

TALITHA DA CUNHA PIRES

**FILOGENIA DE RAMPHASTIDAE
(AVES: PICIFORMES), COM BASE EM CARACTERES
MORFOLÓGICOS SIRINGEAIS**

SÃO PAULO

2008

TALITHA DA CUNHA PIRES

**FILOGENIA DE RAMPHASTIDAE (AVES:
PICIFORMES), COM BASE EM CARACTERES
MORFOLÓGICOS SIRINGEAIS**

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

Orientadora: Profa. Dra. Elizabeth Höfling

SÃO PAULO

2008

Ficha Catalográfica

Pires, Talitha da Cunha
Filogenia de Ramphastidae (Aves:
Piciformes), com base em caracteres
morfológicos siringeais
98 pp.

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

1. Ramphastidae 2. Filogenia 3.
Anatomia I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biotecnologia. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a) Dr(a):

Prof(a). Dr(a):

Profa. Dra. Elizabeth Höfling

Orientadora

CRÉDITO DA ILUSTRAÇÃO NA CAPA PRINCIPAL

Reprodução modificada xilogravura *O Sol e a Lua* de M. C. Escher (1948)

Dedicatória

A minha mãe,
por tudo

Agradecimentos

Eu gostaria antes de tudo de frisar que este tópico é uma grande oportunidade para dizer o quanto estas pessoas são importantes na minha vida e na realização desta dissertação. Enrolei bastante pra escrevê-lo e, caso tenha esquecido alguém neste momento, saibam que foi por mero lapso de memória e sintam-se agradecidos!

Agradeço à minha orientadora, Elizabeth Höfling, não apenas pela orientação na dissertação como também pelo apoio, incentivo e exemplo. Há sete anos quando entrei no laboratório de ornitologia pude contar, não apenas com a Beth orientadora, mas com uma amiga. Meu carinho por você é muito especial!

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento desta pesquisa, por meio da bolsa de Mestrado concedida e ao Proap pelos auxílios financeiros.

Aos coordenadores do curso de Pós-graduação em Zoologia do Instituto de Biociências da USP: Profs. Drs. Antonio Carlos Marques, Pedro Gnaspini Neto e Fábio Lang da Silveira.

Aos curadores e responsáveis pelas coleções que me receberam com especial carinho e presteza, disponibilizando-me o material necessário para a realização dessa dissertação e pela dedicação à manutenção de um patrimônio mundial: Dr. Alexandre Aleixo (MPEG), Dr. Herculano Alvarenga (MHNT), Dr. Luís Fábio Silveira (MZUSP), Dr. Marcos Raposo (MNRJ), Dr. Marcos Salcedo (MHNLS) e Dr. Miguel Lentino (Collección Ornitológica Wiliam Phelps). E aos alunos e amigos que me auxiliaram nesses museus de forma muito prestativa, entre eles, Carlos Eduardo Portes, Alejandro Najo, Márcia Mocelin, Renata Stropiglia e Carlos Rodrigo Meirelles.

Aos professores e amigos de pós-graduação do IB-USP que muito contribuíram na minha formação como pesquisadora. Em especial a Fernando P. L. Marques, por toda a ajuda com a parte sistemática, Mônica de T. Piza-Ragazzo, pela disponibilidade em ajudar sempre, Luis Fábio Silveira, pelos esforços para coletar espécies para este trabalho, Sérgio R. Matioli, que fez uma leitura de versão preliminar e me contou a história do boeing (um pensamento filosófico para terminar a dissertação), João Miguel Nogueira, pelo gentil empréstimo do sistema fotográfico de seu laboratório, Gabriel Marroig Zambonato, Miguel

Trefaut Rodrigues, Renata Pardini, Mario César Cardoso de Pinna, Ricardo Pinto da Rocha, Renato de Mello-Silva e Sérgio Antonio Vanin.

Ao Dr. Peter Gibbs da School of Biology, da University of St. Andrews, Escócia, pela revisão do *Abstract*.

Aos amigos e colegas de laboratório Andrés Calonge-Mendez, Guilherme Renzo Brito, Márcia Pascotto, Rafael Migotto, Renato Gaban-Lima e Ricardo Mendonça N. dos Santos. Ao Andrés, um especial agradecimento por ter me indicado no laboratório. Aos amigos dos laboratórios associados: de ornitologia (alunos de Luís Fábio Silveira), de herpetologia (alunos de Miguel T. Rodrigues) de aracnologia (alunos de Ricardo Pinto da Rocha), em especial ao querido Humberto Yamaguti (Teté) que me auxiliou com os programas de sistemática e Sabrina Outeda Jorge, aos alunos de “ornitologia molecular” (alunos de Cristina Miyaki e de Anita Wajntal), em especial Camila Ribas, por todo o incentivo e Zé Patané, por trocar informações sobre os tucanos.

Aos amigos de Pós-graduação e do Departamento. Ao amigo Flávio Lima pela leitura e comentários de uma versão quase final.

Nesta fase final, agradeço Tarcila Montezoro Alves, Maíra Rossi e Marcelo Fukuda, por me auxiliarem com a máquina fotográfica e me disponibilizarem o laboratório.

Um agradecimento especial a Tatiana Possato (*in memoriam*), por ela ter sido a cientista que era. Fica registrada minhas saudades...

A Roque e Fernando de Gaspari pelo *R. toco* do Criadouro Conservacionista Estação Natureza e pela amizade.

Aos técnicos, pessoal das secretarias (Marly, Abigail, Jean, Helder, Eduardo-Proap), bibliotecários, pessoal da limpeza (Noemia), portaria (Sr. Paulo, Luizinho), pessoal do xerox e computação (Agenor), pela manutenção da parte logística, possibilitando meu trabalho.

A minha família, ao meu pai, por todo o apoio durante a conclusão de minha dissertação, ele foi fundamental. Agradeço aos meus queridos irmãos, Felipe Tathiana e Tamara por todo o incentivo.

A Regina e Yoshiaki Nakano, Vera Leães e Juarez Lopes, bem como a Annelvira Gabarra, que fizeram parte da minha formação durante minha infância e adolescência.

Aos meus grandes amigos: Ana Patrícia Batista de Lima, André Laudanna, Andrea Bonna, Beatriz Lopes, Camila Galheigo, Daniel Santa Cruz Damineli, Felipe Cirilo, Julia Nakano, Juliana Ortega, Letícia Nogueira, Mariana Carneseca e Priscila Ciocchi.

Sumário

1. INTRODUÇÃO	01
1.1. TAXONOMIA	01
1.2. RELAÇÕES INTERESPECÍFICAS	02
1.3. RELAÇÕES INTERGENÉRICAS	03
1.4. RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO COM OS CAPITONIDAE NEOTROPICAIS	05
1.5. RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO COM OS DEMAIS PICIFORMES	08
1.6. REGISTRO FÓSSIL	09
1.7. CONSIDERAÇÕES FINAIS	10
2. OBJETIVOS	11
3. JUSTIFICATIVA	11
4. MATERIAL E MÉTODOS	12
4.1. MATERIAL BIOLÓGICO	12
4.2. PREPARAÇÃO DO MATERIAL	12
4.3. NOMENCLATURA E TERMINOLOGIA ANATÔMICA	13
4.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA	14
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	16
5.1. DESCRIÇÃO GERAL	16
5.2. SUPORTE ESQUELÉTICO	17

5.3. MUSCULATURA	49
5.4. MEMBRANAS	53
5.5. TECIDO CONJUNTIVO	55
5.6. ANÁLISE FILOGENÉTICA	57
6. CONCLUSÕES	77
7. RESUMO	79
8. ABSTRACT	80
9. FIGURAS	81
10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	84
11. ANEXOS	95
11.1. ANEXO I- MATRIZ DE CARACTERES	95
11.2. ANEXO II – RELAÇÃO DE ESPÉCIMES	97

1. INTRODUÇÃO

A família Ramphastidae, composta por aves comumente conhecidas como tucanos e araçarís, é um grupo Neotropical cuja distribuição se estende da porção central do México até o Sul do Brasil (Short & Horne, 2001; Alvarenga, 2002). Os Ramphastidae são aves arborícolas, tipicamente de florestas, sendo *Ramphastos toco* a única espécie que realmente ocorre em áreas abertas. A maior quantidade de espécies de Ramphastidae pode ser observada nas florestas do oeste amazônico, onde até sete espécies são simpátricas (Haffer, 1974; Höfling, 1995).

Os tucanos e araçarís são facilmente diagnosticáveis pelo grande e colorido bico, achatado lateralmente e com tômiás serrilhadas, sendo o bico dessas aves a característica mais marcante do grupo (Höfling, 1995). Esse bico descomunal, levou cientistas europeus do século dezoito a pensar, inicialmente, que essas aves eram piscívoras (Short & Horne, 2002).

Entre outras características diagnósticas destacam-se as narinas do tipo holorrino, o palato desmognato, o vômer rostralmente truncado, os pés zigodáctilos, a abertura da glândula uropigial circundada por penas, uma hipopena nas penas de cobertura e 10 rectrizes (Beddard, 1898; Ridgway, 1914 *apud* Höfling, 1995). As clavículas são curtas, sem fusão na linha mediana do corpo, ou seja, não formam a fúrcula, que é a característica encontrada na maioria das aves (Owen, 1854; Fürbringer, 1888; Newton, 1886; Beddard, *op. cit.*; Höfling, 1995; Höfling & Alvarenga, 2001). O tubo digestivo é curto e não possui cecos cólicos (Owen *op. cit.*; Höfling, 1995). Além do mais, os Ramphastidae possuem uma morfologia craniana única (Höfling, 1991, 1998) e um arranjo tal das vértebras caudais que permite que essas aves tenham uma postura típica para dormir, projetando a cauda anteriormente (Short & Horne, 2002).

São basicamente frugívoros, mas ocasionalmente se alimentam de ovos, jovens de outras espécies de aves e até mesmo pequenos vertebrados e invertebrados (Haffer, 1974; Sick, 1997; Höfling, 1991; Short & Horne, 2001; Alvarenga, 2004).

1.1. TAXONOMIA

Segundo Haffer (1974), o padrão de especiação dos tucanos parece estar intimamente associado às mudanças de vegetação associadas às flutuações climáticas cíclicas durante o Quaternário. Esse autor acredita que muitas espécies da família Ramphastidae diferenciaram-se em refúgios florestais durante as glaciações ocorridas no Pleistoceno, evoluindo, durante os períodos de seca, em uma Amazônia fragmentada em porções distintas. Ainda segundo esse autor, com a expansão das florestas, essas raças geográficas, que não estavam isoladas em nível reprodutivo, entraram em contato, surgindo várias formas híbridas que, por muitos autores, foram consideradas como novas espécies, o que gerou problemas taxonômicos. Estes decorrentes também do fato de que muitas subespécies foram consideradas como espécies por alguns autores e muitas subespécies, espécies válidas por outros.

Apesar de alguns problemas taxonômicos persistirem até os dias de hoje, quase todas as espécies conhecidas atualmente foram descritas já no início do século dezanove e muito bem ilustradas por John Gould em sua conhecida monografia de 1834. Nesta monografia Gould (1992) reconhece 33 espécies, sendo que em sua segunda edição, vinte anos mais tarde, o número de espécies foi elevado para 51. Haffer (1974), ao discutir sobre o padrão de especiação de aves na América do Sul, reconhece 33 espécies, agrupadas em quatorze superespécies e seis gêneros (*Aulacorhynchus*, *Pteroglossus*, *Selenidera*, *Bailloni*, *Andigena* e *Ramphastos*). Destes gêneros, apenas *Bailloni* seria monoespecífico. Morony Jr. *et al.* (1975) reconhecem as mesmas 33 espécies relacionadas por Haffer; Short & Horne (2002) relacionam 34, Van Tyne & Berger (1976) 37; Peters (1948), Meyer de Schauensee (1982), Sibley & Ahlquist (1990), Sibley & Monroe Jr. (1990) e Monroe Jr. & Sibley (1993), 41. Pinto (1978) refere-se a 20 espécies para o Brasil e Sick (1997) a 21.

1.2. RELAÇÕES INTERESPECÍFICAS

Assim como existem divergências quanto à definição de algumas espécies, muito pouco se conhece sobre as relações interespecíficas.

Haffer (1974) utilizou-se da vocalização, morfologia do bico, do padrão de coloração e distribuição geográfica como evidências para inferir sobre as relações entre as

espécies da família. Entretanto, não utilizou, explicitamente, um grande número de caracteres e um método filogenético (Weckstein, 2005).

Cracraft & Prum (1988), com base nos padrões de coloração da plumagem de *Selenidera* e *Pteroglossus*, forneceram uma hipótese para as relações de parentesco entre os diferentes táxons destes dois gêneros. Com base em seus resultados, propuseram que a especiação desses grupos se deu por vicariância e refutaram o modelo de refúgios Quaternários proposto por Haffer (1974).

Short & Horne (2001) teceram comentários sobre o relacionamento entre as espécies com base em similaridade.

Weckstein (2005) analisou três genes mitocondriais codificantes, propondo, com base neles, um relacionamento filogenético entre as espécies de *Ramphastos*. Seus resultados corroboram em alguns aspectos com as inferências propostas por Haffer (1974), mas apresentam algumas discrepâncias.

Eberhard & Bermingham (2005) usaram seqüências de DNA mitocondrial para reconstruir as filogenias em nível de espécies do gênero *Pteroglossus*, comparando seus resultados com a filogenia baseada em dados morfológicos de Cracraft & Prum (1988), e estimaram o tempo absoluto de divergência da linhagem.

Patané (2007) também apresentou uma proposta para as relações filogenéticas entre as espécies de *Ramphastos*, baseada no sequenciamento de nove genes, sendo oito genes mitocondriais e um íntron de um gene nuclear. Seus resultados concordam grandemente com a proposta de Weckstein (2005), diferindo em poucos aspectos.

1.3. RELAÇÕES INTERGENÉRICAS

As relações entre os gêneros da família também não são bem definidas, não sendo possível o reconhecimento de uma categoria menos inclusiva, como subfamília e tribo (Short & Horne, 2002).

Haffer (1974) propôs um dendrograma das relações intergenéricas, em que *Andigena* e *Aulacorhynchus* formariam um grupo natural; *Selenidera*, *Bailloni* e *Pteroglossus* formariam um outro grupo, e *Ramphastos* um grupo à parte.

Swierczewski & Raikow (1981), analisando a musculatura e tendões dos membros posteriores, propuseram que *Ramphastos* e *Pteroglossus* seriam grupos irmãos e *Aulacorhynchus* o grupo irmão destes dois gêneros.

Lanyon & Zink (1987), com base na eletroforese de proteínas musculares e hepáticas, afirmaram que *Selenidera* e *Pteroglossus* são grupos irmãos e *Ramphastos* o grupo externo a eles.

Hackett & Lehn (1997) consideram que, em nível genérico, as espécies de *Pteroglossus* formam um grupo geneticamente mais semelhante entre si.

Nahum (1998), com base em seqüências de citocromo *b*, obteve outros resultados quanto à filogenia dos Ramphastidae, agrupando *Andigena*, *Selenidera*, *Pteroglossus*, *Bailloni* e *Aulacorhynchus* em um único clado e excluindo o gênero *Ramphastos*. Este último é considerado como grupo-irmão de um capitonídeo do Novo Mundo, *Capito niger*. Os gêneros *Pteroglossus* e *Bailloni* são tidos como grupos-irmãos, assim como *Selenidera* e *Andigena*. *Aulacorhynchus* seria o grupo-irmão destes quatro gêneros.

Barker & Lanyon (2000), baseados também em seqüências de citocromo *b*, obtêm resultados equivalentes, não fosse o gênero *Capito*, que aparece como grupo-irmão de *Eubucco*, basais à linhagem dos ramphastídeos.

Moyle (2003) concorda com o relacionamento de grupo-irmão entre *Pteroglossus* e *Bailloni*, assim como entre *Selenidera* e *Andigena*. Entretanto, discorda quanto ao posicionamento de *Aulacorhynchus*, que em suas análises é basal ao clado formado por *Selenidera* e *Andigena*. *Ramphastos* é considerado basal a toda linhagem dos Ramphastidae, concordantemente com os autores acima citados.

Nahum (2003), com base em seqüências de DNA mitocondrial, propõe um resultado diferente do apenas baseado em citocromo *b* (Nahum, 1998). Neste, *Andigena* e *Selenidera* formam um clado, sendo *Aulacorhynchus* o grupo-irmão deste. Por fim, este clado formado por estes três gêneros é grupo-irmão do clado formado por *Pteroglossus* e *Bailloni*. *Ramphastos* é o grupo basal a todos esses gêneros.

Wajntal *et al.* (2002), com base em análises preliminares de citocromo *b*, sugeriram que *Bailloni bailloni* pudesse ser incluído no gênero *Pteroglossus* e apontam para a necessidade de uma maior investigação quanto à posição de *Pteroglossus beauharnaesii*, que pode ser um gênero monoespecífico, *Beauharnaisius*. Posteriormente, análises

filogenéticas de um fragmento do citocromo *b* associadas a caracteres cranianos (Kimura *et al.*, 2004) corroboraram a inclusão de *B. bailloni* no gênero *Pteroglossus*.

1.4. RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO COM OS CAPITONIDAE NEOTROPICAIS

As relações de parentesco dos Ramphastidae com os outros grupos de aves são controversas. Sabe-se que a família mais próxima do grupo é a família Capitonidae (capitães-de-bigode) (*e. g.* Van Tyne, 1955; Haffer, 1974; Swierczewski & Raikow, 1981; Cracraft, 1981 e 1988; Sibley & Ahlquist, 1986 e 1990; Lanyon & Zink, 1987; Prum, 1988; Sibley *et al.*, 1988; Höfling, 1995; Barker & Lanyon, 2000; Höfling & Alvarenga, 2001; Short & Horne, 2002; Moyle, 2003, Johansson *et al.*, 2001; Johansson & Ericsson, 2003), porém, existem dúvidas quanto de que forma esses táxons estariam relacionados.

Os Capitonidae são aves pantropicais, ocorrendo na região Oriental, Etiópica e Neotropical. Na África e na Ásia são mais diversificados do que nas Américas Central e do Sul.

São consideradas válidas 78 espécies por Peters (1948), 76 por Mayr & Amadon (1951), 81 por Morony *et al.* (1975), 72 por Van Tyne & Berger (1976), 82 por Sibley & Monroe Jr., (1990), Monroe Jr. & Sibley (1993) e 82 por Short & Horne (2002). No Novo Mundo ocorrem 13 (Morony *et al.*, *op. cit.*; Short, 1985) ou 14 espécies (Monroe Jr. & Sibley, *op. cit.*), distribuídas em três gêneros, sendo que apenas quatro são registradas no Brasil (Pinto, 1978; Sick, 1997).

Os Capitoninae neotropicais possuem dois gêneros, *Capito* com nove espécies e *Eubucco* com quatro,; e também os Semnornithinae, com o gênero *Semnornis*, que contém duas espécies (Short & Horne, 2002).

Pela história biogeográfica, seria esperado que os Capitonidae neotropicais fossem mais proximamente relacionados com os Ramphastidae (Höfling, 1995). No entanto, foram considerados, juntamente com os demais capitonídeos, como uma categoria taxonômica independente – Capitonidae (Garrod, 1878; Beddard, 1898; Sclater, 1891; Ridgway, 1914; Ripley, 1945; Peters, 1948; Wetmore, 1951; Thomson, 1964).

A partir dos dados disponíveis na literatura e de observações pessoais, Prum (1988) analisou 32 caracteres morfológicos e comparou-os com os dados de hibridação de DNA (Sibley & Ahlquist, 1986); seus resultados levaram-no a considerar as subfamílias Ramphastinae (tucanos e araçarís) e mais seis outras Trachyphoninae, Calorhamphinae, Lybiinae, Megalaiminae, Capitoninae e Semnorninae, todas incluídas na família Ramphastidae. Propõe também que os capitonídeos asiáticos seriam parafiléticos e grupo-irmão da radiação do Novo Mundo (capitonídeos neotropicais e ranfastídeos). Os capitonídeos africanos seriam basais e parafiléticos. Os capitonídeos neotropicais também seriam parafiléticos, com o gênero *Semnornis* basal aos tucanos e araçarís e não juntamente aos demais capitonídeos neotropicais.

Sibley & Ahlquist (1990), seguidos por Sibley & Monroe Jr. (1990), basearam-se na hibridação de DNA nos Piciformes e, utilizando-se dos resultados associados a dados morfológicos e outras características, sugeriram uma classificação provisória para os Piciformes, na qual os indicatorídeos e os pica-paus agrupam-se em duas famílias distintas, na infra-ordem Picidae, seguida pela infra-ordem Ramphastides. Esta última possui três superfamílias, duas delas com uma família de capitonídeos do Velho Mundo, e uma terceira superfamília Ramphastoidea, compreendendo uma família, na qual os capitonídeos neotropicais são arranjados na subfamília Capitoninae; os tucanos e os araçarís, na subfamília Ramphastinae.

Lanyon & Hall (1994) analisaram o DNA mitocondrial de duas espécies de ranfastídeos, duas de capitonídeos sul-americanos e duas de africanos. Os resultados obtidos sustentam a hipótese de que os ranfastídeos e os capitonídeos do Novo Mundo são grupos irmãos, sugerindo a parafilia dos Capitonidae (Short & Horne, 2002).

Em concordância com Prum (1988), os dados de Barker & Lanyon (2000) indicam não apenas que os capitonídeos neotropicais são mais próximos dos Ramphastidae do que aos capitonídeos do Velho Mundo, como também que alguns capitonídeos neotropicais são mais próximos dos Ramphastidae do que aos demais capitonídeos neotropicais. Entretanto, nas análises de Barker & Lanyon (2000), o grupo-irmão dos Ramphastidae seria o clado formado por *Eubucco* e *Capito* e não *Semnornis*, que nesse estudo é tido como basal ao clado formado pelos Ramphastidae e demais capitonídeos neotropicais. Além do mais, *Trachyphonus* (um capitonídeo africano) é posicionado como grupo-irmão da radiação

neotropical, enquanto que as análises de Prum (1988) sugerem que sua posição é basal dentro da família, tradicionalmente, considerada como Capitonidae.

Um recente trabalho sobre a filogenia de capitonídeos e ramfastídeos foi proposto por Moyle (2003), que comparou as seqüências de DNA mitocondrial (citocromo *b*) e nuclear (intron 7 do gene β -fibrogênio) dos gêneros desses dois grupos. Os resultados provenientes dessas seqüências de DNA suportaram o monofiletismo dos capitonídeos de cada região tropical, sendo os capitonídeos asiáticos basais aos clados africanos e do Novo Mundo. Ainda, nas análises de Moyle (2003), o posicionamento de *Semnornis* permanece incerto dentro da radiação dos Capitonidae do Novo Mundo, ora aparecendo como grupo-irmão da linhagem dos Ramphastidae, ora basal dentro dos capitonídeos do Novo Mundo, dependendo do esquema de peso adotado pelo autor.

Johansson & Ericsson (2003), baseados em dados moleculares (íntrons e éxons de genes nucleares) também apontam para o parafiletismo dos tradicionais Capitonidae, sendo os Capitonidae neotropicais e os Ramphastidae tidos como grupos-irmãos e este clado, grupo-irmão dos Capitonidae africanos, sendo os capitonídeos asiáticos basais a toda a linhagem.

Haffer (1974) acredita que os Ramphastidae diferenciaram-se dos Capitonidae na América do Sul durante o período Terciário. Por meio de dados de hibridação de DNA, Sibley & Ahlquist (1986) estimaram que os tucanos e os capitonídeos do Novo Mundo tenham tido um ancestral comum há cerca de 20 a 30 milhões de anos, durante o Oligoceno. Nahum *et al.* (2003), com base em fragmentos de citocromo *b* e de seqüências de DNA ribossômico mitocondrial, afirmaram que os Ramphastidae e, provavelmente, os Capitonidae divergiram de outros Piciformes no Cretáceo Superior (~82 m.a.), sugerindo que os Piciformes estão entre as ordens de aves que sobreviveram ao evento de extinção em massa ocorrida há, aproximadamente, 65 m.a., no limite Cretáceo/Terciário. A estimativa do tempo de divergência é coincidente com o da separação entre a África e a América do Sul, assim como de outras intensas atividades geológicas e modificações de áreas que correspondem ao Neotrópico. Já o tempo de divergência dos gêneros, estimado dentro de Ramphastidae, abrange o período compreendido entre o Eoceno Médio (47 m.a.) ao Mioceno Superior (9,5 m.a.) (Nahum *et al.*, 2003).

Considerando-se os trabalhos mais recentes sobre as relações filogenéticas de ranfastídeos e capitonídeos, todos convergem para o não-monofiletismo dos Capitonidae (Prum 1988, Sibley and Ahlquist 1990; Lanyon and Hall, 1994; Johansson *et al.*, 2001; Johansson & Erisson, 2003) e inclusive dos Capitonidae neotropicais (Prum, 1988; Barker & Lanyon, 2001, Johansson & Ericsson, 2003). Para os sistematas, a maior questão na radiação do Novo Mundo é a posição de *Semnornis*, que, em algumas análises, é tido como grupo-irmão dos ranfastídeos (Prum, 1988; Barker & Lanyon, 2000), sugerindo que os capitonídeos neotropicais não são monofiléticos. O parafiletismo dos tradicionais capitonídeos do Novo Mundo parece provável, mas amostras mais amplas dos táxons do Novo Mundo tornam-se necessárias para esclarecimento dessa hipótese (Moyle, 2003). O SAAC (*South American Classification Committee*) assumiu duas famílias para os capitonídeos neotropicais, Semnornithidae e Capitonidae, sendo que os capitonídeos do Velho Mundo foram arranjados em duas famílias distintas, uma asiática e outra africana.

Apesar dos estudos recentes apontarem como consenso o parafiletismo dos capitonídeos, as propostas são divergentes e poucas para se optar por uma das hipóteses. Acrescenta-se o fato que, na maioria dos estudos recentes, o monofiletismo dos capitonídeos neotropicais é questionado, o que levaria a uma nova mudança nomenclatural, caso essa hipótese fosse adotada. Por isso, optou-se neste trabalho, por aspectos práticos e por enquanto, seguir o arranjo clássico, que posiciona os tucanos entre os capitonídeos, indicatorídeos e os pica-paus, como quatro famílias separadas. Assim, os capitonídeos neotropicais, asiáticos e africanos compõem a família Capitonidae, enquanto os tucanos e araçaris a Ramphastidae, além das famílias Indicatoridae e Picidae na ordem Piciformes (Short & Horne, 2002).

