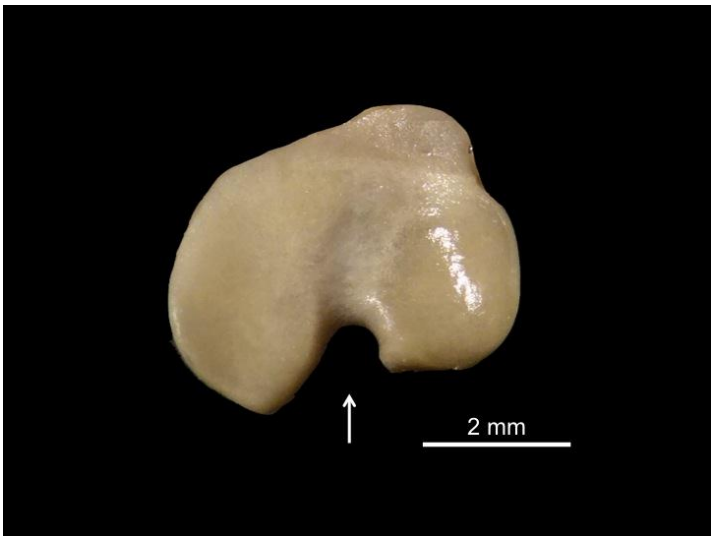
114. Falange digital maior; face articular metacarpal (*facies articularis metacarpalis*); incisura ventral (IC = 1)

(0) ausente



Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) presente

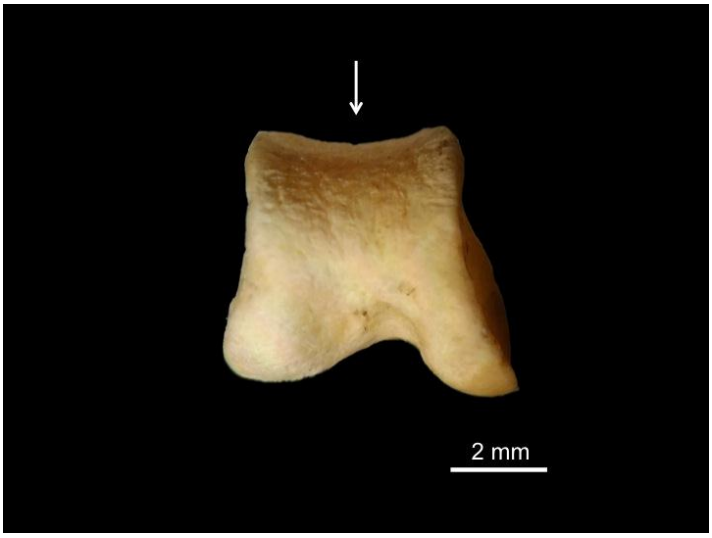


Streptoprocne zonaris USNM614120

A face articular metacarpal da falange digital maior apresenta forma circular aproximada em todos os grupos estudados. Nas famílias apodiformes, nota-se uma proeminente incisura ventral na face articular metacarpal, ausente nos demais grupos.

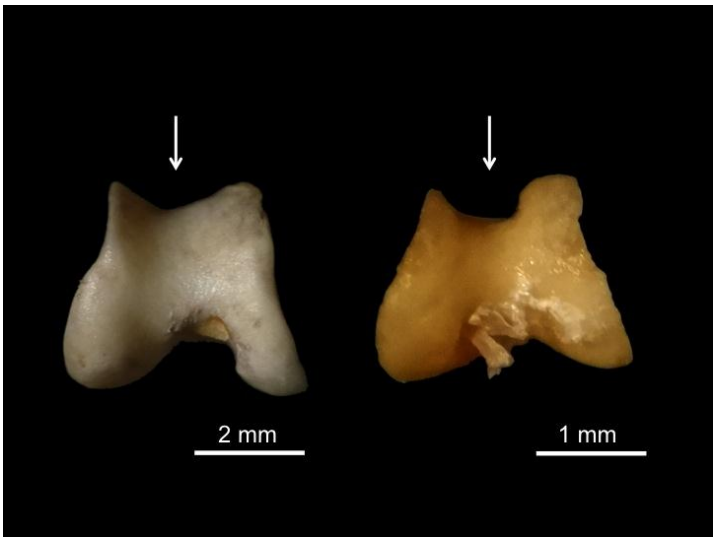
115. Membro inferiores (*Ossa membri pelvici*); Tibiotarso (*tibiotarsus*); extremidade distal (*extremitas distalis tibiotarsi*); tróclea da cartilagem tibial (*trochlea cartilaginis tibialis*), em vista frontal; presença de uma depressão (IC = 1)

(0) rasa



Podargus strigoides USNM492463

(1) profunda

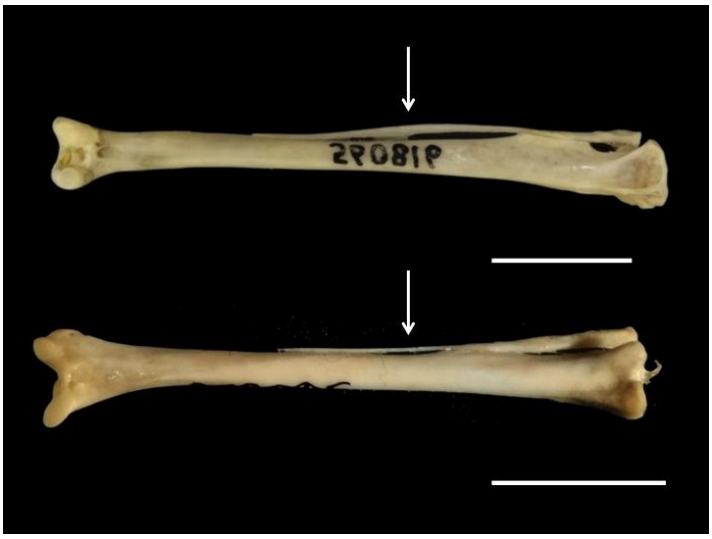


Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda)
Ensifera ensifera USNM428880 (direita)

A extremidade distal do tibiotarso apresenta uma depressão localizada na tróclea da cartilagem distal. Em vista frontal daquela região, observa-se uma leve depressão em Podargidae, Steatornithidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae; nos aegotelídeos e apodiformes essa depressão é mais acentuada.

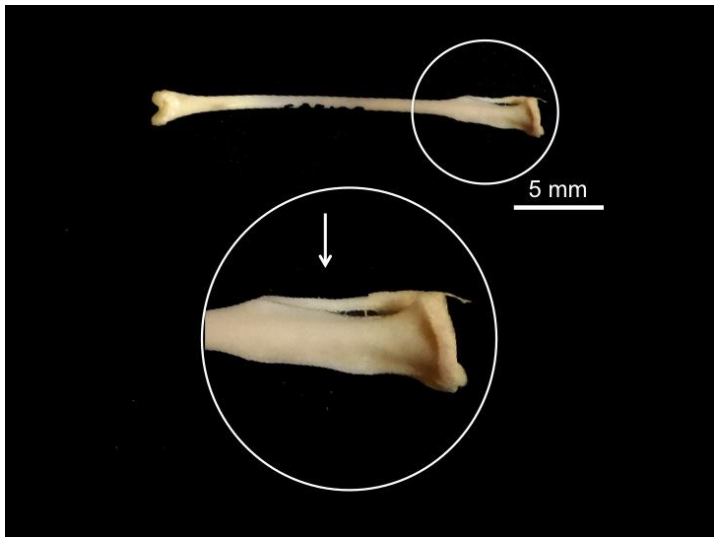
116. Fíbula (*fíbula*); comprimento do osso, com relação à crista fibular do tibiotarso (*crista fibularis*) (IC = 0,25)

(0) longa



Aegotheles crinifrons USNM560816 (acima)
Hemiprocne mystacea USNM560828 (abaixo)

(1) curta



Collocalia spodiopygia USNM561585

A fíbula nas aves é um osso alongado e afilado, articulado à face lateral do tibiotarso, principalmente na extremidade proximal daquele osso. Entre as aves caprimulgiformes e apodiformes, a extremidade distal da fíbula varia quando à sua extensão. Em algumas famílias (Podargidae, Nyctibiidae, Apodidae e Trochilidae) a extremidade distal da fíbula não ultrapassa a crista fibular do tibiotarso, localizada na região mediana daquele osso; nas demais famílias a fíbula é mais longa, ultrapassando a crista fibular do tibiotarso.

117. *Ossa pedis*; tarsometatarso (*tarsometatarsus*); comprimento do osso, relativo à largura (IC = 0,5)

(0) longo

Lyncornis macrotis USNM431311 (acima)
Podargus papuensis USNM614956 (abaixo)

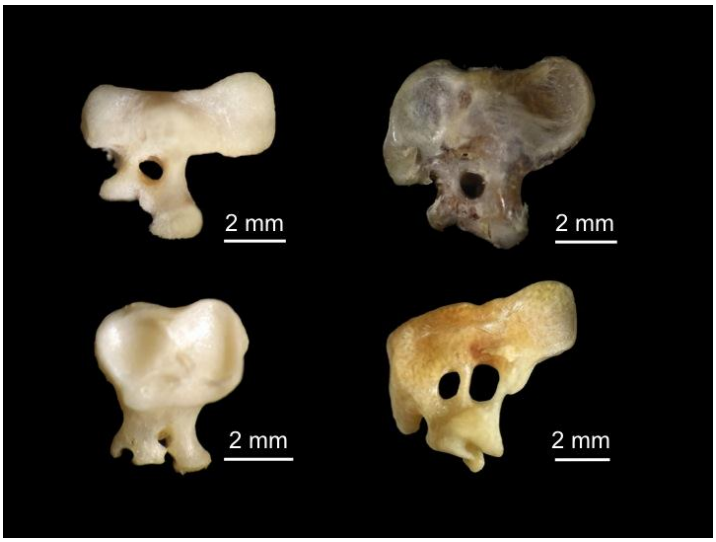
(1) curto

Steatornis caripensis USNM560206 (acima)
Nyctibius grandis USNM623085 (abaixo)

O osso tarsometatarso nos Caprimulgiformes varia pouco quanto à sua conformação geral, exceto no que diz respeito à família Nyctibiidae, na qual aquele osso é extremamente curto e com configuração peculiar e possivelmente relacionado aos hábitos da espécie (ver também capítulo 2). Em Steatornithidae, o osso é também bastante curto comparativamente aos demais grupos analisados.

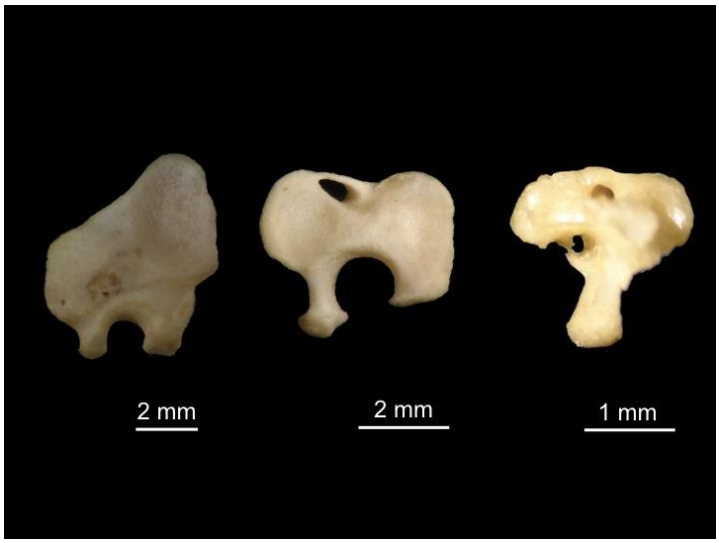
118. Tarsometatarso; extremidade proximal (*extremitas proximalis tarometatarsi*); sulcos e forames hipotarsais (*sulci et canales hypotarsi*) (IC = 0,5)

(0) dois ou três sulcos, sendo um ou mais fechados como um canal



Hemiprocne mystacea USNM560828 (esquerda, acima)
Aegotheles crinifrons USNM560816 (esquerda, abaixo)
Antrostomus vociferus USNM499488 (direita, acima)
Nyctibius grandis USNM623085 (direita, abaixo)

(1) um sulco aberto

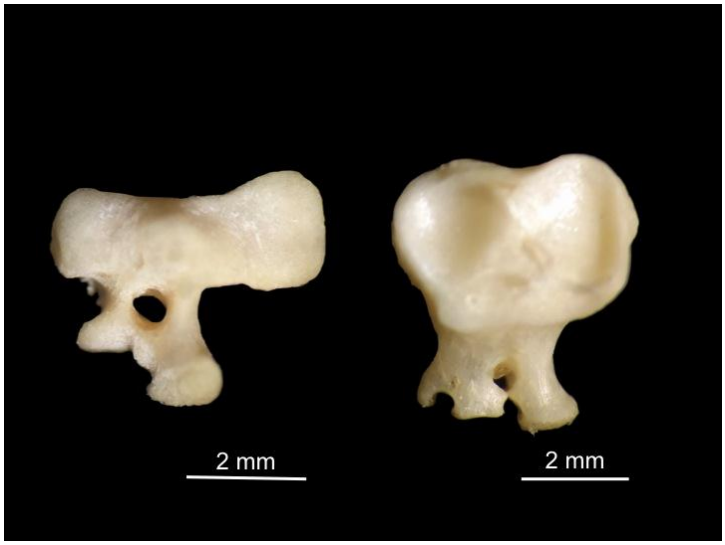


Steatornis caripensis USNM560206 (esquerda)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Coeligena lutetiae USNM501556 (direita)

A extremidade proximal do tarsometatarso nas aves apresenta sulcos e canais onde passam tendões flexores dos dedos (Baumel & Witmer 1993), os quais apresentam diversas conformações entre os grupos (Cracraft & Simpson 1981). Nos grupos estudados, aquela região apresenta padrões dos mais variados, desde um ou dois canais fechados até um sulco único.

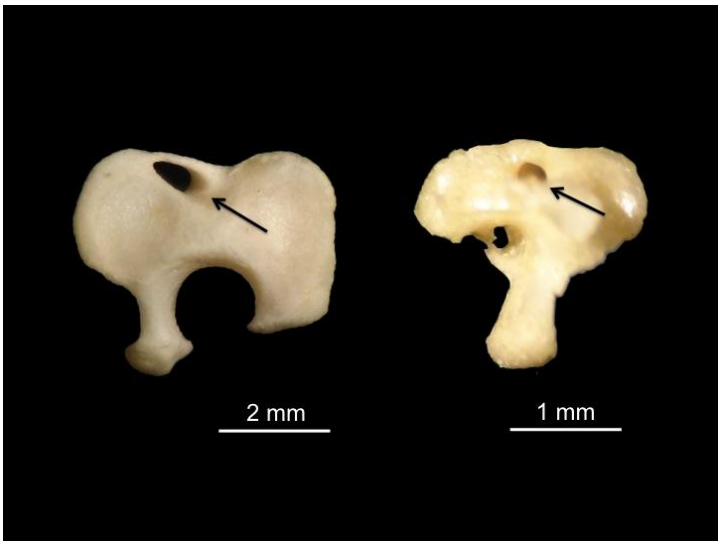
119. Tarsometatarso; extremidade proximal; presença de um forame na eminência intercolitar (*eminentia intercotylaris*) (IC = 1)

(0) ausente



Hemiprocne mystacea USNM560828 (esquerda)
Antrostomus vociferus USNM499488 (direita)

(1) presente



Hirundapus caudacutus USNM632245 (esquerda)
Coeligena lutetiae USNM501556 (direita)

A extremidade proximal do tarsometatarso apresenta um notável forame na eminência intercotilar nos andorinhões (Apodidae) e beija-flores (Trochilidae), o qual está ausente nos demais grupos.

120. Tarsometatarso; extremidade distal (*extremitas distalis tarsometatarsi*); forame vascular distal (*foramen vasculare distale*); tamanho (IC = 1)

(0) reduzido

Lyncornis macrotis USNM431311 (acima)
Podargus papuensis USNM614956 (abaixo)

(0) largo

Aegotheles crinifrons USNM560816 (acima)
Hirundapus caudacutus USNM632245 (centro)
Ensifera ensifera USNM428880 (abaixo)

O forame vascular distal conduz vasos sanguíneos e o tendão do *musculus extensor brevis digiti IV*. Entre os grupos analisados, os aegothelídeos e as famílias apodiformes apresentam o forame relativamente mais largo com relação aos demais grupos.

1.4.2. Análise filogenética

A análise filogenética dos 120 caracteres, dos 9 terminais resultou em uma árvore mais parcimoniosa (L = 158, IC = 0,79, ICR = 0,67, IR = 0,85), cuja topologia pode ser visualizada na figura 11. O número de cada clado encontra-se à frente do seu ramo correspondente, em vermelho. O valor de bootstrap e índice de decaimento de Bremer encontram-se abaixo e acima de cada ramo, respectivamente. Nas figuras 12 a 17 os clados estão demonstrados em maiores detalhes, com as sinapomorfias plotadas nos ramos de cada clado como círculos pretos (caracteres não homoplásticos) e brancos (caracteres homoplásticos), onde o número do caráter encontra-se acima e o estado do caráter abaixo de cada círculo.

Sinapomorfias e clados

Segue abaixo a descrição dos clados e das respectivas sinapomorfias que os sustentam. Caracteres não-homoplásticos são apresentados em negrito e os homoplásticos ambíguos são sublinhados.

Clado 1

CAPRIMULGIFORMES + APODIFORMES

Caracteres: 19(0→1); 47(0→1); 84(0→1)

Três eventos homoplásticos, sendo dois ambíguos, sustentam o clado 1, o qual resgata o monofiletismo do grupo composto pelas ordens Caprimulgiformes e Apodiformes. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 100 e suporte de decaimento de Bremer de 11.

Clado 2

(Podargidae((Caprimulgidae + Nyctibiidae) + (Aegothelidae + APODIFORMES)))

Caracteres: 1(0→1); **4**(0→1); 18(0→1); 71(0→1); 72(0→1) **76**(0→1)

Seis eventos, dois não-homoplásticos e quatro homoplásticos, sendo um ambíguo, sustentam o clado 2 composto pelas famílias Caprimulgiformes e Apodiformes à exceção de Steatornithidae. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 51 e suporte de decaimento de Bremer de 2.

Clado 3

((Caprimulgidae + Nyctibiidae) + (Aegothelidae + APODIFORMES))

Caracteres: **3**(0→1); **13**(0→1); **24**(0→1); **25**(0→1); **27**(0→1); **28**(0→1); 30(0→1); **36**(0→1); **39**(0→1); **43**(0→1); 44(0→1); **49**(0→1); 52(0→1); **53**(0→1); **57**(0→1); **58**(0→1); **61**(0→1); 69(0→1); **70**(0→1); **103**(0→1); **112**(0→1)

Vinte e um eventos, sendo quatro homoplásticos, dois ambíguos e dois não ambíguos, sustentam o clado 3, composto pelas famílias Caprimulgidae, Nyctibiidae, Aegothelidae e a ordem Apodiformes. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 99 e suporte de Bremer de 11.

Clado 4

(Caprimulgidae + Nyctibiidae)

Caracteres: **5**(0→1); **8**(0→1); **10**(0→1); 11(0→1); **12**(0→1);

15(0→1); 16(0→1); **17**(0→1); 18(1→0); **20**(0→1);

21(0→1); **22**(0→1); 33(1→2); **34**(0→1); **37**(0→1);

40(0→1); 41(0→1); **43**(1→2); **45**(0→1); **46**(0→1);

51(0→1); **52**(1→2); **54**(0→1); **55**(0→1); **56**(0→1);

57(1→2); **59**(0→1); **107**(0→1); **108**(0→1)

Vinte e nove eventos, sendo seis homoplásticos e um ambíguo, sustentam o clado 4, composto pelas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 100 e suporte de Bremer de 19.

Clado 5

(Aegothelidae + APODIFORMES)

Caracteres: **2**(0→1); **6**(0→1); **9**(0→1); **23**(0→1); **32**(0→1);

35(0→1); **38**(0→1); **48**(0→1); **50**(0→1); **60**(0→1);

64(0→1); **65**(0→1); **66**(0→1); **67**(0→1); 73(0→1);

75(0→1); **77**(0→1); **78**(0→1); **79**(0→1); **80**(0→1);

84**(**0→1); **87**(0→1); 90(0→1); **115**(0→1); **120**(0→1)

Vinte e cinco eventos, sendo quatro homoplásticos não ambíguos, sustentam o clado 5, composto pela família Aegothelidae e a ordem Apodiformes. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 100 e suporte de Bremer de 18.

Clado 6

APODIFORMES

Caracteres: **2**(1→2); **7**(0→1); 14(0→1); **26**(0→1); **31**(0→1);

42(0→1); 68(0→1); **81**(0→1); **82**(0→1); **83**(0→1);

86(0→1); **91**(0→1); **92**(0→1); **93**(0→1); **94**(0→1);

97(0→1); **98**(0→1); **100**(0→1); **104**(0→1); **105**(0→1);

106(0→1); **111**(0→1); **112**(0→1); **113**(0→1); **114**(0→1)

Vinte e cinco eventos, sendo dois homoplásticos e um ambíguo, sustentam o clado 6, composto pelas famílias da ordem Apodiformes. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 100 e suporte de Bremer de 24.

Clado 7

(Apodidae + Trochilidae)

Caracteres: **63**(0→1); 89(0→1); **95**(0→1); **96**(0→1); **99**(0→1);

101(0→1); **102**(0→1); **109**(0→1); **110**(0→1); 116(0→1);

118(0→1); **119**(0→1)

Doze eventos, sendo três homoplásticos não ambíguos, sustentam o clado 7, composto pelas famílias Apodidae e Trochilidae. Esse clado apresentou valor de bootstrap de 100 e suporte de Bremer de 10.

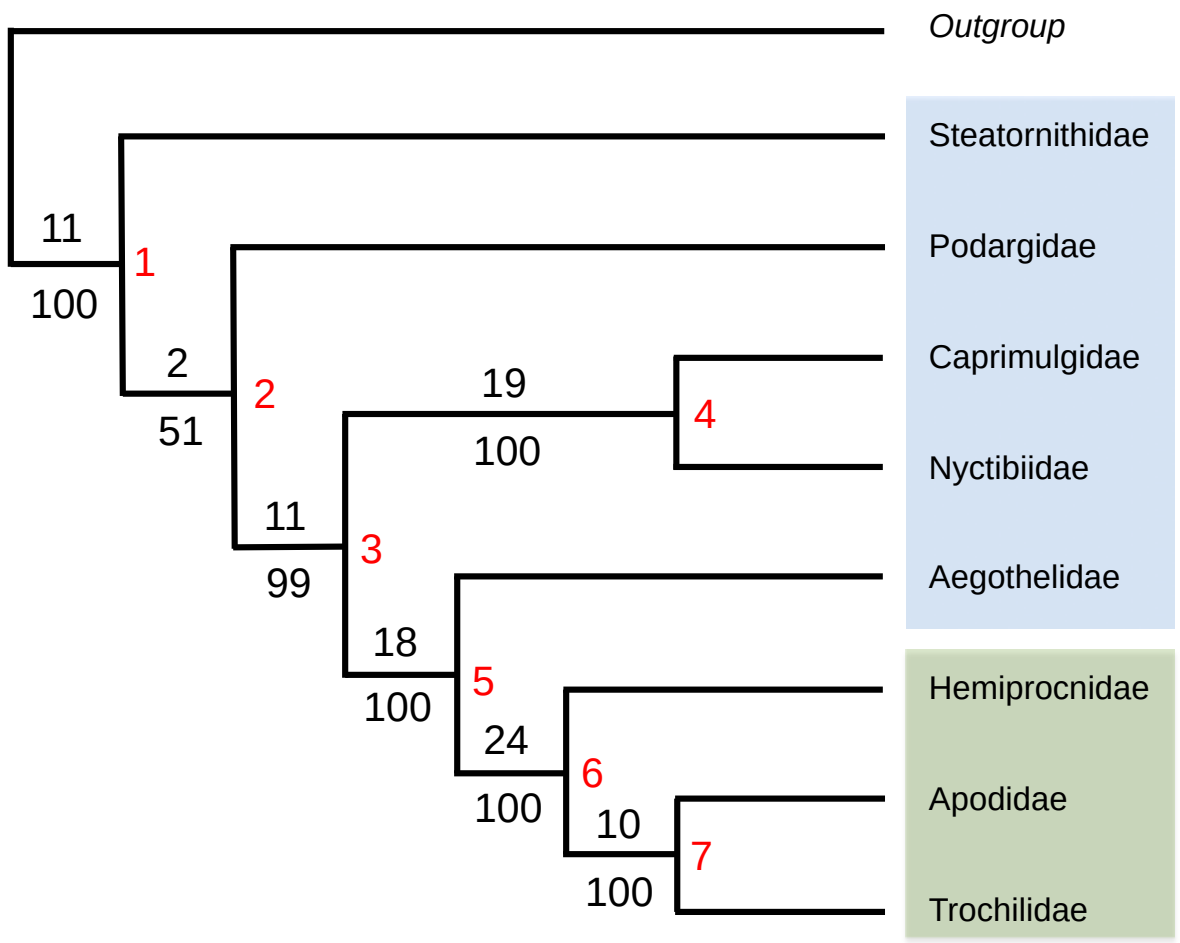


Figura 11. Árvore mais parcimoniosa da análise filogenética de 120 caracteres osteológicos das ordens Caprimulgiformes (azul claro) e Apodiformes (verde claro). Numeração dos ramos mencionada no texto encontra-se em vermelho e valores de Bootstrap e suporte de Bremer encontram-se abaixo e acima de cada ramo, respectivamente.

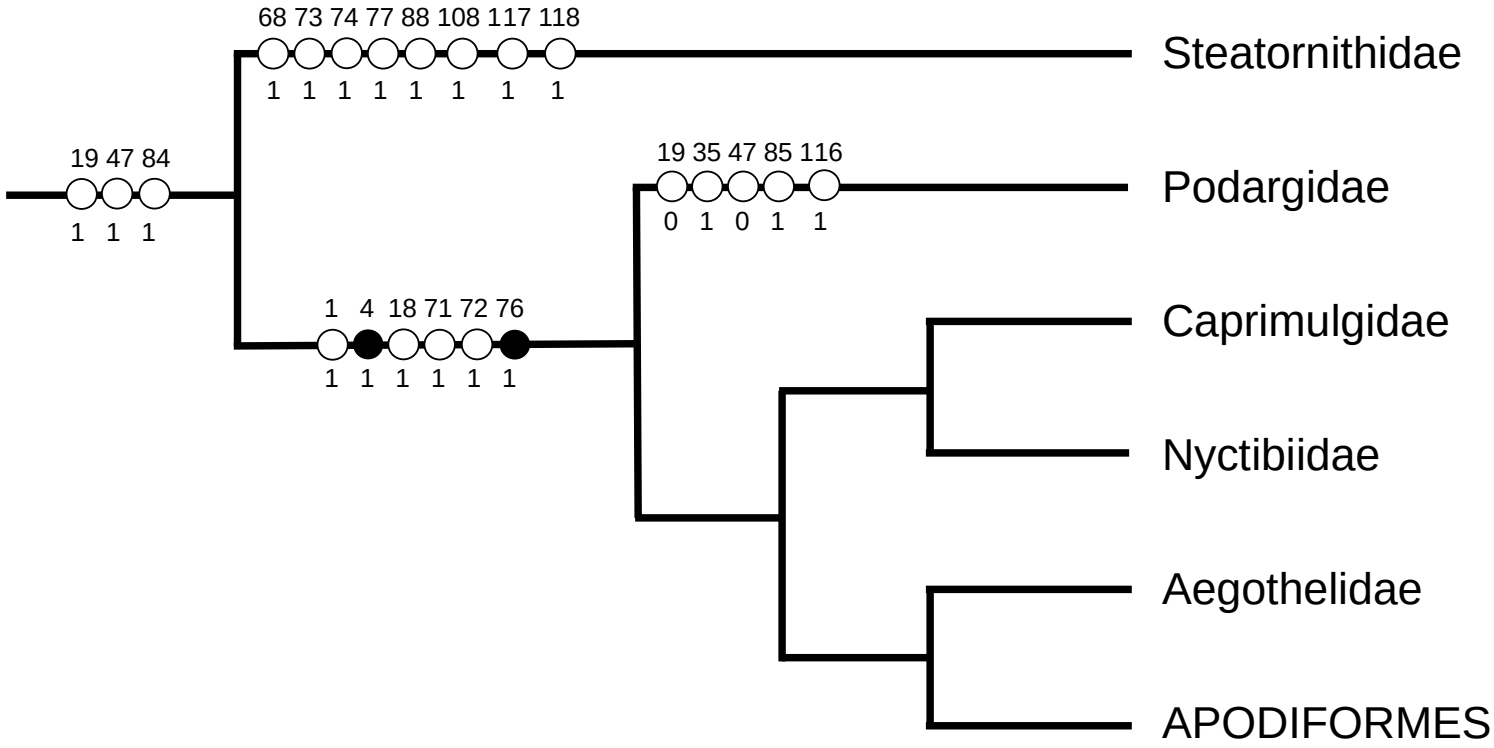


Figura 12. Árvore mais parcimoniosa da análise filogenética das ordens Caprimulgiformes e Apodiformes, com indicação dos caracteres que suportam os ramos mais basais. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo).

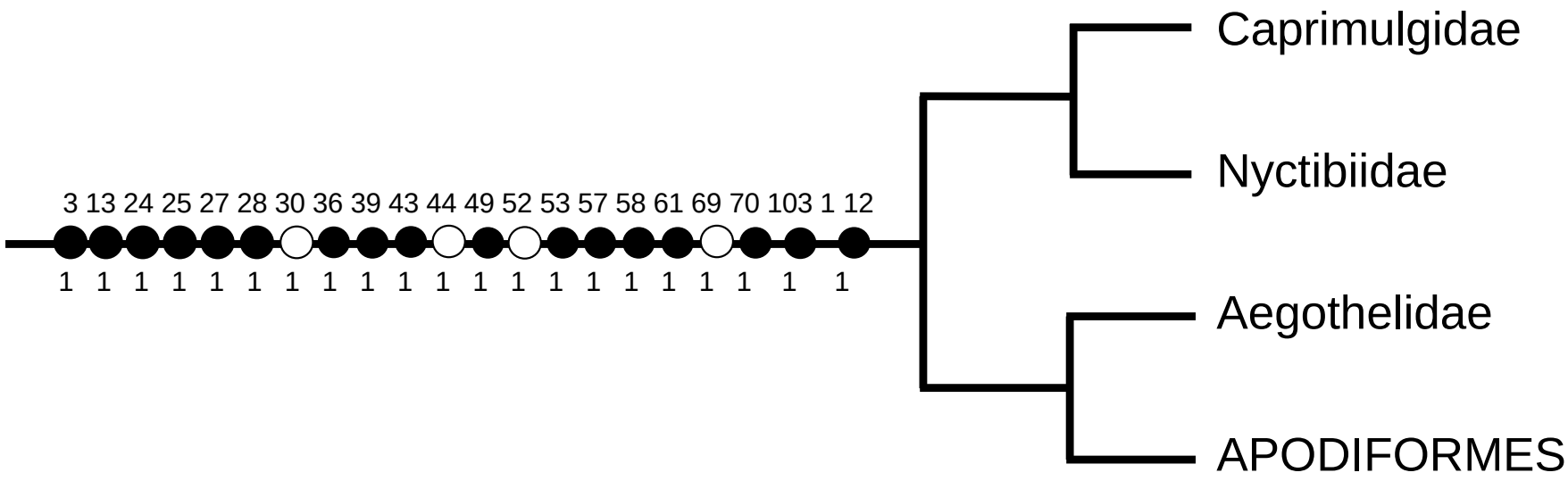


Figura 13. Clado n. 3 indicando o relacionamento das famílias Caprimulgidae, Nyctibiidae, Aegothelidae e a ordem Apodiformes, com indicação dos caracteres que suportam os ramos. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo).

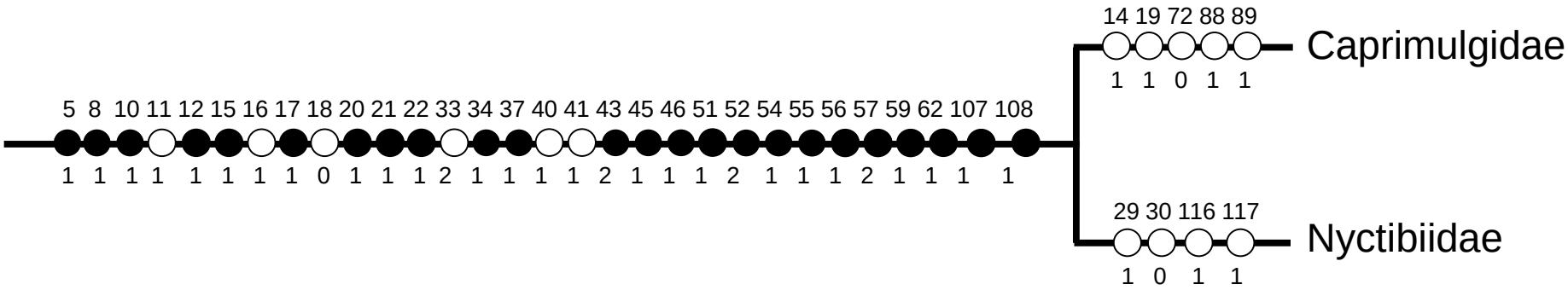


Figura 14. Clado n. 4 indicando o relacionamento entre as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae, com indicação dos caracteres que suportam os ramos. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo).

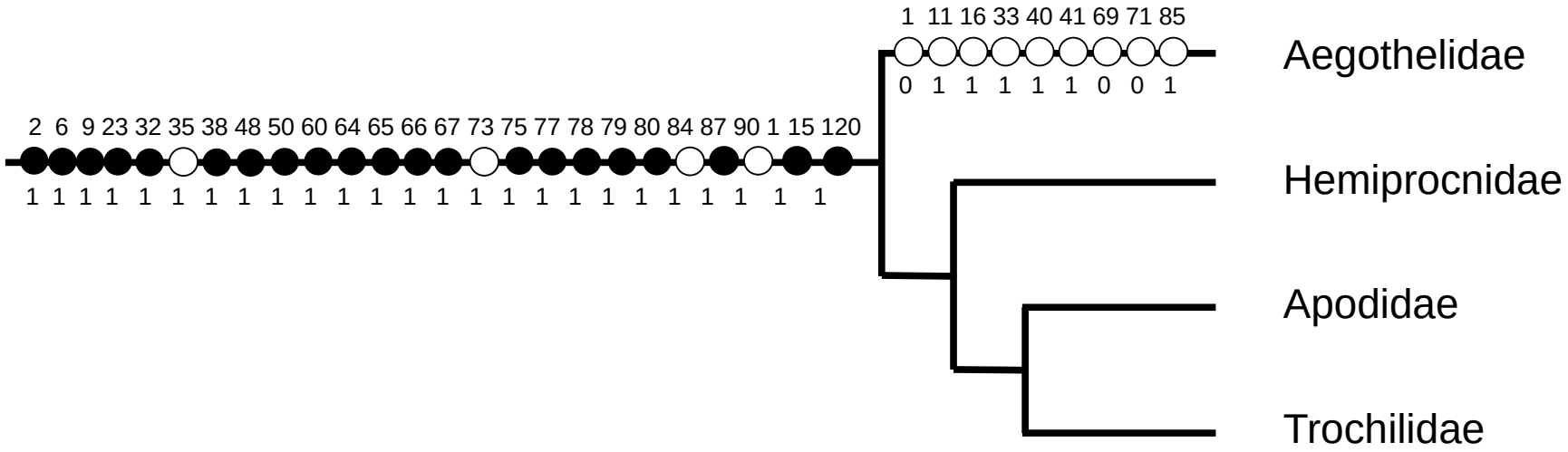


Figura 15. Clado n. 5 indicando o relacionamento da família Aegothelidae com as famílias da ordem Apodiformes, com indicação dos caracteres que suportam os ramos. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo).

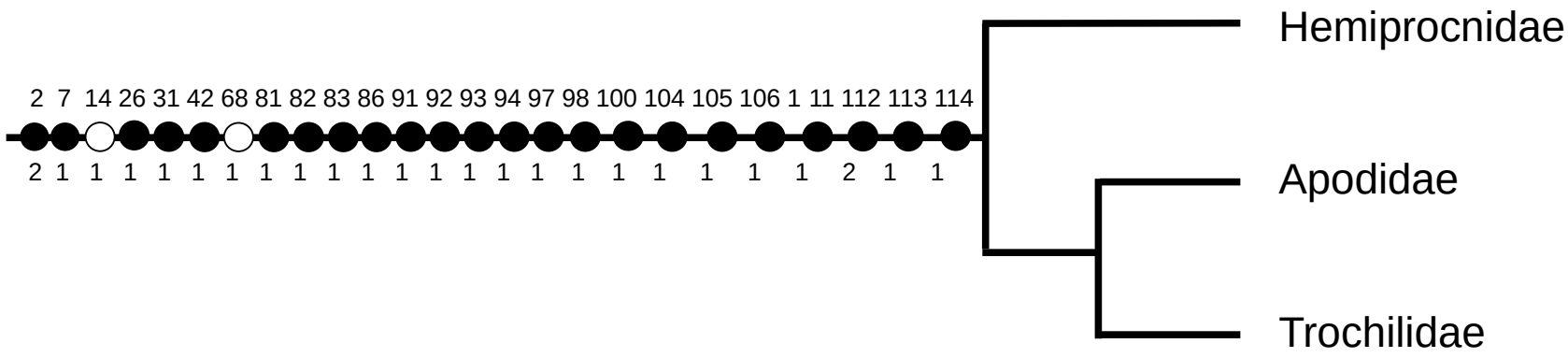


Figura 16. Clado n. 6 indicando o relacionamento entre as famílias da ordem Apodiformes, com indicação dos caracteres que suportam os ramos. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo)**.**

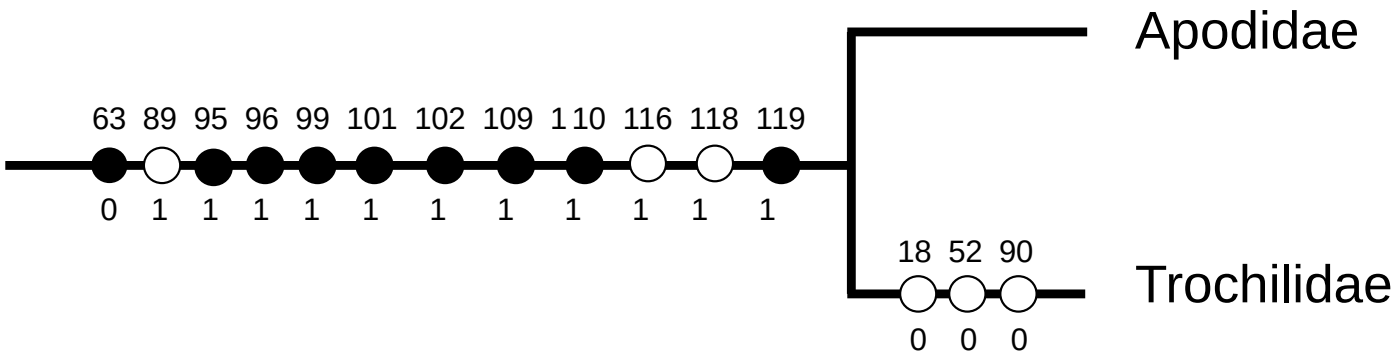


Figura 17. Clado n. 7 indicando o relacionamento entre as famílias Apodidae e Trochilidae, com indicação dos caracteres que suportam os ramos. Círculos pretos representam caracteres não-homoplásticos e círculos brancos representam caracteres homoplásticos, com indicação do número do caráter (acima) e condição do caráter (abaixo).

1.4.3. Aspectos osteológicos e anátomo-funcionais

A osteologia dos representantes da ordem Caprimulgiformes varia de forma importante entre os grupos, e também dentro de cada família (nesse último caso, excetuando-se a família monotípica Steatornithidae). Muitos aspectos, particularmente a osteologia craniana, apontam para uma similaridade superficial entre a família Aegothelidae e as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae. De fato, a análise demonstrou um estreito relacionamento entre as duas últimas, porém um alto suporte existe à proximidade dos aegotelídeos com a ordem Apodiformes, conforme já indicado na literatura (Mayr 2002, 2010, Hackett *et al*. 2008). Muitos dos caracteres que podem ter sido utilizados no passado que indicassem a proximidade de Aegothelidae com as demais famílias podem ser considerados como plesiomórficos (ver figura 15 para as homoplasias presentes em Aegothelidae). De fato, a principal característica que reuniu esses grupos foi o hábito noturno, e que serviu também em muitas situações para indicar uma proximidade entre os Caprimulgiformes e os Strigiformes.

Muitas características do esqueleto dos Caprimulgiformes estão diretamente relacionados aos hábitos de vida noturnos das espécies. Detalhes dos aspectos funcionais do esqueleto em Nyctibiidae e Caprimulgidae, respectivamente, podem se encontrados nos capítulos 2 e 3 em maior detalhe. Com relação às características autapomórficas de cada família, podem ser abordadas de forma mais específica em cada grupo.

Steatornithidae

Steatornis caripensis apresenta uma osteologia bastante peculiar e distinta dos demais Caprimulgiformes. De fato, são poucos os caracteres que sustentam o relacionamento dessa família com as demais, e muitas de suas características são observadas de maneira esparsa em outros grupos.

Além das diversas características já abordadas na descrição dos caracteres, algumas são aparentemente autapomórficas. No crânio, diversos são os caracteres que diferem *Steatornis* dos demais grupos. Particularmente os palatinos apresentam uma conformação bastante peculiar em Steatornis, que difere dos demais Caprimulgiformes e apresenta uma superficial semelhança com os trogonídeos (Fig. 18). A região do maxilar apresenta uma distinta e acentuada curvatura de sua região rostral, muito semelhante aos strigídeos e accipitrídeos.

No esqueleto pós-crânio, é bastante típica também a configuração nas vértebras atlas e axis (Fig. 19a e b). O atlas apresenta projeções afiladas lateralmente, uma configuração única e bastante distinta das demais famílias; e a vértebra axis apresenta um peculiar forame transversário. O sinsacro naquela espécie é também bastante típico, apresentando diversas características plesiomórficas. O pigóstilo apresenta uma longa e caudalmente projetada lamina pigóstila (Fig. 19c), bastante distinta de qualquer outra família analisada.

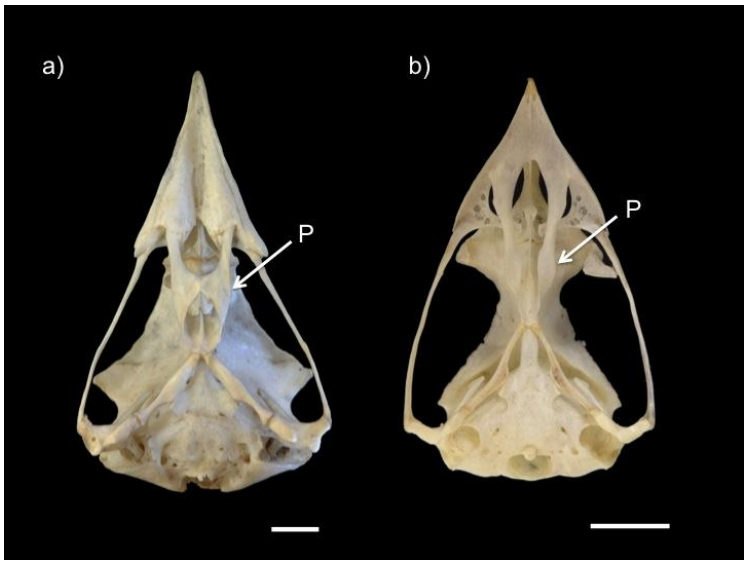


Figura 18. Aspecto ventral do crânio de *Steatornis caripensis* MCZ1401(esquerda) e *Pharomacchrus mocinno* USNM346730 (direita), demonstrando similaridade nos ossos palatinos.

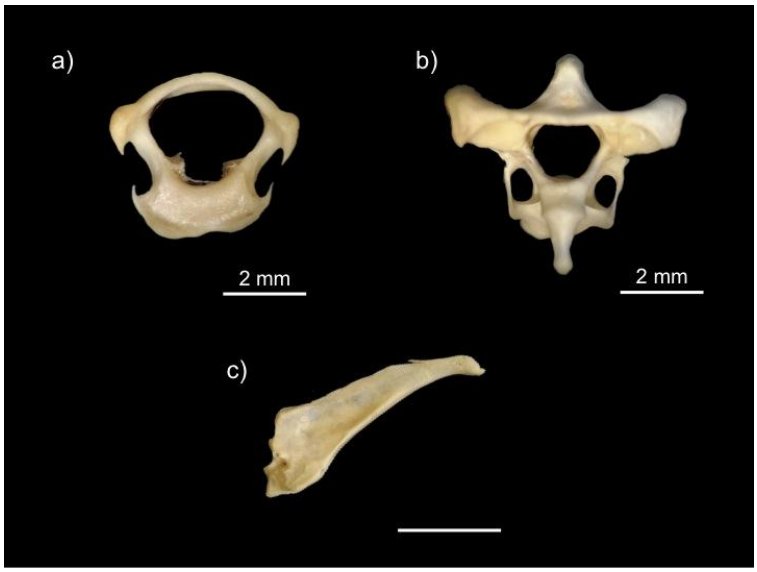


Figura 19. Vértebras Atlas (a), Axis (b) e pigóstilo (c) de *Steatornis caripensis*, em conformações distintas das demais famílias Caprimulgiformes.

Podargidae

Os representantes da família Podargidae apresentam características muito distintas das demais famílias analisadas, conforme já demonstrado na descrição dos caracteres. A anatomia dos Podargidae foi abordada pontualmente em alguns estudos, mas sem uma abrangência taxonômica que permitisse comparações interespecíficas, exceto o trabalho de Cleere *et al*. (2007) que menciona alguns aspectos da anatomia daquelas espécies.

No presente trabalho, foram analisados os três gêneros reconhecidos atualmente, *Podargus*, *Batrachostomus* e o único exemplar existente do recém descrito *Rigidipenna* (Cleere *et al.* 2007). Aqueles gêneros apresentam notáveis caracteres sinapomórficos para a família, bem como interessantes variações interespecíficas. Entre os diversos caracteres autapomórficos daquela família, a maioria está no crânio, bastante distinto das demais famílias. A região maxilar é bastante longa e larga caudalmente, representando a maior largura do crânio. Em aspecto ventral, apresenta a região maxilar toda fundida em uma estrutura única.

Lateralmente, na região de fusão da maxila com o arco jugal, as maxilas apresentam dois prolongamentos direcionados caudalmente bastante típicos, os quais são mais alongados em *Batrachostomus septimus* (Figs. 20 e 21). Na região caudal da maxila, próximo aos ossos nasais e lacrimais, os podargídeos apresentam duas distintas projeções alongadas. Devido à toda fusão dos ossos na maxila naquela família, não é possível delimitar os ossos que compõem aquela região (maxilar, premaxilar, nasal e, talvez, lacrimal). Os arcos jugais são bastante curtos, estendendo-se do osso jugal caudalmente até fundirem-se com a região maxilar na linha mediana da órbita, de forma bastante distinta dos demais grupos (Figs. 20 e 21).

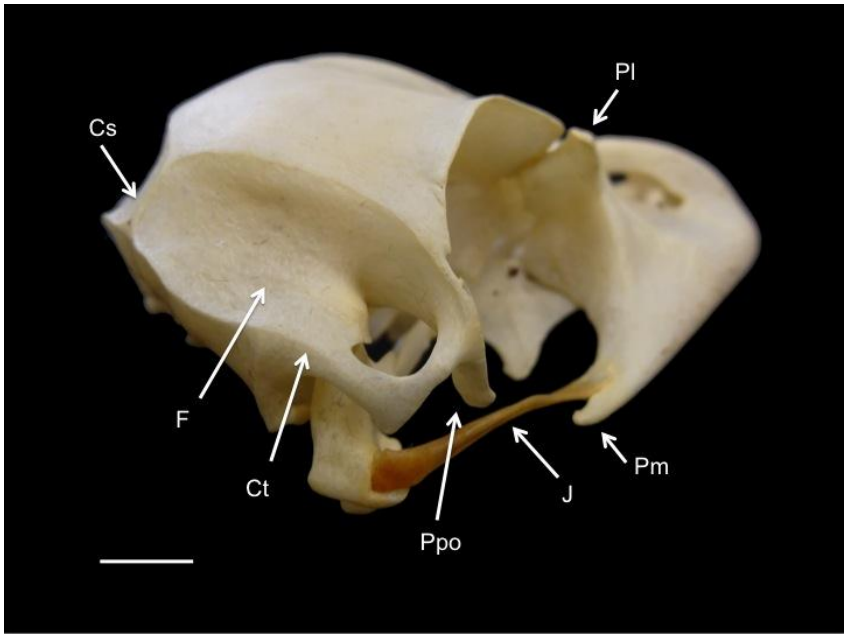


Figura 20. Vista caudolateral do crânio de *Podargus papuensis* USNM614956. Legenda: Cs- crista sagital; Ct – crista temporal; F – fossa temporal; J – arco jugal; Pl – projeção do lacrimal; Pm – projeção do maxilar; Ppo – processo pós-orbital.

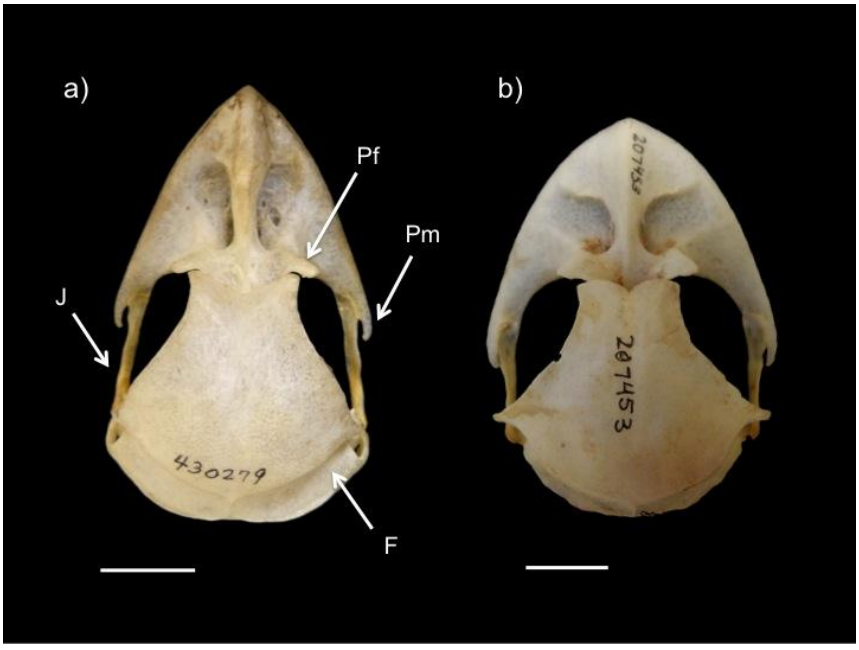


Figura 21. Vista dorsal do crânio de *Batraschostomus auritus* USNM430279 (esquerda) e *B. septimus* UMMZ207453. Legenda: F – fossa temporal; J – arco jugal; Pl – projeção lacrimal; Pm – projeção maxilar.

A região temporal e occipital nos podargídeos é bastante modificada, apresentando uma profunda fossa temporal e salientes cristas temporal, nucal transversa e sagital (Fig. 19). Lateralmente o processo pós-orbital é notavelmente fundido com o processo

zigomático e formando uma fenestra naquela região (Figs. 20 e 22). Aquela característica, que aparentemente dá um maior suporte ao processo pós-orbital caudalmente, é observada no gênero *Podargus* e em *Batrachostomus auritus*, mas não em *B. septimus* e *Rigidipenna inexpectata*, nos quais aqueles processos são desenvolvidos mas não se contatam. Cleere *et al.* (2007) menciona essa característica como presente somente no gênero *Podargus* (Fig. 20 e 22)

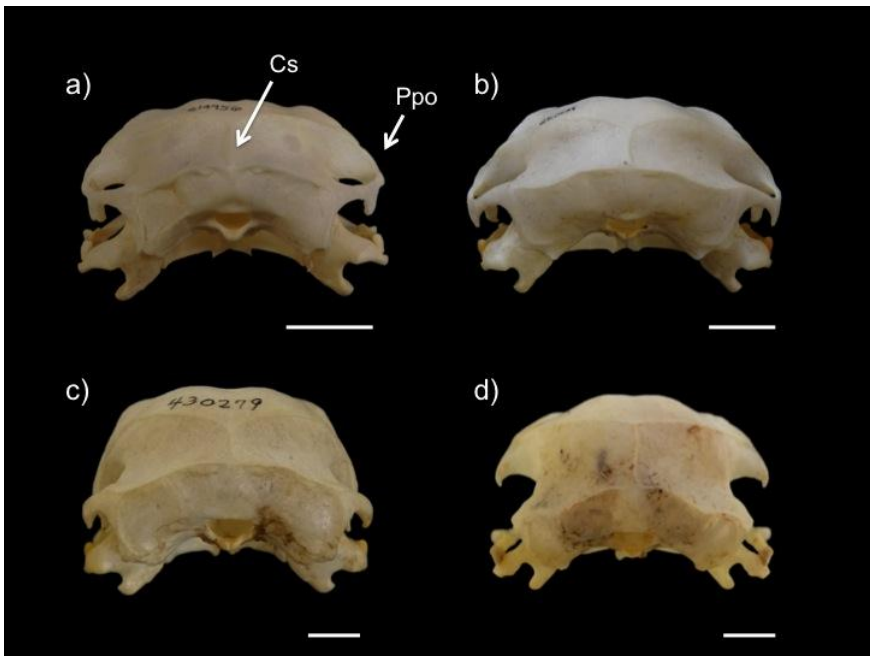


Figura 22. Vista caudal do crânio de *Podargus strigoides* USNM492463 (a), *P. papuensis* USNM614956 (b), *Batrachostomus auritus* USNM430279 (c) e *B. septimus* UMMZ207453. Legenda: Cs – crista sagital; Ppo – Processo pós-orbital.

A mandíbula em Podargidae apresenta ramos mandibulares bastante largos, diferentemente de todos os demais grupos analisados, e a região caudal da mandíbula, do processo medial, apresenta uma maior similaridade entre os gêneros *Rigidipenna* e *Batrachostomus*. Na coluna vertebral, a vértebra Atlas tem uma conformação distinta em *Podargus*, apresentando o arco vertebral em forma angulada, e não curvada e arredondada como em todos os grupos analisados e nos demais podargídeos; em *Rigidipenna* e *Batrachostomus*, o arco vertebral é mais arredondado, sugerindo que aquela característica pode ser uma sinapomorfia de *Podargus*.

O esterno nos podargídeos apresenta duas incisuras em cada margem lateral. Em *Batrachostomus auritus*, a trabécula mediana, entre as duas incisuras, é notavelmente mais curta que nas demais espécies. O osso coracóide apresenta um longo processo procoracóide, o qual é, no entanto, mais curto também em *B. auritus*.

Caprimulgidae e Nyctibiidae

A osteologia de Nyctibiidae e Caprimulgidae apresenta importantes características típicas das duas famílias, particularmente no crânio, e que estão diretamente relacionadas aos hábitos daqueles grupos. Adaptações na região caudal do crânio, no maxilar, no arco jugal, na mandíbula, entre outras regiões, estão particularmente adaptadas ao abrigo dos grandes olhos e a proporcionar uma grande abertura bucal. A osteologia dessas famílias, bem como os aspectos anátomo-funcionais de seu esqueleto, é abordado em detalhe nos capítulos 2 e 3.

Aegothelidae

A família Aegothelidae apresenta características notáveis no crânio, a exemplo do observado nos crânios de Nyctibiidae e Caprimulgidae. A região orbital naquela família é bastante larga devido ao desenvolvimento dos olhos, os quais aparentemente são sustentados caudalmente pelo processo pós-orbital achatado no eixo anteroposterior, similar ao observado em Nyctibiidae. Na região anterior da órbita, no entanto, os olhos aparentemente não têm uma sustentação óssea, um papel aparentemente desempenhado pelos ossos ectetmóide e lacrimal nas famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, respectivamente. O osso lacrimal em Aegothelidae é bastante estreito e alongado, articulado na região frontonasal, enquanto que o ectetmóide é achatado e fundido à região anterior do septo interorbital. Naquela família, a região frontal é bastante estreita, o que pode permitir uma maior sobreposição nos campos visuais e maior visão tridimensional.

Os ossos jugais, bem como os ramos mandibulares, são curvos em Aegothelidae, superficialmente semelhantes aos caprimulgídeos e nictibiídeos. Essa característica, juntamente com a expansão lateral dos ossos quadrados e à estreita região sinfisial, parece conferir àquelas espécies uma larga abertura bucal e uma certa flexibilidade, importante ao forrageio em vôo e em ambientes de pouca luminosidade. Em Nyctibiidae e Caprimulgidae, as adaptações da mandíbula são ainda mais elaboradas a uma larga abertura bucal devido à presença de articulações intraramais, localizadas na região mediana do ramo mandibular, conforme já mencionado na literatura (Bühler 1970, 1981) e abordado em detalhes nos capítulos 2 e 3. Em Aegothelidae, um estudo mais aprofundado utilizando-se de material fresco é necessário para elucidar a capacidade de flexibilidade dos estreitos ramos mandibulares.

Os ossos palatinos apresentam uma configuração peculiar nos aegotelídeos, de certa forma bastante similar aos caprimulgídeos e nictibiídeos. Nota-se naquela família

uma expansão lateral dos ângulos caudais dos palatinos, entretanto mais estreita que naquelas famílias. Por outro lado, os palatinos em Aegothelidae apresentam alguma similaridade com os Apodiformes, principalmente no que se refere ao relativamente longo processo rostral do palatino e na profunda incisura entre aquele processo e a região medial dos ossos. A configuração similar dos palatinos em Aegothelidae, Caprimulgidae e Nyctibiidae pode estar relacionada com o grande desenvolvimento dos olhos. Devido à configuração dos olhos e da órbita naquelas famílias, a expansão lateral dos palatinos parece desempenhar um papel de sustentação e proteção da face ventral dos olhos, os quais estariam em contato direto com a porção dorsal da cavidade bucal, podendo estar sujeitos a perfuração por exoesqueletos rígidos de artrópodes capturados e ingeridos e que possam porventura lesar a porção dorsal da cavidade bucal.

Somente pequenas variações osteológicas existem entre *Aegotheles crinifrons* e *A. cristatus*, as duas espécies analisadas nesse estudo. Em *A. cristatus*, o crânio em geral é mais estreito, a maxila mais curta e os palatinos menos expandidos lateralmente, e as estruturas pós-cranianas são essencialmente iguais a *A. crinifrons*, a despeito do considerável menor porte de *A. cristatus*. No entanto, devido à falta de material osteológico dessa família nos museus, os comentários sobre variações interespecíficas ficam bastante limitados e, dessa forma, mais estudos osteológicos incluindo as demais espécies de Aegothelidae ainda são necessários.

1.4.4. Sistemática

Os relacionamentos entre as cinco famílias Caprimulgiformes têm sido discutidos desde a segunda metade do século XIX até os dias atuais (Sclater 1866a, 1866b, Beddard 1886, Hartert 1892, Gadow, 1892, Hartert 1897, Wetmore 1918, Sibley & Ahlquist 1990, Livezey & Zusi 2006). Nas obras mais clássicas, as espécies eram incluídas todas na família Caprimulgidae, separadas em diferentes subfamílias. A obra de Peters (1940), controversa em muitos aspectos, incluiu as cinco famílias na ordem Caprimulgiformes, uma classificação que continuou até recentemente.

Na obra pioneira de Mayr (2002), a ordem Caprimulgiformes é indicada como parafilética com base em 25 caracteres provindos da osteologia, da anatomia intestinal e da musculatura de alguns poucos representantes de cada família. Naquele estudo, a família Aegothelidae é indicada como mais próxima dos Apodiformes do que dos demais Caprimulgiformes com base em quatro caracteres derivados. Eventualmente, o mesmo autor publicaria um novo trabalho com mais dados sustentando esse padrão, com base em

uma análise de 69 caracteres osteológicos, miológicos e de morfologia externa, dos quais sete sustentam o relacionamento de Aegothelidae com os Apodiformes (Mayr, 2010). Nesse interim, alguns estudos moleculares indicam um semelhante padrão de relacionamento entre Aegothelidae e as aves Apodiformes (Fain & Houde 2004, Ericson *et al.* 2006, Hackett *et al.* 2008). No presente estudo, a proximidade de Aegothelidae com a ordem Apodiformes é suportada por 25 caracteres e com altos suportes de Bremer e Bootstrap. O espectro de variações na osteologia compartilhadas entre Aegothelidae e os Apodiformes inclui desde caracteres simples até caracteres mais elaborados que incluem a conformação geral do crânio, única entre os grupos estudados. Nos aegotelídeos e apodiformes, a região occipital é mais direcionada ventralmente comparada aos demais grupos, sendo facilmente visualizada pela condição ventral do forame magno; essa configuração está relacionada ao ângulo de inclinação do osso quadrado, em relação ao eixo longitudinal do crânio, em ângulo mais acentuado, e do ângulo de inclinação do complexo pterigóide-palatino em relação ao mesmo eixo. Esses três caracteres conferem ao crânio dos aegotelídeos e dos apodiformes uma conformação bastante típica, distinta dos demais grupos estudados. Embora esses caracteres possam ser interpretados como co-variantes, e portanto a sua divisão em diferentes caracteres seja discutível, ao mesmo tempo são responsáveis pela peculiar configuração observada no crânio naqueles grupos, representando possivelmente um passo evolutivo mais complexo comparado a outros caracteres.

Muitos caracteres pós-cranianos sustentam também o relacionamento de Aegothelidae com os Apodiformes. Entre eles, importantes caracteres do esterno e do sinsacro, bem como das vértebras cervicais e do pigóstilo, regiões do esqueleto negligenciadas pela maioria dos estudos anatômicos em aves, e particularmente nos Caprimulgiformes. Caracteres presentes em regiões do esqueleto que não sofrem forte pressão de seleção natural comparada a outras partes, como as vértebras, podem ser importantes evidências de relacionamento filogenético entre os grupos (H. James, *com. pess*.)

O posicionamento das famílias Podargidae e Steatornithidae com os demais Caprimulgiformes é conflitante entre os diversos trabalhos (Mayr 2002, Fain & Houde 2004, Hackett *et al*. 2008). No presente estudo, o relacionamento da família Steatornithidae com as demais famílias é bastante contencioso, e sustentado por três caracteres homoplásticos. Mayr (2010) enumera oito caracteres que sustentam o relacionamento de *Steatornis* com os demais Caprimulgiformes, a saber: osso lacrimal reduzido; esterno com

spina externa formando uma crista; ulna mais longa que o úmero; osso carpal ulnar com o *crus longum* mais longo que o *crus breve*; largura caudal do sinsacro maior que região rostral; músculo ambiens ausente; musculo ílio-femoral externo ausente; e músculo flexor caudo-femoral, parte pélvica ausente. À parte dos caracteres miológicos, dos quais não podemos fazer considerações, todos os demais caracteres ocorrem ou somente em algumas famílias de Caprimulgiformes, ou de forma esparsa em outras ordens, não sendo sinapomorfia dos Caprimulgiformes. Naquele estudo, o autor utiliza como grupos-externos na análise somente os grupos mais basais dentro de Aves, como Tinamiformes e Galloanserae. Embora essa abordagem seja bastante importante em diversas situações, a não inclusão de outros grupos gerou falhas de interpretação de caracteres, os quais certamente não deveriam ser considerados sinapomorfias de Caprimulgiformes.

Com relação aos estudos moleculares, há algum suporte à proximidade de Steatornithidae com a família Nyctibiidae (*e.g*. Hackett *et al*. 2008). Com base na osteologia, o relacionamento próximo entre aquelas famílias é refutado, uma vez que não há evidências osteológicas, por meio de caracteres derivados compartilhados, que sustentem esse padrão. Se considerarmos o encurtamento do tarsometatarso como um caráter homólogo entre essas famílias, esta seria então a única evidência para a proximidade entre elas. Contudo, uma evidência ao relacionamento dessas duas famílias com base em morfologia pode ser interpretada a partir do esqueleto de *Prefica nivea*, um Steatornithidae fóssil descrito a partir de dois esqueletos quase completos provenientes do Eoceno Inferior do Wyoming, Estados Unidos (Olson 1987), da formação rio verde (Green River), também local de descoberta do podargídeo fóssil *Fluvioviridavis* (ver sub-ítem "Fósseis" na seção "Introdução"). *Prefica nivea*, de porte menor que *Steatornis caripensis*, apresentava entre outros caracteres interessantes um maior encurtamento do tarsometatarso em relação a *Steatornis*, e particularmente a presença de duas incisuras em cada lado da margem caudal do esterno, caracteres observados nos nictibiídeos. Embora a presença de duas incisuras em cada margem caudal do esterno seja um caráter plesiomórfico, observado em diversas ordens de aves atuais, a configuração das incisuras em *P. nivea* é bastante similar aos Nyctibiidae (ver Olson 1987). Essa condição, da ocorrência de caracteres típicos de Nyctibiidae em um Steatornithidae fóssil, poderia ser interpretada como um indicativo do relacionamento próximo entre aquelas famílias e um possível caso de evolução em mosaico (H. James, *com. pess*.).

O relacionamento entre as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae apresenta alto suporte nesse trabalho, sendo sustentada por 29 caracteres osteológicos derivados. Entre

esses caracteres, estão peculiaridades relativamente complexas, tais como a presença de articulações intramandibulares bastante similares estruturalmente. Considerando-se que essas famílias não fossem proximamente relacionadas, conforme indicam alguns estudos moleculares (*e.g*. Barrowclough *et al*. 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009), dois cenários devem ser considerados: os diversos caracteres e adaptações cranianas e pós-cranianas surgiram independentemente naquelas duas famílias; ou tais caracteres tiveram uma única origem e foram retidos naquelas famílias, com eventual evolução e distinção morfológica dos demais grupos, sendo portanto plesiomórficos nas duas famílias. Embora ambos cenários pareçam contenciosos, o primeiro panorama parece mais improvável, devido principalmente à alta similaridade dos inúmeros caracteres observados naqueles famílias.

Embora não esteja dentro do escopo principal desse estudo, a análise filogenética apresentou um importante padrão de relacionamento dentro da ordem Apodiformes. O clado composto pelas três famílias apodiformes apresenta alto suporte (bootstrap de 100 e suporte de Bremer de 24), sendo sustentado por 25 caracteres, do quais 23 são não-homoplásticos. Tradicionalmente as famílias Apodidae (andorinhões) e Hemiprocnidae (Tree-swifts, andorinhões arborícolas) são consideradas como proximamente relacionadas, formando um clado irmão de Trochilidae (beija-flores) (Mayr 2002, Ericson *et al*. 2006, Hackett *et al*. 2008, Mayr 2010). De fato, aquelas duas famílias apresentam uma notável similaridade superficial externa e de plumagem. No presente estudo, contudo, o relacionamento próximo entre os andorinhões e os beija-flores, tendo os hemiprocnídeos como grupo irmão, apresenta um alto suporte, sendo sustentado por 12 caracteres osteológicos, um padrão similar ao observado por Livezey & Zusi (2006). Entre as características que sustentam esse clado, muitas estão relacionados à anatomia da asa, tais como caracteres do úmero. Dado o alto suporte osteológico a esse grupo, os caracteres de plumagem e morfologia externa que usualmente reúnem Hemiprocnidae e Apodidae podem ser considerados plesiomórficos naqueles grupos, os quais se distinguem sobremaneira dos beija-flores, altamente modificados morfologicamente. Entretanto, embora o suporte a esse clado seja alto, não pode ser descartada a possibilidade dos caracteres que reúnem Apodidae e Trochilidae serem plesiomórficos, tendo sido revertidos secundariamente nos hemiprocnídeos.

1.5. Conclusões

- A ordem Caprimulgiformes conforme tradicionalmente reconhecida não forma um grupo monofilético;

- Há um alto suporte ao relacionamento próximo da família Aegothelidae com os representantes da ordem Apodiformes;

- As famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae formam um grupo monofilético bem sustentado;

- Devido às distinções osteológicas observadas, faz-se mister a elevação das famílias Steatornithidae, Podargidae, Caprimulgidae, Nyctibiidae e Aegothelidae em nível de ordem;

- Dentro da ordem Apodiformes, observa-se um alto suporte ao relacionamento próximo entre as famílias Apodidae e Trochilidae

1.6. Nova proposta de classificação

STRISORES Baird, 1858

Ordem STEATORNITHIFORMES Sharpe, 1891

Família STEATORNITHIDAE Bonaparte, 1842

Ordem PODARGIFORMES Mathews, 1918

Família PODARGIDAE Bonaparte, 1838

Ordem CAPRIMULGIFORMES Ridgway, 1881

Família CAPRIMULGIDAE Vigors, 1825

Ordem NYCTIBIIFORMES Yuri *et al.*[8], 2013

Família NYCTIBIIDAE Chenu & Des Murs, 1851

Ordem AEGOTHELIFORMES Simonetta, 1967

Família AEGOTHELIDAE Bonaparte, 1853

Ordem APODIFORMES Peters, 1940

Família HEMIPROCNIDAE Oberholser, 1906

Família APODIDAE Olphe-Gallard, 1887

Família TROCHILIDAE Vigors, 1825

[8] Yuri, Kimball, Harshman, Bowie, Braun, Chojnowski, Han, Hackett, Huddleston, Moore, Reddy, Sheldon, Steadman, Witt & Braun, 2013

CAPÍTULO 2

FILOGENIA DE NYCTIBIIDAE (NYCTIBIIFORMES) COM BASE EM CARACTERES OSTEOLÓGICOS

Abstract

The family Nyctibiidae (potoos) comprises seven extant species, all currently included in the genus *Nyctibius* Vieillot, 1816, endemic to the Neotropical region, and the extinct genus *Paraprefica* from the Eocene period of Europe. The living species are secretive nocturnal birds, characterized by spend most of the daylight time in a freezing, upright posture, resembling the top of a stump or a dead leaf. The osteology in this family is remarkably distinct, mostly due to their noteworthy habits and large eyes and mouth. Here we present a phylogeny of all but one representatives of Nyctibiidae, including the fossil genus *Paraprefica*, inferred from 37 osteological characters from the cranial and post-cranial skeleton. The remaining caprimulgiform families, as well as Apodidae and Hemiprocnidae (Apodiformes), were used as outgroups. TNT analysis resulted in a single most parsimonious tree with a length of 47 steps, and the ingroup topology was (*Paraprefica* (*N. bracteatus* (*N. leucopterus* (*N. griseus*, *N. jamaicensis* (*N. aethereus*, *N. grandis*))))). These results corroborate to some extent previous phylogenetic hypothesis based on molecular data, mainly concerning the basal position of *N. bracteatus*. The osteological distinction between *Paraprefica* and *Nyctibius* seems to be enough to a proposal of a sub-family level for the former taxon. Concerning the *Nyctibius* species, although included in a single genus, a noteworthy variation exists on their osteology, following the high levels of genetic divergence presented in the literature. Thus, the currently accepted systematics of the family must be reviewed.

Resumo

A família Nyctibiidae (urutaus e mães-da-lua) compreende sete espécies incluídas no gênero *Nyctibius* Vieillot, 1816, endêmicas da região Neotropical, e duas espécies extintas do período Eoceno da Europa. As espécies viventes apresentam hábitos crepusculares e noturnos e são caracterizadas por uma notável camuflagem ao permanecerem imóveis durante o período diurno, com olhos fechados e em posição ereta, simulando um galho ou folha seca. Poucos trabalhos existem com relação às relações filogenéticas em Nyctibiidae, e estudos relacionados à sua morfologia são raros. Neste estudo apresenta-se uma hipótese filogenética para a família, incluindo o gênero extinto *Paraprefica*, inferida a partir de 37 caracteres osteológicos cranianos e pós-cranianos. As demais famílias caprimulgiformes, além de Apodidae e Hemiprocnidae (Apodiformes), foram utilizadas como grupos-externos. As análise realizadas pelo software TNT resultaram em uma árvore mais parcimoniosa com 47 passos, e a topologia do grupo de estudo foi (*Paraprefica* (*N. bracteatus* (*N. leucopterus* (*N. griseus*, *N. jamaicensis* (*N. aethereus*, *N. grandis*))))). Esses resultados corroboram parcialmente estudos moleculares prévios, particularmente quanto à posição basal de *N. bracteatus* dentro do gênero. As distinções osteológicas entre *Paraprefica* e *Nyctibius* parecem ser suficientes para a elevação de sub-famílias distintas para cada gênero. Com relação às espécies de *Nyctibius*, embora incluídos em um único gênero apresentam uma considerável variação em sua osteologia, a exemplo dos altos níveis de divergência genética demonstrada na literatura. Logo, a sistemática atual da família precisa ser revista.

2.1. Introdução

Os urutaus formam uma família de aves exclusivamente neotropicais distribuídas desde o sul do México até o sul da América do Sul, exceto no Chile, e alcançam a sua maior diversidade na região amazônica (Cohn-Haft 1999). São aves de hábitos noturnos e crepusculares, com maior atividade em noites de lua cheia, e que apresentam plumagem bastante críptica, geralmente em tons de cinza e marrom, e que permitem às aves uma notável camuflagem no ambiente que se encontram. Essas espécies são particularmente caracterizadas por permanecerem imóveis durante o período diurno, pousadas sobre um tronco vertical com uma postura ereta e olhos fechados. Se perturbados ou com a presença de predadores, reforçam a camuflagem ao direcionar o bico verticalmente para cima, tomando um aspecto similar ao tronco onde estão pousados. Enquanto mantêm os olhos fechados, duas fendas nas pálpebras permitem a visualização do ambiente ao redor sem a necessidade de abrir os olhos (Borrero 1974, Sick 1997).

As primeiras espécies de Nyctibiidae foram descrita por Johan F. Gmelin em 1789 na 13ª Edição do *Systema Naturae* de Carolus Linnaeus sob o gênero *Caprimulgus* Linnaeus 1758: *N. grandis*, *N. griseus* e *N. jamaicensis*. Nas décadas seguintes, o príncipe Wied segue o mesmo tratamento em 1820 ao descrever *N. aethereus* e *N. leucopterus* a partir de espécimes coletados na Bahia. Alguns anos antes, em 1816, Vieillot descreve o gênero *Nyctibius* para incluir as espécies previamente descritas por Gmelin, e somente na metade do século XIX Chenu & Des Murs (1851) estabelecem a família Nyctibiidae para o gênero único *Nyctibius*, tratamento que tem sido seguido até os dias atuais (Cleere 1998, Cohn-Haft 1999). No fim do século XIX e início do século XX duas novas espécies são descritas, *Nyctibius bracteatus* e *N. maculosus*. A família é, portanto, composta por sete espécies incluídas em um único gênero, *Nyctibius* Vieillot 1816: *N. grandis* (Gmelin 1789), *N. griseus* (Gmelin 1789), *N. jamaicensis* (Gmelin 1789), *N. aethereus* (Wied 1820), *N. leucopterus* (Wied 1820), *N. bracteatus* Gould 1846, e *N. maculosus* Ridgway 1912 (Cleere 1998, Cohn-Haft 1999, Holyoak 2001, Remsen *et al*. 2014).

Embora incluídas em um único gênero, observa-se uma grande divergência morfológica entre as espécies, a despeito de uma superficial semelhança de plumagem. Nos extremos estão o enorme *N. grandis*, com plumagem cinza-clara e pesando cerca de 500g, e o diminuto amazônico *N. bracteatus*, com plumagem marrom avermelhada e pintas brancas e pesando até 50g. A primeira ocorre desde o sul do México até o sudeste do Brasil, habitando áreas de mata, cerrados e áreas abertas. Já *N. bracteatus* é uma espécie endêmica da bacia Amazônica, ocorrendo no sub-bosque das matas de terra-firme. Sua

plumagem marrom avermelhada com pintas brancas é bastante distinta das demais espécies, e se camufla na mata por se assemelhar ao tom marrom do sub-bosque penetrado por pontos claros de luz solar (Cohn-Haft 1999), ou também por se assemelhar a uma folha marrom morta com furos ou manchas fúngicas esbranquiçadas e presa em cipós ou teias de aranha no sub-bosque da floresta (Solano-Ugalde 2011). Embora igualmente possíveis, a última hipótese parece ser mais plausível, uma vez que durante seu descanso diurno a espécie reforça sua camuflagem ao esporadicamente realizar um distinto comportamento de movimentar lentamente do corpo, simulando uma movimentação feita pelo vento no sub-bosque da floresta.

As demais espécies são intermediárias em tamanho, apresentando também plumagem e comportamentos crípticos. *Nyctibius griseus* é a espécie mais comum e amplamente distribuída, ocorrendo desde a Nicarágua até o sul da América do Sul, nos mais variados hábitats e até em áreas urbanas. Apresenta plumagem cinza ou marrom, com estrias verticais e uma estria malar preta. Apresenta uma vocalização bastante distinta, consistindo de uma série de notas descendentes. *Nyctibius jamaicensis* foi por muito tempo considerada subespécie de *N. griseus*, dada a grande similaridade morfológica. No entanto, devido à distinta vocalização foi recentemente considerada uma espécie distinta (Cohn-Haft 1999). *Nyctibius aethereus* possui plumagem marrom, também com uma estria malar preta, e uma cauda proporcionalmente mais longa que das demais espécies. É uma das espécies menos conhecidas, ocorrendo pontualmente na mata Atlântica, na bacia Amazônica e no Chocó da Colômbia. *Nyctibius leucopterus* é também uma espécie muito pouco conhecida e permaneceu ignota em vida por mais de um século após sua descrição (Cohn-Haft 1993). Possui plumagem cinza escura com uma distinta mancha branca nas penas coberteiras da asa e ocorre por toda a bacia Amazônica e na Mata Atlântica de baixada do norte do Espírito Santo e sul da Bahia (Cohn-Haft 1999, Whitney *et al.* 2003, Costa *et al*. 2010). *Nyctibius maculosus* foi descrita originalmente como subespécie de *N. leucopterus*, com a qual apresenta notável similaridade de plumagem, mas com distinta vocalização. Ocorre na cordilheira dos Andes desde o extremo oeste da Venezuela até o norte da Bolívia.

Os hábitos noturnos e comportamentos crípticos fazem dessas espécies excessivamente difíceis de estudar, e consequentemente, entre as menos conhecidas de todas as aves (Mariaux & Braun 1996, Brumfield *et al*. 1997, Cohn-Haft 1999, Costa *et al*. 2010). A plumagem críptica e a alta variação intraespecífica nos padrões de coloração foram sempre complicadores para o estudo das relações sistemáticas e evolutivas entre as

espécies. Por esse motivo, e aliado à raridade de espécimes da maioria das espécies em museus, poucos estudos foram realizados com relação às relações filogenéticas entre as espécies.

Registro fóssil

O registro fóssil da família Nyctibiidae não é extenso, restringindo-se somente material referente a duas espécies do gênero *Paraprefica* Mayr 1999, bem como de *Nyctibius griseus* e *N. jamaicensis*. De fato, o primeiro fóssil atribuído a essa família foi *Euronyctibius kurochkini* Mourer-Chauviré, 1989, descrito a partir de um úmero incompleto da extinta espécie proveniente de depósitos dos Phosphorites du Quercy, na França (Mourer-Chauviré 1989). A idade daquele fóssil foi por muito tempo desconhecida, sendo atribuída possivelmente ao período Eoceno. Estudos recentes baseados em novo material coletado, particularmente úmeros melhor preservados, indicaram, todavia, que o fóssil deva ser atribuído à família Steatornithidae (Mourer-Chauviré 2013). Já o gênero *Paraprefica* Mayr 1999 foi descrito a partir de fósseis bem preservados provenientes da região de Messel, na Alemanha (Mayr 1999). *Paraprefica kelleri* Mayr, 1999 e *P. major* Mayr, 1999 apresentam caracteres bastante distintos e atribuíveis a Nyctibiidae, sendo possível verificar muitos dos caracteres derivados no crânio, esterno e tarsometatarso observados nas espécies atuais (Mayr 1999, Mayr 2001, Mayr 2005). Essas duas espécies são os únicos representantes extintos conhecidos da família e única evidência da ocorrência desse grupo no Velho Mundo, atualmente endêmico da região Neotropical.

Das espécies atuais são conhecidos fósseis de *Nyctibius jamaicensis* da Jamaica e de *Nyctibius griseus* do período Pleistoceno de Minas Gerais e Bahia (Sick 1997, Silva *et al*. 2012).

Sistemática

Até recentemente, poucos estudos foram realizados com relação à sistemática e às relações evolutivas das espécies de *Nyctibius*. Entre as primeiras hipóteses de relacionamento entre as espécies está o estudo de Davis (1978) com base em dados bioacústicos. Entre alguns resultados daquele trabalho, o autor menciona que *Nyctibius griseus* compreende pelo menos quatro espécies crípticas, e que esta espécie e *N. grandis* pertencem evidentemente a grupos distintos. Sugere, ainda, que *N. jamaicensis*, considerado conspecífico com *N. griseus*, na realidade seria mais próximo *de N. grandis* por conta de alguma similaridade vocal. Nos anos subsequentes, Schulenberg *et al*. (1984)

também fizeram considerações sobre o relacionamento entre as espécies de Nyctibiidae, mencionando que *N. griseus* e *N. leucopterus* são espécies proximamente relacionadas, uma posição contrária ao possível relacionamento entre *N. leucopterus* e *N. maculosus* previamente sugerido por Chapman (1926).

Somente nas últimas décadas que as relações filogenéticas das espécies de Nyctibiidae foram abordadas de forma mais aprofundada. Mariaux & Braun (1996) realizaram uma análise filogenética molecular da família Nyctibiidae com base em sequências de DNA mitocondrial. Os resultados daquele estudo não resolveram totalmente as relações entre as espécies, mas demonstraram haver uma estreita relação entre *N. leucopterus* e *N. maculosus*, conforme aventado por Chapman (1996). Em um estudo subsequente, Brumfield *et al*. (1997) realizaram uma análise filogenética da família com base em isozimas, encontrando altos níveis de divergência genética entre as espécies, a qual não é adequadamente reconhecida na sistemática dos grupo na qual todas espécies são incluídas em um único gênero. Aquele estudo encontrou também *N. bracteatus* como a espécie mais basal e um alto suporte ao clado composto por *N. griseus*, *N. leucopterus* e *N. maculosus.*

Um outro estudo recente tratando das relações filogenéticas de Nyctibiidae foi conduzido por Braun & Huddleston (2009), o qual estendeu a análise de Mariaux & Braun (1996) e incluiu novos genes e espécies previamente não amostradas. Nesse estudo, a posição basal de *N. bracteatus* é recorrente, e uma relação próxima entre *N. griseus* e *N. jamaicensis* em um clado com *N. leucopterus* e *N. maculosus* também obteve alto suporte. A posição filogenética de *N. grandis* e *N. aethereus* não fica bem resolvida naquele estudo, embora haja algum suporte à posição basal dessas espécies dentro da família, exceto com relação a *N. bracteatus*.

A despeito de serem incluídas em um gênero único, as espécies da família Nyctibiidae possuem considerável variação em respeito a morfologia externa, porte corporal e plumagem. A exemplo dos altos níveis de divergência genética entre as espécies, uma importante variação osteológica existe entre as espécies, a qual já foi mencionada na literatura (Costa & Donatelli 2009), sendo muitos caracteres únicos entre os grupos próximos e as aves em geral. Muitos desses caracteres, relacionados aos hábitos distintos e comportamentos crípticos das espécies, variam de forma considerável entre as espécies, o que levantou a possibilidade da utilização de caracteres osteológicos como uma importante ferramenta para uma análise filogenética da família.