Prum (1988), apesar de não se propor a desvendar as relações interespecíficas dos Ramphastidae, aponta *Aulacorhynchus* como o gênero mais basal da família.

1.5. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS COM OS DEMAIS PICIFORMES

Os Ramphastidae e os Capitonidae foram, tradicionalmente, incluídos na ordem Piciformes, na subordem Picoidea (ou Pici), juntamente com as famílias Picidae (pica-paus) e Indicatoridae (indicadores-de-mel); já os Galbulidae (arirambas) e Bucconidae (joão-bobos) na subordem Galbuloidea (ou Galbulae) (Stresemann, 1934; Swierczewsky &

Raikow, 1981; Simpson & Cracraft, 1981; Cracraft, 1981; Raikow & Cracraft, 1983; Burton, 1984; Sibley & Ahlquist, 1990; Johansson & Ericsson, 2003). As ordens de aves consideradas mais relacionadas filogeneticamente com os Piciformes são Coraciiformes e Passeriformes (Höfling, 1995; Höfling & Alvarenga, 2001; Johansson & Ericsson, 2003).

No entanto, Sibley & Ahlquist (1972 e 1990), Olson (1982 e 1983), Burton (1984), Lanyon & Zink (1987); Sibley *et al.* (1988); Höfling (1995); Höfling & Alvarenga (2001) e Short & Horne (2002) acreditam que os Galbulidae e os Bucconidae sejam mais relacionados filogeneticamente com os Coraciiformes do que com os Piciformes. Assim, Sibley *et al.* (1988), Sibley & Ahlquist (1990), Monroe Jr. & Sibley (1993) e Short & Horne (2002) propuseram a ordem Galbuliformes para abrigar Galbulidae e Bucconidae.

Pascotto (2005) com base em caracteres osteológicos propôs que os Galbuliformes sejam incluídos na ordem Coraciiformes, a qual, segundo a autora é formada pelas famílias Galbulidae, Bucconidae (= Galbulae), Coraciidae, Brachypteraciidae, Meropidae, Todidae, Momotidae e Alcedinidae. Também, segundo a autora, a ordem proposta por ela como Trogoniformes é grupo-irmão da ordem proposta como Coraciiformes e a ordem proposta como Upupiformes é grupo-irmão dos Passeriformes, sendo os Piciformes (Indicatoridae, Ramphastidae, Capitonidae e Picidae) grupo-irmão do clado formado por estas quatro ordens.

Segundo Johansson & Ericsson (2003), baseados em dados moleculares, Pici e Galbulae são grupo-irmão, sendo a tradicional ordem Piciformes (*sensu* Wetmore, 1960) monofilética.

1.6. REGISTRO FÓSSIL

Os registros fósseis de Ramphastidae disponíveis são poucos, não datados em períodos anteriores ao Pleistoceno. O registro mais antigo de Ramphastidae foi feito por Winge (1887), para o limite Pleistoceno/Holoceno, datação ainda imprecisa (Cunha & Guimarães, 1981). Trata-se de uma ulna e um tarsometatarso de *Ramphastos toco* e fragmentos de uma ulna de *R. dicolorus*, proveniente de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (Brodkorb, 1971), que até então, pouco auxiliaram para esclarecimentos da sistemática do grupo (Höfling, 1995; Short & Horne, 2002).

Capitonídeos do Mioceno foram encontrados na Flórida (Olson, 1985) e, interessadamente, na Europa (Ballman, 1969 e 1983). O gênero *Capitonides* encontrado nessa última região parece proximamente relacionado ao gênero *Trachyphonus* que, atualmente, ocorre no sul do Saara (Short & Horne, 2002).

1.7. CONSIDERAÇÕES GERAIS

Embora a maioria dos trabalhos aponte para o monofiletismo dos Ramphastidae, existem divergências na literatura quanto ao nível hierárquico-taxonômico que devem ocupar. Além disso, as propostas de relações intergenéricas são controversas e as interespecíficas pouco representativas, observando-se também a necessidade de uma revisão taxonômica para algumas espécies. Já para os Capitonidae, questiona-se o monofiletismo do grupo e inclusive o monofiletismo dos capitonídeos neotropicais, pois as relações deste grupo com os Ramphastidae ainda estão obscuras.

Desta forma, observa-se que se trata de um grupo que necessita de estudos, sendo que a utilização de dados anatômicos da siringe de Ramphastidae e Capitonidae pode ser considerada como mais uma fonte de caracteres na tentativa de esclarecer a história evolutiva do grupo.

Os Ramphastidae, com suas áreas de distribuição e endemismo foram centrais na formulação de hipóteses que buscaram explicar a grande diversidade de espécies de aves na região Neotropical (Cracraft, 1985; Haffer, 1969 e 1974), sendo que estudos filogenéticos muito podem contribuir para o entendimento da diversificação nos Neotrópicos.

2. OBJETIVO

O presente trabalho tem como objetivo propôr uma hipótese quanto às relações filogenéticas dos representantes da família Ramphastidae, utilizando-se, nas análises, do conjunto de caracteres anatômicos provenientes da siringe dessas aves.

3. JUSTIFICATIVA

A família Ramphastidae ocorre apenas na região Neotropical, logo, o conhecimento de suas relações filogenéticas tem implicações biogeográficas e evolutivas de extrema importância para essa região. A existência de um grande número de questões relacionadas à história evolutiva dos tucanos e araçarís, inseridas na própria história de diversificação no Neotrópico, torna este trabalho importante. A proposta de diversificação na América do Sul de Haffer (1974) não possui uma abordagem filogenética, o que não desmerece o trabalho em questão. Porém, uma hipótese filogenética para os Ramphastidae poderá lançar luz às relações encontradas pelo autor e às suas inferências quanto à especiação na América do Sul.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1 MATERIAL BIOLÓGICO

As observações das siringes foram feitas em 108 espécimes pertencentes a 18 espécies e contemplam cinco dos seis gêneros de Ramphastidae (*Aulacorhynchus*, *Ramphastos*, *Pteroglossus*, *Selenidera* e *Bailloni*). Acrescenta-se a essa amostra, oito exemplares de quatro espécies de Capitonidae (*Lybius dubius*, *Eubucco richardsoni*, *Capito dayi* e *C. niger*). Os espécimes utilizados estão relacionados no Anexo II, assim como suas instituições de origem.

Para a realização deste trabalho foram estudadas as siringes provenientes de exemplares emprestados pelas coleções anatômicas de aves do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEGA), do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), da Coleção Anatômica de Aves do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (AZUSP), do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), do Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS) e da Colección Ornitológica Williams H. Phelps de La Fundación Williams H. Phelps.

4.2. PREPARAÇÃO DO MATERIAL

Os métodos de dissecação e de diafanização foram adequados ou testados para minimizar possíveis danos ao material e/ou para se obter um resultado mais satisfatório na observação da siringe.

A dissecação foi baseada nos protocolos de Cannel (1988) e de Gaban-Lima (2001), com algumas modificações. Os espécimes foram sexados, quando possível, por meio da observação das gônadas.

Os caracteres provenientes da musculatura foram observados nos espécimes não diafanizados.

O suporte esquelético foi observado em material diafanizado. Noventa exemplares foram diafanizados e corados com Vermelho de Alizarina e Azul de Alcian, segundo Taylor & Van Dyke (1985), com algumas modificações. Também foi substituído o KOH por etanol na preparação do Vermelho de Alizarina, para a coloração de alguns poucos

exemplares, segundo o proposto por Springer & Johnson (2000), com o intuito de testar essa técnica menos abrasiva. Porém, apesar das seringas ficarem mais intensamente coradas pelo Vermelho de Alizarina, o resultado, comparativamente, não se apresentou satisfatório, já que diminui o contraste entre o azul e o vermelho, bem como a diafanização foi menos acentuada, sendo que os tecidos conjuntivos prejudicaram a observação das estruturas da siringe.

As observações foram feitas com o auxílio do estereomicroscópio Bausch & Lomb. As imagens das seringas foram captadas com o auxílio de uma câmera fotográfica digital Panasonic FMZ7 e também por uma Olympus C-7070, acoplada a um estereomicroscópio estereoscópico SV9.

4.3. NOMENCLATURA E TERMINOLOGIA ANATÔMICA

Foi seguida a nomenclatura e a ordem taxonômica apresentadas por Short & Horne (2002). *Baillonius bailloni*, apesar de já aceito pela comunidade ornitológica como *Pteroglossus bailloni*, neste trabalho, para fins práticos, foi mantido como *B. bailloni*.

A terminologia anatômica segue King (1993) e Ames (1971) e comentários acerca dela serão abordados no item “Resultados e Discussão”. Uma vez que a traquéia e os brônquios são formados por séries de elementos esqueléticos, há dificuldade de se definir a homologia primária entre essas estruturas. O critério único adotado por King (1993), a bifurcação dos brônquios, não parece adequado para o estabelecimento da homologia primária entre as séries de elementos, como observado em trabalhos anteriores (Lanyon, 1988; Prum, 1992; Griffiths, 1994a; 1994b; Gonzaga, 2001; Gaban-Lima, 2001, 2007; Gaban-Lima & Hofling, 2006; Raposo *et al.*, 2006). Assim, justifica-se a utilização da terminologia proposta por Ames (1971) para as séries de elementos esqueléticos, onde esses elementos são divididos de acordo com certos critérios em duas séries, as quais são nomeadas “A” e “B”, sendo os elementos numerados distalmente a partir do ponto de encontro entre as séries.

Neste trabalho os critérios utilizados para estabelecer as homologias primárias entre as séries são:

- 1) similaridade especial na forma dos elementos A1;

2) a proximidade das margens caudais e craniais dos elementos, onde os elementos A são bem próximos uns dos outros e os elementos B são separados por uma membrana interbronquial;

3) a posição em relação à membrana timpaniforme lateral (Ramphastidae).

4.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA

As hipóteses sobre as relações de parentesco entre os Ramphastidae foram inferidas de acordo com o método da Sistemática Filogenética ou Cladística, proposta por Hennig (1950, 1966, 1968) e desenvolvida posteriormente por vários outros autores, entre eles Eldredge & Cracraft (1980), Nelson & Platnick (1981), e apresentada, por exemplo em Wiley *et al.* (1991), Amorin (1997) e Kitching *et al.* (1998) e os dados foram analisados seguindo o princípio da parcimônia (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970).

A polarização dos estados de caráter foi inferida, posteriormente à análise, a partir do ponto de enraizamento e das relações entre o grupo interno (Ramphastidae) e externo (Capitonidae) nas hipóteses mais parcimoniosas (Farris, 1982; Nixon & Carpenter, 1993). O ponto de enraizamento foi fixado em *L. dubius*. Os grupos externos foram incluídos na matriz e analisados simultaneamente para testar o monofiletismo do grupo interno e obter uma análise mais global dos caracteres empregados (Nixon & Carpenter, 1993).

Os estados definidos foram codificados numericamente em uma matriz, utilizando-se do programa Nexus Data Editor 0.5.0 (Page, 2001) e a análise de parcimônia foi realizada por meio do programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003) em uma busca exaustiva (“Implicit Enumeration”). Também foi realizada a busca no programa PAUP* 4.0b 10 (Swofford, 2001), lançando mão da opção “branch and bound” para fins meramente de comparação. A matriz de passos encontra-se no Anexo I. Caracteres desconhecidos foram codificados como (?) e os inaplicáveis como (-), sendo que o programa PAUP não os diferencia. Ou seja, tanto para os caracteres desconhecidos quanto para os inaplicáveis o programa decide o estado com base no que for mais parcimonioso. Tendo isso em vista, e seguindo as recomendações de Fernando P. L. Marques (*com. pess.*), os caracteres inaplicáveis foram tratados como autapomorfias de cada espécie, para assim, restringir sua aplicabilidade.

O mesmo peso foi atribuído aos caracteres e nenhum caráter multiestado foi ordenado. Optou-se por colapsar todos os ramos das árvores cujo comprimento fosse igual a zero. Após a primeira análise, foram utilizados procedimentos de ponderação sucessiva (Farris, 1969; Carpenter, 1988) no programa TNT.

Não foram excluídos os caracteres autapomórficos de modo a não perder informações (Yeates, 1992). No caso de ambigüidade nas séries de transformação de caráter foi adotado o critério de otimização ACCTRAN, considerando-se que ele preserva as hipóteses de homologia primária (de Pinna, 1991).

Como medida de suporte de clados foi utilizado o índice de Bremer. Este índice mede o número de passos adicionais para que um determinado ramo do consenso dos cladogramas mais parcimoniosos colapse no consenso estrito dos cladogramas ótimos e subótimos.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Abaixo segue a relação de caracteres utilizados na análise filogenética da família, com uma breve descrição e discussão geral sobre a anatomia e a terminologia de cada componente morfológico siringeal. Os caracteres foram organizados em subtemas: descrição geral, elementos esquelético, musculatura, membranas e tecido conjuntivo. A numeração dos caracteres segue a ordem em que foram colocados na matriz (Anexo I).

5.1. DESCRIÇÃO GERAL

A siringe dos Ramphastidae é uma modificação da região caudal do tubo respiratório, mais precisamente uma modificação próxima à bifurcação dos brônquios, que envolve tanto elementos bronquiais como traqueais. É composta por quatro componentes morfológicos: os elementos esqueléticos do tubo respiratório (traqueais e bronquiais), as membranas, os músculos e os nervos. Por envolver tantos os elementos da traquéia quanto dos brônquios em uma classificação clássica a siringe dos Ramphastidae é considerada traqueobronquial. Porém sabe-se da subjetividade dessa classificação pela dificuldade de se definir os limites da siringe.

5.1.1. RELACIONAMENTO DA SIRINGE COM DEMAIS ÓRGÃOS

Entre os Ramphastidae estudados, a traquéia posiciona-se ao lado direito do pescoço, como nos demais grupos de Aves, e penetra na caixa torácica pelo espaço formado na região medial das clavículas, onde se apóia o saco aéreo clavicular (*Saccus clavicularis*), que envolve a siringe. A siringe encontra-se situada ventralmente em relação ao esôfago e dorsalmente em relação ao coração, órgãos que também estão dentro da caixa torácica. Ela relaciona-se fortemente a esses dois órgãos. Quando da dissecação, tomou-se o cuidado para avaliar o grau de interação entre essas estruturas e a siringe. Verificou-se que o eixo craniocaudal do coração faz um ângulo em relação a este mesmo eixo da traquéia, que, na maioria dos exemplares, chega a 90 graus. A aorta ascendente (*Aorta ascendens*) projeta-se dorsalmente envolvendo caudalmente o brônquio direito e posicionando-o junto ao esôfago. Os troncos arteriais braquiocefálicos que partem do coração posicionam-se mais dorsalmente em relação ao músculo esternotraqueal.

5.2. SUPORTE ESQUELÉTICO

5.2.1. DESCRIÇÃO GERAL E TERMINOLOGIA

O suporte esquelético da siringe dos grupos estudados constitui-se de modificações nos elementos esqueléticos do tubo respiratório (traqueais e bronquiais), bem como de cartilagens acessórias. Para descrever as variações nas formas dos elementos de suporte siringeais, foi usada a terminologia de Ames (1971), em que são estabelecidos certos critérios para definir a homologia entre os elementos do tubo respiratório, como descrito na seção de “Material e Métodos”.

Os elementos de sustentação podem variar em composição (cartilaginoso ou calcificado), bem como quanto à extensão da calcificação. Por último, os elementos podem ser fusionados um ao outro completamente, ao longo das suas margens craniais e/ou caudais em suas porções ventrais e/ou dorsais, ou em quase toda sua extensão. Também, podem estar fusionados por uma barra de cartilagem, calcificada ou não. Uma ilustração da siringe de *Ramphastidae*, assim como a terminologia adotada para os componentes morfológicos pode ser verificada na figura abaixo:

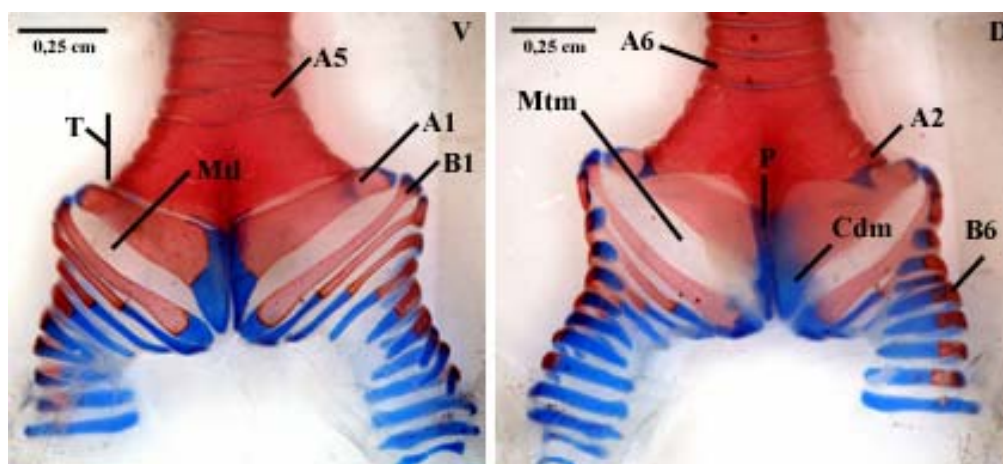


Figura 1: *Ramphastos vitellinus* (AZUSP 713). Suporte esquelético: V-vista ventral; A1 - elemento esquelético A1; A5 – elemento esquelético A5; B1 – elemento esquelético B1; T - tímpano; Mtl – membrana timpaniforme lateral; D – vista dorsal; A2 - elemento esquelético A2; A6 – elemento esquelético A6; B6 – elemento esquelético B6; Cdm – cartilagem membranosa dorsal; Mtm – membrana timpaniforme medial; P – *pessulus*.

5.2.2. ELEMENTOS A

Os elementos A, excetuando-se o elemento A1, são elementos completos e calcificados, pouco achatados dorsoventralmente. Mais cranialmente na traquéia, esses elementos sobrepõem-se, intercalando-se de tal forma que apenas metade deles aparece quando a traquéia está relaxada, dando a impressão de que são elementos incompletos. Pode-se supor que essa sobreposição intercalada permite a extensão e encurtamento da traquéia, conferindo-lhe maior flexibilidade.

À medida que se aproxima da região mais caudal da traquéia, esses elementos passam por modificações, tornam-se mais rígidos, com os diâmetros um pouco menores e não se sobrepõem, sendo que alguns elementos fundem-se em pontos variados. Os elementos mais caudais da traquéia fundem-se, formando uma estrutura com forma de tronco de cone denominada tímpano (*tympanum*), que será descrita a seguir.

Os elementos adjacentes ao tímpano, apesar de não estarem fusionados a ele, por estarem muito próximos entre si, contribuem para a rigidez dessa região, que serve de apoio para a musculatura da siringe.

5.2.3. TÍMPANO

Nos Ramphastidae, como mencionado anteriormente, os elementos A craniais à membrana timpaniforme lateral, ou seja, os elementos A da porção mais caudal da traquéia, são fusionados e modificados, formando uma estrutura rígida denominada tímpano. Ao que tudo indica, por observação de exemplares jovens e do grupo externo, a formação dessa estrutura dá-se da seguinte maneira: os elementos A caudais da traquéia são elementos esqueléticos pares que se fundem tanto a uma placa cartilaginosa ventral como a uma dorsal. Depois esses elementos fundem-se entre si por suas margens caudais e craniais, restando desta fusão apenas as suturas visíveis. Com base nos exemplares jovens, infere-se que os elementos A que se fundem às placas cartilagosas são, supostamente, em sua ontogenia calcificados anteriormente a essas placas. Entre os Ramphastidae, o tímpano é uma estrutura completamente calcificada nos adultos.

A forma do tímpano dos Ramphastidae, de modo geral, é pentagonal em vista ventral, diferente do observado nos Capitonidae estudados, em que o tímpano possui, a

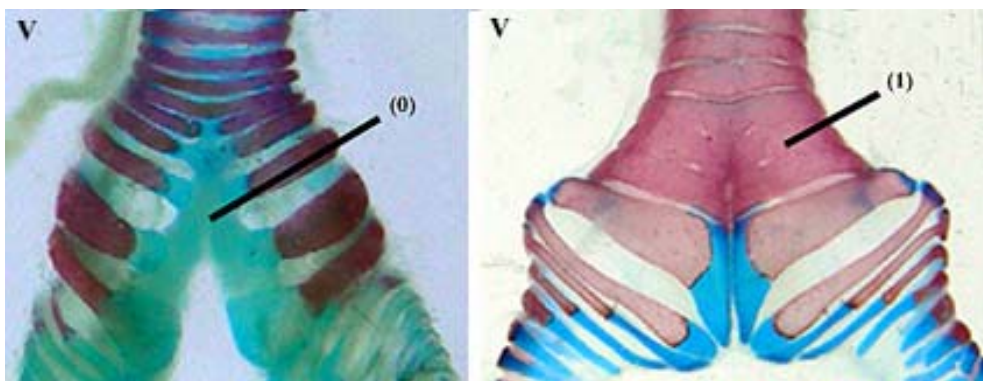
grosso modo, forma trapezoidal. Mas isso não representa um padrão constante, sendo tanto encontrado tímpano trapezoidal entre os Ramphastidae, como tímpano pentagonal entre os Capitonidae. Ainda em vista ventral, o diâmetro do tímpano aumenta caudalmente a partir do segundo elemento mais cranial, formando assim limites laterais inclinados, quando observados em vista ventral.

Em vista lateral nota-se que o tímpano é comprimido dorsoventralmente. Além do mais, há uma depressão na sua porção caudodorsal, que reflete a região onde o *pessulus* prende-se internamente à parede dorsal do tímpano. Há, igualmente, um sulco ventromedial, que é resultante da fusão do *pessulus* à parede ventral interna do tímpano. Esse sulco fora descrito anteriormente por Beddard (1898).

O tímpano é, também, encontrado amplamente em outros grupos de aves, como entre os Coraciiformes (Pires & Höfling, 2002), Psittaciformes (Gaban-Lima, 2006), Oscines (Ames, 1971), Strigidae (Brito & Höfling).

Caráter 1. Presença de tímpano

- 0. ausente
- 1. presente



L. dubius (MHNT 4835)

R. vitellinus (AZUSP 713)

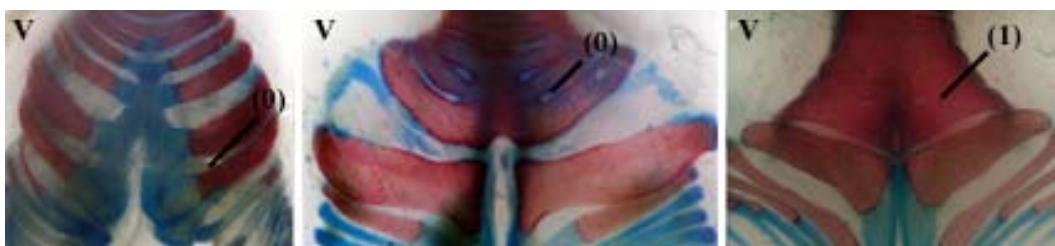
O tímpano típico, como uma estrutura rígida formada pela fusão dos elementos A mais caudais da traquéia (estado 1) foi observado em todos os Ramphastidae estudados, bem como nos Capitonidae, exceto em *Lybius dubius*. Nesta espécie, observa-se a fusão de elementos A mais caudais a uma placa ventral e outra dorsal, porém não se configura como

uma estrutura rígida, já que não há fusão ou proximidade caudal e cranial das margens dos elementos A envolvidos (estado 0).

É possível traçar a homologia entre o tímpano característico dos Ramphastidae com esses elementos fusionados de *L. dubius*. Portanto, para fins práticos, nas demais características descritas abaixo, essa estrutura em *L. dubius* será referida como tímpano.

Caráter 2. Elementos A do tímpano

0. separados por uma sutura larga
1. juntos, separados por uma sutura delgada

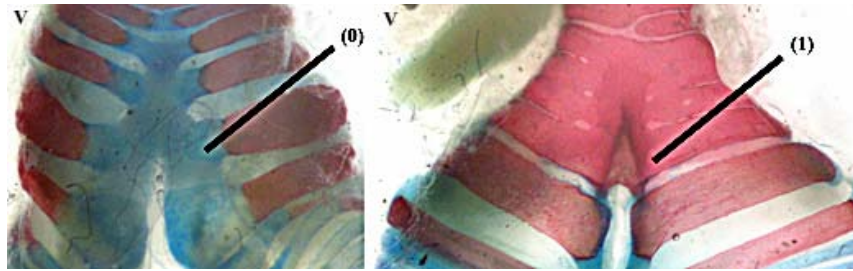


L. dubius (MHNT 4835) *E. richardsoni* (MPEGA 57009) *R. vitellinus* (AZUSP 697)

Os elementos A do tímpano, quanto as suas margens caudais e craniais, podem ser separados como em *L. dubius* e *E. richardsoni*. Em *L. dubius*, como anteriormente mencionado, os elementos A caudais fundem-se a uma placa ventral e a outra dorsal, mas estão livres entre si. Em *E. richardsoni* os elementos fundem-se igualmente a essas placas, mas também aproximam-se uns dos outros em suas margens caudais e craniais, formando uma estrutura mais rígida, característica do tímpano, entretanto com suturas relativamente mais largas do que nas demais espécies estudadas. Nos demais Capitonidae e Ramphastidae os elementos do tímpano são fusionados em suas margens caudais e craniais, restando visíveis apenas delgadas suturas.

Caráter 3. Porção de cartilagem sem calcificação na extremidade ventromedial dos elementos A que compõem o tímpano

0. presente
1. ausente



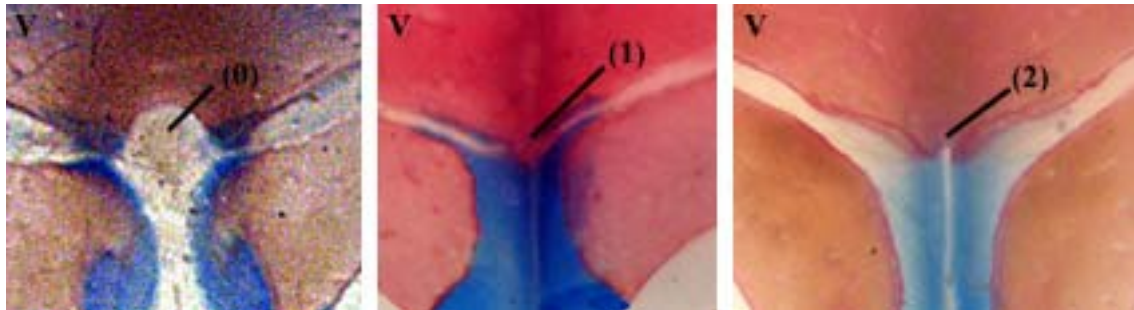
L. dubius (MHNT 4835)

A. sp (MNRJA 29787)

Os elementos A que formam a estrutura considerada homóloga ao tímpano em *L. dubius* possuem cartilagem sem calcificação em suas extremidades ventromediais. Nas demais espécies estudadas, observou-se que os elementos A, que compõem o tímpano, estavam completamente calcificados, exceto nos indivíduos jovens.

Caráter 4. Forma da porção caudoventromedial do elemento A2 do tímpano

0. invaginada
1. em V
2. retilínea ou abaulada



C. dayi (AZUSP 695)

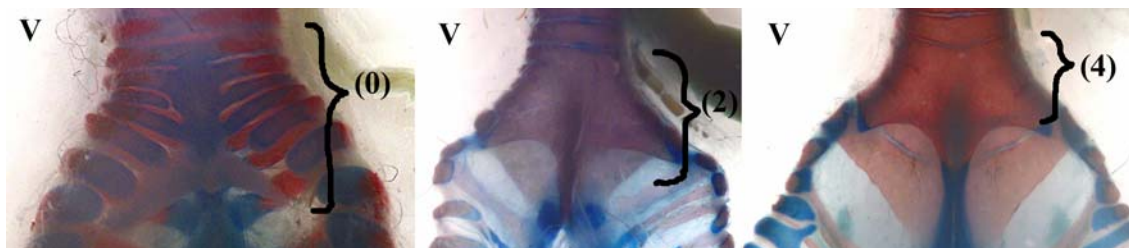
R. vitellinus (AZUSP 713)

S. reinwardtii (MPEGA 57015)

A porção caudomedial do elemento A2 do tímpano, em vista ventral, é invaginada nos Capitonidae estudados e em *Aulacorhynchus* sp., formando dois pontos de contato com o elemento A1. Em *Ramphastos*, essa porção projeta-se em V, sendo relacionada ao elemento A1 por meio de um ponto de contato. *Selenidera* possui essa porção abaulada ou retilínea, com uma margem em contato com o elemento A1. Esse caráter em *Pteroglossus* e em *B. bailloni*, por conta da fusão calcificada do elemento A1 ao A2, é inaplicável, já que não é possível identificar qual o seu estado.

Caráter 5. Quantidade de elementos A fundidos para formar o tímpano

- 0. 7 elementos A
- 1. 6 elementos A
- 2. 5 elementos A
- 3. 4 elementos A
- 4. 3 elementos A



L. dubius (MHNT 4835) *P. castanotis* (MPEGA 7372) *S. maculirostris* (MNRJA 2669)

Quanto ao número de elementos que formam o tímpano, observou-se variações de três a seis elementos entre os Ramphastidae. A variação intraespecífica observada para esta característica foi codificada na matriz como tal. De forma geral, em vista ventral, alguns elementos mais craniais não são fusionados entre si, quando comparados com o observado em vista dorsal. Sendo assim, a vista dorsal dessa estrutura é a que melhor representa a quantidade de elementos fusionados do tímpano. Além do mais, em vista ventral, há fusão calcificada do elemento A1 em algumas espécies, o que acarreta, caso for considerada apenas a quantidade de elementos, na perda de homologia primária para este caráter.

Para esta característica foi verificada variabilidade intraespecífica para todas as espécies estudadas, exceto para as que possuem apenas um exemplar diafanizado e para *S. maculirostris*, que, apesar de ter mais do que um exemplar diafanizado, não apresentou variação intraespecífica.

De forma geral, em vista dorsal, as espécies de Ramphastidae tendem a ter menos elementos fusionados para formar o tímpano do que as espécies estudadas de Capitonidae.

Após a análise filogenética, portanto, antecipando a discussão seguinte, tivemos que, por parcimônia, *Selenidera*, *Pteroglossus* e *B. bailloni* compartilham tímpano formado pela fusão de quatro elementos. *Aulacorhynchus* sp. possui tímpano formado por seis elementos e *Ramphastos*, por cinco. As variações intraespecíficas podem ser verificadas no Anexo I.

As espécies de Capitonidae, exceto *L. dubius*, possuem tímpano formado por cinco elementos. O tímpano de *L. dubius* é formado por sete elementos.

Este caráter não foi ordenado por não se entender que há uma seqüência morfológica para a fusão, já que ela ocorre por fusão às placas ventral e dorsal.

Caráter 6. Suturas do tímpano em vista ventral

0. visíveis em quase todo o tímpano, não sendo possível visualizá-las na porção ventromedial do tímpano
1. visíveis lateralmente, avançando um pouco ventral e dorsalmente
2. pouco visíveis na porção lateral



E. richardsoni (MPEGA 57009) *P. aracari* (MNA 913) *R. vitellinus* (AZUSP 697)

O número de elementos A que formam o tímpano foi possível ser avaliado por meio das suturas resultantes da fusão das margens caudais e craniais desses elementos. A visibilidade dessas suturas, em vista ventral, variou entre as espécies de Ramphastidae: em *Aulacorhynchus*, *Selenidera*, *Pteroglossus* e *B. bailloni*, as suturas são visíveis lateralmente, avançando um pouco ventral e dorsalmente (estado 1). Em *Ramphastos*, as suturas são visualizadas apenas na lateral do tímpano, já que a fusão é praticamente completa (estado 2). Ou seja, as margens de um elemento são fusionadas uma a outra em quase toda sua extensão, restando visíveis apenas as suturas na porção lateral extrema. Isto, de certa forma, dificultou contagem dos elementos formadores do tímpano. Em alguns espécimes, a fusão de alguns elementos do tímpano é praticamente completa, por isso a contagem foi realizada por outras evidências, tais como, forma, tamanho e outras marcas, geralmente, associando-se essas evidências.

Nos Capitonidae estudados, exceto em *C. dayi*, é possível visualizar as suturas até a porção medial (estado 0). Em *C. dayi*, como em *Ramphastos*, visualiza-se as suturas do tímpano em uma posição lateral (estado 2).

Caráter 7. Margem caudodorsal do tímpano

- 0. retilínea
- 1. côncava



R. vitellinus (AZUSP 713)



A. sp. (MNRJA 29787)

Exceto em *Ramphastos*, a margem caudal do tímpano, em vista dorsal, é côncava nos grupos de Ramphastidae estudados, formando dois arcos lateralmente ao *pessulus* (estado 1). Já em *Ramphastos* e nos Capitonidae estudados essa margem caudodorsal do tímpano é retilínea, ou seja, perpendicular ao eixo cranio-caudal da traquéia (estado 0).

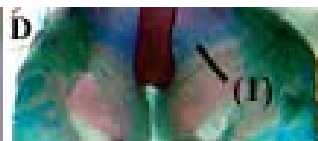
A margem côncava pode estar relacionada ao fato dessa parte dorsal possuir um abaulamento, causando portanto efeito de perspectiva, mas que, de qualquer forma, refere-se a uma característica homóloga.

Caráter 8. Orientação da margem caudodorsal do tímpano

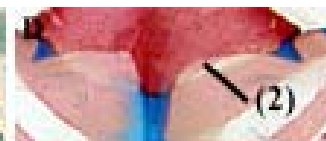
- 0. inclinada caudalmente
- 1. inclinada cranialmente
- 2. perpendicular



L. dubius (MHNT 4835)



C. niger (MPEGA 57007)



R. vitellinus (AZUSP 713)

A margem caudodorsal do tímpano é perpendicular ao eixo cranio-caudal da traquéia em todos os Ramphastidae estudados (estado 2). Em *Capito dayi* observa-se este mesmo estado para tal característica, sendo diferente do observado para os demais Capitonidae. Nos demais Capitonidae, essa margem pode estar inclinada em relação à traquéia em direção caudal (estado 0), como em *L. dubius*, ou inclinada cranialmente (estado 1) como nos demais Capitonidae estudados.

Caráter 9. Cartilagem sem calcificação na porção dorsal do tímpano

- 0. presente
- 1. ausente



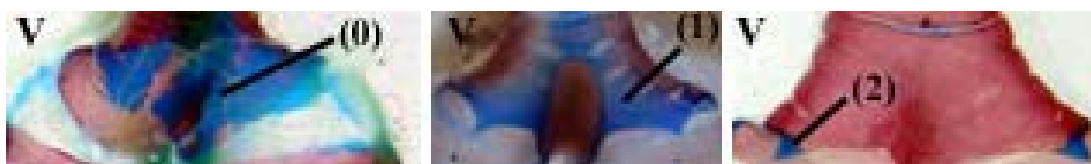
C. dayi (AZUSP 695) *A.sp* (MNRJA29787) *S. maculirostris* (MNRJA 2669)

Nas espécies estudadas de *Ramphastos* e em *Aulacorhynchus* sp. há cartilagem desprovida de calcificação na porção dorsal do tímpano (estado 0). Nas espécies de *Selenidera*, *Pteroglossus* e em *B. bailloni* o tímpano é totalmente calcificado dorsalmente (estado 1), sendo verificada variabilidade para este caráter nas espécies *P. aracari*, *P. pluricinctus* e *B. bailloni*, o qual foi codificado como tal.

Nos Capitonidae estudados também há cartilagem sem deposição de cálcio dorsalmente no tímpano (estado 0).

Caráter 10. Localização da porção cartilaginosa sem calcificação do tímpano, em vista dorsal

- 0. dorsal
- 1. dorsal, exceto medialmente
- 2. reduzida à projeção caudolateral



E. richardsoni (MPEGA 57007) *C. dayi* (AZUSP 695) *A.sp* (MNRJA29787)

A cartilagem sem calcificação localiza-se dorsalmente na projeção caudolateral do tímpano em todas as espécies ou exemplares de Ramphastidae que a possuem (estado 2).

Em *L. dubius*, toda a porção dorsal do tímpano não é calcificada (estado 0), pois tanto a placa dorsal quanto as extremidades dos elementos A que se fundem a ela não sofrem calcificação. *E. richardsoni* também possui o estado (0) para esta característica, sendo a

porção dorsal do tímpano cartilaginosa. Nos representantes de *Capito* a porção dorsal do tímpano é calcificada apenas em sua região central (estado 1), que é contígua ao *pessulus*.

Caráter 11. Projeção na margem caudolateral do tímpano, em vista dorsal

- 0. ausente
- 1. presente



C. dayi (AZUSP 695) *S. maculirostris* (MNRJA 2669) *A.sp* (MNRJA 29787)

A forma da margem caudolaterodorsal do tímpano pode ser retilínea, quase paralela ao eixo craniocaudal da traquéia (estado 0), como o observado em *Selenidera* e em alguns exemplares de *P. aracari*, ou ter uma projeção laterodorsal em sua porção caudal (estado 1) como nos demais Ramphastidae.

Em *C. dayi* e *E. richardsoni* esta margem é retilínea (estado 0). Em *C. niger* não foi possível observar essa característica por haver muito tecido conjuntivo nessa porção. E em *L. dubius* ela não é comparável.

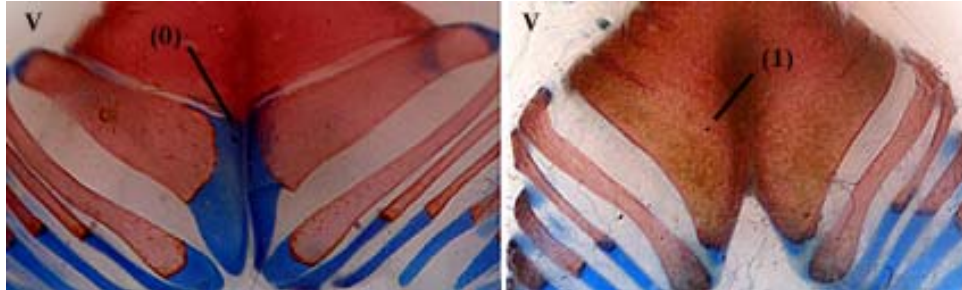
5.2.4. ELEMENTO A1

O elemento A1 é típico e evidente entre os Ramphastidae. Sua importância não se restringe apenas às modificações que apresenta, mas também por variar muito entre as espécies aqui estudadas. Foram observadas diferenças tanto na forma, como na composição.

Trata-se de um elemento duplo e plano (incompleto dorsalmente), que tem suas extremidades um pouco curvadas dorsalmente em algumas espécies. Caudalmente ao elemento A1 tem-se a membrana timpaniforme lateral. Portanto, o elemento A1 delimita, juntamente com o B1, essa membrana, suportando-a. Cranialmente a esse elemento situa-se o tímpano. Como mencionado brevemente acima, o elemento A1 funde-se ao tímpano ventralmente, variando entre as espécies tanto na extensão desta fusão quanto na composição. Também há uma proximidade deste elemento com o tímpano pela porção laterodorsal, mas sem fusão evidente.

Caráter 12. Fusão do elemento A1 ao tímpano

0. por uma porção cartilaginosa
1. por uma porção cartilaginosa calcificada



R. vitellinus (AZUSP 713)

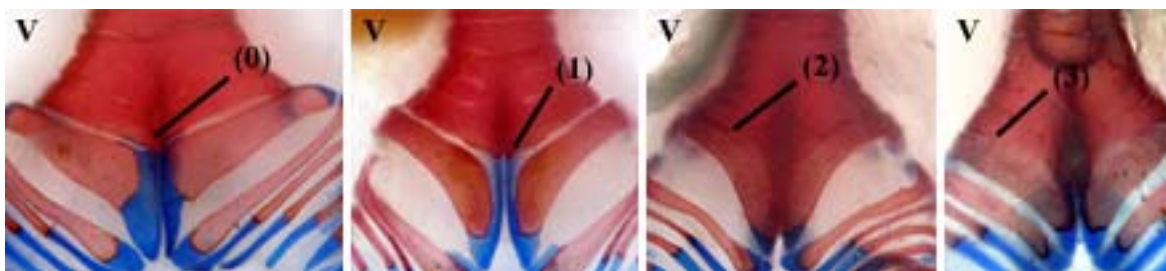
P. inscriptus (MNRJA 715)

Quanto à fusão do elemento A1 ao tímpano, pôde-se observar que apenas em *Pteroglossus* e em *B. bailloni*, bem como em um exemplar de *S. maculirostris* e um de *S. gouldii*, de fato, ela ocorre com calcificação (estado 1). Nas demais espécies de Ramphastidae, demais exemplares de *S. maculirostris* e um de *S. gouldii* e em um exemplar de *P. bitorquatus*, bem como em Capitonidae essa fusão dá-se por meio de uma porção cartilaginosa craniomedial (estado 0).

Conforme a composição da fusão do elemento A1 ao tímpano, a margem cranial deste elemento pode ser convexa, nas espécies que possuem a fusão calcificada, ou retilínea nas espécies que possuem a fusão cartilaginosa. Por se verificar a dependência dessa característica ao tipo de fusão, ela não foi considerada na análise.

Caráter 13. Extensão da fusão do elemento A1 ao tímpano

0. um ou dois pontos ventromediais
1. mais que pontos ventromediais
2. metade do elemento
3. quase todo o elemento A1 fusionado ao tímpano, sendo somente possível visualizar apenas a sutura lateralmente



R. vitellinus *S. reinwardtii* (MPEGA 57015) *P. bitorquatus* (MZUSP s/n) *P. aracari* (MNRJA913)

A fusão do elemento A1 ao tímpano, independente de sua natureza cartilaginosa ou calcificada, varia quanto a sua extensão nas diferentes espécies. Os exemplares estudados de *Ramphastos* e em *Aulachorhynchus* sp. possuem fusão por um ou dois pontos ventromediais cartilagosos (estado 0). Em *Selenidera* foi verificada variação intraespecífica em *S. gouldii* e *S. maculirostris*, já que em um exemplar de cada espécie observou-se uma extensão de apenas um ponto ventromedial (estado 0), enquanto que nos demais espécimes bem como em *S. reinwardtii* e *S. culik* foi observada fusão em mais de um ponto ventromedial (estado 1). Também em *P. beauharnaesii*, *P. bitorquatus* e *P. azara*, foi observado o estado (1) para esta característica. Já em *P. viridis*, *P. pluricinctus* e alguns exemplares de *P. inscriptus* e *P. aracari*, a fusão ocorre em metade do elemento A1 (estado 2). Nos demais exemplares destas últimas duas espécies e em *B. bailloni* e *P. castanotis* é possível visualizar as suturas apenas lateralmente, ou seja, o elemento A1 está quase completamente fusionado ao tímpano (estado 3).

Em todas as espécies estudadas de Capitonidae, o elemento A1 funde-se ao tímpano por dois pontos cartilagosos (estado 0).

Caráter 14. Projeção caudal em forma de V formada pelo elemento A1

- 0. ausente
- 1. pequena
- 2. grande



C. dayi (AZUSP 695)

A.sp (MNRJA 29787)

S. reinwardtii (MPEGA 57015)

Excetuando-se *Aulacorhynchus*, a união ou proximidade das placas ventrais dos elementos A1 dos Ramphastidae forma um V grande (estado 2), já que cada placa possui uma projeção caudoventromedial. Em *Aulacorhynchus* sp. e *E. richardsoni* observou-se apenas uma pequena projeção caudal nesta mesma região (estado 1). Nos demais Capitonidae estudados, não foi verificada tal modificação (estado 0).

Caráter 15. Composição da projeção caudoventromedial dos elementos A1

- 0. cartilaginosa
- 1. cartilaginosa com calcificação



A.sp (MNRJA 29787)

R. vitellinus (AZUSP 713)

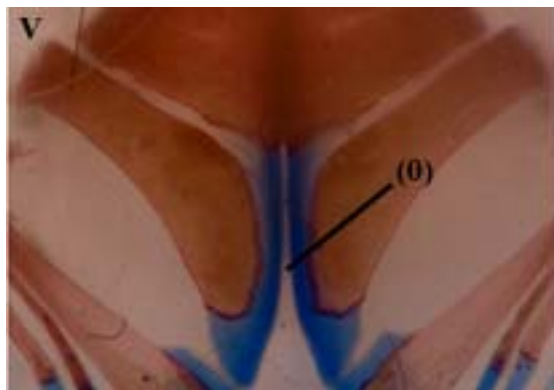
S. reinwardtii (MPEGA 57015)

A projeção em V pode ser cartilaginosa (estado 0), como em *Ramphastos*, ou calcificada (estado 1) como nos demais Ramphastidae estudados que apresentam essa projeção. Em *Aulacorhynchus* sp. e *E. richardsoni* a pequena projeção caudoventromedial dos elementos A1 é cartilaginosa (estado 0).

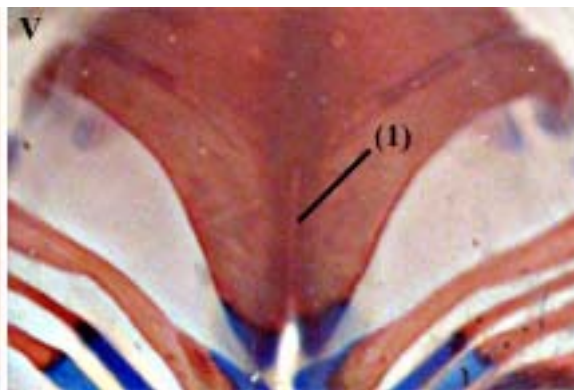
Nas demais espécies de Capitonidae essa característica é inaplicável, pois elas não possuem projeção caudoventromedial.

Caráter 16. Elementos A1

- 0. separados
- 1. fusionados entre si



S. maculirostris (MNRJA 2669)



P. inscriptus (MZUSP s/n)

O elemento A1 é duplo e incompleto dorsalmente, como já mencionado, formado quase que exclusivamente por sua parte ventral. Cada elemento do par pode ou não estar fusionado um ao outro em sua porção ventromedial.

Em *Aulacorhynchus*, *Ramphastos* e *Selenidera* o par de elemento A1 está separado (estado 0). Nas espécies de *Pteroglossus* e em *B. bailloni*, assim como em um exemplar de *S. maculirostris*, pôde-se observar fusão ventromedial entre os simétricos do elemento A1, com calcificação (estado 1).

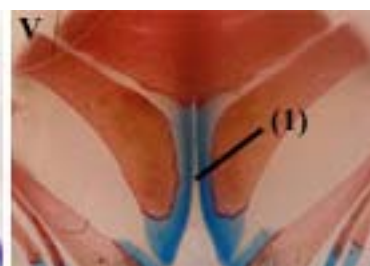
Entre os Capitonidae estudados cada parte do elemento A1 encontra-se separada (estado 0).

Caráter 17. Proximidade ventromedial dos elementos A1

- 0. distantes
- 1. próximos



E. richardsoni (MPEGA 57007)



S. reinwardtii (MPEGA 57015)

Em *Aulacorhynchus* sp. os componentes pares do elemento A1 encontram-se separados e distantes entre si (estado 0). Nas espécies de *Ramphastos* e *Selenidera* (com

exceção de um exemplar de *S. maculirostris*), eles estão bem próximos, porém não fusionados (estado 1). Para as espécies de *Pteroglossus* e *B. bailloni* (e um exemplar de *S. maculirostris*), este caráter é inaplicável, uma vez que os componentes do elemento A1 encontram-se fusionados na porção ventromedial.

Entre os Capitonidae cada parte do elemento A1 encontra-se distante uma da outra (estado 0).

Caráter 18. Porção cartilaginosa sem calcificação na porção ventromedial do elemento A1

- 0. grande
- 1. média
- 2. pequena



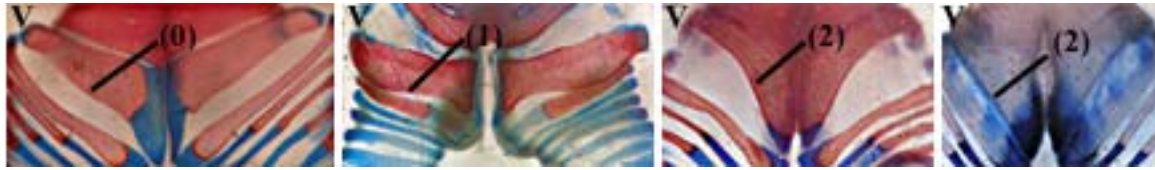
L. dubius (MHNT 4835) *A. prasinus* (MNRJA 29787) *R. vitellinus* (AZUSP 713) *P. inscriptus* (MNRJA 715)

Quanto à quantidade de cartilagem sem calcificação na porção ventromedial do elemento A1, tem-se a seguinte situação: *Aulacorhynchus* sp., *Pteroglossus* e um exemplar de *S. maculirostris* e um de *S. gouldii* com uma pequena porção de cartilagem sem calcificação (estado 2). Os representantes de *Ramphastos* e *Selenidera*, incluindo os demais exemplares de *S. maculirostris* e de *S. gouldii*, comparativamente, têm quantidade média (estado 1).

Entre os Capitonidae estudados, *L. dubius* possui uma porção grande de cartilagem sem calcificação, ventralmente no elemento A1 (estado 0), e os demais com quantidade média de cartilagem (estado 1).

Caráter 19. Inclinação do elemento A1 em relação ao eixo craniocaudal da traquéia

- 0. pouco inclinado
- 1. perpendicular
- 2. muito inclinado



R. vitellinus (AZUSP 713) *E. richardsoni* (MPEGA 57007) *P. azara* (MZUSP s/n) *B. bailloni* (AZUSP 630)

O elemento A1 faz um ângulo inclinado, acentuado, em relação à traquéia nas espécies de *Pteroglossus*, *Selenidera* e em *B. bailloni* (estado 2). Em *Aulacorhynchus* sp. e em *Ramphastos* este ângulo com a traquéia é menor (estado 0).

O elemento A1 também é pouco inclinado em relação ao eixo craniocaudal da traquéia nos Capitonidae estudados, exceto em *E. richardsoni* em que este elemento encontra-se perpendicular a tal eixo.

Caráter 20. Forma da margem caudal do elemento A1 em sua maior extensão

- 0. retilínea
- 1. côncava



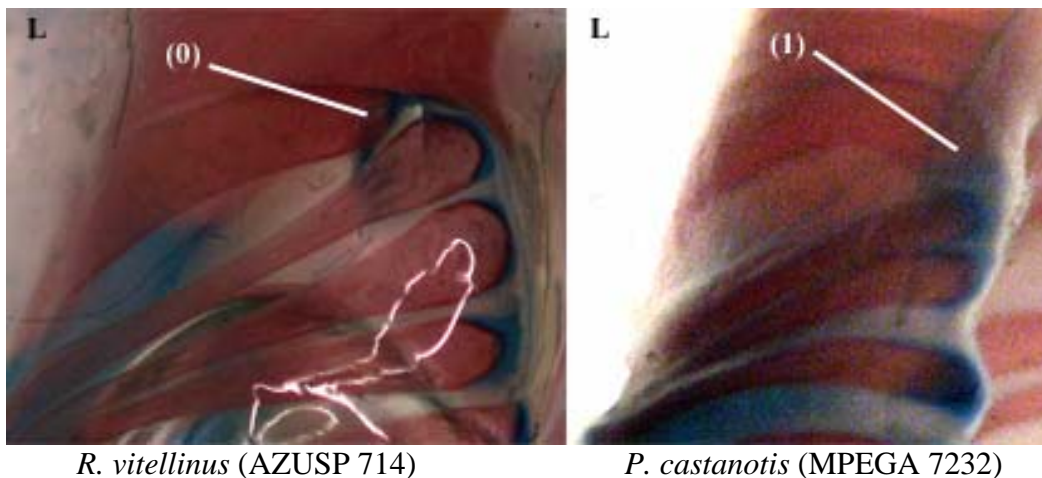
A. sp. (MNRJA 29787) *C. niger* (MPEGA 57007) *S. reinwardtii* (MPEGA 57015)

Em *Aulacorhynchus* sp. a margem caudal do elemento A1 possui uma projeção pequena em sua extremidade ventromedial, mas na sua maior extensão é retilínea, sendo aqui considerada como tal (estado 0). Os demais Ramphastidae possuem a margem caudal do elemento A1 côncava (estado 1), exceto em *B. bailloni*, *P. viridis*, *P. inscriptus* e *P. aracari*, nos quais esta margem é retilínea (estado 0).