2.2. Objetivos

Os objetivos específicos do presente capítulo foram:

- Contribuir ao conhecimento da anatomia comparada das espécies dessa família;

- Propor uma hipótese filogenética para as espécies atuais e extintas da família Nyctibiidae, com base no estudo do esqueleto craniano e pós-craniano, bem como descrições anatômicas presentes na literatura;

- Comparar a hipótese obtida com os estudos prévios existentes na literatura, a maioria realizada com base em dados moleculares, e verificar conflitos e congruência entre os estudos;

- Examinar se os níveis de variação osteológica entre as espécies podem indicar a necessidade de uma revisão sistemática da família, na qual todas as espécies atuais são incluídas em um único gênero.

2.3. Material e Métodos

2.3.1. Material de estudo

O presente estudo incluiu espécimes dos representantes da família Nyctibiidae, bem como das demais famílias tradicionalmente incluídas na ordem Caprimulgiformes e Apodiformes. Com relação ao grupo interno, foram estudados o maior número possível de espécimes existentes em coleções nacionais e estrangeiras (Anexo 1). Dessa forma, o estudo contemplou todas as espécies de Nyctibiidae, exceto *N. maculosus* da qual existe somente um esqueleto parcial existente em coleções. Com relação ao grupo externo, foram incluídos representantes das famílias Caprimulgidae (gêneros *Eurostopodus*, *Lyncornis*, *Chordeiles*, *Nyctiprogne*, *Lurocalis*, *Gactornis*, *Caprimulgus*, *Macrodipteryx*, *Antrostomus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctidromus*, *Setopagis*, *Systellura*, *Eleothreptus*, *Nyctipolus*, *Hydropsalis, Uropsalis e Macropsalis*), Steatornithidae (gênero monotípico *Steatornis*), Podargidae (gêneros *Podargus*, *Batrachostomus* e *Rigidipenna*), Aegothelidae (gênero *Aegotheles*), o único gênero da família Hemiprocnidae (*Hemiprocne*) e quatro espécies; e oito gêneros e dez espécies da família Apodidae (*Streptoprocne*, *Cypseloides*, *Cypsiurus*, *Aeronautes*, *Hirundapus, Chaetura*, *Apus* e *Collocalia*). Todo o material estudado foi obtido pelas seguintes instituições e museus:

MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
MHNT	Museu de História Natural de Taubaté, São Paulo, Brasil.
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil.
BMNH	British Museum of Natural History, Tring, Reino Unido.
CUOC	Cornell University Ornithology Collection, Ithaca, EUA.
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, EUA.
KUMNH	Kansas University Museum of Natural History, Lawrence, EUA
LSUMNS	Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, EUA.
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, EUA.
MVZ	Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, EUA.

UMMZ University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbour, EUA.

USNM National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA.

2.3.2. Nomenclatura

A nomenclatura específica adotada para os táxons terminais segue o Comitê Sul-Americano de Classificação – SACC (Remsen *et al.* 2014) para o grupo interno e para as espécies sul-americanas do grupo externo, e os trabalhos de Cleere (2010) e Han *et al*. (2010) para as espécies do grupo externo do Velho Mundo.

Para a descrição dos caracteres osteológicos, utilizou-se a nomenclatura proposta na *Nomina Anatomica Avium* (Baumel & Witmer 1993) e em casos específicos os trabalhos de Livezey & Zusi (2006) e Mayr (2010). Evitou-se criar novos nomes para estruturas não mencionadas em Baumel & Witmer (1993), com exceção a uma estrutura anatômica, a qual é denominada no presente trabalho com indicação como novo termo. A denominação em latim dessa estrutura foi feita devido à sua importância sistemática para o grupo, e pelo fato de já ter sido assaz mencionada na literatura e sem uma nomenclatura adequada. Cada caráter é acompanhado imediatamente de figuras, com o intuito de facilitar a visualização.

2.3.3. Osteologia

Foram analisados 37 esqueletos de seis das sete espécies de Nyctibiidae e 406 do grupo externo depositados nas instituições mencionadas acima, sendo que no caso de *Nyctibius* spp. ao menos dois esqueletos de cada espécie foi estudado. A maioria dos exemplares analisados nas instituições encontrava-se preparada em via seca. Alguns espécimes coletados e depositados no MZUSP foram preparados com auxílio de larvas de besouros do gênero *Dermestes*, em um dermestário. Não foi possível o estudo direto dos fósseis de *Paraprefica* spp., os quais encontram-se depositados no Senckenberg Institute, em Frankfurt na Alemanha, e os estados de caráter obtidos para aquele táxon foram obtidos através dos trabalhos de Mayr (1999, 2001 e 2005), os quais apresentam detalhada e ilustrada descrição dos espécimes existentes dos fósseis daquele gênero.

A partir do estudo da osteologia comparada da espécies, foram levantados 37 caracteres. Do total, 33 consistem em séries de transformação binárias e quatro

multiestados. Todos os caracteres foram inseridos e codificados em uma matriz por meio dos softwares NDE 0.5.0 (Page 2001) e Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison 2010), a qual encontra-se no anexo III. O estudo da osteologia das espécies do grupo interno e externo foi feito comparativamente, utilizando-se um estereomicroscópio Leica Wild M3B ou aqueles disponíveis nas instituições visitadas. A maioria das estruturas relevantes foi fotografada utilizando-se câmera digital Sony DSC-HX9V, acoplada ao estereomicroscópio em algumas situações. Em alguns casos nos quais a fotografia não evidenciava as estruturas analisada, optou-se por ilustrar os caracteres importantes com nanquim em papel de seda, escaneados e tratados em Photoshop CS5. As fotografias foram tratadas em programa de edição de fotos do Macbook Pro, MS Powerpoint e Photoshop CS5.

2.3.4. Análises filogenéticas

Foi utilizado o método cladístico e o princípio da parcimônia para construção das hipóteses filogenéticas (Hennig 1966, Wiley 1981, Farris 1983), as quais foram implementadas no software TNT v.1.1 (Goloboff *et al*. 2008). As séries de transformação foram consideradas não ordenadas, exceto para o caráter 24 (processos rostrais do osso vômer), uma vez que a maioria não permitiu o reconhecimento de inequívoco da sequência de transformação. O critério de otimização de caracteres ambíguos foi ACCTRAN. Acredita-se que esse critério seja o que mais preserva as hipóteses de homologia primária (de Pinna 1991).

Foram calculados os índices de consistência, consistência reescalonado e retenção da árvore, e os índices de consistência dos caracteres. Bootstrap foi estimado utilizando-se 5000 réplicas e 10 buscas por réplica. Como medida de suporte dos ramos também foi utilizado o índice de decaimento de Bremer (Bremer 1994), de árvores subótimas com 20 passos adicionais e colapsando ramos com suporte inferior a um. O valor de suporte de Bremer representa o número de passos adicionais além do número mínimo para que os ramos colapsem. Todas autapomorfias foram excluídas da análise por serem não informativas para as hipóteses de relacionamento das espécies e por inflacionar o índice de consistência (Kitching *et al.* 1998). Entretanto, a autapomorfias são comentadas nas seções resultados e discussão. Foram utilizados os algoritmos de busca tradicionais, bem como os de nova tecnologia, tais como Ratchet e Drift, os quais foram desenvolvidos para permitirem uma busca mais efetiva das árvores mais curtas dentro de um universo de árvores sub-ótimas e em um tempo computacional razoável. Neste estudo, foram feitos

diferentes testes de busca utilizando-se cada uma das tecnologias disponíveis no TNT isoladamente e em conjunto: Ratchet (Nixon, 1999), Sectorial-search, Drift e Tree-fusing (Goloboff 1999), alterando-se o número de réplicas em 100, 1000 e 10000. Contudo, o número de passos obtido tanto pelas análises tradicionais como pelas novas tecnologias para as árvores igualmente parcimoniosas não se alterou.

2.4. Resultados e Discussão

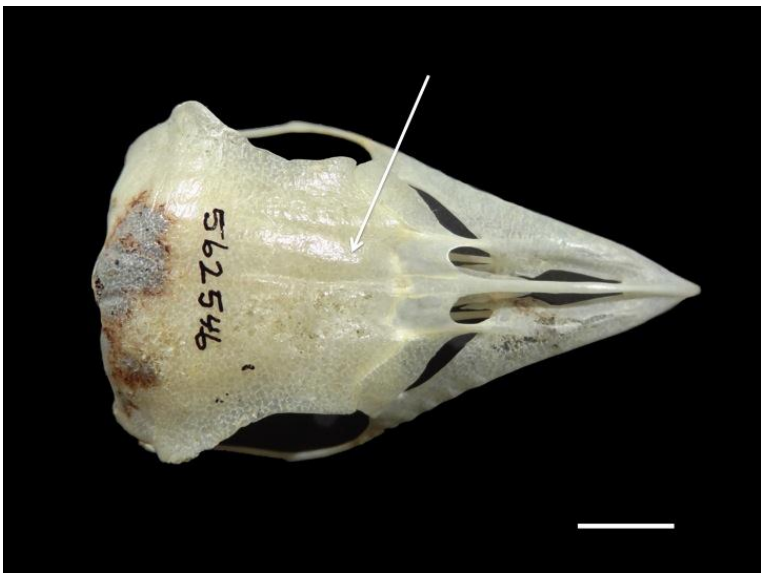
2.4.1. Caracteres

Seguem relacionados abaixo os 37 caracteres da osteologia de Nyctibiidae utilizados na análise filogenética, com os respectivos índices de consistência, acompanhados de ilustrações, descrição e comentários. Para cada ilustração a barra de escala é de 1 cm, exceto quando mencionado diferentemente.

ESQUELETO AXIAL (SKELETON AXIALE)

1. *Ossa cranii*; Região frontal (IC = 0,5)

(0) Larga



Antrostomus carolinensis USNM562546

(1) Estreita

Nyctibius aethereus USNM621717

A região frontal do crânio é bastante estreita em todas as espécies de Nyctibiidae estudados, variando no entanto entre os grupos-externos analisados. Os membros da família Caprimulgidae apresentam considerável variação na largura da região frontal, contudo consistentemente mais larga que em Nyctibiidae. O mesmo ocorre com os representantes estudados das famílias Steatornithidae, Podargidae e Apodidae e Hemiprocnidae, e somente os Aegothelidae analisados apresentam largura comparável ou mais estreita que em Nyctibiidae.

2. *Ossa cranii*; Região occipital (*Os occipitale, exoccipitale et supraoccipitale*)(IC = 1)

(0) Estreita

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) Larga, com região ventral côncava

Nyctibius grandis USNM615095

A região occipital é notavelmente larga em Nyctibiidae e Caprimulgidae, comparativamente aos demais grupos analisados. Contribuem para essa expansão lateral as regiões exoccipital e, particularmente em Nyctibiidae, a região do processo pós-orbital. Além disso, a região ventral do crânio, parasfenoidal, apresenta uma distinta conformação côncava naquelas duas famílias.

3. *Facies*; Região maxilar (*Maxilla*) (IC = 1)

(0) Longa

Batrachostomus auritus USNM430279

(1) Curta

Nyctibius griseus USNM623033

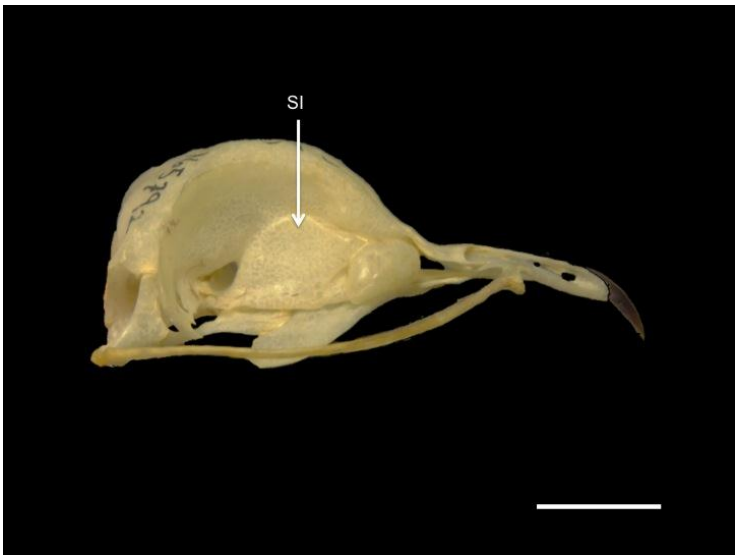
A região maxilar em Nyctibiidae é relativamente curta com relação ao comprimento total do crânio, comparativamente às famílias Podargidae e Steatornithidae. Tal condição é bastante similar ao observado em Apodidae, Hemiprocnidae, Aegothelidae e Caprimulgidae. Nesta última família, em alguns casos observa-se um alongamento maior da região maxilar e que pode ser interpretado como um caráter derivado secundariamente.

4. *Orbita*; septo interorbital (*Septum interorbitale*) (IC = 1)

(0) estreito

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) largo, espesso



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

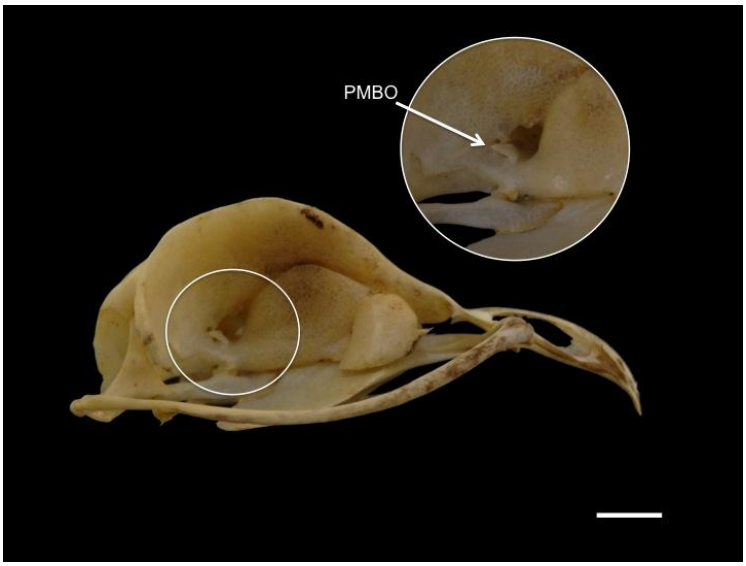
O septo interorbital é bastante espesso em todas as espécies de Nyctibiidae estudadas, bastante similar a Caprimulgidae e distinto dos demais grupos analisados.

5. Septo interorbital; *Processus musculi bulbi oculi* (IC = 1)

(0) Ausente

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) Presente



Nyctibius grandis USNM615095

Em Nyctibiidae e Caprimulgidae observa-se no septo interorbital, justamente caudal ao forame magno, o *Processus musculi bulbi oculi*, uma projeção óssea direcionada lateralmente. Esse caráter é ausente em todos os representantes do demais grupos analisados, e já foi mencionado nessas famílias por Mayr (2002) e Livezey & Zusi (2006).

6. Ectetmóide (*Os ectethmoidale*) (IC = 1)

(0) Achatado

Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) Espesso, pneumatizado

Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

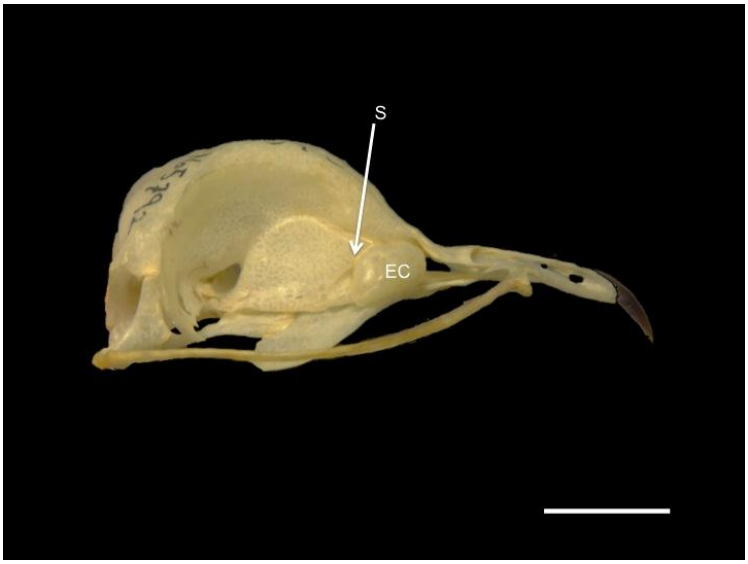
O osso ectetmóide (EC) apresenta uma conformação distinta nos Nyctibiidae estudados, representando uma forma globular espessa e pneumatizada. Nos demais grupos aquele osso apresenta-se achatado, laminar ou mesmo pouco distinguível quanto ao seu contorno.

7. Distinto sulco entre ectetmóide e septo interobital (IC = 1)

(0) Ausente

Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) Presente



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

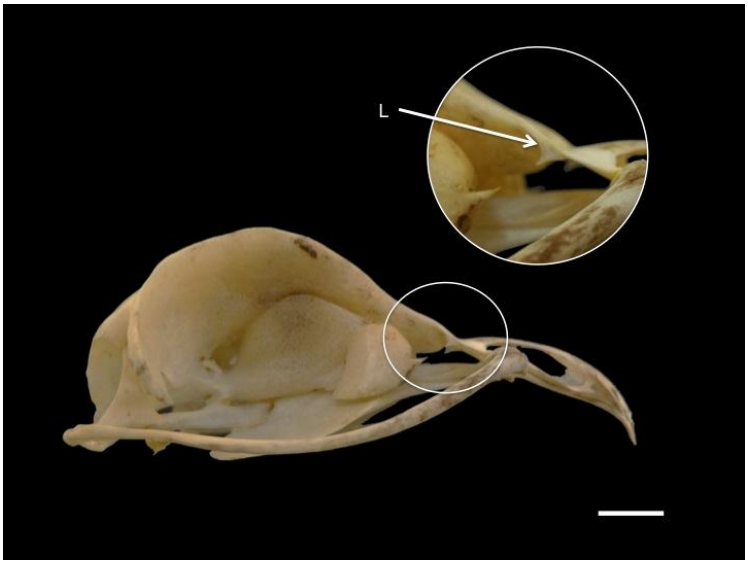
No septo interorbital em Nyctibiidae, caudalmente ao osso ectetmóide (Ec), observa-se um sulco (S) assaz pronunciado, o qual está ausente os demais grupos. É importante salientar que a existência desse sulco não deve-se somente à conformação globular do ectetmóide, mas aparenta ser independente da forma daquele osso.

8. Osso lacrimal (*Os lacrimale*) (IC = 1)

(0) Grande, desenvolvido

Hydropsalis cayennensis USNM621954

(1) Pequeno



Nyctibius grandis USNM615095

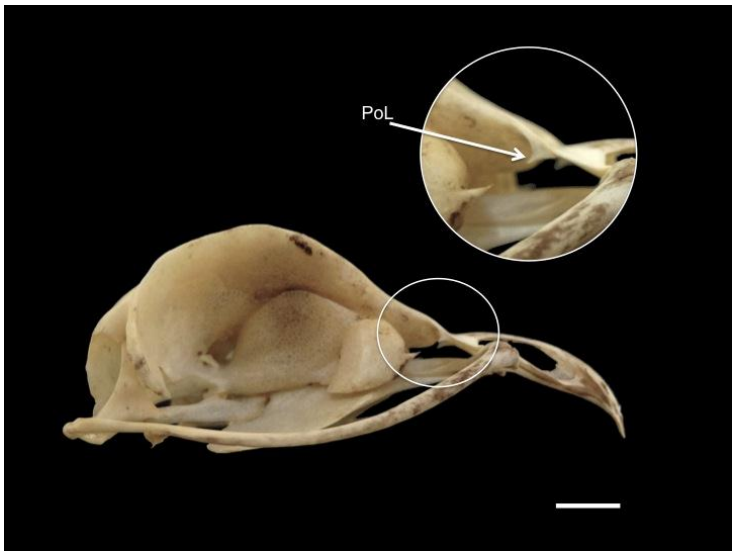
O osso lacrimal (L) em Nyctibiidae é extremamente reduzido, articulado lateralmente à região de fusão do osso nasal com a região frontal. Em *N. leucopterus* é especialmente reduzido, e em *N. bracteatus* não foi observado, portanto não se sabe se foi perdido naquela espécie ou encontra-se totalmente fundido. Nos demais grupos estudados apresenta-se mais desenvolvido, particularmente em Caprimulgidae.

9. Osso lacrimal; processo orbital (IC = 0,5)

(0) Ausente

Nyctibius leucopterus LSUMNS165693

(1) Presente



Nyctibius grandis USNM615095

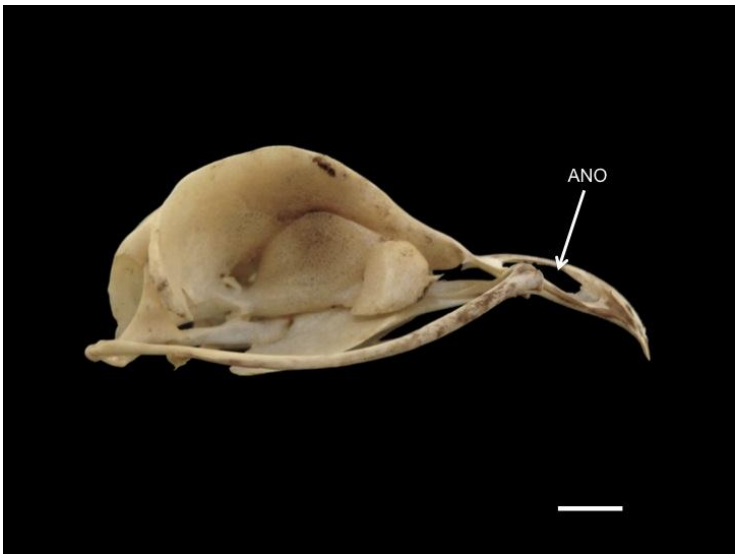
Em *N. grandis*, *N. aethereus*, *N. griseus* e *N. jamaicensis*, o osso lacrimal (L) apresenta um distinto processo orbital (PoL), posicionado obliquamente e direcionado caudoventralmente. Esse processo está ausente em *Nyctibius leucopterus* e *N. bracteatus.*

10. Abertura Nasal Óssea (*Apertura nasi ossea*) (IC = 1)

(0) Ossificada

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) Não-ossificada



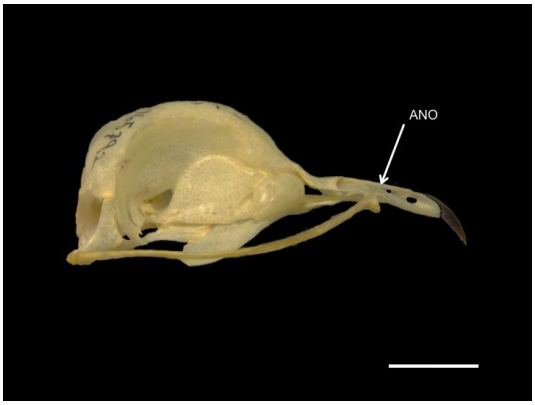
Nyctibius grandis USNM615095

A abertura nasal óssea (ANO) apresenta duas condições bastante distintas nos grupos estudados. Steatornithidae e Podargidae apresentam uma abertura nasal óssea totalmente ossificada, enquanto que Nyctibiidae, Caprimulgidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae a abertura nasal não é ossificada.

11. Abertura Nasal Óssea (IC = 1)

(0) Achatada dorsoventralmente

Hydropsalis cayennensis USNM621954



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

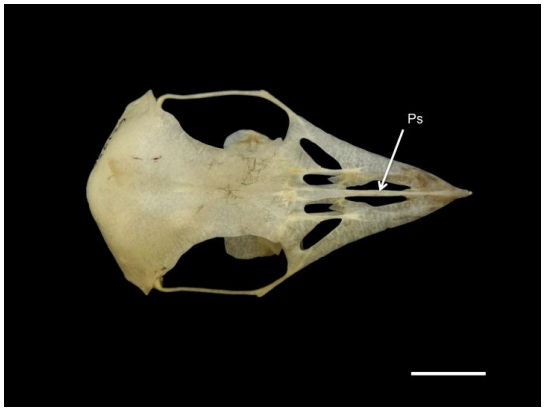
(1) Expandida dorsoventralmente

Nyctibius griseus USNM623033

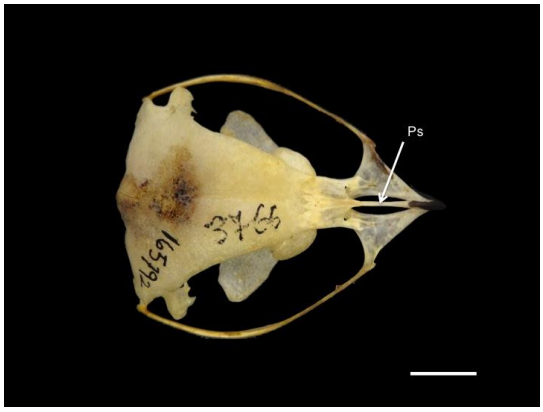
A abertura nasal óssea (ANO) em vista lateral nos Nyctibiidae é ampla e larga, com exceção de *N. bracteatus* na qual a abertura é achatada dorsoventralmente. Aquela espécie apresenta uma condição semelhante ao observado nos demais grupos analisados que apresentam a abertura nasal não ossificada, particularmente a Caprimulgidae.

12. Pila supranasal (*Pila supranasalis*) (IC = 0,5)

(0) Estreita



Hydropsalis climacocerca USNM621956



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

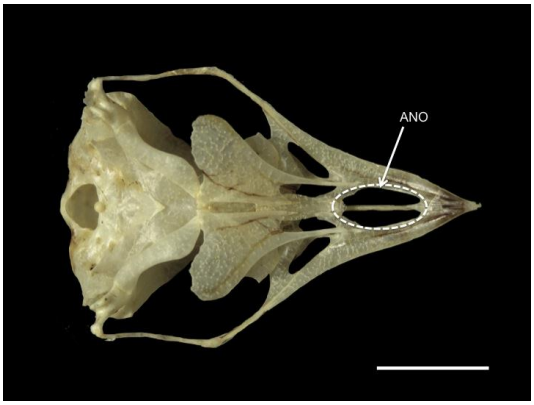
(1) Larga

Nyctibius griseus USNM623033

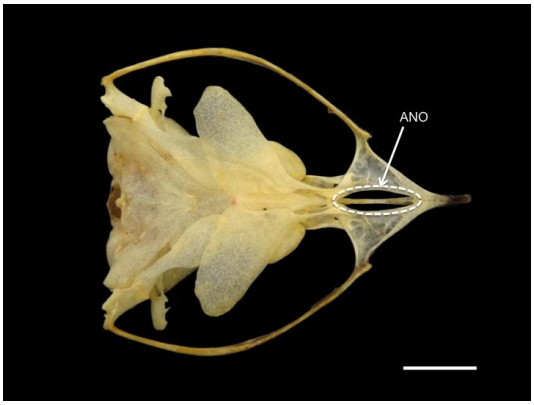
A pila supranasal (*pila supranasalis*, PS) é a porção óssea da região dorsal da narina, formada pela fusão dos ossos pré-maxilar e maxilar e com contribuição dos ramos mediais dos ossos nasais em sua porção caudal. Em Nyctibiidae apresenta duas condições, estreita e larga. *Nyctibius bracteatus* e *N. aethereus* detêm a pila supranasal estreita, enquanto que as demais espécies apresentam a condição larga. Com relação aos grupos externos analisados, aqueles que possuem a abertura nasal não ossificada, todos apresentam a pila supranasal estreita.

13. Abertura Nasal Óssea, em aspecto ventral (IC = 1)

(0) Ovalada

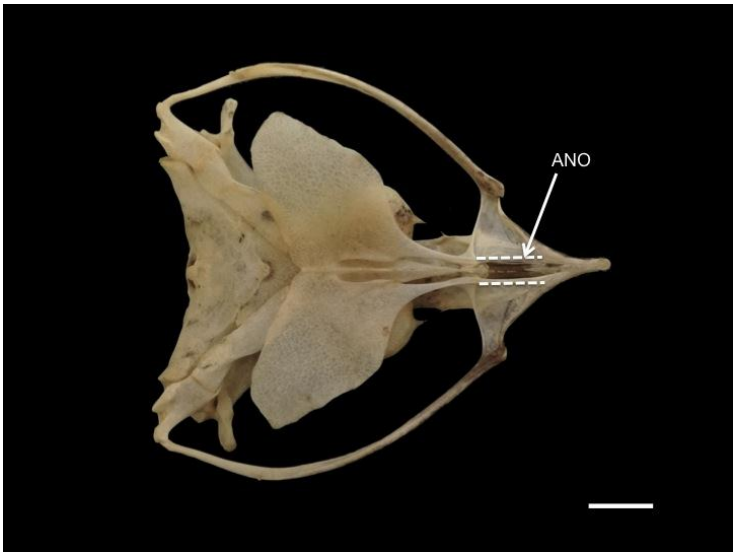


Nyctidromus anthonyi LSUMNS75600



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

(1) Estreita, reta



Nyctibius grandis USNM615095

A abertura nasal óssea (ANO) em vista ventral apresenta duas feições distintas em Nyctibiidae. Uma forma ovalada, delimitada lateralmente por duas cristas curvas, e uma forma retangular, delimitada lateralmente por cristas paralelas. A primeira feição é observada em *N. bracteatus*, enquanto as demais espécies apresentam a segunda conformação. *N. leucopterus* apresenta uma leve curvatura nas cristas que delimitam lateralmente a abertura nasal, mas que se assemelham mais à segunda conformação do que à primeira. Uma forma ovalada da abertura nasal em vista ventral é observada em Aegothelidae, Apodidae, Hemiprocnidae e particularmente similar em todos os Caprimulgidae analisados.

14. Crista na região ventral do maxilar (IC = 1)

(0) Presente, curva

Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

(1) Presente, transversa

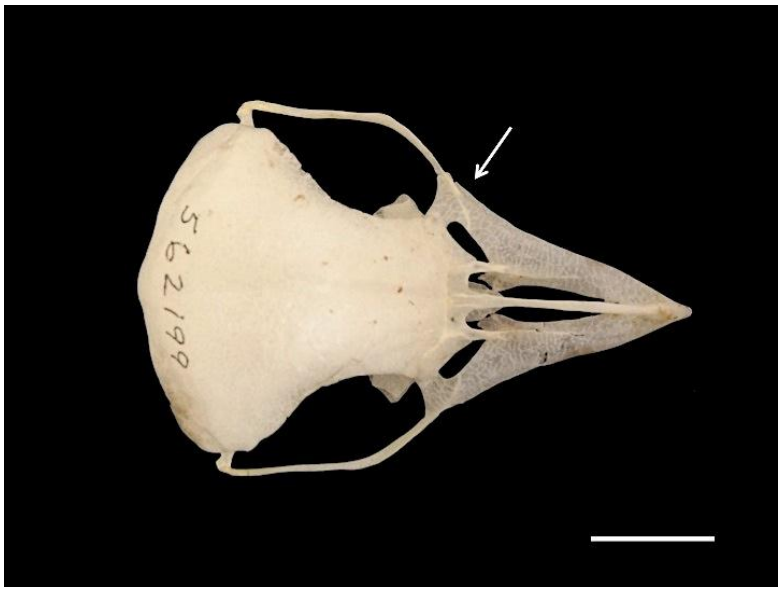
Nyctibius griseus USNM623033

A face ventral do osso maxilar em Nyctibiidae é bastante *sui generis*. Uma fossa grande, em forma de triângulo reto, é delimitada por três cristas: uma lateral, margeando a borda superior do bico; uma medial, que delimita a abertura nasal; e uma caudal, transversal no crânio (Cr na figura). Em todas as espécies de Nyctibiidae analisadas essa crista Cr é quase reta e transversa no crânio, exceto em *N. bracteatus* na qual ela é curvada caudalmente, não formando um triângulo reto com as demais cristas. Todas essas cristas estão ausentes nos demais grupos analisados, contudo em Aegothelidae, Apodidae e

especialmente Caprimulgidae, observa-se uma curvatura similar a *N. bracteatus*, exceto pela ausência da crista Cr, o que sugere que o estágio reto, transverso da crista Cr seja derivado na maioria das espécies de *Nyctibius*.

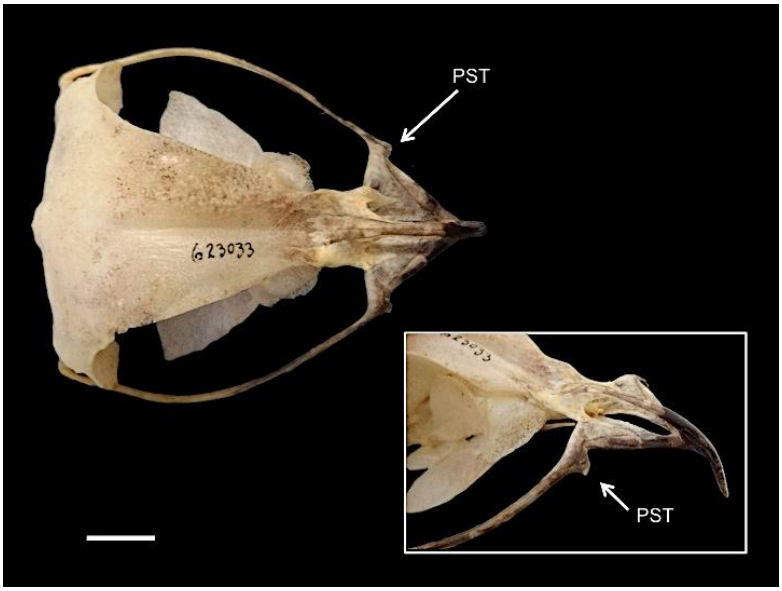
15. Processo Surangulo-tomial (*Processus surangulo-tomialis*, novo termo) (IC = 1)

(0) Ausente



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

(0) Presente



Nyctibius griseus USNM623033

O Processo Surangulo-tomial (*Processus surangulo-tomialis*, novo termo) é uma estrutura típica das espécies de Nyctibiidae atuais, estando ausente em *Paraprefica* e nos demais grupos de Aves estudados, bem como não descrito em nenhum outro grupo de Aves na literatura. Diferentes ossos parecem contribuir para a formação dessa estrutura, sendo o osso maxilar formado sua parte rostral e medial e, em maior parte, pelo osso jugal em suas porções caudal e lateral.

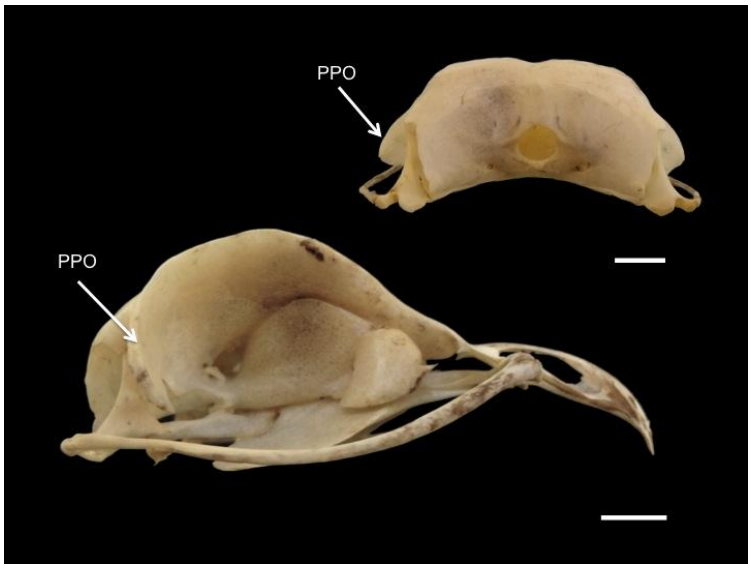
Essa estrutura já foi mencionada na literatura como um "dente" (Cohn-Haft 1999, Mayr 2002), mas nenhum nome apropriado foi descrito até o presente momento. Por acreditar ser uma estrutura notável desse grupo, importante filogeneticamente e que possivelmente desempenhe algum papel na alimentação das espécies, é importante que seja nomeado adequadamente. Apresenta pouca variação de forma e posição entre as espécies de Nyctibiidae, sendo, contudo, mais estreito e curvado ventralmente em *Nyctibius bracteatus*, uma autapomorfia para aquela espécie.

16. Processo Pós-Orbital (*Processus postorbitalis*) (IC = 1)

(0) Curto

Antrostomus carolinensis USNM562546

(1) Longo e achatado anteroposteriormente

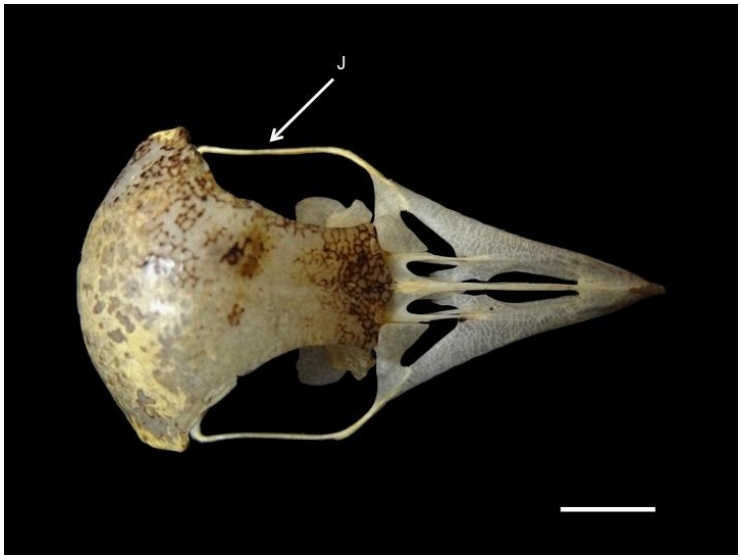


Nyctibius grandis USNM615095

A região caudal da órbita em Nyctibiidae é notavelmente distinta dos demais grupos analisados, particularmente devido à expansão lateral e achatamento rostrocaudal do processo pós-orbital (PPO). Essa expansão e conformação do processo pós-orbital proporciona uma maior extensão à abertura orbital e parece dar suporte aos olhos caudalmente. Em todos os demais grupos estudados essa região não apresenta tal conformação, sendo o processo pós-orbital reduzido. Em Aegothelidae, o processo apresenta um leve achatamento antero-posterior, mas em um grau menos desenvolvido. Em Podargidae, estruturas muito distintas parecem também dar suporte aos olhos caudalmente na órbita (ver capítulo 1 para mais detalhes).

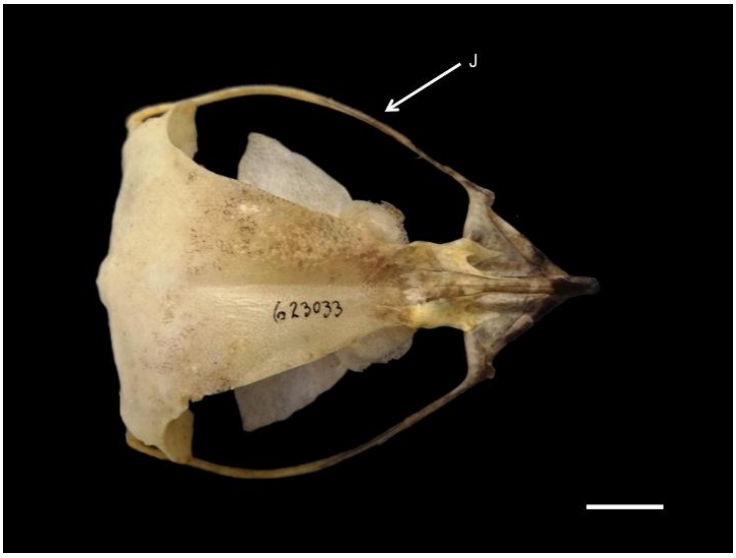
17. Parte caudal da barra jugal (*Arcus jugalis*) (IC = 1)

(0) Reta



Hydropsalis torquata FMNH334974

(1) Curva

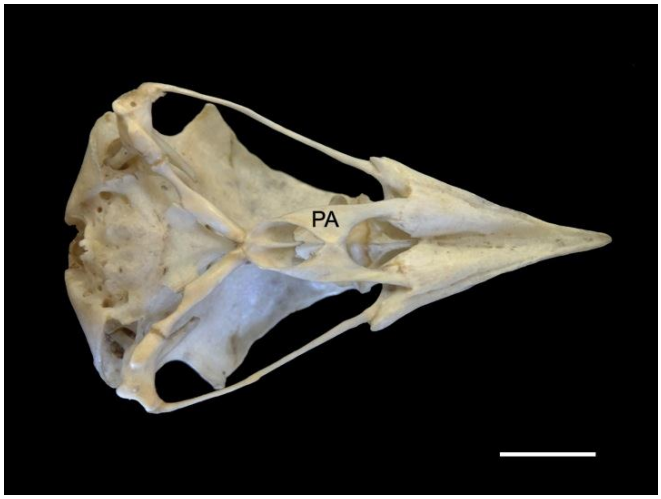


Nyctibius griseus USNM623033

A barra jugal (J), formada pela fusão dos ossos jugal rostralmente e quadrado-jugal caudalmente, é curva em toda sua extensão em todas espécies de Nyctibiidae. Nos demais grupos analisados, a barra jugal é reta (Steatornithidae, Podargidae) ou curva somente em sua porção mais rostral, no osso jugal (Apodidae, Hemiprocnidae, Aegothelidae e Caprimulgidae). Dessa forma, a curvatura no osso quadrado jugal parece ser típico de Nyctibiidae.

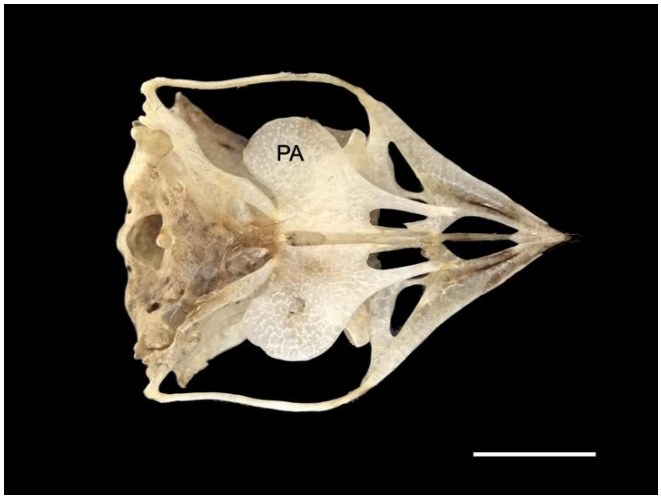
18. Osso palatino (*Os palatinum*) (IC = 1)

(0) reto, não expandido lateralmente



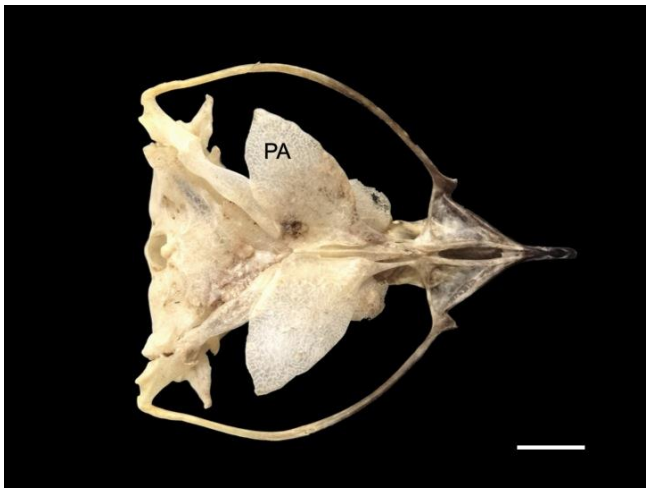
Steatornis caripensis MCZ1401

(1) Expandido lateralmente



Lurocalis semitorquatus AMNH18303

(2) Mais expandido que (1)

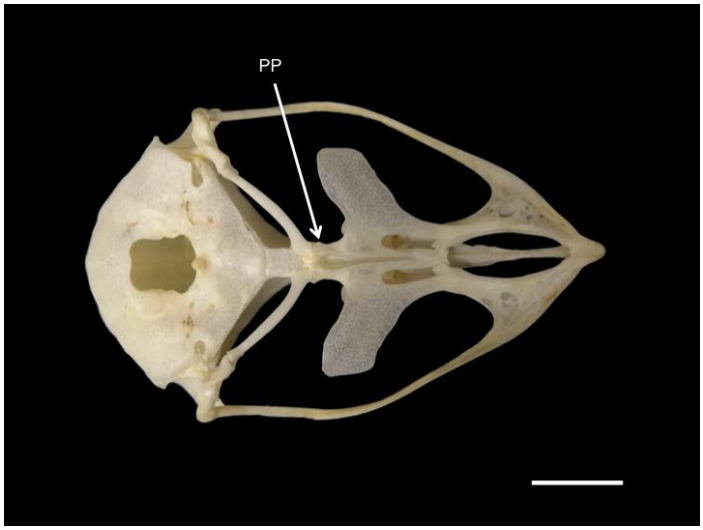


Nyctibius griseus USNM623033

Os ossos palatinos (PA), que formam o teto da cavidade bucal nas aves, são notoriamente desenvolvidos e expandidos lateralmente em Nyctibiidae e Caprimulgidae. Em Aegothelidae, há também um maior desenvolvimento lateral do angulo caudal do palatino, contudo não tão amplamente como nas duas primeiras famílias. Em Nyctibiidae, os palatinos são ainda mais expandidos lateralmente se comparados a Caprimulgidae. Pouca variação existe entre as espécies de *Nyctibius* a ponto de ser considerada; por outro lado uma grande variação existe na conformação dos palatinos em Caprimulgidae (ver detalhes no capítulo 3).

19. Osso palatino; processo pterigóide (*Os palatinum*) (IC = 1)

(0) Presente



Aegotheles crinifrons USNM560816

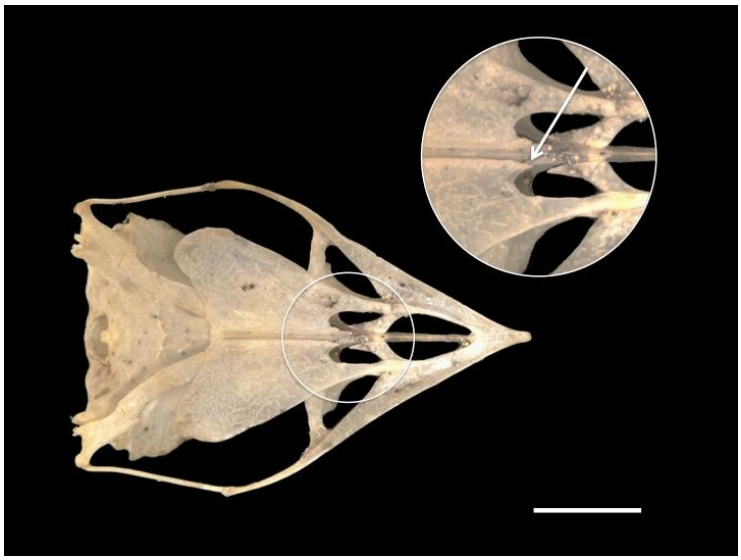
(1) Ausente

Nyctibius leucopterus LSUMNS165791

A região de articulação entre os palatinos e pterigóides é realizada em muitos grupos por meio dos processos pterigóides dos palatinos (PP). Em Nyctibiidae esses processos estão ausentes, assim como em Caprimulgidae.

20. Osso palatino; processo rostral (*Processus rostralis*) (IC = 1)

(0) presente



Lyncornis macrotis USNM431311

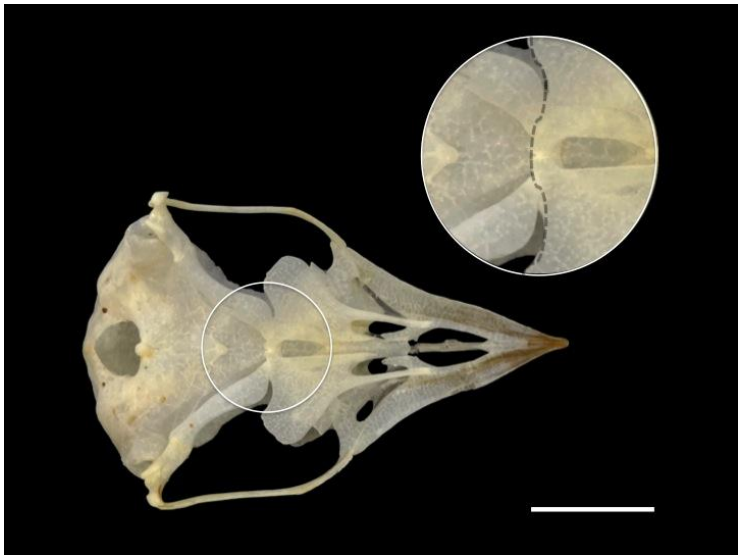
(1) ausente

Nyctibius griseus USNM623033

O processo rostral do palatino situa-se na região medial da porção rostral dos palatinos, próximos aos processos maxilopalatinos. É bem evidente em Apodidae, Hemiprocnidae, Aegothelidae e Caprimulgidae, sendo, contudo, ausente em todas espécies de Nyctibiidae analisadas.

21. Osso palatino; região caudal (IC = 1)

(0) em formato de "W"



Setopagis parvula USNM555943

(1) em forma de "V"

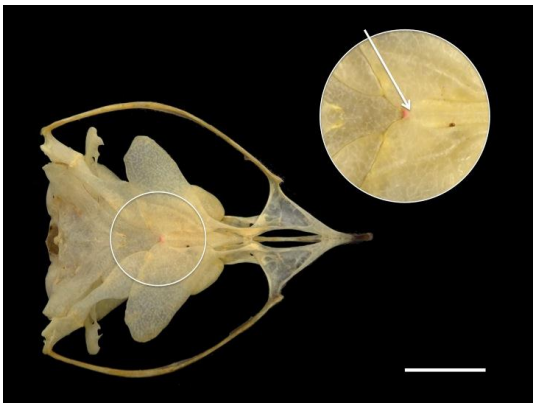
Nyctibius griseus USNM623033

Em Nyctibiidae e Caprimulgidae, a articulação dos ossos palatinos e pterigóides ocorre sem a existência de um processo pterigóide do palatino. No entanto, em Caprimulgidae há uma projeção caudal, medial dos palatinos, que proporcionam uma forma em "W" daquela região. Nas espécies de *Nyctibius*, a região caudal dos palatinos é em forma de "V", formado pela fusão mediana dos palatinos.

22. Ponte interpalatina (região caudal dos palatinos, localizada caudalmente à fossa coanal) (IC = 1)

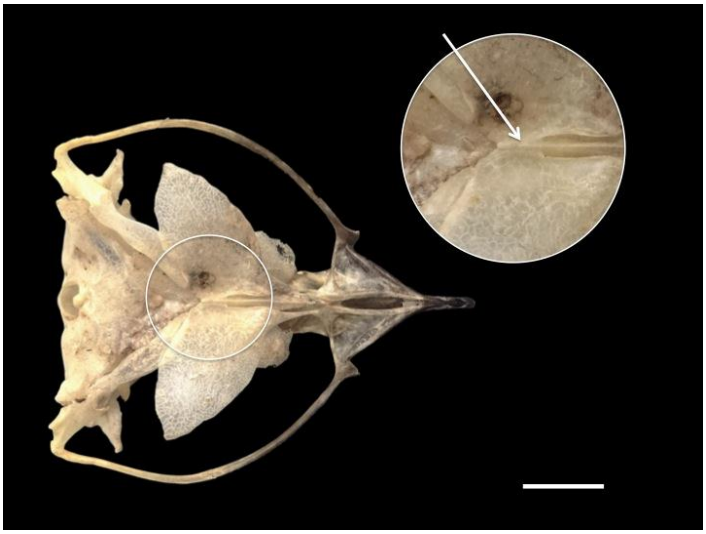
(0) curta

Antrostomus vociferus USNM553846



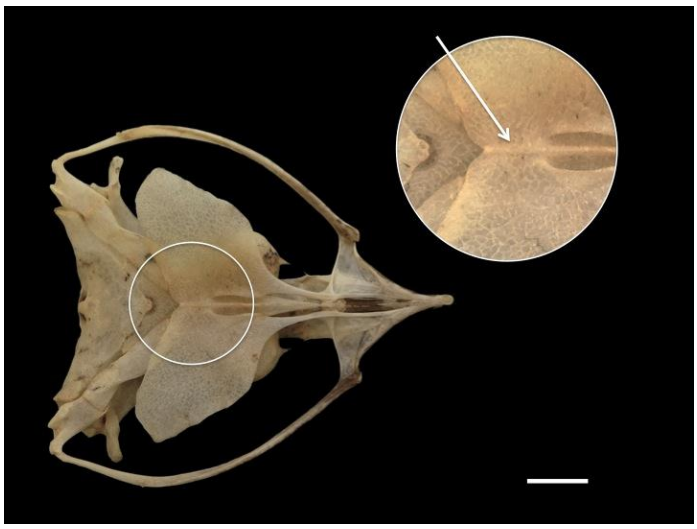
Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

(1) média



Nyctibius griseus USNM623033

(2) longa



Nyctibius grandis USNM615095

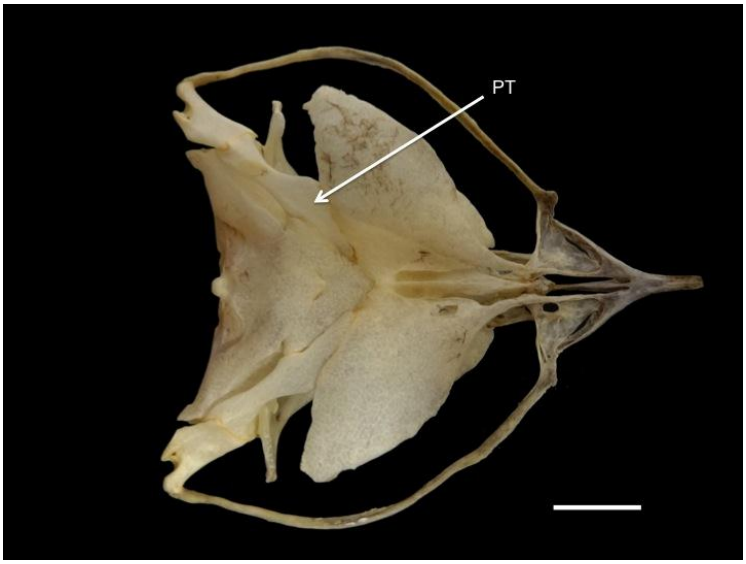
A ponte interpalatina, região de contato entre as porções caudais dos palatinos, localizada caudalmente à fossa coanal (*fossa choanalis*), é bastante variável nas espécies de *Nyctibius*, apresentando diferentes extensões. É curta em *N. bracteatus* e de médio comprimento nas demais espécies, exceto em *N. grandis* no qual é mais longa. Nos demais grupos analisados a ponte interpalatina é curta, particularmente em Caprimulgidae e Aegothelidae; com exceção de Podargidae e Steatornithidae, nas quais a conformação geral dos palatinos é bastante distinta.

23. Pterigóide (*Os pterygoideum*) (IC = 1)

(0) arredondado/ovalado em secção transversal, sem contatar a região parasfenóide

Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) Achatado e contatando a região paraesfenóide

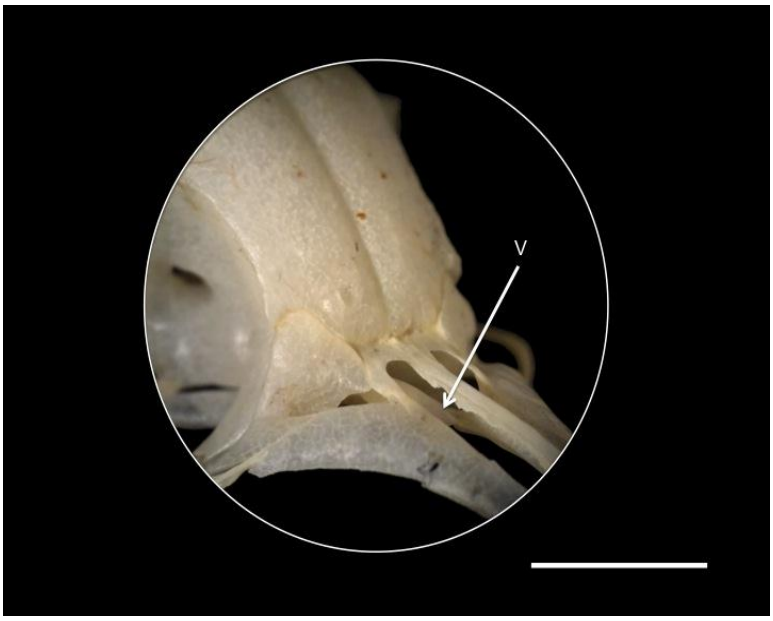


Nyctibius aethereus USNM621717

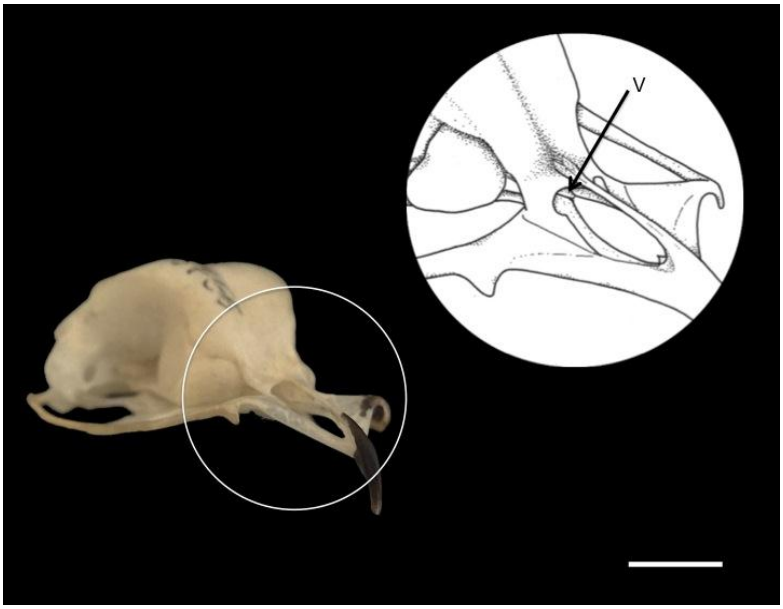
O osso pterigóide (PT) é achatado dorsoventralmente em todas as espécies de Nyctibiidae, condição distinta de todos os demais grupos analisados. Além disso, aquele osso contata a região parasfenóide por toda sua metade rostral.

24. Osso vômer (*Os* vômer); extremidade rostral (IC = 1)

(0) Afilado, sem processos rostrais

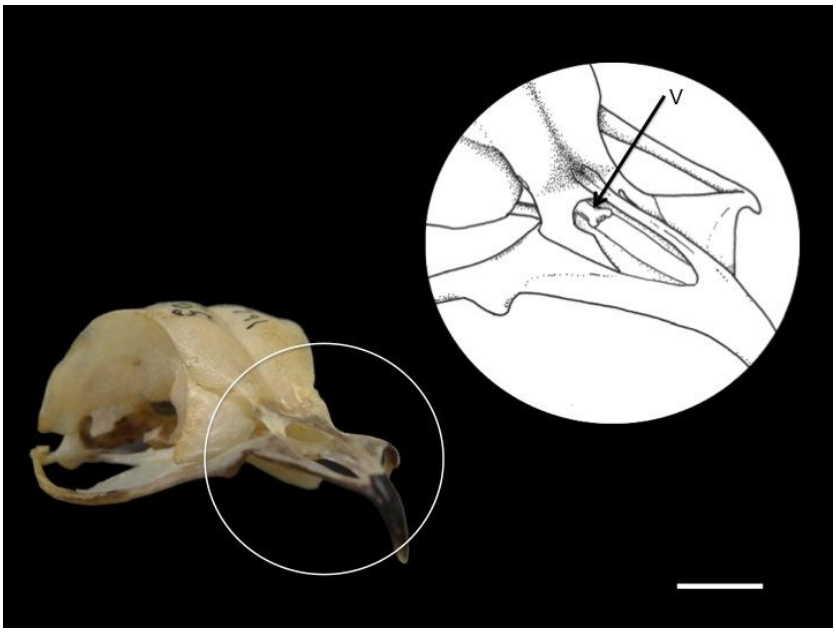


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199



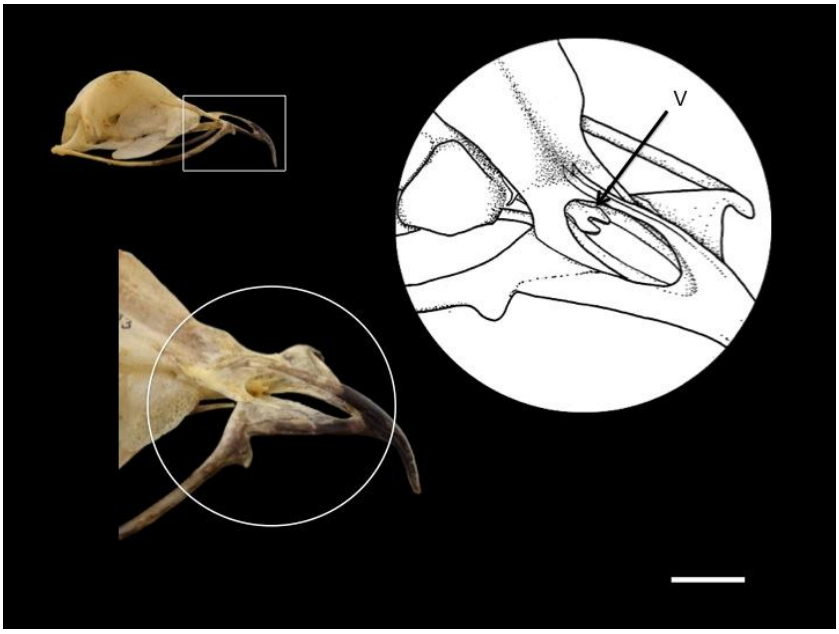
Nyctibius bracteatus LSUMNS165792

(1) Dois processos rostrais, curtos



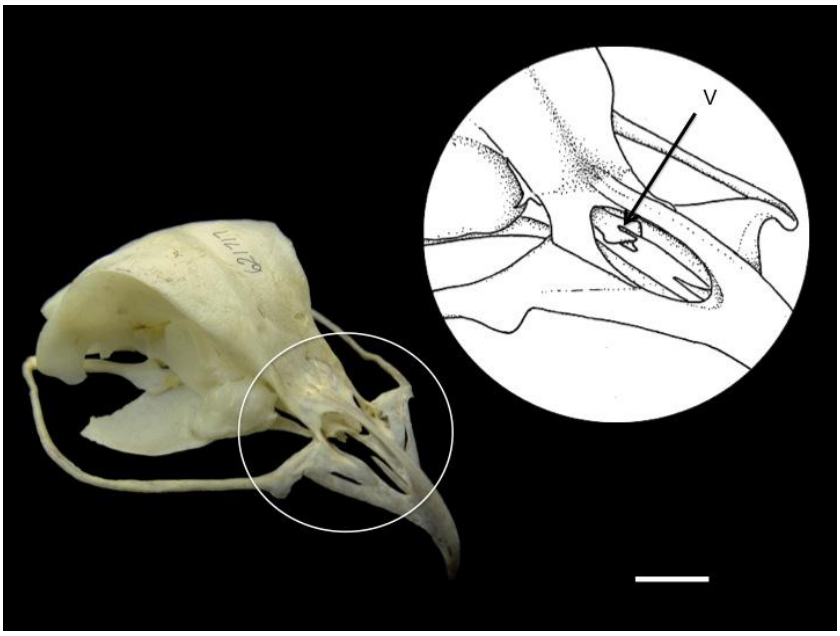
Nyctibius leucopterus LSUMNS165791

(2) Dois processos rostrais, longos



Nyctibius griseus USNM623033

(3) Dois processos rostrais longos dorsalmente e um processo adicional ventralmente



Nyctibius aethereus USNM621717

O osso vômer apresenta considerável variação entre as espécies de Nyctibiidae, mais do que a observada entre os representantes das outras famílias. Esse osso pode variar de quatro maneiras distintas nessa família: (0) com sua porção rostral afilada, sem nenhum processo, observado em *N. bracteatus*; (1) com dois pequenos processos rostrais, observado em *N. leucopterus*; (2) com dois processos rostrais, mais desenvolvidos, observado em *N. griseus* e *N. jamaicensis*; e (3) com dois processos rostrais, desenvolvidos e mais juntos entre si, e um processo adicional ventralmente, observado em *N. grandis* e *N. aethereus*. Em Podargidae e Steatornithidae não é possível visualizar ou diferenciar o osso vômer, enquanto que nos demais grupos, Apodidae, Hemiprocnidae, Aegothelidae e Caprimulgidae o vômer apresenta sua região anterior afilada ou arredondada, sem nenhum processo ou projeção rostral, a exemplo do observado em *N. bracteatus*.

25. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); região sinfisial (IC = 1)

(0) larga ou de comprimento médio

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) Muito curta

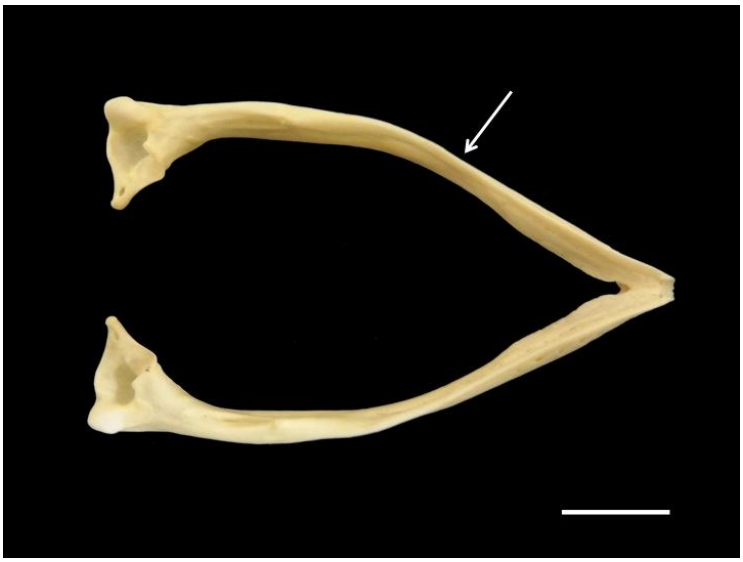
Nyctibius grandis USNM615095

A região rostral da mandíbula, em sua parte sinfisial, em Nyctibiidae é assaz curta, representando cerca de 3% do comprimento total da mandíbula. Condição similar é observada nos representantes da família Caprimulgidae, na qual a região sinfisial é bastante curta, enquanto que as demais famílias estudadas apresentam essa região mais

larga. O estreitamento da região sinfisial, aliado às articulações intraramais, permitem uma maior elasticidade e mobilidade intramandibular nos grupos que o detêm.

26. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); articulações intramandibulares (estreptognatismo) (IC = 1)

(0) Ausentes



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) Presentes

Nyctibius grandis USNM615095

A mandíbula nos representantes das famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresenta alta mobilidade intra-ramal, o que permite a mandíbula se mover em diversas dimensões além da abertura bucal causada pelo seu abaixamento. Essa mobilidade se dá

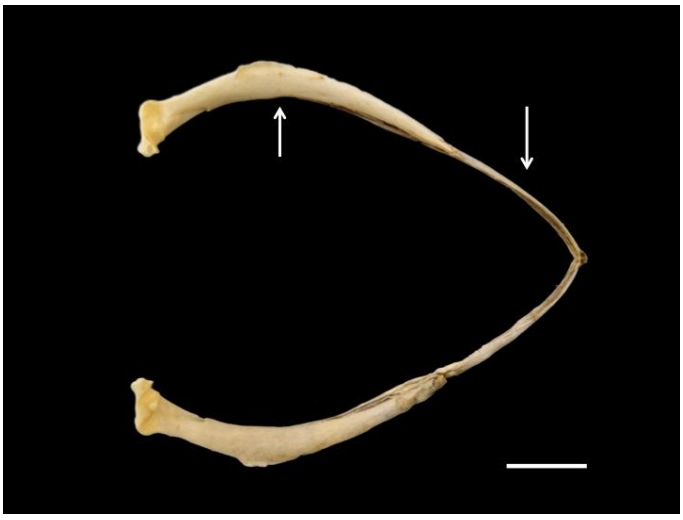
pela existência de articulações sindesmóticas localizadas na região mediana da mandíbula, e no caso de Nyctibiidae também na região imediatamente caudal à sínfise mandibular. Esta última é de difícil visualização em material seco, sendo possível a sua visualização somente em exemplares frescos e preservados e álcool. Essa condição, denominada estreptognatismo, é notável nessas duas famílias e permite que a mandíbula se expanda lateralmente durante a abertura bucal. O streptognatismo não é observado nos demais grupos estudados.

27. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); largura dos ramos mandibulares (IC = 1)

(0) iguais ou similares ao longo de toda sua extensão

Aegotheles crinifrons USNM560816

(1) Metade rostral estreita e metade caudal larga e achatada dorsoventralmente



Nyctibius grandis USNM615095

A mandíbula apresenta uma distinção entre as suas metades rostral e caudal em Nyctibiidae e Caprimulgidae, sendo estreita rostralmente e larga e achatada dorsoventralmente em sua metade caudal. Na região de interseção há a presença da articulação sindesmótica, típica dessas duas famílias, conforme referido no caráter 27. Nas demais famílias, a largura e espessura dos ramos mandibulares é igual, ou bastante similar, ao longo de toda sua extensão.

28. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); curvatura ventral da região rostral (IC = 1)

(0) leve

Gactornis enarratus FMNH352811 (acima)
Nyctibius bracteatus LSUMNS165792 (abaixo)

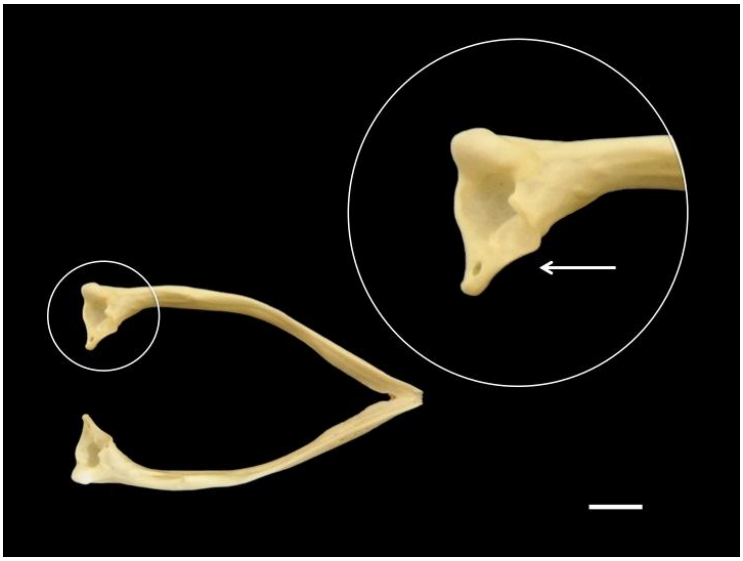
(1) acentuada

Nyctibius grandis USNM623085

A curvatura ventral da região rostral da mandíbula em Nyctibiidae apresenta duas formas distintas: leve, em ângulo de cerca de 45º em relação ao eixo longitudinal da mandíbula, observada em *N. bracteatus*; e acentuada, representando quase 90º em relação ao eixo longitudinal da mandíbula, presente nas demais espécies de *Nyctibius*. A primeira conformação é constatada nos demais grupos estudados, incluindo todas as espécies da família Caprimulgidae.

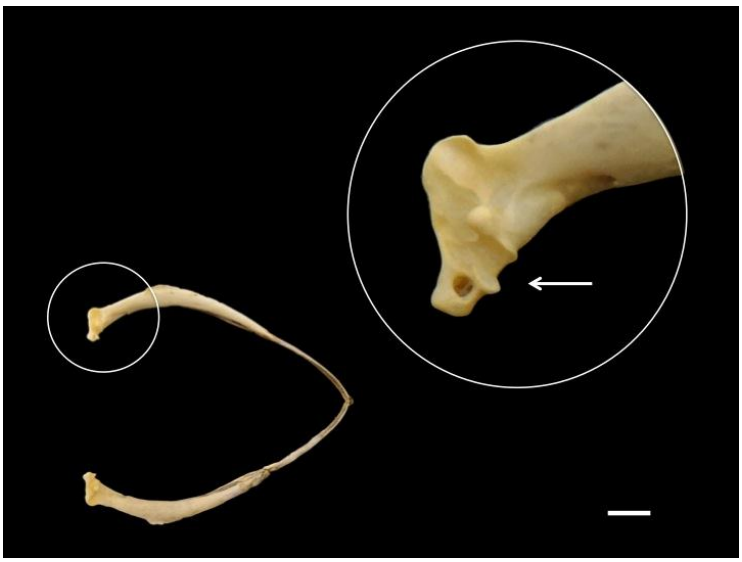
29. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); processo medial da região caudal (IC = 1)

(0) comprimento médio



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) longo



Nyctibius grandis USNM623085

Todos os representantes das famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae exibem grande similaridade na região articular da mandíbula. O processo medial da região caudal é longo e bem desenvolvido naquelas duas famílias, enquanto que nos demais grupos apresenta-se mais curto.

30. Quadrado (*Os Quadratum*); processo orbital (*Processus orbitalis*) (IC = 1)

(0) Presente, bem desenvolvido

Batrachostomus septimus UMMZ207453

(1) Curto ou ausente

Nyctibius griseus USNM623033

O osso quadrado apresenta forma bastante peculiar em Nyctibiidae, a qual é em grande extensão similar em Caprimulgidae. Entre as características marcantes dessas

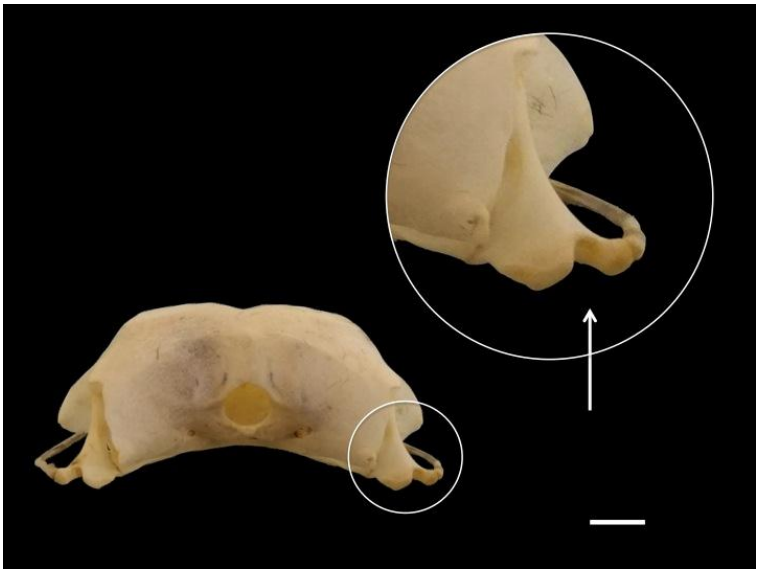
famílias está a ausência, ou extrema redução, do processo orbital do quadrato. Em Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae esse processo é também extremamente curto. Podargidae e Steatornithidae apresentam um longo processo orbital do quadrado.

31. Quadrado (*Os Quadratum*); côndilo lateral (*Condylus lateralis*) (IC = 1)

(0) curto

Steatornis caripensis MCZ1401

(1) longo



Nyctibius grandis USNM615095

O côndilo lateral do osso quadrado apresenta-se longo lateralmente nos representantes das famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, condição bastante distinta das demais famílias estudadas. Podargidae apresenta o osso quadrado com uma conformação

bastante distinta das demais, e portanto sendo difícil de se delinear paralelos entre aquela família e as demais.

32. Coluna vertebral (*Columna vertebralis*); número de vértebras pré-sacrais (IC = 1)

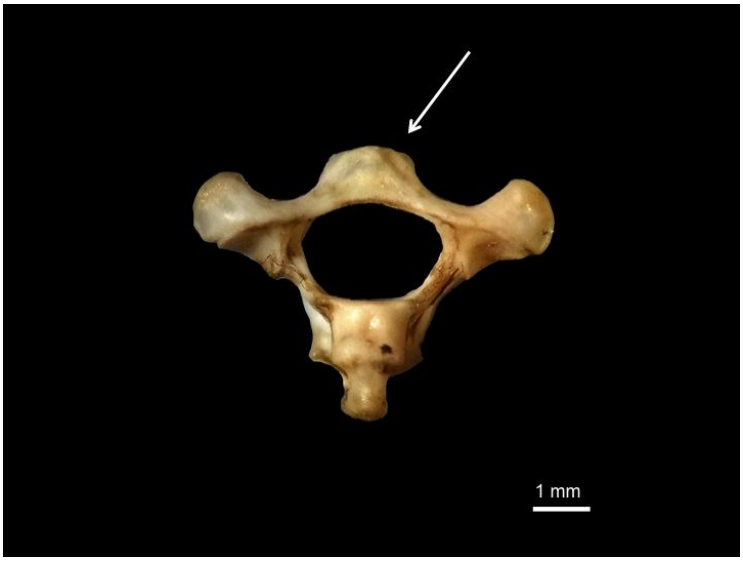
(0) 18 ou mais

(1) 17

O número de vértebras pré-sacrais varia entre as famílias estudadas, sendo 19 em Steatornithidae, 18 em Podargidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae, e 17 em todas espécies de Nyctibiidae e Caprimulgidae.

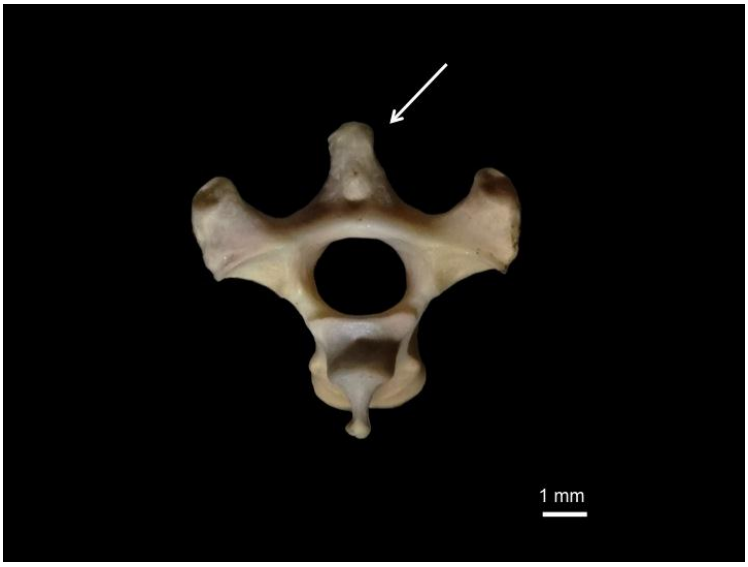
33. Atlas; processo espinhoso (*Processus spinosus*) (IC = 1)

(0) curto



Uropsalis lyra UMMZ207243

(1) longo



Nyctibius grandis USNM615095

O processo espinhoso é longo em todos os representantes de Nyctibiidae, exceto em *Nyctibius bracteatus*, no qual é mais curto e em condição semelhante ao observado na maioria dos representantes da família Caprimulgidae. Naquela família o processo espinhoso é relativamente curto na ampla maioria das espécies, excetuando-se o gênero *Chordeiles* no qual o referido processo é muito curto, e *Eurostopodus* e *Lyncornis*, nos quais o processo espinhoso é longo, comparável ao observado em Nyctibiidae. Nas demais famílias estudadas o processo é notadamente curto, quase ausente, em Apodidae, Hemiprocnidae, Trochilidae e Aegothelidae (ver detalhes nos capítulos 1 e 3).

34. Esterno (*Os Sternum*); margem caudal (*Margo caudalis*) (CI=0,5)

(0) Uma, ou nenhuma, incisura em cada lado

Hemiprocne mystacea USNM558294 (esquerda)
Steatornis caripensis USNM170392 (centro)
Antrostomus carolinensis USNM613977 (direita)

(1) Duas incisuras em cada lado

Podargus strigoides USNM492463 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM615095 (direita)

De maneira geral o esterno apresenta uma grande diversidade de formas nas aves Caprimulgiformes e Apodiformes. A margem caudal daquele osso apresenta variáveis condições no que se refere ao número e formato de incisuras. Nyctibiidae apresenta duas incisuras em cada margem, o mesmo que Podargidae. No entanto, a forma das incisuras indica que tal condição pode não ser homóloga entre esses grupos, sendo no entanto sinapomorfia dos representantes de cada família. Pouca variação há entre as espécies de

Nyctibiidae com relação à forma das trabéculas e profundidade das incisuras; contudo, as trabéculas mediais são mais curtas em *N. aethereus* e curvadas medialmente em *N. bracteatus*. Os membros da família Caprimulgidae detêm uma incisura em cada margem, a qual varia em profundidade entre as espécies e está completamente ausente no gênero afrotropical *Macrodipteryx* (para mais detalhes, ver capítulo 2).

35. Tibiotarso (*Os Tibiotarsus*); epicôndilo lateral (*Epicondilus lateralis*) (IC = 1)

(0) curto

Chordeiles nacunda USNM614147

(1) longo

Nyctibius grandis USNM615095

A porção distal do tibiotarso nas espécies de Nyctibiidae apresenta um epicôndilo lateral distintamente expandido lateralmente, condição não observada em nenhum dos

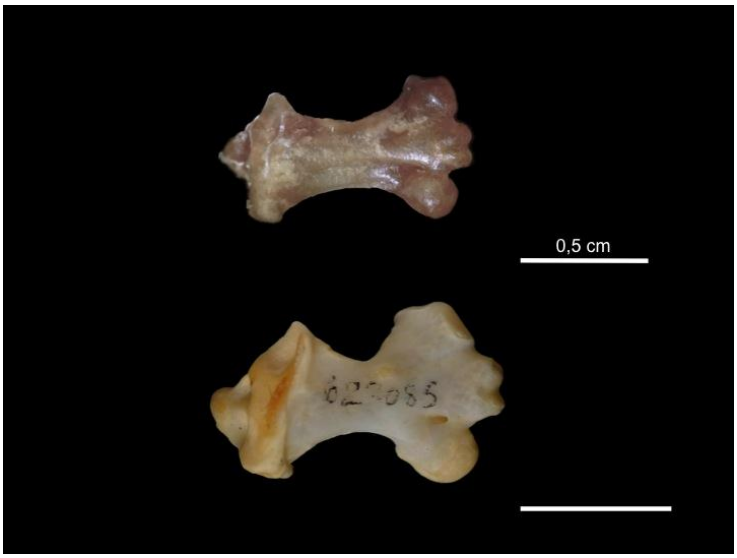
demais grupos analisados. Aquela região do tibiotarso é, dessa forma, notavelmente mais larga em Nyctibiidae, acompanhando a também larga porção proximal do tarsometatarso.

36. Tarsometatarso (*Os tarsometatarsus*) (IC = 1)

(0) Longo

Lyncornis macrotis USNM431310

(1) Curto



Nyctibius bracteatus LSUMNS165792 (acima)
Nyctibius grandis USNM628085 (abaixo)

O osso tarsometatarso em todas as espécies de Nyctibiidae é extremamente curto, sem paralelo nos representantes das famílias relacionadas e analisadas nesse estudo. Entre as demais famílias, o comprimento proporcional daquele osso apresenta pequenas

variações, especialmente entre as espécies de Caprimulgidae, mas nenhuma apresenta este notável grau de redução.

Entre as espécies de Nyctibiidae analisadas, alguma variação existe na conformação da porções distal e proximal daquele osso, bem como no estreitamento de sua porção mediana. Em *N. bracteatus*, a parte distal do osso é proporcionalmente menos larga (estado 1), enquanto que nas demais espécies a tróclea metatarsal II (*Trochlea metatarsi*) é mais proeminente lateralmente, o que torna a porção distal do osso mais larga (estado 2). Dessa forma, em todas as espécies, exceto *N. bracteatus*, observa-se uma curvatura mediana, em ambos os lados, mais acentuada.