Nos Capitonidae estudados esta margem é retilínea.

Caráter 21. Orientação caudal da extremidade lateral do elemento A1

- 0. ausente
- 1. presente

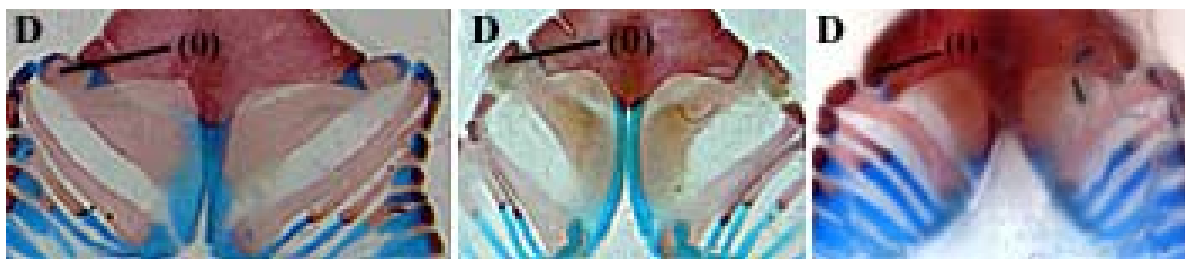


A extremidade lateral do elemento A1 é orientada caudalmente (estado 1) nos Ramphastidae estudados, exceto em *Ramphastos*, que não apresenta tal orientação (estado 0).

Em *Capito* essa extremidade direciona-se caudalmente e em *L. dubius* e *E. richardsoni* não há tal modificação (estado 0).

Caráter 22. Elemento A1 em relação ao tímpano, em vista dorsal

- 0. distante
- 1. próximo ou fusionado



R. vitellinus (AZUSP 713) *S. reinwardtii* (MPEGA 57015) *P. inscriptus* (MNRJA 715)

Em vista dorsal, a porção lateral do elemento A1 encontra-se distante da porção dorsal do tímpano (estado 0) em *Ramphastos*, *Selenidera* e em *Aulacorhynchus* sp. Em *Pteroglossus* e *B. bailloni* este elemento está bem próximo do tímpano (estado 1), sendo que em *P. inscriptus* chega a se fundir a ele.

O elemento A1 encontra-se distante da porção dorsal do tímpano (estado 0) nos Capitonidae estudados, sendo que em *C. niger* não foi possível visualizar tal característica, devido aos tecidos conjuntivos que envolvem essa porção.

Caráter 23. Torção da porção lateral do elemento A1 em sentido dorsal

- 0. presente
- 1. ausente



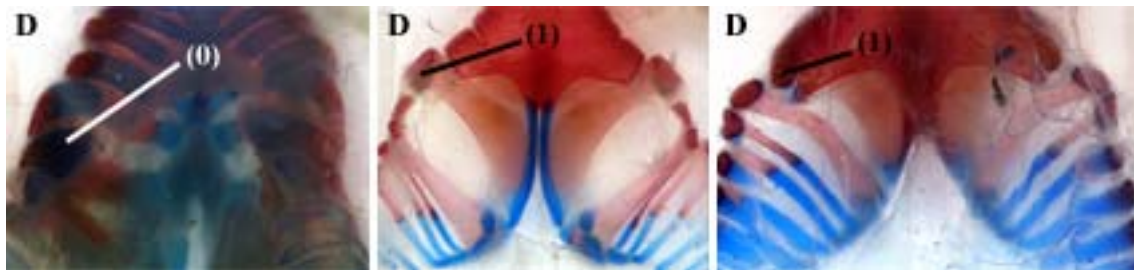
L. dubius (MHNT 4835) *B. bailloni* (AZUSP 630) *R. vitellinus* (AZUSP 713)

O elemento A1 em *Selenidera*, *Pteroglossus*, *B. bailloni* e *Aulacorhynchus* sp. sofre torção em sua porção lateral (estado 0), curvando-se em direção dorsal, sendo o restante do elemento plano. Em *Ramphastos* não se verificou tal curvatura (estado 1).

Nos Capitonidae essa torção está presente (estado 0) em *E. richardsoni* e *C. niger*, sendo ausente em *E. richardsoni* e *C. dayi* (estado 1).

Caráter 24. Forma da torção da porção lateral do elemento A1

- 0. acentuada
- 1. tênue



L. dubius (MHNT 4835) *S. reinwardtii* (MPEGA 57015) *P. inscriptus* (MNRJA 715)

Nas espécies de Ramphastidae que possuem a torção em direção dorsal na extremidade lateral, ela é tênue (estado 1). Nos Capitonidae essa torção é igualmente tênue, excetuando-se *L. dubius* em que esta torção é acentuada (estado 0).

Caráter 25. Porção cartilaginosa sem calcificação na extremidade lateral do elemento A1

- 0. grande
- 1. pequena ou ausente



L. dubius (MHNT 4835) *C. dayi* (AZUSP 695) *R. vitellinus* (AZUSP 713)

Os Ramphastidae possuem pouca cartilagem sem calcificação na extremidade lateral do elemento A1 (estado 1), sendo este mesmo estado de caráter identificado em *C. dayi*, *C. niger* e em *E. richardsoni*.

Em *L. dubius* observa-se grande quantidade de cartilagem (estado 0).

5.2.5. ELEMENTOS B

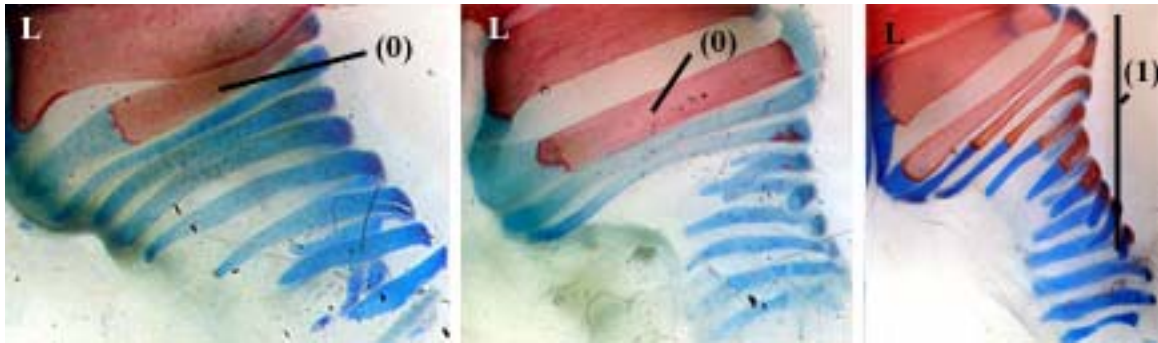
Os elementos B são elementos duplos e incompletos. São cartilagosos, possuindo deposição de cálcio em sua porção mediana, ou seja, suas extremidades são cartilaginosas sem calcificação. A extensão desta deposição diminui gradualmente no sentido caudal. O número de elementos B calcificados nos Ramphastidae variou de quatro a todos os elementos (que, por exemplo, em um exemplar chegou a dezoito elementos).

Os brônquios direito e esquerdo sofrem uma torção horária e anti-horária, respectivamente. Como consequência, a deposição de cálcio nos brônquios fica situada lateralmente em relação ao eixo craniocaudal do tubo respiratório. Além do mais, os elementos B sofrem uma diminuição sutil e gradual em seus comprimentos.

Os elementos B podem possuir modificações, tais como: fusões centrais, formando um X, fusão medial ou lateral, formando um Y, ou mesmo estes elementos podem ser incompletos. Mas, aparentemente, não existe um padrão para essas fusões.

Caráter 26. Quantidade de elementos B calcificados

0. inferior e igual a três
1. superior a três



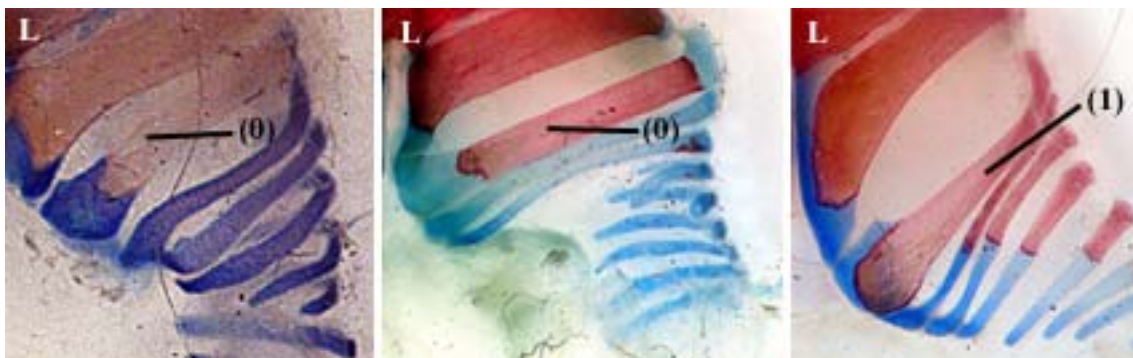
E. richardsoni (MPEGA 57007) *A. sp* (MNRJA 29787) *R. vitellinus* (AZUSP 713)

A quantidade de elementos B com deposição de cálcio entre os Ramphastidae, exceto em *Aulacorhynchus* sp., foi superior a três elementos (estado 1), ou seja, os elementos B1, B2, B3 e B4 no mínimo possuíam deposição de cálcio, sendo que se observou até 18 elementos calcificados. Dentre esses Ramphastidae, a quantidade de elementos B calcificados variou intraespecificamente. Em *Aulacorhynchus* sp. a quantidade de elementos B calcificados foi inferior a três elementos (estado 0).

Já nos Capitonidae estudados, a quantidade de elementos variou de um a três elementos calcificados, nunca ultrapassando três (estado 0).

Caráter 27. Largura dos elementos B2 e B3 em relação aos demais caudais a eles

- 0. igual
- 1. mais estreitos



C. dayi (AZUSP 695) *A. sp* (MNRJA 29787) *S. reinwardtii* (MPEGA 57015)

O elemento B2, geralmente, é mais estreito do que o elemento B3, que por sua vez é mais estreito que os demais elementos B caudais. Os elementos B2 e B3 são mais estreitos

em relação aos demais elementos B (estado 1) nos Ramphastidae estudados, exceto em *Aulacorhynchus* sp., em que eles possuem a mesma largura dos demais (estado 0), assim como nos Capitonidae estudados. Essa comparação não levou em conta o elemento B1, já que ele varia quanto a sua largura nas diferentes espécies.

O elemento B2 sempre está próximo ao elemento B1, muitas vezes, aparentando estar fusionado a ele.

5.2.6. ELEMENTO B1

O elemento B1 apresenta modificações interessantes. Desde sua forma, assim como composição e largura variam no grupo de estudo. Trata-se de um elemento duplo e incompleto que serve de apoio caudal para as membranas timpaniformes laterais.

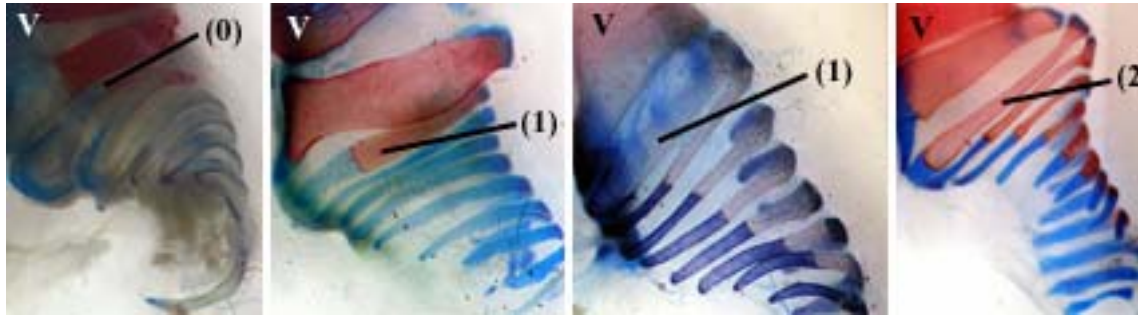
Supostamente, é funcionalmente importante, já que, aparentemente, com a contração do músculo esternotraqueal todo o brônquio e, principalmente, o elemento B1 é puxado por meio dos tecidos conjuntivos contra o elemento A1, dessa forma, a membrana timpaniforme lateral fica frouxa.

Observou-se deposição de cálcio no elemento B1 entre os Ramphastidae, nos quais permanecem apenas as extremidades ventromediais e dorsolaterais permanecem sem calcificação.

A extremidade ventromedial do elemento B1 varia quanto a sua orientação, sendo que em alguns exemplares orienta-se caudalmente e em outros cranialmente, ou mesmo não se curva.

Caráter 28. Largura do elemento B1 em sua porção média, comparada à dos demais elementos B (exceto B2 e B3)

0. mais estreita
1. mais larga
2. igual



L. dubius (MHNT 4835) *E. richardsoni* (MPEGA 57007) *B. bailloni* (AZUSP 630) *R. vitellinus* (AZUSP 713)

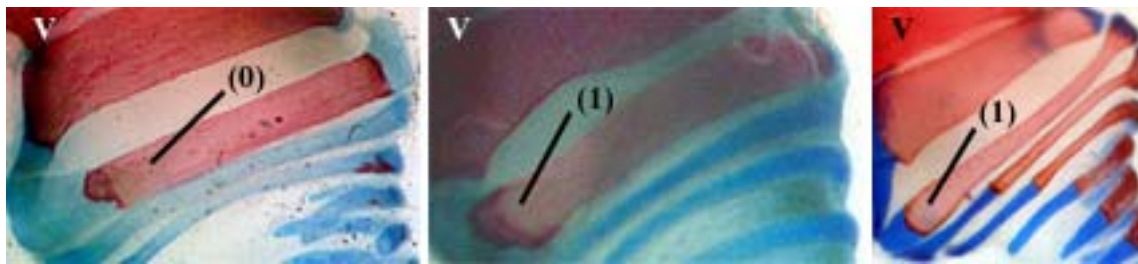
A largura do elemento B1, em sua porção mediana, pode ser relativamente mais estreita, mais larga, ou com a mesma largura que os demais elementos B (excetuando-se B2 e B3, por motivos que foram citados anteriormente).

Com algumas exceções, entre os Ramphastidae, esse elemento é igualmente largo quando comparado aos demais elementos B (estado 2). As exceções são *Aulacorhynchus* sp., *B. bailloni*, *P. viridis*, *P. pluricinctus*, *P. aracari* e *P. castanotis*, nos quais ele é mais largo do que os demais elementos B (estado 1).

Tanto em *E. richardsoni* quanto nas espécies estudadas de *Capito* o elemento B1 é mais largo quando comparado com os demais elementos B (estado 1). Já em *L. dubius* ele é mais estreito do que os demais elementos B (estado 0).

Caráter 29. Alargamento na porção ventromedial calcificada do elemento B1

- 0. ausente
- 1. presente



A. sp (MNRJA 29787)

C. niger (MPEGA 57007)

R. vitellinus (AZUSP 713)

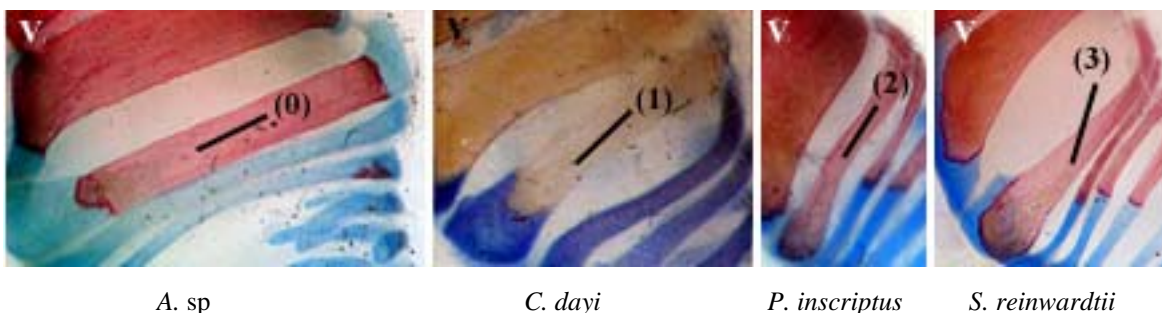
O alargamento na extremidade ventromedial calcificada do elemento B1 (estado 1) foi observado em *Selenidera*, *Ramphastos* e *Pteroglossus*, sendo que neste último gênero

não se observou alargamento em *P. castanotis*, *P. pluricinctus* e *P. aracari*. Igualmente, em *Aulacorhynchus* sp. e *B. bailloni* não foi observado tal alargamento (estado 0).

Quanto aos Capitonidae, as espécies de *Capito* possuem o alargamento de uma forma bem sutil, o que foi considerado como presente (estado 1). Já *L. dubius* e *E. richardsoni* não possuem tal alargamento (estado 0).

Caráter 30. Forma do elemento B1

0. retilínea
1. “padrão *Capito*”
2. “padrão *Ramphastos*”
3. “padrão *Selenidera*”

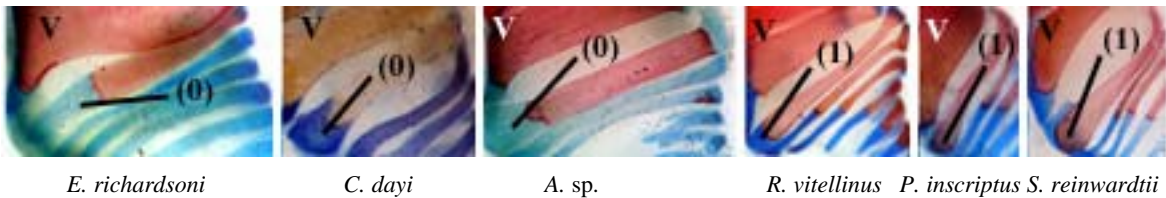


Quanto à forma do elemento B1, considerando-se a porção calcificada, pôde-se observar quatro tipos diferentes: retilíneo (estado 0), em que não há um alargamento na extremidade ventromedial, cujas margens caudal e cranial do elemento são paralelas; este tipo foi observado em *Aulacorhynchus* sp., *B. bailloni*, *P. castanotis*, *P. aracari* e *P. pluricinctus*. Nos demais *Pteroglossus* e em *Ramphastos* foi observado um tipo em que a extremidade ventromedial é gradualmente larga, aqui denominado “padrão *Ramphastos*” (estado 2). Enquanto que o tipo observado em *Selenidera*, o “padrão *Selenidera*” (estado 3), possui a extremidade acentuadamente alargada.

Em *L. dubius* e *E. richardsoni* foi observado o padrão retilíneo para o elemento B1. Em *Capito* observa-se um padrão quase retilíneo, exceto pelo fato de que as bordas caudal e cranial possuem ondulações, ou seja, são irregulares, sendo considerado como “padrão *Capito*” (estado 1).

Caráter 31. Tamanho da porção ventromedial cartilaginosa sem calcificação do elemento B1

- 0. grande
- 1. pequena

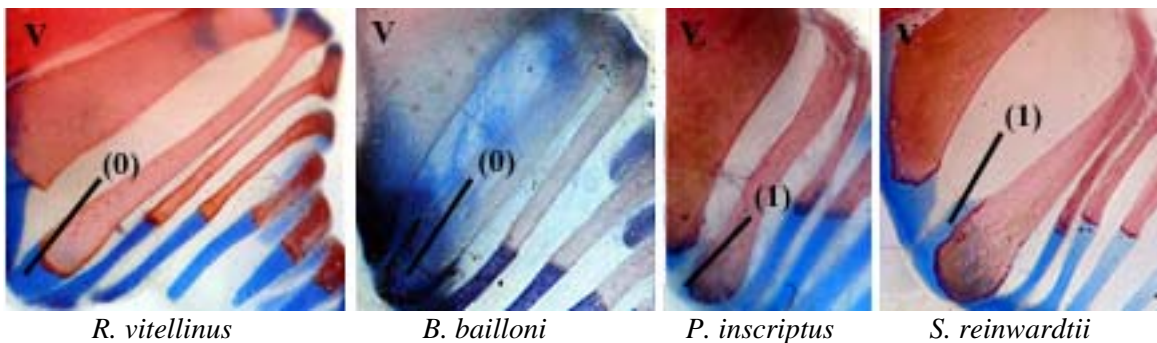


Quanto à porção cartilaginosa sem calcificação no elemento B1, ocorre a seguinte situação: *Aulacorhynchus*, *Ramphastos*, *B. bailloni*, *P. aracari*, *P. pluricinctus* e *P. castanotis* com uma, relativamente, grande quantidade de cartilagem sem calcificação na extremidade ventromedial deste elemento (estado 0). *Selenidera* e *Pteroglossus*, com as exceções anteriormente descritas neste último gênero, com pouca cartilagem sem calcificação (estado 1).

Os Capitonidae estudados possuem uma porção de cartilagem sem calcificação, relativamente, grande (estado 0).

Caráter 32. Posição da porção cartilaginosa sem calcificação

- 0. ventromedial
- 1. cranialmente
- 2. ventromedial e cranialmente



A porção cartilaginosa sem calcificação presente na extremidade ventromedial do elemento B1 pode variar quanto a sua posição, sendo que em *Aulacorhynchus* sp., *Ramphastos*, *B. bailloni*, *P. aracari*, *P. pluricinctus* e *P. castanotis* esta cartilagem posiciona-se medialmente (estado 0). Em *Selenidera* e em exemplares de *P. inscriptus* e de *P. bitorquatus* ela posiciona-se cranialmente na extremidade ventromedial (estado 1). Em

P. beauharnaesii, *P. bitorquatus*, *P. azara* assim como em demais exemplares de *P. incriptus* e *P. bitorquatus* está posicionada tanto cranialmente como medialmente (estado 2).

Nos Capitonidae estudados a posição da cartilagem sem calcificação é medial.

Caráter 33. Largura da porção cartilaginosa sem calcificação do elemento B1 em relação à largura da porção calcificada

- 0. mais larga
- 1. igual
- 2. mais estreita



L. dubius

C. dayi

A. sp

R. vitellinus

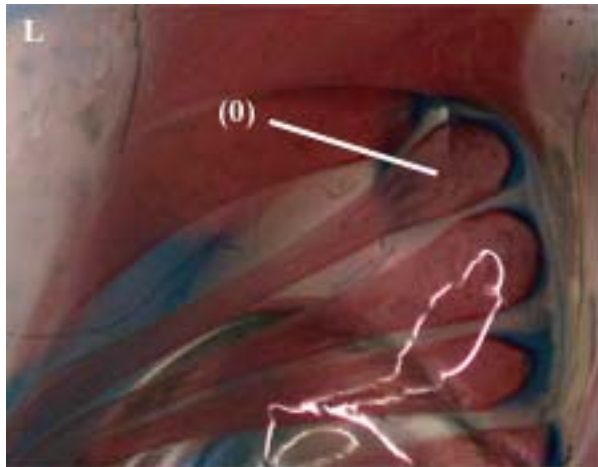
E. richardsoni

Em todos os Ramphastidae estudados, exceto em *Aulacorhynchus* sp., a porção cartilaginosa sem calcificação do elemento B1, que está situada na extremidade ventromedial, não altera significativamente a largura deste elemento, ou seja é contínua aos bordos caudal e cranial (estado 1). Apenas algumas vezes observa-se uma pequena diminuição da largura deste elemento, mas que foi codificado como o acima descrito.

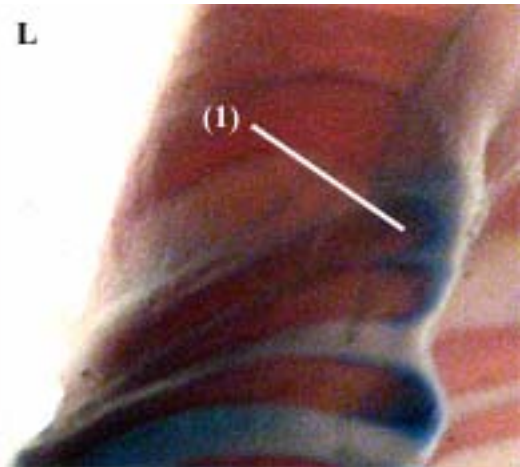
Em *Aulacorhynchus* sp. e nos Capitonidae estudados, exceto *E. richardsoni*, essa porção cartilaginosa expande-se cranial e caudalmente, aumentando a largura do elemento B1 nessa porção (estado 0). Já em *E. richardsoni* foi observada uma diminuição na largura do elemento em tal porção (estado 2).

Caráter 34. Dilatação na porção dorsolateral do elemento B1

- 0. presente
- 1. ausente



R. vitellinus (AZUSP 714)



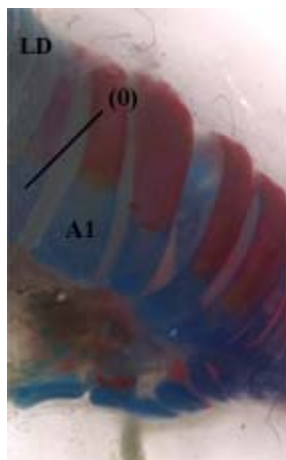
P. castanotis (MPEGA 7232)

A porção dorsolateral dos elementos B1 pode ou não possuir uma dilatação. Em *B. bailloni*, *P. viridis*, *P. castanotis*, *P. aracari* e *P. pluricinctus* não há dilatação (estado 1). Nas demais espécies de Ramphastidae ocorre dilatação (estado 0).