37. Tarsometatarso; largura da região proximal e presença de sulcos e forames hipotarsais (*Sulcus hypotarsi* e *foramen hypotarsi*) (IC = 1)

(0) estreita, com um ou dois forames/sulcos hipotarsais (*Foramen et sulcus hypotarsi*)

Chordeiles minor USNM614373

(1) larga, com três forames/sulcos hipotarsais

Nyctibius grandis USNM628085

A porção proximal do tarsometatarso é notadamente larga comparada às demais famílias analisadas. As cótilas laterais e especialmente as laterais são proporcionalmente mais largas e apresentam um sulco e dois forames hipotarsais. Em Caprimulgidae há uma grande variação na conformação dos sulcos e forames e em raras situações há dois forames totalmente fechados (ver detalhes no capítulo 3). Nas demais famílias observa-se um largo sulco hipotarsal (Apodidae), um sulco (*Steatornis*) ou forames quase fechados (Podargidae).

2.4.2. Análise filogenética

A análise filogenética dos 37 caracteres e dos 12 terminais resultou em uma árvore mais parcimoniosa (L=47, IC=0,914, ICR=0,884, IR=0,966), cuja topologia pode ser visualizada na figura 1. O número de cada clado encontra-se à frente do seu ramo correspondente. Os valores de bootstrap e de decaimento de Bremer encontram-se abaixo e acima de cada ramo, respectivamente, e as sinapomorfias estão plotadas nos ramos de cada clado como círculos pretos (caracteres não homoplásticos) e brancos (caracteres homoplásticos), onde o número do caráter encontra-se acima e o estado do caráter abaixo de cada círculo.

A diagrama mais parcimonioso apresenta alto suporte da família Nyctibiidae, com a inclusão do gênero fóssil *Paraprefica* como basal, grupo-irmão das demais com valor de

bootstrap de 81 e suporte de Bremer igual a quatro. O gênero *Nyctibius* apresentou alto suporte, com valores de bootstrap e decaimento de Bremer igual a 85 e seis, respectivamente. Dentro do gênero *Nyctibius*, *N. bracteatus* aparece em posição basal, grupo-irmão das demais espécies cujo clado apresenta alto suporte, com valor de bootstrap de 85 e índice de decaimento de Bremer igual a cinco.

Com relação às demais espécies, um baixo suporte existe à posição basal de *N. leucopterus* em relação ao clado composto pelas demais espécies. Pouca resolução existe naquele clado, composto por *N. griseus*, *N. jamaicencis*, *N. grandis* e *N. aethereus*, com algum suporte ao relacionamento entre *N. grandis* e *N. aethereus* (bootstrap de 41 e suporte Bremer igual 1).

Sinapomorfias e clados

Seguem abaixo a descrição dos clados e das respectivas sinapomorfias que os sustentam. Caracteres não-homoplásticos são apresentados em negrito.

Clado 1

(Apodidae/Hemiprocnidae + Aegothelidae + (Caprimulgidae + Nyctibiidae)

Caracteres: **3**(0→1); **10**(0→1); **18**(0→1); **30**(0→1)

Quatro eventos não homoplásticos sustentam esse clado, o qual resgata o monofiletismo do grupo composto por parte dos membros tradicionalmente incluídos na ordem Caprimulgiformes (Aegothelidae, Caprimulgidae e Nyctibiidae, excluindo-se Steatornithidae e Podargidae), e da ordem Apodiformes (Apodidae e Hemiprocnidae). Esse clado apresentou valor de Bootstrap de 97 e suporte de decaimento de Bremer de 2.

Clado 2

(Caprimulgidae + Nyctibiidae)

Caracteres: **2**(0→1); **4**(0→1); **5**(0→1); **19**(0→1); **26**(0→1);

27(0→1); **28**(0→1); **29**(0→1); **31**(0→1); **32**(0→1)

Dez eventos não homoplásticos sustentam o clado formado pelas famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae, o qual apresenta valor de bootstrap de 97 e índice de Bremer de 11. Mais detalhes sobre o monofiletismo desse clado pode ser encontrado no capítulo 1.

Clado 3

(*Paraprefica* + Nyctibiidae atuais)

Caracteres: 1(0→1); **17**(0→1); 34(0→1)

Três caracteres, sendo dois homoplásticos não ambíguos, sustentam a inclusão do gênero fóssil extinto *Paraprefica* na família Nyctibiidae. O baixo numero de caracteres que sustentam essa relação se deve principalmente ao fato da existência de muitos "missing data" na matriz correspondente à osteologia daquele fóssil. Esse clado recebeu valor de bootstrap de 81 e suporte de Bremer de 4.

Clado 4

Gênero *Nyctibius* (= Nyctibiidae atuais)

Caracteres: **6**(0→1); **7**(0→1); **8**(0→1); **14**(0→1); **15**(0→1);
16(0→1); **20**(0→1); **21**(0→1); **23**(0→1); **35**(0→1);
36(0→1)

Onze sinapomorfias não homoplásticas sustentam o monofiletismo dos representantes atuais da família Nyctibiidae. Esse clado apresenta também alto valor de bootstrap (85) e decaimento de Bremer (6).

Clado 5

(*N. leucopterus* (*N. griseus* + *N. jamaicensis* (*N. aethereus* + *N. grandis*)))

Caracteres: **11**(0→1); **12**(0→1); **13**(0→1); **14**(1→2); **22**(0→1); **24**(0→1); **25**(0→1); **33**(0→1); **36**(1→2); **37**(0→1)

O clado 5, formado pelos Nyctibiidae atuais à exceção de *N. bracteatus*, é sustentado por 10 sinapomorfias não homoplásticas, valor de bootstrap de 85 e índice de decaimento de Bremer de 5.

Clado 6

(*N. griseus*, *N. jamaicensis* (*N. aethereus* + *N. grandis*))

Caracteres: 9(0→1); **24**(1→2)

Duas sinapomorfias, sendo uma homoplástica e ambígua, sustentam o clado formado pelas referidas espécies de *Nyctibius*, o qual apresenta baixo valor de bootstrap (49) e índice de decaimento de Bremer (2)

Clado 7

(*N. aethereus* + *N. grandis*))

Caráter: **24**(2→3)

O clado composto pelas espécies *N. grandis* e *N. aethereus* é sustentado por apenas uma sinapomorfia, não homoplástica, referente aos processos rostrais do osso vômer. Esse clado recebeu também baixo valor de bootstrap e suporte de Bremer, 41 e um respectivamente.

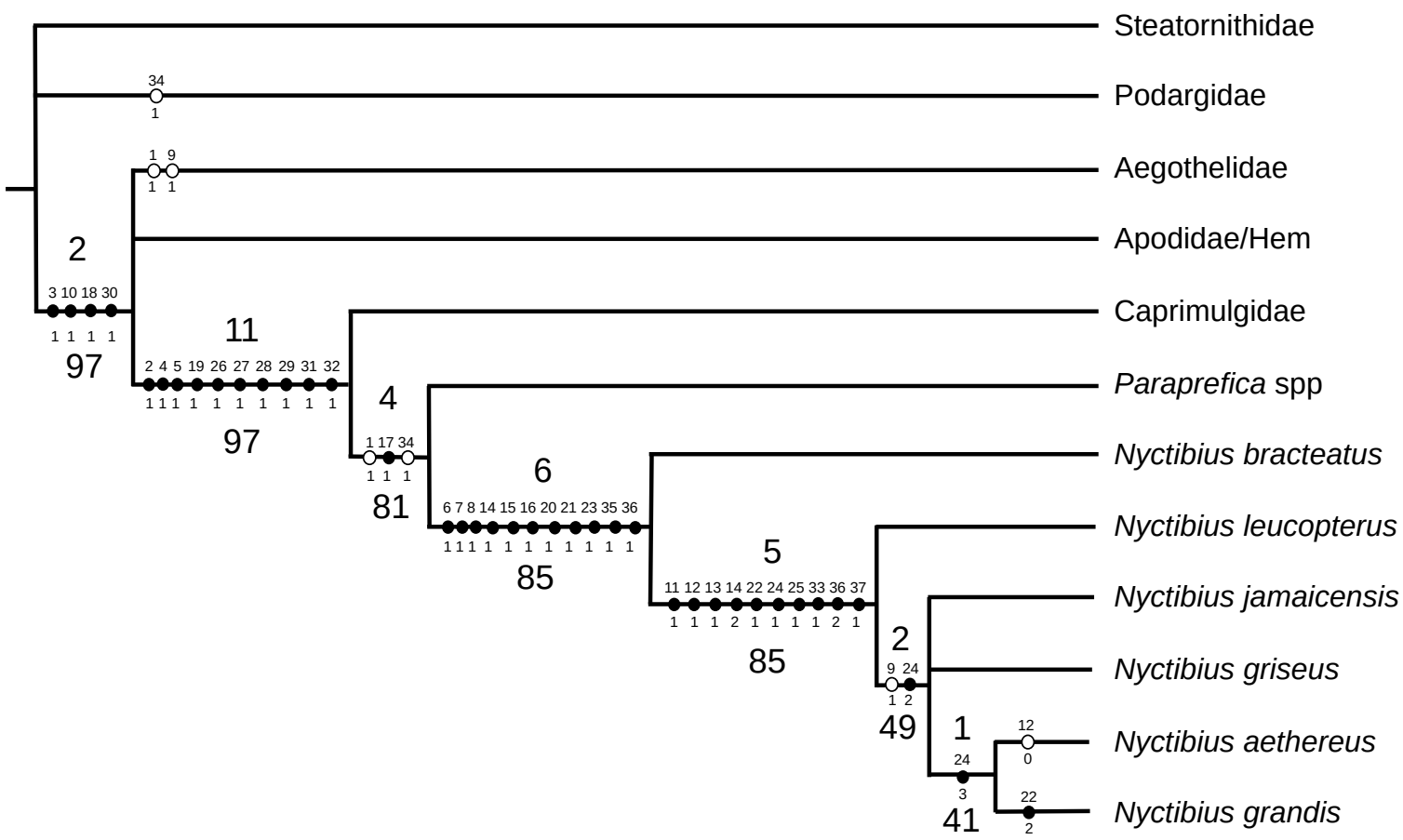


Figura 1. Árvore mais parcimoniosa da análise filogenética baseada em 37 caracteres da osteologia de Nyctibiidae. Valores de Bootstrap e suporte de Bremer são apresentados abaixo e acima dos ramos, respectivamente. Sinapomorfias que sustentam os clados são demonstrados em círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticos) em cada ramo, com indicação do número do caráter (acima dos círculos) e estado do caráter (abaixo dos círculos).

2.4.3. Osteologia e aspectos funcionais

Todas as espécies de Nyctibiidae apesentam uma osteologia bastante distinta dos demais grupos estudados, e que parece refletir as adaptações ao hábito noturno e comportamento críptico diurno que as espécies apresentam. De forma geral o crânio é mais compacto dorsoventralmente, com modificações em toda a região orbital que abriga os olhos bem desenvolvidos, e também na maxila e mandíbula que permitem uma ampla abertura bucal. Tais modificações e adaptações são observadas em diversos ossos, particularmente nos ossos maxilar, jugal e quadrado jugal, palatino, quadrado e tarsometatarso. Muitas dessas adaptações observadas nas espécies viventes de Nyctibiidae são também evidentes no gênero *Paraprefica*, representante extinto dessa família (Mayr 1999, Mayr 2005).

Os caracteres osteológicos referentes ao gênero extinto *Paraprefica* foram obtidos a partir das informações presentes na literatura (Mayr 1999, Mayr 2001, Mayr 2005) e devido à natureza incompleta dos espécimes conhecidos, a condição de muitos caracteres permanecem desconhecidos para aquele gênero. Contudo, foi possível verificar naquele gênero algumas condições típicas e exclusivas de Nyctibiidae. Um fóssil descrito do Eoceno inferior dos Estados Unidos, *Prefica nivea* Olson 1987, incluído na subfamília Preficinae, família Steatornithidae (Olson 1987), foi por algum tempo considerado como grupo irmão de *Paraprefica* (Mayr 2001). De fato, embora incluído em Steatornithidae, *Prefica nivea* apresenta caracteres típicos de Nyctibiidae, tal como a presença de duas curtas incisuras em cada lado da margem caudal do esterno, talvez num exemplo de evolução modular ou em mosaico (ver mais detalhes no capítulo 1). Entretanto, novo material coletado de *Paraprefica* revelaram sua relação próxima com a família Nyctibiidae (Mayr 2005). Entre os caracteres mais notáveis compartilhadas com os Nyctibiidae atuais estão os ossos palatinos amplamente expandidos lateralmente, a curvatura da barra jugal e dos ramos mandibulares, a presença de duas incisuras em cada lado da margem caudal do esterno e de um curto tarsometatarso. Por outro lado, alguns caracteres apomórficos dos representantes atuais de Nyctibiidae parecem estar ausentes em *Paraprefica*, como o processo surangulo-tomial, presente em todas espécies de *Nyctibius* e localizado na margem caudal do maxilar, região de fusão com o osso jugal.

O processo surangulo-tomial pode ser facilmente observado nas aves em vida, e já foi mencionado na literatura como sendo uma estrutura semelhante a um "dente" (Cohn-Haft 1999, Mayr 2002). Ainda não se sabe se essa estrutura desempenha algum papel no forrageio e alimentação das espécies; no entanto, é razoável admitir que durante a captura de

um artrópode de grande porte, essa estrutura possa reter as pernas e espinhos da presa e impedir que entrem em contato com os olhos que se encontram próximos à base do bico.

Dentre as demais sinapomorfias da família está a ampla expansão lateral dos ossos palatinos, de forma mais acentuada que o observado em Caprimulgidae e Aegothelidae (Wetmore 1918). Esse osso serve como origem a alguns ligamentos e músculos, como o músculo pterigóide (Bühler 1981), e sua conformação comumente está relacionado ao poder da mandíbula e à resistência dos músculos associados (Bock 1964, Bock 1966). O tamanho e formato dos ossos palatinos também estão relacionados aos hábitos alimentares de alguns grupos, particularmente daqueles que se alimentam de grandes artrópodes que são processados no bico antes da ingestão (Korzoun *et al*. 2001). Todavia, o principal aspecto que deve estar relacionado ao desenvolvimento lateral dos palatinos nesse grupo é o desenvolvimento dos olhos. Aqueles ossos encontram-se justo abaixo do tecido ventral da órbita e podem desempenhar um papel importante em proteger os olhos ventralmente de espinhos e estruturas do exoesqueleto rígido de artrópodes que são capturados, sendo possivelmente a única proteção dos olhos ventralmente (Cracraft 1968, Costa & Donatelli 2009).

Articulando-se na face caudal dos palatinos estão os ossos pterigóides, responsáveis pela conexão entre os quadrados e os palatinos, por transmitir o movimento entre aqueles ossos e atuar na movimentação da maxila, desempenhando papel importante na cinética craniana, a movimentação da maxila independente do abaixamento da mandíbula (Bühler 1981). Nas espécies de *Nyctibius*, os pterigóides são achatados dorsoventralmente e contatam a região parasfenóide em grande parte do seu comprimento, e não só pelo processo basipterigóide, diferentemente dos demais grupos analisados. Essa distinta forma e posição dos pterigóides parecem reduzir sua cinética no crânio, e consequentemente da movimentação da maxila superior. Os ossos quadrados também apresentam uma conformação peculiar típicas em Nyctibiidae, de forma similar em Caprimulgidae, Aegothelidae e nos Apodiformes, no que se refere à ausência, ou extrema redução, do processo orbital do quadrado, o qual é bastante longo em Podargidae, Steatornithidae e diversos outros grupos de Aves. Aquele processo também é conhecido por desempenhar papel importante na cinética craniana, por ser local de inserção de ligamentos e produzir parte da mobilidade do osso quadrado. Dessa forma, a ausência do processo orbital do quadrado também parece ser um indicativo de que a cinética craniana em Nyctibiidae seja limitada.

A barra ou arco jugal, formada pela fusão dos ossos jugal e quadradojugal, atua também na cinética craniana por transmitir forças dos ossos quadrados lateralmente à maxila (Bühler 1981). Em Nyctibiidae, a barra jugal apresenta forma curva em toda sua extensão, típica da família, e que acompanha a forma também curva e lateralmente expandida da mandíbula, as quais proporcionam, de fato, uma ampla abertura bucal durante o forrageamento.

O osso lacrimal é bastante reduzido em Nyctibiidae, aparentemente ausente ou fundido em *N. bracteatus*. Nas demais espécies, exceto em *N. leucopterus*, observa-se um curto processo orbital, direcionado ventrocaudalmente em direção ao ectetmóide. Esse útimo osso apresenta conformação peculiar em Nyctibiidae, sendo de forma globular, pneumatizada e expandida lateralmente, localizado entre a região de fusão nasal-frontal e os palatinos sem tocá-los. O grande desenvolvimento do ectetmóide pode, em certas situações, ajudar a prevenir uma excessiva elevação dos palatinos (Cracraft 1968). Sua configuração e posição em Nyctibiidae parecem atuar como suporte aos olhos rostralmente na órbita, a exemplo do observado caudalmente na órbita onde o achatamento antero-posterior do processo pós-orbital parece dar um suporte aos olhos caudalmente. Esse possível papel exercido pelo ectetmóide em Nyctibiidae é observado também nas espécies da família Caprimulgidae, os quais também detêm olhos grandes, entretanto desempenhado pelos ossos lacrimais, bem desenvolvidos naquele grupo.

Os Nyctibiidae são aves holorinas, e apresentam uma abertura nasal não ossificada, assim como Caprimulgidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae. A porção dorsal da narina, ou pila supranasal (*pila supranasalis*), é formada pelos ossos premaxilar, maxilar e pelos ramos mediais dos nasais. A pila supranasal varia sua largura entre as espécies de *Nyctibius*, sendo estreita em *N. bracteatus* e *N. aethereus*, e larga nas demais. A condição estreita é observada nos demais grupos estudados que apresentam a narina não ossificada, Caprimulgidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae. Essas famílias apresentam também um achatamento dorsoventral da abertura nasal, condição apresentada em Nyctibiidae por *N. bracteatus*.

O osso vômer é considerada uma estrutura complexa e bastante informativa do ponto de vista sistemático em aves (Zusi 1993). Em Nyctibiidae é uma estrutura longa e com variações importantes em sua porção rostral. O padrão mais simplificado é observado em *N. bracteatus*, no qual o osso apresenta-se afilado rostralmente; em *N. leucopterus*, esse osso apresenta dois curtos processos rostralmente; *N. griseus* e *N. jamaicensis* apresentam também dois processos rostralmente, contudo mais desenvolvidos; e *N. grandis* e *N.*

aethereus apresentam o mesmo padrão, mais complexo, onde os processos são mais desenvolvidos, localizados mais dorsalmente e com a presença de um processo ventralmente. Nos demais grupos analisados nos quais é possível visualizar e delimitar esse osso - Caprimulgidae, Aegothelidae, Apodidae e Hemiprocnidae – trata-se de uma estrutura longa e afilada ou arredondada rostralmente, sem processos ou projeções, similar ao observado em *N. bracteatus*, uma condição plesiomórfica naquela espécie. É interessante notar que um grupo pouco diverso como *Nyctibius* apresente tamanha variação na conformação nesse osso, o que não se observa entre os representantes das demais famílias, inclusive em Caprimulgidae que apresenta maior diversidade de espécies.

Os Nyctibiidae possuem uma alta mobilidade intramandibular, com um distinto streptognatismo, ou seja, movimentação lateral dos ramos mandibulares independente da articulação quadrado-mandíbula (Zusi 1993). O abaixamento natural da mandíbula e a presença de dois pares de articulações intramandibulares proporcionam uma abertura bucal em duas dimensões, expandindo os ramos mandibulares e convertendo a mandíbula em uma estrutura esférica (Zweers *et al*. 1994). As articulações intramandibulares estão localizadas justo caudalmente à sínfise mandibular e na região mediana da mandíbula. A sínfise mandibular em Nyctibiidae é extremamente curta, a exemplo do observado nos representantes da família Caprimulgidae, representando cerca de 3% do comprimento total da mandíbula. Esse fator contribui também sobremaneira à elasticidade da mandíbula nesses grupos. A região rostral da mandíbula apresenta acentuada curvatura ventral em *Nyctibius*, exceto em *N. bracteatus* o qual apresenta uma leve curvatura ventral da mandíbula, condição similar às demais famílias analisadas, especialmente Caprimulgidae.

O esqueleto pós-craniano de Nyctibiidae apresenta também conformações únicas e peculiares em diversos ossos e estruturas. Particularmente no esqueleto apendicular, os membros inferiores apresentam importantes distinções. O tibiotarso em Nyctibiidae apresenta sua porção distal muito larga, particularmente devido à expansão lateral do epicôndilo lateral. Essa condição é deveras distinta dos demais grupos estudados, e parece acompanhar a larga porção proximal do tarsometatarso, o qual é por sua vez bem característico em Nyctibiidae. As espécies dessa família possuem tarsos bastante breves pelo fato do osso tarsometatarso ser extremamente curto, com suas extremidades proximal e distal bastante largas. Em *N. bracteatus* o tarsometatarso é algo distinto dos demais congêneres, pelo fato de sua porção distal ser menos larga, portanto menos robusta naquela região. Essa característica faz com que o estreitamento mediano no osso seja menos evidente naquela espécie. A configuração curta e robusta desse osso em *Nyctibius*, com extremidades

largas, bem como da expansão lateral do epicôndilo lateral do tibiotarso, pode ser uma adaptação ao hábito das espécies de permanecerem absolutamente imóveis por um longo período de tempo, durante o descanso diurno.

De maneira geral, tanto o esqueleto craniano como pós-craniano apresentam peculiares adaptações, muitas possivelmente relacionadas aos hábitos de vida das espécies, e com variações interespecíficas importantes considerando o fato de serem incluídas em um único gênero. Considerando-se as variações observadas entre os representantes das demais famílias analisadas, particularmente Caprimulgidae que possui uma alta diversidade de espécies, observa-se que os mesmos caracteres são pouco variantes, quando o são, até entre gêneros distintos.

2.4.4. Sistemática

O gênero extinto *Paraprefica*, basal dentro da família Nyctibiidae, apresenta caracteres típicos que permitem sua inclusão na família Nyctibiidae, e sua relação com o steatornitídeo fóssil *Prefica nivea* aventada em trabalhos anteriores parece ser artefato de baixa amostragem e falta de exemplares mais completos à época daquele estudo. No entanto, *Paraprefica* apresenta caracteres distintos dos representantes atuais em um nível que parece ser suficiente para aquele táxon ser incluído em uma subfamília à parte.

Incluindo os dados referentes àquele gênero fóssil, os caracteres osteológicos dos membros da família Nyctibiidae se mostraram informativos para a construção de uma hipótese filogenética para a família, corroborando em parte as topologias propostas por dados moleculares para as espécies viventes (Mariaux & Braun 1996, Brumfield *et al.* 1997, Braun & Huddleston 2009). No presente estudo, *N. bracteatus* aparece como a espécie mais basal de *Nyctibius*, possuindo notáveis plesiomorfias, tais como a presença de uma narina achatada dorsoventralmente; abertura nasal ovalada em vista ventral; crista ventral do maxilar curvada; ponte interpalatina curta; osso vômer afilado rostralmente; porção rostral da mandíbula com leve curvatura ventral; curto processo espinhoso do Axis e da terceira vértebra. A posição basal de *N. bracteatus* dentro da família corrobora todas as hipóteses obtidas por estudos moleculares prévios. Na primeira hipótese filogenética da família, baseada em dados moleculares, embora não obtendo alto suporte para os clados, apresenta *N. bracteatus* como a espécie mais basal (Mariaux & Braun 1996). Da mesma forma, em estudos subsequentes a posição basal da espécie é recorrente, aparecendo como grupo-irmão das demais e com a maior distância genética entre todas as espécies de *Nyctibius*, com as

quais não compartilha um ancestral comum recente (Brumfield *et al.* 1997, Braun & Huddleston 2009). De fato, *N. bracteatus* é o nictibiídeo mais distinto morfologicamente; é a menor espécie, pesando cerca de 50g, com uma plumagem marrom avermelhada e pintas brancas - similar a algumas espécies de aves noturnas, tais como *Steatornis caripensis* e *Podargus ocellatus* –, com uma distinta mancha escura na íris, justo abaixo da pupila, e longas vibrissas ao redor do bico, ausente nas demais espécies (Cohn-Haft 1999). Além disso, é a única espécie da família cujo filhote apresenta plumagem marrom, sendo os demais todos com plumagem branca ou cinza clara – considerando-se aquelas espécies nas quais os filhotes são conhecidos. Embora muitos aspectos comportamentais dos Nyctibiidae não sejam bem estudados e compreendidos, alguns hábitos de *N. bracteatus* parecem diferir dos demais congêneres. É o único que não apresenta o comportamento de elevar o bico com olhos fechados pra reforçar sua camuflagem, típico das demais espécies. Por outro lado apresenta o comportamento único de simular uma folha balançada pelo vento, realizado por meio de uma leve movimentação do corpo quando perturbado durante seu pouso diurno (Cohn-Haft 1999, Solano-Ugalde 2011). O grande número de caracteres osteológicos típicos dessa espécie dentro da família, sejam plesiomórficos ou autapomórficos, aliado a outros caracteres de comportamento, plumagem e moleculares indicam que essa espécie mereça ser separada em um gênero monotípico à parte. Dada a sua posição basal, corroborada por trabalhos moleculares e o presente estudo morfológico, a sua inclusão em um gênero separado deixaria as demais espécies em grupo monofilético *Nyctibius* (Costa *et al. em prep.*).

Nesse estudo, *Nyctibius leucopterus* é grupo-irmão do clado composto pelas demais espécies (exceto *N. bracteatus*). Esse resultado diverge dos estudos prévios realizados com base em dados moleculares (Brumfield *et al.* 1997, Braun & Huddleston 2009). Naqueles estudos, *N. leucopterus* forma um clado com *N. maculosus*, o qual é irmão de *N. griseus* e *N. jamaicensis*. Infelizmente *N. maculosus* não foi incluída no presente estudo pela falta de material, uma vez que não existem esqueletos completos dessa espécie em coleções, mas somente um único esqueleto parcial. De fato, a despeito de possuírem vocalizações bastante distintas, *N. leucopterus* e *N. maculosus* apresentam grande similaridade de plumagem. Chapman (1926) foi o primeiro a aventar a hipótese do estreito relacionamento entre essas espécies.

Com base nos dados osteológicos, *N. jamaicensis* aparece inserido em uma politomia com *N. griseus* e o clado composto por *N. grandis* e *N. aethereus*. A osteologia de *N. jamaicensis* e *N. griseus* é extremamente similar, acompanhando a semelhança de plumagem

que fez com que *N. jamaicensis* fosse considerada subespécie de *N. griseus* por muitos anos. Com base na série estudada, nenhuma estrutura ou variação importante foi observada entre essas espécies, sendo aparentemente a distinta vocalização a única base para considera-las espécies distintas (Cohn-Haft 1999). A relação próxima dessas duas espécies foi também observada em um estudo molecular (Braun & Huddleston 1999). Por outro lado, estudos bioacústicos sugeriram que essas duas espécies não são proximamente relacionadas (Davis 1978), o que sugere que o uso de caracteres vocais isoladamente pode não ser informativo.

O clado composto por *N. aethereus* e *N. grandis* obtido nesse estudo corrobora em parte os resultados de um estudo molecular anterior (Mariaux & Braun 1996), embora não havendo alto suporte em ambos, e diverge de outros estudos nos quais essas duas espécies representam linhagens independentes (Brumfield *et al*. 1997, Braun & Huddleston 2009). Estudos moleculares recentes indicam que *N. grandis* forma uma linhagem basal em relação aos demais nyctibiídeos (exceto *N. bracteatus*), e devido à alta divergência molecular deveria ser incluída em um gênero à parte dos demais (M. Braun, *com. pess*.). No presente estudo, uma sinapomorfia única reúne aquelas duas espécies, referente aos processos rostrais do osso vômer. *Nyctibius aethereus* e *N. grandis* são as maiores espécies de Nyctibiidae, no entanto diferindo em proporções corporais – *N. grandis* possui asas e cauda relativamente curtas, enquanto que *N. aethereus* apresenta asas e cauda longas. Dessa forma, mais estudos parecem necessários para elucidar o relacionamento e posicionamento filogenético dessas duas espécies com maior consistência.

2.5. Conclusões

- A osteologia craniana e pós-craniana de Nyctibiidae se mostrou bastante variável entre as espécies e informativa para a análise filogenética.

- Muitos aspectos da osteologia dessa família são muito peculiares, por vezes diretamente relacionados aos seus hábitos de vida.

- A variação osteológica observada entre as espécies, em paralelo àquelas existentes entre os representantes das demais famílias estudadas, não é reconhecida pela sistemática atual na qual todas as espécies viventes são incluídas em um único gênero.

- As distinções osteológicas e a disjunção temporal e espacial existente entre os gêneros *Paraprefica* e *Nyctibius* indicam que os mesmos devem ser incluídos em subfamílias distintas.

- A hipótese filogenética obtida pelos dados osteológicos corroborou em parte estudos prévios baseados em dados moleculares, particularmente na posição basal de *N. bracteatus*.

- Com base nos resultados obtidos, faz-se necessária a proposta de um novo gênero para *N. bracteatus* (na ausência de um nome genérico disponível), a qual será feita em artigo à parte de acordo com as normas do ICZN.

2.6. Nova proposta de classificação

Ordem **Nyctibiiformes** Yuri *et al.*[9], 2013

Família **Nyctibiidae** Chenu & Des Murs, 1851

Subfamília **Parapreficinae** Costa & Silveira, 2014

Paraprefica kelleri † Mayr, 1999

Paraprefica major † Mayr, 1999

Subfamília **Nyctibiinae** Chenu & Des Murs, 1851

Gen. nov. *bracteatus* Gould, 1846

Nyctibius leucopterus (Wied, 1821)

Nyctibius maculosus Ridgway 1912

Nyctibius griseus (Gmelin, 1789)

Nyctibius jamaicensis (Gmelin, 1789)

Nyctibius aethereus (Wied, 1820)

Nyctibius grandis (Gmelin, 1789)

[9] Yuri, Kimball, Harshman, Bowie, Braun, Chojnowski, Han, Hackett, Huddleston, Moore, Reddy, Sheldon, Steadman, Witt & Braun, 2013

CAPÍTULO 3

FILOGENIA DA FAMÍLIA CAPRIMULGIDAE (CAPRIMULGIFORMES) COM BASE EM CARACTERES OSTEOLÓGICOS

Abstract

Caprimulgidae (nightjars and nighthawks) comprises about 90 nocturnal or crepuscular species, distributed throughout the world except in cold regions, reaching their highest diversity in South America. These species presents cryptic plumage patterns and are characterized by a distinctive camouflage. Until recently, most species were included in the highly polyphyletic genus *Caprimulgus*. However, during the last few years the family has undergone a major systematic review based essentially on molecular data. Due to the total lack of recent, detailed systematic studies of the family, the main goals of this chapter are: to contribute to the knowledge of the osteology in Caprimulgidae; to test the monophyly of the subfamilies Eurostopodinae, Chordeilinae and Caprimulginae; to test the monophyly of the current genera; and evaluate the need of revalidation of old, generic names. The osteology provided important characters for a phylogenetic analysis, which was performed based on 112 characters from cranial and post-cranial skeleton. The analysis resulted in four most parsimonious trees, whose strict consensus topology contested the monophyly of the subfamilies Eurostopodinae, Chordeilinae and Caprimulginae as traditionally recognized. Among the main results are also the basal position of *Lyncornis* and *Eurostopodus*; a strong support for the clade with *Chordeiles* nighthawks, distantly related to *Lurocalis* and *Nyctiprogne*; and three clades composed respectively by South American species; South, Central and North American species; and Old World species. I present also a new classification proposal, with the revalidation of two genus.

Resumo

A família Caprimulgidae compreende cerca de 90 espécies de hábitos noturnos e crepusculares, distribuídas por todo o planeta exceto nas regiões mais frias, e alcançando sua maior diversidade na América do Sul. Conhecidos popularmente como bacuraus, estas espécies têm como característica marcante a sua plumagem críptica, com cores e padrões geralmente em tons de cinza e marrom, a qual lhes proporciona uma excelente camuflagem no ambiente. Até recentemente, a grande maioria das espécies era incluída no notadamente polifilético gênero *Caprimulgus*. Contudo, nos últimos anos a família tem passado por profunda revisão sistemática, com base exclusivamente em dados moleculares. Desta forma, o presente capítulo tem como objetivos principais: contribuir ao conhecimento da osteologia de Caprimulgidae; realizar uma análise filogenética da família; testar o monofiletismo das subfamílias Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae; testar o monofiletismo dos gêneros atuais; e verificar a necessidade de revalidação de gêneros descritos no passado. A osteologia se mostrou bastante informativa para o estabelecimento de algumas relações dentro da família, e a análise filogenética da família se baseou em 112 caracteres osteológicos cranianos e pós-cranianos. A análise resultou em quatro árvores igualmente parcimoniosas, cuja topologia de consenso estrito refutou o monofiletismo das subfamílias Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae como tradicionalmente reconhecidas. Entre os principais resultados estão a posição basal de *Lyncornis* e *Eurostopodus*; o alto suporte ao gênero *Chordeiles*, distante de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*; e três grandes clados, sendo um composto por espécies sul-americanas, outro incluindo espécies centro, sul e norte-americanas e o outro com espécies do velho mundo, embora sem muita resolução dentro dos clados. Com base nos dados obtidos apresenta-se uma nova proposta de classificação, com a revalidação de dois gêneros.

3.1. Introdução

A família Caprimulgidae

A família Caprimulgidae é um grupo de aves noturnas e crepusculares, reconhecidamente monofilético e abrangendo cerca de 90 espécies distribuídas por todo o planeta, exceto nas regiões mais frias, e alcançando sua maior diversidade na América do Sul (Cleere 1999, Clements 2009). Habitam uma grande variedade de habitats, desde florestas até campos, desertos semi-áridos e áreas antropizadas, ocorrendo desde regiões litorâneas até grandes altitudes, sendo que algumas espécies migram entre continentes, principalmente entre as Américas do Norte e Central, e Europa e África.

Conhecidos popularmente como bacuraus, os caprimulgídeos são aves muito pouco conhecidas, devido principalmente aos seus hábitos noturnos e crípticos. Uma evidência do ainda relativo pouco conhecimento sobre essas espécies são as recentes descrições de espécies novas nas últimas décadas (Louette 1990, Lencioni-Neto 1994, Safford 1995, Sangster & Rozendaal 2004), uma situação não usual para um grupo de aves não passeriformes. Os bacuraus têm como característica marcante a sua plumagem críptica, com cores e padrões geralmente em tons de cinza e marrom, a qual lhes proporciona uma excelente camuflagem no seu ambiente. Durante o dia permanecem descansando sobre o solo e também em árvores e rochas.

A família Caprimulgidae forma a maior linhagem dentro da ordem Caprimulgiformes, e até metade do século XIX todos os membros dessa ordem eram classificados dentro do gênero *Caprimulgus* (Cleere 1999), sendo reclassificados em diferentes gêneros e famílias a partir de então. Até recentemente, a família era subdividida nas subfamílias Chordeilinae e Caprimulginae, com base essencialmente em morfologia externa e comportamento (Peters 1940, Cleere 1998, 1999, Holyoak 2001). Chordeilinae era composta pelos gêneros *Chordeiles*, *Lurocalis*, *Podager* e *Nyctiprogne*, enquanto que as demais espécies eram incluídas na subfamília Caprimulginae. A maioria dos gêneros é monotípica ou oligotípica, sendo a grande exceção o gênero *Caprimulgus*, que até recentemente apresentava cerca de 60 espécies distribuídas por todo o planeta e historicamente considerado polifilético por muitos autores (*e.g.* Cleere 1999, Barrowclough *et al*. 2006, Larsen *et al*. 2007, Braun & Huddleston 2009, Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014).

Embora aproximadamente 50 gêneros tenham sido descritos no passado (Cleere 1999), cerca de apenas 20 são atualmente considerados válidos (Cleere 2010, Remsen *et al*.

2014). De fato, a organização utilizada até recentemente foi aquela apresentada por Peters (1940), na qual ele reúne em *Caprimulgus* muitas espécies dos gêneros descritos no passado. Embora a classificação de Peters (1940) tenha sido a mais utilizada, as organizações genéricas mais aceitas atualmente são as propostas apresentadas por Cleere (1999) para toda a família e pelo SACC (Remsen *et al.* 2014) para as espécies sul-americanas. Nessas propostas, não são mais adotadas as subfamílias como tradicionalmente reconhecidas e as classificações genéricas seguem essencialmente a proposta de Han *et al*. (2010), com revalidação de gêneros descritos no passado, tais como *Systellura*, *Setopagis* e *Nyctipolus* (Ridgway 1912). Dessa forma, além de *Chordeiles*, são reconhecidos atualmente os gêneros *Eurostopodus*, *Lyncornis*, *Gactornis*, *Chordeiles*, *Lurocalis*, *Nyctiprogne*, *Nyctidromus*, *Systellura*, *Nyctipolus*, *Hydropsalis*, *Macropsalis*, *Uropsalis*, *Setopagis*, *Eleothreptus*, *Antrostomus*, *Phalaenoptilus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis*, *Caprimulgus*, *Veles* e *Macrodipteryx*.

Todos os caprimulgídeos apresentam hábitos insetívoros, forrageando em vôo principalmente durante o período crepuscular e em noites de lua crescente e cheia (Cleere 1998). Durante o forrageamento, podem capturar insetos por meio de voos constantes durante o período crepuscular ou também em voos curtos a partir do chão ou de galhos, para onde retornam após capturar a presa. Ocasionalmente capturam presas pousadas na vegetação ou pousadas no solo. Em muitas situações, se alimentam de insetos atraídos por iluminação de postes e residências em locais próximos a seus hábitats originais. Embora tenham bicos pequenos, possuem uma larga abertura bucal, com articulações intramandibulares que proporcionam uma larga abertura bucal (Bühler 1981, Cleere 1998), facilitando a captura das presas. Espécies de grande porte, como *Antrostomus carolinensis*, são conhecidas por eventualmente capturar pequenas aves (Cleere 2010). As espécies bebem água por meio de vôos rasantes sobre corpos d'água, com asas e cauda erguidas e abrindo o bico para coletar a água. Os hábitos reprodutivos dos caprimulgídeos são relativamente bem conhecidos para as espécies mais comuns, tais como *Caprimulgus europaeus* e *Chordeiles minor*, enquanto grande parte das espécies ainda tem seus ninhos desconhecidos. Em geral, a maioria das espécies nidifica diretamente no solo, sem construção de ninho ou deposição de material, e geralmente põem um ou dois ovos, que podem ser brancos, beges ou rosados, com manchas marrons. A maioria das espécies apresentam ninhos solitários em seu próprio território, enquanto algumas outras nidificam em colônias, tais como *N. hirundinaceus* e *N. nigrescens*. O tempo de incubação costuma variar bastante, mas geralmente varia entre 15 e 30 dias. Algumas espécies, tais como *Antrostomus vociferus* e *Caprimulgus europaeus*,

tendem a sincronizar a eclosão dos ovos com as noites mais claras de luar, para facilitar a captura de insetos e alimentação dos filhotes (Cleere 1999) e na maioria das espécies ambos os pais tomam conta dos filhotes.

Registro fóssil

O registro fóssil da família Caprimulgidae é relativamente escasso. O fóssil mais antigo possivelmente atribuído à família é *Ventivorus ragei*, do período Eoceno da França e descrito a partir de dois ossos coracóides fragmentados (Mourer-Chauviré 1988). Alguns fragmentos ósseos do período Eoceno dos Estados Unidos são também conhecidos e foram tentativamente atribuídos a pelo menos duas espécies distintas de Caprimulgidae, embora não identificados em nível específico (Olson 1999). Há ainda na literatura a menção a fósseis de caprimulgídeos do período Mioceno inferior da República Checa e Alemanha, os quais ainda aguardam uma descrição formal (Mlíkovsky 2002, Manegold 2010). Do continente africano, um fóssil de Caprimulgidae do período Plioceno inferior da África do Sul é conhecido a partir de um osso coracóide, embora também não descrito em nível genérico e específico (Manegold 2010).

Do período Pleistoceno, são conhecidos fósseis da Europa e das Américas (Brodkorb 1971, Janossy 1977, Mourer-Chauviré 1975, Olson 1985). Do período quaternário, são conhecidos fósseis do gênero *Siphonorhis* (*S. daiquiri* e *S. americana*) de formações pleistocênicas de Cuba. Do continente sul-americano, é conhecido um fóssil do período Pleistoceno do noroeste do Peru (Campbell 1979); *Caprimulgus piurensis* foi descrito com base em um coracóide esquerdo da extinta espécie, e o nome específico faz menção a Piura, localidade tipo da extinta espécie.

Sistemática

Historicamente, muitas controvérsias existiram acerca das relações sistemáticas entre Caprimulgidae e as demais grupos de aves, bem como entre os gêneros e espécies dentro da família (Cleere, 1999). Essa família já foi considerada proximamente relacionada a diversas famílias de aves além das Caprimulgiformes, incluindo Trogonidae, Todidae, Momotidae, Meropidae, Coraciidae, Bucconidae, entre outras, mas principalmente com Strigiformes e Apodiformes.

Durante toda a metade do século XVIII, todas as aves Caprimulgiformes eram incluídas no gênero *Caprimulgus* (Cleere 1999, Holyoak 2001). Somente a partir do século XIX que muitos gêneros foram descritos dentro da família, reconhecendo as variações

existentes basicamente em caracteres de morfologia externa, principalmente plumagem (*e.g*. Gould 1837, Sclater 1866, Hartert 1896, Ridgway 1912). Naquele período a grande maioria dos gêneros utilizados recentemente foi descrita, entre eles *Systellura*, *Stenopsis*, *Antiurus*, *Nyctipolus*, *Setochalcis*, *Setopagis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctagreus*, *Otophanes*, *Nyctiphrynus*, *Antrostomus*, *Nyctidromus*, *Siphonorhis*, *Eleothreptus*, *Cosmetornis*, *Macrodipteryx*, *Scotornis*, *Hydropsalis*, *Macropsalis*, *Lyncornis* e *Eurostopodus*, entre outros.

Entre os primeiras tentativas de organizações sistemáticas dentro da família estão as obras de Sclater (1866a, 1866b). Aquele autor reúne os caprimulgídeos na família subfamília Caprimulginae, da então família Caprimulgidae[10], com base nas seguintes características: presença de unha pectinada do dedo médio; dedo mais externo com quatro falanges; osso esterno com um par de incisuras rasas; e presença de diferentes colorações nos ovos. Dentro dessa classificação, Sclater (1866) cria dois grupos dentro da então subfamília Caprimulginae, Glabirostres e Sectirostres, com base na ausência e presença, respectivamente, de vibrissas rictais, ao redor do bico. No primeiro grupo são incluídos os gêneros *Podager*, *Lurocalis*, *Chordeiles* (incluindo *Nyctiprogne*), *Lyncornis* e *Eurystopodus* (= *Eurostopodus*), enquanto que no segundo grupo foram reunidos os gêneros *Antrostomus*, *Stenopsis*, *Hydropsalis*, *Heleothreptus* (=*Eleothreptus*), *Nyctidromus*, *Siphonorhis* e *Caprimulgus*. Dentro de Glabirostres, os gêneros *Lurocalis* e *Chordeiles* foram considerados mais próximos entre si do que com *Podager* devido a detalhes dos tarsos e dos dedos. Dentro do gênero *Chordeiles*, sete espécies são reconhecidas e incluídas no subgênero *Chordeiles*, entre elas *C. pusillus*, *C. acutipennis*, *C. minor*, *C. rupestris*, e as demais consideradas subespécies atuais de *C. minor*. O autor menciona ainda que *C. rupestris* é mais distante das demais devido a diferenças na banda branca das penas primárias da asa. Ainda no gênero *Chordeiles*, *C. leucopygus* (*N. leucopyga*) é incluída num subgênero à parte, *Podochaetes*, devido ao fato de possuir os tarsos emplumados distintamente dos demais. Ainda na classificação dos Caprimulginae de Sclater, dentro de Setirostres dois grupos ("subseções") são criados: Aereae e Terricolae. Embora o autor não mencione a etimologia desses agrupamentos, supõe-se que esteja relacionado aos hábitos de pouso dessas espécies. As características que distinguem esses dois grupos são basicamente o comprimento e presença de plumagem no tarso, bem como detalhes da região rostral do bico. Em Aereae estão incluídos os gêneros *Antrostomus*, *Stenopsis*, *Hydropsalis* e *Heleothreptus* (=*Eleothreptus*), os três primeiros mais proximamente relacionados entre si

[10] À época da obra de Sclater, a família Caprimulgidae abrigava as subfamílias Podarginae (incluindo os atuais Podargidae e Nyctibiidae), Steatornithinae e Caprimulginae.

devido a características das bandas brancas das asas; e em Terricolae estão incluídos os gêneros *Nyctidromus* e *Siphonorhis*. As espécies consideradas por Sclater dentro de cada gênero são *A. carolinensis*, *A. rufus*, *A. sericeo-caudatus* (= *A. sericocaudatus*), *A. vociferus*, *A. nuttalli* (= *Phalaenoptilus nuttallii*), *A. ocellatus* (= *Nyctiphrynus ocellatus*), *A. nigrescens* (= *Nyctipolus nigrescens*), *A. parvulus* (= *Setopagis parvulus*), *Stenopsis cayanensis* (= *Hydropsalis cayennensis*), *S. bifasciata* (= *Systellura longirostris bifasciata*), *S. ruficervix* (= *Systellura longirostris ruficervix*), *Hydropsalis trifurcata* (= *H. climacocerca*), *H. schomburgki* (= *H. climacocerca schomburgki*), *H. torquata*, *H. pallescens* (= *H. torquata*), *H. forcipata* (= *Macropsalis forcipata*), *M. lyra* (= *Uropsalis lyra*), *M. segmentata* (= *Uropsalis segmentata*), *Heleothreptus anomalus* (= *Eleothreptus anomalus*), *Nyctidromus albicollis* e *Siphonorhis americana*. Particularmente no gênero *Hydropsalis*, Sclater divide as espécies em três subgêneros, com base na configuração da banda branca da asa e no formato das penas da cauda: *Diplopsalis*, *Hydropsalis* e *Macropsalis*. O primeiro inclui *H. climacocerca*, o segundo inclui *H. torquata*, e *Macropsalis* reúne as demais.

Em seu trabalho subsequente, Sclater (1866b) fornece novas informações e detalhes morfológicos de outras poucas espécies de caprimulgídeos, tais como *Antrostomus cubanensis*, *A. ornatus* (= *A. rufus*), *Antrostomus maculicaudus* (Fig. 1), *Stenopsis candicans*, *S. langsdorffi* (= *S. candicans*), *Stenopsis platura* (= *Systellura longirostris*).

Figura 1. Prancha de *Antrostomus* (= *Hydropsalis*) *maculicaudus*, presente na obra de Sclater (1866b).

A obra pioneira de Huxley (1867), sobre as configurações do palato ósseo nas aves, foi uma das primeiras a ilustrar com algum detalhe a osteologia em Caprimulgidae. Aquele autor menciona e ilustra a condição esquizognata em *Caprimulgus* (fig. 2), mas não faz referência à condição desmognata em *Chordeiles*.

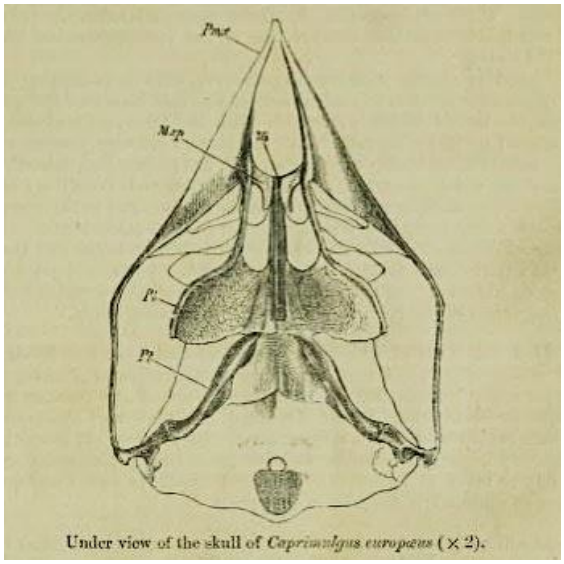


Figura 2. Prancha retirada de Huxley (1867), demonstrando o crânio de *Caprimulgus europaeus* em aspecto ventral, indicando sua condição esquizognata.

O trabalho de Shufeldt (1885) fez importantes contribuições ao estudo da osteologia dos Caprimulgidae, bem como dos demais Caprimulgiformes e também dos Apodiformes. Embora descrevendo variações observadas somente entre *Chordeiles minor* e *Phalaenoptilus nuttalli*, aquele autor faz importantes considerações sobre a osteologia, principalmente craniana, daquelas espécies (Fig. 3). Entre muitas observações relevantes, Shufeldt menciona o alto grau de desenvolvimento dos ossos lacrimais, inclusive com detalhes sobre o ramo lateral daquele osso que contacta os ossos jugal e maxilar (um caráter importante apresentado neste estudo); o formato da órbita e espessura do septo interobital; configuração dos palatinos e pterigóides; a existência de articulações intramandibulares e a natureza estreita dos ramos mandibulares; e a anquilose medial dos processos maxilopalatinos no palato conferindo a condição desmognata a *C. minor*, distinta de *P. nuttallii* onde os processos maxilopalatinos não se contatam medialmente. Embora com material limitado, o autor explicita a alta similaridade de *Phalaenoptilus* com *Caprimulgus europaeus*, cujos detalhes da osteologia craniana foram apresentadas por Huxley (1867).

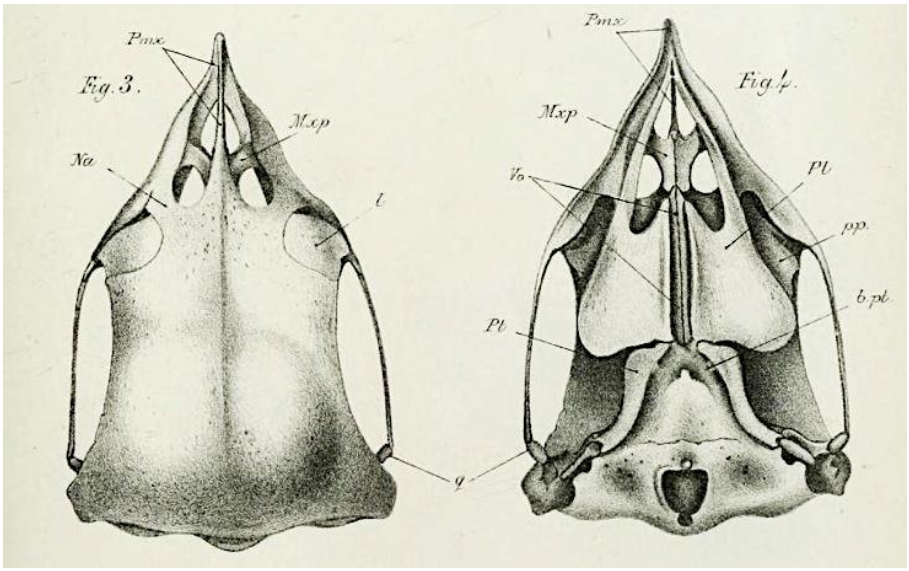


Figura 3. Prancha retirada de Shufeldt (1885), mostrando detalhes da osteologia craniana de *Chordeiles minor*, incluindo o palato desmognato.

Em sua obra sobre anatomia da siringe e outros aspectos anatômicos das aves Caprimulgiformes[11], Beddard (1886) menciona poucos detalhes quanto aos caprimulgídeos. Aquele autor aponta que os gêneros *Nyctidromus*, *Caprimulgus* e *Chordeiles* apresentam uma siringe traqueo-bronqueal com notável semelhança estrutural, as quais se assemelham a *Aegotheles*. Aquele autor menciona ainda a alta similaridade em certos músculos dos membros naqueles gêneros, e presença de uma vesícula biliar em *Chordeiles*, característica mencionada também por Oberholser (1914) em sua monografia sobre aquele gênero.

Naquele período se deram também os primeiros arranjos sistemáticos dentro família quanto ao reconhecimento de distinções entre as subfamílias Chordeilinae e Caprimulginae. A primeira tradicionalmente incluía os gêneros *Chordeiles*, *Podager*, *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, enquanto os demais gêneros eram incluídos na subfamília Caprimulginae. Os caracteres utilizados nessa distinção foram basicamente o tipo de palato, desmognato[12] em Chordeilinae e esquizognato[13] em Caprimulginae; a presença de curtas vibrissas ao redor do bico em Chordeilinae, as quais são longas em Caprimulginae; a atividade crepuscular em Chordeilinae e noturna em Caprimulginae; e formato geral das primárias das asas, que dá uma conformação mais afilada das extremidades em Chordeilinae e arredondada em Caprimuginae (Beddard 1898, Oberholser 1914, Cleere 1999, Holyoak 2001). Esses

[11] À época do trabalho, a família Caprimulgidae incluía membros as subfamilies Podarginae (incluindo os atuais Podargidae e Nyctibiidae), Steatornithinae e Caprimulginae.
[12] Condição na qual o palato apresenta fusão medial dos processos maxilopalatinos (Huxley 1867)
[13] Condição na qual os processos maxilopalatinos não se contatam medialmente no palato (Huxley 1867)

caracteres foram ainda utilizados para a sugestão da separação dos dois grupos em famílias plenas, Chordeilidae e Caprimulgidae (Oberholser 1914). Naquele trabalho, o autor elenca as distinções já mencionadas entre os grupos mas também a forma e configuração de algumas partes cranianas, como o formato geral da caixa craniana e da região frontal e detalhes nos ossos vômer e palatino. Aquele autor inclui em Chordeilidae os gêneros *Chordeiles*, *Nannochordeiles* (atualmente *Chordeiles pusillus*), *Lurocalis* e *Podager*, sendo os dois últimos incluídos provisoriamente devido à ausência de material estudado pelo autor; e em Caprimulginae todos os demais gêneros reconhecidos na época.

Até recentemente, a separação dos caprimulgídeos naquelas duas subfamílias foi largamente utilizada (Cleere 1998, 1999, Holyoak 2001). No entanto, sabe-se atualmente que aqueles grupos não são monofiléticos (Han *et al*. 2010, este estudo) e muitos dos caracteres utilizados para sua separação não são consistentes; por exemplo, *Lurocalis*, *Nyctiprogne*, *Podager* e *Chordeiles pusillus* não apresentam um palato desmognato (ver seção resultados) e apresentam vibrissas ao redor do bico, embora curtas (*obs. pess*., N. Cleere *com. pess*.).

Dentro da subfamília Caprimulginae, tradicionalmente foi incluído o gênero *Eurostopodus*, o qual inclui sete espécies encontradas na Austrália, Nova Guiné, Sulawesi e muitas partes da Ásia. São os maiores caprimulgídeos, apresentando curtas vibrissas (*contra* Oberholser 1914), e com ausência de manchas brancas das primárias mais externas da asa. Duas espécies tradicionalmente incluídas em *Eurostopodus*, *E. temmincki* e *E. macrotis*, apresentam penas eréteis alongadas na região auricular em forma de curtos "chifres", o que foi suficiente à sua inclusão no gênero *Lyncornis* Gould 1838. Esse gênero foi revalidado recentemente com base em distinções na plumagem, vocalização e ecologia (Cleere 2010). Recentemente, o gênero *Eurostopodus* juntamente com as espécies incluídas atualmente em *Lyncornis*, foram separadas em uma família à parte, Eurostopodidae, por Sibley & Ahlquist (1990) com base em dados de hibridização de DNA. No entanto, a ausência de maior embasamento a esse arranjo possibilitou a reinclusão daquelas espécies em Caprimulgidae em trabalhos subsequentes (*e.g.* Bock, 1994, Cleere 1998, 1999). Alguns trabalhos recentes têm demonstrado os gêneros *Eurostopodus* e *Lyncornis* como basais dentro de Caprimulgidae, sendo sucessivamente irmãos de clados compostos pelas demais espécies (Barrowclough *et al*. 2006, Larsen *et al*. 2006, Han *et al.* 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014), sendo então aqueles gêneros incluídos por alguns autores na subfamília Eurostopodinae (Dickinson 2003, Schodde & Mason 1997, Manegold 2010, Cleere 2010). Schodde & Mason (1997) mencionam ainda que muitas características morfológicas reúnem

Eurostopodus aos Chordeilinae, e em parte com base nesse argumento Holyoak (2001) incluiu aquele gênero em Chordeilinae. No entanto, o posicionamento daqueles gêneros como sucessivamente irmãos dos demais caprimulgídeos indica o parafiletismo da subfamília Eurostopodinae conforme utilizada por aqueles autores.

O relacionamento entre as demais espécies do novo mundo foram sempre fruto de muita controvérsia, e a despeito das grandes variações de plumagem foram incluídas no gênero *Caprimulgus* por Peters (1940), um arranjo que permaneceu até recentemente. Nas últimas décadas, entre os primeiros trabalhos acerca das relações dentro da família estão os estudos de Davis (1962, 1978) com base em vocalizações. Estes estudos procuraram estabelecer relações de parentesco entre algumas espécies de bacuraus do novo mundo com base vocalização e entre algumas de suas propostas, Davis (1962) sugere a revalidação do gênero *Antiurus* Ridgway, 1912 para *H. cayennensis* e *H. maculicaudus* (então incluídas em *Caprimulgus*), espécies com vocalizações bastante similares. Além disso, esse autor também sugeriu a validação do gênero *Antrostomus*, conforme utilizado atualmente, contendo *A. rufus*, *A. badius*, *A. salvini*, *A. carolinensis*, *A. vociferus*, *A. saturatus* e *A. arizonae*, todas incluídas também em *Caprimulgus* até recentemente. *Antrostomus arizonae* é atualmente considerada como subespécie de *C. vociferus*, mas sua relação próxima com *C. saturatus*, aventada primeiramente por Davis (1962), é também corroborada por estudos moleculares (Han *et al.* 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014). Em parcial concordância com algumas propostas de Davis (1962), Sibley & Ahlquist (1990) sugerem que o gênero *Antrostomus* é válido, no entanto incluindo somente *A. vociferus* e *A. carolinensis.* Em seu outro estudo bioacústico, Davis (1978) inclui *A. ridgwayi* e *S. parvulus* no gênero *Setopagis*.

De forma geral, a grande maioria dos gêneros reconhecidos no passado foi baseada em caracteres morfológicos externos, tais como coloração da plumagem, características das penas da cauda, penas da asa, tufos auriculares, entre outros. Muitos desses caracteres são fortemente selecionados sexualmente e podem ter evoluído independentemente, não necessariamente refletindo história evolutiva. A despeito da conservativa aparência externa da maioria das espécies, estudos moleculares recentes têm demonstrado um alto grau de divergência genética entre as espécies de bacuraus, e demonstrado o relacionamento entre alguns gêneros (Sibley & Ahlquist 1990, Mariaux & Braun 1996, Barrowclough *et al.* 2006, Braun & Huddleston 2009). O estudo de Barrowclough *et al*. (2006) demonstrou pela primeira vez que a subfamílias Chordeilinae e Caprimulginae não formam grupos monofiléticos. Além disso, aquele estudo demonstrou *Eurostopodus* como grupo-irmão de todas as demais espécies, que formam quatro grandes clados (sendo um referente aos

"Chordeilinae"); e como os demais estudos subsequentes, demonstraram também o alto polifiletismo de *Caprimulgus*, conforme aventado anteriormente por Cleere (1998, 1999) e Holyoak (2001)

À parte de alguns estudos sistemáticos pontuais com base em caracteres de morfologia externa (*e.g.* Cleere 2002, Ingels 2000, Cleere & Ingels 2004), as maiores revisões sistemáticas da família foram apresentadas nos últimos anos com base em dados moleculares, revolucionando a visão tradicional da sistemática dos Caprimulgidae, em especial as espécies do novo mundo. Esses estudos propuseram novas relações de parentesco entre as espécies e um novo arranjo sistemático para os gêneros de Caprimulgidae (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014). Entre muitos resultados, aqueles trabalhos convergiram em diversos aspectos quanto ao relacionamento entre as espécies, e ambos tiveram um foco especial entre as espécies do novo mundo, onde ocorre a maior diversidade de espécies. Entre os muitos resultados, aqueles autores verificaram a posição basal de *Eurostopodus*, o qual é parafilético, e da espécie afrotropical *Caprimulgus enarratus*, à qual é proposto o novo gênero *Gactornis* (Han *et al*. 2010). As demais espécies se organizam em quatro clados monofiléticos, sendo um do velho mundo e os demais do novo mundo. Na proposta apresentada por Han *et al*. (2010), o gênero *Caprimulgus* fica restrito às espécies do velho mundo, e gêneros monotípicos ou oligotípicos daquela região como *Macrodypteryx* e *Veles* são incluídas em *Caprimulgus*. Entre as espécies do novo mundo, três clados apresentaram alto suporte: um deles formado por *Podager nacunda* e *Chordeiles* spp., sendo então sugerida a inclusão de *P. nacunda* no gênero *Chordeiles*. Um outro clado composto principalmente por espécies norte, centro e sul-americanas: os gêneros *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus* e algumas tradicionalmente incluídas em *Caprimulgus* (*Antrostomus carolinensis*, *A. rufus*, *A. salvini*, *A. ridgwayi*, *A. vociferus*, *A. noctitherus* e *A. saturatus*), às quais o gênero *Antrostomus* estava disponível. No terceiro clado monofilético, o mais diverso, encontram-se outros seis gêneros de caprimulgídeos neotropicais: *Nyctiprogne*, *Lurocalis*, *Eleothreptus*, *Uropsalis*, *Macropsalis*, *Hydropsalis* e *Nyctidromus*, além de espécies também incluídas em *Caprimulgus*: *C. hirundinaceus*, *C. nigrescens*, *C. parvulus*, *C. candicans*, *C. anomalus*, *C. longirostris*, *C. anthonyi* e *C. whitelyi*. Os autores sugerem então que estas ultimas sejam incluídas no gênero *Hydropsalis*, o qual tem prioridade entre os demais nomes disponíveis. Embora tal estudo priorize a organização das espécies em gêneros monofiléticos, acaba por reduzir o número total de gêneros, a despeito da grande diversidade genética, morfológica, vocal e comportamental das espécies. Dessa forma, o Comite Sul-Americano de Classificação (SACC – Remsen *et al*. 2014) revalidou

diversos gêneros descritos no passado para as espécies sul-americanas, de acordo com os padrões de relacionamento apresentados por Han *et al*. (2010). Dessa forma, *H. hirundinaceus* e *H. nigrescens* são incluídos no gênero *Nyctipolus* Ridgway 1912; *H. parvulus* em *Setopagis* Ridgway 1912; *H. longirostris* em *Systellura* Ridgway 1912; *H. anomalus* e *H. candicans* são reincluídos em *Eleothreptus* Gray 1840; *H. lyra* e *H. segmentata* são reincluídos em *Uropsalis* Miller 1915; e *H. forcipata* reincluída em *Macropsalis* Sclater 1866. As espécies incluídas originalmente em *Hydropsalis* permanecem naquele gênero, o qual abriga também *H. cayennensis* e *H. maculicaudus*, os quais foram historicamente incluídos em *Caprimulgus*. A despeito da criação de gêneros oligotípicos, essa organização sistemática proposta pelo SACC (Remsen *et al*. 2014) reconhece de forma efetiva as variações existentes entre as espécies do novo mundo e a diagnose dos gêneros, se comparado ao proposto inicialmente por Han *et al*. (2010).

O estudo molecular de Sigursson & Cracraft (2014) corrobora quase que em totalidade os resultados já apresentados por Han *et al*. (2010) e não apresenta muita novidade em termos sistemáticos. Com relação às espécies do gênero *Chordeiles*, o mesmo padrão é obtido, com *C. nacunda* e *C. pusillus* como grupos-irmãos, basais em relação aos demais *Chordeiles*. No entanto, aqueles autores sugerem a inclusão das duas espécies em *Podager* e a permanência dos demais em *Chordeiles*. Além disso, os autores apresentam um razoável suporte para a elevação de algumas subespécies em nível específico, tais como *S. longirostris decussata*, *Uropsalis segmentata kalinowskii*, *Setopagis parvulus heterurus* e *Nyctiprogne leucopyga latifascia*. Essas duas últimas espécies apresentam notável variação vocal com relação às demais populações daquelas espécies, um indício de que deveriam ser reconhecidas como espécies plenas. No caso de *S. parvulus heterurus*, essa espécie foi descrita como espécie por Todd com base na maior extensão da banda terminal branca das retrizes, maiores que em *S. parvulus*. No entanto, a espécie foi incluída como subespécie de *S. parvulus* por Peters (1940) e somente recentemente o SACC reconheceu o status especifico da espécie com base em sua distinta vocalização. No caso de *N. l. latifascia*, em sua descrição original Friedmann (1945) menciona que a espécie devia ser reconhecida como espécie plena por ocorrer sintopicamente com outras subespécies. Recentemente, o reconhecimento da distinta vocalização de *Nyctiprogne l. latifascia* e sua ocorrência sintópica com outras subespécies em algumas localidades da Amazônia reforçou a observação original de Friedmann (B. Whitney & M. Cohn-Haft *com. pess.*)

Desde as importantes obras do fim do século XIX (Huxley 1867, Shufeldt 1885, Sclater 1866a, 1866b), nenhum trabalho recente procurou contribuir ao conhecimento da

osteologia na família Caprimulgidae em detalhes e com um enfoque sistemático. Mais ainda, nenhum estudo realizou uma análise osteológica detalhada com enfoque filogenético da família Caprimulgidae.

3.2. Objetivos

Os principais objetivos desse capítulo foram:

- Contribuir ao conhecimento da osteologia em Caprimulgidae;

- Realizar uma análise filogenética da família Caprimulgidae com base em caracteres osteológicos cranianos e pós−cranianos;

- Testar o monofiletismo de três subfamílias tradicionalmente reconhecidas na literatura: Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae;

- Testar o monofiletismo dos gêneros atualmente reconhecidos e verificar a validade de alguns gêneros utilizados no passado.

3.3. Material e Métodos

3.3.1. Material de estudo

O presente estudo incluiu espécimes dos representantes da família Caprimulgidae, bem como das demais famílias tradicionalmente incluídas na ordem Caprimulgiformes e Apodiformes (exceto Trochilidae). Com relação ao grupo interno, foram estudados o maior número possível de espécimes existentes em coleções nacionais e estrangeiras (Anexo 1). Dessa forma, o estudo contemplou 49 espécies de Caprimulgidae, referentes aos gêneros *Eurostopodus*, *Lyncornis*, *Chordeiles*, *Nyctiprogne*, *Lurocalis*, *Caprimulgus*, *Gactornis*, *Macrodipteryx*, *Antrostomus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctidromus*, *Setopagis*, *Systellura*, *Eleothreptus*, *Nyctipolus*, *Hydropsalis, Uropsalis e Macropsalis*. Como grupos-externo foram utilizados exemplares das famílias Steatornithidae (gênero monotípico *Steatornis*), Podargidae (gêneros *Podargus*, *Batrachostomus* e *Rigidipenna*), Aegothelidae (gênero *Aegotheles*), o único gênero da família Hemiprocnidae (*Hemiprocne*) e quatro espécies; e oito gêneros e dez espécies da família Apodidae (*Streptoprocne*, *Cypseloides*, *Cypsiurus*, *Aeronautes*, *Hirundapus, Chaetura*, *Apus* e *Collocalia*). Todo o material estudado foi obtido pelas seguintes instituições e museus:

MZUSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.
MPEG	Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Pará, Brasil.
AMNH	American Museum of Natural History, New York, EUA
BMNH	British Museum of Natural History, Tring, Reino Unido.
CMNH	Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, EUA.
CUOC	Cornell University Ornithology Collection, Ithaca, EUA.
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, EUA.
FLMNH	Florida Museum of Natural History, Gainesville, EUA.
KUMNH	Kansas University Museum of Natural History, Lawrence, EUA
LSUMNS	Louisiana State University Museum of Natural Science, EUA.
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França

MCZ Museum of Comparative Zoology, Harvard University, EUA.

MVZ Museum of Vertebrate Zoology, University of California, EUA.

UMMZ University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbour, EUA.

USNM National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA.

YPM Yale Peabody Museum, New Haven, EUA

3.2.2. Nomenclatura

A nomenclatura específica adotada para os táxons terminais do grupo interno segue a proposta de classificação de Han *et al*. (2010), com as alterações propostas pelo Comitê Sul-Americano de Classificação – SACC (Remsen *et al.* 2014) para as espécies sul-americanas.

Para a descrição dos caracteres osteológicos, utilizou-se a nomenclatura proposta na *Nomina Anatomica Avium* (Baumel & Witmer 1993) e em casos específicos os trabalhos de Livezey & Zusi (2006) e Mayr (2010). Evitou-se criar novos nomes para estruturas não mencionadas em Baumel & Witmer (1993). A denominação em latim dos ossos e estruturas foi feita quando mencionadas pela primeira vez no texto. Todos os caracteres são acompanhados de figuras, as quais estão em escala de 1 cm, exceto quando mencionado diferentemente.

3.2.3. Osteologia

Foram analisados 334 esqueletos de 49 das espécies de Caprimulgidae atualmente reconhecidas (Cleere 1999, 2010), e 109 espécimes pertencentes às famílias Nyctibiidae, Podargidae, Steatornithidae, Apodidae e Hemiprocnidae, utilizadas como grupos-externos na análise e depositados nas instituições mencionadas acima. A maioria dos exemplares analisados nas instituições encontrava-se preparada em via seca. Alguns espécimes coletados e depositados no MZUSP foram preparados com auxílio de larvas de besouros do gênero *Dermestes*, em um dermestário.

A partir do estudo da osteologia comparada da espécies, foram levantados 112 caracteres. Do total, 99 consistem em séries de transformação binárias e 13 multiestados, todos não ordenados. Todos os caracteres foram inseridos e codificados em uma matriz por meio dos softwares NDE 0.5.0 (Page 2001) e Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison 2010), a qual encontra-se no anexo IV. No âmbito desse capítulo, as famílias Apodidae e

Hemiprocnidae foram consideradas como um único terminal. O estudo da osteologia das espécies do grupo interno e externo foi feito comparativamente e descrito utilizando um estereomicroscópio Leica Wild M3B. A maioria das estruturas relevantes foi fotografada utilizando-se câmera digital Sony DSC-HX9V acoplada ao estereomicroscópio em situações para estruturas diminutas. As fotografias foram tratadas em programa de edição de fotos do Macbook Pro, MS Powerpoint e Photoshop CS5. Para tomada de alguns ângulos entre estruturas, foi utilizado um transferidor 180º marca Bandeirante.

3.2.4. Análises filogenéticas

Foi utilizado o método cladístico e o princípio da parcimônia para construção das hipóteses filogenéticas (Hennig 1966, Wiley 1981, Farris 1983), as quais foram implementadas no software TNT v.1.1 (Goloboff *et al*. 2008). As séries de transformação foram consideradas não ordenadas, uma vez que a maioria não permitiu o reconhecimento de inequívoco da sequência de transformação. O critério de otimização de caracteres ambíguos foi ACCTRAN. Acredita-se que esse critério seja o que mais preserva as hipóteses de homologia primária (de Pinna 1991).

A partir das árvores igualmente parcimoniosas, foram calculados o cladograma de consenso estrito, bem como índices de consistência, consistência reescalonado e retenção da árvore e índice de consistência dos caracteres. Bootstrap foi estimado utilizando-se 10000 réplicas e 10 buscas por réplica. Como medida de suporte dos ramos foi também utilizado o índice de decaimento de Bremer (Bremer 1994), de árvores subótimas com 10 passos adicionais e colapsando ramos com suporte inferior a um. Todas autapomorfias foram excluídas da análise por serem não informativas para as hipóteses de relacionamento das espécies e por inflacionar o índice de consistência (Kitching *et al.* 1998). Entretanto, as autapomorfias são comentadas nas seções resultados e discussão. Foram utilizados os algoritmos de busca tradicionais, bem como os de nova tecnologia, tais como Ratchet e Drift, os quais foram desenvolvidos para serem aplicados a matrizes grandes e permitirem uma busca mais efetiva das árvores mais curtas dentro de um universo de árvores sub-ótimas e em um tempo computacional razoável. Neste estudo, foram feitos diferentes testes de busca utilizando-se cada uma das tecnologias disponíveis no TNT isoladamente e em conjunto: Ratchet (Nixon, 1999), Sectorial-search, Drift e Tree-fusing (Goloboff 1999), alterando-se o número de réplicas em 100, 1000 e 10000. Contudo, o número de passos obtido para as árvores igualmente parcimoniosas não se alterou com a utilização de cada uma das novas tecnologias isoladamente ou utilizadas em conjunto. Para visualização das

sinapomorfias e transições dos caracteres foi utilizado o programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon 2002), e os diagramas editados em Photoshop e MS PowerPoint for Mac.

3.3. Resultados e Discussão

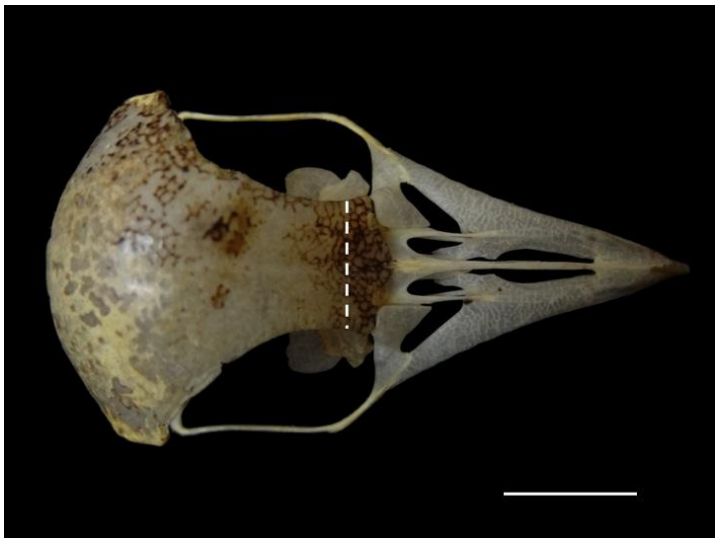
3.3.1. Caracteres

Seguem relacionados abaixo os 112 caracteres da osteologia dos representantes da família Caprimulgidae utilizados na análise filogenética, acompanhados de ilustrações, descrição e comentários.

ESQUELETO AXIAL (SKELETON AXIALE)

1. *Ossa cranii*; Região frontal (IC = 0,5)

(0) estreita



Hydropsalis torquata FMNH334974

(1) larga

Chordeiles minor USNM614373

A região frontal do crânio nos representantes da família Caprimulgidae é estreita em sua maioria, assim como o observado nas famílias Nyctibiidae e Aegothelidae. No entanto,

essa região é larga nos gêneros *Lyncornis*, *Eurostopodus*, *Chordeiles* e *Lurocalis*. Entre os membros do gênero *Chordeiles*, *C. minor* e *C. gundlachii* apresentam a região frontal ainda mais larga que seus congêneres.

2. *Ossa cranii*; Margem lateral da região fronto-nasal (IC = 0,5)

(0) confluente

Nyctipolus nigrescens USNM621718

Hydropsalis climacocerca USNM621956

(1) ossos nasais pouco salientes

Chordeiles acutipennis USNM632513

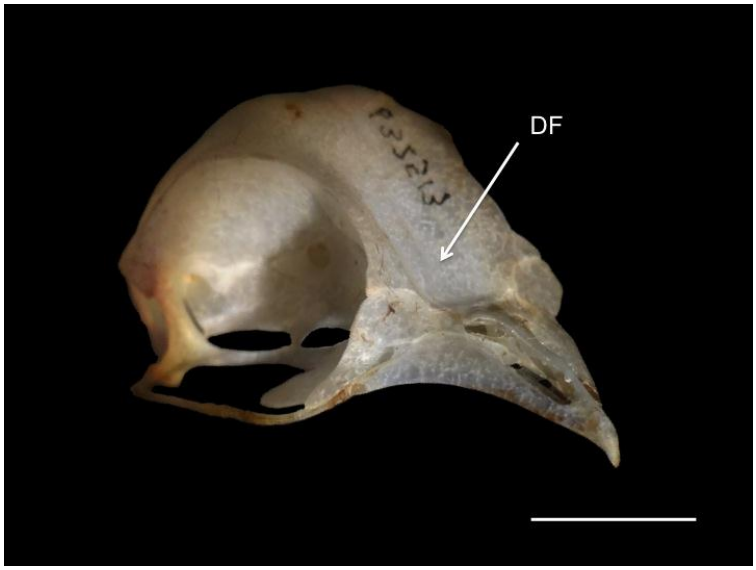
(2) ossos nasais bastante salientes

Macrodipteryx vexillarius FMNH444039

A região frontonasal tem sua margem lateral articulada com o bem desenvolvido osso lacrimal em Caprimulgidae. Entre os representantes da família, três condições são observadas nessa região (em aspecto frontal do crânio): uma confluência entre a margens laterais da região frontal e do osso lacrimal; ossos lacrimais levemente mais salientes em relação à região frontal; e ossos lacrimais bastantes salientes. A grande maioria das espécies apresentam a primeira condição, enquanto que a segunda é típica do gênero *Chordeiles* e a terceira dos gêneros *Caprimulgus*, *Macrodipteryx* e *Gactornis*.

3. Região frontal; depressão frontal (*depressio frontalis*) (IC = 0,66)

(0) presente

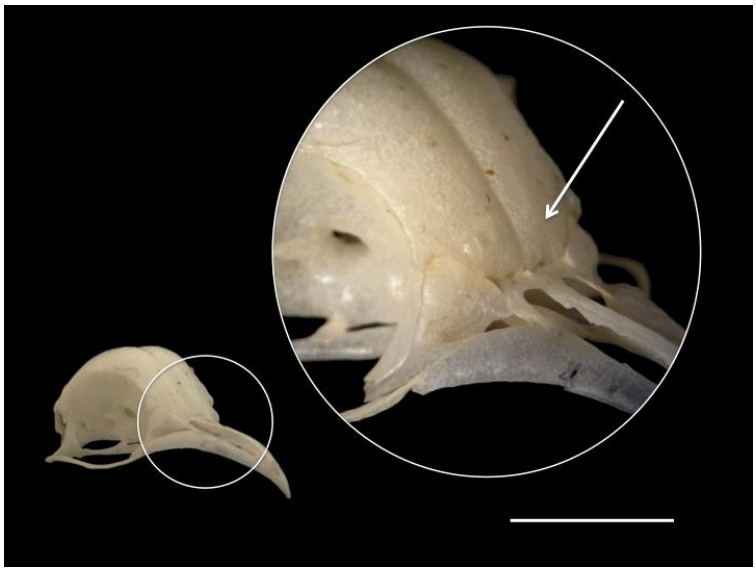


Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) presente, mas pouco pronunciada

Antrostomus carolinensis USNM622561

(2) ausente



Nyctiphrynus ocellatus USNM652199

A região frontal na maioria dos caprimulgídeos apresenta uma depressão frontal (DF). No entanto, nos gêneros *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Gactornis* e parte dos *Antrostomus* essa depressão é leve, e em *Antrostomus saturatus* e *Nyctiphrynus ocellatus* é ausente.

4. Região occipital (*Os exoccipitale, supraoccipicale et basioccipitale*) (IC = 0,5)

(0) convexa

Hydropsalis cayennensis USNM621954

(1) reta, com processos paroccipitais salientes

Antrostomus vociferus USNM553846

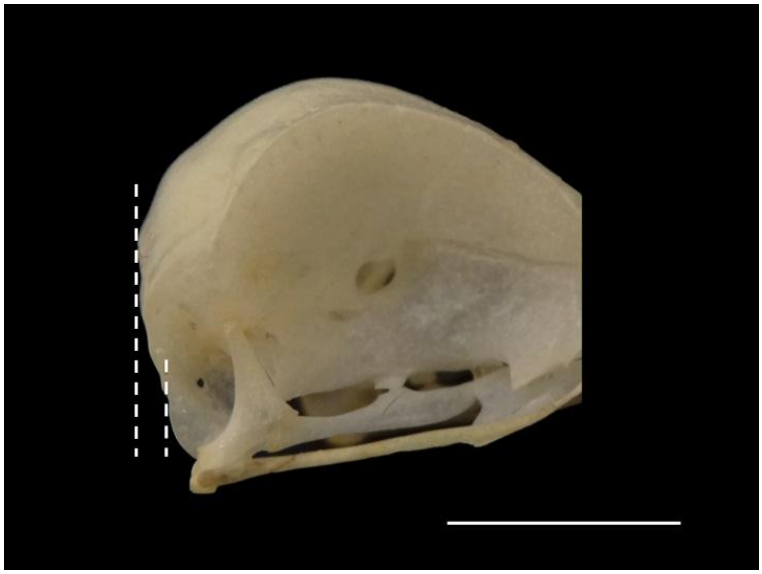
A grande maioria das espécies nessa família apresentam a região occipital convexa, em vista ventral do crânio, ao passo que os gêneros *Phalaenoptilus*, *Siphonorhis* e *Antrostomus* (exceto *A. saturatus*) apresenta essa região relativamente reta e paralela ao eixo transversal do crânio, com os processos paroccipitais (seta) bastante salientes.

5. Região occipital (IC = 0,40)

(0) Na mesma linha das margens caudais do meato acústico externo

Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) saliente (em aspecto lateral está mais caudalmente à margem caudal do meato acústico externo)



Setopagis parvulus USNM555943

(2) mais saliente que (1)

Uropsalis segmentata FMNH433080

Em vista lateral do crânio, a conformação da região occipital varia bastante entre as espécies de Caprimulgidae, sendo notadas basicamente três configurações: região occipital na mesma linha da margem caudal do meato acústico externo; região occipital pouco mais saliente; e região occipital bastante saliente.

6. Região occipital; processo paroccipital (*processus paroccipitalis*) (IC = 0,5)

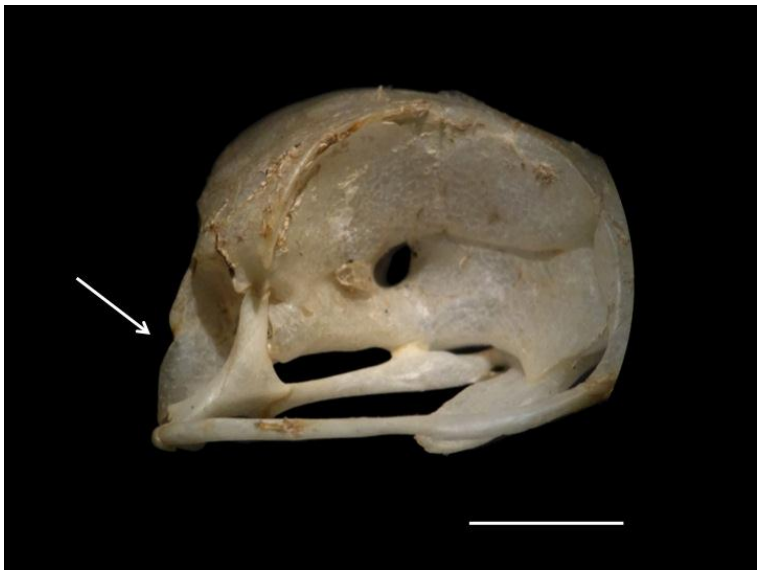
(0) curto

Chordeiles minor USNM614373

(1) médio

Nyctidromus albicollis USNM562198

(2) longo

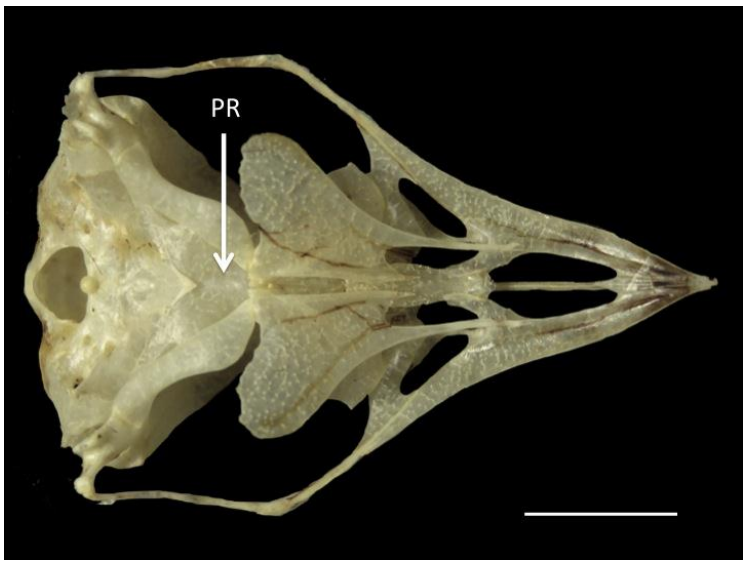


Antrostomus carolinensis USNM613977

Os processos paroccipitais (seta) apresentam grande variação entre os caprimulgídeos, desde curtos nos gêneros *Chordeiles*, *Eurostopodus* e *Lyncornis* a longos em *Antrostomus carolinensis*, *A. ridgwayi* e *A. vociferus*, com as demais espécies apresentando uma condição intermediária.

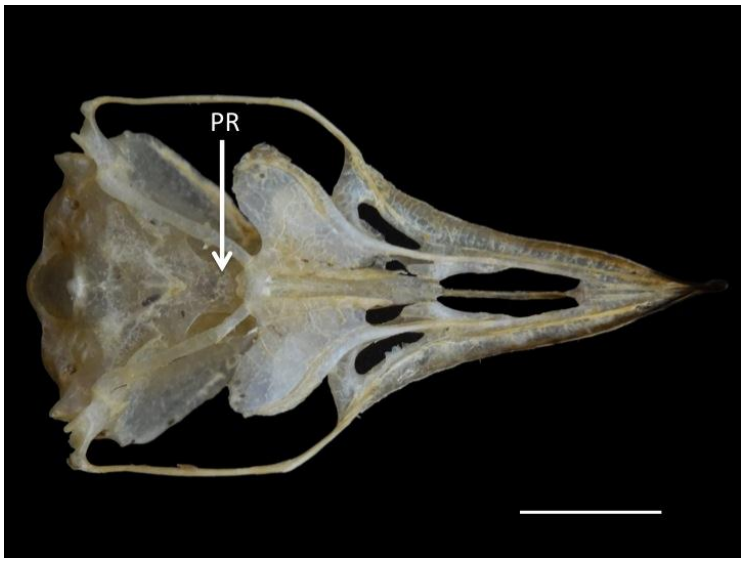
7. Região parasfenóide (*Os parasphenoidale*) (IC = 0,25)

(0) Larga



Nyctidromus anthonyi LSUMNS75600

(1) Estreita



Uropsalis segmentata FMNH433080

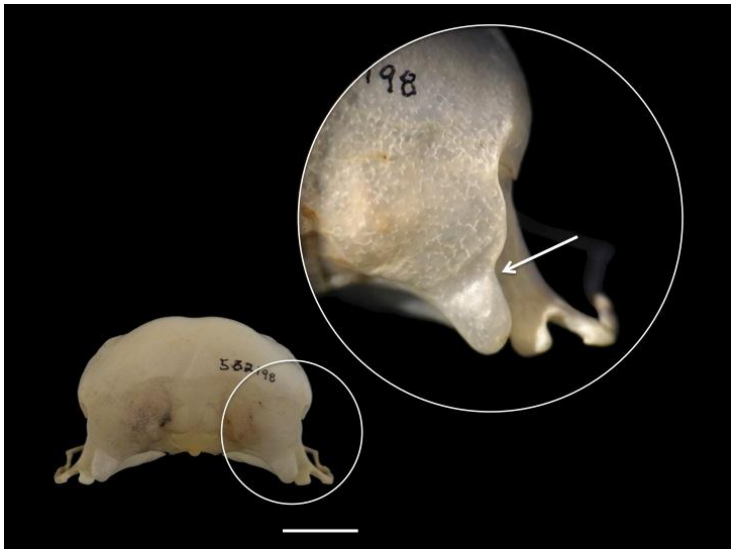
A grande maioria dos caprimulgídeos apresentam a região paraesfenóide (PR) larga, com suas cristas laterais estando sobre os ossos pterigoides. No entanto, os gêneros *Uropsalis* e *Hydropsalis* (exceto *H. maculicaudus*), e *Caprimulgus affinis*, *C. aegyptius* e *C. ruficollis* apresentam essa região mais estreita.

8. Meato acústico externo (*Meatus acusticus externus*); presença de um incisura medial (IC = 0,5)

(0) ausente

Setopagis parvula USNM555943

(1) presente

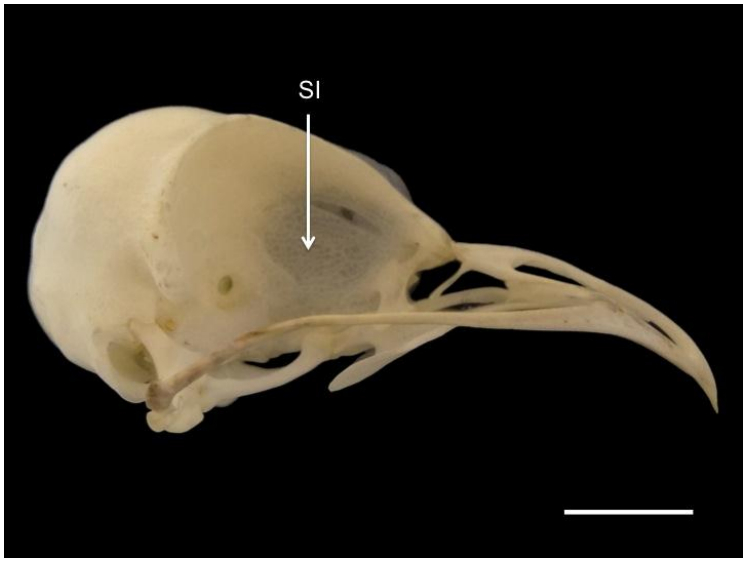


Nyctidromus albicollis USNM562198

A maioria dos caprimulgídeos apresentam uma incisura medial na margem caudal do meato acústico externo, visível no aspecto caudal do crânio. Essa incisura está ausente, no entanto, em *Setopagis parvulus*, *Eleothreptus anomalus* e *Lyncornis macrotis*.

9. Septo interorbital (*Septum interorbitale*) (IC = 1)

(0) estreito



Aegotheles crinifrons USNM640816

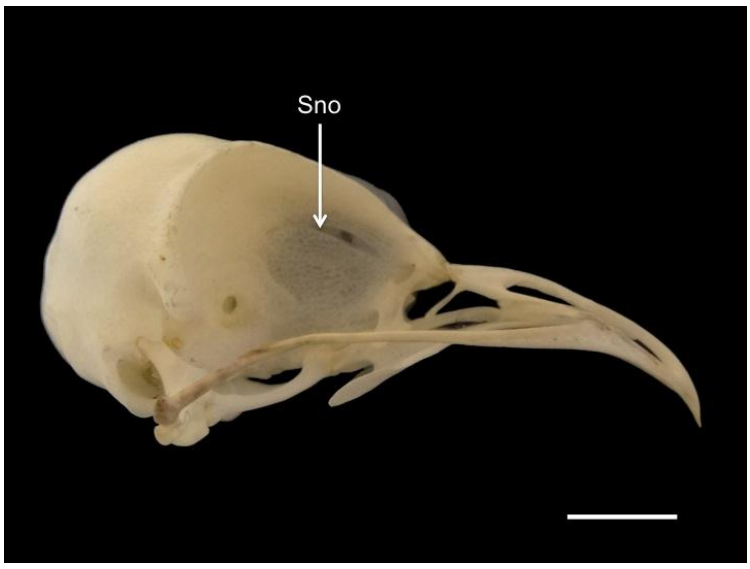
(1) espesso

Chordeiles gundlachii USNM499155

Assim como demonstrado no Capitulo 1 dessa tese, o septo interorbital em todos os membros da família Caprimulgidae é bastante espesso, uma configuração bastante similar ao observado em Nyctibiidae e distinto dos demais grupos externos estudados, nos quais é visivelmente mais estreito e em alguns casos com a presença de fenestras (*e.g*. muitos representantes de Apodidae e Hemiprocnidae).

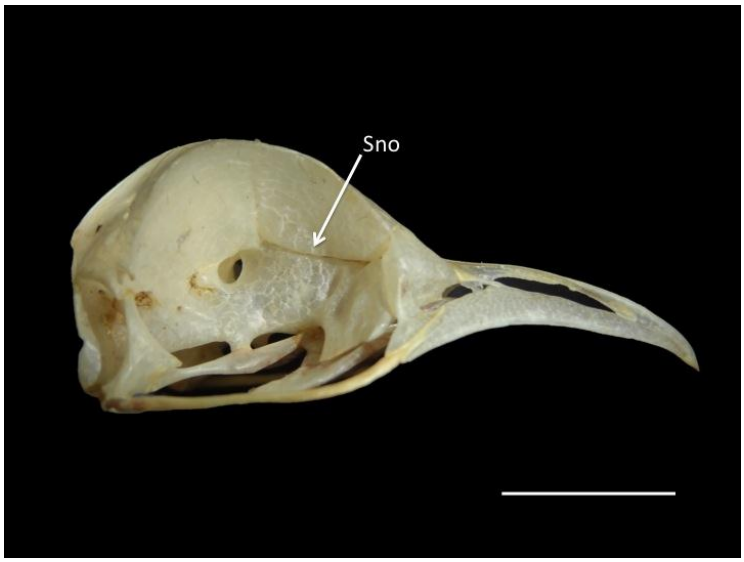
10. Septo interorbital; sulco dos nervos olfactórios (*sulcus nervi olfactorii*) (IC = 1)

(0) curto e raso



Aegotheles crinifrons USNM640816

(1) longo e profundo



Caprimulgus batesi USNM622984

O sulco do nervo olfatório (Sno) é bastante conspícuo em todos os membros da família Caprimulgidae, assim como o observado em Nyctibiidae. Nos demais grupos estudados esse sulco é menos conspícuo, sendo mais curto e menos profundo.

11. Septo interorbital; processo basipterigóide (*Processus basipterygoideus*) (IC = 0,66)

(0) curto

Antrostomus ridgwayi UMMZ210517

(1) médio

Chordeiles gundlachii USNM499155

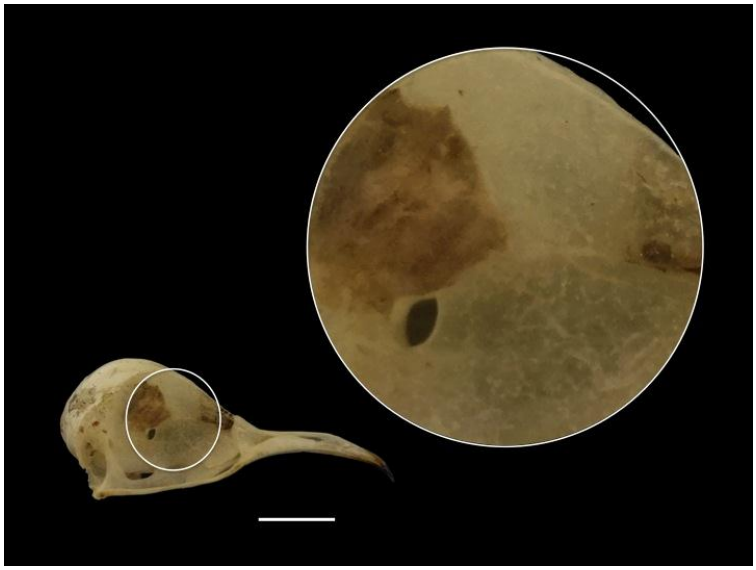
(2) longo

Uropsalis segmentata FMNH433080

O processo basipterigóide, localizado na região ventral do septo interorbital, varia de tamanho entre as espécies, sendo curto nos gêneros *Antrostomus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis* e *Phalaenoptilus*, longo em *Uropsalis*, e de comprimento médio nas demais espécies.

12. Septo interorbital; forame na depressão do nervo olfatório (IC = 1)

(0) ausente



Hydropsalis maculicaudus USNM623217

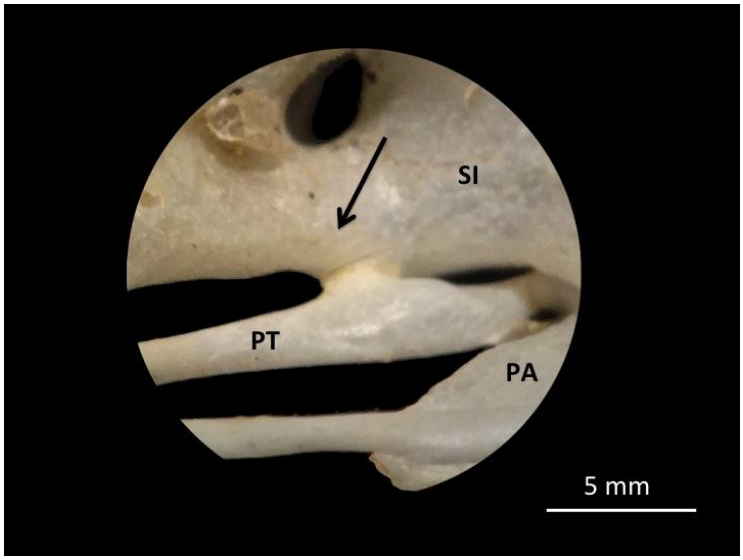
(1) presente

Uropsalis segmentata FMNH433080

No gênero *Uropsalis*, o septo interorbital apresenta um forame rostralmente ao forame óptico (*foramen opticum*) e na trajetória do sulco do nervo olfatório.

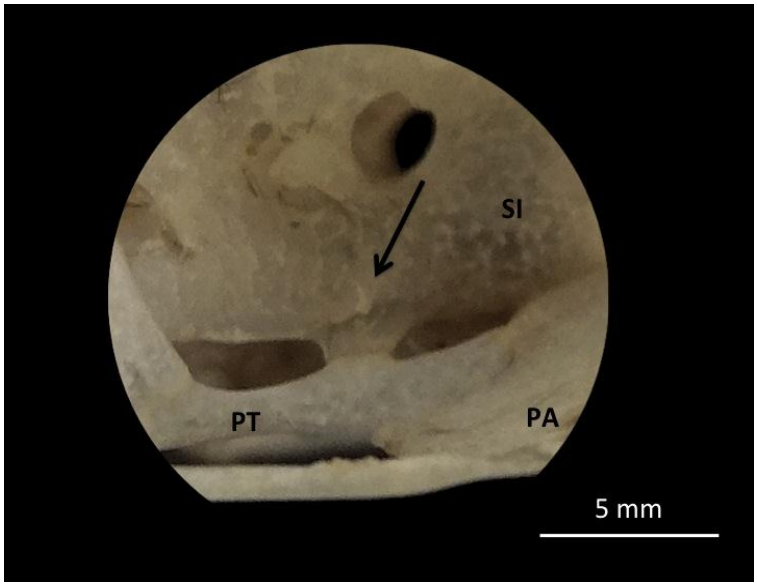
13. Septo interorbital; processo dorsalmente ao processo basipterigóide (IC = 0,66)

(0) ausente



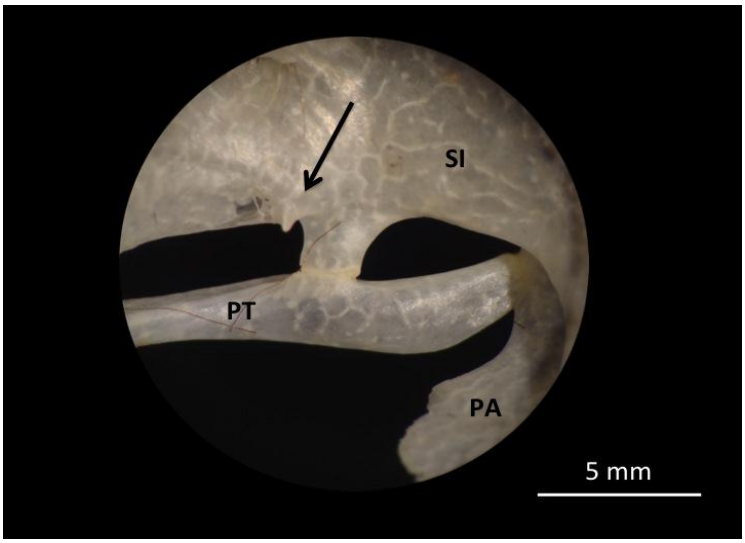
Antrostomus carolinensis USNM613977

(1) presente



Lurocalis semitorquatus USNM622777

(2) presente e mais caudal

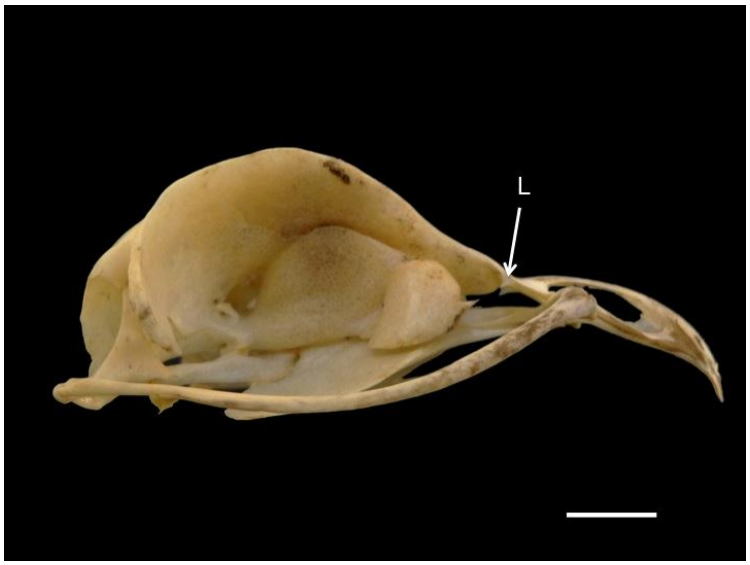


Hydropsalis climacocerca USNM621956

Na porção ventral mediana do septo interorbital, alguns caprimulgídeos apresentam um curto e afilado processo dorsalmente ao processo basipterigóide; em algumas das espécies que apresentam esse processo, ele localiza-se um pouco mais caudalmente em relação ao processo basipterigóide (condição 2).

14. Osso lacrimal (*Os Lacrimale*) (IC = 1)

(0) inconspícuo; pouco desenvolvido



Nyctibius grandis USNM623085

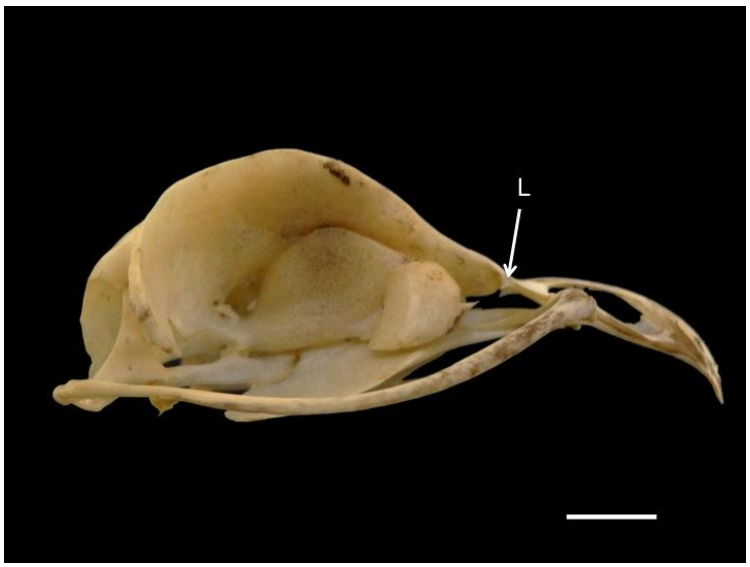
(1) grande, desenvolvido

Nyctidromus albicollis USNM562198

O osso lacrimal (L) apresenta notável tamanho e conformação em Caprimulgidae, diferentemente dos demais grupos estudados onde é relativamente menor e incospícuo.

15. Osso lacrimal; ramo lateral expandido e tocando a região jugal (IC = 1)

(0) não



Nyctibius grandis USNM623085

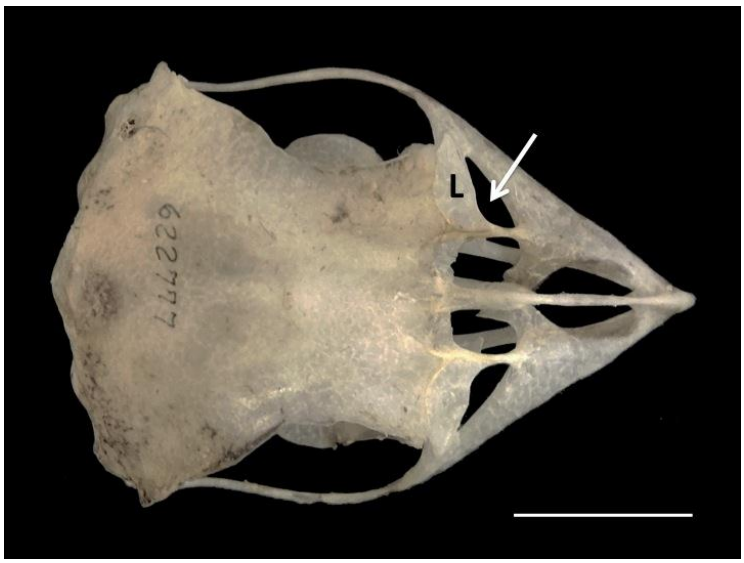
(1) sim

Nyctidromus albicollis USNM562198

Além do grande porte desse osso na família em questão, o lacrimal articula-se lateralmente com a região maxilar e jugal, uma condição bastante distinta em relação aos demais grupos estudados. O osso articula-se ainda com a região nasofrontal, caudoventralmente com o osso ectetmóide (*Os ectethmoidale*) e lateralmente com a região maxilar e jugal.

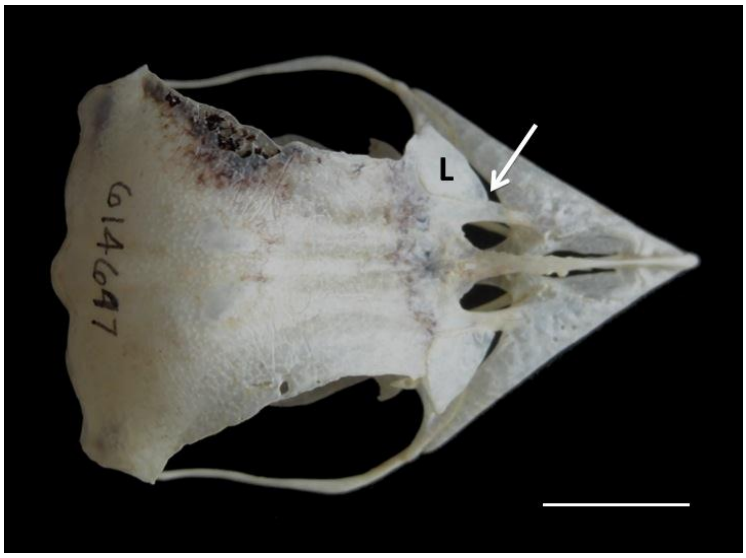
16. Osso lacrimal; espaço entre o lacrimal e a região maxilar (IC = 1)

(0) largo



Lurocalis semitorquatus USNM62277

(1) estreito



Chordeiles nacunda USNM614647

Em aspecto dorsal do crânio, a margem rostral do osso lacrimal (L) forma uma fenestra (seta) juntamente com a região maxilar. Essa fenestra é típica dos caprimulgídeos, dada à distinta configuração do lacrimal, e varia de tamanho entre as espécies. Na grande maioria das espécies essa fenestra é larga, enquanto que somente no gênero *Chordeiles* é bastante estreita. Dentro desse gênero, essa fenestra é totalmente fechada em *C. acutipennis*, *C. rupestris*, *C. minor* e *C. gundlachii* (ver caráter 19).

17. Osso lacrimal; em aspecto frontal, presença de uma reentrância medial (IC = 0,5)

(0) ausente

Nyctipolus nigrescens USNM621718

(1) presente

Chordeiles acutipennis USNM632513

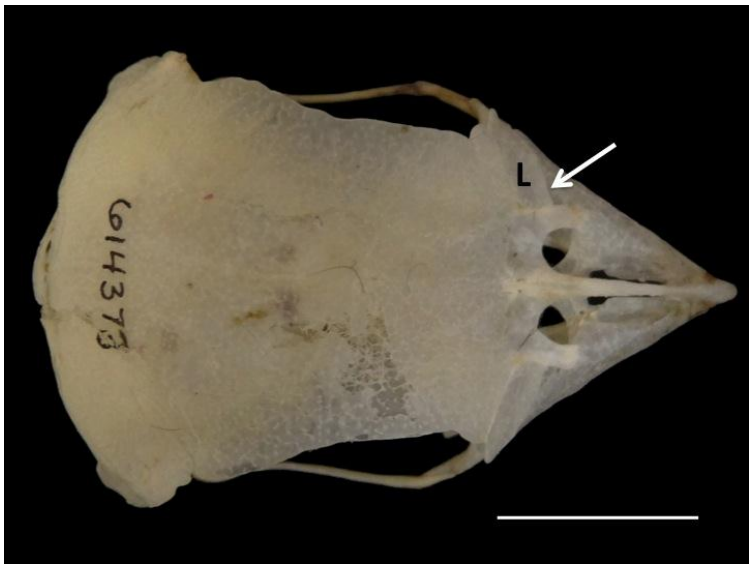
Em vista frontal do crânio, os gêneros *Chordeiles* e *Nyctiprogne* apresentam uma incisura lateralmente no osso lacrimal, a qual é ausente nas demais espécies.

18. Osso lacrimal; região rostral (IC = 1)

(0) não contata o maxilar rostralmente

Chordeiles nacunda USNM614647

(1) contata o maxilar rostralmente



Chordeiles minor USNM614373

Chordeiles acutipennis USNM632513

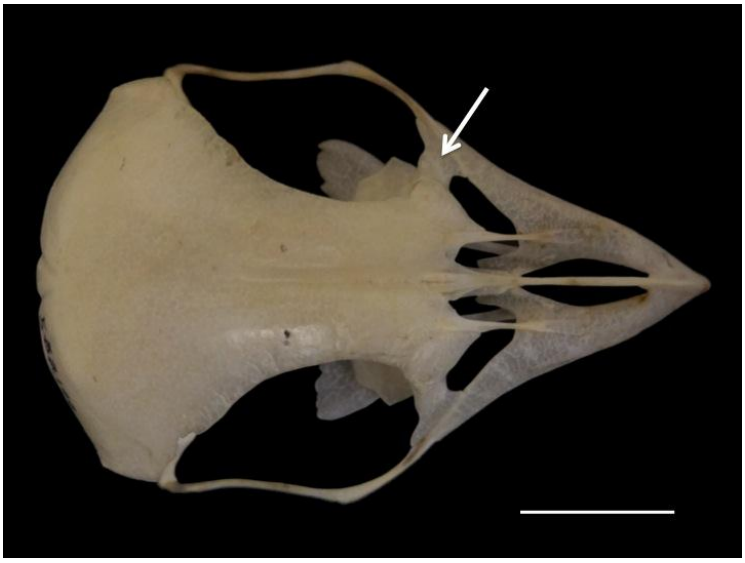
O desenvolvimento rostral dos ossos lacrimais variam de forma importante entre os caprimulgídeos, conforme demonstrado no caráter 16. No gênero *Chordeiles*, o espaço entre os lacrimais e o maxilar é bastante reduzido, sendo totalmente ausente em *C. acutipennis*, *C. rupestris*, *C. minor* e *C. gundlachii.*

19. Osso lacrimal; largura do ramo lateral (IC = 1)

(0) estreito

Lyncornis macrotis USNM431311

(1) largo



Nyctidromus albicollis USNM562198

O ramo lateral do osso lacrimal, que articula-se com o maxilar e jugal, é bastante estreito nos gêneros *Lyncornis* e *Eurostopodus* e largo nas demais espécies.

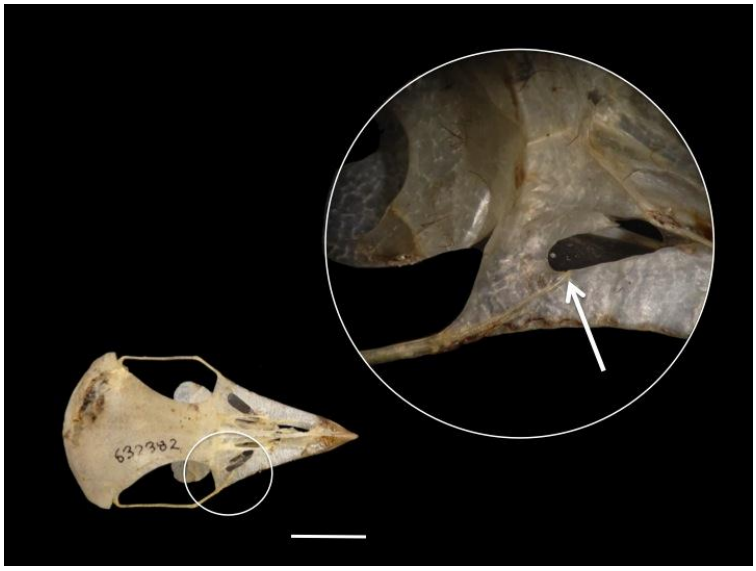
20. Osso lacrimal; prolongamento rostral (IC = 1)

(0) ausente ou curto

Chordeiles acutipennis USNM632513

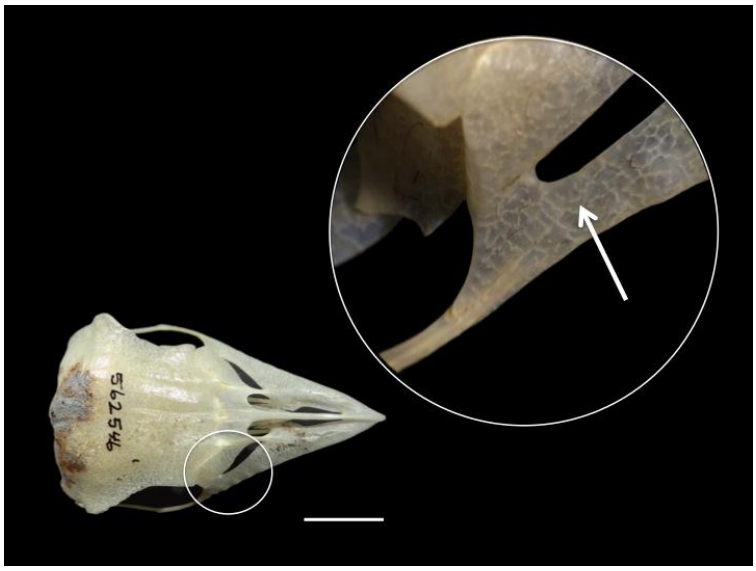
(1) médio

Eleothreptus anomalus KU91797



Hydropsalis cayennensis USNM632382

(2) longo

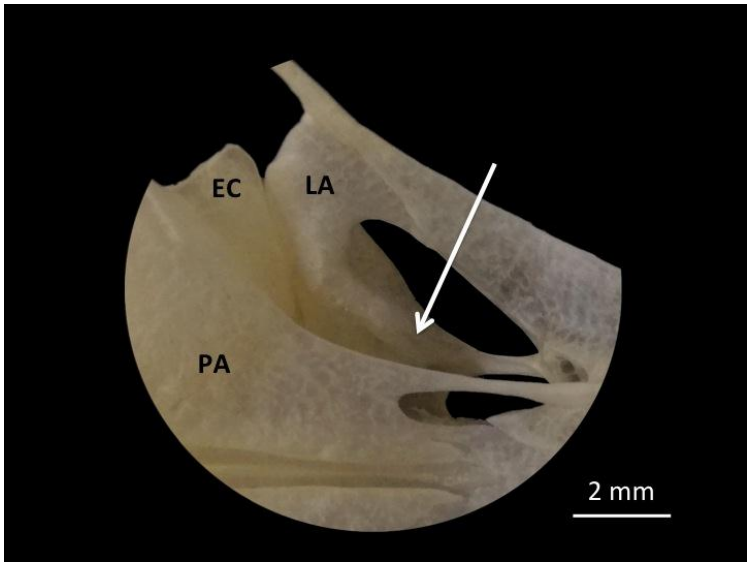


Antrostomus carolinensis USNM562556

O ramo lateral do osso lacrimal apresenta distinta conformação entre as espécies de Caprimulgidae. O prolongamento rostral desse ramo delineia a forma da porção caudal da fenestra mencionada nos caracteres 17 e 19, juntamente com o osso maxilar. Nos gêneros *Chordeiles*, *Eurostopodus* e *Lyncornis*, esse prolongamento é bastante curto; nos gêneros *Antrostomus*, *Nyctiphrynus*, *Siphonorhis* e *Phalaenoptilus* o prolongamento é longo; e nas demais espécies apresenta condição intermediária.

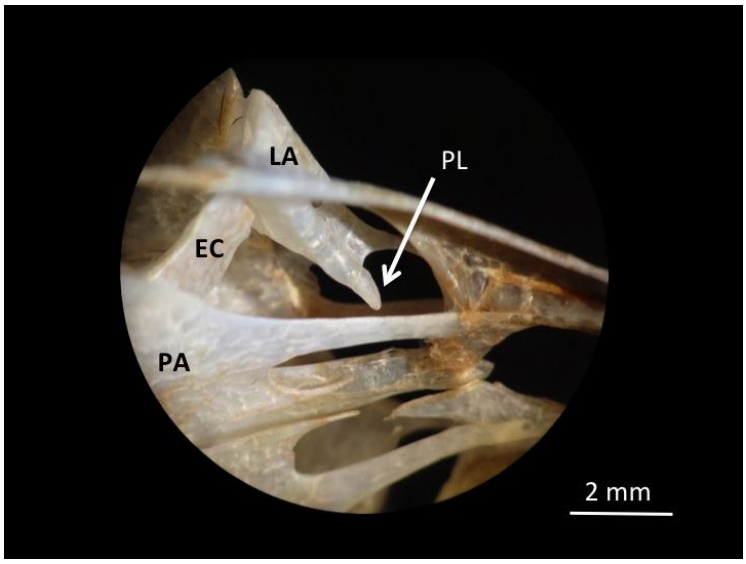
21. Osso lacrimal; processo ventral (IC = 0,33)

(0) ausente



Antrostomus vociferus USNM499488

(1) presente

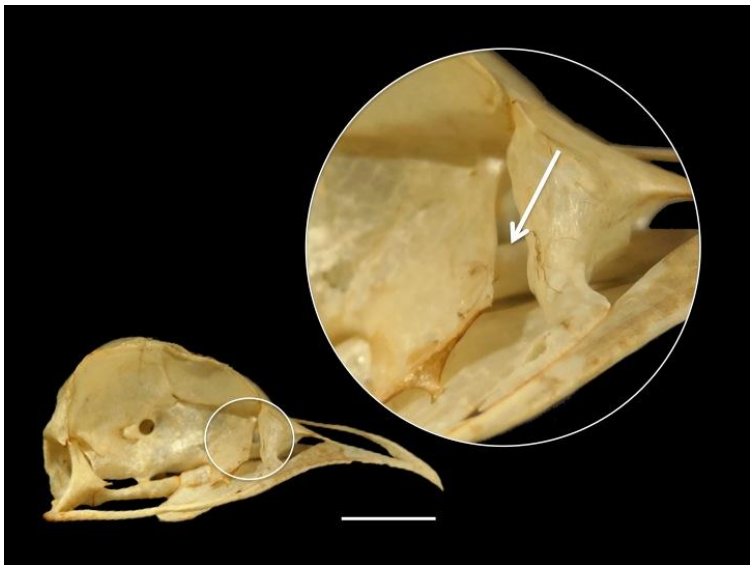


Lurocalis semitorquatus USNM62277

Em vista ventral do crânio, a face ventral do lacrimal (LA) apresenta um conspícuo processo na maioria dos representantes de Caprimulgidae, cujo tamanho varia sobremaneira entre as espécies. Em algumas poucas espécies (*Antrostomus ridgwayi*, *A. carolinensis*, *A. saturatus* e *Lyncornis macrotis*) esse processo está ausente.

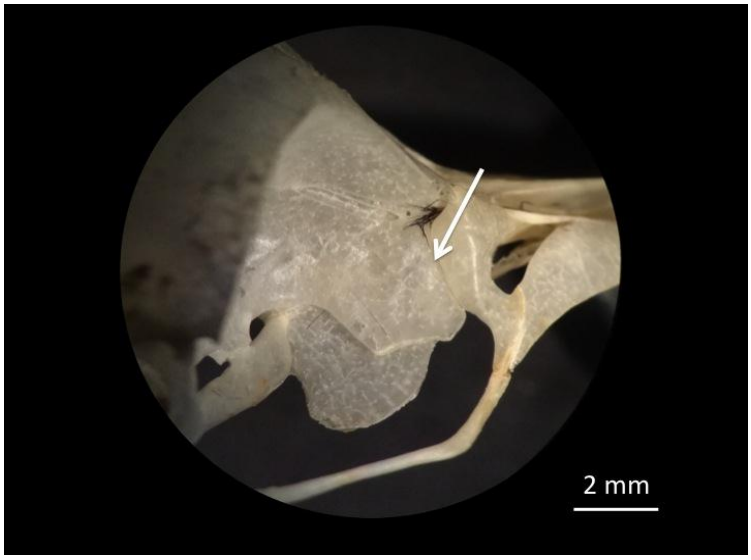
22. Osso lacrimal; aspecto caudal; espaço entre este osso e o ectetmóide (*Os ectethmoidale*) (IC = 1)

(0) largo



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) estreito

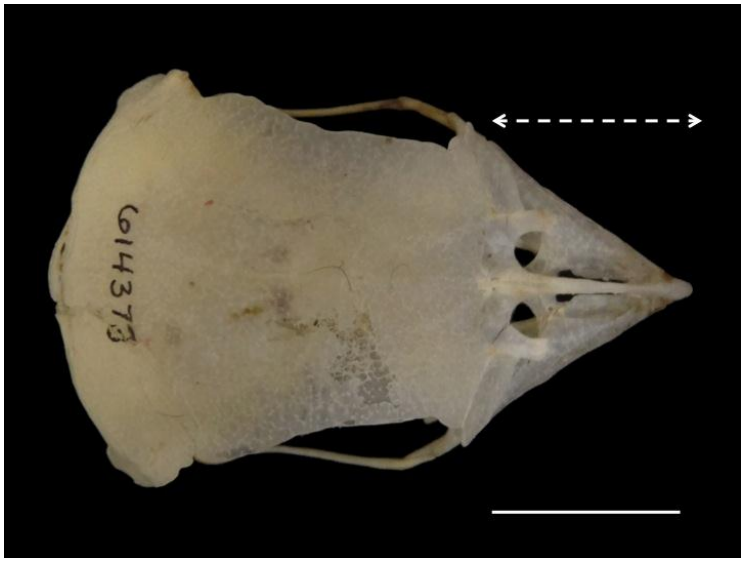


Hydropsalis maculicaudus USNM623217

A região anterior da órbita em Caprimulgidae é formada pelos ossos frontal, ectetmóide e lacrimal. O osso lacrimal está em contato direto com o osso ectetmóide (seta) na maioria das espécies, exceto em *Lyncornis macrotis* no qual há um notável espaço entre aqueles ossos.

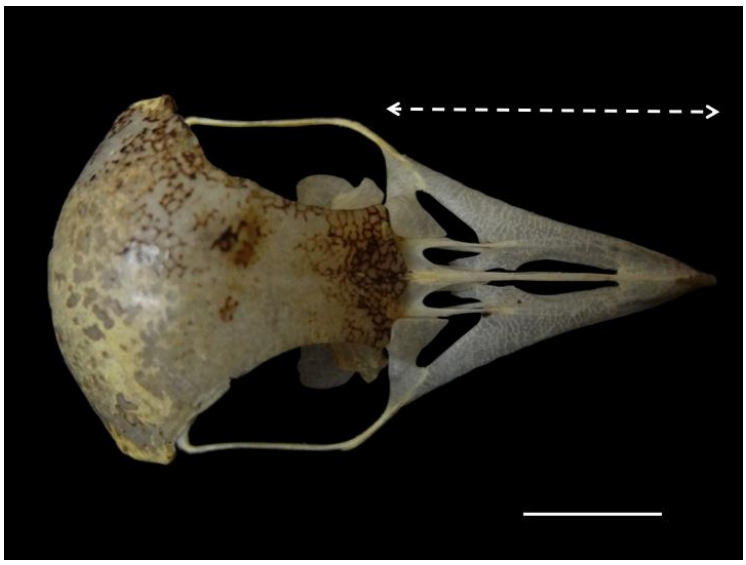
23. Maxila (*Ossa maxilla*); comprimento (IC = 0,5)

(0) curta



Chordeiles minor USNM614373

(1) longa

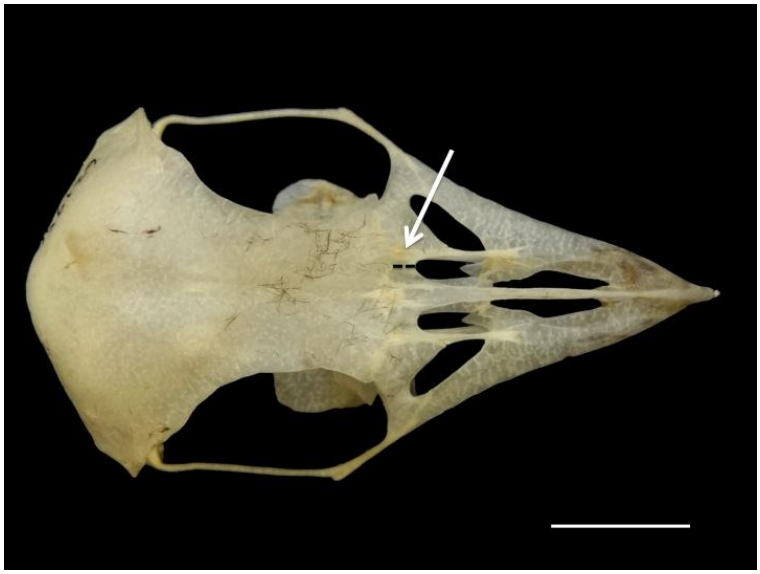


Hydropsalis torquata FMNH334974

O comprimento da maxila em Caprimulgidae apresenta duas condições distintas: relativamente curto em *Chordeiles*, *Nyctiprogne*, *Lurocalis*, *Lyncornis* e *Eurostopodus*, a exemplo do observado em alguns grupos externos, tais como Nyctibidae e Apodidae; e longo em todas as demais espécies.

24. Maxila; Osso nasal (*Os nasale*); comprimento de sua porção caudal (IC = 1)

(0) curta



Hydropsalis climacocerca USNM621956

(1) longa

Antrostomus carolinensis USNM562546

O osso nasal forma a porção medial caudal da maxila superior. Sua porção caudal (excluindo-se seus ramos lateral e medial) é curta na maioria das espécies de Caprimulgidae, mas relativamente longa em *Antrostomus* (exceto *A. saturatus*).

25. Maxila; em aspecto lateral, abaulamento dorsoventral da sua região caudal (IC = 1)

(0) ausente

Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) presente

Hydropsalis maculicaudus USNM623217

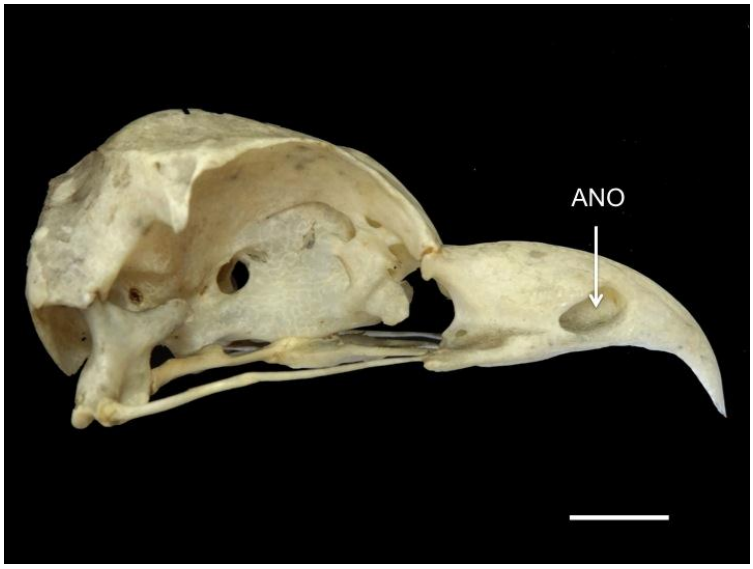
(2) presente e acentuado

Uropsalis segmentata FMNH433080

A região caudal da maxila, em vista lateral do crânio, apresenta um abaulamento dorsoventral em algumas espécies de Caprimulgidae, mais notavelmente em *Uropsalis*.

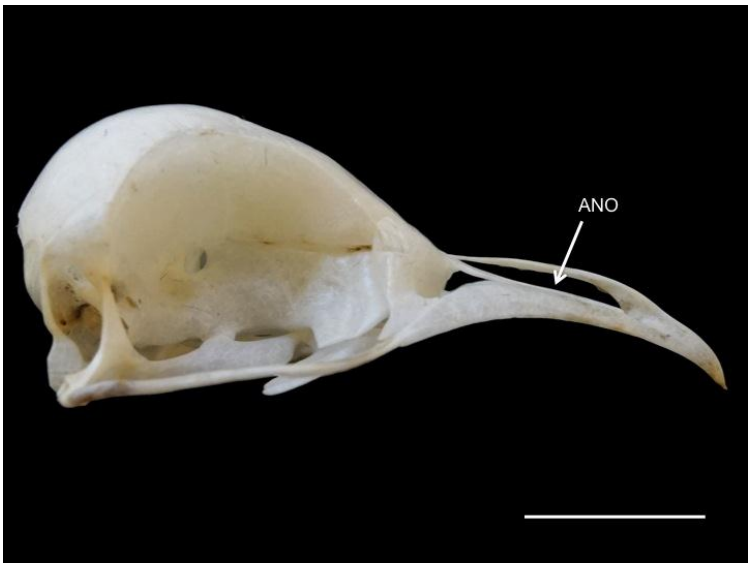
26. Maxila; abertura nasal óssea (IC = 1)

(0) ossificada



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) aberta, não ossificada



Nyctidromus albicollis USNM562198

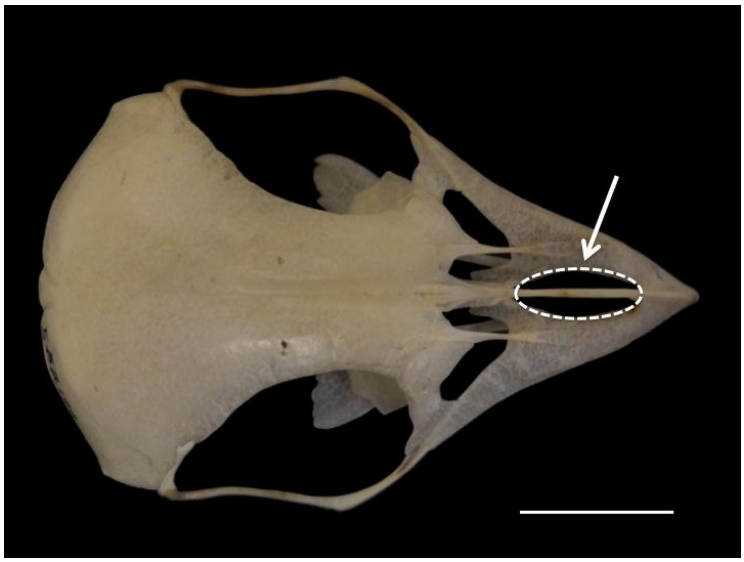
Conforme explicitado também nos capítulos anteriores, a abertura nasal óssea em Caprimulgidae é aberta, não ossificada, característica que é compartilhada com as famílias Nyctibiidae, Aegothelidae, Apodidae, Hemiprocnidae e Trochilidae.

27. Maxila; abertura nasal óssea em vista dorsal (IC = 0,33)

(0) estreita ou fechada

Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) aberta

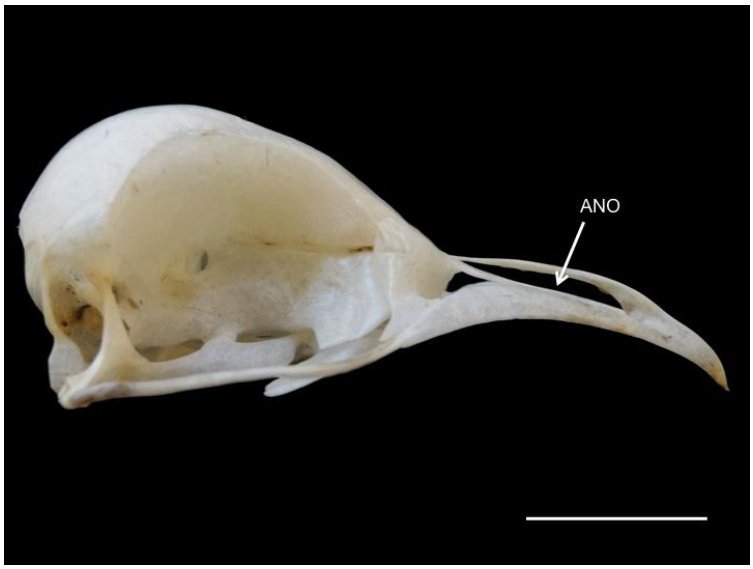


Nyctidromus albicollis USNM562198

Em vista dorsal do crânio, a abertura nasal em Caprimulgidae é larga, em formato ovalado, na maioria das espécies. Somente em *Chordeiles* a abertura é estreita.

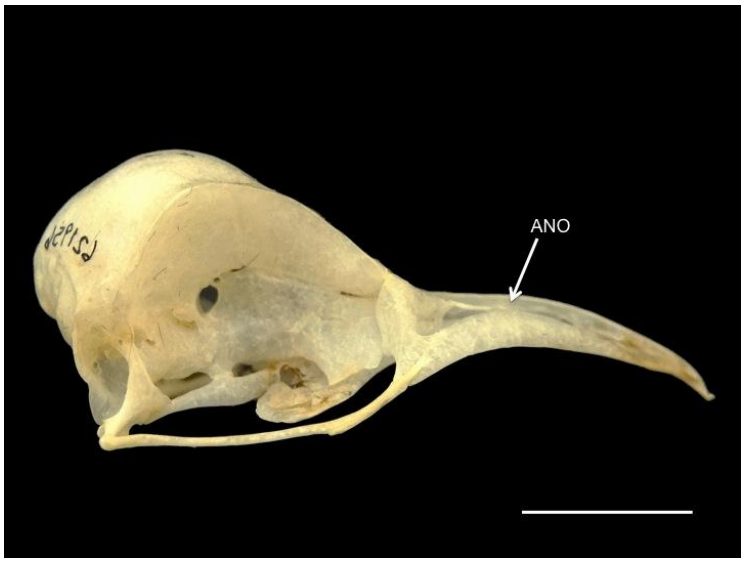
28. Maxila; abertura nasal óssea (IC = 0,5)

(0) aberta dorsoventralmente



Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) achatada dorsoventralmente

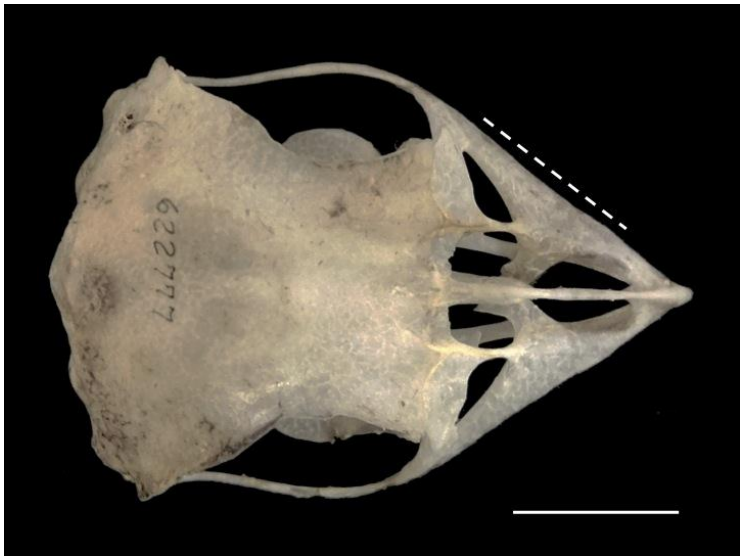


Hydropsalis cayennensis USNM621954

Em aspecto lateral do crânio, a abertura nasal em Caprimulgidae pode ser expandida ou achatada dorsoventralmente. A condição expandida é observada também nos Aegothelidae, Apodidae e Nyctibiidae estudados, exceto em *N. bracteatus* (ver capítulo 2).

29. Maxila; curvatura da margem lateral em aspecto dorsal (IC = 1)

(0) ausente



Lurocalis semitorquatus USNM62277

(1) presente

Antrostomus vociferus USNM499488

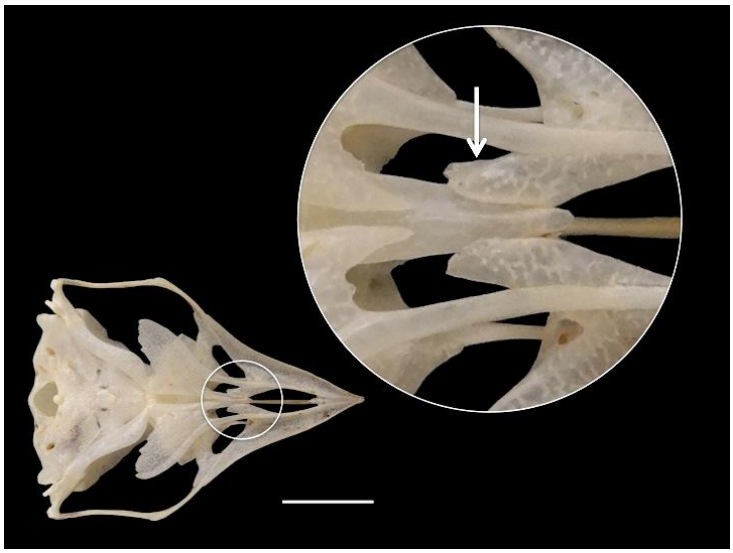
(2) presente e mais acentuada

Uropsalis segmentata FMNH433080

A maioria dos caprimulgídeos apresentam uma curvatura na margem lateral da maxila, a qual é mais acentuada em *Uropsalis*. Tal curvatura está ausente, no entanto, em *Chordeiles*, *Lurocalis*, *Eurostopodus* e *Lyncornis*.

30. Maxila; osso maxilar (*Os maxillare*); processo maxilopalatino (*Processus maxillopalatinus*) (IC = 0,5)

(0) longo



Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) curto

Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

Nas aves em geral, o processo maxilopalatino se origina na maxila próximo à junção com o processos maxilar do osso palatino e exibe uma grande variedade de configurações e orientações (Baumel & Witmer 1993). Tal processo contribui à formação da cavidade nasal na maioria das aves e também do palato em muitos grupos. Em Caprimulgidae apresenta variações de tamanho, formato e de posição. Quanto ao seu porte, é longo na maioria das

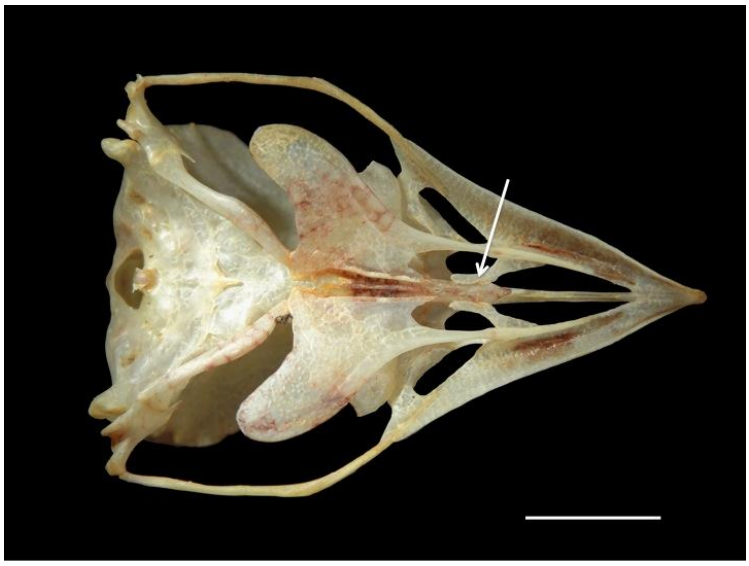
espécies e curto em *Nyctiphrynus ocellatus*, *Siphonorhis brewsteri*, *Antrostomus carolinensis* e *A. saturatus.*

31. Maxila; processos maxilopalatinos, largura (IC = 0,5)

(0) largos

Nyctipolus nigrescens USNM621718

(1) estreitos

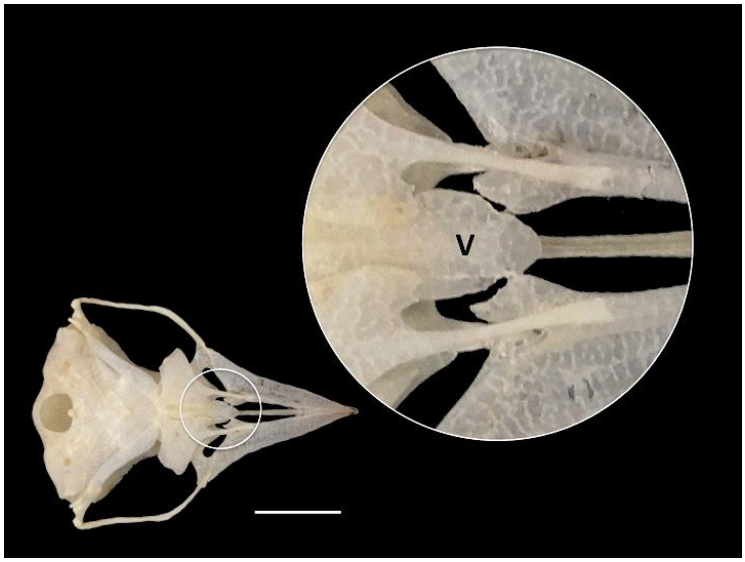


Caprimulgus batesi USNM622984

A grande maioria das espécies de Caprimulgidae apresentam os processos maxilopalatinos largos, enquanto que *Caprimulgus affinis*, *C. aegyptius* e *C. batesi* apresentam-no em formato estreito.

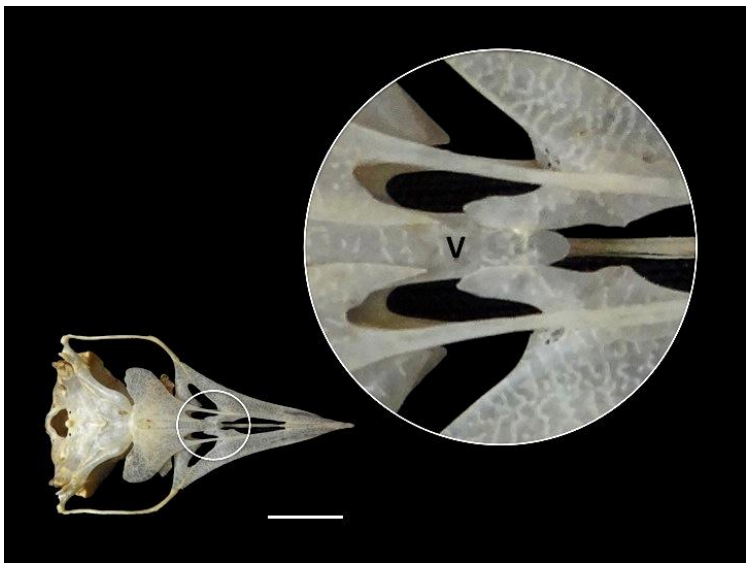
32. Maxila; aspecto ventral; espaço entre os processos maxilopalatinos (IC = 0,66)

(0) aberto, com o osso vômer (*Os vomer*) exposto



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

(1) estreito, com os processos cobrindo parcialmente o vômer



Hydropsalis torquata FMNH334974

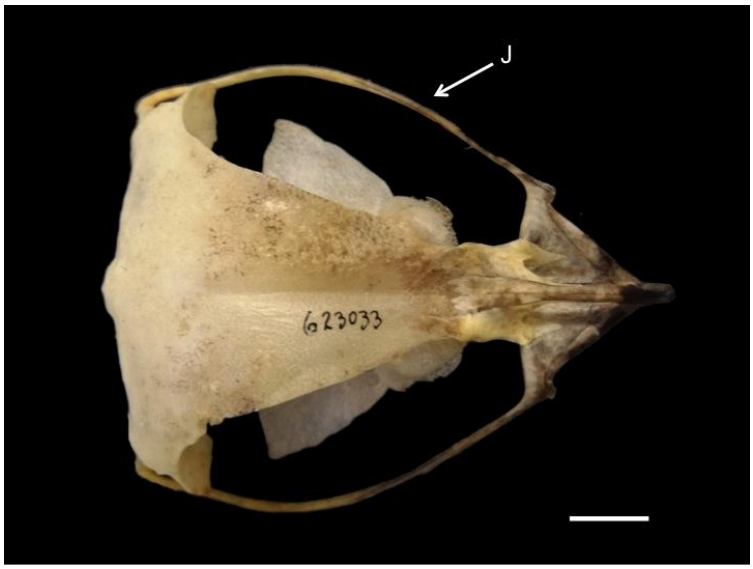
(2) ausente, com os processos se contatando no plano medial sobre o vômer

Chordeiles acutipennis USNM632513

Em algumas aves, os processos maxilopalatinos se contatam no plano medial, sob o osso vômer, uma condição denominada desmognatismo. Em Caprimulgidae, essa condição foi mencionada na literatura como sendo caráter diagnóstico do gênero *Chordeiles* (Sibley & Ahlquist 1990, Cleere 1998); contudo, esse caráter é presente somente em *C. rupestris*, *C. acutipennis*, *C. minor* e *C. gundlachii*, estando ausente em *C. nacunda* e *C. pusillus*.

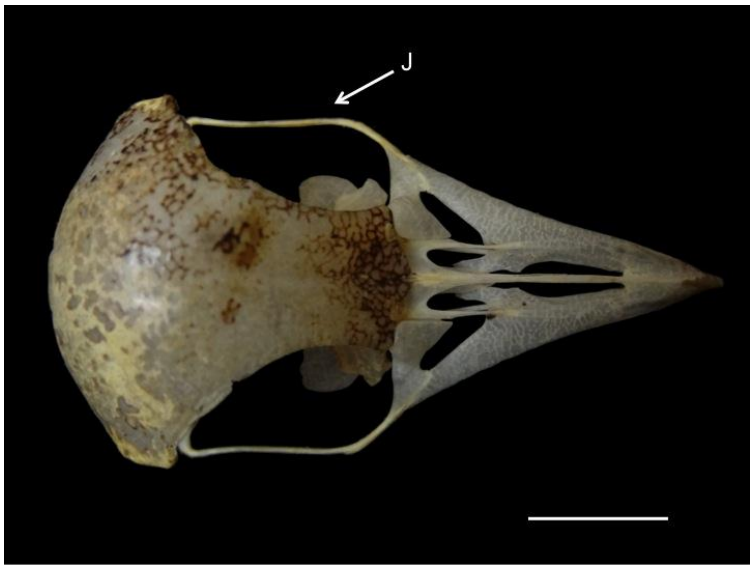
33. Arco jugal (*Arcus jugalis*) (IC = 0,5)

(0) curvo



Nyctibius griseus USNM623033

(1) reta em sua metade caudal



Hydropsalis torquata FMNH334974

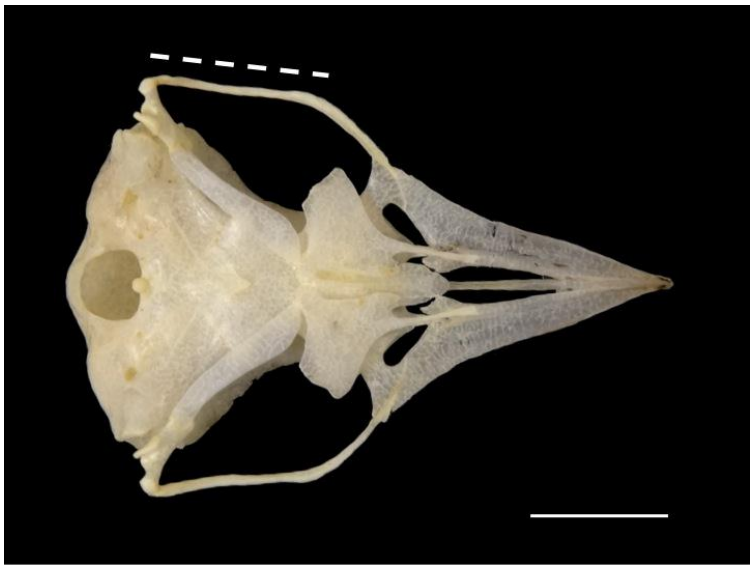
Os arcos jugais, formados pela fusão dos ossos jugal rostralmente e quadrado-jugal caudalmente, é parcialmente curvado em Caprimulgidae. De fato, a curvatura dessa estrutura é restrita ao osso jugal, condição semelhante à família Apodidae e Hemiprocnidae mas distinto de Nyctibiidae e Aegothelidae.

34. Arco jugal (*Arcus jugalis*); orientação da metade caudal do arco jugal em relação ao eixo longitudinal do crânio (IC = 1)

(0) paralela

Hydropsalis cayennensis USNM632382

(1) em ângulo oblíquo, aberto caudalmente



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

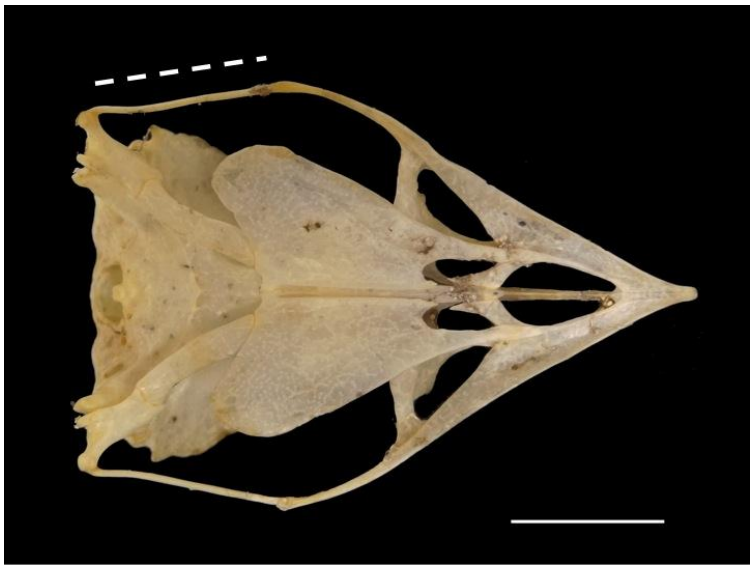
Pouca variação existe no arco jugal em Caprimulgidae. No entanto, algumas espécies apresentam a sua porção caudal, relativa ao osso quadrado-jugal, em um ângulo oblíquo relativo ao eixo longitudinal do crânio, sendo aberto caudalmente em *Nyctiphrynus ocellatus* e *Antrostomus saturatus*.

35. Arco jugal (*Arcus jugalis*); orientação da metade caudal do arco jugal em relação ao eixo longitudinal do crânio (IC = 0,5)

(0) paralela

Hydropsalis cayennensis USNM632382

(1) em ângulo oblíquo, fechado caudalmente

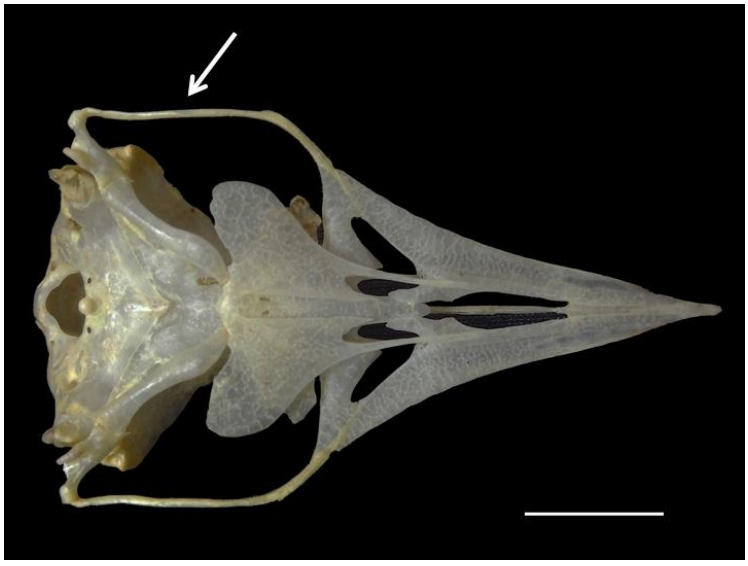


Lyncornis macrotis USNM431311

Da mesma forma que o caráter anterior, algumas espécies apresentam a porção caudal do arco jugal em ângulo oblíquo em relação ao eixo longitudinal do crânio, e no caso dos gêneros *Lyncornis* e *Eurostopodus* o ângulo é aberto rostralmente.

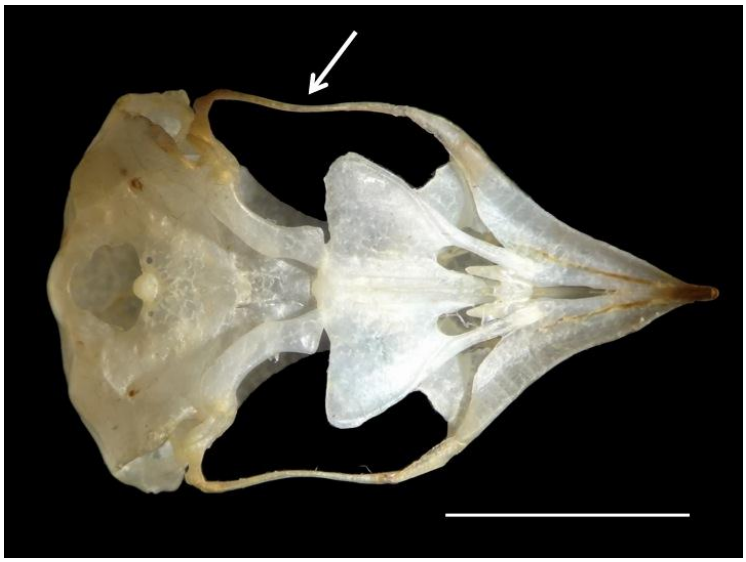
36. Arco jugal (*Arcus jugalis*); curvatura medial de sua porção caudal (IC = 1)

(0) ausente



Hydropsalis torquata FMNH334974

(1) presente

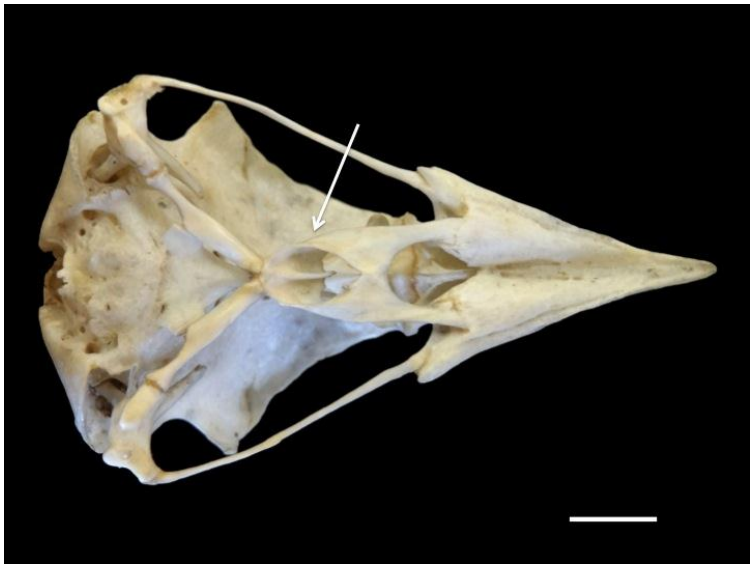


Chordeiles pusillus USNM622336

O arco jugal no gênero *Chordeiles* apresenta um abaulamento medial em sua região caudal, relativa à região do osso quadrado-jugal. As demais espécies apresentam essa região do arco jugal relativamente reta.

37. Osso palatino (*Os palatinum*); parte lateral (*Pars lateralis*); ângulo caudolateral (*Angulus caudolateralis*) (IC = 1)

(0) pouco desenvolvido

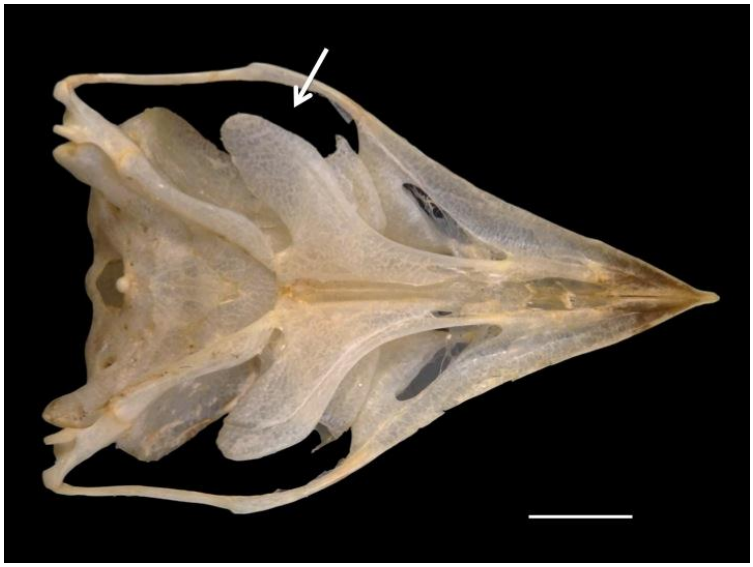


Steatornis caripensis MCZ1401

(1) expandido lateralmente

Aegotheles crinifrons USNM640816

(2) mais expandido que (1)

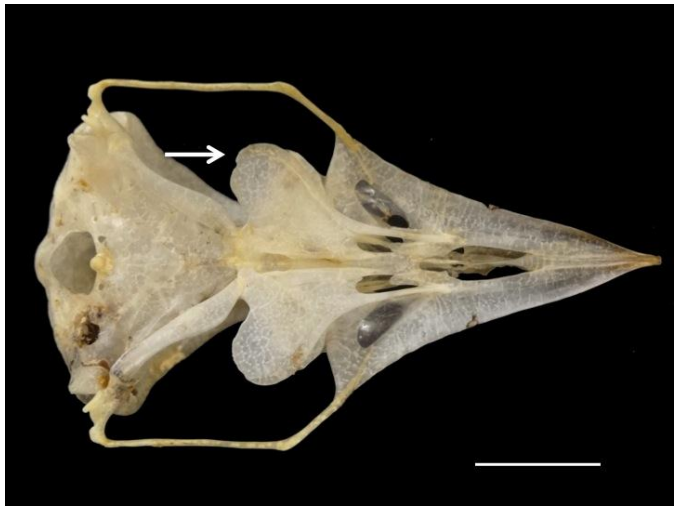


Antrostomus carolinensis USNM562556

Conforme também salientado nos capítulos anteriores, os ossos palatinos são muito distintos nas famílias Aegothelidae, Nyctibiidae e Caprimulgidae, os quais são bastante expandidos lateralmente. Particularmente nas duas últimas famílias, o angulo caudolateral é ainda mais expandido comparado a Aegothelidae (ver capítulo 1).

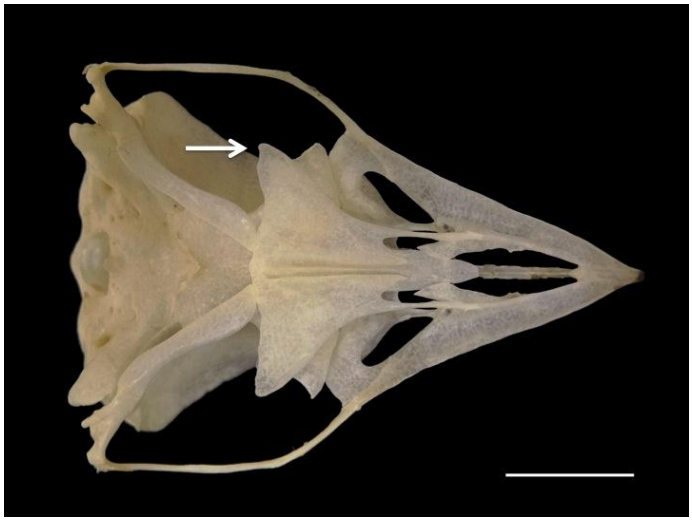
38. Osso palatino; parte lateral; extremidade do ângulo caudolateral (IC = 0,66)

(0) arredondado



Hydropsalis cayennensis USNM632382

(1) angulado

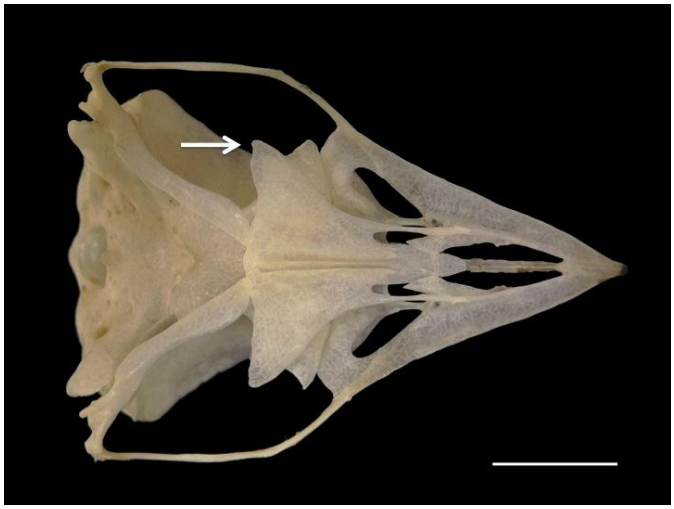


Antrostomus vociferus USNM499488

Na maioria dos caprimulgídeos o angulo caudolateral é arredondado. Entretanto, essa região do palatino é tipicamente angulada nos gêneros *Antrostomus*, *Siphonorhis*, *Nyctiphrynus*, *Phalaenoptilus* e *Gactornis*.

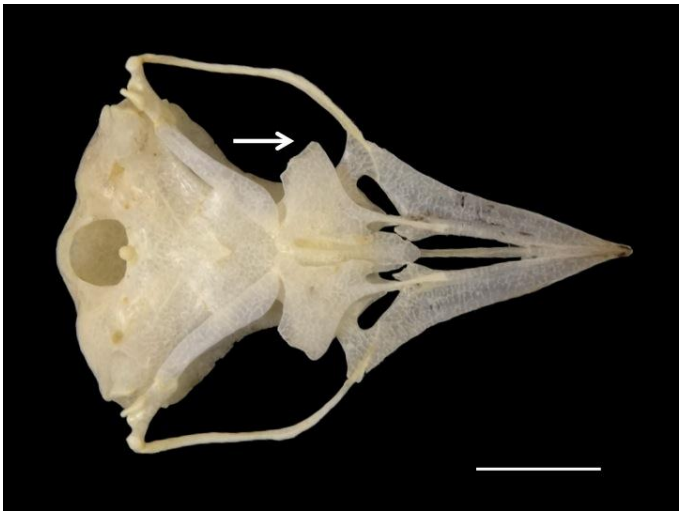
39. Osso palatino; alinhamento da extremidade do ângulo caudolateral em relação à porção medial do palatino (IC = 1)

(0) caudalmente, ou na mesma linha



Antrostomus vociferus USNM499488

(1) rostralmente



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

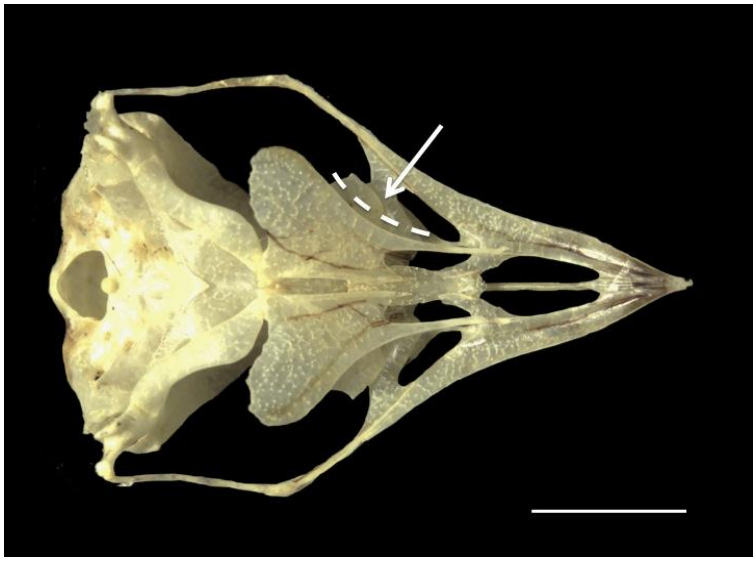
Entre aquelas espécies mencionadas no caráter anterior cujo angulo lateral do palatino é angulado, *Nyctiphrynus ocellatus* e *Antrostomus saturatus* apresentam o ângulo caudolateral mais rostralmente que a região medial do palatino.

40. Osso palatino (*Os palatinum*); parte lateral (*Pars lateralis*); curvatura em sua margem lateral (IC = 0,25)

(0) ausente

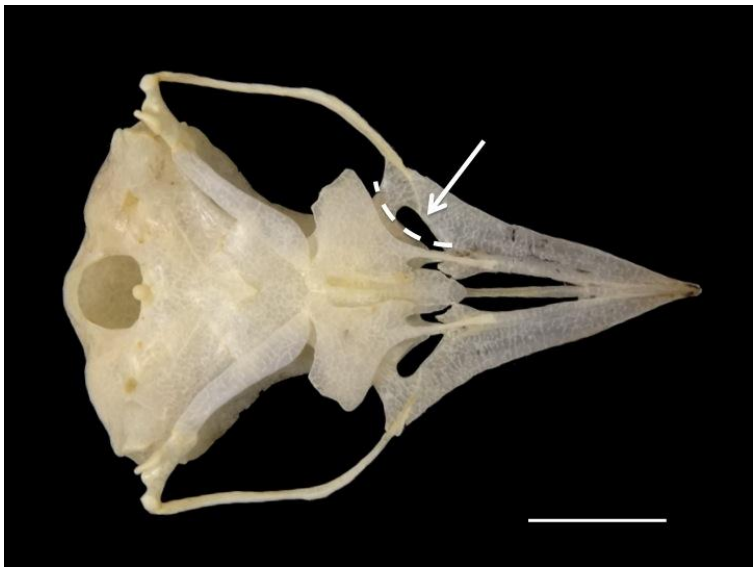
Chordeiles nacunda USNM614647

(1) presente



Nyctidromus anthonyi LSUMNS75600

(2) acentuada



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

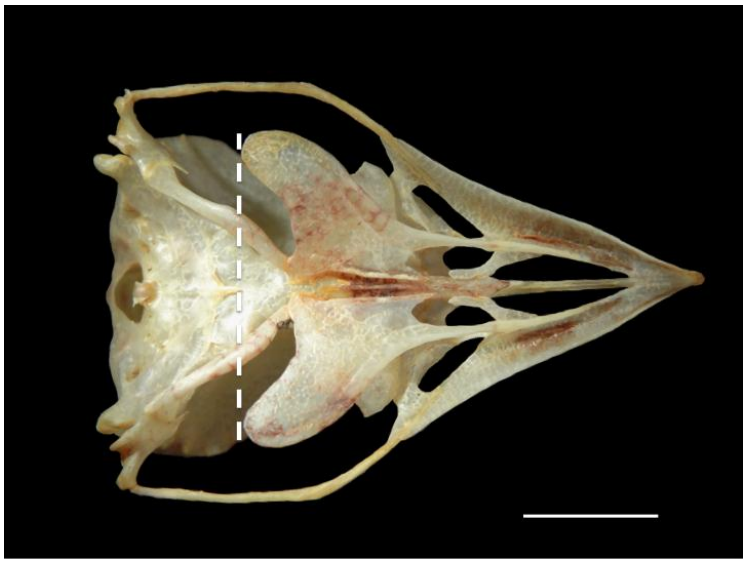
A margem lateral da parte lateral do palatino é reta em *Chordeiles*, *Lurocalis*, *Lyncornis* e *Eurostopodus*, enquanto que nas demais espécies essa região apresenta uma curvatura medial, sendo mais acentuada em algumas espécies.