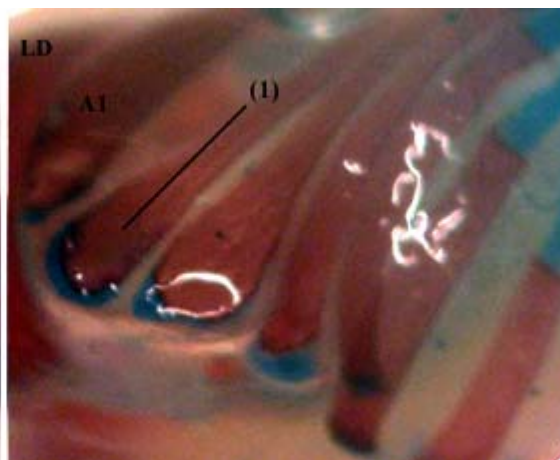
Nos Capitonidae estudados, com exceção de *L. dubius*, não há dilatação na porção dorsolateral do elemento B1 (estado 1).

Caráter 35. Natureza da dilatação na porção dorsolateral do elemento B1

- 0. cartilaginosa
- 1. cartilaginosa calcificada



L. dubius (MHNT 4835)



R. vitellinus (AZUSP 714)

A dilatação da extremidade dorsolateral pode ser de natureza cartilaginosa ou cartilaginosa calcificada. Nas espécies de Ramphastidae que possuem tal dilatação, exceto em *Aulacorhynchus* sp., ela é de natureza calcificada (estado 1).

Em *Aulacorhynchus* sp., bem como em *L. dubius* esta dilatação é cartilaginosa sem calcificação (estado 0). As espécies que não possuem tal dilatação tiveram este caráter codificado como não-aplicável.

Caráter 36. Porção cartilaginosa sem calcificação na extremidade dorsolateral do elemento B1

- 0. grande
- 1. média
- 2. pequena ou ausente



L. dubius (MHNT 4835)

C. dayi (AZUSP 695)

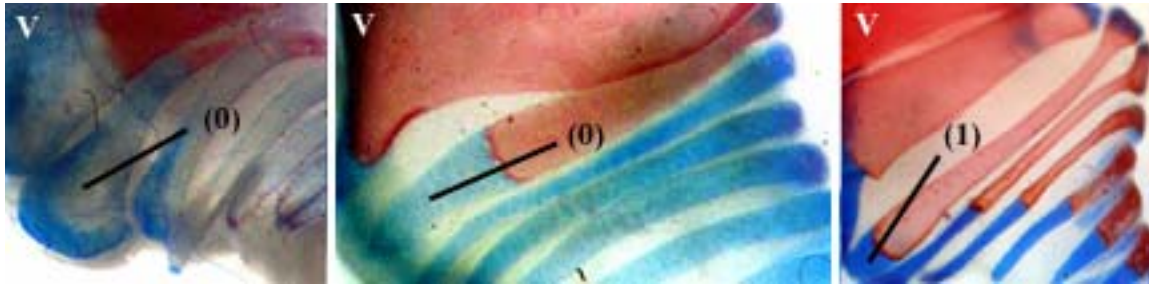
P. bitorquatus (MZUSP s/n)

Quanto à extremidade lateral, a porção cartilaginosa sem calcificação é pequena ou mesmo inexistente (estado 2) em Ramphastidae, com exceção de *Aulacorhynchus* sp., em que ela é extensa (estado 0).

Em *L. dubius* essa porção cartilaginosa sem deposição de cálcio é extensa (estado 0). Nos representantes de *Capito* tal porção é intermediariamente cartilaginosa (estado 1) e em *E. richardsoni* ela é pouco cartilaginosa (estado 2).

Caráter 37. Extensão da calcificação do elemento B1

- 0. na porção mediana
- 1. extensa



L. dubius (MHNT 4835)

E. richardsoni (MPEGA 57007)

R. vitellinus (AZUSP 713)

Nos Ramphastidae o elemento B1 é o mais calcificado dos elementos B, restando apenas as extremidades ventromediais e a ventrolaterais sem calcificação (estado 1).

O mesmo acontece com *Capito* spp. Em *L. dubius* e *E. richardsoni* a porção calcificada restringe-se à região mediana do elemento, restando mais do que a extremidade sem calcificação (estado 0).

5.2.6. PESSULUS

O *pessulus* é uma barra de cartilagem que subdivide os elementos A mais caudais da traquéia. Essa divisão do trato respiratório se dá tanto na parte interna do tímpano, caracterizada por placa sagital estreita, como por uma projeção craniocaudal da parte dorsal do tímpano. Essa projeção une a parte caudodorsal do tímpano à porção dorsomedial dos elementos A1 ou A2, dependendo da espécie. Dessa forma, serve de apoio dorsomedial para a membrana timpaniforme medial.

Sabe-se que o grau de variação do *pessulus* entre as aves é alto, quando comparado às demais variações estruturais da siringe (Ames, 1971). O *pessulus* foi observado em todas as espécies de Ramphastidae e de Capitonidae estudadas. Nas ordens mais relacionadas aos Piciformes, tais como Coraciiformes e Passeriformes, ele, em geral, está presente. Todos os membros de Suboscines, da superfamília Furnarioidea, e todos os Oscines da família Alaudidae não possuem *pessulus* (Ames, 1971). A ausência do *pessulus* em Alaudidae é uma das duas únicas variações significativas no padrão geral extraordinariamente homogêneo da estrutura da siringe de cerca de quatro mil espécies de Oscines (King, 1993). Na superfamília Tyrannoidea, espécies pertencentes a 24 gêneros de quatro famílias não possuem *pessulus* (Ames, 1971). Na maioria dos tiranídeos, a extremidade anterior da membrana timpaniforme medial, que, em geral, se prende ao *pessulus*, localiza-se junto a

alguma outra cartilagem (Ames, 1971). É notável a ausência do *pessulus* entre as ratitas, Columbidae e Psittacidae (Gaban-Lima, 2001). Entre os Strigiformes, Brito & Höfling (2001) verificaram tanto *pessulus* de natureza cartilaginosa como *pessulus* com deposição de cálcio. As pressões seletivas que afetam o *pessulus* são difíceis de serem avaliadas e o seu papel na vocalização é pouco conhecido (Ames, 1971).

Caráter 38. Fusão dorsal do *pessulus* ao elemento A1

- 0. ausente
- 1. presente



C. dayi (AZUSP 695)

A. sp (MNRJA 29787)

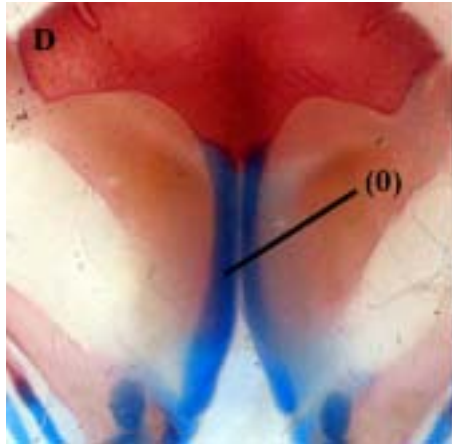
R. vitellinus (AZUSP 713)

Entre os Ramphastidae, excetuando-se *Aulacorhynchus* sp., o *pessulus* funde-se em sua porção dorsal ao elemento A1 (estado 1), sendo contínuo a ele. Em *Aulacorhynchus* sp. e nos Capitonidae estudados não se observa tal estado para esta característica, uma vez que o *pessulus* funde-se ao elemento A2, sem que este faça parte da estrutura do *pessulus* (estado 0).

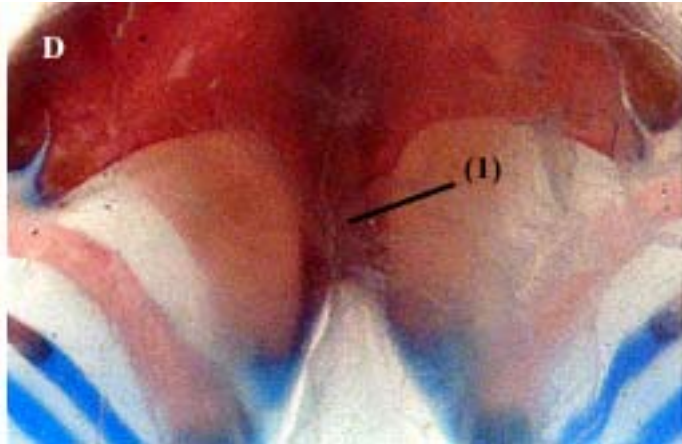
Apesar de na literatura não se verificar o *pessulus* fundido ao elemento A1, incorporando-o dorsalmente, é possível traçar a homologia do *pessulus* descrito na literatura com o aqui verificado e, por isso, assim denominá-lo.

Caráter 39. Composição, em vista dorsal, do *pessulus*

- 0. porção cranial calcificada e caudal cartilaginosa
- 1. totalmente calcificado



S. maculirostris (MNRJA 2669)



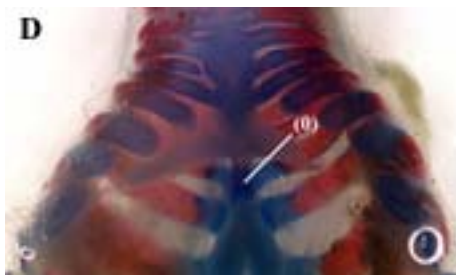
P. inscriptus (MNRJA 715)

Quanto à composição do *pessus*, foi observada certa variação entre as espécies, sendo que *Selenidera*, *Ramphastos*, *P. aracari*, *P. pluricinctus* e *P. castanotis* possuem *pessus* com a porção cranial calcificada e a caudal cartilaginosa (estado 0). Em *B. bailloni* e demais *Pteroglossus* esta estrutura é totalmente calcificada (estado 1).

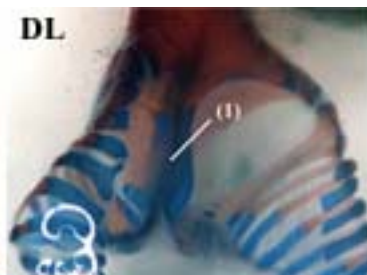
Aulacorhynchus sp. e nas espécies de Capitonidae, em que o elemento A1 não está fusionado ao *pessus*, considerou-se este caráter como não-aplicável, por se identificar uma falta de homologia primária entre as estruturas. Registra-se, entretanto, que nessas espécies, o *pessus* é cartilaginoso.

Caráter 40. Orientação do *pessus* em relação ao eixo craniocaudal da traquéia

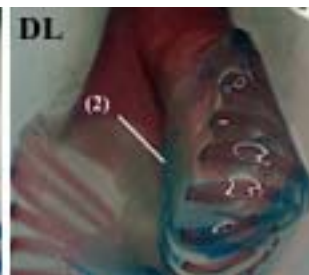
- 0. dorsoventral
- 1. inclinada
- 2. paralela



L. dubius (MHNT 4835)



S. maculirostris (MNRJA 2669)



R. vitellinus (AZUSP 697)

Em vista dorsal é possível verificar que o *pessulus* sofre alterações quanto a sua posição. Nos Ramphastidae estudados, exceto em *Ramphastos*, o *pessulus* orienta-se de forma inclinada ao eixo craniocaudal da traquéia (estado 1). Em *Ramphastos* a orientação do *pessulus* é paralela a tal eixo (estado 2).

Nos Capitonidae observa-se o *pessulus* inclinado em relação ao eixo craniocaudal da traquéia em *Capito* (estado 1). Em *L. dubius* e *E. richardsoni* o *pessulus* é uma haste que se orienta dorsoventralmente (estado 0).

5.2.7. CARTILAGENS ACESSÓRIAS

A siringe dos Ramphastidae possui cartilagens acessórias inclusas nas membranas. Aquelas inclusas nas membranas timpaniformes mediais são conhecidas como cartilagens mediais ou internas ou ainda *cart. membranosa dorsalis* (Lanyon, 1984, 1985, 1988; Mckitrick, 1985; Prum, 1990).

Nos Ramphastidae, em vista dorsal, existem duas massas de tecido conjuntivo que contêm as cartilagens membranosas dorsais. Essas cartilagens são envolvidas por um tecido fibroso, formando um par de massas compactas de cada lado do *pessulus*, sendo um par mais caudal e o outro mais cranial. Não foi verificada em todas as siringes amostradas a presença de cartilagem no interior dessas massas de tecido conjuntivo, sendo verificada apenas a presença da massa. Também se observou, em continuidade a essas massas, um tecido conjuntivo mais denso em forma de meia-lua na membrana timpaniforme medial, acompanhando a margem caudal do tímpano. O limite entre a membrana e a cartilagem, por vezes, torna-se tênue, tornando necessário um estudo histológico para delimitá-lo. Os fragmentos de cartilagens mais caudais estão presos ao ligamento interbronquial.

A cartilagem membranosa dorsal é freqüente em Tyrannidae (Ames, 1971), mas também há registros em outros grupos, tais como Trochilidae e em Oscines (Müller, 1878; Haecker, 1900 *apud* King, 1993).

Outra massa de tecido fibroso foi observada imersa mais centralmente na membrana timpaniforme medial em alguns exemplares estudados.

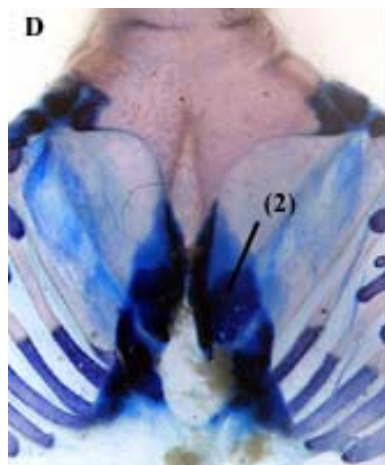
Também foram observadas, em algumas espécies, porções de cartilagens imersas nas membranas timpaniformes laterais e nas membranas interbronquiais, entre o elemento

B1 e o B2, mas sem o tecido fibroso envolvendo-as. Essas cartilagens foram observadas em alguns exemplares de *R. toco*, *R. tucanus*, *R. vitellinus* e *S. maculirostris*.

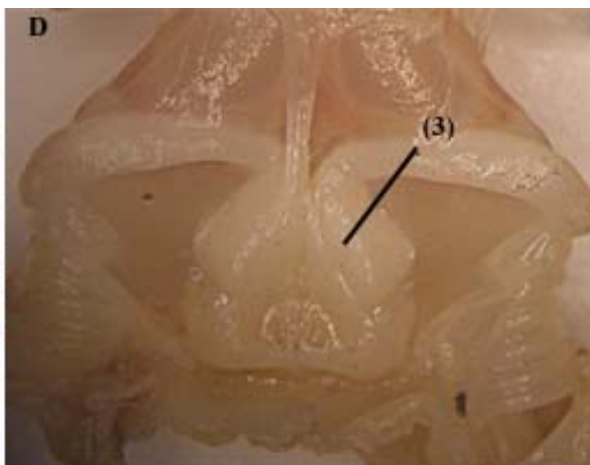
Beddard (1898) descreveu, provavelmente, esta cartilagem quando observou a presença de cartilagem ventralmente entre o primeiro e o segundo elementos bronquiais em espécies de Ramphastidae.

Caráter 41. Cartilagem membranosa dorsal

0. ausente
1. pouco espessa
2. forma quase triangular
3. forma arredondada



B. bailloni (AZUSP 630)



R. tucanus (MPEG 6608)

Como visto anteriormente, a cartilagem membranosa dorsal é aqui definida como uma massa de tecido conjuntivo que contém porções de cartilagem em seu interior. Cada massa situa-se lateralmente ao *pessulus*, imersa na membrana timpaniforme medial e esse espessamento prolonga-se, sem cartilagem, margeando toda a borda caudal do tímpano.

As massas de tecido fibroso formam duas estruturas pares salientes que variam quanto à forma entre as espécies estudadas. Em *Ramphastos* essas estruturas possuem forma arredondada e são bem evidentes (estado 3). Em *Selenidera* e *Pteroglossus* elas possuem forma quase triangular e são menos proeminentes (estado 2). Em *Aulacorhynchus* sp. e em *Capito* não foram observadas tais estruturas arredondadas e sim um espessamento, sem a cartilagem, que não se estende até a margem caudodorsal do tímpano (estado 1). Por se

identificar a homologia desse espessamento com a cartilagem membranosa dorsal codificou-se esse estado de caráter para essas espécies.

Em *L. dubius* e *E. richardsoni* não foi observada a presença de cartilagem membranosa dorsal, tampouco espessamento de tecido conjuntivo (estado 0).

5.3. MUSCULATURA

A musculatura siringeal tem sido tradicionalmente dividida em duas categorias: a intrínseca e a extrínseca. A musculatura extrínseca possui sua origem fora dos limites da siringe e se insere nos elementos de suporte siringeais; a musculatura intrínseca, por sua vez, origina-se e insere-se nos elementos de suporte siringeais (Ames, 1971). Essa categoria é de certa forma artificial, já que são poucos os músculos considerados intrínsecos que são compostos por fibras musculares exclusivamente originadas nos elementos siringeais (Prum, 1992). Alternativamente, os músculos são classificados como traqueais e siringeais dependendo de suas origens e também em intrínseco e extrínseco dependendo de sua inserção (King, 1989). Ambas classificações remetem a um problema essencialmente arbitrário que é reconhecer e delimitar os limites da siringe (Prum, 1992). Também há um problema adicional etimológico, já que a origem de um músculo pode ser no esterno, por exemplo, e ainda assim ser considerado traqueal.

Nos grupos estudados foi adotada a proposta por Ames (1971), foi considerada mais adequada para descrever a situação observada. Assim sendo, observou-se apenas musculatura extrínseca, representada pelos músculos *M. sternotrachealis* e *M. tracheolateralis*.

A musculatura dos Ramphastidae, como acontece em outros grupos de aves, é supostamente inervada pelos ramos direito e esquerdo (*Ramus siringealis*) do nervo hypoglossocervical (*N. hypoglossocervicalis*) (King, 1993).

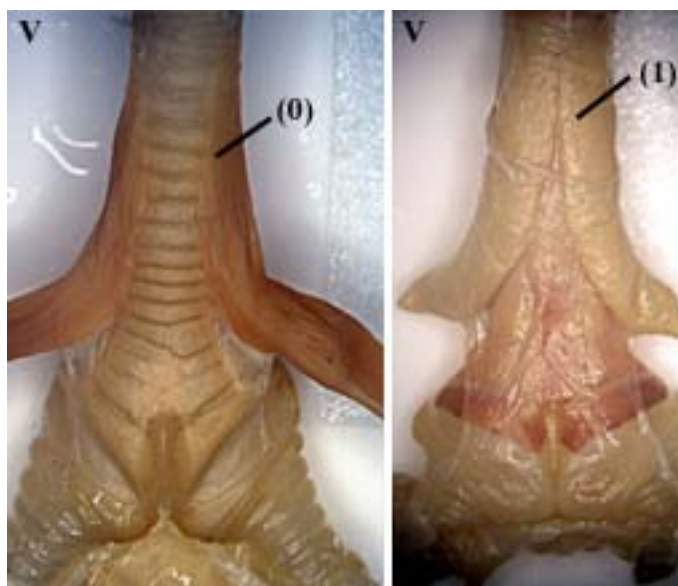
5.3.1. M. STERNOTRACHEALIS

Nos Ramphastidae, em todas as espécies estudadas, o par de músculos esternotraqueais tem origem no ápice do processo craniolateral na face interna do esterno. De sua origem a seu contato com a traquéia, esse músculo forma uma alça. O músculo apóia-se na traquéia em sua porção mais caudal e assim segue até a sua inserção em

elementos A mais craniais, ao longo da superfície da traquéia. Quanto ao limite mais cranial dessa inserção observou-se grande variação intraespecífica, mas, geralmente, esteve próximo ao elemento A20. Algumas fibras de elemento do par do músculo podem se unir, ventralmente, na traquéia às do outro elemento. Tanto a origem quanto a inserção ocorrem por fibras carnosas, sem o intermédio de aponeuroses ou tendões.

Caráter 42. Posição, na traquéia, do limite cranial da inserção do músculo esternotraqueal

- 0. lateral
- 1. ventral



S. reinwardtii (MPEGA 57017) *R. tucanus* (MPEGA 6608)

Todas as espécies estudadas de Ramphastidae, exceto *R. toco* e *R. dicolorus*, possuem o limite cranial da inserção do músculo esternotraqueal em posição lateral na traquéia (estado 0). A inserção ventral do músculo esternotraqueal (estado 1), foi observada em todas as espécies estudadas de *Ramphastos*, bem como em *P. bitorquatus*, *P. inscriptus*, *P. aracari* e *S. maculirostris*, sendo codificada a variabilidade intraespecífica. Não foi possível observar essa característica em *B. bailloni* porque o material fora diafanizado anteriormente à observação dessa característica, por isso foi codificado como um caráter desconhecido.

Nos Capitonidae estudados o limite cranial da inserção desse músculo situa-se em posição lateral na traquéia (estado 0).

5.3.2. *M. TRACHEOLATERALIS*

O par de músculos traqueolaterais origina-se ventralmente na cartilagem cricóide (*Cartilago cricoidea*) da laringe, mais precisamente na *Alae cricoidea*, e continua-se caudalmente apoiado na superfície dorsolateral da traquéia até a sua inserção em uma porção mais caudal. Insere-se no tímpano ou fora de seus limites, em elementos craniais adjacentes ao tímpano. A inserção ocorre por meio de feixes de fibras que acompanham paralelamente a traquéia ou feixes que se direcionam mais obliquamente sobre a traquéia, ou ambas as condições como um músculo bifurcado. Nessa porção caudal da inserção observa-se uma maior quantidade de fibras musculares, promovendo um aumento no volume desse músculo, que pode ser sutil ou acentuado, dependendo da quantidade de fibras envolvidas. A inserção desse músculo, na maioria das espécies estudadas, encontra-se recoberta pela musculatura esternotraqueal, por isso não se descarta a hipótese, neste trabalho, de que durante a dissecação dessa musculatura, parte do músculo traqueolateral tenha sido dissecada juntamente. Acrescenta-se ainda, que as observações aqui feitas versam sobre a porção visível dessa musculatura, mas que, supostamente, devido à pequena quantidade de fibras musculares, este músculo torne-se transparente em sua porção mais caudal.

Tanto a origem quanto a inserção do músculo traqueolateral ocorre por fibras carnosas, sem a participação de tendões ou aponeuroses.

Caráter 43. Bifurcação das fibras do músculo traqueolateral próximo a sua inserção

- 0. ausente
- 1. presente



R. toco (AZUSP 1104) *P. azara* (MZUSP)

Entre os Ramphastidae apenas em *Ramphastos* as fibras do músculo traqueolateral bifurcam-se próximo a sua inserção, caudalmente, na traquéia (estado 1). Sendo assim, parte das fibras segue dorsolateralmente até sua inserção nas proximidades do tímpano, como nos demais Ramphastidae, e parte direciona-se ventromedialmente, sendo que em alguns exemplares foi observada a junção das fibras de uma parte simétrica com a outra, ventralmente, na traquéia.

Nos Capitonidae estudados as fibras deste músculo não se bifurcam (estado 0), seguindo laterodorsalmente até sua inserção, sendo, como nos Ramphastidae estudados, um pouco oblíquas em direção ventral, junto à porção mais caudal.

Caráter 44. Músculo esternotraqueal recobrindo o músculo traqueolateral

- 0. ausente
- 1. presente



R. toco (AZUSP 1104) *S. reinwardtii* (MPEGA 57017)

Para esse caráter temos a seguinte situação: *Ramphastos*, *L. durbius* e *E. richardsonii* possuem músculos traqueolaterais que são visíveis sem a dissecção do músculo esternotraqueal (estado 0). Nas demais espécies estudadas a dissecção faz-se necessária, portanto, o músculo esternotraqueal recobre o traqueolateral (estado 1).

5.4. MEMBRANAS

As membranas da siringe são tecidos conjuntivos que compõem a parede do trato respiratório e o separam do saco aéreo clavicular.

A mais proeminente das membranas siringeais, na maioria dos grupos de aves, é a membrana timpaniforme medial (*Mem. tympaniformis medialis*) (Prum, 1992). Ela, em geral, se situa na porção craniomedial de cada brônquio e é considerada por alguns autores como a fonte de produção de sons das siringes traqueobronquiais dos Passeriformes (Gaunt & Gaunt, 1985).

Há também um par de membranas posicionadas lateralmente entre os elementos esqueléticos do tubo respiratório, denominada membrana timpaniforme lateral (*Mem. tympaniformis lateralis*). Tal membranas é apontada como importante na produção de sons entre os Oscines, segundo Chamberlain *et al.* (1968, *apud* Prum, 1992).

Ambas as membranas estão presentes em Ramphastidae como descrito abaixo.

5.4.1. MEM. TYMPANIFORMIS MEDIAL

A membrana timpaniforme medial está presente em todos os Ramphastidae estudados e é delimitada lateralmente pelas extremidades laterodorsais livres dos elementos A1 e B mais craniais. Medialmente, sustentando essa membrana, encontra-se o *pessulus* e, cranialmente, a porção caudodorsal do tímpano. Imersas nessa membrana e em contato com o *pessulus* encontram-se porções de cartilagens, incluídas em espessamentos da membrana, como já descrito anteriormente no subitem “Cartilagens acessórias”.

Nos Ramphastidae e em alguns Capitonidae essa membrana posiciona-se dorsalmente no tubo respiratório, o que se contrapõe ao descrito na literatura (King, 1993), pois é denominada medial.

Ela possui característica timpaniforme, e em alguns exemplares, foram observadas pequenas porções de cartilagem envoltas por tecido conjuntivo imersas centralmente nessa membrana, como descrito em “Cartilagens acessórias”.

5.4.2. MEM. TYMPANIFORMIS LATERALIS

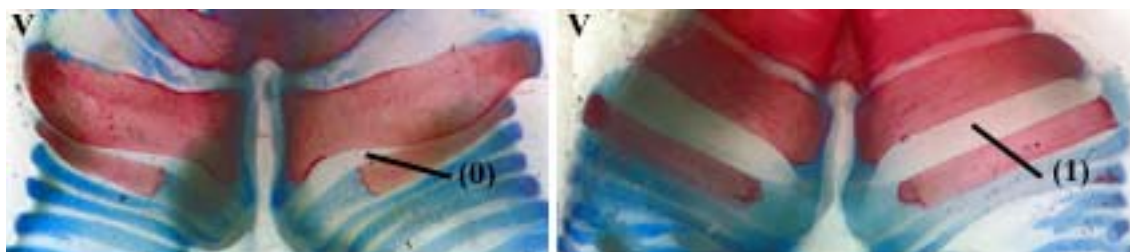
A membrana timpaniforme lateral nos Ramphastidae localiza-se entre os elementos A1 e B1, concordando com o observado para outros grupos de aves, como por exemplo, os

Oscines (Ames, 1971). Difere dos demais grupos de aves quanto a sua posição, que é ventral e não lateral, como seu próprio nome descreve.