41. Osso palatino; extensão caudal do ângulo caudolateral em relação à região medial caudal do palatino (IC = 0,25)

(0) na mesma linha

Nyctipolus nigrescens USNM621718

(1) caudalmente

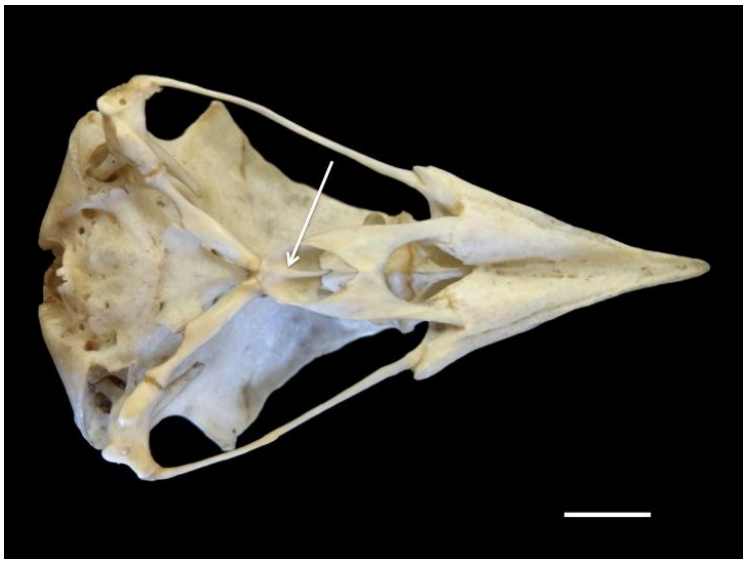


Caprimulgus batesi USNM622984

Na maioria dos caprimugídeos, a extremidade do ângulo caudolateral do palatino se situa caudalmente na mesma linha da porção medial do palatino, enquanto que em *Caprimulgus* spp., *Antrostomus carolinensis*, *A. ridgwayi* e *A. vociferus* se estende mais caudalmente.

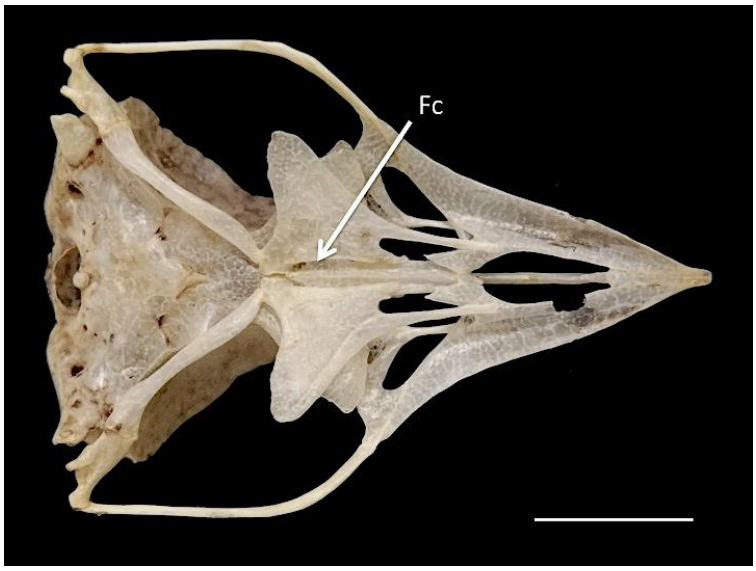
42. Osso palatino; parte coanal (*Pars choanalis*); fossa coanal (*Fossa choanalis*) (IC = 1)

(0) ausente



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) presente



Phalaenoptilus nuttallii USNM553912

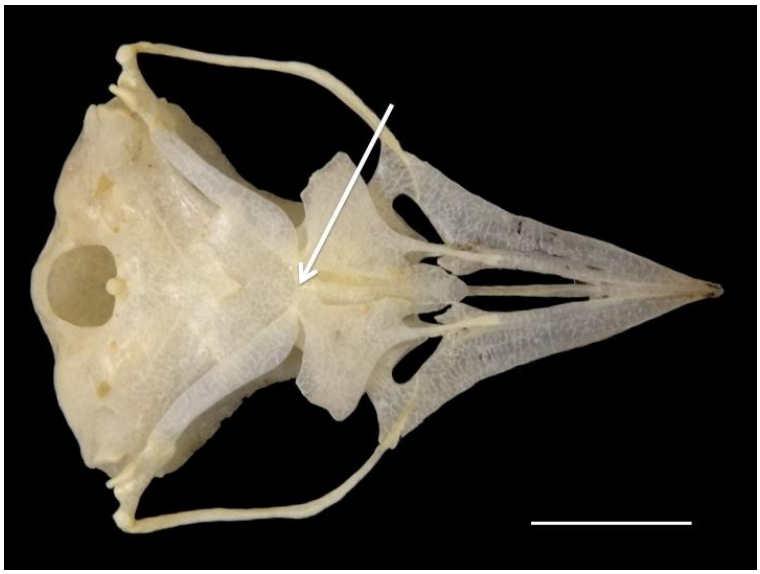
Conforme também mencionado no capítulo 1, os representantes da família Caprimulgidae apresentam uma distinta fossa coanal, localizada medialmente nos palatinos. Essa condição é observada também em Nyctibiidae, Aegothelidae, Apodidae, Hemiprocnidae e Trochilidae.

43. Osso palatino; parte lateral; processo pterigóide (*Processus pterygoideus*) (IC = 1)

(0) presente

Aegotheles crinifrons USNM640816

(1) ausente



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

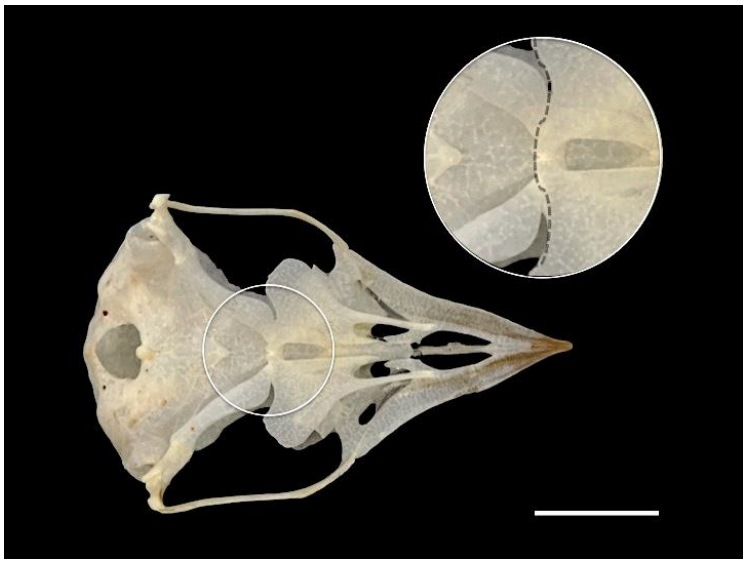
Em Caprimulgidae, a exemplo de Nyctibiidae, não observa-se um processo pterigóide na região caudal do palatino. Nos demais grupos estudados, esse processo está presente em Podargidae, Aegothelidae, Apodidae, Hemiprocnidae e Trochilidae.

44. Osso palatino; parte lateral; margem caudal (*Facies articularis pterygoidea*) em forma de "W" (IC = 1)

(0) ausente

Nyctibius griseus USNM623033

(1) presente

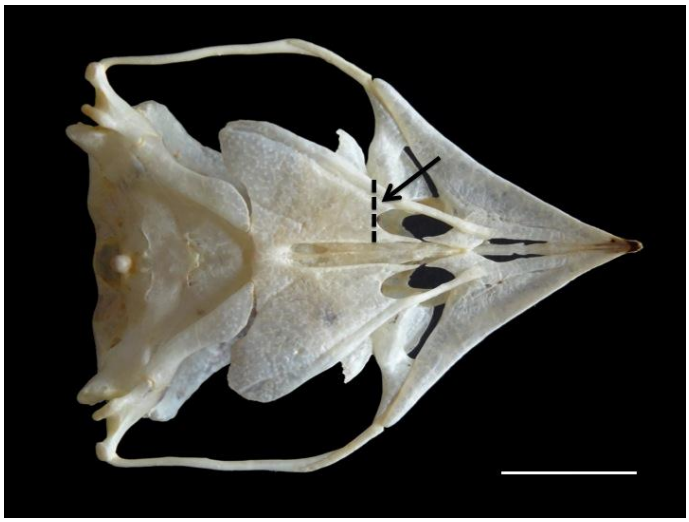


Setopagis parvula USNM555943

A região caudal do palatino apresenta uma forma típica em "W" nos representantes da família Caprimulgidae. Na família Nyctibiidae, onde também está ausente o processo pterigóide do palatino, a região é em formato de "V" típico (ver cap. 2).

45. Osso palatino; largura da região rostral, próxima ao processo maxilar do palatino (*Processus maxillaris*) (IC = 1)

(0) larga



Chordeiles nacunda USNM614647

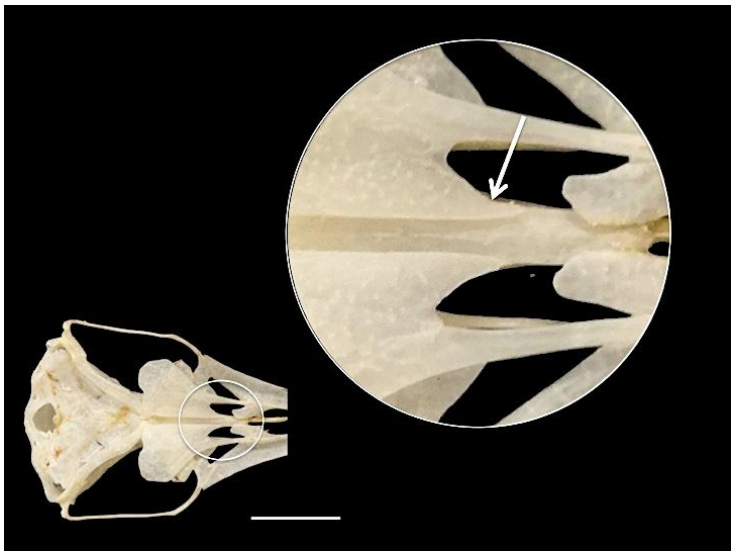
(1) estreita

Hydropsalis torquata FMNH334974

A região rostral do palatino é estreita na grande maioria das espécies de caprimulgídeos, sendo larga somente em *Chordeiles*, *Lurocalis, Eurostopodus* e *Lyncornis*.

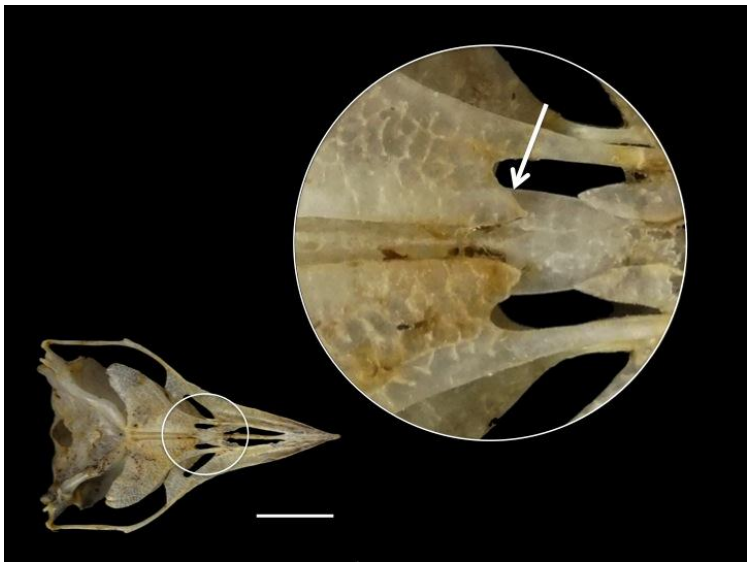
46. Osso palatino; processo rostral do palatino (IC = 0,5)

(0) longo



Systellura longirostris USNM322960

(1) curto



Antrostomus ridgwayi UMMZ210517

O processo rostral do palatino situa-se na porção rostro-medial daquele osso, e apresenta-se longo na maioria dos caprimulgídeos, exceto em *Nyctiphrynus ocellatus*, *Siphonorhis brewsteri*, *Phalaenoptilus nuttalli*, *A. ridgwayi* e *A. saturatus*, nas quais essa estrutura é curta.

47. Osso palatino; largura do processo maxilar do palatino (*Processus maxilaris*) (IC = 0,5)

(0) largo

Lyncornis macrotis USNM431311

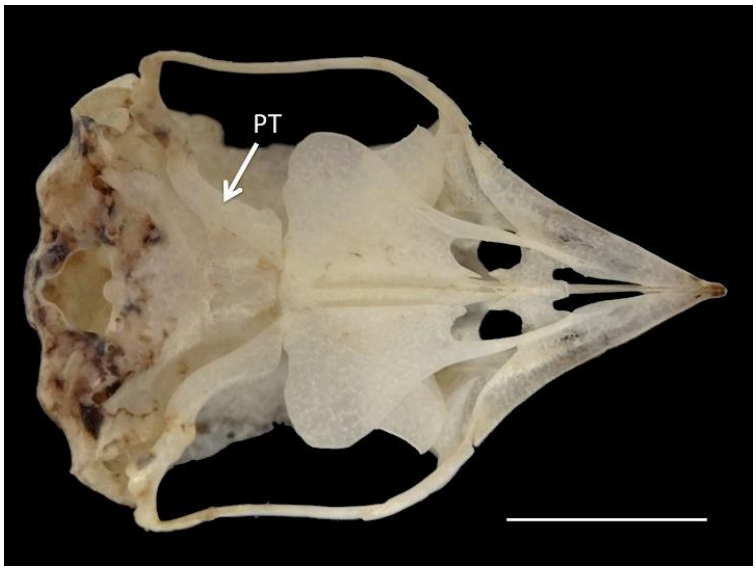
(1) estreito

Hydropsalis climacocerca USNM621956

Os processos maxilares do palatino são estreitas barras que conectam o palatino à região maxilar. Entre os caprimulgídeos, esse processo é estreito na maioria das espécies, exceto em *Lyncornis* e *Eurostopodus* nas quais é mais largo.

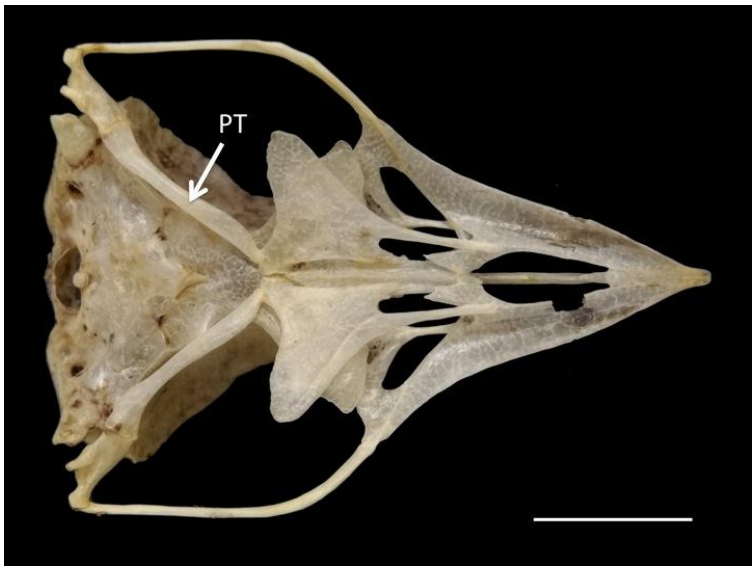
48. Pterigóide (*Os pterygoideum*); largura (IC = 0,5)

(0) largo



Chordeiles gundlachii USNM562472

(1) estreito

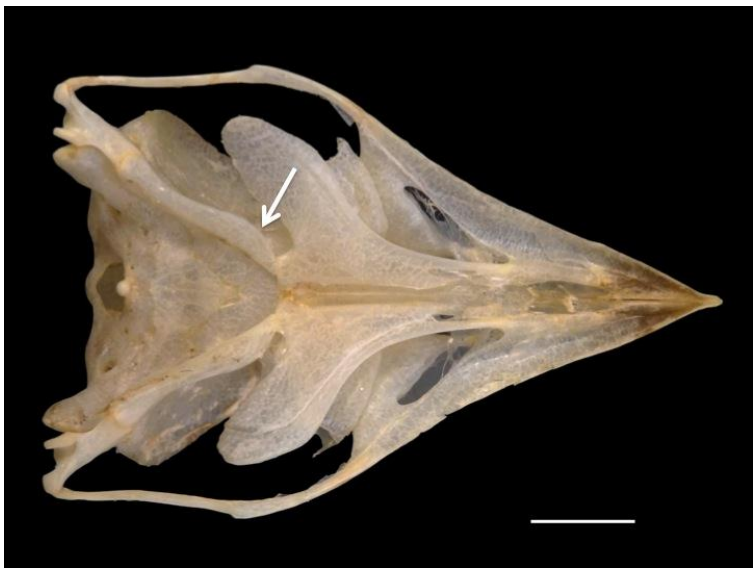


Phalaenoptilus nuttallii USNM553912

Os pterigoides são ossos alongados que desempenham importante papel na cinética craniana por transmitir o movimento dos ossos quadrados ao palatino e, secundariamente, à maxila superior. Em Caprimulgidae, esse osso é relativamente largo em *Chordeiles*, enquanto que nas demais é estreito. Em *Uropsalis*, o pterigóide é bastante estreito.

49. Pterigóide; processo lateral em sua porção rostral (IC = 0,5)

(0) ausente



Antrostomus carolinensis USNM562556

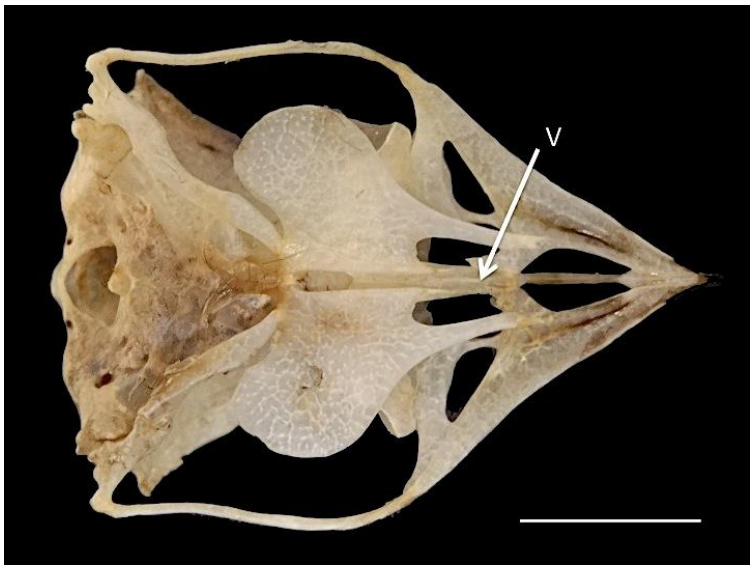
(1) presente

Chordeiles pusillus USNM622336

Além de possuir o pterigóide mais largo que nas demais espécies, o gênero *Chordeiles* apresenta um processo lateral na extremidade rostral do osso pterigoide. Além daquele gênero, esse processo está presente em *Nyctiprogne.*

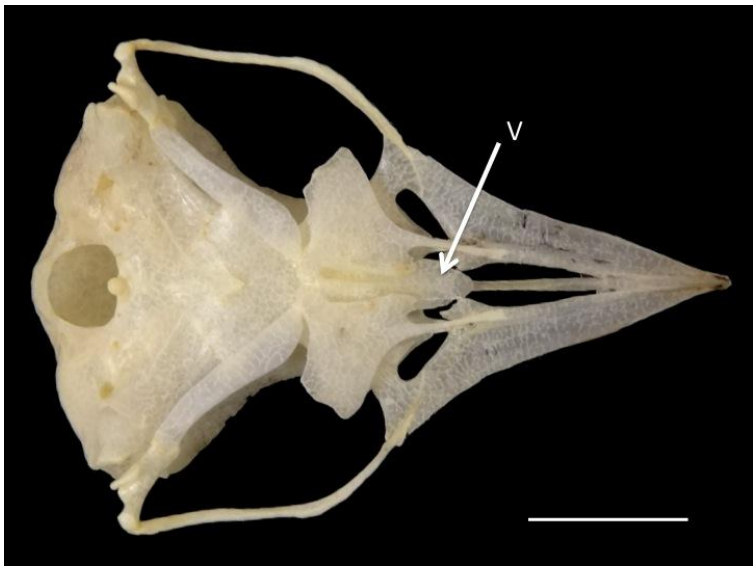
50. Osso vômer (*Os vomer*); formato em secção transversal (IC = 1)

(0) arredondado



Lurocalis semitorquatus USNM62277

(1) mais largo, ovalado/achatado em secção transversal

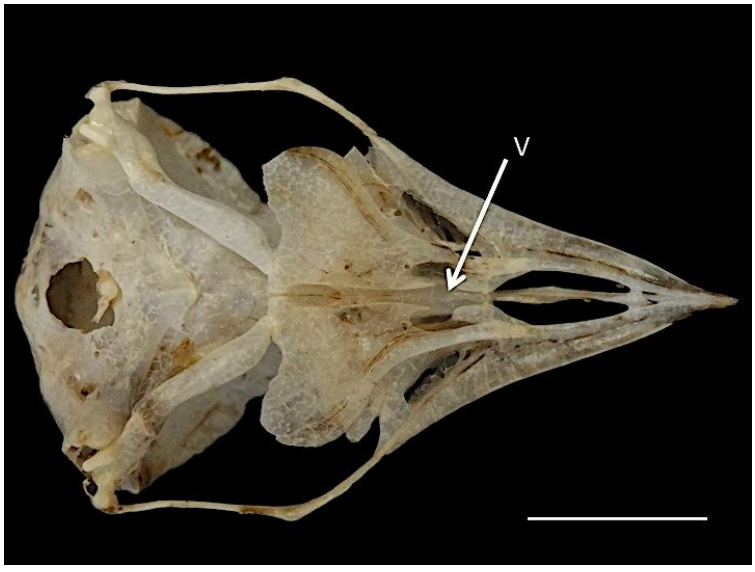


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

O osso vômer em Caprimulgidae é uma estrutura alongada, truncada rostralmente. Na maioria das espécies é uma estrutura cilíndrica, com secção transversal relativamente circular. No entanto, em *Nyctiphrynus ocellatus* e *Antrostomus saturatus* o vômer apresenta um típico formato achatado dorsoventralmente, ovalado em secção transversal.

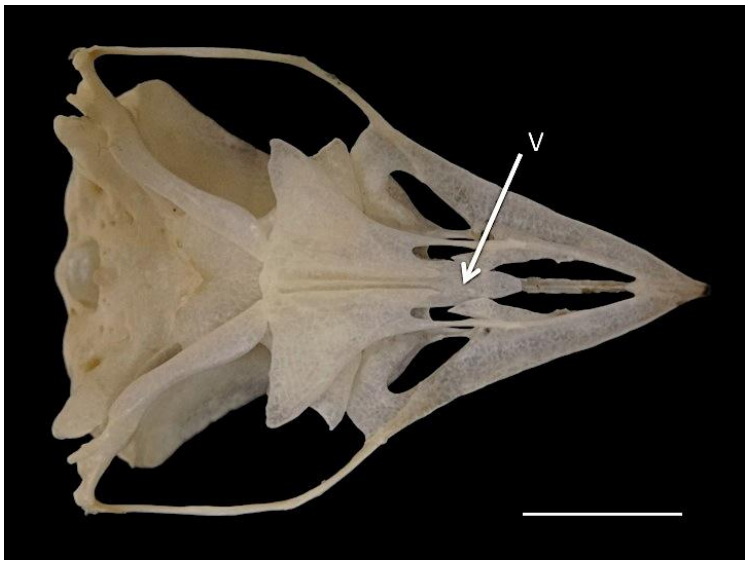
51. Osso vômer; extremidade rostral se estendendo além dos processos maxilopalatinos (IC = 0,5)

(0) não



Nyctipolus nigrescens USNM621718

(1) sim



Antrostomus vociferus USNM499488

Na maioria das espécies, a extremidade rostral do vômer se situa entre os processos maxilopalatinos. No entanto, em *Antrostomus* (exceto *A. saturatus*) e especialmente em *Gactornis*, a extremidade rostral do vômer ultrapassa a região daqueles processos.

52. Osso quadrado (*Os quadratum*); inclinação em relação ao eixo vertical do crânio (IC = 0,5)

(0) extremidade ventral, do processo mandibular (*Processus mandibularis*), mais lateralmente

Gactornis enarratus FMNH352811

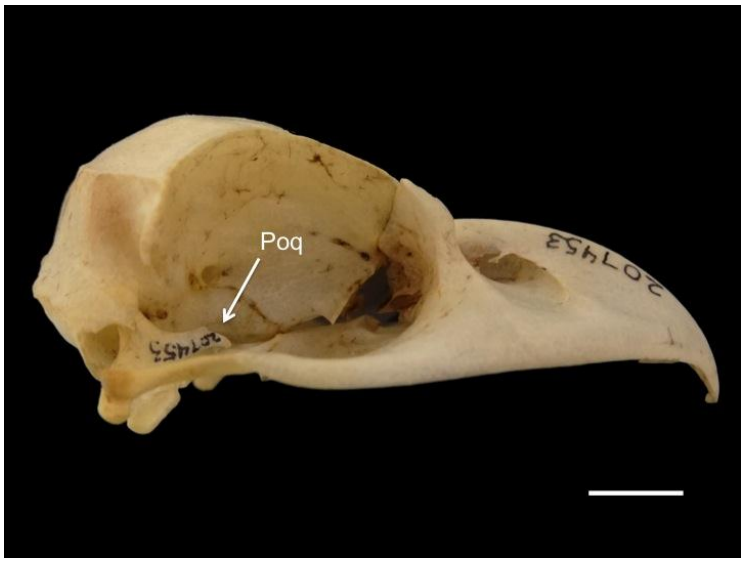
(1) extremidade dorsal, do processo ótico (*Processus oticus*), mais lateralmente

Nyctiprogne leucopyga USNM632514

Os ossos quadrado apresentam duas condições distintas em Caprimulgidae no que se refere à sua inclinação lateral relativamente ao eixo transversal vertical do crânio. Na maioria das espécies, assim como nos grupos-externos analisados, aquele osso apresenta inclinação com sua região ventral mais externamente, enquanto que em *Chordeiles* e *Nyctiprogne* a inclinação é invertida, com a região dorsal do osso mais externamente que sua região ventral.

53. Osso quadrado; processo orbital (*Processus orbitalis*) (IC = 1)

(0) presente, desenvolvido



Batrachostomus septimus UMMZ207453

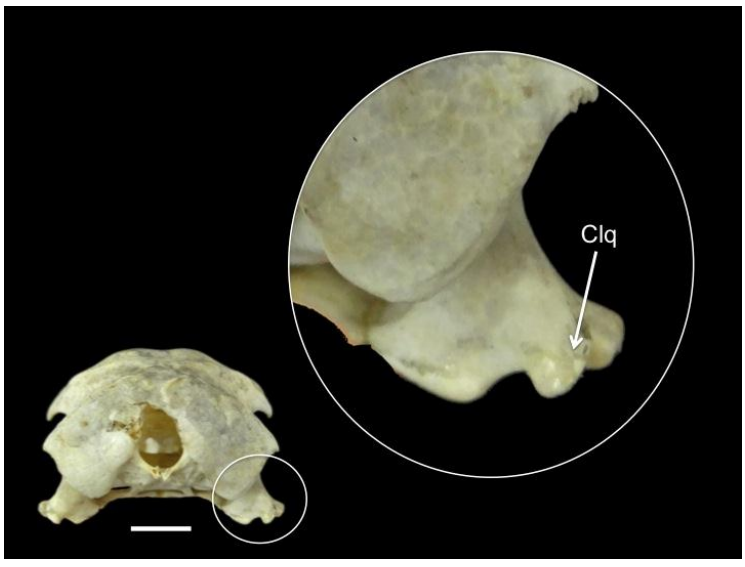
(1) ausente ou muito curto

Chordeiles acutipennis USNM632513

Conforme explicitado em maior detalhe no capitulo 1, o processo orbital do osso quadrado está ausente, ou extremamente reduzido, em Caprimulgidae. Em *Lyncornis macrotis* há uma sugestão da existência da presença de um curto processo orbital do quadrado, mas que no entanto não configura-se como um típico processo conforme observado em outros grupos.

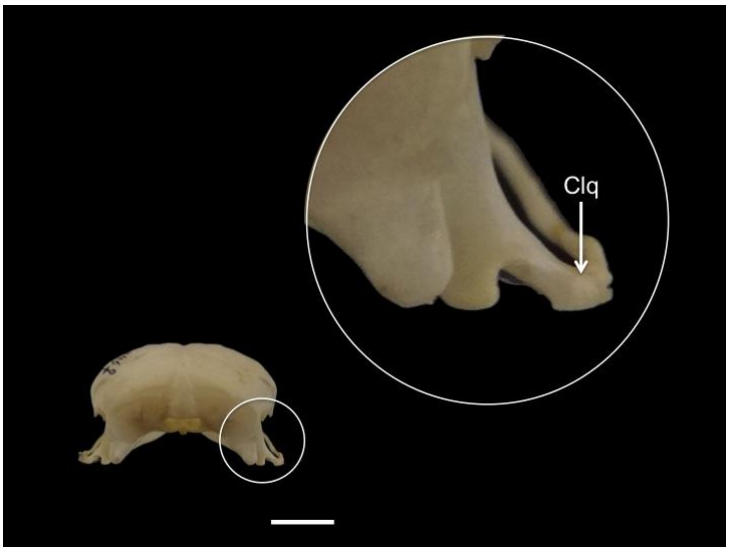
54. Osso quadrado; côndilo lateral (*Condylus lateralis*) (IC = 1)

(0) curto



Steatornis caripensis MCZ1401

(1) longo

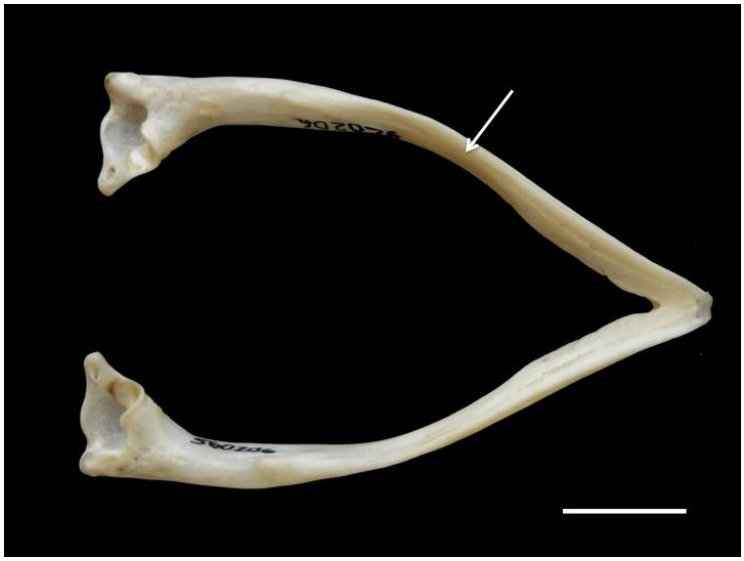


Antrostomus vociferus USNM499488

Conforme salientado no capítulo 1, os representantes da família Caprimulgidae apresentam uma notável extensão lateral do côndilo lateral do osso quadrado, a exemplo de Nyctibiidae e distintamente das demais famílias estudadas.

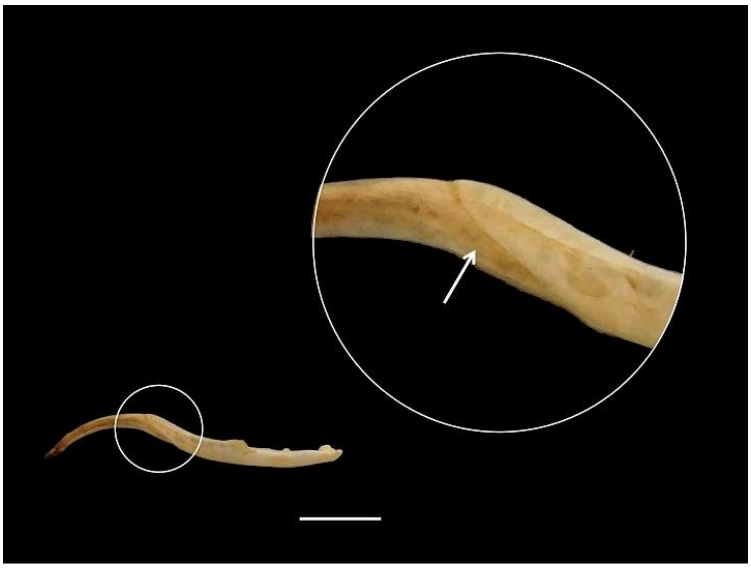
55. Mandíbula (*Ossa mandibulae*); articulações intramandibulares (IC = 1)

(0) ausentes



Steatornis caripensis USNM560206

(1) presentes



Gactornis enarratus FMNH352811

A mandíbula em Caprimulgidae é assaz similar à família Nyctibiidae, particularmente no que se refere à existência de articulações intraramais, as quais estão ausentes nas demais famílias analisadas.

56. Mandíbula; rostro mandibular (*Rostrum mandibulae*), parte sinfisial (*Pars symphisialis*) (IC = 1)

(0) de comprimento médio

Aegotheles crinifrons USNM640816

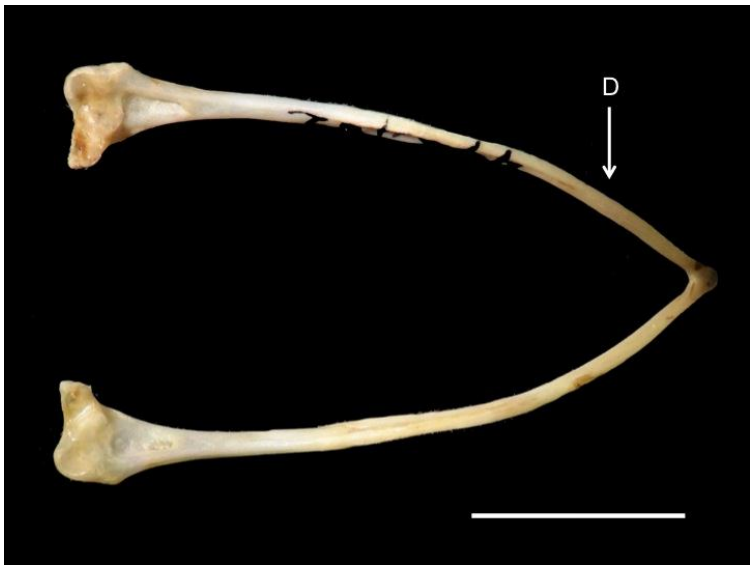
(1) muito curta

Chordeiles nacunda USNM614647

Da mesma forma que o observado em Nyctibiidae, a mandíbula em Caprimulgidae apresenta a região do rostro mandibular extremamente curta, representando cerca de 3% do comprimento total da mandíbula, condição bastante distinta das demais famílias analisadas.

57. Mandíbula; largura dos ramos mandibulares (*Ramus mandibulae*) (IC = 1)

(0) igual em todo o comprimento



Apus pallidus USNM490462

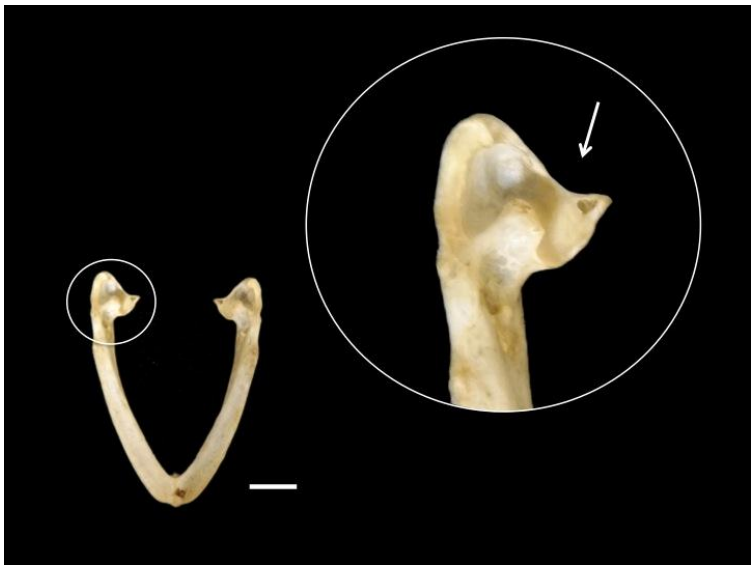
(1) estreitos latero-lateralmente em sua metade rostral e achatado dorsoventralmente na metade caudal

Chordeiles nacunda USNM614647

A largura dos ramos mandibulares é mais uma notável característica dos Caprimulgidae compartilhada com a família Nyctibiidae. A região rostral, do osso dental (*Os dentale*) é estreita a achatada lateralmente, enquanto que a metade caudal da mandíbula apresenta um evidente achatamento dorsoventral.

58. Mandíbula; porção caudal (*Pars caudalis*) (IC = 1)

(0) curta medialmente



Podargus papuensis USNM614956

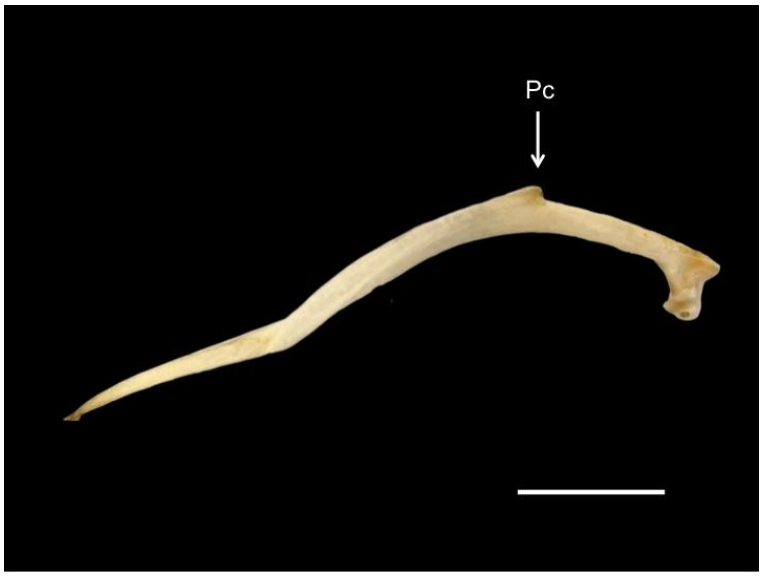
(1) alongada medialmente

Chordeiles nacunda USNM614647

A porção caudal da mandíbula, local de articulação com o osso quadrado, é bastante alongada medialmente nos caprimulgídeos, assim como nos nyctibiídeos. Nas demais famílias essa região é naturalmente direcionada medialmente, mas em uma proporção menor que em Caprimulgidae e Nyctibiidae.

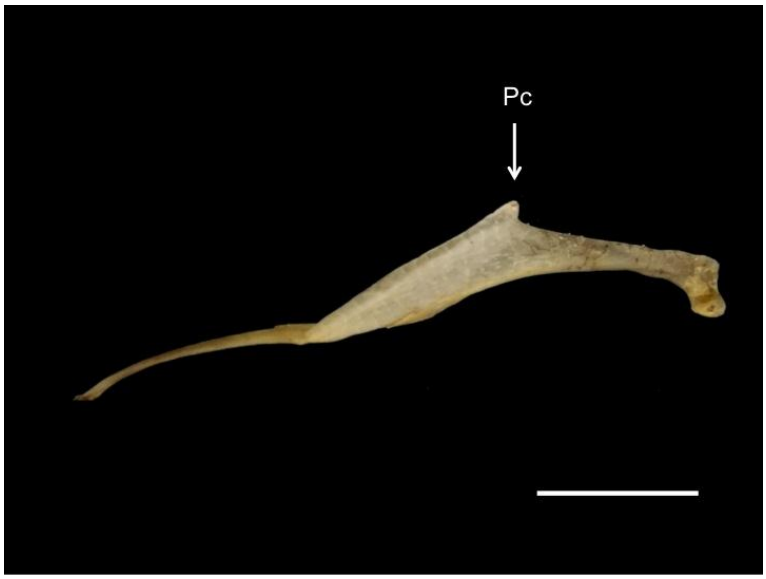
59. Mandíbula; processo coronóide (*Processus coronoideus*) (IC = 1)

(0) ausente ou curto



Phalaenoptilus nuttallii USNM553912

(1) longo

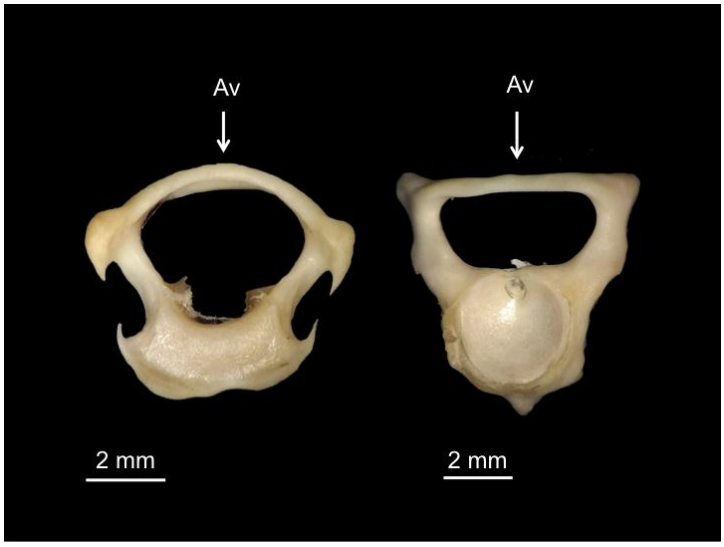


Hydropsalis cayennensis USNM632382

Na maioria das aves esse processo é comumente observado na face dorsal do ramo mandibular e é local de inserção da parte rostral do músculo adutor externo da mandíbula (Baumel & Witmer 1993). Em alguns grupos, tais como Nyctibiidae e Caprimulgidae, esse processo se localiza dorsolateralmente. Entre os representantes da família Caprimulgidae é curto ou médio na maioria das espécies e longo em *Hydropsalis*.

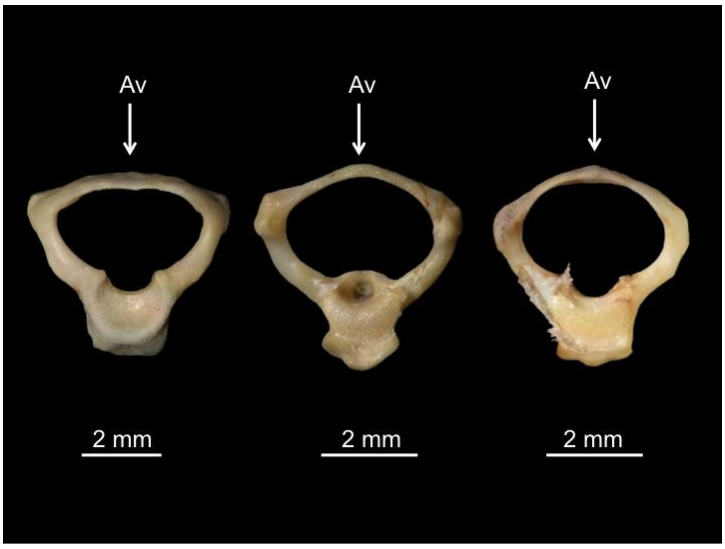
60. Vértebras cervicais (*Vertebrae cervicales*); Atlas; arco vertebral (*Arcus atlantis*) (IC = 1)

(0) angulado ou disforme



Steatornis caripensis USNM560206 (esquerda)
Podargus papuensis USNM614956 (direita)

(1) arredondado

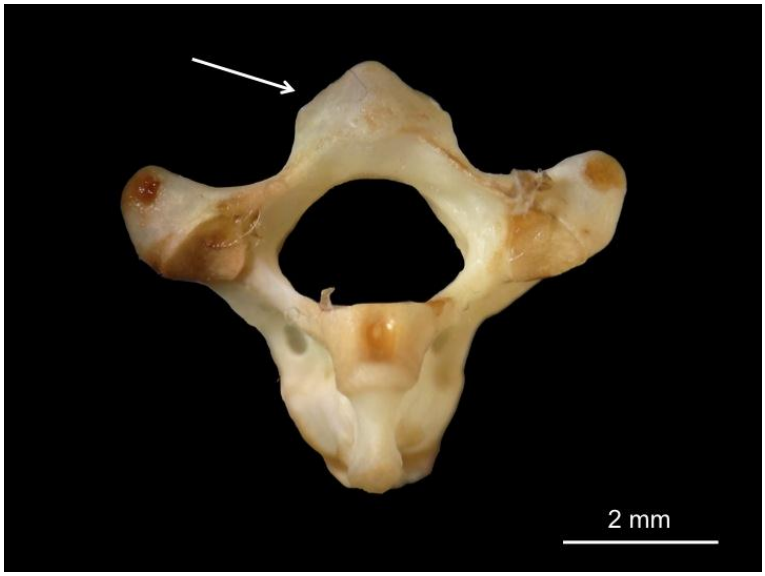


Nyctibius aethereus USNM621717 (esquerda)
Streptoprocne zonaris USNM614120 (centro)
Lyncornis macrotis USNM431311 (direita)

O Atlas, a primeira vértebra cervical, apresenta o arco vertebral arredondado em todos os caprimulgídeos em conformação semelhante às famílias Nyctibiidae, Apodidae e Hemiprocnidae e distinta de Steatornithidae e Podargidae, os quais apresentam um configuração *sui generis* daquela vértebra.

61. Vértebras cervicais (*Vertebrae cervicales*); Axis, aspecto caudal; *Arcus axis*; processo espinhoso (*Processus spinosus*) (IC = 1)

(0) longo



Lyncornis macrotis USNM431311

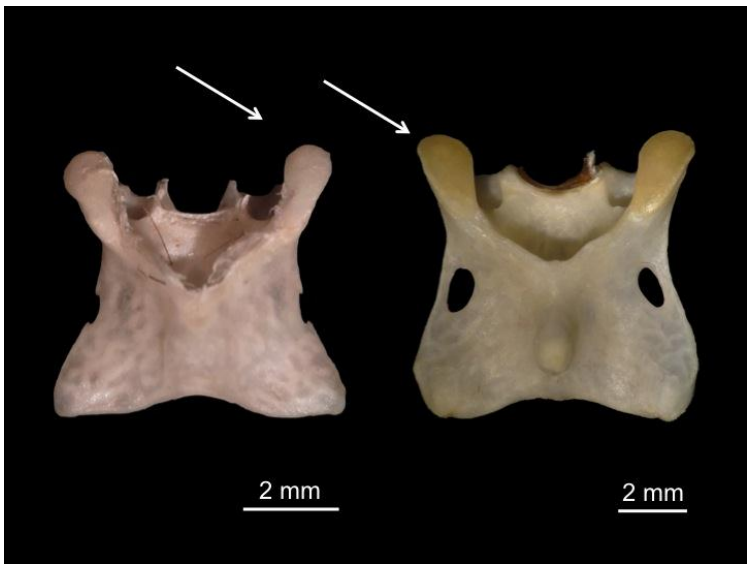
(1) curto

Hydropsalis cayennensis USNM632382

Assim como o observado no Atlas, a segunda vértebra cervical - o Axis - apresenta pouca variação entre os caprimulgídeos. O comprimento do processo espinhoso é curto na maioria das espécies, enquanto que em *Lyncornis* é um pouco mais longo, conforme observado na família Nyctibiidae.

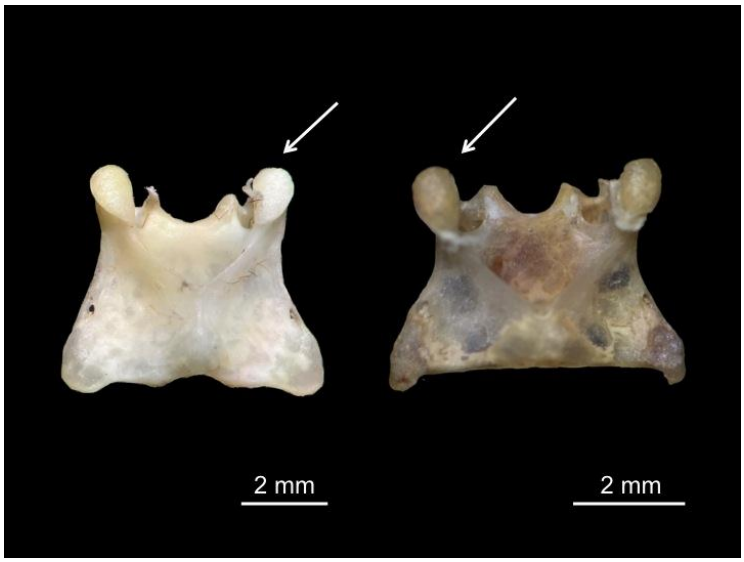
62. Vértebras cervicais (*Vertebrae cervicales*); terceira vértebra cervical, aspecto dorsal; processo transverso (*Processus transversus vertebrae*) (IC = 0,5)

(0) longo



Lyncornis macrotis USNM431311 (esquerda)
Nyctibius aethereus USNM621717 (direita)

(1) curto

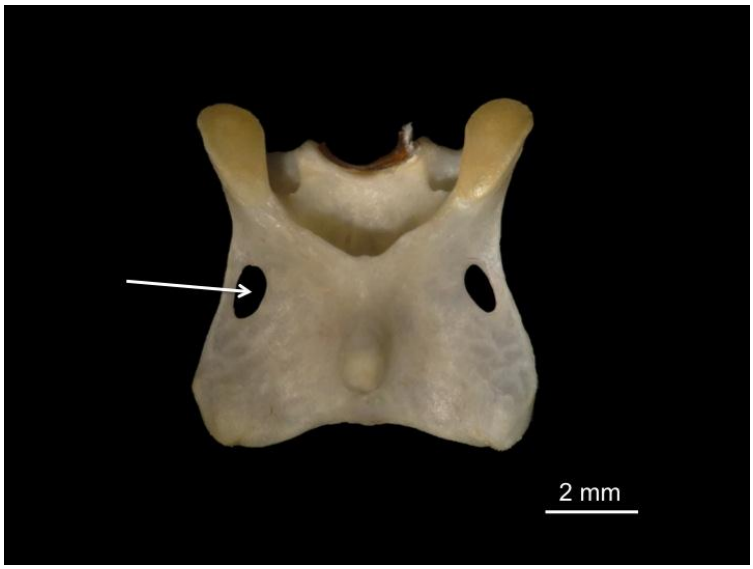


Chordeiles nacunda USNM614647 (esquerda)
Hydropsalis cayennensis USNM632382 (direita)

O processo transverso da terceira vértebra cervical varia de comprimento entre algumas espécies de Caprimulgidae. Os gêneros *Eurostopodus argus*, *E. nigripennis*, *Lyncornis macrotis*, *Antrostomus carolinensis* e *A. vociferus* apresentam aquele processo algo mais longo que nas demais espécies.

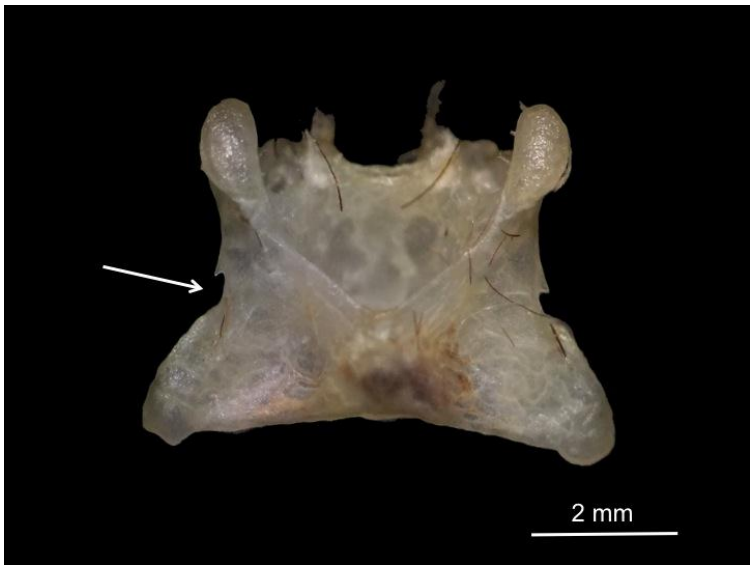
63. Vértebras cervicais (*Vertebrae cervicales*); terceira vértebra cervical; concavidade lateral (*concavitas lateralis*) (IC = 1)

(0) profunda ou fechada como uma fenestra

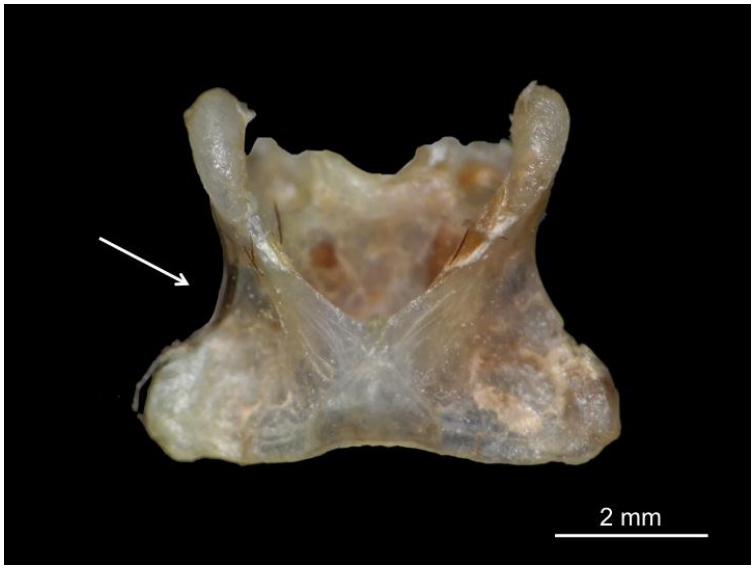


Nyctibius aethereus USNM621717

(1) rasa e aberta



Chordeiles acutipennis USNM632513

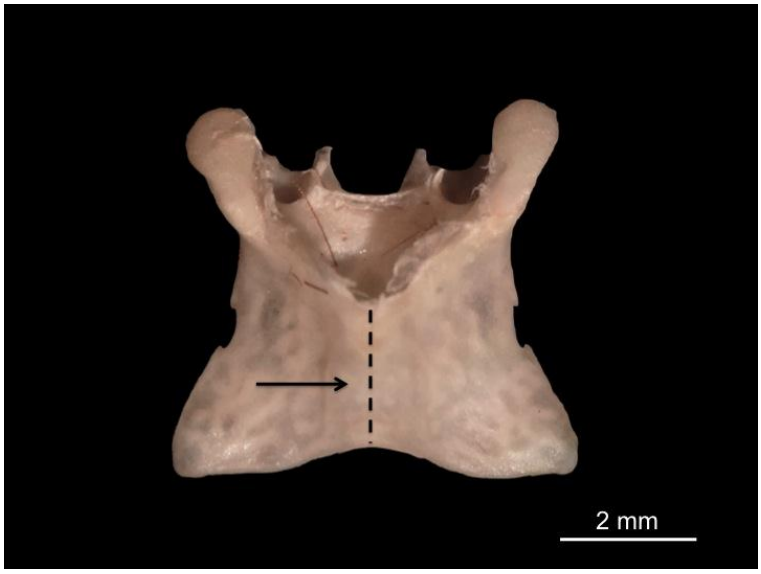


Lurocalis semitorquatus USNM62277

A concavidade lateral na terceira vértebra cervical é aberta, sem fenestra, e menos acentuada nos caprimulgídeos em comparação com os demais grupos analisados.

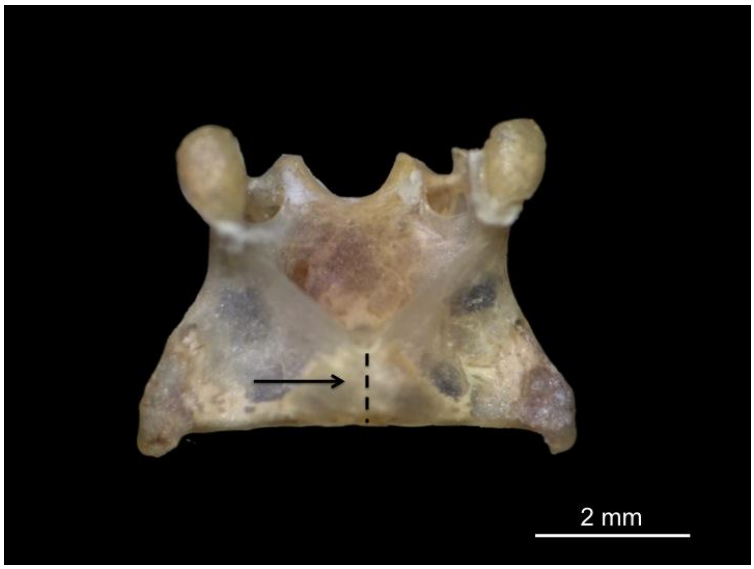
64. Vértebras cervicais (*Vertebrae cervicales*); terceira vértebra cervical; região entre a lacuna interzigapofisial (*Lacuna interzygaphophisialis*) e a concavidade dorsal rostral da vértebra (IC = 0,33)

(0) longa



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) curta

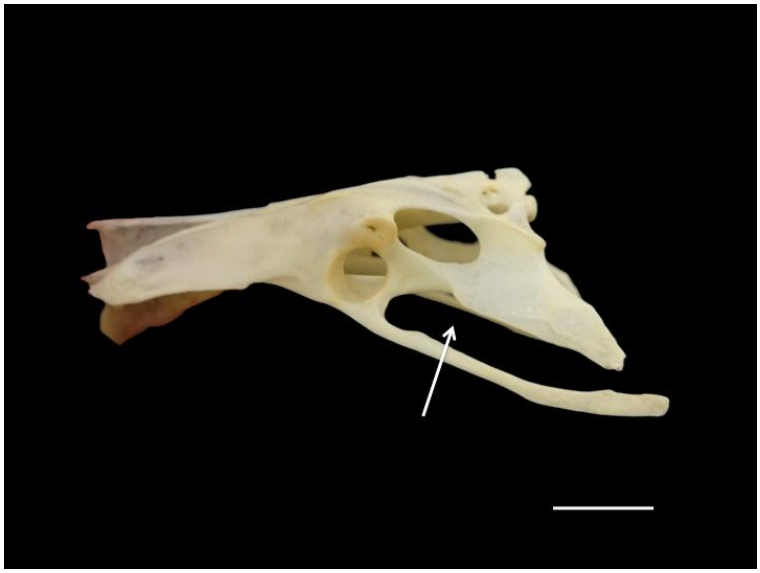


Hydropsalis cayennensis USNM632382

A região compreendida entre a lacuna interzigapofisial e a concavidade dorsal rostral na terceira vértebra varia de comprimento entre as espécies estudadas, sendo longa ou média na maioria das espécies e curta no gênero *Hydropsalis* e em algumas espécies de *Antrostomus* (*A. carolinensis*, *A. vociferus* e *A. ridgwayi*).

65. Sínsacro (*Synsacrum*); fenestra isquiopúbica (*Fenestra ischiopubica*) (IC = 0,5)

(0) aberta



Nyctibius grandis USNM623085

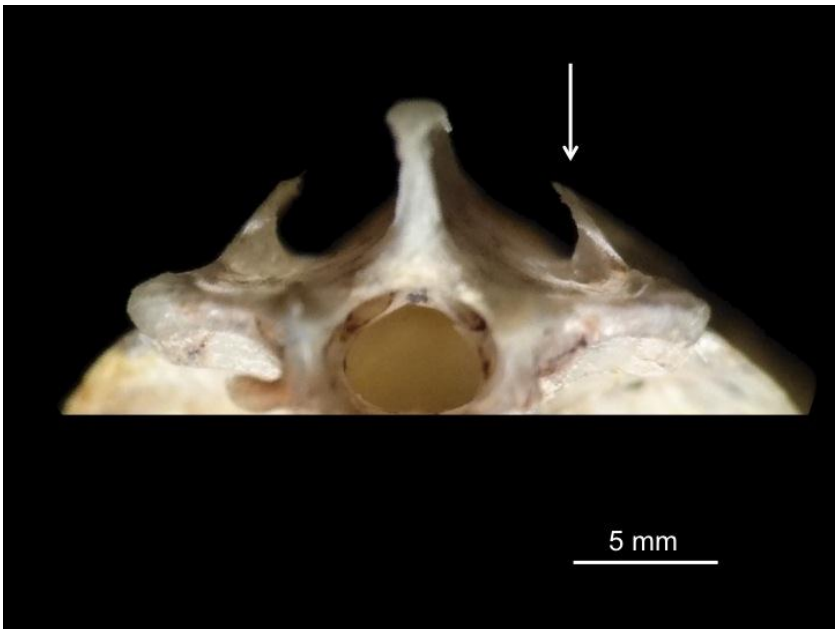
(1) fechada

Antrostomus rufus USNM347720

A fenestra isquiopúbica do sinsacro em todos os representantes da família Caprimulgidae é notavelmente fechada, uma condição distinta dos grupos-externos analisados, exceto Steatornithidae.

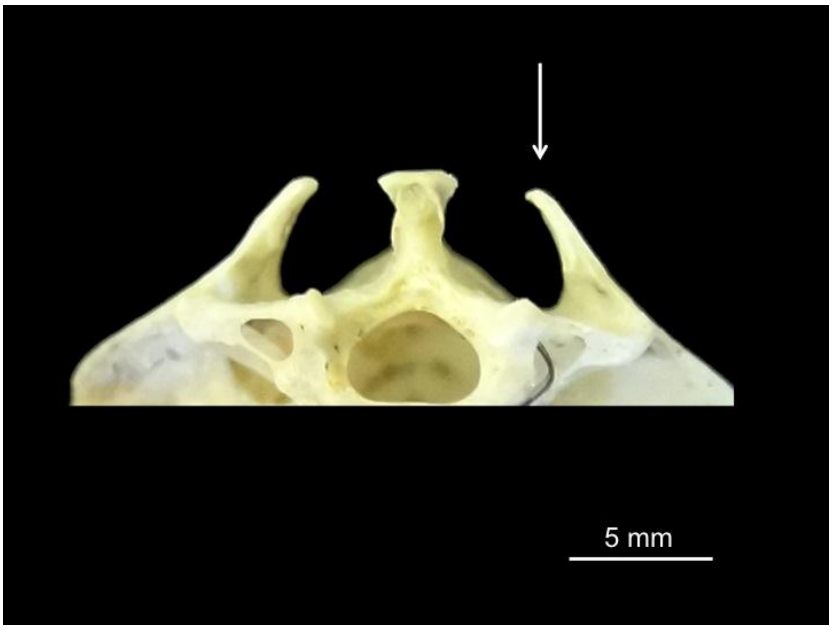
66. Sínsacro; ílio (*Ilium*); altura das cristas ilíacas dorsais (*Crista iliaca dorsalis*) (IC = 0,5)

(0) baixas



Eleothreptus anomalus KU91797

(1) altas



Siphonorhis brewsteri KU95182

As cristas ilíacas dorsais, localizadas na face dorsal da porção rostral do sínsacro, variam de altura entre os caprimulgídeos, sendo que nos gêneros *Siphonorhis*, *Nyctiphrynus*,

Phalaenoptilus e *Antrostomus*, tais cristas são notavelmente mais altas que nas demais espécies.

67. Sínsacro; ílio; largura das fossas entre as cristas ilíacas dorsais (IC = 0,167)

(0) larga

Chordeiles nacunda USNM614647

(1) estreita

Antrostomus rufus USNM347720

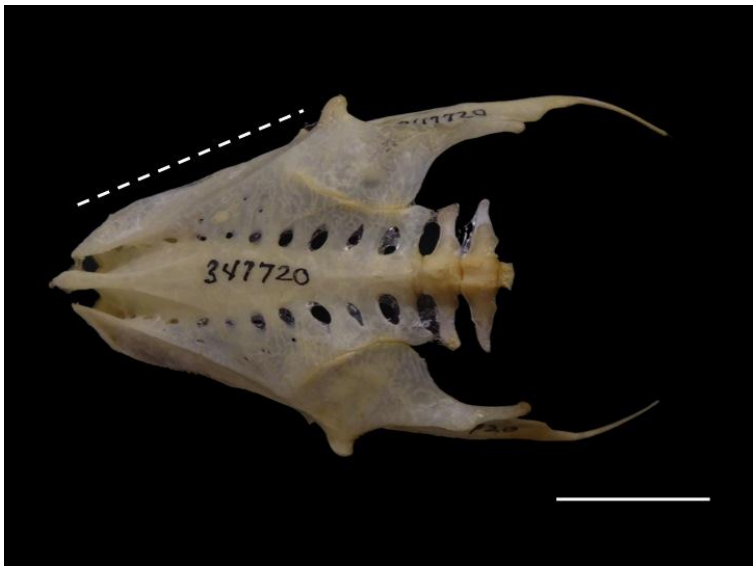
As fossas existentes entre as cristas ilíacas dorsais do sínsacro são largas na maioria dos caprimulgídeos, porém estreitas em *Phalaenoptilus*, *Nyctiphrynus* e *Antrostomus*.

68. Sínsacro; margem lateral da ala preacetabular (*Ala preacetabularis*) (IC = 0,33)

(0) curva

Chordeiles nacunda USNM614647

(1) reta

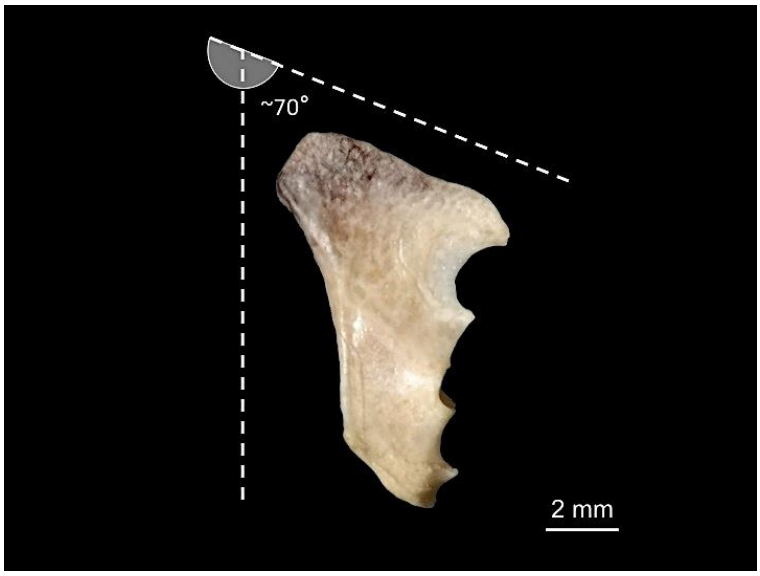


Antrostomus rufus USNM347720

A margem lateral da ala preacetabular é reta na maioria dos caprimulgídeos, em ângulo oblíquo relativo ao eixo longitudinal do osso. No entanto, em *Chordeiles* e *Gactornis*, aquela região apresenta uma curvatura medial.

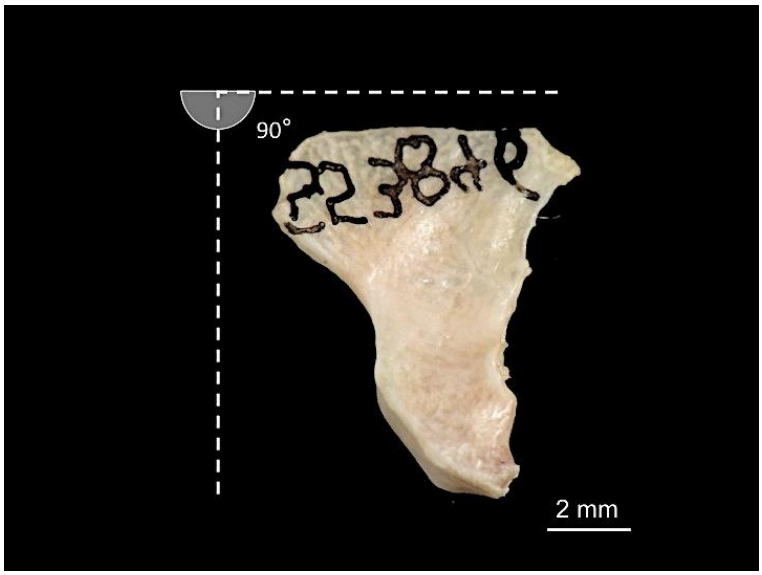
69. Vértebras caudais (*Vertebrae caudales*); pigóstilo (*Pygostylus*); *Lamina pygostili*; em aspecto lateral, ângulo entre a margem dorsal e o eixo longitudinal do osso (IC = 0,25)

(0) oblíquo



Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) transversal

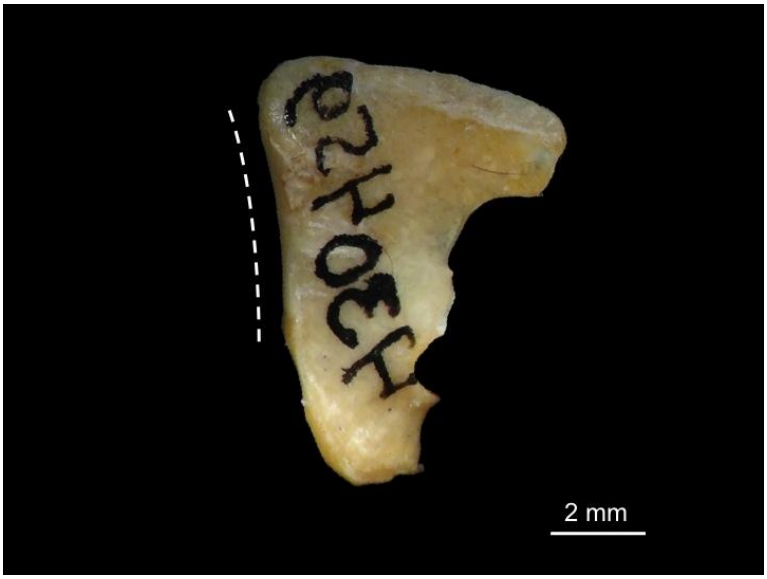


Antrostomus vociferus USNM553846

Em aspecto lateral, a inclinação da margem dorsal do pigóstilo varia entre as espécies, relativamente ao eixo longitudinal do osso, apresentando duas condições distintas: margem dorsal em ângulo oblíquo e margem dorsal em ângulo transversal.

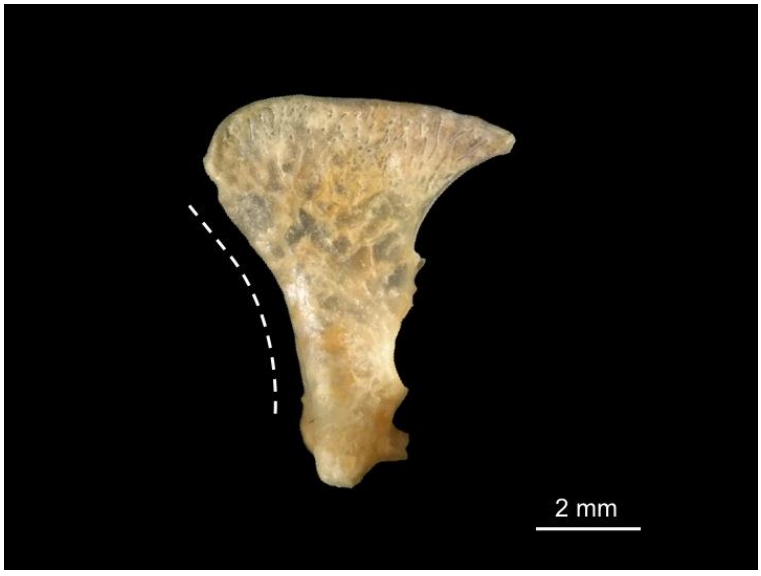
70. Vértebras caudais; pigóstilo; *Lamina pygostili*; em aspecto lateral, curvatura da margem caudal (IC = 0,50)

(0) ausente ou leve



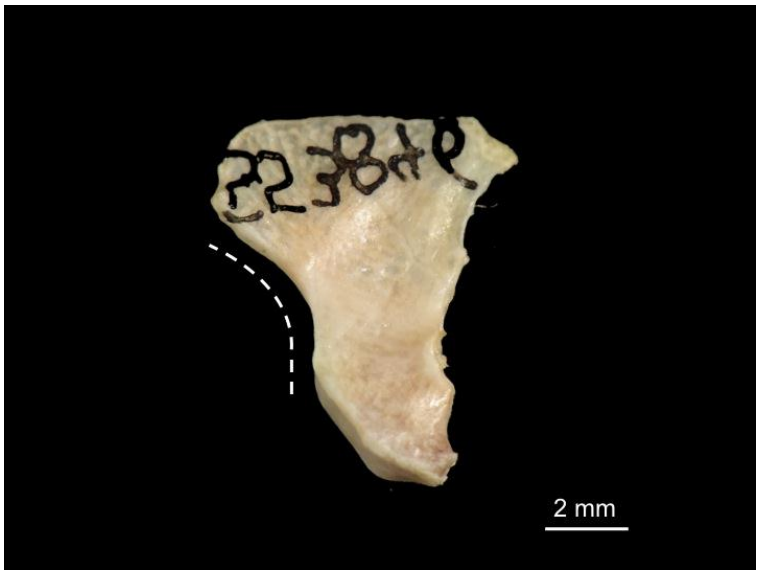
Caprimulgus fossii USNM430429

(1) média



Chordeiles acutipennis USNM632513

(2) acentuada

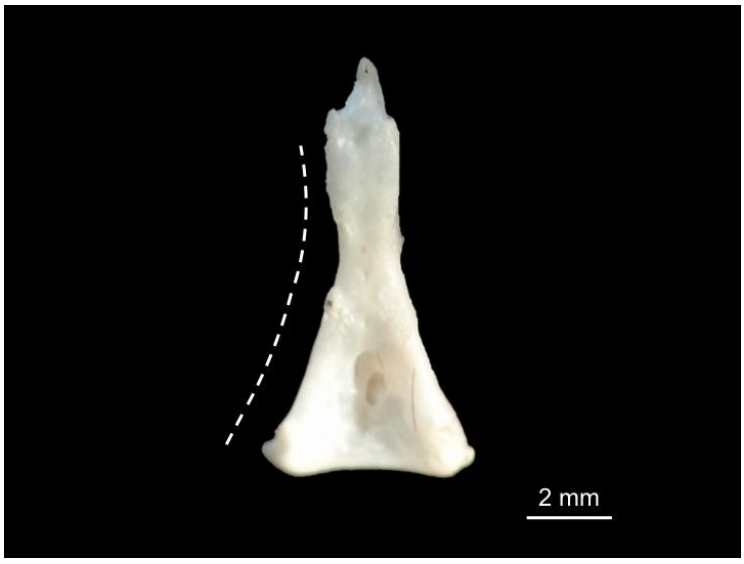


Antrostomus vociferus USNM553846

A margem caudal do pigóstilo, em vista lateral, apresenta variações quanto à sua curvatura em três condições distintas: pouco curva, conforme observado também na família Nyctibiidae; curvatura média; e curvatura acentuada.

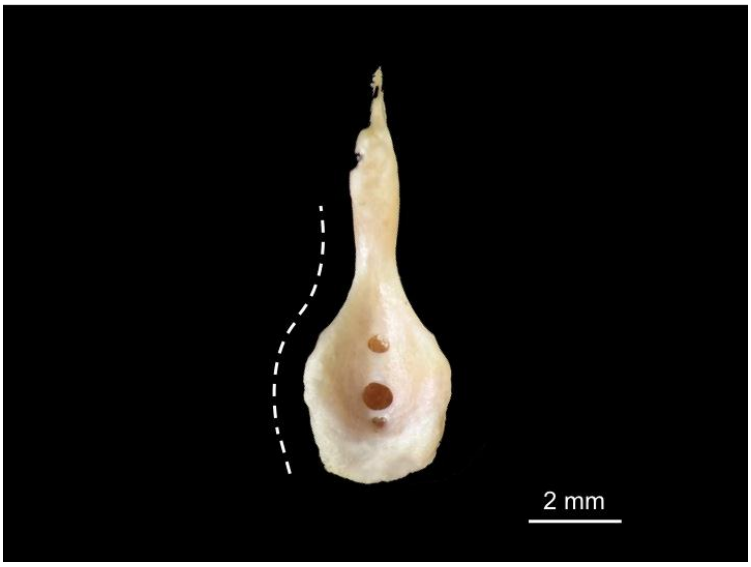
71. Vértebras caudais; pigóstilo; em aspecto caudal, alargamento da base do pigóstilo (*Basis pygostyli*) (IC = 0,5)

(0) gradual



Chordeiles nacunda USNM614647

(1) abrupto



Antrostomus vociferus USNM553846

Todos os caprimulgídeos apresentam a base do pigóstilo naturalmente mais larga que a lamina daquele osso. A maioria das espécies apresenta um alargamento gradual entre a porção dorsal da lamina até a base do pigóstilo, enquanto que algumas espécies apresentam um alargamento mais abrupto, com a região mais mediana do osso sendo larga que a extremidade ventral da base.

ESQUELETO APENDICULAR (*SKELETON APPENDICULARE*)

72. Esterno (*Sternum*); número de incisuras (*Incisura lateralis et medialis*) em cada metade da margem caudal (*Margo caudalis*) (IC = 0,5)

(0) duas

Podargus strigoides USNM632131 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM615095 (direita)

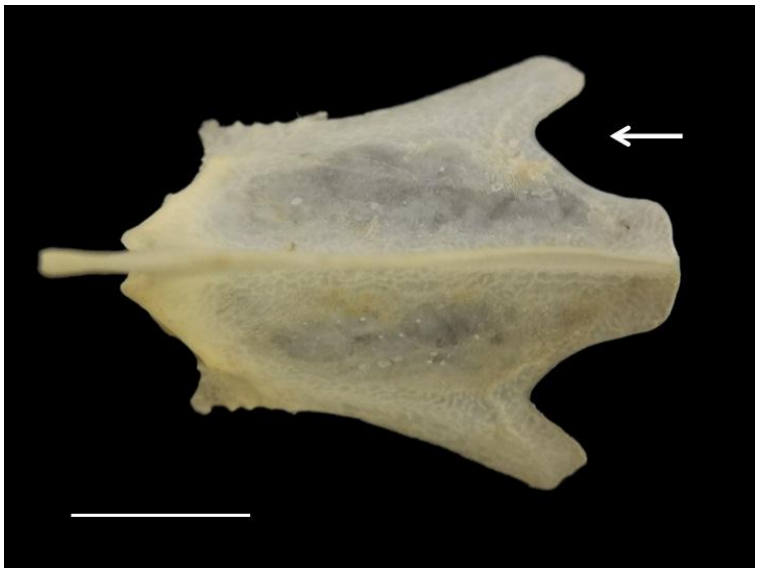
(1) uma ou nenhuma

Hemiprocne mystacea USNM560827 (esquerda)
Steatornis caripensis LSUMNS170392 (centro)
Antrostomus carolinensis USNM562556 (direita)

Conforme explicitado também no capítulo 1, a conformação do osso esterno varia bastante entre as famílias de Caprimulgiformes. Em Caprimulgidae, observa-se uma incisura em cada lado da margem caudal do esterno, assim como em Steatornithidae.

73. Esterno; margem caudal; ausência de incisuras (IC = 0,5)

(0) presentes



Chordeiles acutipennis USNM632513

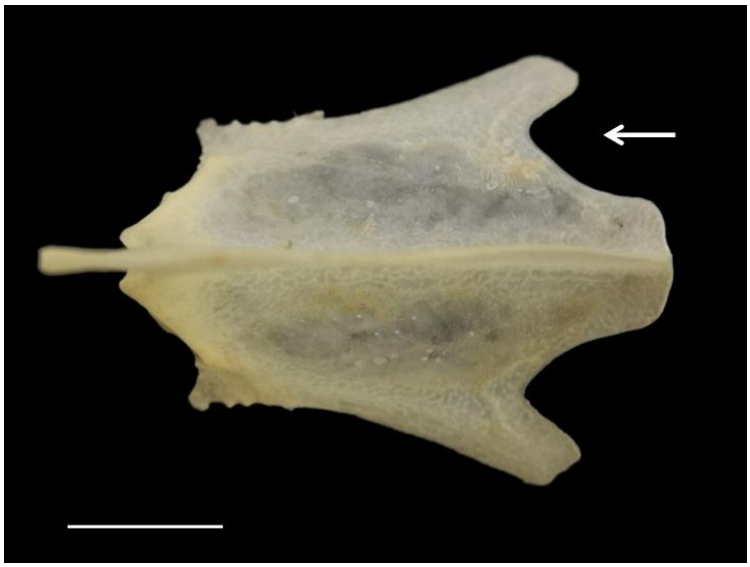
(1) ausentes

Macrodipteryx vexillarius USNM430849

Uma característica notável do gênero *Macrodipteryx* é a ausência de incisuras na margem ventral do esterno, uma condição semelhante ao observado em Trochilidae e que parece ser um caráter derivado àquele gênero.

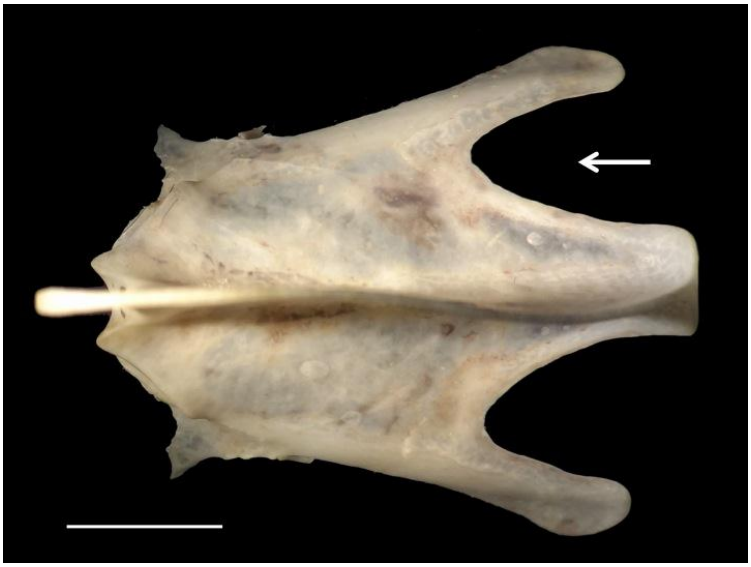
74. Esterno; margem caudal; profundidade da incisura (IC = 0,33)

(0) curta



Chordeiles acutipennis USNM632513

(1) profunda

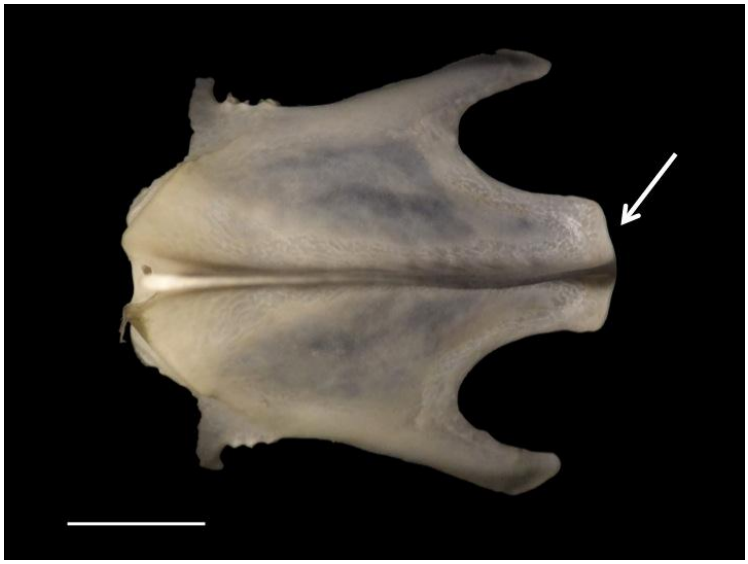


Nyctipolus nigrescens USNM621718

A profundidade das incisuras varia entre os caprimulgídeos, sendo mais rasos em *Chordeiles*, *Caprimulgus* e *Gactornis*, e profundos nas demais espécies.

75. Esterno; margem caudal; trabécula mediana (*Trabecula mediana*) (IC = 0,5)

(0) larga



Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) estreita

Lyncornis macrotis USNM431311

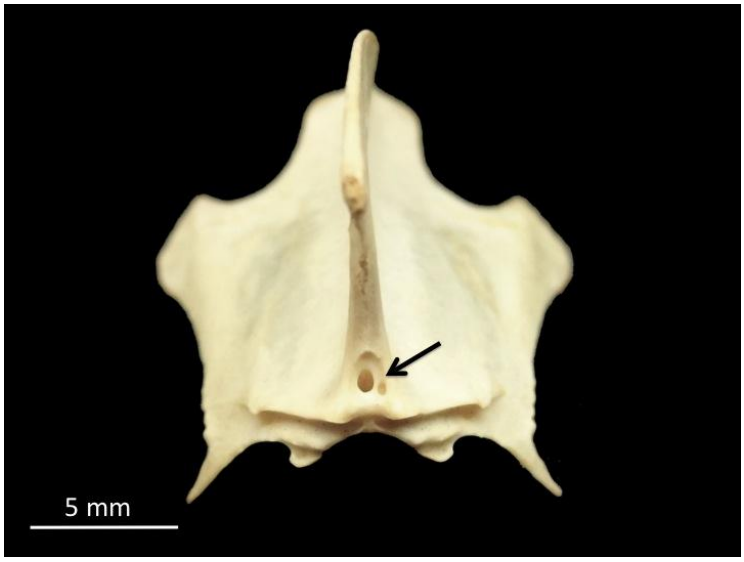
A largura da trabécula mediana do esterno é larga na maioria das espécies, assim como nos grupos-externos, porém estreita em *Eurostopodus* spp. e *Lyncornis macrotis*.

76. Esterno; margem cranial do esterno (*Margo cranialis sterni*); rostro do esterno (*Rostrum externum*); *Foramen rostri* (IC = 0,5)

(0) ausente

Siphonorhis brewsteri KU95182

(1) presente



Chordeiles gundlachii USNM562472

Na região rostral do esterno, em aspecto frontal do osso, observa-se em algumas espécies a presença de um distinto forame rostral, o qual está ausente em *Caprimulgus*, *Eurostopodus*, *Lyncornis*, *Siphonorhis*, *Nyctiphrynus*, *Phalaenoptilus*, *Antrostomus, Lurocalis*, *Nyctiprogne*, *Nyctidromus*, *Chordeiles nacunda* e *C. pusillus.*

77. Esterno; margem cranial; distância entre os *Sulcus articularis coracoideus* direito e esquerdo (IC = 0,33)

(0) curta

Chordeiles gundlachii USNM562472

(1) longa

Siphonorhis brewsteri KU95182

Na região rostral do esterno observam-se os pronunciados sulcos de articulação com os ossos coracóides. Essa região apresenta duas condições distintas em Caprimulgidae: sulcos mais próximos entre si; e sulcos mais distantes entre si. A maioria das espécies apresenta a primeira condição, a qual é observada também nos grupos-externos (exceto em

Aegothelidae), enquanto que a segunda condição é observada em *Siphonorhis*, *Nyctiphrynus* e *Antrostomus*.

78. Esterno; margem cranial; processo craniolateral (*Processus craniolateralis*); orientação em relação ao eixo longitudinal do esterno (IC = 0,5)

(0) perpendicular

Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) oblíqua, direcionado rostralmente

Hydropsalis cayennensis USNM632382

Em aspecto lateral do esterno, os caprimulgídeos apresentam um pronunciado processo craniolateral. Na grande maioria das espécies, essa estrutura é reta e em posição

transversal em relação ao eixo longitudinal do osso; no entanto, no gênero *Hydropsalis*, esse processo é distintamente orientado mais rostralmente, em ângulo oblíquo ao eixo longitudinal do esterno.

79. Esterno; margem cranial; processo craniolateral; formato (IC = 0,5)

(0) reto e não afilado

Nyctidromus albicollis USNM562198

(1) curvo, mais curto e afilado em sua extremidade distal

Caprimulgus fossii USNM661034

O processo craniolateral do esterno apresenta também variação de formato entre os caprimulgídeos. Enquanto na maioria das espécies é uma estrutura reta, nos gêneros

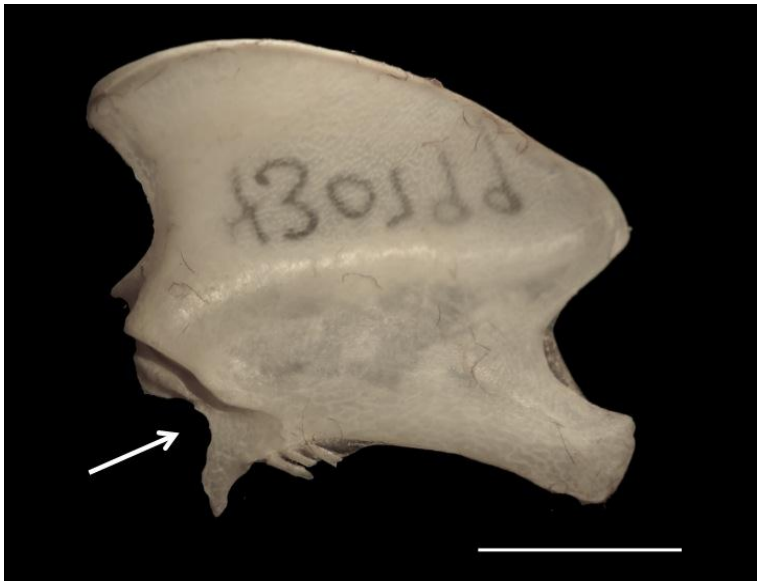
Caprimulgus, *Macrodipteryx* e *Gactornis* esse processo é levemente curvado e mais afilado em sua extremidade.

80. Esterno; margem cranial; reentrância no *Labrum externum* (IC = 1)

(0) ausente

Lyncornis macrotis USNM431311

(1) presente

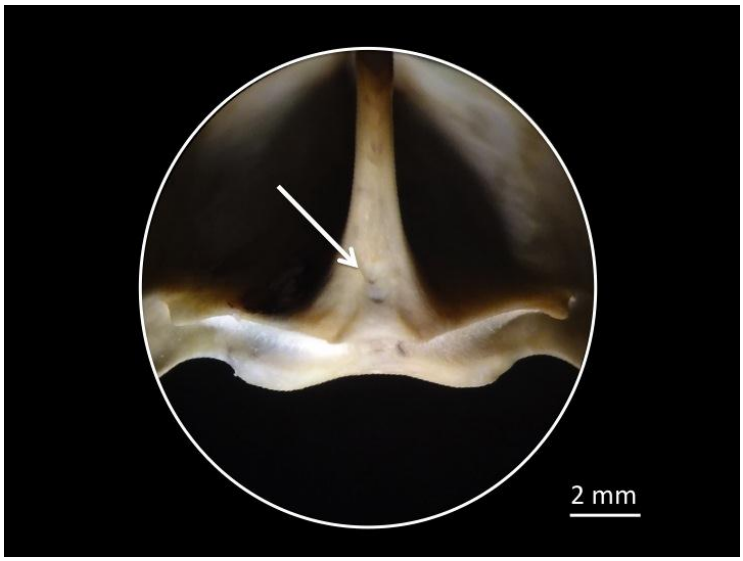


Caprimulgus fossii USNM661034

A região do *labrum externum* do osso esterno apresenta uma concavidade medial na grande maioria dos caprimulgídeos, exceto em *Lyncornis* e *Eurostopodus*, nos quais aquela região apresenta tão somente uma leve curvatura.

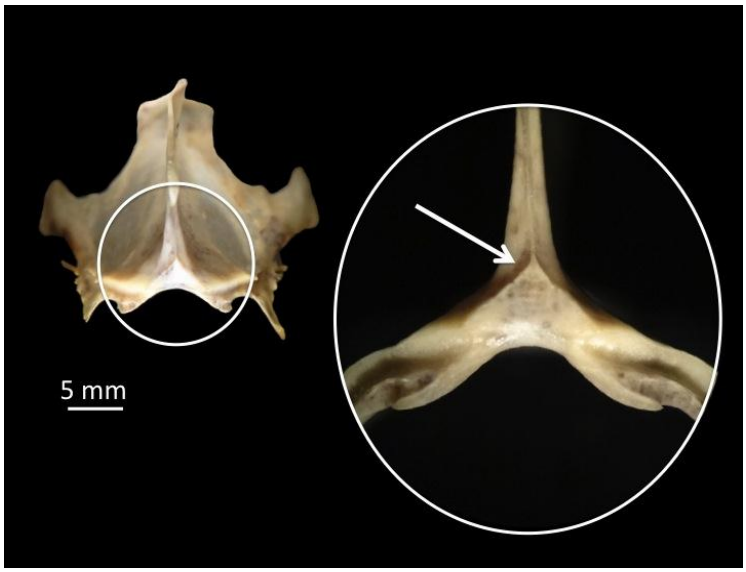
81. Esterno; margem cranial; *Spatium intercoracoidale*; presença de estreitas e curtas cristas verticais e oblíquas (IC = 1)

(0) ausentes



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) presentes

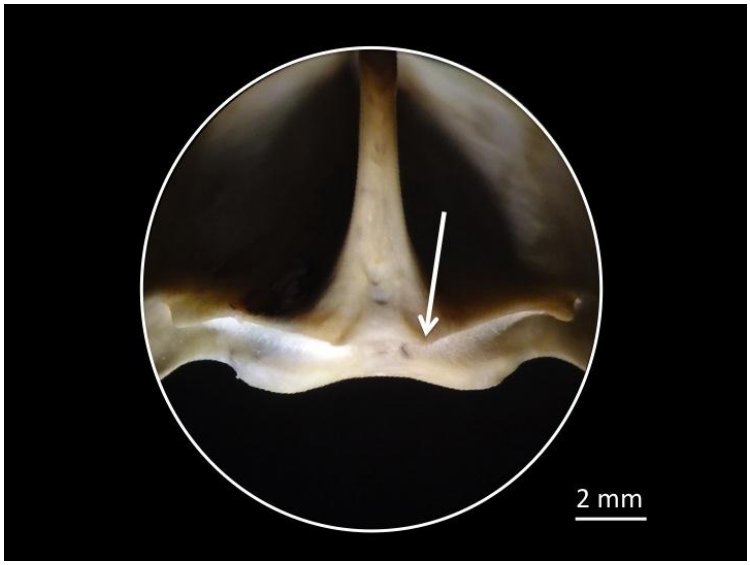


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

A região do espaço intercoracoidal, onde em algumas espécies observa-se o *foramen rostri*, em algumas espécies (dos gêneros *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctiphrynus* e *Antrostomus*), nota-se a presença de duas estreitas cristas oblíquas e uma crista vertical.

82. Esterno; margem cranial; rostro do esterno; *Spina externa rostri* (IC = 0,5)

(0) presente



Lyncornis macrotis USNM431311

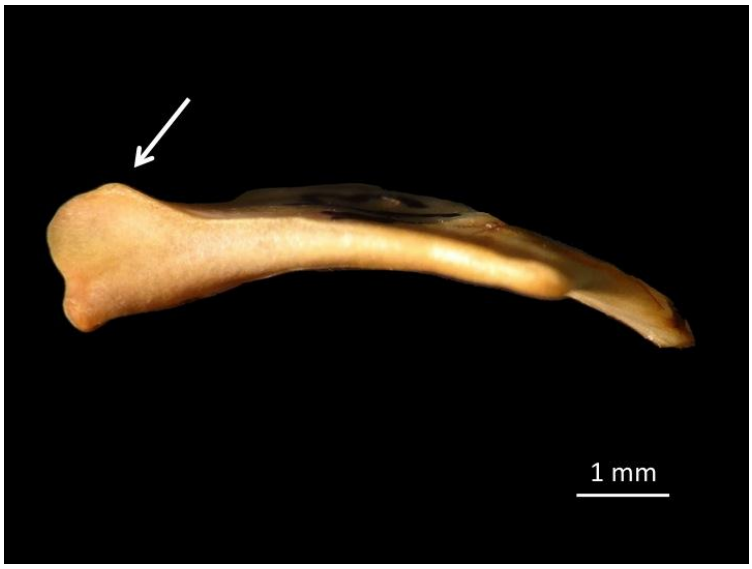
(1) ausente

Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

Na região do espaço intercoracoidal, a maioria dos caprimulgídeos possui uma conspícua *spina externa rostri*. Porém, nos gêneros *Phalaenoptilus*, *Siphonorhis* e *Nyctiphrynus* aquela estrutura está ausente.

83. Coracóide (*Os Coracoydeum*); configuração e largura da face de articulação com o esterno (*Facies articularis sternalis*) (IC = 1)

(0) mais larga no angulo medial (*Angulus medialis*)



Lyncornis macrotis USNM431311

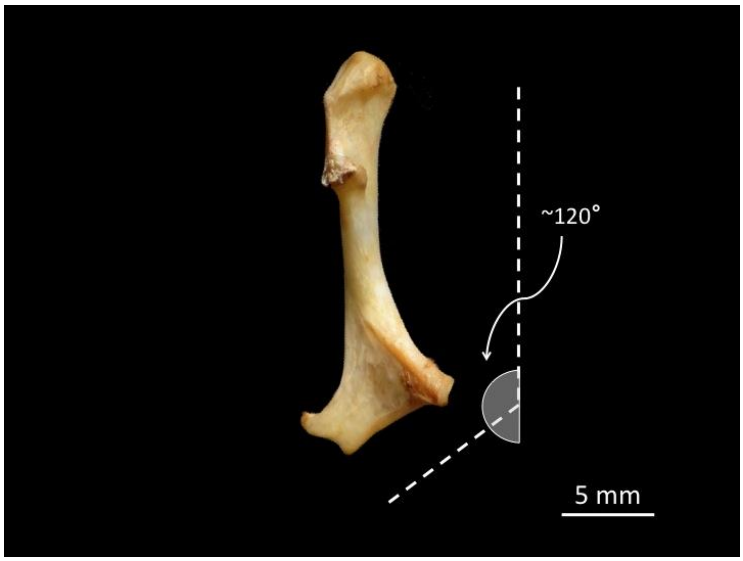
(1) mesma largura em toda extensão

Hydropsalis cayennensis USNM632382

Nos ossos coracóides em Caprimulgidae, a face de articulação com o esterno, em aspecto frontal, apresenta-se estreita igualmente em toda sua extensão. Porém, os gêneros *Lyncornis* e *Eurostopodus* nota-se um alargamento do angulo medial da face de articulação, característica similar ao observado em Nyctibiidae.

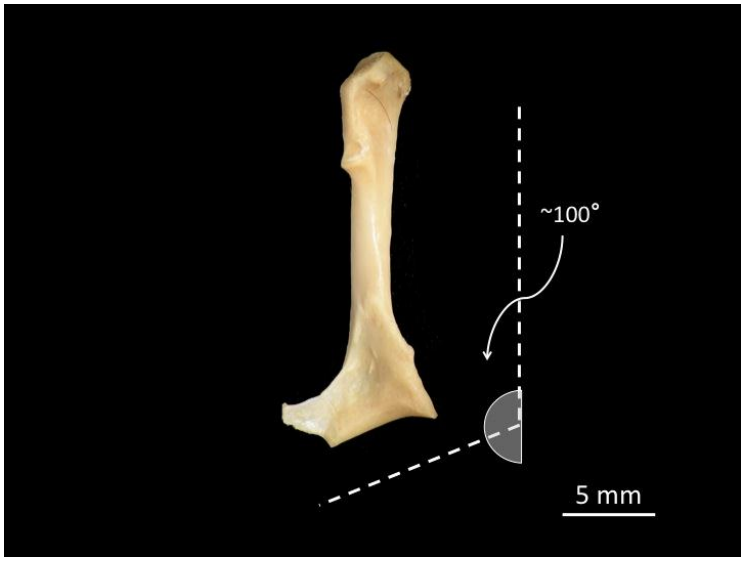
84. Coracóide; ângulo entre a face articular com o esterno e o eixo longitudinal do osso (IC = 1)

(0) aberto (aprox. 120º)



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) fechado (aprox. 100º)

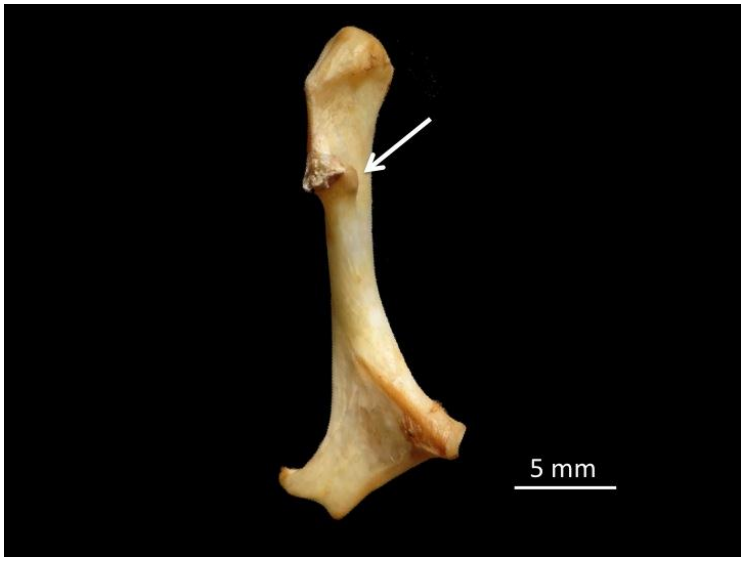


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

Em aspecto ventral ou dorsal, nota-se nos ossos coracóides uma leve distinção entre as espécies de Caprimulgidae com relação ao ângulo entre face de articulação com o esterno e o eixo longitudinal do osso. Em *Lyncornis* e *Eurostopodus*, esse ângulo é mais aberto (aprox. 120 graus), enquanto que nas demais espécies é mais fechado (ao redor de 100 graus).

85. Coracóide; processo procoracóide (*Processus procoracoideus*) (IC = 1)

(0) desenvolvido



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) curto

Hydropsalis cayennensis USNM632382

O processo procoracóide apresenta-se bastante curto na maioria das espécies, e somente em *Lyncornis* e *Eurostopodus* é algo mais longo, similar ao observado na família Nyctibiidae.

86. Coracóide; Processo lateral (*Processus lateralis*) (IC = 0,5)

(0) largo

Hydropsalis climacocerca USNM621956

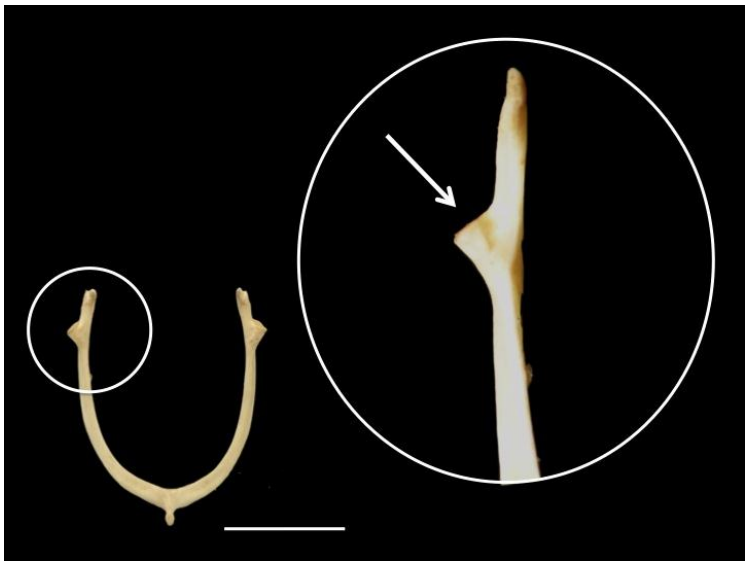
(1) estreito

Setopagis parvulus USNM555943

A largura do processo lateral do coracóide apresenta-se estreito na maioria das espécies, enquanto que no gênero *Hydropsalis* é mais largo.

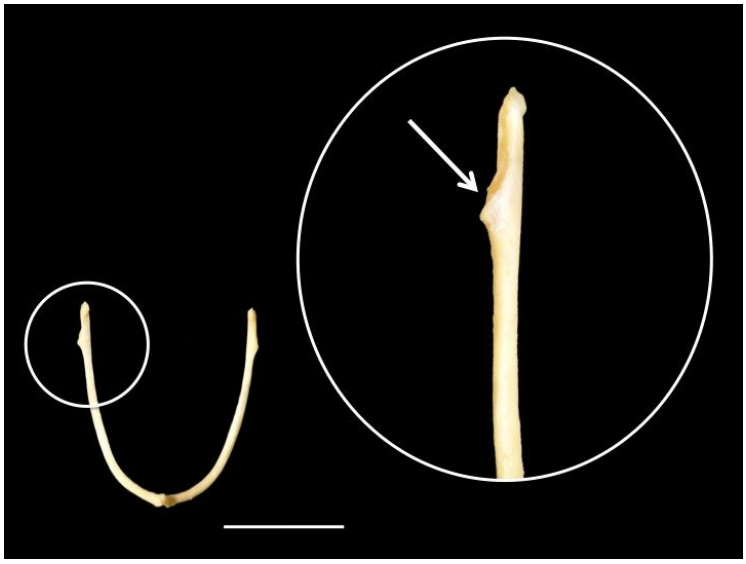
87. Clavícula (*Clavicula*, *Furcula*); processo acrocoracóide (*Processus acrocoracoideus*) (IC = 0,5)

(0) desenvolvido



Eurostopodus argus USNM98486

(1) curto

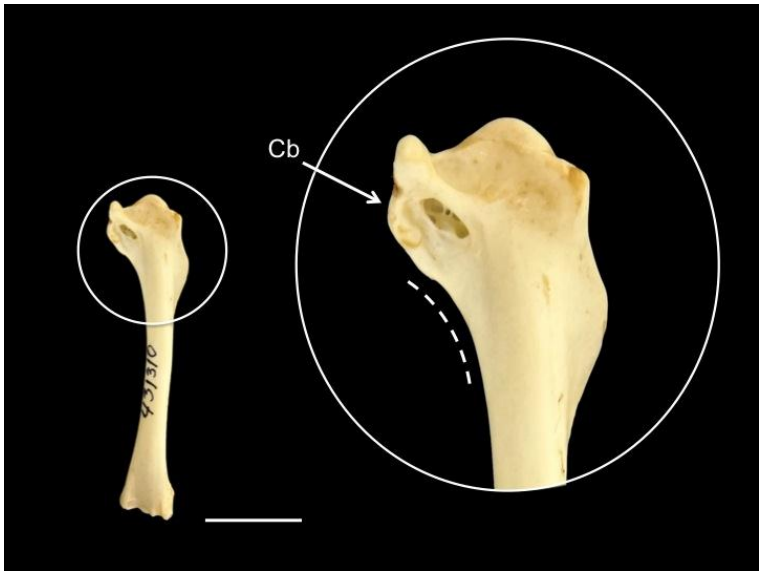


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

O processo acrocoracóide, local de articulação da fúrcula com o coracóide, é bastante curto na maioria dos caprimulgídeos, sendo, no entanto, mais desenvolvido nos gêneros *Eurostopodus* e *Lyncornis*.

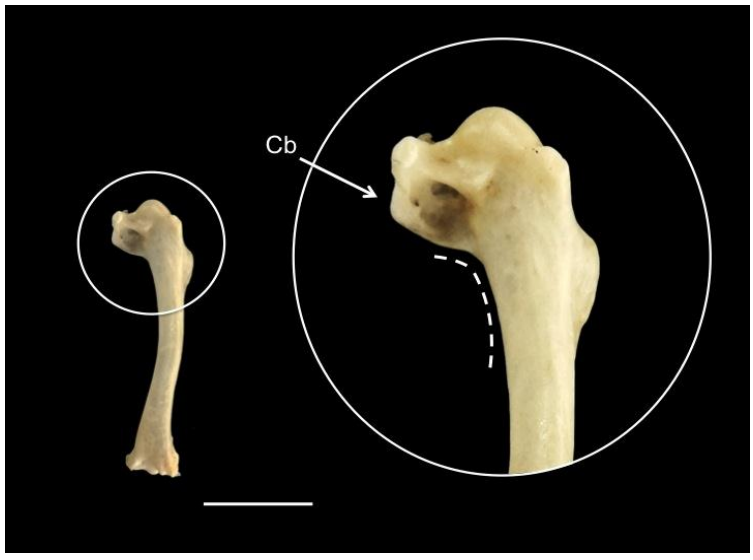
88. Úmero (*Humerus*); extremidade proximal (*Extremitas proximalis humeri*); margem medial; curvatura entre o corpo do úmero (*Corpus humeri*) e a crista bicipital (*Crista bicipitalis*) (IC = 1)

(0) leve



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) acentuada

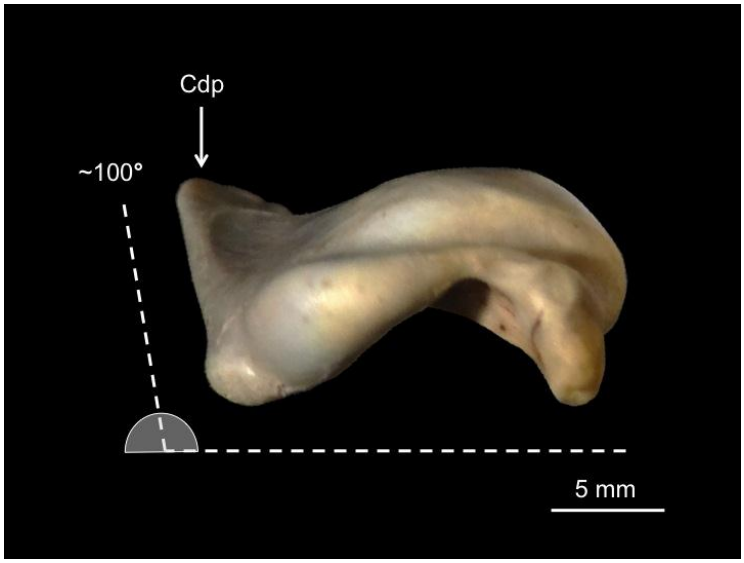


Antrostomus ridgwayi UMMZ210517

A extremidade proximal do úmero apresenta uma leve distinção entre as espécies com relação à curvatura entre o corpo do úmero e a crista bicipital (Cb). Em *Lyncornis macrotis* essa curvatura é mais suave comparada às demais espécies, uma característica semelhante aos demais grupos-externos analisados.

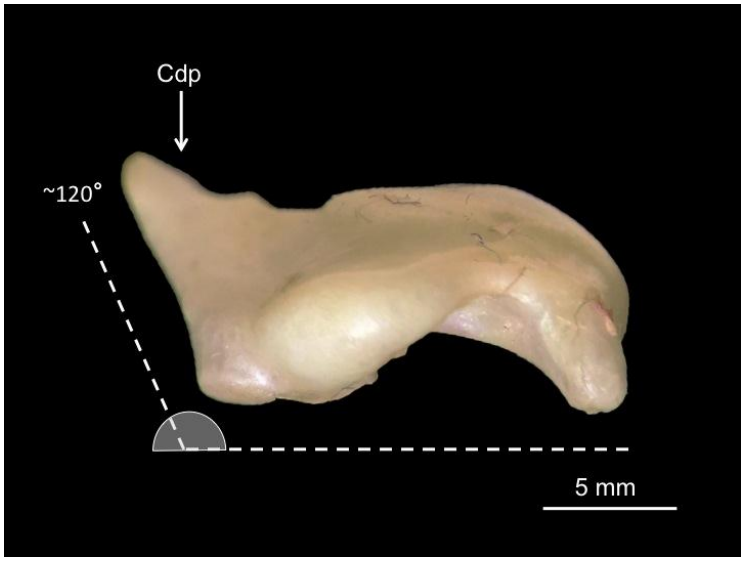
89. Úmero; aspecto frontal da região da cabeça do úmero (*Caput humeri*); ângulo entre a crista deltopeitoral (*Crista deltopectoralis*) e o eixo transversal do osso (IC = 0,5)

(0) fechado (aprox. 100º)



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) aberto (aprox. 120º)

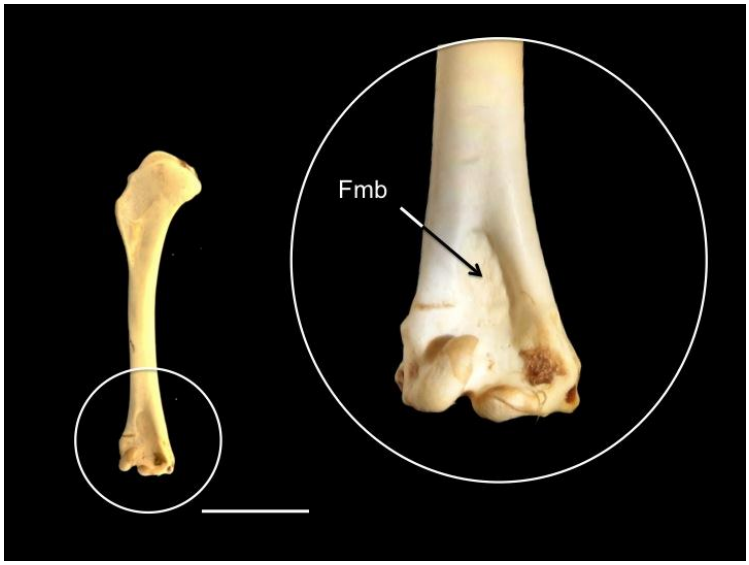


Chordeiles acutipennis USNM632513

Em aspecto frontal da região da cabeça do úmero, a crista deltopectoral (Cdp) forma um ângulo em relação ao eixo transversal do osso. Na maioria das espécies esse ângulo é mais aberto, enquanto que em *Eurostopodus argus*, *E. nigripennis* e *L. macrotis* o ângulo é mais fechado.

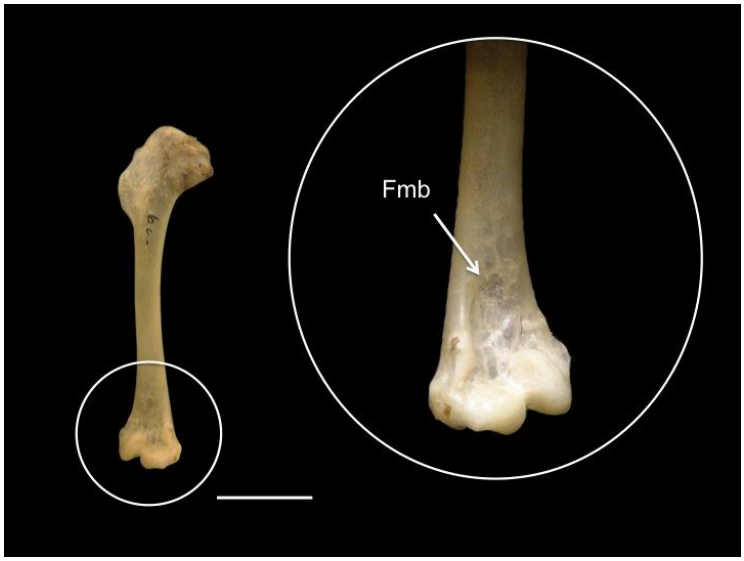
90. Úmero; extremidade distal (*Extremitas distalis humeri*); Fossa do músculo braquial (*Fossa musculus brachialis*) (IC = 0,5)

(0) bem delimitada



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) pouco delimitada

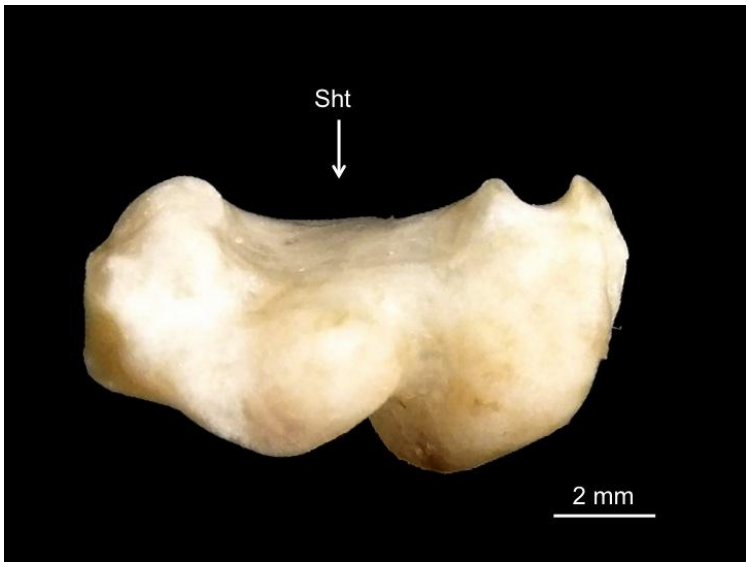


Lurocalis semitorquatus USNM62277

A extremidade distal do úmero, em aspecto dorsal, apresenta uma bem delimitada fossa do músculo braquial (Fmb) em *Eurostopodus* e *Lyncornis*, enquanto que nas demais espécies a fossa está presente porém pouco delimitada.

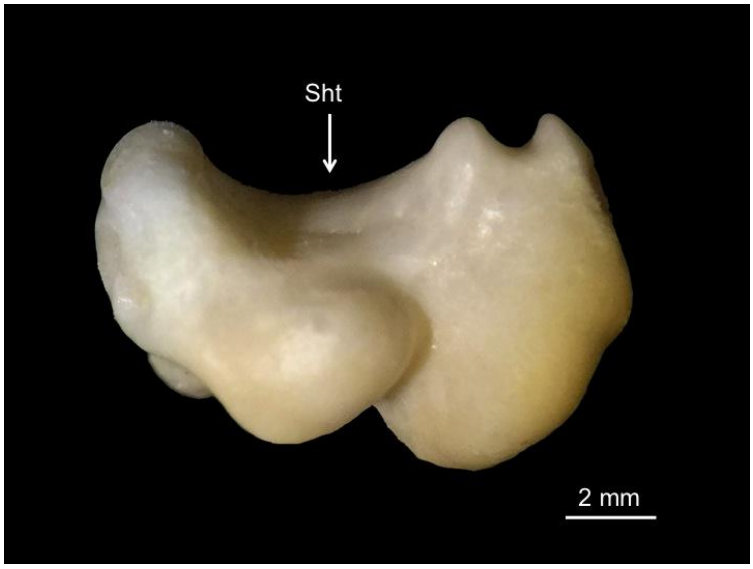
91. Úmero; aspecto frontal da sua extremidade distal; sulco úmero-tricipital (*Sulcus humerotricipitalis*) (IC = 0,167)

(0) raso



Macrodipteryx vexillarius FMNH444039

(1) profundo



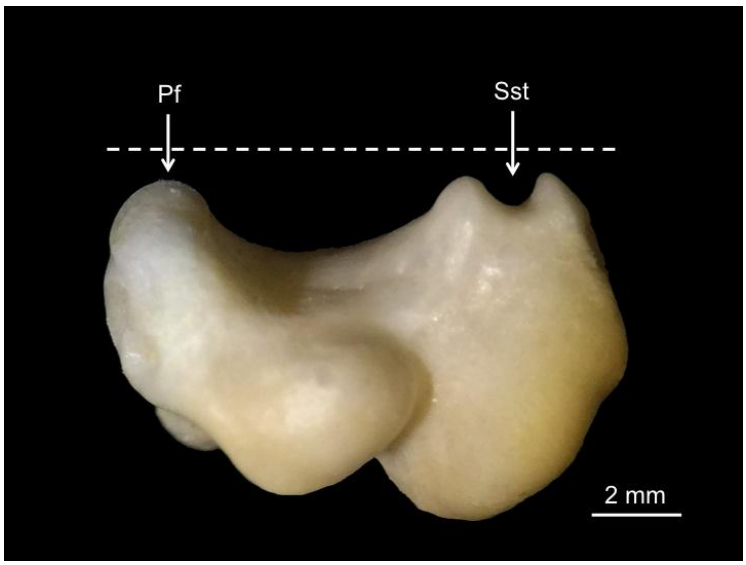
Chordeiles minor USNM614373

O sulco úmero-tricipital (Sht) localiza-se na extremidade distal do úmero, o qual pode ser mais facilmente visualizado em vista frontal do osso. Aquela fossa, juntamente com o sulco escapulo-tricipital, é local de inserção de dois tendões do músculo tríceps braquial (*M. triceps brachii*), e varia de profundidade entre os caprimulgídeos, sendo profunda em

Chordeiles, *Nyctiprogne*, *Antrostomus ridgwayi*, *A. vociferus*, *A. carolinensis*, *Caprimulgus fossii*, *C. europaeus* e *C. affinis* e mais rasa nas demais espécies.

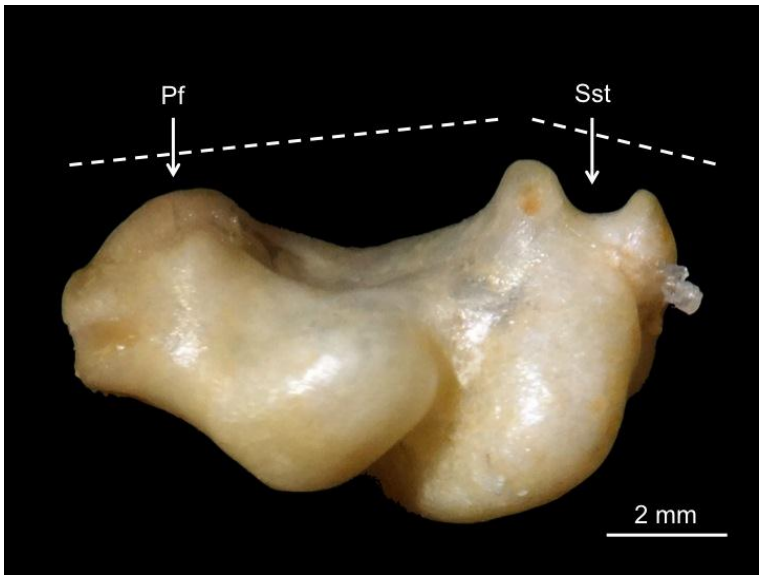
92. Úmero; aspecto frontal da sua extremidade distal; coplanaridade/alinhamento entre o processo flexório (*Processus flexorius*) e as cristas que delimitam o sulco escapulo-tricipital (*Sulcus scapulotricipitalis*) (IC = 0,5)

(0) coplanares/alinhadas



Chordeiles minor USNM614373

(1) desalinhadas

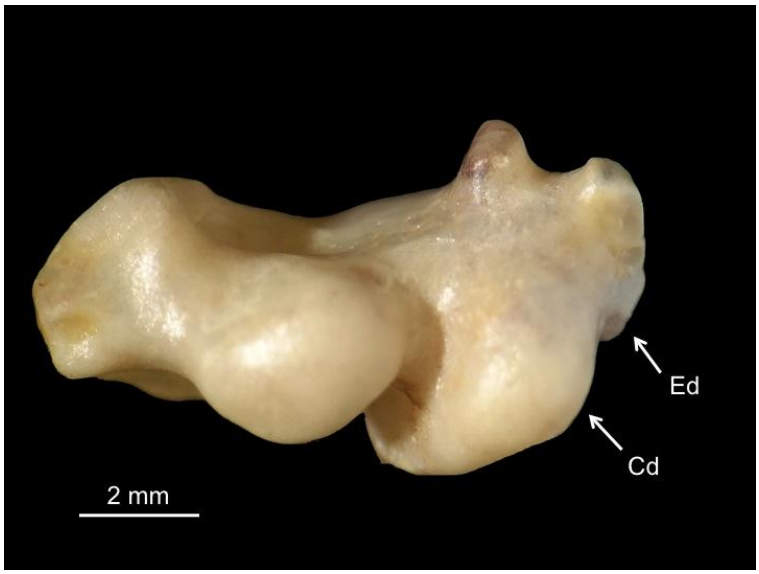


Antrostomus ridgwayi UMMZ210517

Na extremidade distal do úmero, em vista frontal, o processo flexório (Pf) e as cristas que delimitam o sulco escápulo-tricipital (Sst) encontram-se alinhadas entre si e com o eixo transversal do osso no gênero *Chordeiles*, assim como observado nos grupos-externos. Nas demais espécies as cristas estão desalinhadas em relação ao eixo transversal.

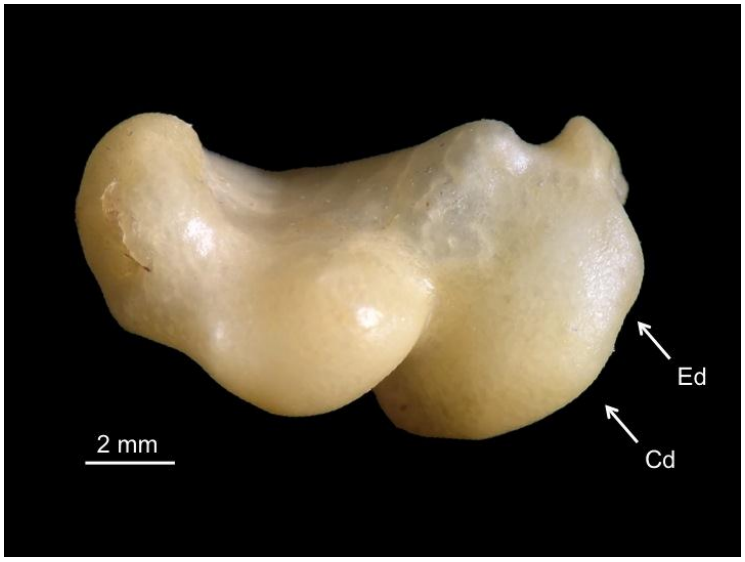
93. Úmero; aspecto frontal da sua extremidade distal; côndilo dorsal (*Condylus dorsalis*) (IC = 1)

(0) distante do epicôndilo dorsal (*Epicondylus dorsalis*)



Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

(1) desenvolvido e próximo ao epicôndilo dorsal

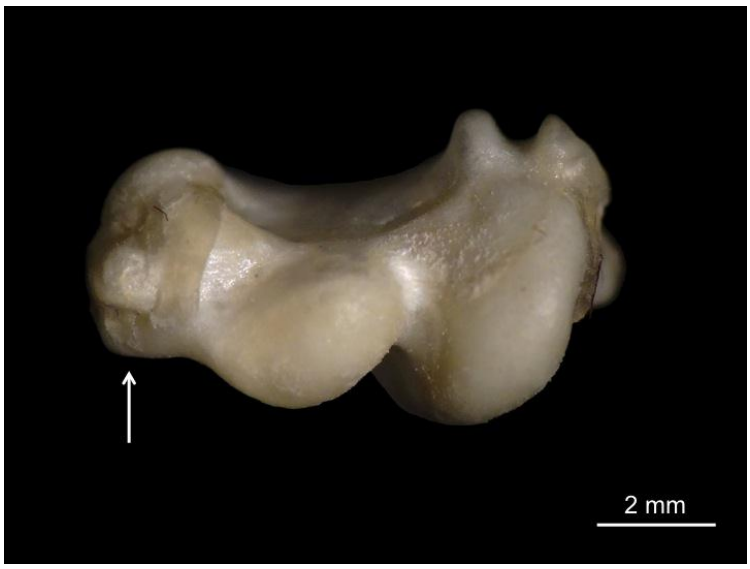


Chordeiles nacunda USNM614647

No gênero *Chordeiles*, o côndilo dorsal é bastante mais pronunciado em relação às demais espécies, ficando mais próximo ao epicôndilo lateral em aspecto frontal do extremidade distal do úmero.

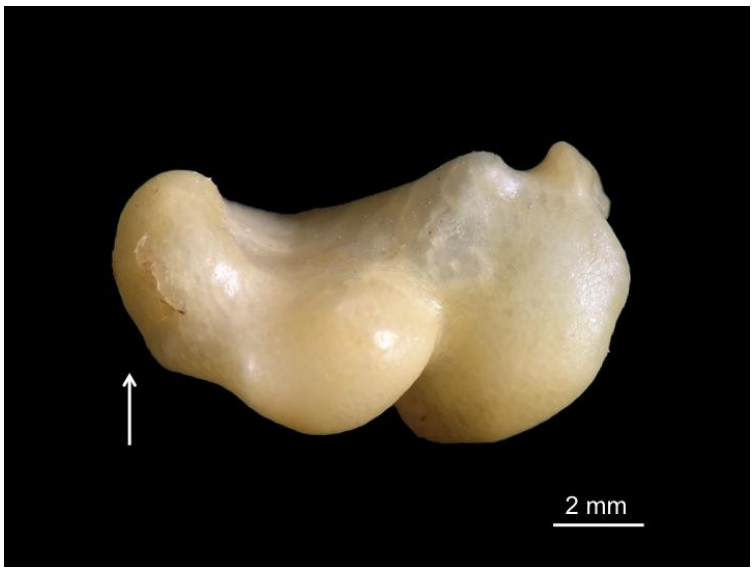
94. Úmero; aspecto frontal da sua extremidade distal; epicôndilo ventral (*Epicondylus ventralis*) (IC = 1)

(0) saliente



Setopagis parvulus USNM555943

(1) pouco saliente

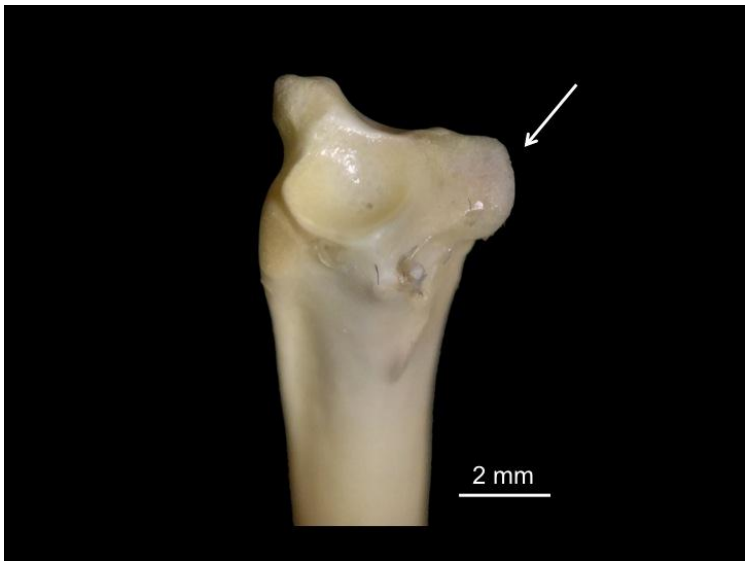


Chordeiles minor USNM614373

Sob o mesmo angulo frontal da parte distal do úmero, o epicôndilo ventral é menos saliente no gênero *Chordeiles*, distinto das demais espécies e dos grupos-externos analisados.

95. Ulna (*Ulna*); extremidade proximal (*Extremitas proximalis ulnae*); aspecto medial; porte e posição da cótila dorsal (*Cotyla dorsalis*) (IC = 1)

(0) desenvolvido, expandido lateralmente



Chordeiles minor USNM614373

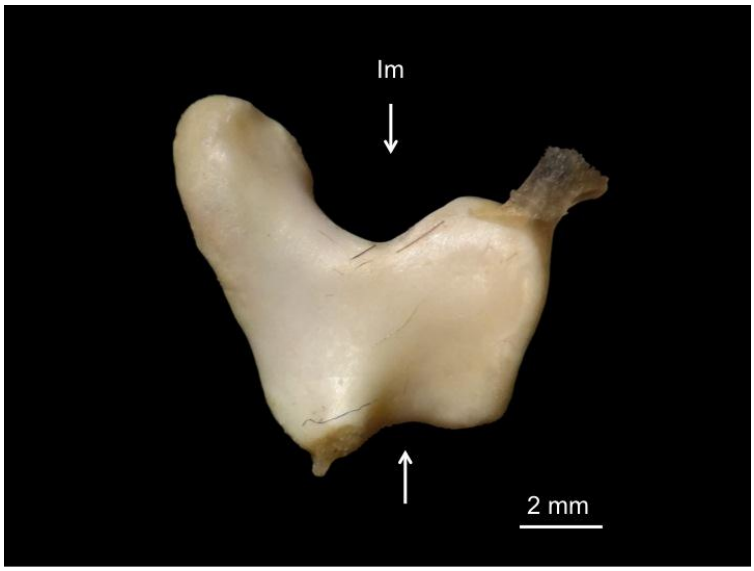
(1) curto

Caprimulgus fossii USNM430429

A cótila dorsal da ulna, localizada na sua extremidade proximal, é bastante desenvolvida na maioria dos caprimulgídeos, exceto em *Caprimulgus* e *Macrodypteryx*, nos quais é mais curto.

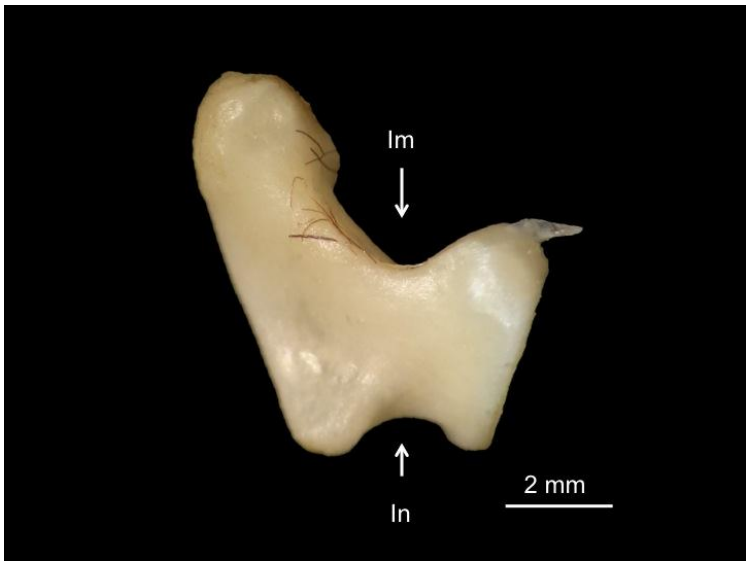
96. Osso carpo ulnar (*Os carpi ulnare*); uma depressão/incisura na região oposta à incisura metacarpal (*Incisura metacarpalis*) (IC = 1)

(0) rasa



Nyctibius griseus USNM623033

(1) profunda

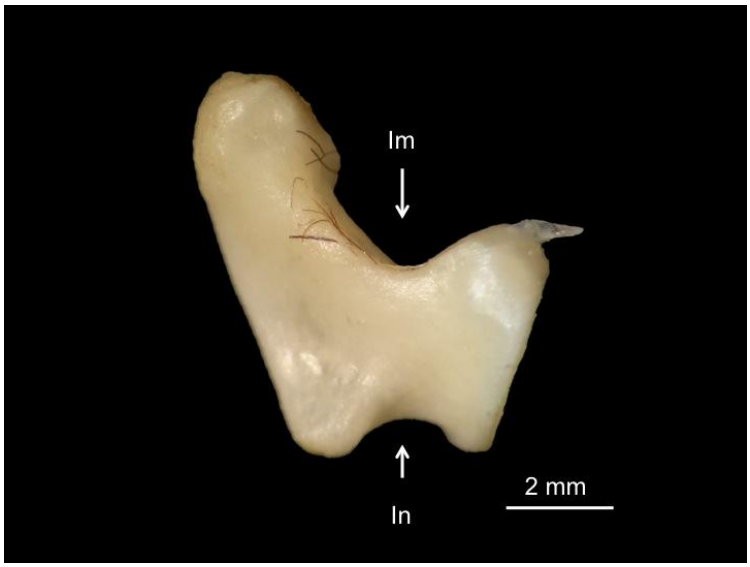


Siphonorhis brewsteri KU95182

O osso carpo ulnar localiza-se no ângulo caudal da região do punho das aves e na maioria dos grupos possui uma característica configuração em "U" aproximado. Em Caprimulgidae, apresenta uma distinta incisura (In), ou depressão, na região oposta à incisura metacarpal (Im), a qual é ausente em Podargidae e mais profunda que a observada em Nyctibiidae.

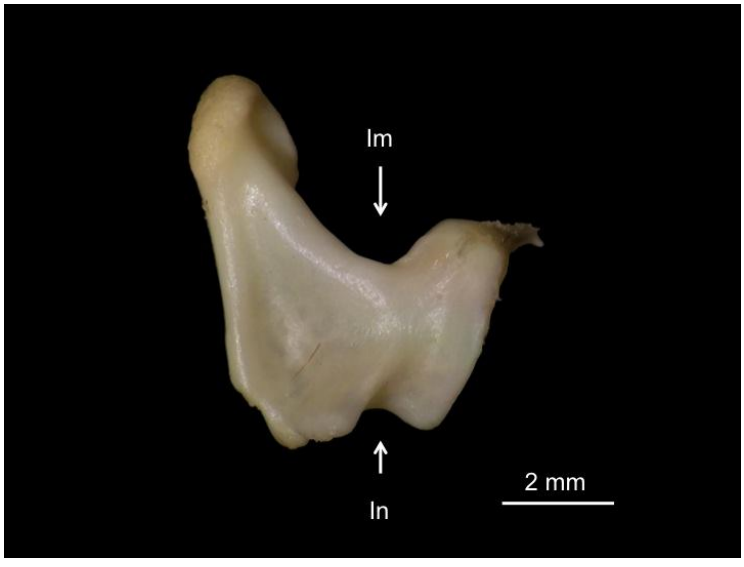
97. Osso carpo ulnar; depressão/incisura referida no caráter n. 99 (IC = 1)

(0) larga



Siphonorhis brewsteri KU95182

(1) estreita

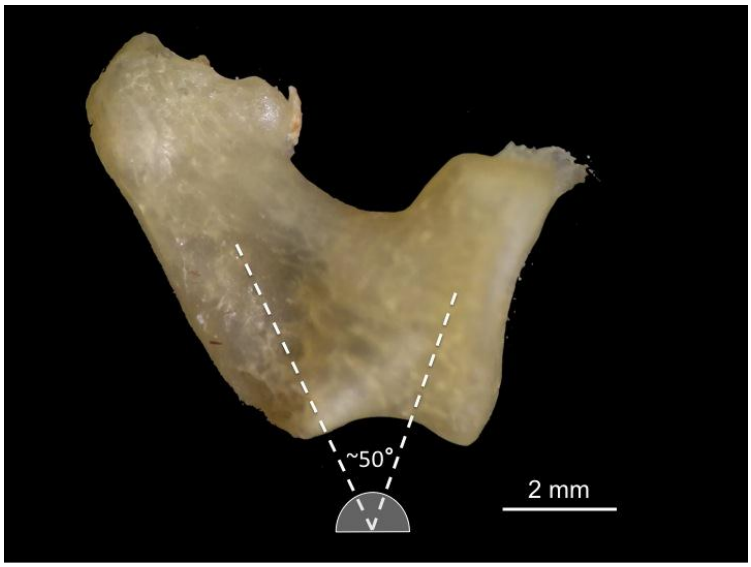


Chordeiles minor USNM614373

Entre as variações observadas nesse osso entre os caprimulgídeos está o estreitamento da incisura (In), mencionada no caráter anterior, compartilhada pelos representantes do gênero *Chordeiles*.

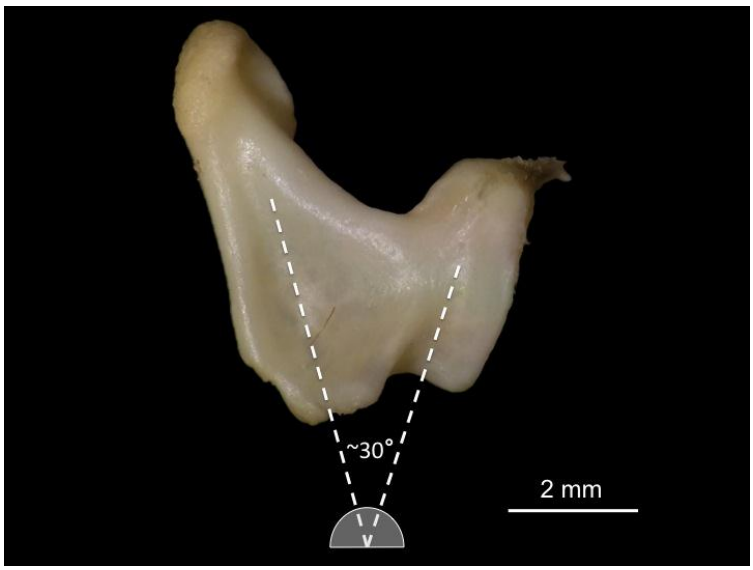
98. Osso carpo ulnar; ângulo de abertura entre o *crus breve* e o *crus longum* (IC = 1)

(0) aberto



Hydropsalis cayennensis USNM632382

(1) fechado

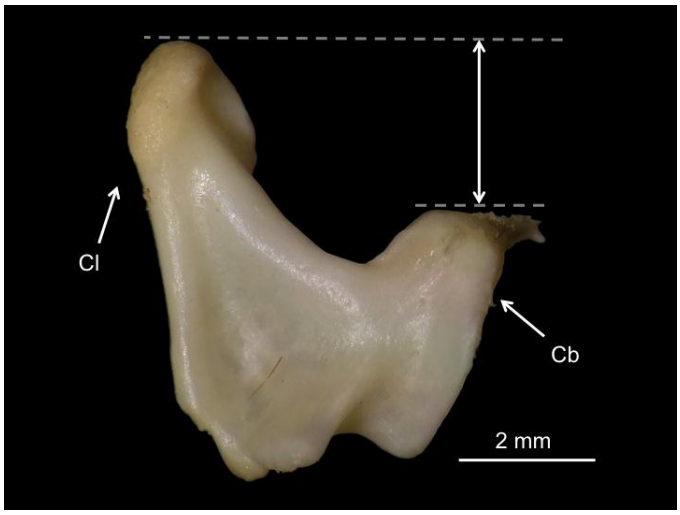


Chordeiles minor USNM614373

O osso carpo ulnar é composto por dois prolongamentos denominados *crus longum* e *crus breve*. Em Caprimulgidae, há uma distinção no grau de abertura entre esses prolongamentos, sendo mais aberto (*c*. 50 graus) na maioria das espécies e mais fechado (*c*. 30 graus) no gênero *Chordeiles*, com exceção de *C. nacunda*.

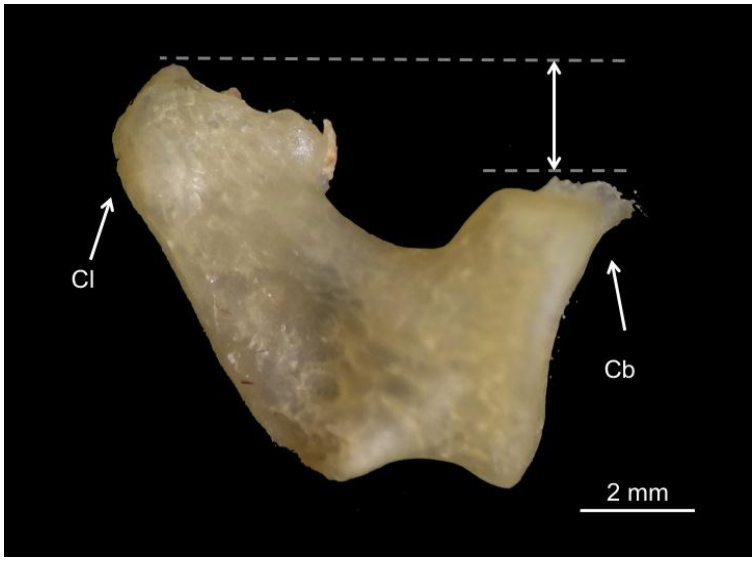
99. Osso carpo ulnar; diferença entre os comprimentos do *crus breve* e *crus longum* (IC = 1)

(0) grande



Chordeiles minor USNM614373

(1) pequena

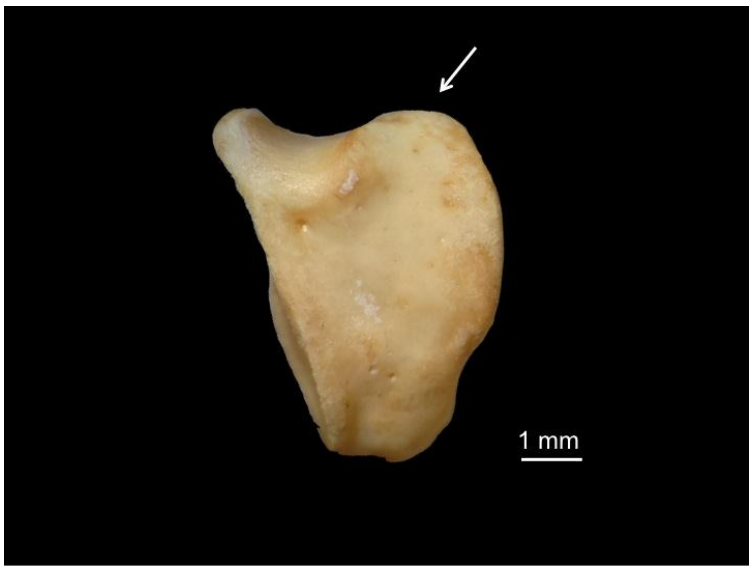


Hydropsalis cayennensis USNM632382

A diferença entre os comprimentos do crus longo e do crus breve é grande na maioria das espécies, enquanto que no gênero *Hydropsalis* é relativamente menor devido ao encurtamento do crus longo.

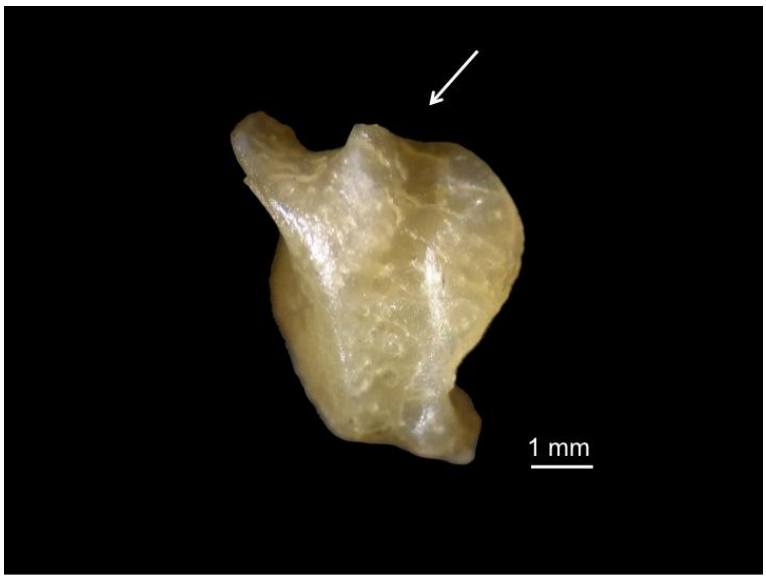
100. Osso carpo radial (*Os carpi radiale*); projeções e incisuras rostrais (IC = 1)

(0) pouco salientes



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) salientes

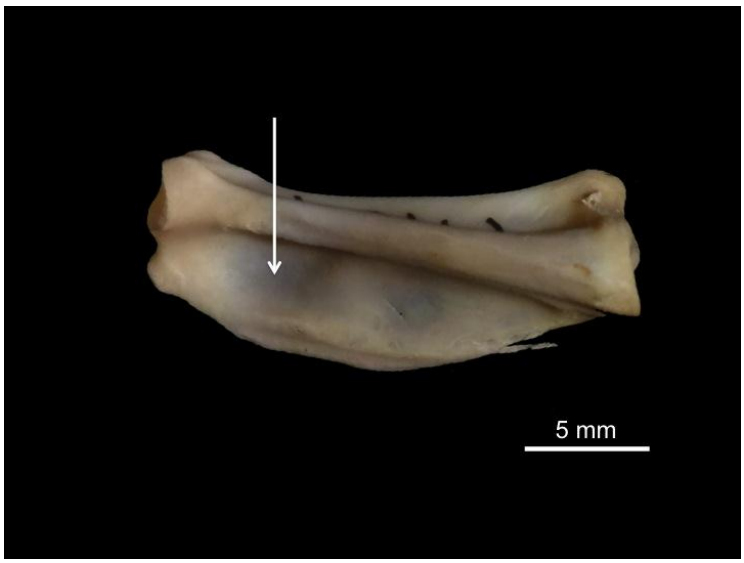


Hydropsalis cayennensis USNM632382

O osso carpo radial também é um pequeno osso localizado no punho das aves, articulando-se com a extremidade distal do radio, a tróclea carpal da ulna e a tróclea carpal do osso carpometacarpo. Em Caprimulgidae, esse osso apresenta curtas projeções e incisuras rostrais, as quais variam pouco entre as espécies mas são notavelmente mais curtas em *Lyncornis* e *Eurostopodus*, assim como observado nos grupos-externos analisados.

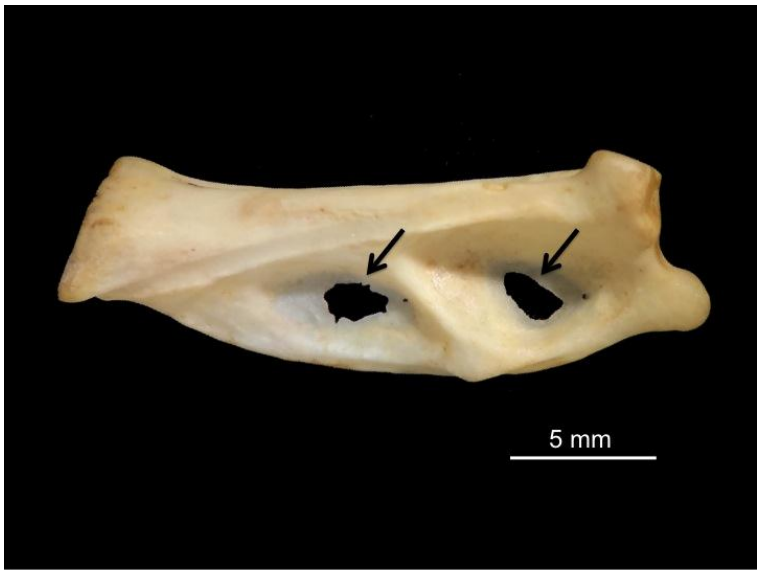
101. Falange proximal digital maior (*Phalanx proximalis digiti majoris*); fenestras (IC = 1)

(0) ausentes



Podargus strigoides USNM614956

(1) presentes

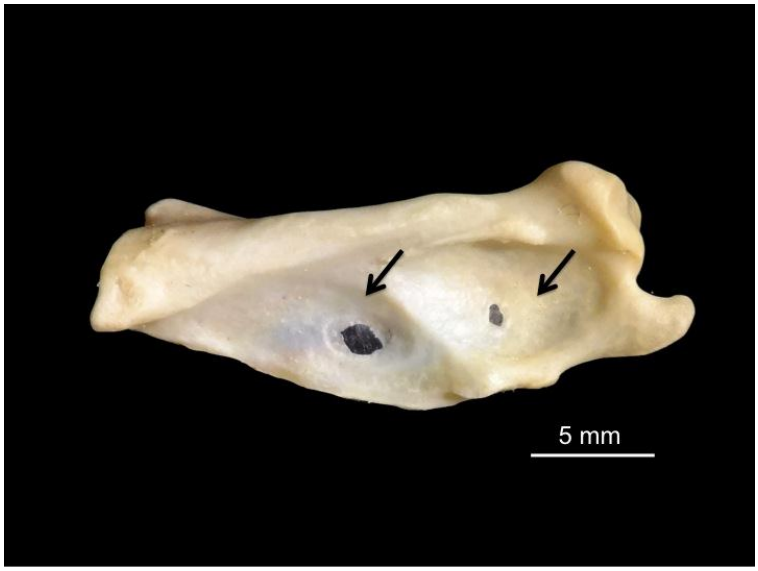


Lyncornis macrotis USNM431311

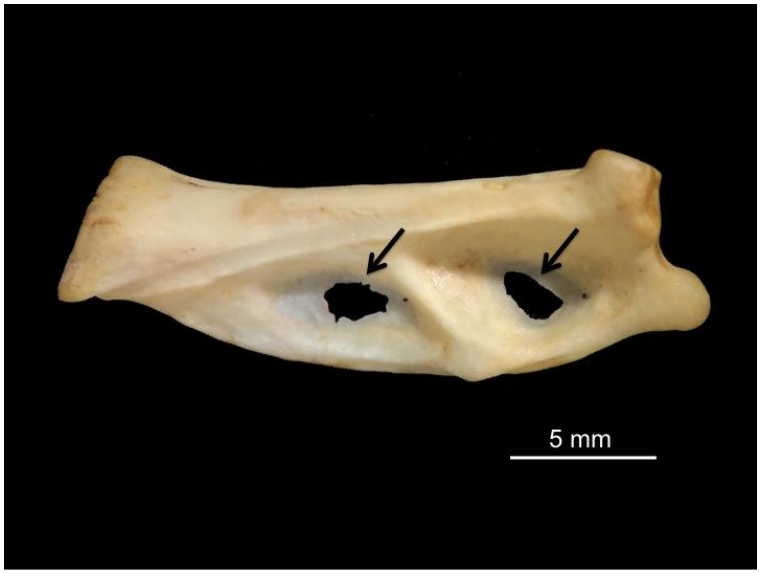
A falange distal proximal maior apresenta duas aberturas ou fenestras, parcialmente ou totalmente abertas, em Caprimulgidae, assim como em Nyctibiidae.

102. Falange proximal digital maior; fenestras (IC = 1)

(0) fechadas ou pouco abertas



Nyctibius griseus USNM623033



Lyncornis macrotis USNM431311

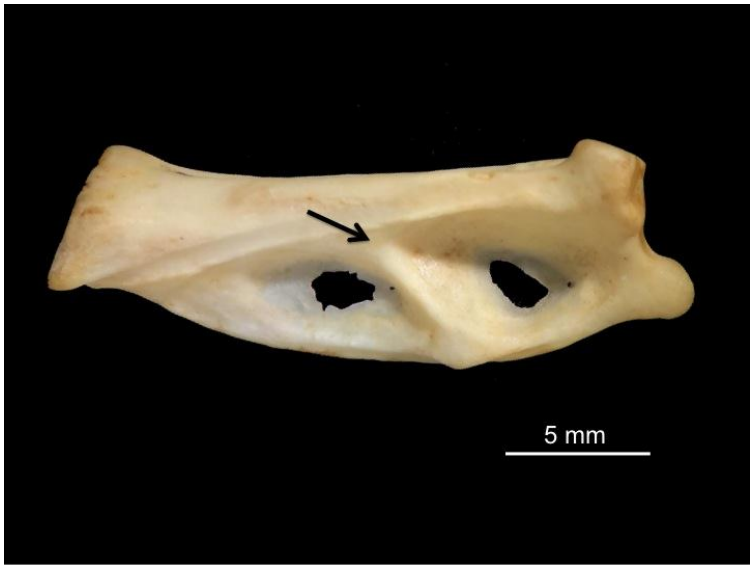
(1) bastante abertas

Hydropsalis cayennensis USNM632382

As fenestras da falange proximal distal maior são totalmente abertas na maioria das espécies, exceto em *Eurostopodus* e *Lyncornis* nas quais são relativamente fechadas.

103. Falange proximal digital maior; forame entre as fenestras (IC = 0,33)

(0) ausente



Lyncornis macrotis USNM431311

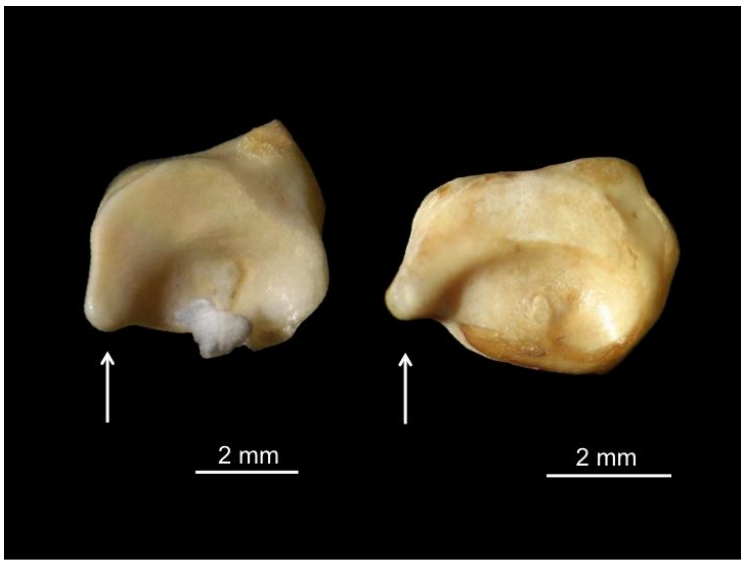
(1) presente

Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

Em vista lateral da falange proximal digital maior, a maioria dos caprimulgídeos possuem um conspícuo forame localizado entre as fenestras, com exceção de *Gactornis enarratus*, *Lyncornis macrotis* e *Eurostopodus mystacalis*.

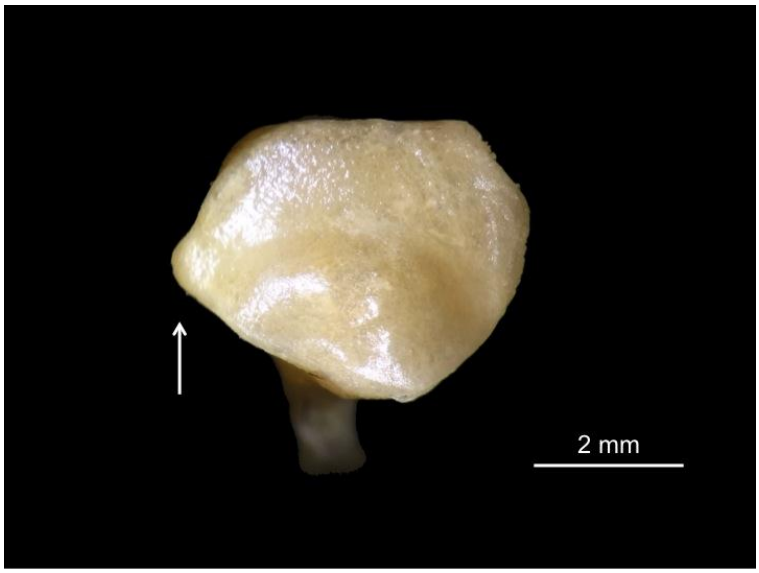
104. Falange proximal digital maior; aspecto frontal da sua extremidade proximal; processo lateroventral (IC = 1)

(0) presente



Lyncornis macrotis USNM431311 (esquerda)
Nyctibius grandis USNM623085 (direita)

(1) ausente ou curto

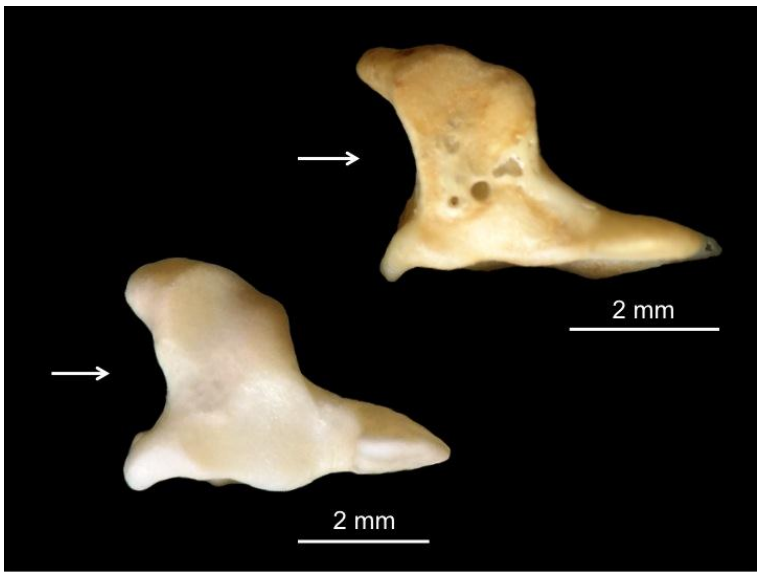


Hydropsalis cayennensis USNM632382

A extremidade proximal da falange proximal digital maior, em aspecto frontal, é aproximadamente circular em todas as espécies de Caprimulgidae, exceto em *Eurostopodus* e *Lyncornis*, nos quais há um notável processo lateroventral, o qual é bastante similar ao observado em Nyctibiidae.

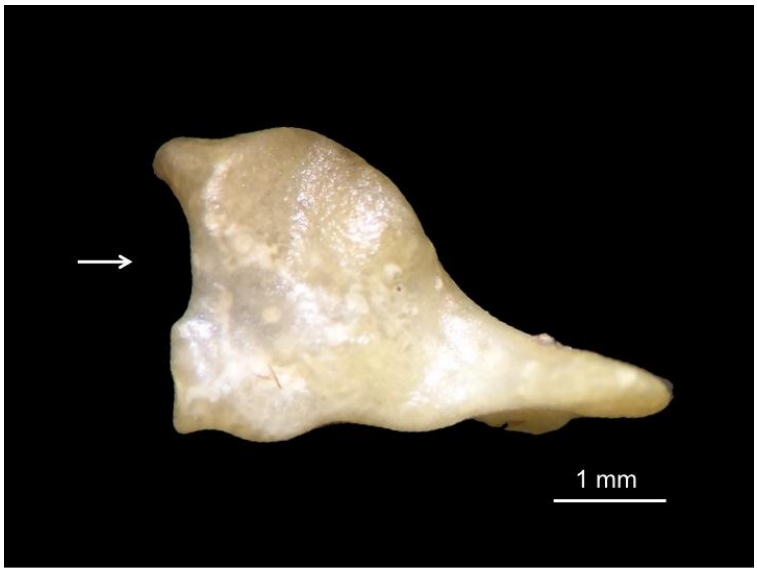
105. Falange proximal digital maior; aspecto frontal da sua extremidade distal; presença de uma fossa lateralmente (IC = 0,5)

(0) saliente



Nyctibius grandis USNM623085 (direita)
Lyncornis macrotis USNM431311 (esquerda)

(1) rasa

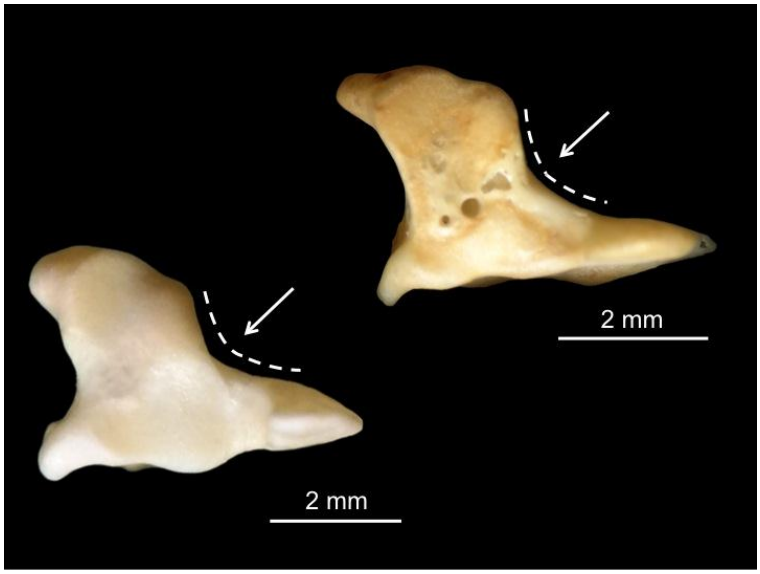


Chordeiles minor USNM614373

A porção distal da falange proximal digital maior, em aspecto frontal, apresenta uma fossa em sua face medial. Em *Eurostopodus* (exceto *E. mystacalis*) e *Lyncornis*, essa fossa é profunda, assim como em Nyctibiidae, e mais rasa nos demais Caprimulgidae.

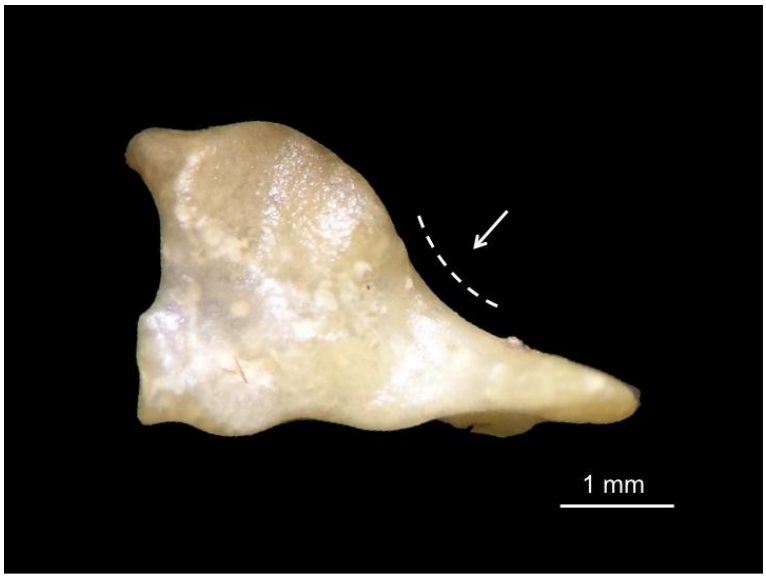
106. Falange proximal digital maior; aspecto frontal de sua extremidade distal; curvatura de sua face dorsolateral (IC = 1)

(0) acentuada



Nyctibius grandis USNM623085 (direita)
Lyncornis macrotis USNM431311 (esquerda)

(1) leve

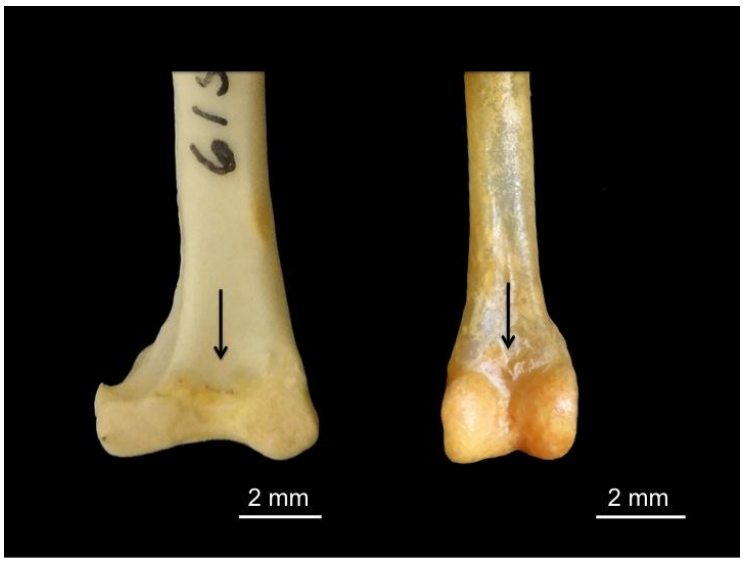


Chordeiles minor USNM614373

Ainda em aspecto frontal da porção distal da falange proximal digital maior, os caprimulgídeos apresentam uma leve curvatura de sua face dorsolateral, a qual é mais acentuada em *Eurostopodus* e *Lyncornis*.