Possui diferentes extensões e não foi observada a característica timpaniforme, característica que pode ser supostamente influenciada pela fixação.

Caráter 45. Presença da membrana timpaniforme lateral

- 0. ausente
- 1. presente



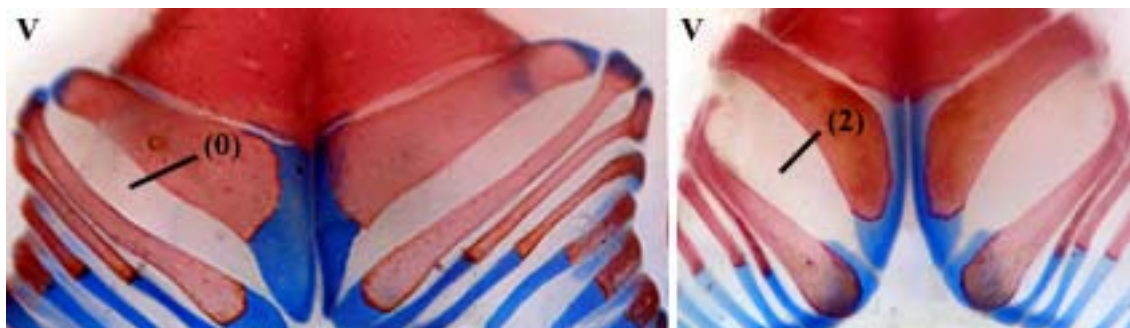
E. richardsoni (MPEGA 57007)

A. sp (MNRJA 29787)

A membrana timpaniforme lateral está presente (estado 1) em todas as siringes de Ramphastidae estudados. Entre os Capitonidae ela é ausente (estado 0), porém em *C. niger* existe uma estrutura membranosa muito reduzida entre os elementos A1 e B1, mas que não foi identificada como tal.

46. Largura da membrana timpaniforme lateral

- 0. estreita
- 1. média
- 2. larga



R. vitellinus (AZUSP 713)

S. reinwardtii (MPEGA 57015)

Quanto à largura da membrana timpaniforme lateral, observa-se que ela é larga (estado2) em *Selenidera*, *P. bitorquatus* e em um exemplar de *P. azara*. Em outro exemplar de *P. azara* e em *P. castanotis*, tem largura média (estado 1). Em *Ramphastos* e *Aulacorhynchus* sp. esta membrana é estreita (estado 0).

O caráter não é aplicável para os Capitonidae, já que eles não possuem tal membrana.

5.5. TECIDO CONJUNTIVO

Além das membranas, há uma lâmina espessa de tecido conjuntivo (“cobertura”) que envolve de forma geral todo o tubo respiratório. Esse tecido envolve a porção do músculo esternotraqueal que se apóia na traquéia, prendendo-a fortemente junto ao tubo respiratório. Na região em que o músculo esternotraqueal não se apóia na traquéia, esse tecido prende-o fortemente aos troncos braquiocefálicos que partem do coração.

5.5.1. “COBERTURA”

Em vista ventral, esta lâmina é fechada medial e caudalmente, formando dois compartimentos. Tecido semelhante foi relatado por Gaunt & Gaunt (1985), que o denominaram “sleeve”, aqui traduzido como “cobertura”, sendo a homologia entre as estruturas estabelecidas com base na descrição dos autores supramencionados. Segundo esse estudo, tal tecido altera a conformação da siringe durante a produção de som e, como já mencionado em trabalho anterior (Pires & Höfling, 2003; 2004), mantém o músculo esternotraqueal junto à traquéia.

Quanto ao funcionamento da siringe é possível inferir que esse tecido conjuntivo potencialize o movimento provocado pela contração do músculo esternotraqueal, ou seja, provocando um maior afrouxamento das membranas timpaniformes laterais. Isto porque a contração do músculo faz com que a siringe seja puxada em direção caudal. Em vista ventral do trato respiratório, esse tecido também conecta a parede dorsal do coração à extremidade medial cartilaginosa dos elementos B.

5.5.2. LIGAMENTO INTERBRONQUIAL

Na região da siringe, dorsalmente, um tecido conjuntivo denso prende todo o trato respiratório à região ventral do esôfago. Os brônquios ficam fortemente presos por esse tecido ao esôfago, por meio das extremidades mediais dos elementos B craniais; esse tecido, mais cranialmente, conecta o par de brônquios e é denominado ligamento interbronquial (*Lig. interbronchiale*). Mais cranialmente, o ligamento interbronquial prende-se às cartilagens membranosas dorsais, delimitando um pequeno forâmen interbronquial.

O ligamento interbronquial está presente na maioria das aves, incluindo a maioria dos Passeriformes, embora por vezes ausente como mencionado por Warner (1982 *apud* King, 1989) em *Delichon urbica* (Hirundinidae). Sabe-se que este tecido conecta o brônquio direito ao esquerdo e, geralmente está preso ao esôfago (Warner, 1972 *apud* King, 1989) como foi observado neste trabalho e em estudos anteriores (Pires & Höfling, 2003). Esse tecido pode ser, facilmente, perdido na dissecação, já que é firmemente preso ao esôfago. Ele foi descrito por Ames (1971) como uma pequena lâmina fibrosa que une as paredes internas dos brônquios ao esôfago e o denominou, como seus antecessores, “*bronchidesmus*”. A descrição de Ames (1971) para este tecido está mais próxima ao que se observou nos Ramphastidae do que a descrição de King (1993), apesar de serem considerados como sinônimo por King (1993).

4.6. ANÁLISE FILOGENÉTICA DOS CARACTERES SIRINGEAIS

A análise de parcimônia de 46 caracteres anatômicos siringeais de 21 táxons terminais, dispostos na matriz de dados (Anexo I), resultou em três cladogramas igualmente parcimoniosos com 92 passos, sendo os resultados resumidos na árvore de consenso estrito apresentada na figura 2 com índice de consistência (IC) igual a 0,72 e índice de retenção (IR) igual a 0,88.

Os altos índices de consistência e retenção devem-se, principalmente e respectivamente, ao grande número de caracteres não homoplásticos (caracteres com índice de consistência igual a 1,00) e ao fato de muitas das homoplasias que suportam os clados serem informativas.

A topologia obtida a partir da análise da matriz corrobora o monofiletismo da família Ramphastidae e sustenta a definição de onze clados, que estão relacionados na árvore de consenso na figura 4.

A ponderação sucessiva não resultou em uma diminuição de árvores igualmente parcimoniosas, por isso, ela foi desconsiderada nas discussões e conclusões. Também não foram encontradas diferenças entre as topologias dos cladogramas mais parcimoniosos provenientes de árvores onde os caracteres inaplicáveis foram tratados como autapomorfias dos táxons em que ocorriam.

A seguir, serão detalhados os clados sustentados dentro da árvore de consenso obtida, sendo feitas considerações sobre o seu suporte nesta análise, relacionando a proposta filogenética encontrada com as propostas na literatura sobre o grupo.

Os caracteres sinapomórficos dos clados encontrados na árvore de consenso (bem como as autapomorfias das espécies) estão listados a seguir, junto às transições de estados dos caracteres, sendo descrito entre parênteses o estado que sustenta o clado em questão, bem como seu índice de consistência e retenção.

Clado 1: Ramphastidae

O monofiletismo da família Ramphastidae foi confirmado e suportado por seis sinapomorfias (índice de Bremer igual a dois passos), o que corrobora as propostas amplamente difundidas na literatura (*e.g.*, Haffer, 1974; Short & Horne, 2001). Destas sinapomorfias duas não apresentam homoplasias e três independem da otimização adotada.

A topologia aqui encontrada concorda em alguns aspectos com as propostas já feitas para a família, mas discorda em outros, como discutido a seguir.

O monofiletismo da família tal qual se apresenta foi questionado uma única vez, em que *Ramphastos* aparece como grupo-irmão de *Capito*, com base em dados moleculares (Nahum, 1998).

Vale lembrar que não se estudou *Andigena* e que todos os comentários e inferências aqui generalizados, não incluem este táxon.

Cabe informar que os eventos de transição de estado não-ambíguos, ou seja, que independem da opção de otimização adotada, estão representados por flechas duplas, que indicam a transição de estado do caráter. O índice de consistência permite avaliar se o caráter é homoplástico ou não, já que índices de consistência igual a 1,00 refletem caracteres não-homoplásticos.

Segue a relação de sinapomorfias para Ramphastidae:

Caráter 6: 0 \Rightarrow 1 (suturas resultantes da fusão de elementos A para formar o tímpano são visíveis lateralmente, avançando um pouco ventral e dorsalmente)

(IC= 0,66 IR= 0,83)

Caráter 7: 0 \rightarrow 1 (margem caudodorsal do tímpano côncavo)

(IC= 0,50 IR= 0,85)

Caráter 10: 1 \rightarrow 2; (cartilagem sem calcificação, na porção dorsal do tímpano, restrita à região da projeção caudolateral)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 11: 0 \Rightarrow 1 (presença de projeção na margem caudolateral do tímpano, em vista dorsal)

(IC= 0,50 R= 0,83)

Caráter 34: 1 \rightarrow 0 (presença de dilatação na porção dorsolateral de B1)

(IC= 0,33 IR= 0,71)

Caráter 45: 0 \Rightarrow 1 (presença de membrana timpaniforme lateral)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Clado 2: Ramphastidae, excetuando-se *Aulacorhynchus*

Os gêneros *Pteroglossus*, *Bailloni*, *Ramphastos* e *Selenidera* formam um clado sustentado por doze sinapomorfias, sendo que sete delas não apresentam homoplasias e três transições são ambíguas, ou seja, dependem da otimização adotada. O índice de Bremer é relativamente alto (igual a seis passos).

O posicionamento de *Aulacorhynchus* como basal entre os Ramphastidae já foi sugerido no trabalho de Swierczewski & Raikow (1981), porém estes autores contemplaram apenas três gêneros. Outros autores sugeriram que este gênero é basal ao clado formado por *Pteroglossus*, *Andigena*, *Selenidera* e *Bailloni*, sendo que nestas propostas, *Ramphastos* aparece basal ao clado que inclui *Aulacorhynchus* (Nahum, 1998; Baker & Lanyon, 2000). Moyle (2003) e Nahum *et al.* (2003) posicionam *Aulacorhynchus* como grupo-irmão do clado formado por *Andigena* e *Selenidera*.

Short & Horne (2001), apesar de assumirem que *Aulacorhynchus* formaria um clado juntamente com *Selenidera* e *Andigena*, apontam que esse gênero, em alguns aspectos, possui características intermediárias entre Capitonidae e Ramphastidae, seguindo a afirmação de Sibley & Ahlquist (1990). Alvarenga (2004) sugeriu que este gênero seria mais primitivo, com base em características do bico. Também destacou que a coloração verde-brilhante presente em *Aulacorhynchus* não é compartilhada com demais Ramphastidae, sendo apenas verificada entre os Capitonidae neotropicais e asiáticos.

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 4: 0 → 1 (forma em V da porção caudoventromedial do tímpano)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Cabe lembrar que não foi possível observar este caráter em *Pteroglossus* e em *Bailloni bailloni* por esta porção estar fusionada ao elemento A1.

Caráter 14: 1 → 2 (presença de projeção em V formada pelos elementos A1)

(IC= 0,66 IR= 0,66)

Caráter 17: 0 ⇒ 1 (placas ventrais do elemento A1 próximas)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 20: 0 \Rightarrow 1 (margem caudal do elemento A1 côncava em sua maior extensão)
(IC= 0,33 IR= 0,75)

Caráter 26: 0 \Rightarrow 1 (número de elementos B calcificados superior a três)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 27: 0 \Rightarrow 1 (elementos B2 e B3 mais delgados do que os demais elementos B)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 28: 1 \Rightarrow 2 (elemento B1 com largura igual aos demais elementos B, excetuando-se B2 e B3)
(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 30: 0 \Rightarrow 2 (elemento B1 com “padrão *Ramphastos*”)
(IC= 0,75 IR= 0,90)

Caráter 33: 0 \Rightarrow 1 (largura da porção cartilaginosa sem calcificação do elemento B1 igual à largura da porção calcificada)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 35: 0 \Rightarrow 1 (dilatação na porção dorsolateral do elemento B1 calcificada)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 38: 0 \Rightarrow 1 (*pessulus* fusionado dorsalmente ao elemento A1)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 41: 1 \rightarrow 2 (cartilagem membranosa dorsal com forma triangular)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Clado 3: *Ramphastos*

Segundo os dados de siringe analisados, *Ramphastos* é monofilético e suportado por nove sinapomorfias, sendo o índice de Bremer igual a 6 passos. Duas destas transições são , ambíguas e quatro sinapomorfias são homoplásticas. Não foi possível inferir sobre as relações entre as espécies do gênero, sendo que a politomia no consenso estrito não se deve ao conflito de hipóteses, mas à falta de informação que suporte qualquer relação entre as espécies do gênero. Possui uma posição basal em relação a *Selenidera*, *Baillonius* e *Pteroglossus*.

Swierczewski & Raikow (1981), sugerem que *Ramphastos* seja grupo-irmão de *Pteroglossus*, sendo *Aulacorhynchus* basal a este clado, porém esses autores, como já

mencionado, contemplaram apenas esses três gêneros. As análises provenientes de dados moleculares (Sibley & Ahlquist, 1990; Barker & Lanyon, 2000; Moyle, 2003; Nahum *et al.*, 2003) indicam *Ramphastos* como basal a todos os outros cinco gêneros de Ramphastidae, sendo este um ponto concordante recorrente entre esses estudos, que não foi averiguado aqui. Apesar de que o gênero *Ramphastos* situa-se em uma posição relativamente mais basal nas relações aqui apresentadas.

Haffer (1974) aponta as diferenças no tamanho corpóreo, na morfologia do bico e, principalmente, na vocalização como indicadoras de uma divisão de *Ramphastos* em dois grupos naturais. É interessante notar que as diferenças quanto à vocalização não são provenientes de uma variação estrutural da siringe, já que aqui não se constatou tais variações.

Weckstein (2005) reconstruiu a filogenia de doze táxons de *Ramphastos*, baseado em seqüências de três genes mitocondriais codificantes. Com suas análises identificou dois grupos monofiléticos, que corroboram as inferências de Haffer (1974), exceto pela posição de *R. toco* que é basal a estes dois clados, apontando, assim, para o parafiletismo do grupo dos “channel-keel-billed” tal qual proposto por Haffer (*op. cit.*).

Patané (2007) sequenciou nove genes, em um total de oito genes mitocondriais e um íntron de um gene nuclear e seus resultados corroboram os resultados de Weckstein (2005), sendo discordantes em poucos aspectos, e algumas inferências de Patané suportadas de forma robusta.

As sinapomorfias que sustentam o clado *Ramphastos* são:

Caráter 6: 1 \Rightarrow 2 (suturas do tímpano, em vista ventral, pouco visíveis na porção lateral)

(IC= 0,66 IR= 0,83)

Caráter 7: 1 \rightarrow 0 (margem caudodorsal do tímpano retilíneo)

(IC= 0,50 IR= 0,85)

Caráter 21: 1 \Rightarrow 0 (ausência de orientação caudal da extremidade lateral do elemento A1)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Caráter 23: 0 \Rightarrow 1 (ausência de torção da porção lateral do elemento A1 em sentido dorsal)

(IC= 0,33 IR= 0,60)

Caráter 40: 1 \Rightarrow 2 (orientação do *pessulus* paralela ao eixo craniocaudal da traquéia)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 41: 2 \rightarrow 3 (cartilagem membranosa dorsal arredondada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 42: 0 \Rightarrow 1 (limite cranial da inserção do músculo esternotraqueal ventral na traquéia)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 43: 0 \Rightarrow 1 (feixes do músculo traqueolateral bifurcados próximo à inserção)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 44: 1 \Rightarrow 0 (ausência de músculo esternotraqueal recobrimdo o músculo esternotraqueal).

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Clado 4: *Selenidera* e *Pteroglossus* (*Baillonius*)

O clado formado pelos gêneros *Selenidera* e *Pteroglossus*, sendo *Baillonius* incluído em *Pteroglossus*, é sustentado por índice de Bremer igual a quatro e por nove caracteres sinapomórficos. Destes caracteres seis independem da opção de otimização e cinco não apresentam homoplasia.

O grupo formado por estes três gêneros pode ser verificado na proposta de Haffer (1974), porém este autor não inclui *Baillonius* dentro da linhagem *Pteroglossus*, e não propõe uma relação para os três gêneros entre si.

Lanyon & Zink (1987) também apontam *Pteroglossus* e *Selenidera* como grupo-irmãos, apesar de suas amostras contemplarem apenas três gêneros, os dois supracitados e *Ramphastos*, que é posicionado basalmente em relação a esses dois gêneros.

Nahum (1998) e Barker & Lanyon (2000) posicionam *Selenidera* como grupo-irmão de *Andigena*. O clado formado por estes dois gêneros é grupo-irmão do clado formado por *Pteroglossus* e *Baillonius*, não discordando inteiramente com os resultados aqui encontrados, ficando apenas discordante a posição de *Baillonius* como grupo-irmão de *Pteroglossus*. Cabe lembrar que *Andigena* não foi aqui analisado.

Segundo Short & Horne (2002), algumas espécies de *Pteroglossus* e *Selenidera* compartilham alguns aspectos comuns como o dimorfismo sexual nos caracteres da coloração da plumagem e o olho com pupila em forma de fenda.

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 4: 1 → 2 (porção caudoventromedial do tímpano retilínea ou abaulada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Vale lembrar que para essa característica codificou-se como inaplicável para *Pteroglossus* e *B. bailloni*, pois nestes gêneros o elemento A1 funde-se ao tímpano por meio de uma porção calcificada, não sendo possível verificar tal característica.

Caráter 5: 2 ⇒ 3 (tímpano formado pela fusão de quatro elementos A)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 9: 0 ⇒ 1 (porção dorsal do tímpano calcificada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 13: 0 ⇒ 1 (fusão do elemento A1 ao tímpano por um ou mais pontos ventromediais)

(IC= 0,75 IR= 0,87)

Caráter 15: 0 ⇒ 1 (projeção caudoventromedial do elemento A1 calcificada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 19: 0 ⇒ 2 (inclinação acentuada do elemento A1 em relação ao eixo craniocaudal da traquéia)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 31: 0 ⇒ 1 (pequena porção ventromedial cartilaginosa sem calcificação do elemento B1)

(IC= 0,50 IR= 0,87)

Caráter 32: 0 → 1 (porção ventromedial cartilaginosa sem calcificação posicionada cranialmente no elemento B1)

(IC= 0,66 IR= 0,80)

Caráter 46: 0 → 2 (membrana timpaniforme lateral larga)

(IC= 0,50 IR= 0,60)

Clado 5: *Selenidera*

O gênero *Selenidera* é monofilético segundo este estudo e sustentado por duas sinapomorfias e índice de Bremer de dois passos. Ambas apresentam homoplasias e não dependem da otimização adotada. Não foi possível inferir sobre as relações interespecíficas com base nos caracteres provenientes da siringe, antes por falta de sinapomorfia para definir algum grupo menos inclusivo do que por conflito de hipóteses entre grupos formados.

Haffer (1974) agrupa as seis espécies de *Selenidera* em uma superespécie *S. maculirostris*, sendo que a distribuição dessas espécies parece ser limitada pelos cursos dos rios amazônicos. Segundo a literatura, *Selenidera gouldii* era considerada uma subespécie de *S. maculirostris* (e.g., Pinto, 1937; Meyer de Schauensee, 1970), mas foram tratadas como espécies separadas por Haffer (1974), sendo consideradas, presumivelmente, espécies irmãs. *S. gouldii* e *S. maculirostris* compartilham muitas características da siringe, porém elas não estão fixadas nas espécies, sendo verificada variabilidade de estados. Mas, a presença desta variação compartilhada pode ser indicativa de que essas espécies são realmente mais próximas.

As sinapomorfias que sustentam o clado *Selenidera* são:

Caráter 11: 1 \Rightarrow 0 (ausência de projeção na margem caudodorsolateral do tímpano)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Caráter 30: 2 \Rightarrow 3 (elemento B1 com “padrão *Selenidera*”)

(IC= 0,75 IR= 0,90)

Clado 6: *Pteroglossus*

Uma vez incluído *Baillonius* em *Pteroglossus*, como sugerido por Kimura *et al.* (2004) e aceito pelo South American Classification Committee (SACC) of American Ornithologist'Union (AOU) (www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline05.html), este gênero é monofilético neste estudo, sendo sustentado por seis sinapomorfias e por índice de Bremer igual a dois passos. Três sinapomorfias não apresentam homoplasias e uma transição é ambígua.

Foi possível inferir sobre as relações interespecíficas do gênero, como o descrito nos cladogramas propostos a seguir, mas com baixo suporte. Quanto às espécies mais basais do gênero, foi verificada uma falta de resolução no cladograma de consenso estrito. Esta politomia é decorrente do conflito de hipóteses, sendo as seguintes relações encontradas nas árvores mais parcimoniosas: 1) uma tricotomia basal composta pelas espécies *P. azara* e *P. bitorquatus*, e o clado formado por *P. beauharnaesii* como grupo-irmão do clado formado pelas demais espécies de *Pteroglossus* estudadas (ou seja, o clado 7); 2) *P. azara* e *P. bitorquatus* são grupo-irmãos e este clado é relacionado a *P. beauharnaesii* e ao clado 7 em uma tricotomia basal e 3) uma politomia basal composta por *P. beauharnaesii*, *P. azara* e *P. bitorquatus* e o clado 7. Essas relações podem ser verificadas na figura 4.

As relações, em um consenso semi-estricto, podem ser indicativas de que *P. azara* e *P. bitorquatus* são espécies mais próximas entre si e que *P. beauharnaesii* tenha uma posição mais basal ao clado formado pelas demais espécies de *Pteroglossus* estudados (clado 7).

Quanto a *Pteroglossus*, Haffer (1974) reconhece nove espécies, agrupadas em três superespécies, que são coincidentes com os subgêneros propostos por Cassin (1867): a de *P. viridis* (*P. viridis* e *P. inscriptus*), a de *P. bitorquatus* (*P. bitorquatus* e *P. flavirostris*) e por fim a de *P. aracari* (*P. aracari*, *P. castanotis*, *P. pluricinctus* e *P. torquatus*). *P. beauharnaesii* foi considerada por Haffer (*op. cit.*) a mais divergente e, presumivelmente, a mais antiga das espécies do gênero e não a encaixa em nenhuma superespécie, mas o aproxima da superespécie *P. aracari*.

Haffer (1974) considera a superespécie de *P. bitorquatus* formada por *P. bitorquatus* e *P. "flavirostris"* (aqui, *P. azara flavirostris*), o que corrobora o grupo encontrado neste trabalho em duas das resoluções alternativas para os grupos basais. Short & Horne (2002) consideram *P. bitorquatus* mais proximamente aparentada ao grupo formado por *P. viridis* e *P. inscriptus*.

Para Eberhard & Bermingham (2005) a superespécie de *P. bitorquatus* proposta por Haffer (1974) não é monofilética sem a inclusão de *P. beauharnaesii*. A proximidade de *P. beauharnaesii* com *P. bitorquatus* concorda com os dados provenientes de alozimas (Hackett & Lehn, 1997), entretanto, os dados destes últimos autores também posicionam *P. inscriptus* no mesmo clado dessas duas espécies. Haffer (1974) acredita que *P.*

beauharnaesii assemelha-se às espécies da superespécie *P. aracari*, sendo parapátrica a *P. pluricinctus*. Os resultados aqui encontrados discordam da proximidade entre *P. beauharnaesii* e a superespécie *P. aracari*, apontando como homoplástica a similaridade entre as espécies. Neste estudo *P. beauharnaesii* é proximamente relacionada às espécies da superespécie *P. bitorquatus*.

Como anteriormente mencionado, segundo Haffer (1974), *P. bitorquatus* e *P. azara* são consideradas formando uma superespécie, o que pode ser encontrado em uma das hipóteses aqui sugeridas.

As penas modificadas da cabeça e o padrão da face de *P. beauharnaesii* levaram alguns autores (e. g., Ridgway, 1914; Pinto, 1937) a posicionar esta espécie em um gênero monotípico *Beauharnaisius*. Dados genéticos preliminares (Hackett & Lehn, 1997) indicam que *P. beauharnaesii* encontra-se entre as espécies de *Pteroglossus* e, possivelmente, aparentada a *P. bitorquatus*. Wajntal *et al.* (2002) também apontam para a necessidade de uma maior investigação quanto à posição de *Pteroglossus beauharnaesii*, que pode ser um gênero monoespecífico, *Beauharnaisius*. No presente estudo não há evidências conclusivas quanto ao posicionamento de *P. beauharnaesii*, não excluindo a possibilidade de ser um gênero monoespecífico, porém as hipóteses alternativas para o clado mais basal não sugerem isso.

As sinapomorfias que sustentam o clado *Pteroglossus* são:

Caráter 12: 0 \Rightarrow 1 (elemento A1 fusionado ao tímpano por uma porção calcificada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 16: 0 \Rightarrow 1 (elementos A1 fusionados na porção ventromedial)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 18: 1 \Rightarrow 2 (pequena porção cartilaginosa sem calcificação na porção ventromedial do elemento A1)

(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 22: 0 \Rightarrow 1 (elemento A1 próximo ou fusionado ao tímpano em vista dorsal)

IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 32: 1 \rightarrow 2 (porção cartilaginosa sem calcificação da porção ventromedial e cranialmente no elemento B)

(IC= 0,66 IR= 0,80)

Caráter 39: 0 \Rightarrow 1 (*pessulus* calcificado em vista dorsal)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Clado 7: *Pteroglossus* (exceto *P. azara*, *P. bitorquatus* e *P. beauharnaesii*)

As espécies *P. inscriptus*, *P. viridis*, *P. aracari*, *P. castanotis*, *P. pluricinctus* e *B. bailloni* formam, na hipótese filogenética aqui apresentada, um clado sustentado por três sinapomorfias e com índice de Bremer de um passo. Todas as sinapomorfias apresentam homoplasia e uma delas é uma transição ambígua.