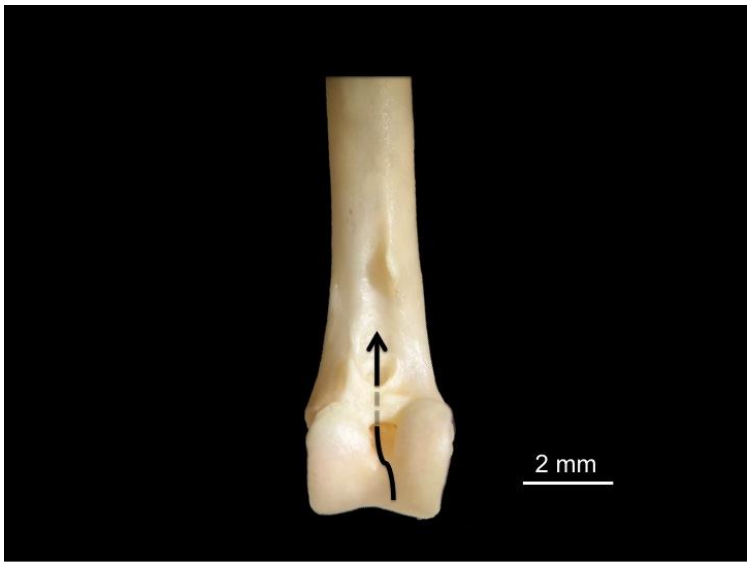
107. Tibiotarso (*Tibiotarsus*); aspecto cranial de sua extremidade distal (*Extremitas distalis tibiotarsi*); ponte supratendínea (*pons supratendineus*) (IC = 1)

(0) ausente



Nyctibius grandis USNM623085 (direita)
Lyncornis macrotis USNM431311 (esquerda)

(1) presente



Antrostomus vociferus USNM499488

Na extremidade distal do tibiotarso, em aspecto cranial, os caprimulgídeos, com exceção de *Lyncornis macrotis*, apresentam uma ponte supratendínea sobre o canal extensor (*canalis extensorius*), por onde passa o tendão do músculo extensor digital longo (*M. extensor digitorum longus*).

108. Tibiotarso; aspecto cranial de sua extremidade distal; *sulcus extensorius* (IC = 0,33)

(0) raso

Setopagis parvulus USNM555943

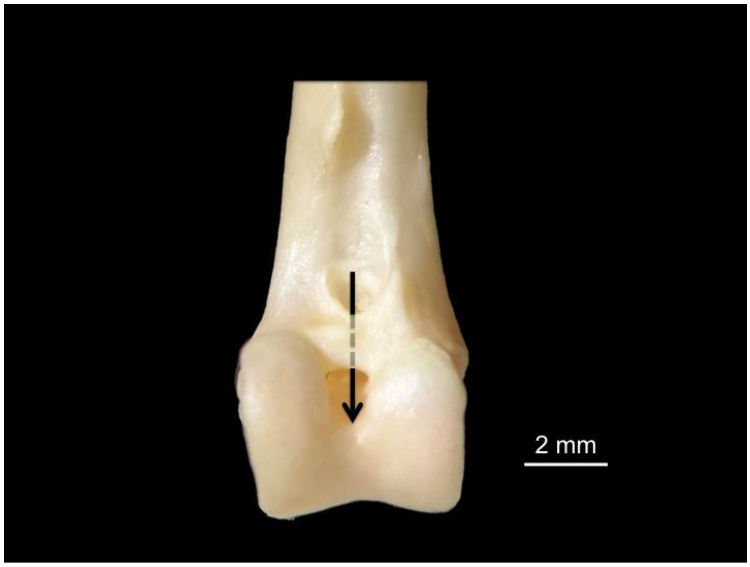
(1) profundo

Antrostomus carolinensis USNM562556

O canal extensor, por onde passa o tendão do músculo extensor digital longo, é raso na maioria dos caprimulgídeos, exceto em *Phalaenoptilus nuttallii* e *Antrostomus* nos quais é mais largo.

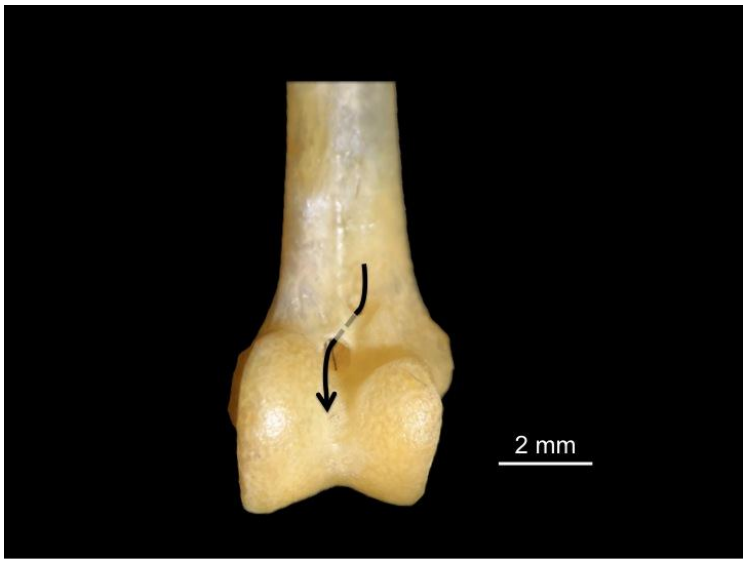
109. Tibiotarso; aspecto cranial de sua extremidade distal; posicionamento da ponte supratendínea, sobre o canal extensor, em relação ao eixo longitudinal do osso (IC = 0,5)

(0) transversal



Antrostomus vociferus USNM499488

(1) em ângulo oblíquo

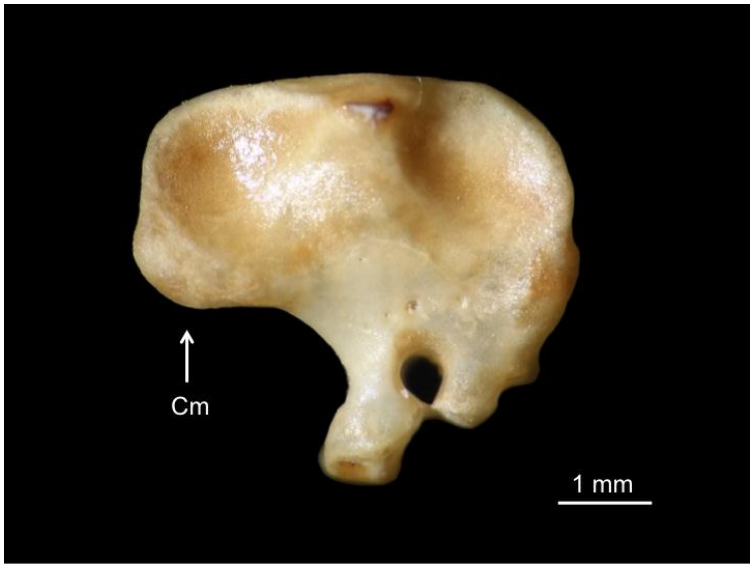


Chordeiles nacunda USNM614647

Na maioria das espécies, a ponte supratendínea sobre o canal extensor é transversal em relação ao eixo longitudinal do tibiotarso. Entranto, em *Chordeiles* (exceto *C. pusillus*) e *Uropsalis* a ponte supratendínea está posicionada em ângulo oblíquo ao eixo longitudinal do osso.

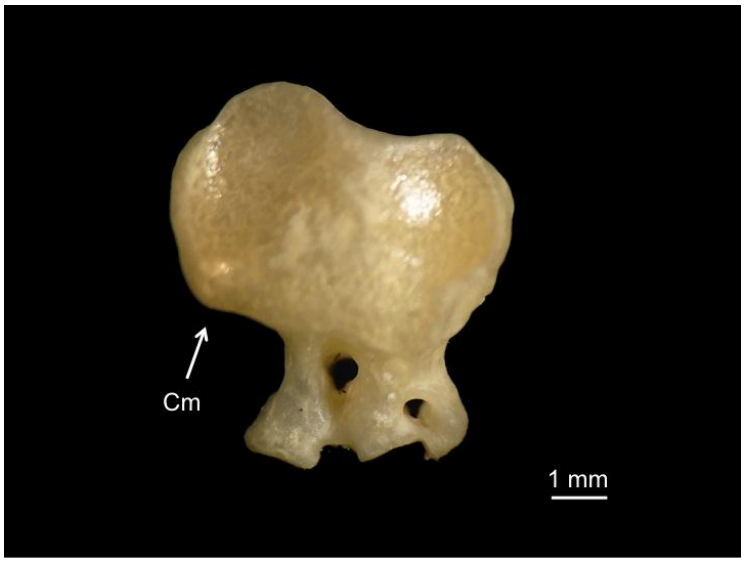
110. Tarsometatarso (*Os tarsometatarsus*); aspecto frontal da sua extremidade proximal (*Extremitas proximalis tarsometatarsi*); cótila medial (*Cotyla medialis*) (IC = 1)

(0) expandida lateralmente



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) curta

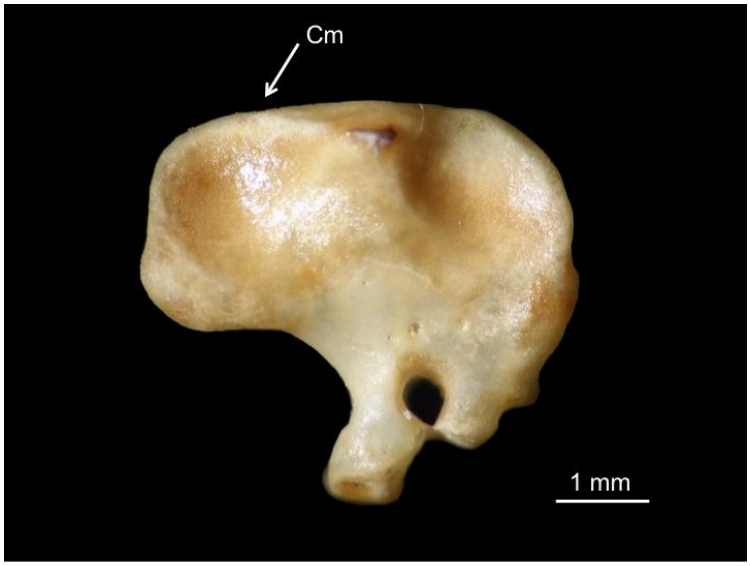


Chordeiles nacunda USNM614647

A cótila medial da extremidade proximal do tarsometatarso é pouco maior que a cotila lateral nos caprimulgídeos, exceto em *Eurostopodus* e *Lyncornis*, nos quais é mais expandida lateralmente.

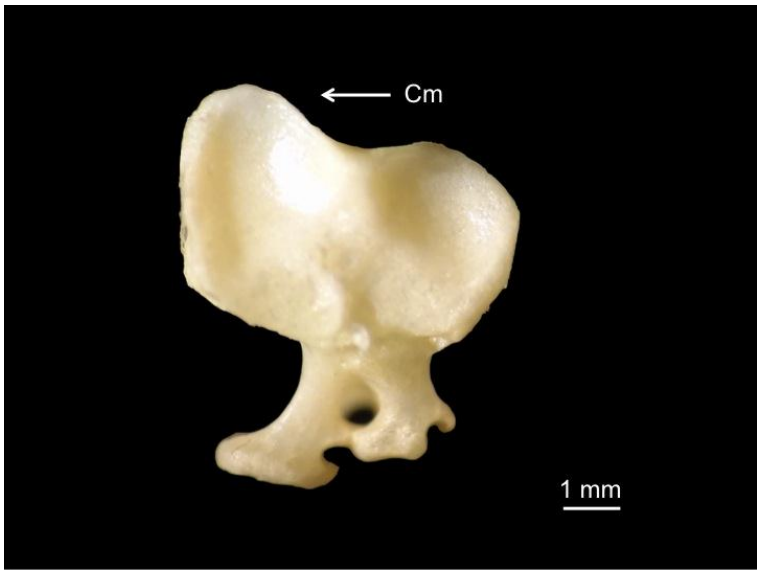
111. Tarsometatarso; aspecto frontal da sua extremidade proximal; posição da cótila medial em relação à cótila lateral (*Cotyla lateralis*) (IC = 0,25)

(0) no mesmo plano



Lyncornis macrotis USNM431311

(1) mais alta

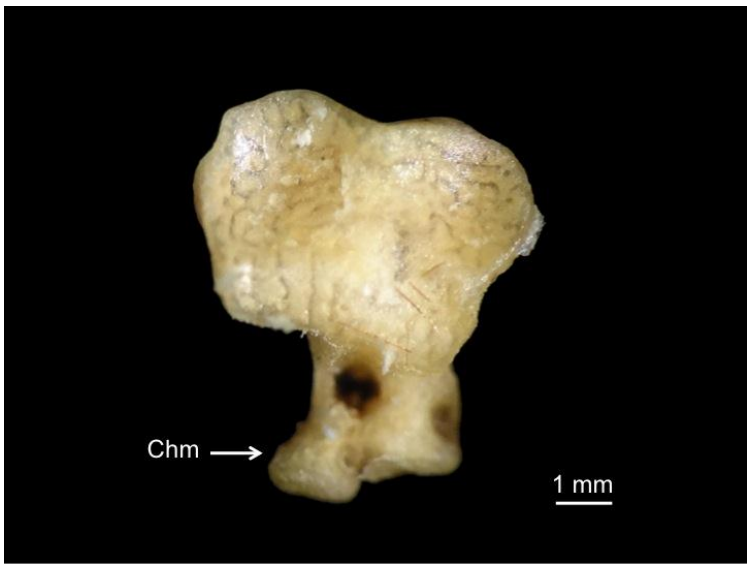


Nyctiphrynus ocellatus USNM562199

No aspecto frontal da extremidade proximal do tarsometatarso, percebe-se que a cótila medial é mais alta na maioria dos caprimulgídeos, variando a altura entre as espécies, exceto em *Eurostopodus* e *Lyncornis*, nos quais está na mesma linha que a cótila lateral.

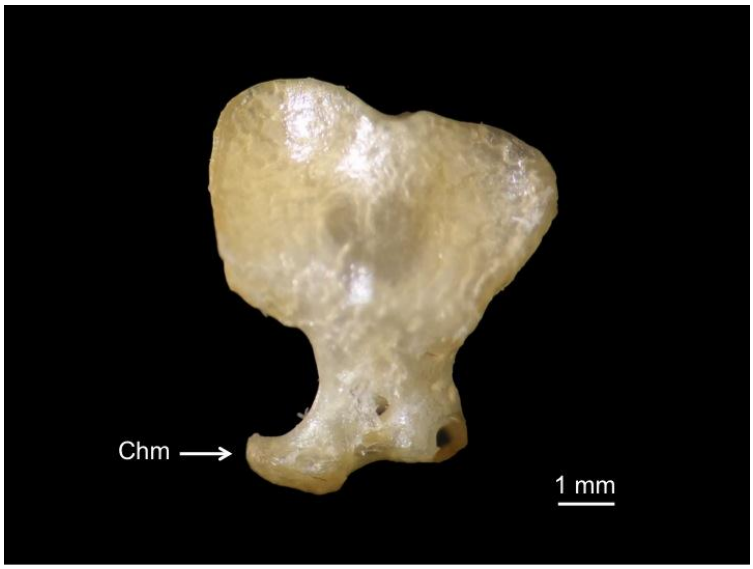
112. Tarsometatarso; aspecto frontal de sua extremidade proximal; crista hypotarsal medial (*crista hypotarsi medialis*) (IC = 0,5)

(0) curta



Eleothreptus anomalus KU91797

(1) prolongada



Antrostomus carolinensis USNM562556

A crista hipotarsal medial (Chm), localizada na face caudal da extremidade proximal do tarsometatarso, é curta na grande maioria dos caprimulgídeos, com exceção de *Nyctiphrynus ocellatus*, *Phalaenoptilus*, *Antrostomus* e *Setopagis*.

3.3.2. Análise filogenética

A análise filogenética dos 112 caracteres dos 55 terminais resultou em quatro árvores igualmente parcimoniosas, e a topologia de consenso estrito pode ser visualizada na figura 4 (L = 215, IC = 0,590, ICR = 0,521, IR = 0,882). A utilização dos diferentes tecnologias de busca atingiram o mesmo número mínimo de passos para a árvore mais curta. O número de cada clado encontra-se à frente do seu ramo correspondente e os clados e sinapomorfias de cada clado podem ser vistas em maior detalhe nas figuras de 5 a 10. O valor de bootstrap e índice de decaimento de Bremer encontram-se abaixo e acima de cada ramo, respectivamente, e as sinapomorfias estão plotadas nos ramos de cada clado como círculos pretos (caracteres não homoplásticos) e brancos (caracteres homoplásticos), onde o número do caráter encontra-se acima e o estado do caráter abaixo de cada círculo.

Sinapomorfias e clados

Seguem abaixo a descrição dos clados referentes à família Caprimulgidae, de acordo com a numeração apresentada na figura 4, e as respectivas sinapomorfias que os sustentam.

Clado 5
Família Caprimulgidae

Caracteres: **11** (0→1); **14** (0→1); **15** (0→1); 27 (0→1); 32 (0→1)
33 (0→1); **44** (0→1); 48 (0→1); **63** (0→1); **65** (0→1)
72 (0→1); 92 (0→1); **96** (0→1);

Treze eventos, sendo oito não homoplásticos e cinco homoplásticos, sustentam o clado composto referente à família Caprimulgidae. Esse clado apresentou valor de Bootstrap de 99 e suporte de decaimento de Bremer de 12.

Clado 6
(*Eurostopodus nigripennis*, *E. argus* (*E. mystacalis* (Chordeilinae+Caprimulginae))

Caracteres: 8 (0→1); 21 (0→1); **22** (0→1); 68 (0→1); **102** (0→1)
103 (0→1); **107** (0→1)

Sete eventos, quatro não homoplásticos e três homoplásticos não ambíguos, sustentam o clado com todos os Caprimulgidae à exceção de *Lyncornis macrotis*. Esse clado apresentou índice de bootstrap de 31 e suporte de Bremer de 3.

Clado 7
(*E. mystacalis* (Chordeilinae+Caprimulginae))

Caracteres: 62 (0→1); **89** (0→1); **105** (0→1);

O clado composto por *Eurostopodus mystacalis* e as subfamílias Caprimulginae e Chordeilinae é suportado por três eventos, sendo um homoplástico ambíguo, e obteve suporte bootstrap de 10 e decaimento de Bremer igual a 1.

Clado 8
(Chordeilinae + Caprimulginae)

Caracteres: **19** (0→1); **61** (0→1); **70** (0→1); **80** (0→1); **83** (0→1);
84 (0→1); **85** (0→1); **87** (0→1); **90** (0→1); **99** (0→1);
104 (0→1); **106** (0→1); **110** (0→1); 111(0→1)

O clado composto pelas subfamílias Chordeilinae e Caprimulginae é suportado por 14 eventos, sendo um homoplástico, com valor de Bootstrap de 99 e decaimento de Bremer de 14.

Clado 9
Gênero *Chordeiles*

Caracteres: 1 (0→1); **2** (0→1); 13 (0→1); 17 (0→1); 27 (1→0);
36 (0→1); 48 (1→0); 49 (0→1); 52 (0→1); 68 (1→0);
69 (0→1); 74 (1→0); 91 (0→1); 92 (1→0); **93** (0→1);
94 (0→1); **97** (0→1); 109 (0→1);

O clado 9 é composto pelas espécies atualmente incluídas no gênero *Chordeiles*. Esse clado é suportado por dezoito eventos, sendo cinco não homoplásticos e 13 homoplásticos, com valor de Boostrap de 100 e índice de suporte de Bremer de 15.

Clado 10
(*Chordeiles pusillus* (*C. rupestris*, *C. acutipennis*(*C. minor*+*C. gundlachii*)))

Caráter: **98** (0→1)

O clado composto pelas espécies de *Chordeiles* à exceção de *C. nacunda* é suportado por apenas um evento não homoplástico, com valor de Bootstrap de 43 e índice de decaimento de Bremer igual a um.

Clado 11

(*Chordeiles rupestris*, *C. acutipennis* (*C. minor* + *C. gundlachii*)

Caracteres: **18** (0→1); 32 (0→1); 76 (0→1)

Este clado é composto pelas espécies *Chordeiles rupestris*, *C. acutipennis*, *C. minor* e *C. gundlachii*. Esse grupo é suportado por três eventos, sendo dois homoplásticos, com valor de Boostrap de 95 e suporte de Bremer de um.

Clado 12

(*Chordeiles minor* + *C. gundlachii*)

Caráter: **1** (1→2)

Chordeiles minor e *C. gundlachii* formam um clado suportado por um evento não-homoplástico, com valor de Bootstrap 63 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 13

"Caprimulginae"

Caracteres: 13 (0→1); **20** (0→1)

A subfamília Caprimulginae, tratada aqui como tradicionalmente reconhecida mais a inclusão de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, é suportada por dois eventos, sendo um não homplástico, com valor de Boostrap de 43 e suporte de Bremer igual a quatro.

Clado 14

(*Nyctiprogne* + demais espécies)

Caracteres: **13** (1→2); **29** (0→1); **38** (0→1); **45** (0→1)

O clado composto pelos Caprimulginae à exceção de *Lurocalis* é suportado por quatro eventos não homoplásticos, com valor de Bootstrap de 46 e decaimento de Bremer igual a um.

Clado 15

(*Nyctidromus* + demais espécies)

Caracteres: **23** (0→1); 71 (0→1)

O clado 15 reúne os Caprimulginae à exceção de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, com o gênero *Nyctidromus* irmão das demais espécies. Esse clado é suportado por dois eventos, sendo um homoplástico, com valor de Bootstrap de 29 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 16

Gênero *Nyctidromus*

Caráter: 40(0→1)

O gênero *Nyctidromus*, recentemente reconhecido como incluindo *N. albicollis* e *N. anthonyi*, é suportado por um caráter homoplástico não ambíguo, com valor de Bootstrap 57 e suporte de Bremer igual a dois.

Clado 17

(Clado 18 + Clado 24)

Caráter: **28** (0→1)

O clado 17, composto pelos clados 18 e 24 conforme demonstrado na figura 4, é suportado por um evento homoplástico e valores de Bootstrap e Bremer iguais a 29 e um, respectivamente.

Clado 18

(*N. nigrescens, S. longirostris, Uropsalis,* (*E. anomalus* + *S. parvulus*)(*M. forcipata* + *Hydropsalis*))

Caracteres: 5 (0→1); 76 (0→1)

O clado 18, composto pelos gêneros Neotropicais *Nyctipolus*, *Systellura*, *Eleothreptus*, *Setopagis*, *Uropsalis*, *Macropsalis* e *Hydropsalis*, é suportado por dois eventos homoplásticos e apresenta valor de bootstrap de 35 e índice de decaimento de Bremer igual a um.

Clado 19

(*Eleothreptus* + *Setopagis*)

Caráter: 8 (1→0)

O clado composto pelos gêneros *Setopagis* e *Eleothreptus* é suportado por um evento homoplástico, e possui valor de Bootstrap igual a 30 e suporte de Bremer de um.

Clado 20

Gênero *Uropsalis*

Caracteres: 5 (1→2); 7 (0→1); 11 (1→2); **12** (0→1); 25 (1→2); **29** (1→2); 109 (0→1)

O clado 20, referente ao gênero *Uropsalis*, é sustentando por sete eventos, sendo cinco homoplásticos, com valor de Bootstrap de 99 e suporte de Bremer igual a oito.

Clado 21

(*Macropsalis* + *Hydropsalis*)

Caracteres: 25(0→1); **86**(0→1)

Este clado, o qual reúne os gêneros *Macropsalis* e *Hydropsalis*, é sustentado por dois eventos, sendo um homplástico, com valor de Boostrap de 54 e suporte de decaimento de Bremer igual a um.

Clado 22
Gênero *Hydropsalis*

Caracteres: **59** (0→1); 64 (0→1); **78** (0→1); **100** (0→1)

O gênero *Hydropsalis* é sustentado por quatro eventos, sendo um homoplástico, com valor de Bootstrap de 80 e índice de Bremer igual a três.

Clado 23

(*H. climacocerca*, *H. torquata*, *H. cayennensis*)

Caráter: 7(0→1)

O clado reunindo *Hydropsalis climacocerca*, *H. torquata* e *H. cayennensis* é suportado por um evento homoplástico, apresentando valor de Bootstrap de 35 e índice de decaimento de Bremer igual a um.

Clado 24

(Clado 25 + Clado 31)

Caráter: 13(0→1)

O clado 24, reunindo os clados 25 e 31 conforme demonstrado na figura 4, é suportado por apenas um evento homoplástico, com valor de Bootstrap de 30 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 25

(*P. nuttallii*, (*S. brewsteri*(*N. ocellatus* + *A. saturatus*)), (*A. rufus*(*A. ridgwayi*(*A. vociferus* + *A. carolinensis*))))

Caracteres: **3**(0→1); **4**(0→1); 11(1→0); **20**(1→2); **38**(1→2)
41(0→1); **50**(0→1); **66**(0→1); 67(0→1); 77(0→1)
81(0→1); 108(0→1); **112**(0→1)

Este clado, reunindo os gêneros *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctiphrynus* e *Antrostomus* é suportado por treze eventos, sendo cinco homoplásticos, com valor de Bootstrap de 99 e índice de decaimento de Bremer igual a 10.

Clado 26

(*S. brewsteri*(*N. ocellatus* + *A. saturatus*))

Caracteres: 30 (0→1); 46 (0→1); 82 (0→1); 108 (1→0)

O clado composto por *Siphonorhis brewsteri*, *Nyctiphrynus ocellatus* e *Antrostomus saturatus* é suportado por quatro eventos homoplásticos, com valor de Bootstrap de 41 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 27

(*N. ocellatus* + *A. saturatus*)

Caracteres: **3**(1→2); **4**(1→0); 32(1→0); **34**(0→1); **37**(0→1)

O relacionamento entre *N. ocellatus* e *A. saturatus* é suportado por cinco eventos, sendo um homoplástico, com valor de Bootstrap de 34 e de decaimento de Bremer igual a um.

Clado 28

(*A. rufus*(*A. ridgwayi*(*A. vociferus* + *A. carolinensis*)))

Caráter: **24**(0→1)

O clado composto pelas espécies do gênero *Antrostomus*, exceto *A. saturatus*, é suportado por um evento não homoplástico, com valor de Bootstrap de 82 e suporte de Bremer igual a três.

Clado 29

(*A. ridgwayi*(*A. vociferus* + *A. carolinensis*))

Caracteres: **6** (0→1); 40 (0→1); 51 (0→1); 64 (0→1)

O clado que inclui *A. ridgwayi*, irmão de *Antrostomus vociferus* e *A. carolinensis*, é suportado por quatro eventos, sendo três homoplásticos, com valor de Bootstrap de 76 e suporte de Bremer igual a dois.

Clado 30

(*A. vociferus* + *A. carolinensis*)

Caracteres: 21(0→1); 62(0→1)

O clado 31, composto por *A. vociferus* e *A. carolinensis*, é suportado por dois eventos homoplásticos, apresentando valor de Bootstrap de 76 e decaimento de Bremer igual a dois.

Clado 31

(*G. enarratus*(*Caprimulgus* spp, *Macrodipteryx*)

Caracteres: **2** (1→2); 5 (0→1); 70 (0→1); 71 (1→0); 74 (0→1); 95 (0→1)

O clado 31 é composto por *Gactornis enarratus* como grupo-irmão das espécies do gênero *Caprimulgus* e *Macrodypteryx*. Esse grupo é sustentado por seis eventos, sendo 5 homoplásticos, com valor de Bootstrap de 78 e suporte de Bremer igual a três.

Clado 32

(*Caprimulgus* spp, *Macrodipteryx*)

Caráter: **40**(0→1)

O grupo composto pelos gêneros *Caprimulgus* e *Macrodypteryx* é suportado por um caráter não homoplástico, com valor de Bootstrap de 14 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 33

(*Caprimulgus affinis* + *C. aegyptius*)

Caracteres: 31(0→1); 70(1→2)

O clado composto por *Caprimulgus affinis* e *C. aegyptius* é suportado por dois eventos homoplásticos, apresentando valor de Bootstrap de 40 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 34

(*Caprimulgus europaeus* + *fossii*)

Caracteres: 69(0→1); 91(0→1)

Caprimulgus europaeus e *C. fossii* são reunidos em um clado suportado por dois eventos homoplásticos, com valor de Bootstrap de 49 e suporte de Bremer igual a um.

Clado 35

Gênero *Macrodipteryx*

Caracteres: 67(0→1); 69(0→1); **73**(0→1)

O gênero *Macrodypteryx* é suportado por três eventos, sendo dois homoplásticos, com valor de Bootstrap de 78 e suporte de Bremer igual a dois.

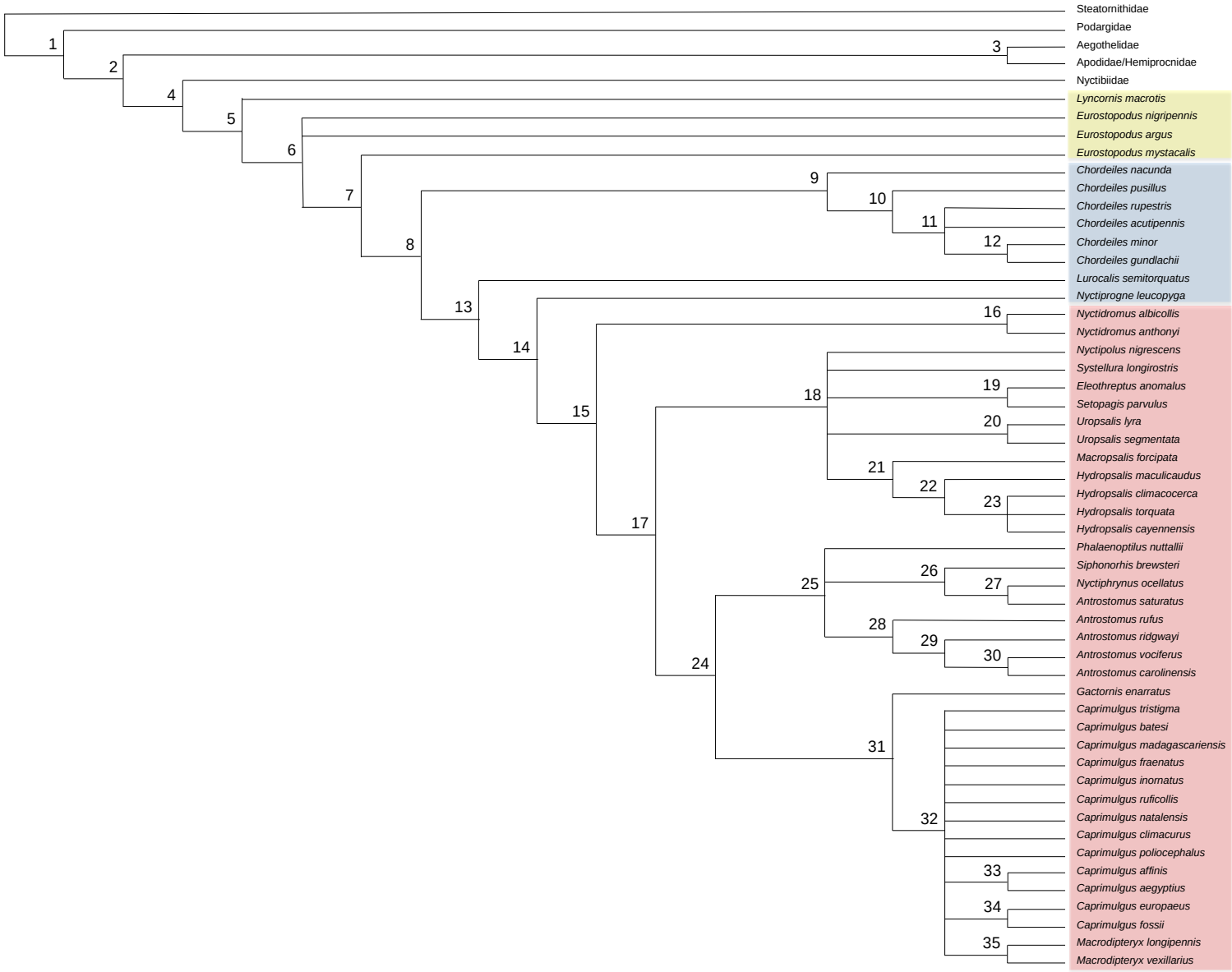


Figura 4. Topologia de consenso estrito de quatro árvores igualmente parcimoniosas da análise filogenética da família Caprimulgidae, com numeração dos clados referidas no texto. Em verde claro a subfamília Eurostopodinae, em azul a subfamília Chordeilinae e em vermelho a subfamília Caprimulginae.

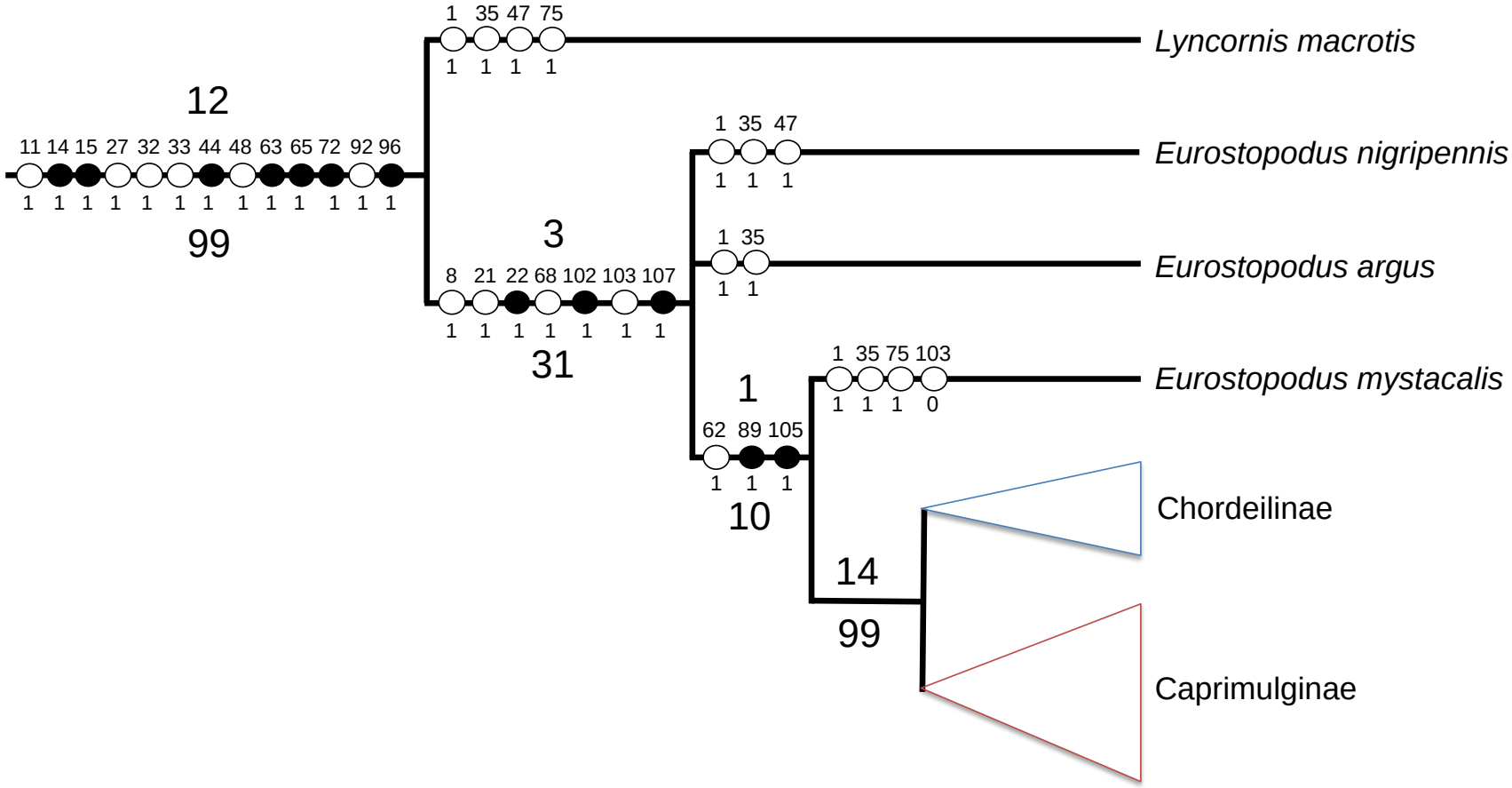


Figura 5. Topologia de consenso estrito de quatro árvores igualmente parcimoniosas da análise filogenética da família Caprimulgidae, com indicação dos valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos). As sinapomorfias dos clados são indicadas como círculos pretos (não-homplásicos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

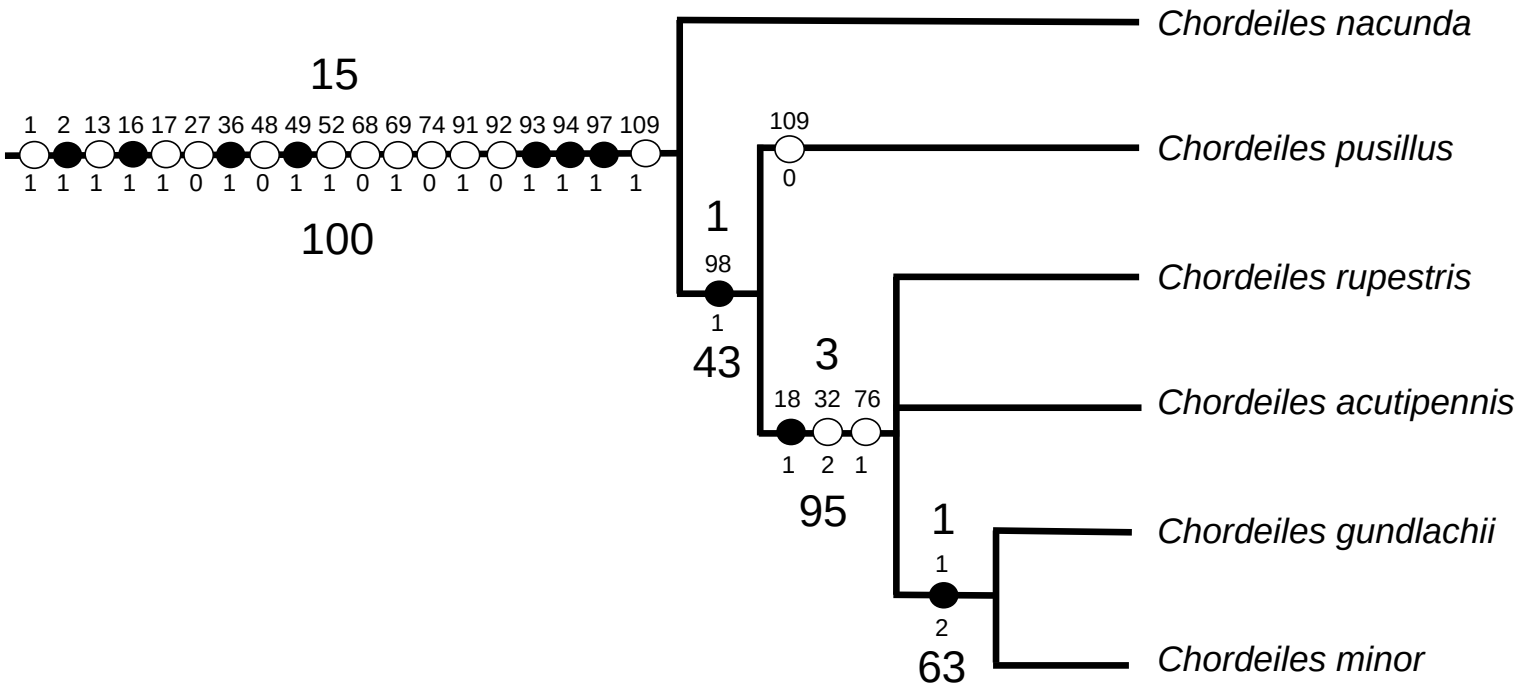


Figura 6. Topologia de consenso estrito da subfamília Chordeilinae, demonstrando a exclusão de *Lurocalis* e *Nyctiprogne* e as relações entre as espécies do gênero *Chordeiles*. São indicados os valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos), bem como das sinapomorfias dos clados como círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

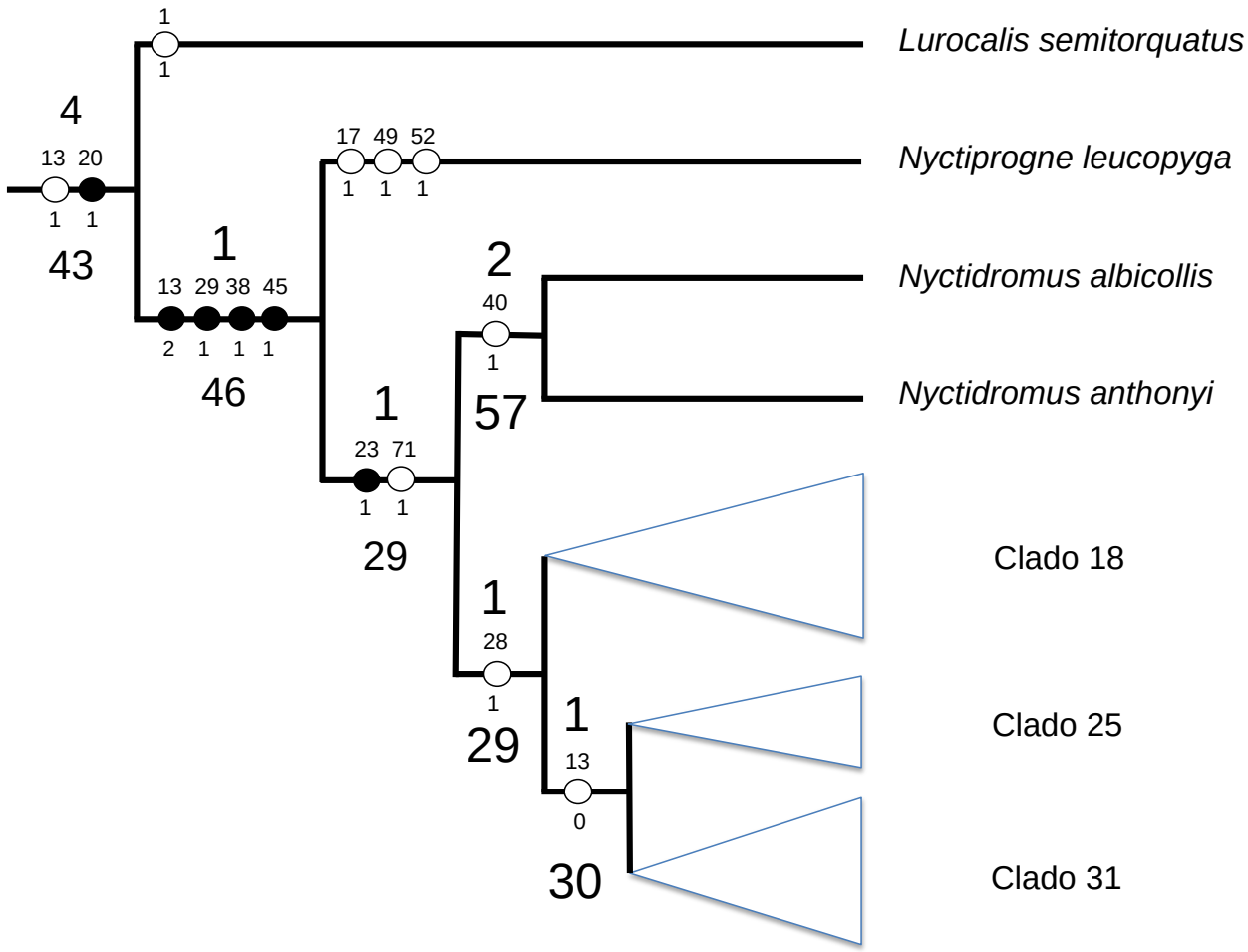


Figura 7. Topologia de consenso estrito da subfamília Caprimulginae, demonstrando a inclusão de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, posicionamento basal do gênero *Nyctidromus* e relacionamento entre os clados demonstrados nas figuras 4-6. São indicados os valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos), bem como das sinapomorfias dos clados como círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

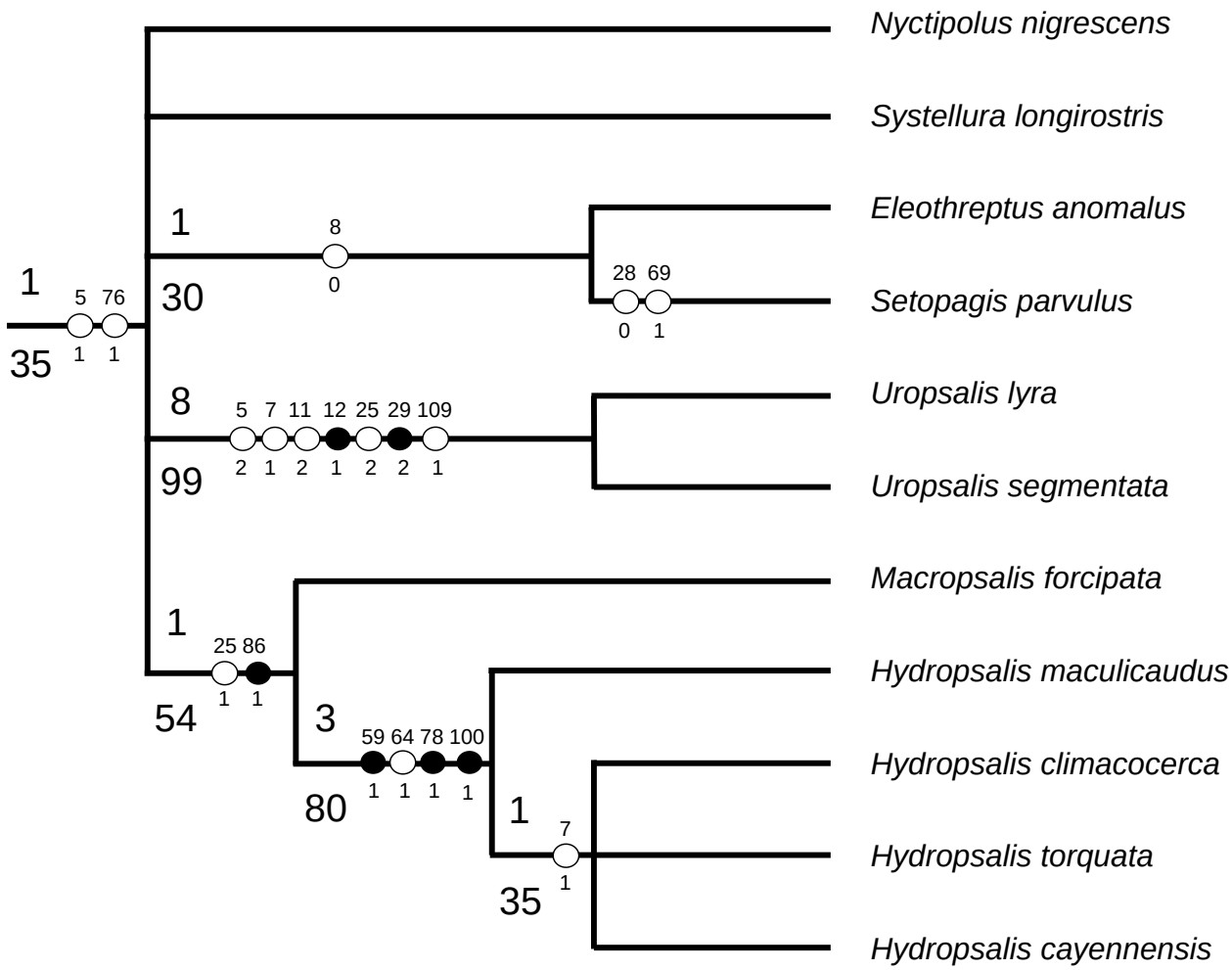


Figura 8. Topologia de consenso estrito do clado 18, indicado nas figuras 4 e 7, demonstrando o relacionamento entre os gêneros *Nyctipolus*, *Systellura*, *Eleothreptus*, *Setopagis*, *Uropsalis*, *Macropsalis* e *Hydropsalis*. São indicados os valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos), bem como das sinapomorfias dos clados como círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

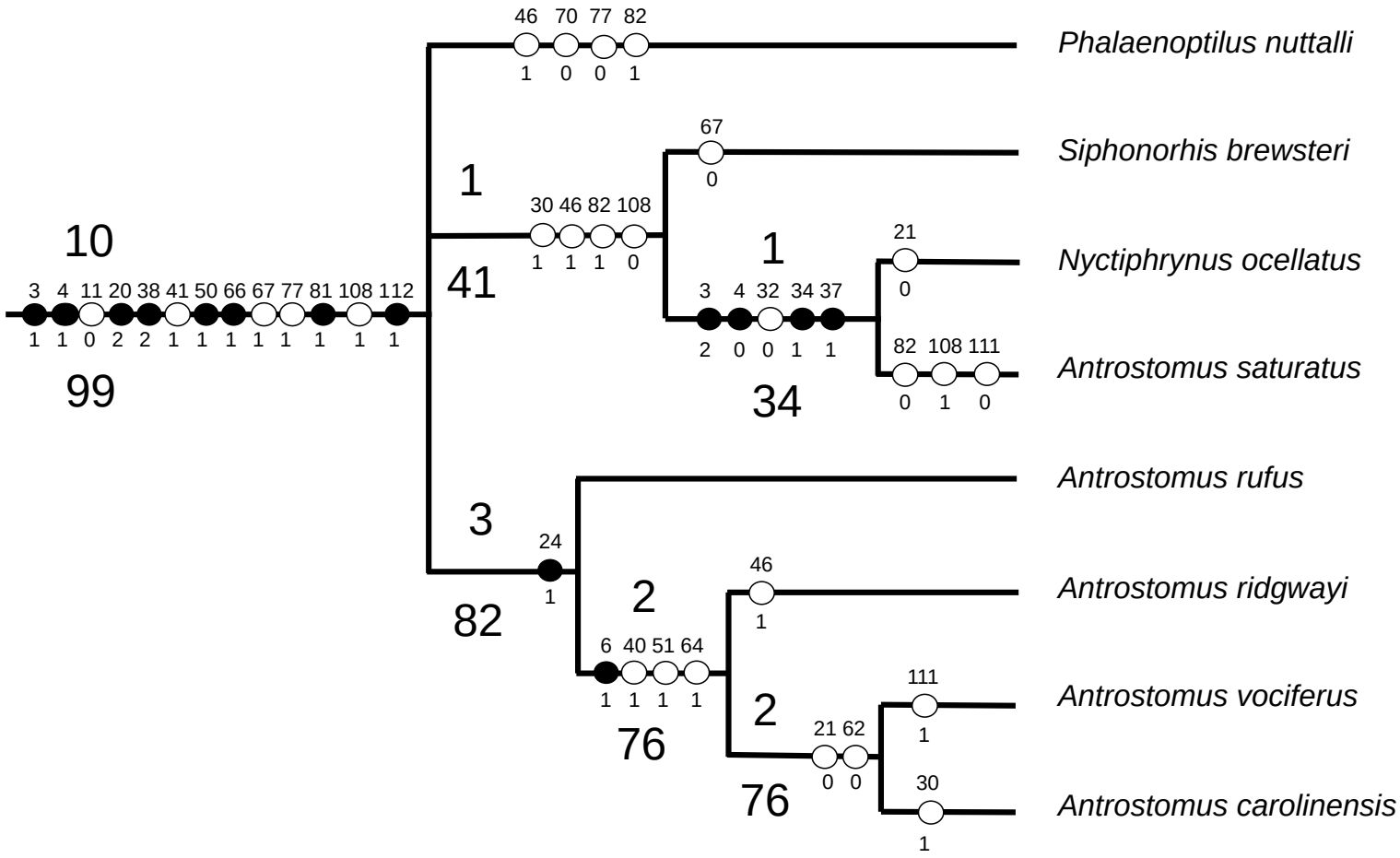


Figura 9. Topologia de consenso estrito do clado 25, conforme indicado nas figuras 4 e 7, demonstrando o relacionamento entre os gêneros *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus*, *Nyctiphrynus* e *Antrostomus*. São indicados os valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos), bem como das sinapomorfias dos clados como círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

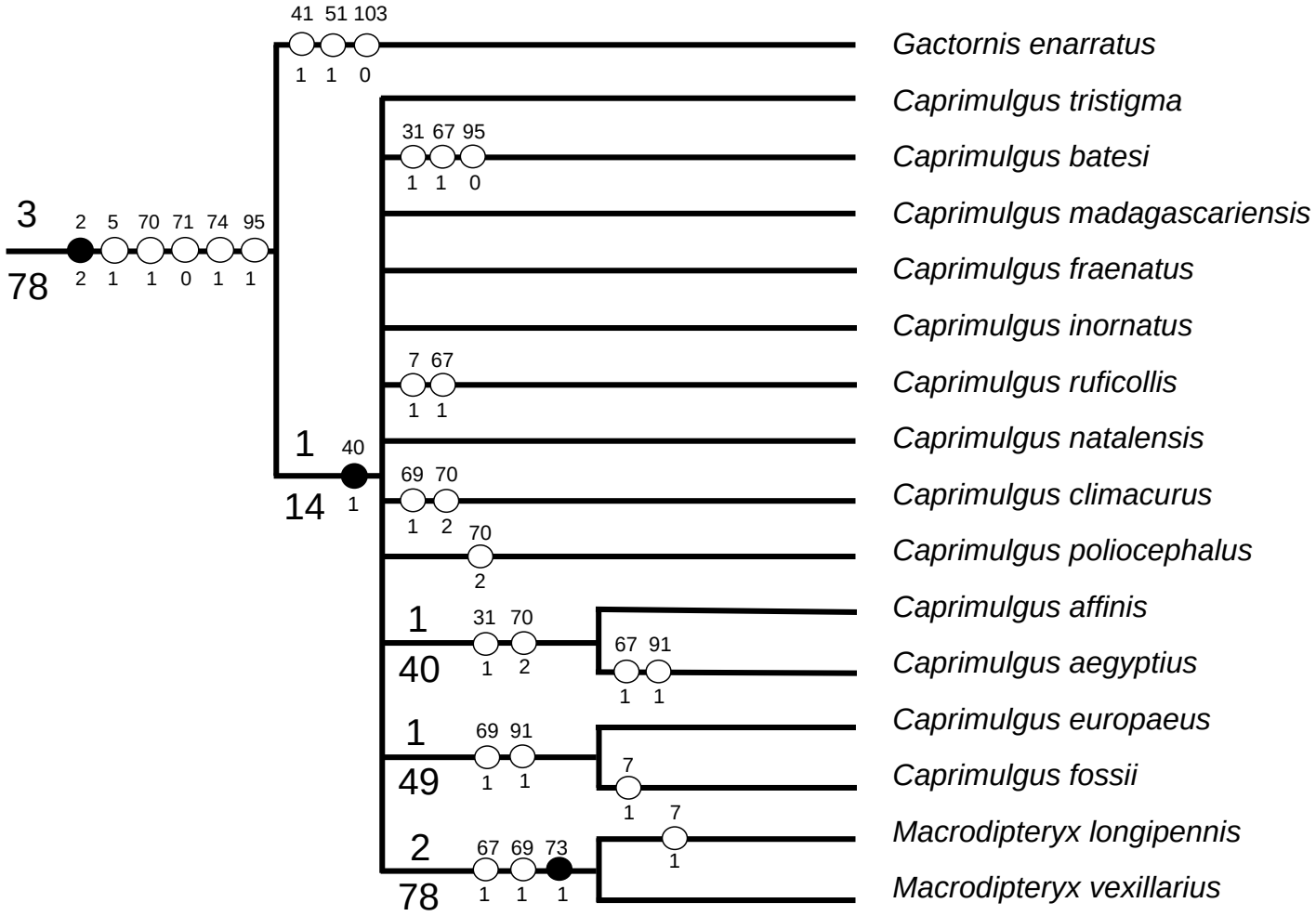


Figura 10. Topologia de consenso estrito do clado 31, conforme indicado nas figuras 4 e 7, demonstrando o relacionamento entre os gêneros *Gactornis*, *Caprimulgus* e *Macrodipteryx*. São indicados os valores de Bootstrap (abaixo dos ramos) e suporte de Bremer (sobre os ramos), bem como das sinapomorfias dos clados como círculos pretos (não-homoplásticos) e brancos (homoplásticas), com o número referente ao caráter (sobre o círculo) e estado do caráter (abaixo do círculo).

3.3.3. Aspectos anatômicos e funcionais

Diversos aspectos do esqueleto de Caprimulgidae são bastante similares ao observado nos representantes da família Nyctibiidae. Particularmente no crânio e mandíbula, essas duas famílias possuem características bastante típicas entre as aves, conforme demonstrado também nos capítulos 1 e 2.

O crânio dos caprimulgídeos apresenta muitos caracteres notáveis, principalmente na configuração e desenvolvimento dos ossos palatinos, da região orbital, maxilar e mandibular. A região frontal nos caprimulgídeos varia bastante com relação à sua largura, sendo particularmente larga nos gêneros *Chordeiles* e *Lurocalis*. O estreitamento da região frontal pode ser um fator importante a espécies predadoras e que se alimentam de insetos em vôo, uma vez que pode haver maior sobreposição dos campos visuais e maior visão binocular, importante condição ao forrageamento. É difícil afirmar se o alargamento da região frontal naqueles gêneros mencionados pode limitar uma possível visão binocular durante forrageamento, particularmente os representantes do gênero *Chordeiles* (em especial *C. minor* e *C. acutipennis*) que forrageiam em vôo com agilidade e distinção, particularmente em períodos crepusculares. De qualquer forma, o forrageamento dos caprimulgídeos, seja em vôos constantes como em *Chordeiles* ou em curtos vôos a partir do solo ou galhos como na maioria das demais espécies, é facilitada por uma grande abertura bucal e importantes adaptações na mandíbula (ver abaixo).

Na região caudal do crânio, observa-se um desenvolvido meato acústico externo, conforme explicitado também no capítulo 1. O meato acústico externo é a abertura externa do ouvido nas aves, e em especial em Caprimulgidae e Nyctibiidae apresenta-se bastante desenvolvido, com sua margem dorsal bastante alta no crânio. É razoável pensar que essa configuração pode estar relacionada aos hábitos noturnos das espécies e que se utilizam muito da vocalização para comunicação.

Uma característica também peculiar em Caprimulgidae são os ossos lacrimais, bastante desenvolvidos e com um prolongamento lateral que contata a região jugal. Nas demais famílias estudadas, os ossos lacrimais são proporcionalmente menos desenvolvidos e até insconspícuos. A conformação e posicionamento do lacrimal em Caprimulgidae, na região anterior da órbita, parece dar um suporte aos olhos avantajados rostralmente, um papel que parece ser desempenhado pelo ossos ectetmóides em Nyctibiidae (ver cap. 2). Os ossos lacrimais foram rostralmente, juntamente com o maxilar, uma fenestra que varia de tamanho entre os caprimulgídeos, uma condição única entre os grupos estudados e sem menção na literatura com relação aos demais grupos de aves. Contudo, é difícil estabelecer uma relação entre forma e função dessa estrutura no crânio dos Caprimulgidae.

Na órbita dos Caprimulgidae, assim como em Nyctibiidae, observa-se o *processus musculi bulbi oculi*, uma estrutura curta e direcionada lateralmente. Essa estrutura foi mencionada como sendo sinapomorfia dessas duas famílias na literatura (Mayr 2002, 2010, Livezey & Zusi 2006), e está realmente ausente em todos os representantes das demais famílias analisadas. Esse processo é local de inserção dos *musculi bulbi oculi*, um complexo de seis músculos (*mm. rectus dorsalis* e *ventralis*, *m. rectus lateralis* e *mm. obliquus dorsalis* e *ventralis*) inseridos na esclera e responsáveis pelo posicionamento e movimento do globo ocular (Baumel & Witmer 1993). O local de origem desses músculos no septo interorbital das demais famílias de Caprimulgiformes, nas quais o globo ocular também é bastante desenvolvido, é incerto, uma vez que não há claramente uma estrutura distinta para tal na região caudal do septo.

É interessante notar a pouca variação na configuração do osso vômer em Caprimulgidae, a exemplo da maioria das aves, mas de forma bastante distinta de Nyctibiidae, na qual aquele osso varia sobremaneira na conformação de sua extremidade rostral. No entanto, algumas espécies - mais notavelmente em *Gactornis enarratus* - apresentam a extremidade rostral do vômer ultrapassando bastante a região dos processos maxilopalatinos. Naquela mesma região do crânio, uma variação interessante observada nos caprimulgídeos é com relação à conformação e posicionamento dos processos maxilopalatinos. Aqueles processos são estruturas curtas que se originam na região maxilar, próximo à região de fusão com o jugal, e são direcionadas caudalmente. Três configurações distintas são observadas nos caprimulgídeos com relação ao posicionamento desses processos: distantes entre si e o vômer totalmente exposto em aspecto ventral; mais próximos entre si e parcialmente cobrindo o osso vômer; e os processos maxilopalatinos se contatando e anquilosando no plano medial. De fato, as configurações dos processos maxilopalatinos nos diversos grupos de aves foi largamente abordado em um estudo de Huxley (1867). Naquela obra, a condição na qual os processos maxilopalatinos não se contatam medialmente é descrita como esquizognatismo, enquanto que a condição na qual se contatam medialmente é descrita como desmognatismo. A descrição formal dessas características foram importantes pelo fato de essas características determinarem, ou não, o fechamento ósseo do palato e da região caudal da abertura nasal. Em Caprimulgidae, essa condição havia sido previamente ilustrada em Shufeldt (1885) e foi mencionada em maiores detalhes por Oberholser (1914) como presente no gênero *Chordeiles*, então incluindo *Chordeiles virginianus* (= *minor*), *C. acutipennis* e *C. rupestris*. Naquele trabalho, o autor menciona tal característica como suficiente para a elevação de uma família, Chordeilidae, para aquelas espécies. Embora não tenha analisado esqueletos dos demais atuais *Chordeiles*, o autor alude que os gêneros *Nannochordeiles* (atualmente *Chordeiles pusillus*), *Podager* (atualmente *Chordeiles*

nacunda) e *Lurocalis* também deveriam ser incluídos naquele grupo (ver mais detalhes abaixo). Com base no observado no presente trabalho, *Chordeiles nacunda* e *C. pusillus* não possuem os maxilopalatinos contatando-se no plano medial e, portanto, não apresentam desmognatismo, da mesma forma que os gêneros *Nyctiprogne* e *Lurocalis*.

Os ossos palatinos não bastante expandidos lateralmente, com variações importantes entre as espécies e úteis à análise filogenética da família. Da mesma forma como mencionado em Nyctibiidae, essa configuração do osso palatino pode estar diretamente relacionada ao desenvolvimento dos olhos, de grande porte e adaptados aos hábitos noturnos e crepusculares, uma vez que sua expansão lateral forma um suporte ventral aos olhos e uma proteção rígida entre a cavidade bucal e a órbita, a qual pode prevenir uma eventual perfuração dos olhos ventralmente por exoesqueletos rígidos de artrópodes que são ingeridos e pressionados contra o palato. Entre as espécies de maior porte (*e.g. Antrostomus carolinensis*, *Caprimulgus batesi*) nas quais a órbita é mais desenvolvida, os ossos palatinos são também mais alongados caudalmente, parecendo indicar que o desenvolvimento desses ossos pode estar relacionado ao tamanho do crânio e da órbita. O grande desenvolvimento dos palatinos em Caprimulgidae já foi mencionada anteriormente em Shufeldt (1885), Sclater (1886a), Oberholser (1914), Mayr (2002), Mayr (2010) e Livezey & Zusi (2006).

Os ossos quadrados, localizados na região caudoventral do crânio, são importantes na cinética craniana por transmitir força à maxila através dos pterigoides e palatinos. Aquele osso em Caprimulgidae apresenta características bastante peculiares, similares aos Nyctibiidae, particularmente com relação ao alongamento de seu côndilo lateral e na ausência do processo orbital do quadrado. O alongamento do côndilo lateral contribui à expansão lateral do crânio como um todo nas duas famílias, e consequente à expansão lateral dos ramos mandibulares que se articulam ao quadrado, permitindo uma larga abertura bucal. A abertura bucal nos caprimulgídeos é bastante peculiar devido às adaptações observadas na mandíbula, de forma bastante similar aos nyctibiídeos. A presença de articulações intra-mandibulares e um curto rostro mandibular conferem uma maior flexibilidade e elasticidade aos ramos mandibulares e permitem que a mandíbula se expanda em duas dimensões, importantes ao forrageamento dessas espécies. Tais características na mandíbula de Caprimulgidae já foram mencionadas em detalhe nos trabalhos pioneiros de Bühler (1970, 1981) e também em Mayr (2010) e Livezey & Zusi (2006). A osteologia pós-craniana em Caprimulgidae apresenta características comuns às aves em geral, com variações menores se comparada à osteologia craniana.

3.4.4. Aspectos sistemáticos

A osteologia dos caprimulgídeos se apresentou como uma importante fonte de caracteres para a análise filogenética para o estabelecimento das relações entre os gêneros, e em algumas situações fornecendo evidências para o relacionamento entre algumas espécies. Alguns grupos e posicionamentos apresentaram alto suporte, particularmente a posição basal de *Lyncornis*, o alto suporte aos gênero *Chordeiles* e *Hydropsalis* e o clado composto pelos gêneros norte e centro-americanas *Antrostomus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus* e *Nyctiphrynus*. Por outro lado, em algumas situações a osteologia não se mostrou efetiva para estabelecer um relacionamento com alto suporte entre alguns grupos, conforme observado dentro do gênero *Caprimulgus*.

Eurostopodus e *Lyncornis*

Alguns trabalhos recentes têm demonstrado os gêneros *Eurostopodus* e *Lyncornis* como basais dentro de Caprimulgidae, sendo sucessivamente irmãos de clados compostos pelas demais espécies (Barrowclough *et al*. 2006, Larsen *et al*. 2006, Han *et al.* 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014), sendo então aqueles gêneros incluídos por alguns autores na subfamília Eurostopodinae (Schodde & Mason 1997, Cleere 2010). Alguns estudos inclusive adotaram uma classificação daqueles gêneros em uma família à parte, Eurostopodidae, tal como os estudos de Sibley *et al*. (1986, 1988) e Sibley & Ahlquist (1990) com base em dados de hibridização de DNA. No presente trabalho, observou-se o claro posicionamento basal daqueles gêneros na família pela presença de diversos caracteres plesiomórficos, particularmente em *Lyncornis macrotis*, o qual aparece como basal e irmão de todos os demais caprimulgídeos. Esse resultado corrobora parcialmente os trabalhos anteriores baseados em dados moleculares (*e.g*. Han *et al.* 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014) no que se refere à posição basal dentro da família; no entanto, difere pelo fato de a morfologia demonstrar *Lyncornis* claramente como mais basal em relação a *Eurostopodus*. Dessa forma, tanto o presente trabalho como os trabalhos moleculares prévios desaprovam a existência da subfamília Eurostopodinae como sugerida na literatura, um grupo parafilético incluindo *Eurostopodus* e *Lyncornis*.

Embora os trabalhos moleculares recuperem o monofiletismo de *Eurostopodus*, com *E. argus* como grupo irmão de *E. mystacalis* (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014), no presente trabalho aquela última espécie se apresenta como mais próxima dos demais caprimulgídeos do que do seus congêneres. No entanto, devido ao baixo suporte observado nesses ramos, e à existência de caracteres homoplásticos presentes entre os *Eurostopodus* analisados, esse padrão de relacionamento obtido deve ser interpretado com cautela. Além disso, tanto o presente trabalho como os estudos moleculares prévios não incluíram todas as

espécies de *Eurostopodus*, devido à raridade de material osteológico e tecidos desse táxon em coleções e museus. Dessa forma, as relações filogenéticas em *Eurostopodus* devem ainda ser melhor investigadas.

"Chordeilinae" e o gênero *Chordeiles*

O presente trabalho indicou o monofiletismo do gênero *Chordeiles* com alto suporte, distante de *Lurocalis* e *Nyctiprogne.* Historicamente estes dois últimos gêneros têm sido considerados proximamente relacionados de *Chordeiles* e incluídos na subfamília Chordeilinae (Oberholser 1914, Cleere 1998, 1999, Holyoak 2001, Cleere 2010). Portanto, os dados morfológicos refutam a hipótese de monofiletismo da subfamília Chordeilinae como tradicionalmente reconhecida.

Diversos caracteres sustentam o clado composto por pelas seis espécies de *Chordeiles*, com um alto suporte à posição basal de *C. nacunda* e *C. pusillus*. O relacionamento entre as demais espécies é relativamente incerto, com uma maior evidência ao relacionamento entre *C. minor* e *C. gundlachii.* De fato, estas duas espécies são indubitavelmente mais próximas entre si do que a demais, sendo a ultima considerada subespécie da primeira por muitos anos e diferindo basicamente pelo menor porte corporal e principalmente vocalização (Cleere 1999, 2010).

Os resultados obtidos pela osteologia em *Chordeiles* corroboram em grande extensão os resultados obtidos por estudos moleculares prévios (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014). Naqueles trabalhos, aquele gênero forma um grupo monofilético, distante de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, e com alto suporte à posição basal de *C. pusillus* e *C. nacunda*. Contudo, diferentemente do obtido pela análise dos dados osteológicos que demonstram *C. nacunda* como mais basal em relação aos demais, os trabalhos moleculares encontram grande suporte a um clado basal composto por *C. nacunda* e *C. pusillus* (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014, M. Braun, *com. pess*.).

Devido ao padrão de relacionamento obtido pelos trabalhos prévios, com *C. nacunda* e *C. pusillus* como grupos irmãos basais em relação aos demais, *C. nacunda*, que até então era incluída no gênero monotípico *Podager*, foi transferida para *Chordeiles* com o objetivo de recuperar o monofiletismo deste gênero (Han *et al*. 2010, Remsen *et al*. 2014). Por outro lado, com base em resultados e padrões similares, Sigurdsson & Cracraft (2014) sugerem a inclusão daquelas duas espécies em *Podager* e a retenção das demais em *Chordeiles*. Devido à diversidade osteológica dentro desse grupo, aliado às distinções morfológicas notáveis entre *C. nacunda* e *C. pusillus*, este segundo arranjo parece bastante controverso, uma vez que deixa o gênero *Podager* basicamente sem uma diagnose morfológica clara. Com base nos resultados

obtidos neste trabalho, a reinclusão de *C. nacunda* em *Podager* ainda confere monofiletismo ao gênero *Chordeiles*. No entanto, devido ao baixo suporte para o posicionamento de *C. nacunda* como basal e em vista da diversidade osteológica observada entre as duas espécies, aliada às notáveis variações morfológicas, faz-se mister a reinclusão de *C. nacunda* em *Podager* e a revalidação do gênero monotípico *Nannochordeiles*, descrito por Hartert (1896) para abrigar *C. pusillus*. Dessa forma, além de reconhecer as relações filogenéticas das espécies e o monofiletismo dos grupos, esse rearranjo confere diagnose mais evidente a cada um dos gêneros que compõem o clado. *Nannochordeiles* foi descrito basicamente com base em morfologia das penas primárias das asas, as quais diferem entre *C. pusillus* e os demais *Chordeiles*; Contudo, diversas outras características de plumagem diferem *C. pusillus* dos demais *Chordeiles*, tais como a notável extremidade terminal clara nas penas secundárias e terciárias formando uma banda terminal longitudinal nas asas. Além disso, *C. pusillus* é o único membro do clado que apresenta vocalização multissilábica relativamente estereotipada, mesmo considerando-se a alta variação vocal entre diferentes populações (*obs. pess*.), comparativamente às demais espécies que possuem vocalizações monossilábicas. Embora haja argumentos contra gêneros monotípicos, uma revisão taxonômica detalhada de *C. pusillus* poderá elevar alguns táxons a nível de espécie, dada a alta variação vocal e morfológica observada, tornando-o politípico no futuro.

A reinclusão de *C. nacunda* em *Podager* apresenta, ainda, um desdobramento nomenclatural. O nome *Chordeiles nacunda coryi* foi proposto como um nome em substituição a *C. nacunda minor*, uma subespécie de distribuição no norte da América do Sul e o cujo nome se tornou um homônimo secundário de *C. minor* após a inclusão de *P. nacunda* em *Chordeiles* (Agne & Pacheco 2011). Dessa forma, seguindo a reinclusão de *C. nacunda* em *Podager*, *P. nacunda coryi* torna-se um sinônimo júnior de *P. nacunda minor.*

"Caprimulginae" e os gêneros *Lurocalis* e *Nyctiprogne*

A subfamília Caprimulginae, como tradicionalmente reconhecida, não foi recuperada nesse trabalho devido à inclusão de *Lurocalis* e *Nyctiprogne*, historicamente consideradas próximas de *Chordeiles* (Cleere 1998, 1999). Estes dois gêneros e *Nyctidromus* são sucessivamente irmãos das demais espécies de "Caprimulginae", as quais estão incluídas em três grandes clados (ver abaixo).

A inclusão de *Lurocalis* e *Nyctiprogne* como basais nesse grupo se deve, em parte, à existência de caracteres plesiomórficos nesses gêneros, homoplásticos com o gênero *Chordeiles* e distintos das demais espécies. A exclusão desses gêneros da subfamília Chordeilinae foi indicada também pelos trabalhos moleculares prévios (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft

2014). De fato, as similaridades morfológicas e comportamentais entre *Nyctiprogne* e os "Caprimulginae" já haviam sido previamente aludidas com propriedade por Whitney *et al*. (1994).

O gênero *Nyctidromus* foi recuperado como monofilético, incluindo *N. albicollis* e *N. anthonyi*, conforme reconhecido atualmente (Remsen *et al*. 2014). *Nyctidromus anthonyi* foi historicamente incluído no gênero *Caprimulgus* e por muito tempo considerada como subespécie de *Setopagis parvulus*, sendo reconhecida como espécie plena pela distinta plumagem e vocalização (Schwartz 1968, Robbins *et al*. 1994). Estas duas espécies apresentam uma osteologia bastante similar, corroborando a inclusão de *C. anthonyi* em *Nyctidromus*.

Hydropsalis e gêneros relacionados

Um clado composto pelos gêneros sul-americanos, *Nyctipolus*, *Eleothreptus*, *Setopagis*, *Systellura*, *Uropsalis*, *Macropsalis* e *Hydropsalis*, as quais foram incluídas no gênero *Hydropsalis* por Han *et al*. (2010). A resolução dentro desse clado, com relação ao relacionamento entre os gêneros, apresenta baixo suporte, embora alguma evidência ao relacionamento entre *Macropsalis* e *Hydropsalis* exista, corroborando os trabalhos moleculares prévios. Cleere (2010) inclui as espécies de *Uropsalis* em *Macropsalis* com base no extremo alongamento das retrizes desses dois gêneros; no entanto, tal arranjo não foi recuperado em trabalhos moleculares e no presente estudo.

Um alto suporte existe ao gênero *Hydropsalis* (*sensu* Remsen *et al*. 2014), composto por *H. maculicaudus*, *H. cayennensis*, *H. torquata* e *H. climacocerca*. As duas primeiras foram historicamente incluídas em *Caprimulgus* e sua relação com *Hydropsalis* foi inicialmente proposta por dados moleculares (Han *et al*. 2010). *Hydropsalis cayennensis* e *H. maculicaudus* apresentam ainda uma nítida similaridade vocal, o que pode sugerir um relacionamento próximo entre elas.

Infelizmente alguns táxons não puderam ser amostrados devido à falta de material completo, tais como *Eleothreptus candicans*, *Nyctipolus hirundinaceus*, *Setopagis heterurus* e *Setopagis maculosus*. Contudo, a inclusão destas espécies nos seus respectivos gêneros conforme reconhecido atualmente (*sensu* Remsen *et al*. 2014) parece ser razoável e ter uma sustentação molecular e morfológica (Cleere 2002, Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014, Costa *et al. subm*.).

Antrostomus, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus* e *Nyctiphrynus*

Um clado que apresentou um alto suporte foi aquele composto pelos gêneros *Antrostomus*, *Siphonorhis*, *Phalaenoptilus* e *Nyctiphrynus*, grupo irmão do clado composto por espécies do velho mundo. Embora dentro do clado as relações entre os gêneros não tenham apresentado boa resolução e suporte, há evidências para o relacionamento próximo entre *Siphonorhis* e *Nyctiphrynus*, além do parafiletismo de *Antrostomus*, como recentemente reconhecido. *Antrostomus saturatus* se mostrou mais próximo de *Nyctiphrynus ocellatus* do que dos demais congêneres, e deve, como base nesses dados, ser transferido ao gênero *Nyctiphrynus*. De certa forma, a plumagem de *A. saturatus* se apresenta distinta das demais pelo padrão mais uniforme, sem distinções de coloração da face, topo da cabeça, manchas nas escapulares e sem colar nucal. Apesar do tom mais acastanhado, essa plumagem uniforme se assemelha com alguma extensão a plumagem de *Nyctiphrynus rosenbergi*. Por outro lado, os estudos moleculares prévios apresentam bom suporte à inclusão de *A. saturatus* em *Antrostomus*, distante de *Nyctiphrynus* e próximo de *A. vociferus* e *A. arizonae* (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014), como parecia ser sugerido pelos padrões similares de vocalização. O relacionamento próximo de *A. vociferus* e *A. carolinensis*, obtido pelos dados morfológicos, contrasta também com aqueles estudos, nos quais as espécies não são proximamente relacionadas.

Gactornis, *Caprimulgus* e *Macrodipteryx*

Algum suporte existe ao clado composto pelos gêneros *Gactornis*, *Caprimulgus* e *Macrodipteryx*, sendo o primeiro gênero irmão dos demais. Dentro do clado que inclui *Caprimulgus* e *Macrodipteryx* há muito pouca resolução, com uma grande politomia entre as espécies de *Caprimulgus*, embora algum suporte exista ao gênero *Macrodipteryx*. No entanto, o posicionamento e relacionamento deste último dentro do clado é incerto, e futuros estudos podem indicar a necessidade de sua inclusão em *Caprimulgus*, ou revalidação de outros gêneros dentro desse grande grupo.

Gactornis enarratus, basal dentro desse clado, apresenta distinto posicionamento nos estudos moleculares, representando um ramo basal a todos os demais caprimulgídeos, exceto *Eurostopodus* e *Lyncornis* (Han *et al*. 2010, Sigurdsson & Cracraft 2014). Nenhum caráter morfológico claramente indicou que tal posicionamento seria razoável, exceto por caracteres autapomórficos bastante distintos, tais como o extremo alongamento rostral do osso vômer, sem paralelo entre os caprimulgídeos, e a redução extrema dos ossos nasais, os quais são restritos somente aos ramos laterais, o que proporciona uma abertura nasal bastante larga, caracteres que

podem indicar que esse táxon representa uma linhagem bastante antiga. No entanto, não há evidências morfológicas que possam sustentar a hipótese de que esta espécie represente uma linhagem basal dentro da família.

3.5. Conclusões

- A osteologia se mostrou uma importante fonte de dados para a análise filogenética da família;

- As subfamílias Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae, conforme tradicionalmente reconhecidas, não formam grupos monofiléticos;

- Há um bom suporte à existência de quatro clados dentro da família, um incluindo o gênero *Chordeiles*; um composto por espécies sul-americanas; um por espécies norte, centro e sul-americanas; e outro por espécies do velho mundo;

- Os gêneros *Lurocalis* e *Nyctiprogne* não são proximamente relacionadas ao gênero *Chordeiles*, e sim incluídas na subfamília Caprimulginae;

- Com base nos resultados, faz-se necessária a revalidação de dois gênero (*Nannochordeiles* Hartert 1896 e Podager Wagler 1832) e a transferência de *Antrostomus saturatus* ao gênero *Nyctiphrynus.*

3.6. Nova proposta de classificação

Ordem **Caprimulgiformes** Ridgway, 1881

Família **Caprimulgidae** Vigors, 1825

Incertae sedis

Lyncornis Gould, 1838

Lyncornis macrotis (Vigors, 1831)

Eurostopodus Gould, 1838

Eurostopodus argus Hartert, 1892

Eurostopodus nigripennis Ramsay, 1882

Eurostopodus mystacalis (Temminck, 1826)

Subfamília **Chordeilinae**

Podager Wagler, 1832

Podager nacunda (Vieillot, 1817)

Nannochordeiles Hartert, 1896

Nannochordeiles pusillus (Gould, 1861)

Chordeiles Swainson, 1832

Chordeiles minor (Forster, 1771)

Chordeiles gundlachii Lawrence 1856

Chordeiles rupestris (Spix, 1825)

Chordeiles acutipennis (Hermann, 1783)

Subfamília **Caprimulginae**

Lurocalis Cassin 1851

Lurocalis semitorquatus (Gmelin, 1789)

Nyctiprogne Bonaparte 1857

Nyctiprogne leucopyga (Spix, 1825)

Nyctidromus Gould, 1838

Nyctidromus albicollis (Gmelin, 1789)

Nyctidromus anthonyi (Chapman, 1923)

Nyctipolus Ridgway, 1912

Nyctipolus nigrescens (Cabanis, 1848)

Setopagis Ridgway, 1912

Setopagis parvulus (Gould, 1837)

Eleothreptus Gray, 1840

Eleothreptus anomalus (Gould, 1838)

Systellura Ridgway, 1912

Systellura longirostris (Bonaparte, 1825)

Uropsalis Miller, 1915

Uropsalis lyra (Bonaparte, 1850)

Uropsalis segmentata (Cassin, 1849)

Macropsalis Sclater, 1866

Macropsalis forcipata (Nitzsch, 1840)

Hydropsalis Wagner, 1832

Hydropsalis climacocerca (Tschudi, 1844)

Hydropsalis torquata (Gmelin, 1789)

Hydropsalis cayennensis (Gmelin, 1789)

Hydropsalis maculicaudus (Lawrence, 1862)

Phalaenoptilus Ridgway, 1880

Phalaenoptilus nuttallii (Audubon, 1844)

Siphonorhis Sclater, 1861

Siphonorhis brewsteri (Chapman, 1917)

Nyctiphrynus Bonaparte 1857

Nyctiphrynus ocellatus (Tschudi, 1844)

Nyctiphrynus saturatus (Salvin, 1870)

Antrostomus Bonaparte 1838

Antrostomus rufus (Boddaert, 1783)

Antrostomus ridgwayi Nelson, 1897

Antrostomus vociferus (Wilson, 1812)

Antrostomus carolinensis (Gmelin, 1789)

Gactornis Han, Robbins & Braun 2010

Gactornis enarratus Gray, 1871

Caprimulgus Linnaeus, 1758

Caprimulgus tristigma Rüppel, 1835

Caprimulgus batesi Sharpe, 1906

Caprimulgus madagascariensis Sganzin, 1840

Caprimulgus fraenatus Salvadori, 1884

Caprimulgus inornatus Heuglin, 1869

Caprimulgus ruficollis Temminck, 1820

Caprimulgus natalensis Smith, 1845

Caprimulgus climacurus Vieillot 1825

Caprimulgus poliocephalus Rüppel, 1835

Caprimulgus affinis Horsfield, 1821

Caprimulgus aegyptius Lichtenstein, 1823

Caprimulgus europaeus Linnaeus, 1758

Caprimulgus fossii Hartlaub, 1857

Macrodypteryx Swainson, 1837

Macrodipteryx longipennis (Shaw, 1796*)*

Macrodipteryx vexillarius (Gould, 1838)

Discussão Geral e Conclusões

Conforme apresentado no capítulo 1, as aves Caprimulgiformes apresentam notável variação osteológica entre as famílias que a compõem, e a análise de 120 caracteres indicou um alto suporte ao parafiletismo dessa ordem devido ao relacionamento próximo de algumas famílias, particularmente Aegothelidae, com as aves Apodiformes. Esse resultado corrobora a maioria dos estudos recentes que trataram das relações sistemáticas dentro dessa ordem (Mayr 2002, Fidler *et al*. 2004, Fain & Houde 2004, Barrowclough *et al.* 2006, Ericson *et al*. 2006, Livezey & Zusi 2006, Hackett *et al*. 2008, Braun & Huddleston 2009, Mayr 2010). Diversos caracteres cranianos e pós-cranianos sustentam o clado composto pelas famílias Nyctibiidae, Caprimulgidae, Aegothelidae e os Apodiformes e, embora já aventado por estudos morfológicos prévios (Mayr 2002, 2010), o parafiletismo da ordem é demonstrado no presente estudo com suporte morfológico sem precedentes na literatura.