Este clado parece unir as superespécies de *P. viridis* e de *P. aracari* propostas por Haffer (1974), considerando-se a ausência de *P. torquatus* neste trabalho e a inclusão de *B. bailloni*, basalmente à superespécie de *P. aracari*. Além do mais, a superespécie de *P. viridis* (*P. viridis*; *P. inscriptus*), proposta por Haffer (1974), não forma aqui um grupo monofilético, como pode ser verificado mais detalhadamente no clado descrito a seguir.

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 13: 1 \Rightarrow 2/3 (elemento A1 fusionado ao tímpano em metade ou em quase toda a sua extensão)

(IC= 0,75 IR= 0,87)

Caráter 20: 1 \Rightarrow 0 (margem caudal do elemento A1 retilínea em sua maior extensão)

(IC= 0,33 IR= 0,75)

Caráter 46: 2 \rightarrow 0 (membrana timpaniforme lateral estreita)

(IC= 0,50 IR= 0,60)

Clado 8: *Pteroglossus*, exceto *P. azara*, *P. bitorquatus*, *P. beauharnaesii* e *P. inscriptus*

Neste estudo *P. viridis*, *P. aracari*, *P. castanotis*, *P. pluricinctus* e *B. bailloni* formam um clado sustentado por duas sinapomorfias e índice de Bremer de um passo. Ambas sinapomorfias apresentam homoplasias e independem da otimização adotada.

Cracraft & Prum (1988), Sibley & Monroe (1990), Short & Horne (2001) e Eberhard & Bermingham (2005) corroboram a proposta de Haffer (1974), quanto ao monofiletismo da superespécie *P. viridis*. Entretanto, não se observou esse grupo neste estudo, já que *P. viridis* está mais relacionada ao clado 9 (*P. castanotis*; *P. pluricinctus*; *P. aracari*; *B. bailloni*) do que a *P. inscriptus*, que é basal ao clado que inclui *P. viridis* (clado 8).

Segundo Short & Horne (2001, 2002), *P. viridis*, *P. inscriptus*, *P. bitorquatus* e *P. azara* parecem formar um grupo natural, de espécies menores, com menos bandas na plumagem, mas não apontam bases para defini-la como uma superespécie, apesar de acreditarem que as duas primeiras espécies são, suficientemente, próximas para tal. Neste trabalho, essas características de coloração de plumagem e tamanho, indicadas por Short & Horne (2002), parecem ser homoplásticas para o grupo, já que essas espécies não formam um grupo monofilético. Essas características por estarem em clados relativamente mais basais podem ser indicativas de que estas características sejam primitivas para as espécies de *Pteroglossus*.

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 28: 2 \Rightarrow 1 (elemento B1 mais largo que os demais elementos B)

(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 34: 0 \Rightarrow 1 (ausência de dilatação na porção dorsolateral do elemento B1)

(IC= 0,33 IR= 0,71)

Clado 9: *P. castanotis* + *P. pluricinctus* + *P. aracari* + *B. bailloni*

P. castanotis, *P. pluricinctus*, *P. aracari* e *B. bailloni* formam um clado sustentado por cinco sinapomorfias e com índice de Bremer igual a dois passos. O caracteres que sustentam o clado apresenta homoplasia e apenas uma transição de estado depende da otimização adotada.

B. bailloni era colocada quase que consensualmente no gênero monotípico *Baillonius*. Haffer (1974) acreditava que *B. bailloni* por ser muito divergente na morfologia externa estaria entre as espécies mais basais de Ramphastidae e chama a atenção para a similaridade no vôo entre esta espécie e *Pteroglossus*. Meyer de Schauensee (1982) e Peters

(1948) posicionou *B. bailloni* entre as espécies de *Andigena*, mas dados moleculares (Hackett & Lehn, 1997; Barker & Lanyon, 2000; Nahum *et al.*, 2003; Moyle, 2003; Weckstein, 2005) suportam o tradicional relacionamento de *Baillonius* e *Pteroglossus* como grupos-irmãos (Short & Horne, 2002). Contudo, os resultados provenientes de dados moleculares de Kimura *et al.* (2004) indicam que *Baillonius* posiciona-se dentro de *Pteroglossus* e, por isso, deve ser incluído neste gênero. A posição de *B. bailloni* incluída em *Pteroglossus* foi aceita pela comunidade científica.

Nas análises de Eberhard & Bermingham (2005), *B. bailloni* está dentro do clado referente a *Pteroglossus*, como grupo-irmão das espécies que compõem a superespécie *P. viridis* (*P. viridis*, *P. inscriptus*) de Haffer (1974), mas esses autores hesitam em recomendar que se refira a *B. Bailloni* como *Pteroglossus* com base em seus dados, já que estes não permitem que se rejeite a tradicional posição de *B. baillonii* como grupo-irmão de *Pteroglossus*.

Este trabalho corrobora a inclusão de *B. bailloni* no gênero *Pteroglossus*, sendo esta espécie grupo-irmão da superespécie *P. aracari* proposta por Haffer (1974).

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 13: 2 → 3 (elemento A1 quase completamente fusionado ao tímpano)

(IC= 0,75 IR= 0,87)

Caráter 29: 1 ⇒ 0 (ausência de alargamento na porção ventromedial calcificada do elemento B1)

(IC= 0,33 IR= 0,60)

Caráter 30: 2 ⇒ 0 (forma retilínea do elemento B1)

(IC= 0,60 IR= 0,80)

Caráter 31: 1 ⇒ 0 (porção grande ventromedial sem calcificação do elemento B1)

(IC= 0,50 IR= 0,87)

Caráter 32: 2 ⇒ 0 (cartilagem sem calcificação em B1 posicionada ventromedialmente)

(IC= 0,66 IR= 0,80)

Clado 10: *P. castanotis* + *P. pluricinctus* + *P. aracari*

P. castanotis, *P. pluricinctus*, *P. aracari* formam um clado sustentado por uma sinapomorfia e índice de Bremer igual a um passo, sendo que este caráter é homoplástico e independe da opção de otimização.

Este clado corrobora a superespécie *P. aracari* proposta por Haffer (1974) como monofilética, mas aqui não se infere sobre o posicionamento de *P. torquatus*, já que este não foi contemplado nas amostras.

Segundo Short & Horne (2002), há um grupo formado pelos arazaris coloridos: *P. aracari*, *P. pluricinctus*, *P. castanotis*, *P. frantzii* e *P. torquatus*. Todas as cinco espécies possuem um canto quase idêntico segundo aqueles autores. Estas características parecem ser apomórficas para o clado, segundo as relações aqui encontradas. Haffer (1974) também aponta para a grande similaridade na vocalização destas espécies.

A sinapomorfia que sustenta este clado é:

Caráter 39: 1 \Rightarrow 0 (*pessulus*, em vista dorsal, com metade cartilaginosa e metade calcificada)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Clado 11: *P. castanotis* + *P. pluricinctus*

Com base na siringe, *P. pluricinctus* e *P. castanotis* são grupo-irmãos, sendo esta relação suportada por uma sinapomorfia que apresenta homoplasia e independe da otimização adotada. O índice de Bremer que sustenta esse clado é igual a 1 passo.

P. pluricinctus é amplamente simpátrido com *P. castanotis* no noroeste amazônico (Haffer, 1974; Short & Horne, 2002), sendo que Haffer (*op. cit*) tende a acreditar que as duas espécies tão próximas poderiam conviver devido a diferenças principalmente no tamanho do bico e asa. Haffer (1974) não infere sobre o relacionamento entre essas três espécies, sendo que aproxima *P. pluricinctus* a *P. torquatus* e relata sobre a presença de híbridos na zona de contato entre *P. castanotis* e *P. aracari* no sudeste do Brasil. Também aponta como desconhecidas as causas que levam as similares *P. pluricinctus* e *P. aracari* a não se hibridizarem nas zonas de contato no sudoeste venezuelano. Sibley & Monroe

(1990) consideram *P. torquatus* e *P. pluricinctus* formando uma superespécie, mas dados genéticos preliminares (Hackett & Lehn, 1997) não fornecem suporte para essa relação. *P. aracari* e *P. castanotis* são, geralmente, considerados como grupo-irmãos baseado na similaridade de plumagem (e.g. Prum, 1988); Sibley & Monroe (1990). Short & Horne (2001; 2002) consideram *P. aracari* e *P. castanotis* formando uma superespécie, o que não foi verificado no presente trabalho.

A sinapomorfia que sustenta este clado é:

Caráter 20: 0 \Rightarrow 1 (margem caudal do elemento A1 côncava em sua maior extensão)
(IC= 0,33 IR= 0,75)

Clado A: Ramphastidae + *Capito* + *Eubucco*

Ramphastidae, *Capito* e *Eubucco* formam um clado sustentado por onze sinapomorfias. Dessas sinapomorfias, cinco não apresentam reversões nem paralelismos, mas todas elas dependem da otimização adotada, fato claro já que este grupo depende da polaridade dada pelo enraizamento em *L. dubius*, sendo que estas sinapomorfias podem bem ser autapomorfias de *L. dubius*.

O relacionamento próximo entre Ramphastidae e capitonídeos neotropicais já vem sendo abordado amplamente na literatura e é quase consensual esse padrão parafilético para os tradicionais Capitonidae (Prum, 1988; Sibley & Ahlquist, 1990; Barker & Lanyon, 2000, Moyle, 2003).

Vale lembrar que a posição de *Eubucco*, juntamente com Ramphastidae e *Capito* é artefactual, dependendo do enraizamento em *L. dubius* e por se supor que os clados neotropicais seriam mais próximos entre si.

Caráter 1: 0 \rightarrow 1 (presença de tímpano)
(não-informativo)

Caráter 3: 0 \rightarrow 1 (ausência de porção de cartilagem sem calcificação na extremidade ventromedial dos elementos A que compõem o tímpano)
(não-informativo)

Caráter 5: 0 \rightarrow 1 (tímpano formado por cinco elementos A)
(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 8: 0 → 1 (porção caudodorsal do tímpano inclinada cranialmente)

(IC= 0,66 IR= 1,00)

Caráter 14: 0 → 1 (pequena projeção caudal em forma de V formada pelo elemento A1)

(IC= 0,66 IR= 0,66)

Caráter 18: 0 → 1 (quantidade média de cartilagem sem calcificação na porção ventromedial do elemento A1)

(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 24: 0 → 1 (tênue torção da porção lateral do elemento A1 em direção dorsal)

(não-informativo)

Caráter 25: 0 → 1 (porção pequena ou ausência de cartilagem sem calcificação na extremidade lateral do elemento A1)

(não-informativo)

Caráter 28: 0 → 1 (elemento B1 mais largo em sua porção média do que os demais elementos B)

(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 29: 0 → 1 (presença de alargamento na posição ventromedial calcificada do elemento B1)

(IC= 0,33 IR= 0,66)

Caráter 36: 0 → 2 (ausência ou pequena porção de cartilagem sem calcificação na extremidade dorsolateral do elemento B1)

(IC= 0,66 IR= 0,50)

Clado B: Ramphastidae + *Capito*

Ramphastidae e o gênero *Capito* formam um clado sustentado por sete sinapomorfias e suporte de Bremer igual a cinco passos. Duas sinapomorfias apresentam homoplasias com algum outro componente da árvore e duas são dependentes da otimização para atuar como sinapomorfias não-ambíguas do clado.

Cabe lembrar que, em relação ao material analisado de Capitonidae Neotropical, foram amostradas apenas duas espécies de *Capito* e uma de *Eubucco*. De qualquer forma, as análises baseadas em dados provenientes da siringe não apontam estes dois gêneros formando um grupo monofilético, sendo *Capito* basal à linhagem dos Ramphastidae e

Eubucco, basal a este clado. Assim sendo, este pode ser considerado mais um indício de que os Capitonidae neotropicais não são uma linhagem monofilética. Mas uma amostra maior faz-se necessária.

Como visto na “Introdução” o parafiletismo dos capitonídeos neotropicais é defendida em análises do grupo (*e. g.* Prum, 1988; Barker & Lanyon, 2000).

As sinapomorfias que sustentam este clado são:

Caráter 2: 0 \Rightarrow 1 (elementos A formadores do tímpano juntos uns aos outros em suas margens craniais e caudais e separados por uma sutura delgada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 8: 1 \rightarrow 2 (margem caudodorsal do tímpano perpendicular ao eixo craniocaudal)

(IC= 0,66 IR= 1,00)

Caráter 10: 0 \rightarrow 1 (cartilagem sem calcificação na porção dorsal do tímpano, exceto medialmente)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 21: 0 \Rightarrow 1 (extremidade lateral do elemento A1 orientada caudalmente)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Caráter 37: 0 \Rightarrow 1 (extensa calcificação do elemento B1)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 40: 0 \Rightarrow 1 (*pessulus* inclinado em relação ao eixo craniocaudal da traquéia)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 41: 0 \Rightarrow 1 (cartilagem membranosa dorsal como um pequeno espessamento de tecido conjuntivo)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 44: 0 \Rightarrow 1 (músculo esternotraqueal recobrimdo o músculo traqueolateral)

(IC= 0,50 IR= 0,80)

Clado C: *Capito*

As espécies estudadas de *Capito*, *C. niger* e *C. dayi*, formam um clado que confirma o monofiletismo do gênero. Este clado é sustentado por duas sinapomorfias e o índice de

Bremer é igual a dois passos. Destas sinapomorfias, uma depende da opção de otimização e ambas apresentam homoplasias na forma de paralelismos e reversões.

As sinapomorfias que sustentam o gênero *Capito* são:

Caráter 14: 1 → 0 (ausência de projeção caudal em forma de V formada pelos elementos A1)

(IC= 0,66 IR= 0,66)

Caráter 30: 0 ⇒ 1 (porção de cartilagem sem calcificação na extremidade dorsolateral do elemento B1 de tamanho médio)

(IC= 0,75 IR= 0,90)

Caráter 36: 2 ⇒ 1 (porção de cartilagem sem calcificação na extremidade dorsolateral do elemento B1 de tamanho médio)

(IC= 0,66 IR= 0,50)

Autapomorfias

E. richardsoni

Caráter 19: 0 ⇒ 1 (elemento A1 perpendicular em relação ao eixo craniocaudal da traquéia)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 23: 0 ⇒ 1 (ausência de torção na porção lateral do elemento A1 em sentido dorsal)

(IC= 0,33 IR= 0,60)

Caráter 33: 0 ⇒ 2 (porção cartilaginosa sem calcificação do elemento B1 afilada em relação à largura da porção calcificada)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

C. dayi

Caráter 6: 0 ⇒ 2 (suturas do tímpano em vista ventral pouco visíveis na porção lateral)

(IC= 0,66 IR= 0,83)

Caráter 23: 0 ⇒ 1 (ausência de torção na porção lateral do elemento A1 em sentido dorsal)

(IC= 0,33 IR= 0,60)

C. niger

Caráter 8: 2 \Rightarrow 1 (margem caudodorsal do tímpano inclinada cranialmente)

(IC= 0,66 IR= 1,00)

A. sp.

Caráter 5: 2 \Rightarrow 1 (seis elementos A fundidos para formar o tímpano)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

Caráter 18: 1 \Rightarrow 2 (pequena porção cartilaginosa sem calcificação na porção ventromedial do elemento A1)

(IC= 0,66 IR= 0,87)

Caráter 29: 1 \rightarrow 0 (ausência de alargamento na porção ventromedial calcificada do elemento B1)

(IC= 0,33 IR= 0,66)

Caráter 36: 2 \rightarrow 0 (grande porção cartilaginosa sem calcificação na extremidade dorsolateral do elemento B1)

(IC= 0,66 IR= 0,50)

S. maculirostris

Caráter 5: 3 \Rightarrow 4 (três elementos A fundidos para formar o tímpano)

(IC= 1,00 IR= 1,00)

P. castanotis

Caráter 46: 0 \Rightarrow 1 (membrana timpaniforme medial com largura média)

(IC= 0,50 IR= 0,60)

P. pluricinctus

Caráter 13: 3 \rightarrow 2 (elemento A1 fusionado ao tímpano por mais que um ponto ventromedial)

(IC= 0,75 IR= 0,87)

P. beauharnaesii

Caráter 46: 2 \rightarrow 0 (estreita membrana timpaniforme lateral)
(IC= 0,50 IR= 0,60)

R. toco

Caráter 46: 0 \Rightarrow 1 (largura média da membrana timpaniforme lateral)
(IC= 0,50 IR= 0,60)

6. CONCLUSÕES

O monofiletismo da família Ramphastidae é confirmado, sustentado por nove caracteres siringeais, o que corrobora o difundido, amplamente, na literatura.

Baillonius não é um gênero válido e a espécie *B. bailloni* deve ser incluída em *Pteroglossus*, portanto *P. bailloni*.

Os gêneros são monofiléticos, com a inclusão de *P. bailloni* em *Pteroglossus*. *Aulacorhynchus* é o gênero mais basal entre os Ramphastidae, seguido de *Ramphastos*, que é basal ao clado formado por *Pteroglossus* e *Selenidera*. Esta filogenia parece bastante concordante com as propostas na literatura.

Os caracteres siringeais foram eficientes na elucidação das relações filogenéticas dos grupos mais inclusivos (os gêneros), mas também foi importante na definição das relações interespecíficas entre as espécies de *Pteroglossus*.

As relações interespecíficas de *Pteroglossus* (incluindo *P. bailloni*) foram inferidas, apesar do baixo suporte verificado pelo índice de Bremer, sendo as seguintes relações encontradas: (*P. beauharnaesii*, *P. bitoquatus*, *P. azara* (*P. incriptus* (*P. viridis* (*P. bailloni* (*P. aracari* (*P. pluricinctus*, *P. castanotis*).

A superespécie de *P. aracari* proposta por Haffer (1974) é a única corroborada neste estudo como monofilética.

Não foi possível inferir sobre as relações interespecíficas de *Ramphastos* e *Selenidera*.

Apesar dos dados provenientes da siringe não terem resolvido todas as relações interespecíficas da família, há indícios de sinal filogenético em caracteres que

variam intraespecificamente e, muitas vezes, são desconsiderados na análise de parcimônia.

As relações entre as espécies de *Ramphastos*, agrupadas segundo a vocalização por vários autores, não foram verificadas com base nos caracteres siringeais, o que pode ser um indício de que a vocalização depende mais da capacidade cognitiva e de outros fatores (*e.g.*, língua) do que, propriamente, da estrutura da siringe.

Não foi verificado dimorfismo sexual na estrutura da siringe.

Segundo os resultados, *Capito* seria grupo-irmão dos demais Ramphastidae, corroborando o parafiletismo dos Capitonidae neotropicais. Portanto, os dados provenientes da siringe, não apontam a família tradicionalmente tida como Capitonidae como monofilética, tampouco quanto aos capitonídeos neotropicais.

RESUMO

A família Ramphastidae é composta por aves conhecidas popularmente como tucanos e araçarís, endêmicas da região Neotropical. Possui cerca de 33 espécies, distribuídas tradicionalmente em seis gêneros. Neste trabalho, foi proposta uma hipótese filogenética para a família com base em caracteres siringeais. A siringe é o órgão responsável pelos sons vocais das aves e constitui-se de uma modificação do tubo respiratório, que inclui elementos esqueléticos cartilagosos, membranas, músculos e nervos. Para tal, foram analisadas 18 espécies de cinco gêneros e codificados 46 caracteres siringeais, analisados segundo a metodologia cladística. Além do mais, foram incluídos simultaneamente nesta análise representantes da tradicional família Capitonidae, tidos na literatura como grupo-irmão de Ramphastidae. O resultado desta análise revelou três árvores igualmente parcimoniosas com 92 passos, índice de consistência igual a 0,73 e índice de retenção igual a 0,88. O monofiletismo da família foi verificado e sustentado por sete sinapomorfias e aponta os Capitonidae neotropicais como parafiléticos. A topologia do cladograma obtida corrobora a inclusão de *Bailloni* *bailloni* em *Pteroglossus*, como proposto em estudos com base em dados moleculares. Com esta inclusão, todos os gêneros estudados são monofiléticos, sendo as relações encontradas entre eles a seguinte: *Aulacorhynchus* (*Ramphastos* (*Pteroglossus* + *Selenidera*)), o que concorda em muitos aspectos com estudos prévios. A siringe também revelou a relação das espécies do gênero *Pteroglossus*, apesar do baixo índice de Bremer, no consenso estrito: (*P. beauharnaesii*, *P. bitoquatus*, *P. azara* (*P. incriptus* (*P. viridis* (*P. bailloni* (*P. aracari* (*P. pluricinctus*, *P. castanotis*))), sendo que a superespécie de *P. aracari* proposta por Haffer (1974) é a única corroborada como monofilética.

ABSTRACT

The family Ramphastidae is represented by the commonly known toucans, toucanets and aracaris, and is endemic to the Neotropics. Around 33 species, distributed in six traditional genera, are recognized. In this research study, a phylogenetic hypothesis for representatives of this family based on syringeal characters was tested. The syrinx is the organ responsible for the vocal sounds of birds and consists of modifications of the respiratory tract, that include skeletal cartilaginous elements, membranes, muscles and nerves. Data from 19 species distributed in five genera were analysed and 46 syringeal characters were coded, based on Cladistic principles. The data matrix also included representatives of the traditional family Capitonidae, sister group of Ramphastidae. The results showed three equally parsimonious trees, with a length of 92, consistency index of 0.73 and retention index of 0.88. The monophyly of the family was confirmed and supported by seven synapomorphies, but the Neotropical barbets were indicated as paraphyletic. The topology of the cladogram corroborates the inclusion of *Bailloni* *bailloni* in the genus *Pteroglossus*, as proposed in previous molecular studies. With this inclusion, all genera are monophyletic, with the following relationships: *Aulacorhynchus* (*Ramphastos* (*Pteroglossus* + *Selenidera*), which is partially congruent with previous studies. The syringeal data also clarified the relationships among the species of *Pteroglossus*, even though the Bremer index was low in strict consensus: (*P. beauharnaesii*, *P. bitoquatus*, *P. azara* (*P. incriptus* (*P. viridis* (*P. bailloni* (*P. aracari* (*P. pluricinctus*, *P. castanotis*). The superspecies *P. aracari* proposed by Haffer is the only one confirmed as a monophyletic group.

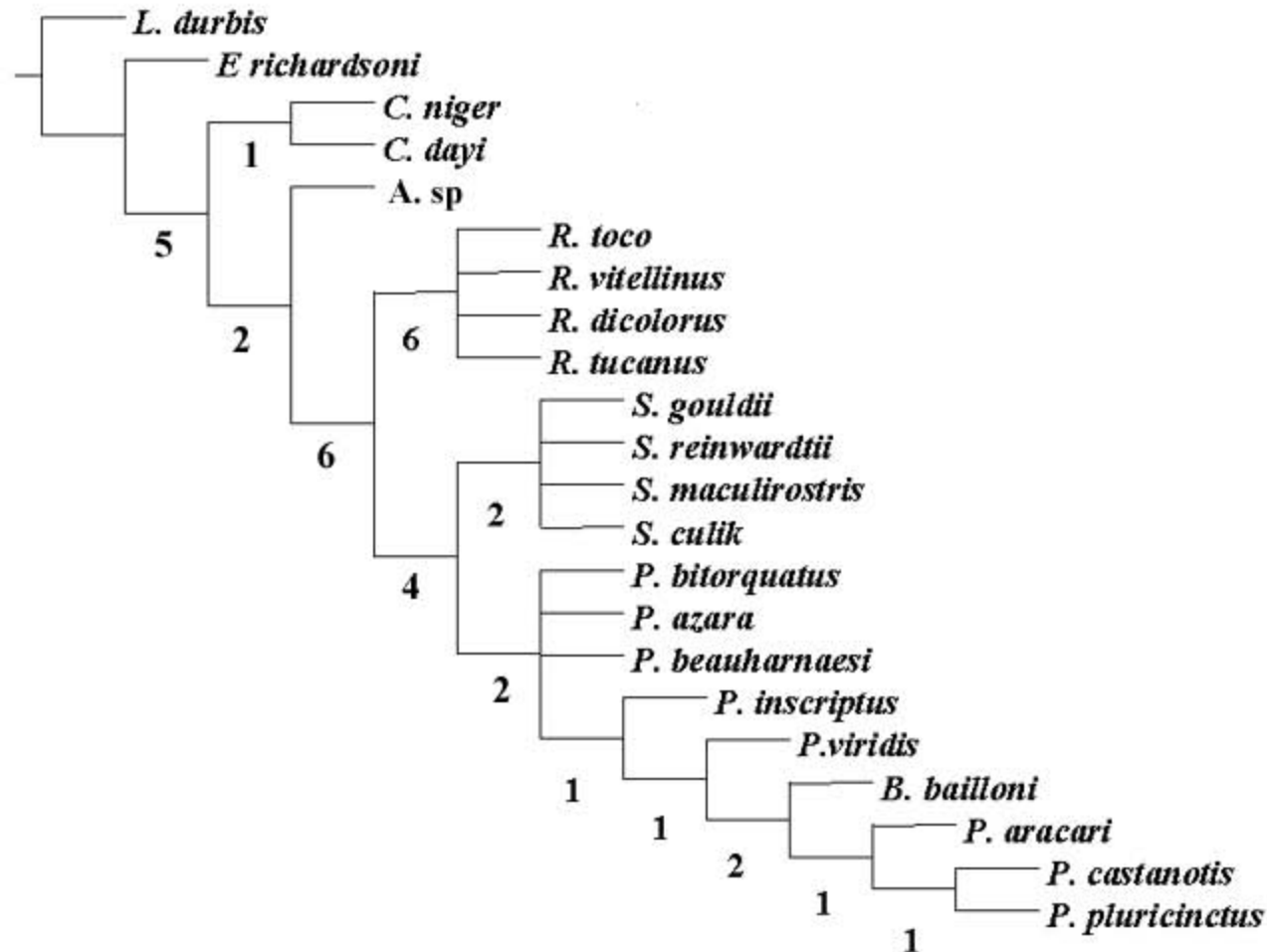


Figura 2- Consenso estrito de três árvores igualmente parcimoniosas (92 passos), resultante da análise filogenética de 46 caracteres morfológicos siringeais IC= 0,73 e IR= 0,88. Os valores do índice de Bremer estão abaixo de cada ramo.