As famílias Steatornithidae e Podargidae são bastante distintas morfologicamente das demais, apresentando diversos caracteres plesiomórficos encontrados em demais ordens de aves (*e.g.* abertura nasal ossificada, maxila longa, presença de um longo processo orbital do quadrado), havendo algum suporte ao relacionamento mais próximo de Podargidae com as demais famílias. Já o relacionamento entre as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae apresenta alto suporte nesse estudo, corroborando trabalhos anteriores (Mayr 2002, Livezey & Zusi 2006, Mayr 2010) e em discordância com estudos moleculares que indicam Nyctibiidae formando um clado com Steatornithidae (*e.g*. Hackett *et al.* 2008). Com base nos dados osteológicos, nenhum suporte existe ao relacionamento àquelas duas famílias. Entre os diversos caracteres apomórficos que sustentam o relacionamento entre os nyctibiídeos e caprimulgídeos, muitos estão no crânio e mandíbula, tais como caracteres do septo interobital, região occipital, palatino, maxilar e do osso quadrado, presença de articulações intraramais na mandíbula, entre outros.

Embora fora do escopo deste estudo, os dados revelaram um importante padrão de relacionamento entre as famílias da ordem Apodiformes. Dentro daquela ordem, um alto suporte existe para o clado composto pelas famílias Apodidae (andorinhões) e Trochilidae (beija-flores), corroborando o estudo de Livezey & Zusi (2006) e em discordância com todos os demais estudos, os quais indicam que Apodidae e Hemiprocnidae são mais proximamente relacionadas. De fato, essas duas famílias apresentam uma alta similaridade de plumagem e também osteológica; no entanto, diversos caracteres sustentam o relacionamento entre Apodidae e Trochilidae.

A osteologia se mostrou uma importante fonte de caracteres também dentro das famílias

Nyctibiidae e Caprimulgidae. Com relação à primeira família, os caracteres demonstraram haver alto suporte à inclusão de *Paraprefica*, um gênero fóssil encontrado na Alemanha, na família Nyctibiidae, indicando que a distribuição pretérita dessa família é mais ampla que a atual. As distinções morfológicas, bem como a disjunção espacial e temporal entre *Paraprefica* e as espécies atuais, são suficientes para a divisão da família em duas subfamílias, Parapreficinae e Nyctibiinae. Com relação às espécies atuais, há um alto suporte à posição basal de *Nyctibius bracteatus*, corroborando estudos moleculares (Mariaux & Braun 1996, Brumfield *et al*. 1997, Braun & Huddleston 2009). Aquela espécie apresenta diversos caracteres bastante distintos das demais espécies (Cohn-Haft 1999), e sua posição basal na família corroborada tanto por dados moleculares como por este estudo indica que a espécie deva ser incluída em um gênero à parte das demais. O clado composto pelas demais espécies apresenta um razoável suporte à posição basal de *N. leucopterus*, grupo-irmão do clado composto pelas demais espécies, no qual há um baixo suporte ao clado composto por *N. grandis* e *N. aethereus*. O relacionamento entre as espécies desse clado corrobora em parte os estudos de Mariaux & Braun (1996) e Brumfield *et al*. (1997), mas refuta a proposta de relacionamento apresentada por Braun & Huddleston (2009), a qual apresenta *N. grandis* como basal em relação às demais espécies, exceto *N. bracteatus*.

Com relação à família Caprimulgidae, a osteologia demonstrou o parafiletismo das subfamílias Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae, conforme reconhecidas atualmente, a exemplo do demonstrado por Han *et al*. (2010) e Sigurdsson & Cracraft (2014). Algum suporte existe também ao parafiletismo do gênero *Eurostopodus*. Com relação à subfamília Chordeilinae, alto suporte existe ao clado composto pelas espécies do gênero *Chordeiles* e à exclusão de *Nyctiprogne* e *Lurocalis* daquele grupo. Aqueles dois gêneros são basais dentro de um clado que inclui todas demais espécies (exceto *Eurostopodus*, *Lyncornis* e *Chordeiles*). Dentro desse clado, há um relativo suporte a três grupos distintos, conforme explicitado no capítulo 3. No entanto, dentro desses clados, pouco suporte existe entre as espécies.

De maneira geral e com base no exposto, conclui-se que:

- A osteologia se mostrou altamente informativa para a elucidação do relacionamento filogenético entre as famílias das ordens Caprimulgiformes e Apodiformes;
- Diversos caracteres apomórficos sustentam o relacionamento das famílias Nyctibiidae, Caprimulgidae e Aegothelidae com os representantes da ordem Apodiformes;
- Um alto suporte morfológico existe ao clado composto pelas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae, em contraste aos estudos moleculares;
- As variações osteológicas interespecíficas em Nyctibiidae indicam fortemente a necessidade

de uma revisão sistemática e do reconhecimento de gêneros distintos dentro da família;

- As variações osteológicas interespecíficas em Caprimulgidae foram importantes ao reconhecimento de diversos grupos dentro da família e do relacionamento entre muitos gêneros, bem como indicaram a necessidade da revalidação de alguns nomes genéricos.

Resumo (Geral)

As aves Caprimulgiformes formam um grupo bastante heterogêneo morfologicamente, a despeito da superficial similaridade de plumagem e dos hábitos noturnos. A maioria das hipóteses filogenéticas atuais são incongruentes entre si quanto ao relacionamento entre as famílias que compõem a ordem, exceto quanto ao posicionamento da família Aegothelidae, considerada mais próxima da ordem Apodiformes. Devido aos conflitos entre os estudos sistemáticos dessa ordem, e do aventado relacionamento próximo de alguns de seus representantes com a ordem Apodiformes, os objetivos desse estudo foram propor uma hipótese filogenética para as ordens Caprimulgiformes e Apodiformes com base em 120 caracteres osteológicos, utilizando-se representantes das ordens Psittaciformes, Strigiformes, Coraciiformes e Trogoniformes como grupos-externos na análise. Uma única árvore mais parcimoniosa demonstrou Steatornithidae e Podargidae como sucessivamente basais dentro da ordem, irmãs das demais famílias; um alto suporte ao clado composto pelas famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae; e o relacionamento da família Aegothelidae com os Apodiformes, indicando o parafiletismo da ordem. A variação osteológica dentro das famílias é bastante notável, e importante fonte de caracteres para análises filogenéticas. Dessa forma, são propostas hipóteses filogenéticas para as famílias Nyctibiidae (incluindo fósseis) e Caprimulgidae, com base em 37 e 112 caracteres ostelógicos, respectivamente. Com relação à primeira família, o padrão de relacionamento encontrado corrobora em parte os estudos moleculares prévios, particularmente quanto à posição basal de *N. bracteatus*. A variação osteológica entre as espécies daquela família indica que a atual sistemática da família, na qual todas as espécies são incluídas no gênero *Nyctibius*, deve ser revista. Com relação à família Caprimulgidae, a hipótese filogenética baseada na nos caracteres osteológicos demonstrou: o parafiletismo das subfamílias tradicionalmente reconhecidas (Eurostopodinae, Chordeilinae e Caprimulginae); a posição basal dos gêneros *Lyncornis* e *Eurostopodus* (com baixo suporte ao parafiletismo desse último); um alto suporte ao gênero *Chordeiles* e indicação da revalidação dos gêneros *Podager* e *Nannochordeiles*; a posição basal de *Nyctiprogne*, *Lurocalis* e *Nyctidromus*, sucessivamente irmãs das demais espécies; e a existência de três clados, sendo um composto por espécies sul-americanas; um por espécies sul-, centro- e norte-americanas; e outro por espécies do velho mundo. Esses resultados corroboram em parte os estudos moleculares prévios e reforçam a importância da osteologia para o estabelecimento das relações filogenéticas nessa família, assim como o observado para a família Nyctibiidae e entre as famílias que compõem a ordem Caprimulgiformes.

Abstract

The avian order Caprimulgiformes is a morphologically heterogenous group, in spite of their superficial resemblance and common nocturnal habits. The majority of the recent phylogenetic hypotheses are incongruent regarding the relationships among the families that compose the order, except regarding the position of Aegothelidae, which is considered more close related to the Apodiformes than to the remaining Caprimulgiformes. Due to the conflicts among recent studies, and the relationship of this order with the Apodiform birds, the main goal of this study was to propose a phylogenetic hypothesis of the Apodiform and Caprimulgiform families based on 120 osteological characters, with representatives of the orders Psittaciformes, Strigiformes, Coraciiformes and Trogoniformes as outgroups. A single most parsimonious tree revealed: Steatornithidae and Podargidae as basal taxons, nested at the base of the clade including all caprimulgiform and apodiform families; a strong support to a clade including Nyctibiidae and Caprimulgidae; and the close link of Aegothelidae to the Apodiform families, reinforcing the paraphyly of the order as mentioned in the literature but with an unprecedent morphological support. The remarkable variation among families strongly suggests the elevation of all families to the ordinal level. The noteworthy osteological variation observed within the families is also an important source of data to shed some light on the relationships among genera and species. Therefore, I propose the first phylogenetic hypotheses for the families Nyctibiidae (including fossils) and Caprimulgidae based on 37 and 112 osteological characters, respectively. Regarding Nyctibiidae, the relationships among species corroborate to some extent the previous molecular studies, mainly concerning the basal position of *N. bracteatus*, and suggest that the current systematics of the family, in which all species are included in the single genus *Nyctibius*, must be reviewed. Regarding the family Caprimulgidae, the data revealed: the paraphyly of the traditionally recognized subfamilies (Eurostopodinae, Chordeilinae and Caprimulginae); the basal position of the genera *Lyncornis* and *Eurostopodus* (with a weak support for the paraphyly of the latter); a strong support to the genus *Chordeiles* and the need for revalidation of *Podager* and *Nannochordeiles*; The basal position of *Nyctiprogne*, *Lurocalis* and *Nyctidromus*, nested at the base of a clade including all the remaining species; and the support of three clades, one including south american species; another one including south, central and north american species; and another including old world species. These results corroborate to some extent previous molecular studies and emphasize the importance of the use of detailed osteological characters to the elucidation of the phylogenetic relationships in this family, as observed in Nyctibiidae and also among the families that compose the order Caprimulgiformes.

Referências bibliográficas

Agne, C.E.; Pacheco, J.F. 2011. Um novo nome para *Chordeiles nacunda minor* (Cory, 1915). *Revista Brasileira de Ornitologia*, v.19, p.80.

Baumel, J. J.; Witmer, L. 1993. Osteology. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J. E.; Evans, H. E.; Vander Berge, J. C. (eds.) *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*, 2. Ed. Cambridge, Publications of Nuttall Ornithologists Club, p. 45-132.

Barrowclough, G. F.; Groth, J. G.; Mertz, L. A. 2006. The RAG-1 exon in the avian order Caprimulgiformes: phylogeny, heterozygosity, and base composition. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 41, p.238-248.

Beddard, F. E. 1886. On the syrinx and other points in the anatomy of the Caprimulgidae. *Proceedings of Zoological Society of London*, v.1886, p.147-153.

Beddard, F. E. 1898. The structure and classification of birds. Longmans, Green and Company, London.

Bock, W.J. 1964. Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology*, v.114, p.1–42.

Bock, W.J. 1966. An approach to the functional analysis of bill shape. *The Auk*, p.83, p.10–51.

Bock, W.J. 1994. History and nomenclature of avian family-group names. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n. 222.

Borrero, J.I. 1974. Notes on the structure of the upper eyelid of potoos (*Nyctibius*). *The Condor*, v. 76, p.210–211.

Braun, M. J.; Huddleston, C. J. 2009. A molecular phylogenetic survey of caprimulgiform nightbirds illustrates the utility of non-coding sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 53, p. 948-960.

Brodkorb, P. 1971. Catalogue of fossil birds: part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bulletin of the Florida Museum of Biological Science*, v. 15, p. 163-266.

Brumfield, R. T.; Swofford, D. L.; Braun, M. J. 1997. Evolutionary relationships among the potoos (Nyctibiidae) based on isozymes. *Ornithological Monographs*, v. 48, p. 129-145.

Bühler, P. 1970. Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, v. 66, p. 337-399.

Bühler, P. 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: King, A. S.; McLleland, J. (eds.). *Form and function in birds*. Academic Press, London, p. 439-469.

Campbell, K.E. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, Northwestern Peru. *Royal Ontario Museum of Life Sciences Contribution*, v. 118, p.1-203.

Chapman F. 1926. The distribution of bird–life in Ecuador. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, v. 55, p. 1-784.

Cleere, N. 1998. *Nightjars: a guide to nightjars, nighthawks and their relatives.* Yale University Press, New Haven.

Cleere, N. 1999. Family Caprimulgidae (Nightjars). In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 302-386.

Cleere, N. 2002. A review of the taxonomy and systematics of the Sickle-winged and White-winged Nightjar (Caprimulgidae). *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 122, p. 168-179.

Cleere, N.; Ingels, J. 2004. Notes on the Cayenne Nightjar *Caprimulgus maculosus*. *Alauda*, v. 72, p.281-284.

Cleere, N.; Kratter, A. W.; Steadman, D. W.; Braun, M. J.; Huddleston, C. J.; Filardi, C. E. 2007. A new genus of frogmouth (Podargidae) from the Solomon Islands – results from a taxonomic review of *Podargus ocellatus inexpectatus* Hartert, 1901. *Ibis*, v. 149, p. 271-286.

Cobb, S. 1968. On the size of the auditory nuclei in some Apodiformes and Caprimulgiformes. *The Auk*, v. 85, p. 132-133

Cohn-Haft, M. 1993. Rediscovery of the White-winged Potoo (*Nyctibius leucopterus*). *Auk*, v. 110, p. 391-394.

Cohn-Haft, M. 1999. Family Nyctibiidae (potoos). In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 288-301.

Costa, T.V.V.; Donatelli, R. J. 2009. Osteologia craniana de Nyctibiidae. *Papéis Avulsos de Zoologia*, v. 49, n. 21, p. 257-275.

Costa, T.V.V.; Andretti, C. B.; Laranjeiras, T. O.; Rosa, G. A. B. 2010. Discovery of White-winged Potoo *Nyctibius leucopterus* in Espírito Santo, Brazil, with remarks on its distribution and conservation in the Atlantic Forest. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 130, n. 4, p. 260-265.

Costa, T.V.V.; Ingels, J.; Cavarzere, V.; Silveira, L. F. A new look at the holotype and type locality of *Setopagis maculosus* (Todd, 1920) (Aves, Caprimulgidae), with remarks on its systematic relationships. *Zootaxa*, submetido.

Costa, T.V.V.; Whitney, B.M., Braun, M.; Silveira, L.F.; Cleere, N. A new genus for *Nyctibius bracteatus* Gould 1846 (Aves: Nyctibiidae). *Em prep.*

Cracraft, J. 1968. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. *American Midland Naturalist*, v. 80, n. 2, p. 316-359.

Cracraft, J. 1981. Towards a phylogenetic classification of the recent birds of the World (class

Aves). *Auk*, v. 98, n. 4, p. 681-714.

Cracraft, J.; Simpson, S.F. 1981. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). The Auk, v. 98, p. 481-494.

Davis, L. I. 1962. Acoustic evidence of relationship in *Caprimulgus*. *Texas Journal of Science*, v. 14, p. 72-106.

Davis, L. I. 1978. Acoustic evidence of relationship in potoos. *Pan American Studies*, v. 1, p. 4-21.

Davis, L. I. 1979. Acoustic evidence of relationship in Caprimulginae. *Pan American Studies*, v. 1, p. 22-57.

de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, v. 7, p. 367-394.

Dickinson, E.C. (ed.). 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the World. 3rd Edition, Christopher Helm, London.

Ericson, P. G.; Anderson, C. L.; Briton, T.; Elzanowski, A.; Johansson, U. S.; Kallersjo, M.; Ohlson, J.; Parsons, T. J.; Zuccon, D.; Mayr, G. 2006. Diversification on Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, v. 2, p. 543-547.

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

Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N.I.; Funk, V.A. (eds.) Advances in Cladistics 2. *Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society*, p. 7-36. New York, Columbia University Press.

Fidler, A.E.; Kuhn, S.; Gwinner, E. 2004**.** Convergent evolution of strigiform and caprimulgiform dark-activity is supported by phylogenetic analysis using the arylakylamine *N*- acetyltransferase (Aanat) gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 33**,** p. 908–921.

Friedmann, H. 1945. The genus *Nyctiprogne*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 58, p. 117-120.

Gadow, H. 1889. On the taxonomic value of the intestinal convolutions in birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1889, p. 303-316.

Gadow, H. 1892. On the classification of birds. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1892, p. 229-256.

Garrod, A. H. 1873. On some points in the anatomy of *Steatornis*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1873, 526-535.

Garrod, A. H. 1874. On certain muscles of birds and their value in classifications. Part II.

Proceedings of the Zoological Society of London, v. 1873, 111-124.

Gould, J. 1837. Description of a new genus (*Amblypterus*) among Caprimulgidae, and characters of new birds from Australia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1837, 105-125

Goloboff, P. A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable time: solutions for composite optima. *Cladistics*, v. 15, p. 415-428.

Goloboff, P. A.; Farris, J. S.; Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, v. 24, p. 774-786.

Hackett, S. J.; Kimball, R. T.; Reddy, S.; Bowie, R. C. K.; Braun, E. L.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; Cox, W. A.; Han, K.; Harshman, J.; Huddleston, C. J.; Marks, B. D.; Miglia, K. J.; Moore, W. S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D.W.; Witt, C. C.; Yuri, T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science,* n. 320, p. 1763-1768.

Han, K-L; Robbins, M. B.; Braun, M. J. 2010. A multi-gene estimate of phylogeny in the nightjars and nighthawks (Caprimulgidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 55, p. 443-453.

Hartert, E. 1892. *Catalogue of the Picariae in the collection of the British Museum. Catalogue of the birds in the British Museum*. v. 16, British Museum, London.

Hartert, E. 1896. Notes on some species of the families Cypselidae, Caprimulgidae, and Podargidae, with remarks on subspecific forms and their nomenclature. *The Ibis*, v. 7, n. 2, p. 363-376.

Hartert, E. 1897. Podargidae, Caprimulgidae und Macropterygidae. In: Reichenow, A. (Ed.) *Das Tierrich, Lieferung, Aves*. Berlim, Friedländer.

Hennig, W. 1950. *Grünzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.* Berlin, Deutsche Zentralverlag, 370 p.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics.* Urbana, University of Illinois Press, 263 p.

Holyoak, D. T. 2001. Nightjars and their allies. The Caprimulgiformes. Oxford University Press, New York.

Holyoak, D. T. 1999a. Family Aegothelidae (owlet-nightjars). In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 252-265.

Holyoak, D. T. 1999b. Family Podargidae (frogmouths). In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 266-287.

Huxley, T. H. 1867. On the classification of birds: and on the taxonomic value of the

modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proceedings of Zoological Society of London,* v. 1867, p. 415-472.

Ingels, J. 2000. A review of the Neotropical nightjar species group *Caprimulgus maculosus*, *C. nigrescens* and *C. whitelyi*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 121, n. 2, p. 110-116.

Janossy, D. 1977. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian Basin III. Strigiformes, Falconiformes, Caprimulgiformes, Apodiformes. *Aquila*, v. 84, p. 9-36.

Kitching, I.J., Forey, P.L., Humphries, C.J. & Williams, D.M. 1998. *Cladistics – the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford, Oxford University Press, 228p.

Korzoun, L.P., Erard, C. & Gasc, J.-P. 2001. Distinctive morphofunctional features of the bill and hyoid apparatus of turacos (*Aves, Musophagidae*): their relation to frugivory. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series III – Sciences de la Vie, v. 324, n.11, p. 965-977.

Larsen, C.; Speed, M.; Harvey, N.; Noyes, H. A. 2007. A molecular phylogeny of the nightjars (Aves: Caprimulgidae) suggests extensive conservation of primitive morphological traits across multiple lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 42, p. 789-796.

Lencioni-Neto, F. 1994. Une nouvelle espèce de *Chordeiles* (Aves, Caprimulgidae) de Bahia (Brésil). *Alauda*, v. 52, p. 241-245.

Livezey, B. C.; Zusi, R. L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: I. Methods and characters. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History,* v. 37, p. 1-544.

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

Louette, M. 1990. A new species of nightjar from Zaire. *Ibis*, v. 132, p. 349-353.

Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 http://mesquiteproject.org.

Mariaux, J.; Braun, M. J. 1996. A molecular phylogenetic survey of the nightjars and allies (Caprimulgiformes) with special emphasis on the potoos (Nyctibiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 6, p. 228-244.

Mayr, G. 1999. Caprimulgiform birds from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 19, p. 521-532.

Mayr, G. 2001. Comments on the osteology of *Masillapodargus longipes* Mayr 1999 and *Paraprefica major* Mayr 1999, caprimulgiform birds from the Middle Eocene of Messel

(Hessen, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, v. 2001, p. 65-76.

Mayr, G. 2002. Osteological evidence for paraphyly of the avian order Caprimulgiformes (nightjars and allies). *Journal of Ornithology*, v. 143, p. 82-97.

Mayr, G. 2005. The Paleogene Old World Potoo *Paraprefica* Mayr, 1999 (Aves, Nyctibiidae): its osteology and affinities to the New World Preficinae Olson, 1987. *Journal of Systematic Palaeontology*, v. 3, n. 4, p. 359-370.

Mayr, G. 2010. Phylogenetic relationships of the paraphyletic 'caprimulgiform' birds (nightjars and allies). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, v. 48, p. 126-137.

Mlíkovsky, J. 2002. *Cenozoic birds of the World*. Part 1: Europe. Ninox, Praga.

Mourer-Chauviré, C. 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. Ler fascicule. Doc. Lab. Géol. Fac Sci. Lyon, v. 64, p. 1-258.

Mourer-Chauviré, C. 1989. Les Caprimulgiformes et les Coraciiformes de l'Eocène et de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy et description de deux genres nouveaux de Podargidae et Nyctibiidae. In: Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici (Ed. Ouellet, H.), University of Ottawa Press, Ottawa, 2047-2055.

Mourer-Chauviré, C. 2013. New data concerning the familial position of the genus *Euronyctibius* (Aves, Caprimulgiformes) from the Paleogene of the Phosphorites du Quercy, France. *Paleontological Journal*, v. 47, n. 11, p. 1315-1322.

Nesbitt, S. J.; Ksepka, D. T.; Clarke, J. A. 2011. Podargiform affinities of the enigmatic Fluvioviridavis platyramphus and the early diversification of Strisores ("Caprimulgiformes" + Apodiformes). *PLOS One*, v. 6, n. 11, e26350.

Nixon, K. C. 1999. The Parsimony Ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics,* v. 15, p. 177-182.

Nixon, K. C. 2002. Winclada v.1.00.08. Disponível em http://www.cladistics.com.

Oberholser, H. C. 1914. A monograph of the genus *Chordeiles* Swainson, type of a new family of goatsucker. *Bulletin of the United States National Museum*, v. 86, p. 1-123.

Olson, S.L. 1985. A new species of *Siphonorhis* from Quaternary cave deposits in Cuba (Aves, Caprimulgidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 98, p. 526-532.

Olson, S.L. 1987. An early Eocene oilbird from the Green River formation of Wyoming (Caprimulgiformes: Steatornithidae). *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, v. 99, p. 57-69.

Olson, S. L., Balouet, J. C., Fisher, C. T. 1989. The owlet-nightjar of New Caledonia, *Aegotheles savesi*, with comments on the systematics of the Aegothelidae. *Gerfaut*, v. 77, n. 3, p. 341-352.

Olson, S.L. 1999. Early Eocene birds from eastern Virginia: a faunule from the Nanjemoy Formation of Virginia. *In*: Weems, R.E., Grimsley, G.J. (eds). *Early Ecocene vertebrates and plants from the Nanjemoy Formation, Stafford County, Virginia*. Virginia Division of Mineral Resources Publication, v 152, p. 123-132.

Peters, J. L. 1940. *Checklist of Birds of the World.* Cambridge, Harvard University Press, 312p.

Remsen, J. V.; Cadena, C. D.; Jaramillo, A.; Nores, M.; Pacheco, J. F.; Pérez-Emán, J.; Robbins, M. B.; Stiles, F. G.; Stotz, D. F.; Zimmer, K. J. 2014. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union, (version 17 March 2013). http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html (acesso em 30.04.2014).

Rich, P.V.; McEvey, A. 1977. A new owlet-nightjar from the Early to Mid-Eocene of eastern New South Wales. *Memoirs of the National Museum of Victoria*, v. 38, p. 247-253.

Ridgway, R. 1912. Diagnoses of some new genera of American birds. Proceedings of the Biological Society of Washington, 25: 97-102.

Robbins, M.B.; Ridgely, R. S.; Cardiff, S.W. 1994. Voice, plumage and natural history of Anthony's Nightjar (*Caprimulgus anthonyi*). Condor, 96: 224-228.

Safford, R. J.; Ash, J. S.; Duckworth, J. W.; Telfer, M. G.; Zewdie, C. 1995. A new species of nightjar from Ethiopia. *Ibis*, v. 137, p. 301-307.

Sangster, G.; Rozendaal, F. G. 2004. Systematic notes on Asian birds. 41: territorial songs and species-level taxonomy of nightjars of the *Caprimulgus macrurus* complex, with description of a new species. *Zool. Verh. Leiden*, v. 350, p. 8-45.

Schodde, R.; Mason, I.J. 1997. Aves (Columbidae to Coraciidae). In: Houston, W.W.K.; Wells, A. (Eds.). Zoological Catalogue of Australia, vol. 37.2, Melbourne, Australia.

Schulenberg, T. S.; Allen, S. E., Stotz, D. F.; Wiedenfield, D. A. 1984. Distributional records from the Cordillera Yanachaga, Central Peru. *Gerfaut*, v. 74, p. 57-70.

Sclater, P. L. 1866a. Notes upon the American Caprimulgidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1866, p. 123-145.

Sclater, P. L. 1866b. Additional notes on the Caprimulgidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1866, p. 581-590.

Shufeldt, R. W. 1885. Contribution to the comparative osteology of the Trochilidae, Caprimulgidae, and Cypselidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 1885, p. 886-915.

Sibley, C. G.; Ahlquist, J. E. 1990. *Phylogeny and Classification of Birds. A Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Haven.

Sick, H. 1997. Ornitologia brasileira. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 912p.

Sigurdsson, S.; Cracraft, J. 2014. Deciphering the diversity and history of New World nightjars (Aves: Caprimulgidae) using molecular phylogenetics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 170, p. 506-545.

Silva, C. M.; Penido, I. S.; Vasconcelos, M. F. 2012. Primeiro registro de *Nyctibius griseus* (Caprimulgiformes: Nyctibiidae) fossil para a Gruta dos Brejões (Bahia, Brasil). *Anais do XIX Congresso Brasileiro de Ornitologia, Maceió*.

Snow, D. W. 1961. The natural history of the Oil-bird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. *Zoologica*, v. 46, p. 27-48.

Solano-Ugalde, A. 2011. Notes on the roosting site, foraging behavior, and plumage crypsis of the Rufous Potoo (*Nyctibius bracteatus*) from the Ecuadorian Amazon. *Boletín SAO*, v. 20, n. 2, p. 1-3.

Sundevall, C. J. 1889. *Sundevall's tentamen.* Samson and Wallin, Stockholm. Tradução de F. Nicholson. R. H. Porter, London

Schwartz, P. 1968. Notes on two Neotropical nightjars, *Caprimulgus anthonyi* and *C. parvulus*. Condor, 70: 223-227.

Thomas, B. T. 1999. Family Steatornithidae (Oilbird). In: del Hoyo, J.; Elliott, A.; Sargatal, J. (eds.). *Handbook of the birds of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, p. 244-251.

Wetmore, A. 1918. On the anatomy of *Nyctibius* with notes on allied birds. *Proceedings of the United States National Museum*, v. 54, p. 577-586.

Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics.* New York, John Wiley & Sons, 349 p.

Whitney, B. M.; Pacheco, J. F.; Fonseca, P. S. M.; Webster, R. E.; Kirwan, G. M.; Mazar-Barnett, J. 2003. Reassignment of *Chordeiles vielliardi* Lencioni-Neto, 1994 to *Nyctiprogne* Bonaparte, 1857, with comments on the latter genus and some presumably related chordeilines (Caprimulgidae). *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, v. 123, p. 103-112.

Yuri, T.; Kimball, R. T.; Harshman, J.; Bowie, R. C. K.; Braun, M. J.; Chojnowski, J. L.; Han, K. L.; Hackett, S. J.; Huddleston, C. J.; Moore, W. S.; Reddy, S.; Sheldon, F. H.; Steadman, D. W.; Witt, C. C.; Braun, E. L. 2013. Parsimony and model-based analyses of indels in avian nuclear genes reveal congruent and incongruent phylogenetic signals. *Biology*, v. 2, p. 419-444.

Zusi, R.L. 1993. Patterns of diversity in the avian skull. In: Hanken, J., Hall, B. (eds.). *The skull. Patterns of structural and systematic diversity*, vol. 2. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 391-437.

Zusi, R.L. & Bentz, G.D. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v. 95, n. 2, p. 412-420.

Zusi, R.L. & Livezey, B.C. 2006. Variation in the os palatinum and its structural relation to the palatum osseum of birds (Aves). *Annals of Carnegie Museum*, 75, 137–180.

Zweers, G.A., Berkhoudt, H. & Vanden Berge, J.C. 1994. Behavioral mechanisms of avian feeding. In: Gilles, R. (Ed). Advances in Comparative and Environmental Physiology. Springer Verlag, 18, 243–279p.

ANEXOS

ANEXO I. Exemplares (esqueletos) de Caprimulgiformes e Apodiformes analisados, bem como dos espécimes do grupo-externo das famílias Psittacidae, Strigidae, Coracidae, Leptosomatidae e Trogonidae, discriminados por família, espécie, instituição e número de tombo, sexo e localidade. AMNH – American Museum of Natural History, Nova York, EUA; BMNH – British Museum of Natural History, Tring, Reino Unido; CMNH – Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, EUA; CUOC – Cornell University Ornithological Collection, Ithaca, EUA; FLMNH – Florida Museum of Natural History, Gainnesville, EUA; FMNH – Field Museum of Natural History, Chicago, EUA; KUNHM – Kansas University Natural History Museum, Lawrence, EUA; LSUMNS – Louisiana State University Museum of Natural Science, Baton Rouge, EUA; MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, EUA; MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França; MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil; MVZ – Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley, EUA; MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil; UMMZ - University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbour, EUA; USNM – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA; YPM – Yale Peabody Museum of Natural History, New Haven, EUA.

Família	Espécie	Instituição	Número	Sexo	Localidade
Psittacidae	*Amazona aestiva*	USNM	613780	M	Cativeiro
	Amazona farinosa	USNM	347964	M	Panamá, rio Pacora
	Diopsittaca nobilis	USNM	344080	F	Venezuela, Monagas, Carapito
	Aratinga aurea	USNM	345861	F	Brasil, Mato Grosso, Três Barras
	Psittacara leucophtalmus	USNM	609517	M	Argentina, Corrientes
	Brotogeris chrysopterus	USNM	321974	M	Cativeiro
	Deroptyus accipitrinus	USNM	621715	M	Guiana, Acari Mountains
	Cacatua alba	USNM	554906	-	Indonesia, Halmathera, Maluku
	Pyrilia vulturina	USNM	572510	F	Brasil, Altamira, margem direita do rio Xingu
	Nandayus nenday	USNM	345868	M	Brasil, Mato Grosso, Concepción
	Pionus fuscus	USNM	637146	M	Guiana, alto Rio Essequibo
Strigidae	*Asio flammeus*	USNM	553265	M	Estados Unidos, Carolina do Norte, Hyde

	Athene cunicularia	USNM	613694	F	Estados Unidos, Califórnia
	Bubo virginianus	USNM	501315	M	Estados Unidos, Maryland, Baltimore
	Ciccaba virgata	USNM	613975	F	Panamá, Bocas del Toro
	Glaucidium brasilianum	USNM	345888	M	Brasil, Mato Grosso, Cáceres
	Nyctea scandiaca	USNM	614342	F	Estados Unidos, Distrito de Columbia, Washington DC
Leptosomatidae	*Leptosomus discolor*	USNM	291844	M	Madagascar
Coraciidae	*Coracias benghalensis*	USNM	343284	F	Tailândia
	Coracias caudata	USNM	621688	F	Botswana, rio Thamala Kave
	Eurystomus orientalis	USNM	319161	M	Tailândia, Kanchanaburi
Trogonidae	*Pharomachrus mocinno*	USNM	346730	M	Cativeiro
	Trogon collaris	USNM	637140	M	Guiana, alto rio Essequibo
	Trogon melanurus	USNM	431635	F	Panamá, El Llano
	Trogon viridis	USNM	344104	M	Venezuela, Monagas, Carapito
Apodidae	*Streptoprogne zonaris*	MZUSP	90688	-	Brasil, cidade de São Paulo
	Streptoprogne zonaris	MZUSP	85904	-	Brasil, cidade de São Paulo
	Streptoprogne zonaris	USNM	614120	M	Venezuela, Aragua, Rancho Grande, Portochuelo
	Cypseloides niger	USNM	290999	M	República Dominicana, Constanza
	Cypseloides phelpsi	USNM	622775	M	Guiana, Kako river, Makwaima savannah
	Cypsiurus parvus	USNM	322381	F	Nigéria, Ondo
	Hirundapus caudacutus	USNM	632245	M	Australia, Victoria, Healesville, Healesville Sanctuary
	Aeronautes sexatalis	USNM	554224	M	EUA, Wyoming, S. Sweetwater Co., Canyon Creek
	Aeronautes sexatalis	USNM	554225	M	EUA, Wyoming, S. Sweetwater Co., Canyon Creek
	Aeronautes andeculus	USNM	620740	M	Argentina, Tucumán
	Apus pallidus	USNM	490462	-	Egito, Matrum gov., Bahig
	Apus pallidus	USNM	490463	F	Egito, Matrum gov., Bahig
	Collocalia spodiopygia	USNM	561585	F	Nova Caledonia, Southern District, Gilles

	Collocalia spodiopygia	USNM	561593	F	Nova Caledonia, Southern District, Gilles
	Chaetura brachyura	USNM	555691	F	Trinidad e Tobago
	Chaetura cinereiventris	USNM	632429	F	Guiana, rio Kopinang
Hemiprocnidae	*Hemiprocne comata*	USNM	488940	M	Filipinas, Mindanao, Mt. Matutum
	Hemiprocne comata	USNM	607338	F	Filipinas, Luzon, Cagatan
	Hemiprocne comata	USNM	559923	-	Malásia, Borneo, Menggalong Forest Reserve
	Hemiprocne coronata	USNM	320840	F	Tailândia, Mekhan Valley
	Hemiprocne longipennis	MVZ	131166	F	Singapura
	Hemiprocne longipennis	USNM	226196	M	Indonésia, Celebes, Pinedapa
	Hemiprocne mystacea	USNM	560827	F	Indonésia, Halmahera, Jailolo district
	Hemiprocne mystacea	USNM	560828	M	Indonésia, Halmahera, Jailolo district
	Hemiprocne mystacea	USNM	560829	F	Indonésia, Halmahera, Jailolo district
	Hemiprocne mystacea	USNM	559041	M	Indonésia, Obi, Galala
	Hemiprocne mystacea	USNM	558294	M	Indonésia, Halmahera, Jailolo district
Trochilidae	*Phaethornis superciliosus*	USNM	632344	M	Guiana, Kopinang Village, ca. 7 km SW at Kopinang
	Ramphodon naevius	USNM	562759	M	Brasil, São Paulo, Ubatuba
	Glaucis hirsuta	USNM	621395	F	Guiana, North West, Baramita
	Amazilia tzacatal	USNM	611573	M	Panamá, Bocas del Toro
	Anthrachothorax nigricollis	USNM	623043	F	Guiana, savana Rupununi
	Ensifera ensifera	USNM	428880	M	Colômbia, Tijeras
	Campylopterus hyperythrus	USNM	622808	M	Guiana, Mount Roraima, North Slope
	Ramphomicron microrhynchum	USNM	559975	F	Equador, Pichincha, Volcan Pichincha
	Coeligena lutetiae	USNM	501556	M	Cativeiro
	Doryfera johannae	USNM	622823	F	Guiana, Mount Roraima, North Slope
	Calypte anna	USNM	621313	F	Estados Unidos, Arizona
	Chlorostilbon notatus	USNM	612946	M	Trinidad e Tobago, Saint George
	Florisuga mellivora	USNM	612499	M	Panamá, Bocas del Toro
	Heliodoxa jacula	USNM	500466	M	Equador, Guayas

	Heliothrys aurita	USNM	621731	F	Guiana, Acari mountains
	Ocreatus underwoodii	USNM	610459	F	Equador, Pichincha
Steatornithidae	*Steatornis caripensis*	USNM	560206	M	Trinidad, Oropouche Cumaca Cave
	Steatornis caripensis	USNM	560151	M	Trinidad, Oropouche
	Steatornis caripensis	BMNH	1900.7.6.39	-	-
	Steatornis caripensis	USNM	1869.6.20.1	-	Trinidad
	Steatornis caripensis	LSUMNS	170392	-	Peru, Cajamarca
	Steatornis caripensis	MCZ	1401	-	-
	Steatornis caripensis	AMNH	106720	-	-
Podargidae	*Podargus strigoides*	BMNH	1952.2.507	-	Austrália, Broome Hill
	Podargus strigoides	BMNH	1955.9.4	-	Austrália
	Podargus strigoides	BMNH	2010.1.249	-	-
	Podargus strigoides	BMNH	1846.4.8.32	-	Austrália, Port Essington
	Podargus strigoides	BMNH	1969.4.40	M	Austrália, Mt. Anderson, Grant Range
	Podargus strigoides	BMNH	1964.1.51	M	Austrália, New South Wales
	Podargus strigoides	BMNH	1969.4.41	M	Austrália, Mt. Anderson, Grant Range
	Podargus strigoides	USNM	492463	M	Austrália, Queensland, 15km N. Brisbane
	Podargus strigoides	USNM	632131	M	Austrália, New South Wales, Rosebank
	Podargus papuensis	USNM	614956	M	Papua Nova Guiné
	Podargus papuensis	BMNH	1900.7.9.53	-	-
	Rigidipenna inexpectata	FLMNH	40210	F	Ilhas Solomon, Isabel prov., Isabel Island,
	Batrachostomus septimus	UMMZ	207453	M	Filipinas, Leyte province
	Batrachostomus auritus	USNM	430279	F	Cativeiro
Aegothelidae	*Aegotheles cristatus*	USNM	612708	F	Australia, Queensland, Toomoomba, Flagstone
	Aegotheles cristatus	USNM	620228	F	Asutralia, Queensland, Southern end, Austinville
	Aegotheles cristatus	USNM	612637	F	Asutralia
	Aegotheles cristatus	USNM	632149	F	Australia

	Aegotheles cristatus	USNM	227841	-	Australia, northern territory,100 mi. S of Port Darwin
	Aegotheles cristatus	UMMZ	214241	M	Western Asutralia
	Aegotheles crinifrons	USNM	560816	M	Indonesia, Halmahera, Jailolo district
Nyctibiidae	*Nyctibius grandis*	MZUSP	-	-	Brasil, São Paulo
	Nyctibius grandis	USNM	615095	M	Panamá, Bocas del Toro, Rio Changuinola
	Nyctibius grandis	USNM	623085	F	Guyana, St. Cuthbert's Mission Road, Linden Highway
	Nyctibius grandis	UMMZ	208494	-	Suriname
	Nyctibius grandis	MVZ	165126	-	Peru, Amazonas, Huampami
	Nyctibius grandis	LSUMNS	109337	-	Peru, Loreto Dept., Quebrada Papaya
	Nyctibius grandis	MPEG	952	-	Brasil, Pará, Taperinha
	Nyctibius aethereus	USNM	321588	-	Brasil
	Nyctibius aethereus	USNM	621717	-	Guiana, N side Acari Mountains
	Nyctibius griseus	MZUSP	90514	-	Brasil, SP, município de São Paulo
	Nyctibius griseus	MZUSP	90621	-	Brasil, SP, município de São Paulo
	Nyctibius griseus	MZUSP	85895	-	Brasil, SP, município de São Paulo
	Nyctibius griseus	MZUSP	85894	-	Brasil, SP, município de São Vicente
	Nyctibius griseus	MZUSP	85896	-	Brasil, SP, município de São Vicente
	Nyctibius griseus	USNM	344127	M	Venezuela, Monagas, Carapito
	Nyctibius griseus	USNM	429776	M	Panamá, Chiriqui
	Nyctibius griseus	USNM	502493	M	Equador, Los Rios, Puerto Negro
	Nyctibius griseus	USNM	612299	M	Panamá, Bocas del Toro
	Nyctibius griseus	USNM	559134	M	Paraguai, Itapuã, El Tirol, Encarnación
	Nyctibius griseus	USNM	555945	M	Paraguai, Itapuã, El Tirol, Encarnación
	Nyctibius griseus	USNM	608918	-	Panamá, Chiva Road
	Nyctibius griseus	USNM	227479	F	Paraguai, Presidente Hayes
	Nyctibius griseus	MVZ	123819	M	Panamá, Canal Zone, Juan Mina, NE Gamboa
	Nyctibius griseus	MVZ	126575	F	Colômbia, Huila, 5km N Villavieja
	Nyctibius griseus	FMNH	317325	F	Colômbia, Valle, Palmira
	Nyctibius griseus	LSUMNS	63174	F	Peru, Ucayali Dept.

	Nyctibius griseus	LSUMNS	86464	-	Peru, Madre de Dios Dept., Pampas de Heath
	Nyctibius jamaicensis	USNM	611744	M	Jamaica, Saint Andrew
	Nyctibius jamaicensis	USNM	288822	F	Guatemala, Peten
	Nyctibius jamaicensis	USNM	344903	M	México, Veracruz-Llave
	Nyctibius jamaicensis	USNM	556856	M	Jamaica, Saint Andrew, Long Mt.
	Nyctibius jamaicensis	USNM	557530	F	Jamaica, Saint Andrew
	Nyctibius jamaicensis	MVZ	85696	-	El Salvador, Dept. San Miguel, Lake Olomega
	Nyctibius leucopterus	LSUMNS	165791	M	Brasil, Amazonas, Munic. Manaus, km 34 ZF-3, Faz. Esteio
	Nyctibius leucopterus	LSUMNS	165693	F	Brasil, Amazonas, Munic. Manaus, km 34 ZF-3, Faz. Esteio
	Nyctibius bracteatus	LSUMNS	165792	M	Brasil, Amazonas, Munic. Manaus, km 34 ZF-3, Faz. Esteio
	Nyctibius bracteatus	LSUMNS	87299	M	Peru, Dept. Amazonas, vicinity of Huampani on Rio Cenepa
Caprimulgidae	*Eurostopodus mystacalis*	KUNHM	98274	F	Australia, New South Wales
	Eurostopodus nigripennis	BMNH	1894.12.22.1	F	Ilhas Solomon
	Eurostopodus argus	KUNHM	98486	-	Austrália, New South Wales, 14km before Paluma
	Eurostopodus guttatus	UMMZ	214242	M	Austrália, Western
	Eurostopodus guttatus	MVZ	143442	F	Austrália, Muloorina
	Eurostopodus guttatus	BMNH	1981.95.6	-	Austrália, L. Alexandrina, Mulgundawa
	Lyncornis macrotis	USNM	431310	F	Vietnã, Caryu Danar
	Lyncornis macrotis	USNM	431311	M	Vietnã, Caryu Danar
	Lyncornis macrotis	USNM	607328	F	Filipinas, Luzon, Cagayan, Baggao Mun.
	Chordeiles nacunda	MZUSP	90513	-	Brasil, Estado de São Paulo
	Chordeiles nacunda	MZUSP	98499	-	Brasil, Estado de São Paulo, São Vicente
	Chordeiles nacunda	CMNH	1866	-	Argentina, Entre Rios, Estancia La Calera Gualeguay
	Chordeiles nacunda	LSUMNS	151635	-	Bolívia, Santa Cruz Dept.
	Chordeiles nacunda	LSUMNS	169279	-	Bolívia, Santa Cruz Dept.
	Chordeiles nacunda	USNM	635857	M	Uruguai, Artigas, Mosolle, 30km at Estancia Artigas
	Chordeiles nacunda	USNM	614647	M	Argentina, Entre Rios, Estancia El Tala
	Chordeiles nacunda	USNM	635858	F	Uruguai, Artigas, Mosolle, 30km at Estancia Artigas
	Chordeiles nacunda	USNM	614646	M	Argentina, Entre Rios, Estancia El Tala

	Chordeiles nacunda	USNM	630313	M	Uruguai, Maldonado, Rocha, ca. 74km
	Chordeiles nacunda	USNM	345890	M	Brasil, Mato Grosso, entre Cáceres e Concepción,
	Chordeiles nacunda	USNM	622257	M	Guiana, Karaudanawa, ca. 4km south
	Chordeiles nacunda	USNM	622335	F	Guiana, Karaudanawa, ca. 4km south
	Chordeiles nacunda	USNM	344117	M	Venezuela, Maturin
	Chordeiles nacunda	USNM	344118	F	Venezuela, Carapito
	Chordeiles nacunda	FMNH	297444	M	Colômbia, Meta, Carimagua
	Chordeiles nacunda	FMNH	297445	M	Colômbia, Meta, Carimagua
	Chordeiles nacunda	FMNH	298016	F	Colômbia, Meta, Carimagua
	Chordeiles nacunda	MVZ	120731	F	Colômbia
	Chordeiles nacunda	NMHN	1880.115	-	-
	Chordeiles minor	FMNH	452018	M	EUA, Minnesota, Washington Co.
	Chordeiles minor	FMNH	428815	F	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	467660	M	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	468734	M	EUA, Illinois, DuPage Co., Lisle, 53 and Maple
	Chordeiles minor	FMNH	443609	M	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	443642	M	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	440267	M	EUA, Illinois, Kane Co., Aurora
	Chordeiles minor	FMNH	451795	F	EUA, Illinois, Cook Co.
	Chordeiles minor	FMNH	428814	F	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	428842	M	EUA, Wisconsin
	Chordeiles minor	FMNH	429073	F	EUA, Minnesota, Brown Co., Godahl
	Chordeiles minor	FMNH	478067	M	EUA, Minnesota, Hubbard Co., Highway 200
	Chordeiles minor	USNM	614373	M	EUA, New Mexico, Ramah
	Chordeiles minor	USNM	491871	M	EUA, Virginia, Annandale
	Chordeiles minor	USNM	634891	M	EUA, California, Lassen Co., Ravendale
	Chordeiles minor	CUOC	42346	F	EUA, New York, Tompkins Co., Ithaca, Cornell Campus
	Chordeiles minor	CUOC	42347	-	EUA, New York, Tompkins Co., Ithaca, Cornell Campus
	Chordeiles minor	CUOC	53019	F	EUA, Colorado, Fremont Canon
	Chordeiles minor	AMNH	29691	M	EUA, New Jersey, Ocean Co.

Chordeiles minor	AMNH	15670	M	EUA, South Dakota, Jackson Co., Jackson Flat
Chordeiles minor	AMNH	11058	F	EUA, New York, Long Island
Chordeiles minor	AMNH	20600	M	EUA, New Jersey, Passaic Co., Peterson
Chordeiles minor	AMNH	24181	F	EUA, New York, Suffolk Co. , Captree Island
Chordeiles minor	AMNH	14623	M	EUA, New Jersey, Passaic Co., Totowa
Chordeiles minor	AMNH	14322	F	EUA, South Dakota, Fall River Co.
Chordeiles minor	AMNH	15947	M	EUA, New Jersey, Mercer Co., Trenton
Chordeiles minor	AMNH	9709	F	EUA, Florida, Okeechobee
Chordeiles minor	AMNH	23737	M	EUA, New York, Suffolk Co., Huntington
Chordeiles minor	AMNH	26579	F	EUA, New Jersey, Essex Co., Franklin Township
Chordeiles minor	AMNH	8979	M	EUA, New York, Far Rockaway
Chordeiles minor	AMNH	18303	M	EUA, Arizona, Maricopa Co., Cave Creek
Chordeiles minor	AMNH	27824	M	EUA, New Jersey, Morris Co.
Chordeiles minor	AMNH	29690	M	EUA, New Jersey, Essex Co.
Chordeiles minor	CUOC	42348	-	EUA, New York
Chordeiles gundlachii	FMNH	376624	M	Cuba, Prov. Pinar del Rio, 1,7 mi. S of Herradura
Chordeiles gundlachii	USNM	555519	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	562472	F	Cuba, Guantanamo Bay, U.S. Naval Base
Chordeiles gundlachii	USNM	555516	F	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555517	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555513	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555511	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555514	F	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555515	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	USNM	555518	M	Bahamas, Nassau
Chordeiles gundlachii	CMNH	14290	F	EUA, Florida, Monroe Co., Florida Keys
Chordeiles acutipennis	AMNH	18303	M	EUA, Arizona, Maricopa Co., Cave Creek
Chordeiles acutipennis	AMNH	7028	F	Peru, NW Nazca
Chordeiles acutipennis	AMNH	13245	F	EUA, Arizona, Cochise Co.
Chordeiles acutipennis	AMNH	18720	M	EUA, New Mexico, Hidalgo Co., San Simon Creek

Chordeiles acutipennis	AMNH	16638	M	EUA, Arizona, Cochise Co.
Chordeiles acutipennis	AMNH	16637	F	EUA, Arizona, Cochise Co.
Chordeiles acutipennis	FMNH	105400	-	EUA, Texas, Brewster Co., Chisos Mts.
Chordeiles acutipennis	USNM	344128	F	Venezuela, Carapito
Chordeiles acutipennis	USNM	226726	F	EUA, Arizona, Arlington
Chordeiles acutipennis	USNM	498931	M	EUA, Arizona, Maricopa, Higley
Chordeiles acutipennis	USNM	501327	F	EUA, Arizona, Maricopa, Barehand Swamp
Chordeiles acutipennis	USNM	345500	-	-
Chordeiles acutipennis	USNM	554952	-	EUA, Arizona, Pima Co.
Chordeiles acutipennis	USNM	500847	-	Panamá, Juan Franco Suburb
Chordeiles acutipennis	USNM	555588	-	Brasil, Pará, ca. 65km SW Itaituba
Chordeiles acutipennis	USNM	623095	F	Guiana, Linden Highway, St. Cuthbert's Road
Chordeiles acutipennis	USNM	632608	F	Guiana, Upper Takutu-Upper Essequibo, Karabasai
Chordeiles acutipennis	USNM	621953	F	Guiana, Abary river
Chordeiles acutipennis	USNM	632513	F	Guiana, Upper Takutu-Upper Essequibo, Karabasai
Chordeiles acutipennis	CMNH	13083	F	EUA, Novo Mexico, Curry Co., S. of Clovis
Chordeiles acutipennis	CMNH	8005	-	EUA, Arizona, Cochise Co., Portal
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	17830	-	México, San Luís Potosí
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	31860	-	Honduras, Choluteca Dept.
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	48734	-	México, Quintana Roo
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	70714	-	EUA, Arizona
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	113140	-	EUA, Texas
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	126424	-	EUA, California
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	157235	-	EUA, California
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	157236	-	EUA, California
Chordeiles acutipennis	LSUMNS	157237	-	EUA, California
Chordeiles acutipennis	CUOC	40790	M	México, Zacatecus
Chordeiles rupestris	MZUSP	90625	-	Brasil, Rondônia, Abunã, alto rio Madeira
Chordeiles rupestris	MZUSP	90626	-	Brasil, Rondônia, Abunã, alto rio Madeira
Chordeiles rupestris	MZUSP	90627	-	Brasil, Rondônia, Abunã, alto rio Madeira

Chordeiles rupestris	MZUSP	90627	-	Brasil, Rondônia, Abunã, alto rio Madeira
Chordeiles rupestris	LSUMNS	48732	F	Peru, Ucayali Dept.
Chordeiles rupestris	LSUMNS	48733	F	Peru, Ucayali Dept.
Chordeiles rupestris	LSUMNS	50736	M	Peru, Ucayali Dept.
Chordeiles rupestris	LSUMNS	118557	F	Peru, Loreto Dept.
Chordeiles pusillus	USNM	622336	M	Guiana, Karaudanawa, ca. 4 km S
Chordeiles pusillus	USNM	622323	M	Guiana, Karaudanawa, ca. 4 km S
Chordeiles pusillus	USNM	622249	M	Guiana, Karaudanawa, ca. 4 km S
Chordeiles pusillus	KUNHM	91072	M	Guiana, Karaudanawa, 4 km S
Chordeiles pusillus	KUNHM	91107	F	Guiana, savanna Parabara
Lurocalis semitorquatus	MZUSP	90494	-	Brasil, São Paulo, cidade de São Paulo
Lurocalis semitorquatus	MZUSP	85902	-	Brasil, São Paulo, cidade de São Paulo
Lurocalis semitorquatus	LSUMNS	105663	M	Peru, Dept. Pasco, Cumbre de Ollón, 12km E Oxapampa
Lurocalis semitorquatus	AMNH	18303	-	-
Lurocalis semitorquatus	CUOC	42345	F	-
Lurocalis semitorquatus	USNM	488522	M	Panamá, Ceraguas, Isla Cebaco, Platanal
Lurocalis semitorquatus	USNM	488523	M	Panamá, Ceraguas, Isla Cebaco, Platanal
Lurocalis semitorquatus	USNM	622777	M	Guiana, Linden, East of
Lurocalis semitorquatus	CUOC	42245	F	-
Nyctiprogne leucopyga	USNM	632514	M	Guiana, Upper Takutu-Upper Essequibo
Nyctiprogne leucopyga	USNM	562195	M	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem leste, Altamira
Nyctiprogne leucopyga	USNM	562194	M	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem leste, Altamira
Nyctiprogne leucopyga	USNM	429363	F	Venezuela, Amazonas, Laja Arapacua, Rio Pacimoni
Nyctiprogne leucopyga	USNM	429368	F	Venezuela, Amazonas, Laja Arapacua, Rio Pacimoni
Phalaenoptillus nuttallii	AMNH	18722	F	EUA, New Mexico, Otero Co.
Phalaenoptillus nuttallii	AMNH	18302	M	EUA, Arizona, Maricopalo Co., Phoenix
Phalaenoptillus nuttallii	AMNH	20632	M	EUA, New Mexico, Bernalillo Co., Albuquerque
Phalaenoptillus nuttallii	AMNH	23647	F	EUA, California, Shasta Co., Happy Valley
Phalaenoptillus nuttallii	AMNH	26230	F	EUA, California, Shasta Co., Burney
Phalaenoptillus nuttallii	FMNH	342824	M	EUA, Texas, Brewster Co., Panther Junction

	Phalaenoptillus nuttallii	FMNH	291368	F	EUA, Arizona, Cochise Co., Portal
	Phalaenoptillus nuttallii	FMNH	337176	M	EUA, New Mexico, Bernalillo Co., Cedar Crest
	Phalaenoptillus nuttallii	USNM	554124	F	EUA, Arizona, Pima Co.
	Phalaenoptillus nuttallii	USNM	634988	F	EUA, California, Lassen County, County Road 506
	Phalaenoptillus nuttallii	CMNH	13201	F	EUA, Arizona
	Phalaenoptillus nuttallii	CMNH	13272	F	EUA, Arizona, Maricopa Co., Phoenix
	Phalaenoptillus nuttallii	CMNH	9359	F	EUA, Arizona, Maricopa Co., Glendale
	Phalaenoptillus nuttallii	CMNH	7938	-	EUA, Oklahoma, Texas Co., Guymon
	Phalaenoptillus nuttallii	CMNH	14701	-	EUA, California, San Luis Obispo Co., Huasna
	Siphonorhis brewsteri	USNM	354527	M	Haiti, Ilha Gonave
	Siphonorhis brewsteri	KUNHM	95182	M	República Dominicana, Puerto Escondido
	Nyctiphrynus ocellatus	MZUSP	98497	-	Brasil, Bahia, Pacangê, Reserva da Michelin
	Nyctiphrynus ocellatus	NMNH	345891	F	Brasil, Mato Grosso, Três Barras, Rio Paraguai
	Nyctiphrynus ocellatus	NMNH	562200	M	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem Leste, Altamira
	Nyctiphrynus ocellatus	NMNH	562201	F	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem Leste, Altamira
	Nyctiphrynus ocellatus	FMNH	433075	F	Peru, Madre de Dios, Moskitania,
	Nyctiphrynus ocellatus	FMNH	315175	F	Peru, Madre de Dios, ridge above Hda. Amazonía
	Nyctiphrynus ocellatus	FMNH	320460	M	Peru, Madre de Dios, Hacienda Amazonía
	Antrostomus carolinensis	AMNH	27976	F	EUA, North Carolina, Lee Co.
	Antrostomus carolinensis	FMNH	379200	-	EUA, Florida, Dade Co., Miami
	Antrostomus carolinensis	FMNH	443592	F	EUA, Florida, Monroe Co., Key West
	Antrostomus carolinensis	FMNH	360349	-	EUA, Florida, Monroe Co., Key Largo, US Highway
	Antrostomus carolinensis	FMNH	430799	-	EUA, Florida, Monroe Co., Key Largo Hammock
	Antrostomus carolinensis	FMNH	430798	M	EUA, Florida, Pinellas Co.
	Antrostomus carolinensis	FMNH	396925	F	EUA, Florida, Dade Co., North Miami
	Antrostomus carolinensis	FMNH	396926	F	EUA, Florida, Dade Co., Miami Area
	Antrostomus carolinensis	FMNH	396927	F	EUA, Florida, Dade Co., Miami Area
	Antrostomus carolinensis	USNM	562546	M	Panamá, Bocas del Toro, Big Zapatilla Key
	Antrostomus carolinensis	USNM	622561	F	EUA, Florida, Okaloosa, Eglin AFB
	Antrostomus carolinensis	USNM	622565	M	EUA, Florida, Okaloosa, Eglin AFB

	Antrostomus carolinensis	CUOC	37318	F	Costa Rica
	Antrostomus carolinensis	CUOC	44045	-	EUA, Florida, Hillsborough Co., Tampa Bay area
	Antrostomus vociferus	AMNH	7964	-	EUA, Southampton, L.I.
	Antrostomus vociferus	AMNH	21553	-	EUA, New Jersey, Essex Co., Newark Airport
	Antrostomus vociferus	AMNH	26577	M	EUA, New York, Manhattan
	Antrostomus vociferus	AMNH	2148	-	EUA, New York, Whip-poorwill Bronx Park
	Antrostomus vociferus	AMNH	26392	F	EUA, Florida, Martin Co.
	Antrostomus vociferus	CMNH	11078	M	EUA, Virginia, Henrico Co., Richmond
	Antrostomus vociferus	CMNH	1658	-	-
	Antrostomus vociferus	CMNH	9223	-	EUA, Maryland, Prince George Co., Laurel
	Antrostomus vociferus	CMNH	1659	M	-
	Antrostomus vociferus	CMNH	11343	M	EUA, Pennsylvania, Allegheny Co., Franklin Park
	Antrostomus vociferus	CMNH	16108	F	EUA, West Virginia, Pendleton Co., Smoke Hole
	Antrostomus vociferus	USNM	499185	F	EUA, Virginia, Alexandria
	Antrostomus vociferus	USNM	502467	F	EUA, Florida bay
	Antrostomus vociferus	USNM	499488	M	EUA, Kansas, Douglas Co., SW of Lawrence
	Antrostomus vociferus	USNM	432586	F	EUA, Virginia, 4 mi. SE Manassas
	Antrostomus vociferus	LSUMNS	14770	F	México, S.L.P., Mt. Just SE of Canada Grande
	Antrostomus vociferus	LSUMNS	104889	F	EUA, Louisiana, Jefferson Par., Metairie
	Antrostomus vociferus	LSUMNS	22148	F	EUA, Louisiana, Cameron Par., 10 mi. N Creole
	Antrostomus vociferus	LSUMNS	73161	M	EUA, Missouri, St. Louis Co., St. Louis, Miss. Bot. Garden
	Antrostomus vociferus	LSUMNS	22147	F	EUA, Pointe Conpec Par., 3 mi. S Melville
	Antrostomus ridgwayi	AMNH	14196	F	México
	Antrostomus ridgwayi	MCZ	342974	M	México, Chiapas, Tuxtlangutz
	Antrostomus ridgwayi	FLMNH	33870	F	Guatemala, Baja Verapaz, San Geronimo
	Antrostomus rufus	USNM	347720	F	Panamá, Pascora, Rio Pascora
	Antrostomus rufus	USNM	347730	-	Panamá, Chepo
	Antrostomus saturatus	LSUMNS	138599	F	Costa Rica, San José, La Georgina, km 95 Pan Am. Highway
	Antrostomus saturatus	USNM	429774	F	Panamá, Chiriqui, Cerro Punta
	Antrostomus saturatus	USNM	488517	M	Panamá, Chiriqui, Volcan Baru

Nyctipolus nigrescens	MZUSP	98498	-	Brasil, Rondônia, Caiçara
Nyctipolus nigrescens	USNM	621718	-	Guiana, Acari mountains
Nyctipolus nigrescens	AMNH	19266	M	Venezuela, Est. Bolívar, Rio Carapo, Base Camp
Nyctipolus nigrescens	FMNH	318684	M	Venezuela, Terr. Amazonas, Cerro de La Neblina
Nyctipolus nigrescens	LSUMNS	118174	M	Peru, Dept. San Martín, ca. 15 km NE Jirillo
Nyctipolus nigrescens	LSUMNS	118175	M	Peru, Dept. San Martín, ca. 15 km NE Jirillo
Systellura longirostris	USNM	322111	-	Chile, Los Andes
Systellura longirostris	USNM	322960	F	Chile, Valparaíso
Systellura longirostris	LSUMNS	93862	M	Peru, Dept. De La Libertad, 2 km SW Otuaco,
Systellura longirostris	LSUMNS	113657	F	Peru, Dept. Huánuco, Bosque Zapatagocha above Acomayo,
Systellura longirostris	LSUMNS	169587	M	Peru, Dept. Cajamarca, Quebrada Lanchal, 8 km ESE Sallique, 3150m
Systellura longirostris	LSUMNS	114249	F	Peru, Dept. Ica, 0.5 km E km 235 Pan-Am. Hwy, 100m.
Nyctidromus albicollis	MZUSP	90624	-	Brasil, cidade de São Paulo
Nyctidromus albicollis	MZUSP	85897	-	Brasil, cidade de São Paulo
Nyctidromus albicollis	MZUSP	85898	-	Brasil, cidade de São Paulo
Nyctidromus albicollis	MZUSP	85899	-	Brasil, cidade de São Paulo
Nyctidromus albicollis	AMNH	10318	-	Guatemala, Camalote
Nyctidromus albicollis	AMNH	10299	-	Guatemala, Dept. San José, Papaturra
Nyctidromus albicollis	AMNH	12566	F	México
Nyctidromus albicollis	AMNH	12578	F	México, Nayarit
Nyctidromus albicollis	AMNH	22578	F	México, Isla Cozumel
Nyctidromus albicollis	FMNH	298017	M	Colômbia, Meta, Carimagua, 150m.
Nyctidromus albicollis	FMNH	376562	F	Equador, Pichincha, Santo Domingo
Nyctidromus albicollis	FMNH	376559	M	Guiana, West Demerara-Essequibo Coast, Tapakuma
Nyctidromus albicollis	FMNH	318681	-	Venezuela, Territorio Amazonas, San Carlos
Nyctidromus albicollis	FMNH	105542	-	Guiana, Essequibo
Nyctidromus albicollis	FMNH	316442	M	Equador, Prov. Napo, rio Aguarico
Nyctidromus albicollis	FMNH	376561	F	Equador, Los Rios, Rio Palenque Biological Station
Nyctidromus albicollis	FMNH	334969	M	Bolívia, Santa Cruz, Nuflo de Chavez Concepción
Nyctidromus albicollis	FMNH	376560	M	Guiana, West Demerara-Essequibo Coast, Tapakuma

	Nyctidromus albicollis	CUOC	37294	-	Costa Rica, Guapiles
	Nyctidromus albicollis	CUOC	52150	F	México, Puebla, Hueytamalco, Rancho Las Margaritas
	Nyctidromus albicollis	CUOC	37285	-	Costa Rica, Guapiles
	Nyctidromus albicollis	CUOC	42349	M	Venezuela, Ocumare
	Nyctidromus albicollis	CMNH	8902	F	Belize, Toledo, Big Fall
	Nyctidromus albicollis	CMNH	8913	M	Belize, Toledo, Big Fall
	Nyctidromus albicollis	CMNH	8700	F	Belize, Cayo, Hummingbird Highway at Sibun River
	Nyctidromus albicollis	CMNH	9066	M	Belize, Cayo, Augustine
	Nyctidromus albicollis	CMNH	9075	M	Belize, Cayo, Augustine
	Nyctidromus albicollis	BMNH	1902.2.2.9	M	EUA, Texas, Brownville
	Nyctidromus albicollis	BMNH	1974.11.20	M	Panamá, Darien, El Real
	Nyctidromus albicollis	BMNH	1891.7.20.17	-	-
	Nyctidromus albicollis	BMNH	1902.2.2.8	F	EUA, New Mexico, Fort Wingate
	Nyctidromus anthonyi	LSUMNS	75600	-	Peru, Depto. Amazonas, Bagua, Hda Valor
	Eleothreptus anomalus	KUMNH	91797	M	Paraguai, Misiones, 5km NW Yabebyry
	Uropsalis segmentata	FMNH	433080	M	Peru, Cuzco, Paucartambo
	Uropsalis segmentata	LSUMNS	89704	M	Peru, Depto. Amazonas
	Uropsalis segmentata	LSUMNS	89705	F	Peru, Depto. Amazonas
	Uropsalis segmentata	LSUMNS	106948	M	Peru, Depto Pasco
	Uropsalis lyra	UMMZ	207243	F	Peru, Cuzco
	Uropsalis lyra	LSUMNS	170391	-	Peru, Cajamarca
	Setopagis parvula	FMNH	334393	M	Bolívia, Santa Cruz, Purubi, 30km S San Jose de Chiquitos
	Setopagis parvula	USNM	555943	F	Paraguai, Amambay, Parque Nacional Cerro Cora
	Setopagis parvula	USNM	555944	F	Paraguai, Dept. Itapua
	Setopagis parvula	USNM	635996	M	Uruguai, Artigas, Colonia Palmas, Estancia Mandiyu
	Setopagis parvula	USNM	620758	F	Argentina, Corrientes, Manuel Derqui
	Setopagis parvula	LSUMNS	151639	F	Bolívia, Dept. Santa Cruz, PN Noel Kempff Mercado
	Hydropsalis cayennensis	USNM	346330	M	Colômbia, La Guajira, Maicao
	Hydropsalis cayennensis	USNM	555698	F	Trinidad e Tobago, Tobago, Hillsborough Dam
	Hydropsalis cayennensis	USNM	555699	F	Trinidad e Tobago, Tobago, Hillsborough Dam

	Hydropsalis cayennensis	USNM	621954	M	Guiana, Linden Highway and St. Cuthbert's Road
	Hydropsalis cayennensis	USNM	622317	M	Guiana, Linden
	Hydropsalis cayennensis	USNM	622382	F	Guiana, East Demerara, Timehri International Airport
	Hydropsalis cayennensis	USNM	498901	-	Antilhas, Curaçao
	Hydropsalis cayennensis	CUOC	51334	M	Antilhas, Curaçao, San Nicolaas
	Hydropsalis cayennensis	CUOC	50786	M	Antilhas, Curaçao
	Hydropsalis maculicaudus	NMNH	344129	F	Venezuela, Carapito
	Hydropsalis maculicaudus	NMNH	623217	M	Guiana, Bara Bara river, near Moruka river
	Hydropsalis torquata	FMNH	334973	-	Bolívia, Santa Cruz, Nuflo de Chavez Concepción
	Hydropsalis torquata	FMNH	334974	M	Bolívia, Santa Cruz, Nuflo de Chavez Concepción
	Hydropsalis torquata	LSUMNS	65298	M	Peru, Dept. Loreto, Rio Curanja, Balta
	Hydropsalis torquata	LSUMNS	64992	F	Peru, Dept. Loreto, Balta
	Hydropsalis torquata	USNM	227818	F	Uruguai, Rio Negro
	Hydropsalis torquata	CUOC	50843	M	Uruguai, Rivera, Cerro Trinidad
	Hydropsalis torquata	CUOC	52234	M	Uruguai, Rivera, Cerro Trinidad
	Hydropsalis climacocerca	USNM	562201	F	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem Leste, Altamira
	Hydropsalis climacocerca	USNM	562202	M	Brasil, Pará, Rio Xingu, Margem Leste, Altamira
	Hydropsalis climacocerca	USNM	621955	F	Guiana, Upper Essequibo river
	Hydropsalis climacocerca	USNM	621956	M	Guiana, Upper Essequibo river
	Hydropsalis climacocerca	USNM	637265	M	Guiana, Upper Takutu – Upper Essequibo
	Hydropsalis climacocerca	FMNH	291747	F	Peru, Madre de Dios, alto rio Madre de Dios
	Hydropsalis climacocerca	FMNH	320463	F	Peru, Madre de Dios, Rio Palotoa, 12 km from mouth
	Hydropsalis climacocerca	LSUMNS	64991	F	Peru, Dept. Loreto, Rio Curanja, Balta
	Hydropsalis climacocerca	LSUMNS	120980	M	Peru, Dept. Loreto, Isla Pasta, Rio Amazonas
	Macropsalis forcipata	MZUSP	85903	-	Brasil, Estado de São Paulo
	Caprimulgus aegyptius	BMNH	1986.71.5	-	Arábia
	Caprimulgus aegyptius	BMNH	1888.12.6.145	-	-
	Caprimulgus affinis	USNM	20311	F	Indonesia, Java, Ratoe
	Caprimulgus affinis	USNM	225822	M	Indonesia, Celebes, Parigi
	Caprimulgus affinis	USNM	223983	-	Filipinas, Cauacao

	Caprimulgus affinis	USNM	223984	-	Filipinas, Cauacao
	Caprimulgus affinis	BMNH	1850.8.15.85	-	Java
	Caprimulgus batesi	USNM	622984	F	Gabão, Ogooue Maritime Prov., Rabi Oil Field
	Caprimulgus batesi	USNM	623010	F	Gabão, Ogooue Maritime Prov., Rabi Oil Field
	Caprimulgus climacurus	USNM	347442	M	Libéria
	Caprimulgus climacurus	USNM	322580	F	Camarões, Makondo-Matitigi
	Caprimulgus climacurus	USNM	431698	F	Kênia, Lake Victoria, Rusinga Island
	Caprimulgus climacurus	USNM	347443	F	Libéria
	Caprimulgus climacurus	LSUMNS	51042	F	Kênia, 14 mi. N Ijara
	Caprimulgus climacurus	BMNH	1952.2.509.510	-	Nigéria, Oban District
	Gactornis enarratus	FMNH	352811	F	Madagascar, Fivondronana de Tolagnaro
	Gactornis enarratus	MCZ	343119	-	Madagascar, Forest Sianaka
	Gactornis enarratus	BMNH	1897.5.10.1	-	Madagascar
	Caprimulgus fossii	USNM	430459	F	Zimbabue, Bulawayo
	Caprimulgus fossii	USNM	430801	M	Zimbabue, Zambezi river, Bingas
	Caprimulgus fossii	USNM	430799	M	Zimbabue, Zambezi river
	Caprimulgus fossii	USNM	430660	F	Zimbabue, Sawmills
	Caprimulgus fossii	USNM	430458	F	Zimbabue
	Caprimulgus fossii	USNM	32782	F	Kênia, Kilifi
	Caprimulgus fossii	CUOC	50528	F	África do Sul, 10km E. Pongola
	Caprimulgus inornatus	USNM	319984	F	Senegal, Casamance, Diabane
	Caprimulgus inornatus	USNM	431697	F	Kênia, Nyanza, Kakamega Forest
	Caprimulgus madagascariensis	FMNH	436501	-	Madagascar, Mahajanga, RNI de Namoroka
	Caprimulgus madagascariensis	USNM	432198	F	Madagascar, Ambalanjanakomby
	Caprimulgus madagascariensis	USNM	432227	F	Madagascar, Tamatave, Perinet
	Caprimulgus natalensis	USNM	313071	-	Gabão
	Caprimulgus poliocephalus	FMNH	357952	F	Burundi, Cibitoke, Ndora
	Caprimulgus poliocephalus	LSUMNS	153210	M	Tanzânia, Ivinga Region, Mufundi District
	Caprimulgus fraenatus	FMNH	28022	F	Kênia, Kakamega forest
	Caprimulgus fraenatus	USNM	499379	M	Kênia, Nakuru

	Caprimulgus fraenatus	FLMNH	38713	F	Zimbabue
	Caprimulgus tristigma	USNM	558539	F	África do Sul, Transvaal, Naboomspruit
	Caprimulgus tristigma	USNM	430800	F	Zimbabue, Zambezi river
	Caprimulgus ruficollis	NMHN	1997.1133	-	-
	Caprimulgus europaeus	USNM	431701	F	Kênia, Nyanza
	Caprimulgus europaeus	USNM	490326	M	Egito, Matruh, Bahig
	Caprimulgus europaeus	USNM	552944	F	Chipre, Famagusta
	Caprimulgus europaeus	USNM	552945	F	Chipre, Famagusta
	Caprimulgus europaeus	BMNH	1846.4.7.15	-	Inglaterra
	Caprimulgus europaeus	BMNH	1955.7.1	M	Inglaterra, Lincoln, Bourne Woods
	Caprimulgus europaeus	BMNH	1850.11.13.11	-	Inglaterra, Hampstead
	Caprimulgus europaeus	BMNH	1859.9.6.185	-	Alemanha
	Caprimulgus europaeus	BMNH	1982.131.1	-	Inglaterra, Hampshire
	Macrodipteryx longipennis	FMNH	319987	M	Guiné, Mali
	Macrodipteryx longipennis	BMNH	1976.43.1	-	Gana, Tafo-Akim.
	Macrodipteryx longipennis	BMNH	1976.43.2	-	Gana, Tafo-Akim.
	Macrodipteryx vexillarius	FMNH	444039	M	Malawi, Dedza, Chongoni Forest Reserve, N Gawani
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	431637	M	Zimbabue, Gwaai Reserve
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	430848	M	Zimbabue, Wankie
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	430849	F	Zimbabue, Wankie
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	489471	M	Zambia, east of Solwezi
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	490183	F	Zimbabue, Salisbury
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	489456	M	Zambia, 10 mi east of Balovale
	Macrodipteryx vexillarius	USNM	489459	M	Zambia, 10 mi east of Balovale
	Macrodipteryx vexillarius	LSUMNS	96266	M	Zambia, 30 mi. E Solwezi

ANEXO II. Matriz de caracteres (1-80) referentes à análise filogenética apresentada no capítulo 1.

Taxon/ Caráter	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**	**37**	**38**	**39**	**40**
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0
Steatornithidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0
Podargidae	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0
Caprimulgidae	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	0	1	1
Nyctibiidae	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	-	-	2	1	0	1	1	0	1	1
Aegothelidae	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1
Apodidae	1	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0
Hemiprocnidae	1	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0
Trochilidae	1	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0

continuação

Táxon/ Caráter	**41**	**42**	**43**	**44**	**45**	**46**	**47**	**48**	**49**	**50**	**51**	**52**	**53**	**54**	**55**	**56**	**57**	**58**	**59**	**60**	**61**	**62**	**63**	**64**	**65**	**66**	**67**	**68**	**69**	**70**	**71**	**72**	**73**	**74**	**75**	**76**	**77**	**78**	**79**	**80**
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Steatornithidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Podargidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Caprimulgidae	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Nyctibiidae	1	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Aegothelidae	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Apodidae	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hemiprocnidae	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Trochilidae	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

ANEXO II. Continuação (caracteres 81-120)

Taxon/ Caráter	**81**	**82**	**83**	**84**	**85**	**86**	**87**	**88**	**89**	**90**	**91**	**92**	**93**	**94**	**95**	**96**	**97**	**98**	**99**	**100**	**101**	**102**	**103**	**104**	**105**	**106**	**107**	**108**	**109**	**110**	**111**	**112**	**113**	**114**	**115**	**116**	**117**	**118**	**119**	**120**
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Steatornithidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Podargidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Caprimulgidae	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Nyctibiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
Aegothelidae	0	0	0	1	1	0	1	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1
Apodidae	1	1	1	1	0	1	1	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1
Hemiprocnidae	1	1	1	1	0	1	1	-	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1
Trochilidae	1	1	1	1	0	1	1	-	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1

ANEXO III. Matriz de caracteres referentes à análise filogenética apresentada no capítulo 2.

Táxon/ Caráter	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**	**31**	**32**	**33**	**34**	**35**	**36**	**37**
Steatornithidae	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Podargidae	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Aegothelidae	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Apodidae/Hemiprocnidae	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Caprimulgidae	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Paraprefica spp.	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?
Nyctibius bracteatus	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
Nyctibius leucopterus	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Nyctibius griseus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Nyctibius jamaicensis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Nyctibius aethereus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
Nyctibius grandis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1

ANEXO IV. Matriz de caracteres referentes à análise filogenética apresentada no capítulo 3.

Taxon/ Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Steatornithidae	1	-	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	0	0	-	-	0	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	-
Podargidae	0	-	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0	0	-	-	0	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	-
Apod/Hemip	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	-	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	1	0	0	0	-	-	0	-
Aegothelidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	1	0
Nyctibiidae	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	0	0	-	-	0	0	1	2	0
Chordeiles nacunda	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0
Chordeiles pusillus	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	0
Chordeiles minor	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0
Chordeiles gundlachii	2	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0
Chordeiles rupestris	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0
Chordeiles acutipennis	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	0
Nyctidromus albicollis	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Nyctidromus anthonyi	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Systellura longirostris	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Setopagis parvulus	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Nyctipolus nigrescens	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Hydropsalis cayennensis	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Hydropsalis maculicaudus	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Hydropsalis climacocerca	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Hydropsalis torquata	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Uropsalis segmentata	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0

ANEXO IV. Continuação

Taxon/ Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Uropsalis lyra	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Macropsalis forcipata	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Lurocalis semitorquatus	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	0
Nyctiprogne leucopyga	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Eleothreptus anomalus	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Nyctiphrynus ocellatus	0	0	2	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	2	0
Phalaenoptilus nuttallii	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0
Siphonorhis brewsteri	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	2	0
Antrostomus carolinensis	0	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1
Antrostomus vociferus	0	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1
Antrostomus ridgwayi	0	0	1	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	1
Antrostomus saturatus	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	2	2	0
Antrostomus rufus	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	2	0
Caprimulgus climacurus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus fossii	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus affinis	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus europaeus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus poliocephalus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus aegyptius	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus natalensis	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus ruficollis	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1

ANEXO IV. Continuação

Taxon/ Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Caprimulgus inornatus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus fraenatus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus madagascariensis	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus batesi	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Caprimulgus tristigma	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Macrodipteryx vexillarius	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Macrodipteryx longipennis	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1
Gactornis enarratus	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	2	0
Lyncornis macrotis	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0
Eurostopodus argus	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0
Eurostopodus mystacalis	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0
Eurostopodus nigripennis	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0

ANEXO IV. Continuação

Taxon/ Caráter	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Steatornithidae	-	0	0	0	-	-	-	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Podargidae	-	0	0	0	0	-	-	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Apod/Hemip	-	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	0	0	1	0	0
Aegothelidae	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	-	0	1	0	0	0
Nyctibiidae	0	1	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chordeiles nacunda	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Chordeiles pusillus	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Chordeiles minor	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Chordeiles gundlachii	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Chordeiles rupestris	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Chordeiles acutipennis	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
Nyctidromus albicollis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Nyctidromus anthonyi	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Systellura longirostris	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Setopagis parvulus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Nyctipolus nigrescens	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Hydropsalis cayennensis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Hydropsalis maculicaudus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Hydropsalis climacocerca	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Hydropsalis torquata	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Uropsalis segmentata	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1

ANEXO IV. Continuação.

Taxon/ Caráter	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Uropsalis lyra	0	1	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Macropsalis forcipata	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Lurocalis semitorquatus	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Nyctiprogne leucopyga	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Eleothreptus anomalus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	1	0	1	0	1	0	0	0	1
Nyctiphrynus ocellatus	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Phalaenoptilus nuttallii	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Siphonorhis brewsteri	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	?	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Antrostomus carolinensis	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Antrostomus vociferus	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Antrostomus ridgwayi	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Antrostomus saturatus	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Antrostomus rufus	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	1	0	1	0	0	1	0	0	1
Caprimulgus climacurus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus fossii	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus affinis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus europaeus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus poliocephalus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus aegyptius	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus natalensis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus ruficollis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1

ANEXO IV. Continuação

Taxon/ Caráter	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Caprimulgus inornatus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus fraenatus	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus madagascariensis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus batesi	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Caprimulgus tristigma	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Macrodipteryx vexillarius	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Macrodipteryx longipennis	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	1	1
Gactornis enarratus	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	-	1	0	0	0	0	0	1	1
Lyncornis macrotis	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Eurostopodus argus	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
Eurostopodus mystacalis	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
Eurostopodus nigripennis	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0

ANEXO IV. Continuação

Taxon/ Caráter	**81**	**82**	**83**	**84**	**85**	**86**	**87**	**88**	**89**	**90**	**91**	**92**	**93**	**94**	**95**	**96**	**97**	**98**	**99**	**100**	**101**	**102**	**103**	**104**	**105**	**106**	**107**	**108**	**109**	**110**	**111**	**112**
Steatornithidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	0	0	1	0
Podargidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0
Apod/Hemip	0	0	-	0	0	-	1	0	1	1	1	0	-	-	0	1	0	-	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0
Aegothelidae	0	0	0	0	0	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0	0
Nyctibiidae	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
Chordeiles nacunda	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Chordeiles pusillus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Chordeiles minor	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Chordeiles gundlachii	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Chordeiles rupestris	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Chordeiles acutipennis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Nyctidromus albicollis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Nyctidromus anthonyi	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Systellura longirostris	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Setopagis parvulus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Nyctipolus nigrescens	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Hydropsalis cayennensis	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Hydropsalis maculicaudus	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Hydropsalis climacocerca	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Hydropsalis torquata	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
Uropsalis segmentata	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0

ANEXO IV. Continuação.

Taxon/ Caráter	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112
Uropsalis lyra	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0
Macropsalis forcipata	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Lurocalis semitorquatus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Nyctiprogne leucopyga	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Eleothreptus anomalus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Nyctiphrynus ocellatus	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
Phalaenoptilus nuttallii	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Siphonorhis brewsteri	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?	?
Antrostomus carolinensis	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Antrostomus vociferus	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
Antrostomus ridgwayi	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Antrostomus saturatus	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
Antrostomus rufus	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Caprimulgus climacurus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus fossii	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus affinis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus europaeus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus poliocephalus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus aegyptius	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus natalensis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?	?
Caprimulgus ruficollis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0

ANEXO IV. Continuação.

Taxon/ Caráter	**81**	**82**	**83**	**84**	**85**	**86**	**87**	**88**	**89**	**90**	**91**	**92**	**93**	**94**	**95**	**96**	**97**	**98**	**99**	**100**	**101**	**102**	**103**	**104**	**105**	**106**	**107**	**108**	**109**	**110**	**111**	**112**
Caprimulgus inornatus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus fraenatus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus madagascariensis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?	?
Caprimulgus batesi	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Caprimulgus tristigma	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Macrodipteryx vexillarius	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Macrodipteryx longipennis	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Gactornis enarratus	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0
Lyncornis macrotis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
Eurostopodus argus	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0
Eurostopodus mystacalis	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	-	0	0	0
Eurostopodus nigripennis	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0