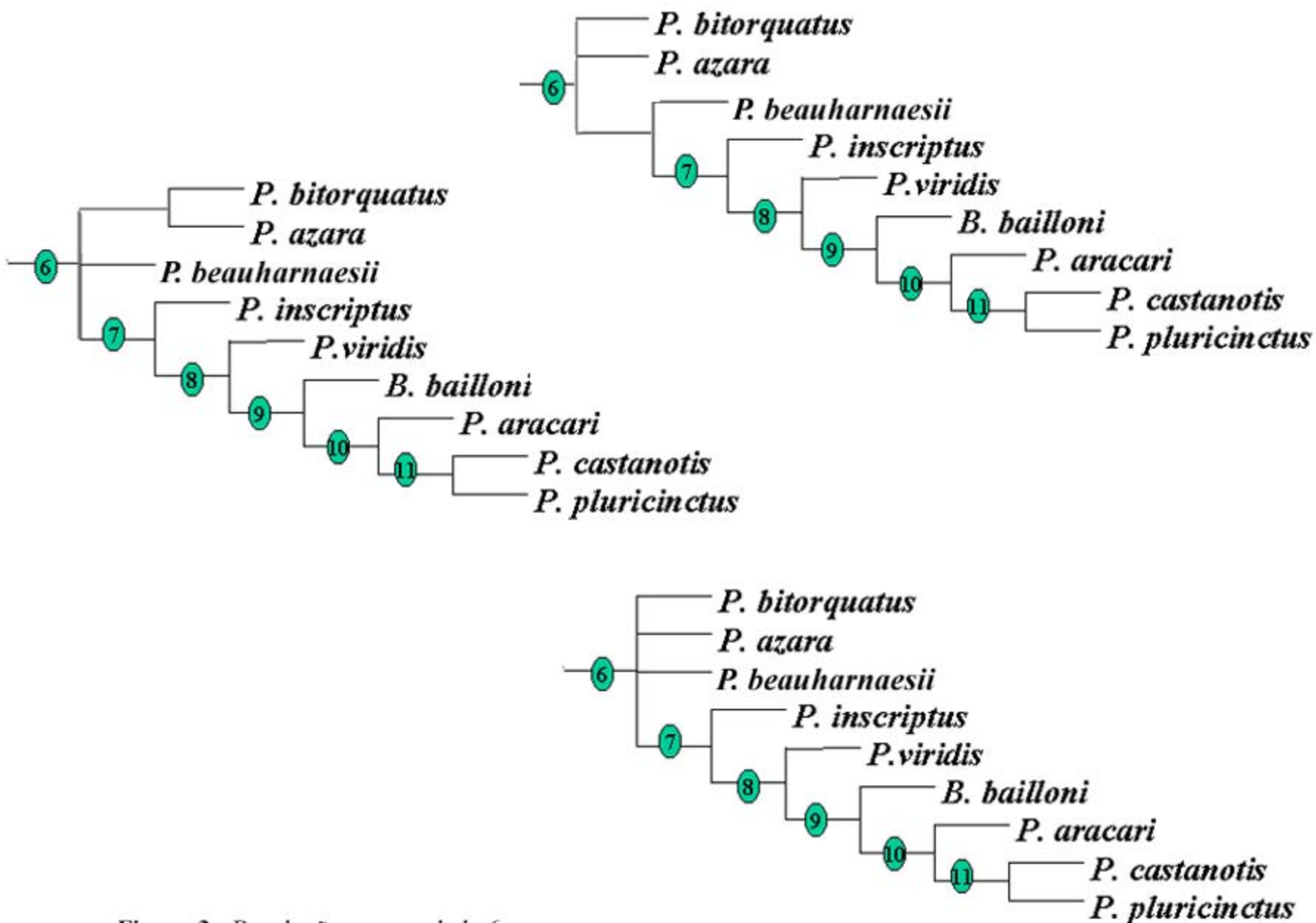


Figura 3:- Resoluções para o clado 6.

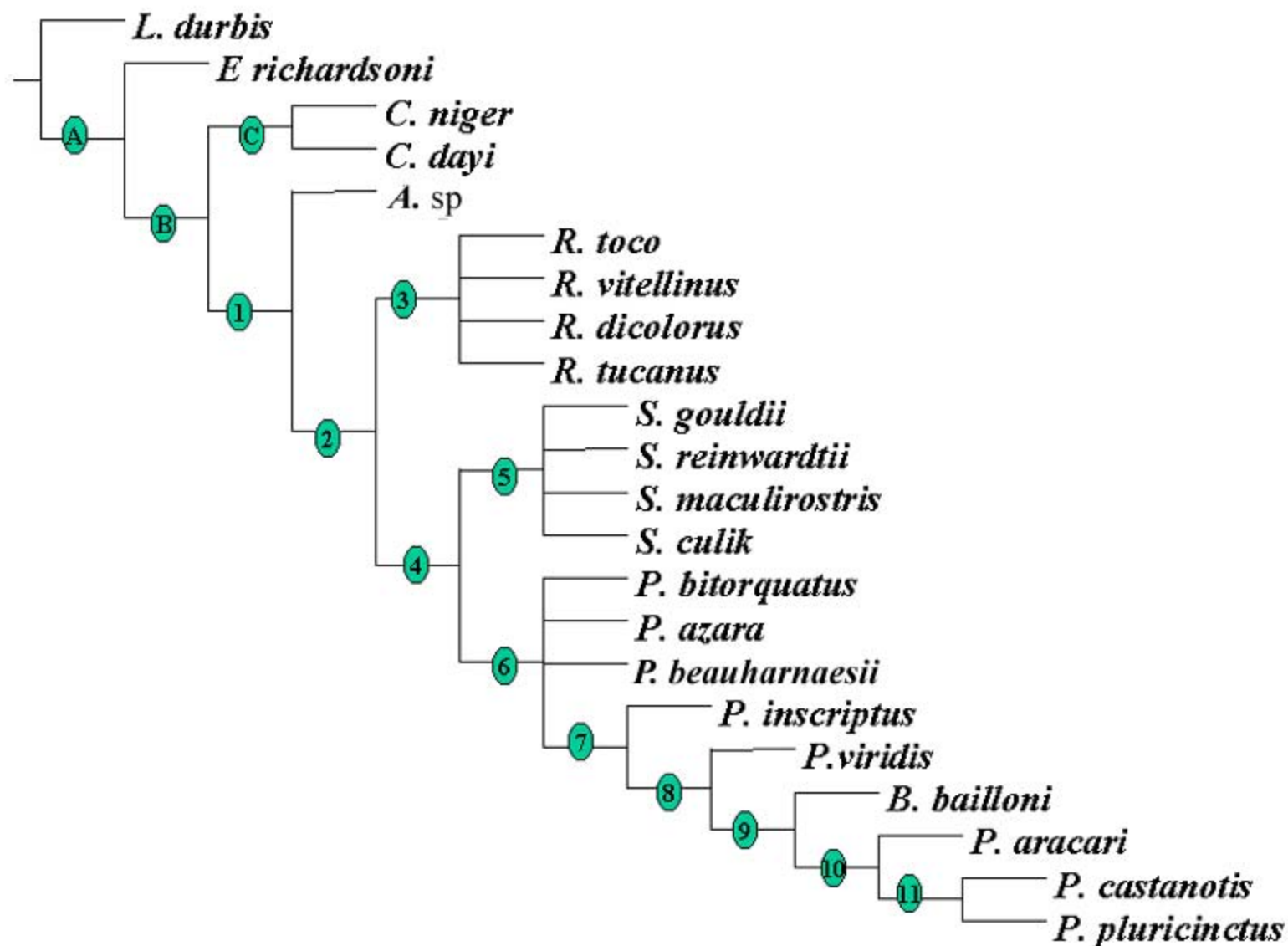


Figura 4- Representação da topologia obtida na árvore de consenso, com a numeração dos clados utilizados no tópico “Análise filogenética dos caracteres siringeais”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVARENGA, H. 2004. *Tucanos das Américas*. Rio de Janeiro. M. Pontual. 120 p.
- AMES, P. L. 1971. The morphology of the syrinx in the passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull.*, New Haven, v. 37, p. 1-194.
- AMORIN, D. S. 1997. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia. 276 p.
- BALLMANN, P. 1983. A new species of fossil barbet (aves: piciformes) from the late Miocene of the Nördlinger Ries (southern Germany). *J. Vert. Paleontology* 3: p. 43-48.
- BEDDARD F. E. 1898. *Structure and classification of birds*. London, Longsman, Green and Co. 548 p.
- BARKER, F. K.; LANYON, S. M. 2000. The impact of parcimony weighting schemes on inferred relationships among toucans and Neotropical barbets (Aves: Piciformes). *Mol. Phyl. Evol.*, v. 15, n. 2, p. 215-234.
- BOCK, W. J.; SHEAR, C. R. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscle. *Anat. Anz.*, Berlin, v. 130, p. 222-227.
- BURTON, P. J. K. 1984. Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, London. 113 p.
- BRODKORB, W. J. 1971. Catalogue of fossil birds – Part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.*, Gainesville, v. 15, n.4, p. 163-266.

- BRITO, G. R. R.; HÖFLING, E. 2001. Estudo anatômico da siringe de *Glaucidium brasilianum*, *Glaucidium minutissimum* e *Aegolius harisii* (Aves, Strigiformes). In: 9º Simpósio de Iniciação Científica da USP. Ribeirão Preto, 2001.
- CANNEL, P. F. 1988. Techniques for study of avian syrinx. *Wilson Bull.*, Oberlin, v. 100, p. 289-293.
- CARPENTER, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4, p. 291-296.
- CASSIN, J. 1867. A study of the Ramphastidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, Philadelphia, v. 19, p. 100-124.
- CRACRAFT, J. 1981. Toward a phylogenetic classification in the recent birds of the world. *Auk*, Washington, v. 98, n. 4, p. 681-714.
- CRACRAFT, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation. *Auk*, Washington, v. 98, n. 4, p. 681-714.
- CRACRAFT, J. 1988. The major clades of birds. In: BENTON, M. J. ed. *The phylogeny and classification of the tetrapodes*. London, Clarendon Press. v. 1.
- CRACRAFT, J.; PRUM, R. 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, Boulder, v. 43, n. 3, p. 603-620.
- CUNHA, F. L. S.; GUIMARÃES, M. L. 1981. A fauna sub-recente de vertebrados do “Grande Abrigo da Lapa Vermelha Imperaire (P. L.)”. *Ver. Mus. Paul.*, nov. Sér., São Paulo, v. 28, p. 235-272.
- EBERHARD, J. R.; BIRMINGHAM, E. 2005. Phylogeny and comparative biogeography of *Pionopsitta* parrots and *Pteroglossus* toucans. *Mol. Phylog. Evol.*, v. 36, p. 288-304.

- ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. New York, Columbia University Press. 394 p.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.*, v.18, n. 4, p. 374-385.
- FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.*, v. 19, p. 83-92.
- FARRIS, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Syst. Zool.*, v. 31, p. 328-334.
- GABAN-LIMA, R. 2001. *Anatomia comparada da siringe de alguns representantes da tribo Arini (Aves, Psittacidae)*. São Paulo. 137 p. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- GABAN-LIMA, R. 2007. *Análise filogenética de Psittaciformes (Aves) com base em caracteres morfológicos siringeais e osteológicos*. São Paulo. 203 p. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- GABAN-LIMA, R.; HÖFLING, E. 2006. Comparative anatomy of the syrinx in the tribe Arini (Aves: Psittacidae). *Braz. J. morphol. Sci.* v. 23, n. 3-4, p. 501-512.
- GARROD, A. H. 1878. Notes on the anatomy of *Indicator major*. *Proc. Zoo. Soc. Lond.*, London, p. 930-935.
- GAUNT, A. S.; GAUNT, S. L. L. 1985. Syringeal structure and avian phonation. In: JOHNSTON, R. F. ed. *Current Ornithology*. New York, Plenum Press, v. 2, p. 213-245
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. 2003 *T.N.T – Tree analysis using new technology*. Programa e documentação disponível em www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- GONZAGA, L. A. P. 2001. *Análise filogenética do gênero **Formicivora**, Swainson, 1825 (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) baseada em caracteres morfológicos e vocais*, 215 p. Tese (Doutorado), Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

- GOULD, J. 1992. *A monograph of the Ramphastidae or family of toucans*. Belém, JARI Companhia Florestal Monte Dourado. 160 p. Fax-simile da 2. ed., 1854, publ. em Londres pelo autor.
- GRIFFITHS, C. S. 1994a. Syringeal morphology and the phylogeny of the Falconidae. *Condor*, Los Angeles, v. 96, p. 127-140.
- GRIFFITHS, C. S. 1994b. Monophyly of the Falconiformes based on syringeal morphology. *Auk*, Washington, v. 111, n. 4, p. 787-805.
- HACKETT, S. J.; LEHN, C. A. 1997. Lack of genetic divergence in a genus (*Pteroglossus*) of Neotropical birds: the connection between life-history characteristics and levels of genetic divergence. *Remsen*, p. 267-279.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, n. 165, p. 131-137.
- HAFFER, J. 1974. *Avian speciation in tropical South America*. Cambridge, Nuttall Ornithological Club. 390p. (Publication, n. 14).
- HENNIG, W. 1950. *Grünzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutsche Zentralverlag. 370 p.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, University of Illinois Press. 263 p.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Buenos Aires, Editorial Universitária de Buenos Aires. 353 p.
- HÖFLING, E. 1991. Étude comparative du crâne chez des Ramphastidae (Aves, Piciformes). *Bonn. Zool. Beitr.*, Bonn, v.42, n° 1, p. 55-65.
- HÖFLING, E. 1995. *Anatomia do crânio e da cintura escapular dos Ramphastidae (Aves: Piciformes) e de alguns grupos próximos com possíveis implicações sistemáticas*. São Paulo, 185 p. Tese (Livre-Docência), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

- HÖFLING, E. 1998. Comparative cranial anatomy of Ramphastidae and Capitonidae. *Ostrich* n° 69, p. 389- 398.
- HÖFLING, E.; ALVARENGA, H. M. F. 2001. Osteology of the shoulder girdle in Piciformes, Passeriformes and related groups of birds. *Zoologischer Anzeiger*, Jena, v. 240, n. 2, p. 196-208.
- JOHANSSON, U. S.; ERICSSON, P. G. P. (2003): Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes *sensu* Wetmore, 1960). *J. Avian Biol.* v. 34. 185-197.
- JOHANSSON, U. S.; PARSONS, T. J.; IRESTEDT, M.; ERICSSON, P. G. P. (2001): Clades within “higher land birds”, evaluated by nuclear DNA sequences. *J. Zool. Syst. Evol. Research.* v. 39, p. 37-51.
- KIMURA, R. K.; PEREIRA, S. L.; GRAU, E.T.; HÖFLING, E.; WAJNTAL, A. 2004. Genetic distances and phylogenetic analysis suggest that *Baillonius* Cassin, 1867 is a *Pteroglossus* Illiger, 1811 (Piciformes: Ramphastidae). *Ornitología Neotropical*, Montreal, v 15, p. 527-537.
- KING, A. S. 1989. Functional anatomy of the syrinx. *In*: KING, A. S.; McLELLAND, J. eds. *Form and function in birds*. London, Academic Press, v. 4, p. 105-192.
- KING, A. S. 1993. Apparatus Respiratorius. *In*: BAUMEL, J. J.; KING, A. S.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E.; BERGE, J. C. V. eds. *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2. ed. Cambridge, Nuttall Ornithological Society, p. 257-299.
- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, D. M. 1998. *Cladistics – The theory and practice of parcimony analysis*. Oxford, Oxford University Press. 228 p.

- KLUGE, A. G.; FARRIS, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.*, n. 18, p. 1-32.
- LANYON, S. C.; ZINK, R. M. 1987. Genetic variation in piciform birds: monophyly using mitochondrial - DNA sequence data. *Auk*, Washington, v. 104, n. 4, p. 724-732.
- LANYON, S. C.; HALL, J. G. 1994. Reexamination of barbet monophyly using mitochondrial - DNA sequence data. *Auk*, Washigton, v. 11, n. 2, p. 389-397.
- LANYON, W. E. 1984 A phylogeny of the kingbirds and their allies. *Am. Mus. Novitates*, 28 p.
- LANYON, W. E. 1985. A phylogeny of the myiarchine flycatchers. In BUCKLEY, M. S.; FOSTER, M. S.; MORTON, E. S.; RIDGLEY, R. S.; BUCKLEY, F. G. eds, Neotropical ornithology. Ornithol. Monogr. n° 36, p. 361-380.
- LANYON, W. E. 1988. A phylogeny of the thirty-two genera in the *Elaenia* assemblage of tyrant flycatchers. *Am. Mus. Novit.*, New York, n. 2914, p. 1-41.
- MAYR, E.; AMADON, D. 1951. A classification of recent birds. *Am. Mus. Novit.*, New York, n. 1494, p. 1-42.
- MEYER de SCHAUENSEE, R. M. 1982. *A guide to the birds of South America*. [s.I.], Intercollegiate Press. 498 p.
- MONROE Jr., B. L.; SIBLEY, C. G. 1993. *A world checklist of the birds*. New Haven, Yale University Press. 393 p.
- MORONY, Jr., J. J.; BOCK, W. J.; FARRAND Jr., J. 1975. *Reference list of the birds of the world*. New York, American Museum of Natural History. Department of Ornithology. 207 p.
- MOYLE, R. G., 2003. Phylogenetics of barbets (Aves: Piciformes) based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.*, v. 30, p. 187-200.

- NAHUM, L. A. 1998. *Evolução molecular e filogenia intergenérica dos Ramphastinae (Aves: Piciformes) baseadas em seqüências do citocromo b*. São Paulo. 124 p. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- NAHUM, L. A., PEREIRA, S. L.; FERNANDES, F. M. C.; MATIOLI, S. R.; WAJNTAL, A. 2003. Diversification of Ramphastinae (Aves, Ramphastidae) prior to the Cretaceous/Tertiary boundary as shown by molecular clock of mtDNA sequences. *Genet. Mol. Biol.*, v. 26, p. 411-418.
- NELSON, G. J.; PLATINICK, N. I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press. 597 p.
- NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, v. 9, p. 413-426.
- OLSON, S.L. 1982. A critique of Cracraft's classification of birds. *Auk*, Washington, v. 99, n. 4, p. 723-739.
- OLSON, S. L. 1983. Evidence for polyphyletic origin of the Piciformes (Aves). *Auk*, Washington, v. 100, n. 1, p. 126-133.
- OLSON, S. 1985. The fossil record of birds. In: FARMER, D. S.; KING, J. R.; PARKES, K. S. eds. *Avian biology*. London, Academy Press. v. 8, p. 79-238.
- OWEN, R. 1854. Observations on the anatomy of the toucan. In GOULD, J. A *monograph of the Ramphastidae or family of toucans*. 2a. ed. p. 155-160. (Fax Simile, 1992, Belém, JARI Companhia Florestal Monte Dourado).
- PAGE, R. D.M. 1998. Nexus Data Editor, v. 0.5.0: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/html>
- PATANÉ, J. S. L. 2007. Filogenia Molecular e Biogeografia das espécies e subespécies do gênero Ramphastos (Piciformes: Ramphastidae). São Paulo. 124 p. Tese (Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

- PETERS, J. L. 1948. *Check-list of the birds of the world*. Cambridge, Harvard University Press. v. 6.
- de PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, v. 7, p. 367-394.
- PINTO, O. M. O. 1978. *Novo catálogo das aves do Brasil*. São Paulo, [s. n.]. p 1.
- PIRES, T. C.; HÖFLING, E. 2002. Estudo anatômico da siringe de Cerylinae neotropicais (Aves: Coraciiformes). *In*: 10° Simpósio de Iniciação Científica da USP. Ribeirão Preto, 2002.
- PIRES, T. C.; HÖFLING, E. 2003. Estudo anatômico da siringe de Ramphastidae (Aves: Piciformes). *In*: 11° Simpósio de Iniciação Científica da USP. Ribeirão Preto, 2003.
- PIRES, T. C.; HÖFLING, E. 2003. Estudo anatômico da siringe de Ramphastidae e Capitonidae neotropicais (Aves: Piciformes). *In*: 12° Simpósio de Iniciação Científica da USP. Ribeirão Preto, 2004.
- PRUM, R. O. 1988. Phylogenetic interrelationships of the barbets (Aves: Capitonidae) and toucans (Aves: Ramphastidae) based on morphology with comparisons to DNA-DNA hybridization. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, v. 92, p. 313-343.
- PRUM, R. O. 1990. A test of the monophyly of the manakins (Pipridae) and of the cotingas (Cotingidae) based on morphology. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, Michigan, v. 723, p. 1-11.
- PRUM, R. O. 1992. Siringeal morphology, phylogeny, and evolution of Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Am. Mus. Novit.*, New York, n. 3043, p. 1-65.
- RAIKOW, R. J.; CRACRAFT, J. 1983. Monophyly of the Piciformes: a reply to Olson. *Auk*, Washington, v.100, p. 134-138.

- RAPOSO, M. A.; HÖFLING, E.; GABAN-LIMA, R.; STOPIGLIA, R.; FORMOZO, P. 2006. Anatomia da siringe dos Dendrocolaptidae (Aves, Passeriformes). *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro. v. 64, n. 2, p 181-191.
- RIDGWAY, R. 1914. The birds of North and Middle America. *Bull. U. S. Nat. Hist. Mus.*, Washington, v. 50, n. 6.
- RIPLEY, D. S. 1945. The barbets. *Auk*, Washington, v. 62, p. 543-563.
- SCLATER, P. L. 1891. Ramphastidae. In: SCLATER, P. L.; SCHELLEY, G. E. eds. p. 124-162. *Catalogue of the Picariae in the collection of the British Museum*. London, British Museum Natural History.
- SHORT L.L. 1985. Neotropical - Afrotropical barbet and woodpecker radiations: a comparison. In: BUCKLEY, P. A. *et al.* eds. *Neotropical ornithology*. p. 559-574. Washington, American Ornithologists' Union.
- SHORT, L. L.; HORNE, J. F. M. 2001. *Toucans, Barbets and Honeyguides*. Coleção Birds Families of the World. Oxford University Press, New York.
- SHORT, L. L.; HORNE, J. F. M. 2002. Family Ramphastidae (Toucans). In: del HOYO, J.; ELLIOT, A.; SARGATAL, J. eds. p. 220-273. *Handbook of the birds of the world*. Barcelona, Lynx Edicions. v. 7.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. 1972. A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, New Haven, v. 39, p. 1-276.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. 1986. Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's. *Sci. Am.*, New York, v. 254, p. 82-92.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. New Haven, Yale Univ. Press, 976 p.

- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E.; MONROE Jr., B. L. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, Washington, v. 105, n. 3, p. 409-423.
- SIBLEY, C. G.; MONROE Jr., B. L. 1990. *Distribution and taxonomy of the birds of the world*. New Haven, Yale Univ. Press, 1111 p.
- SICK, H. 1997. *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro, Ed. Nova Fronteira. 862 p.
- SIMPSON, S. F.; CRACRAFT, J. 1981. The phylogenetic relationships of the Piciformes (Aves). *Auk*, Washington, v. 98, n. 3, p. 481-494.
- SLOWINSKI, J. B. 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. *Systematic Biology*, v. 42, p. 155-165.
- SONG, J.; PARENTI, L. R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage, and nerves. *Copeia*, Washington, v. 1, p. 114-118.
- SPRINGER, V. G.; JOHNSON, G. D. 2000. Use and advantages of ethanol solution of Alizarin Red S dye for staining bone in fishes. *Copeia* n1, p. 300-301.
- STRESEMANN, E. 1934. Sauropsida: Aves. In: KRUMBACH, T. ed., *Handbuch der Zoologie*. Berlin, Walter de Gruyter, v.7, p.2.
- SWIERCZEWSKY, E. V.; RAIKOW, R. J. 1981. Hindlimb morphology, phylogeny and classification of the Piciformes. *Auk*, Washington, v. 98, n. 3, p. 466-480.
- SWOFFORD, D. L. 2001. Paup*. Phylogenetic analysis using parcimony (* and other methods). v. 4.0b. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- TAYLOR, R.; VAN DYKE, C. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* v. 9, p. 107 –119.
- THOMSON, A. L. ed. 1964. *A new dictionary of birds*. New York, McGraw-Hill. 928 p.

- VAN TYNE, J. 1955. Evolution in the toucan genus *Ramphastos*. International Ornithological Congress, 11., Basel. Proceedings, p. 362-368.
- VAN TYNE, J.; BERGER, A. J. 1976. *Fundamentals of ornithology*. 2. ed., New York, J. Wiley. 624 p.
- WAJNTAL, A.; KIMURA, R. K.; PEREIRA, S. L.; HÖFLING, E. 2002. Preliminary phylogenetic analysis suggests that *Bailloni* *bailloni* is a member of the genus *Pteroglossus* (Ramphastidae). 23rd. International Ornithological Congress, Beijing, Abstract: 336.
- WECKSTEIN, J. D. 2005. Molecular phylogenetics of the *Ramphastos* toucans – implications for the evolution of morphology, vocalizations and colorations. *Auk* v. 122, n. 4, p. 1191 –1209.
- WETMORE, A. 1951. A revised classification for the birds of the world. *Smithson. Misc. Collect.*, Washington, v. 117, p. 1-22.
- WETMORE, A. 1960. A classification for the birds of the world. *Smithson. Misc. Collect.*, Washington, v. 139, n. 2, p. 1-37.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: teory and practice of phylogenetic sistematics*. New York: John Wiley & Sons, 349 p.
- WINGE, O. 1887. Flugel fra knoglehuler i Brasilien. E. Museo Lundii. 54 p.
- WINKINSON, M. 1992. Ordered versus unordered. *Cladistics*, v. 8, p. 375-385.
- YEATES, D. 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics*, v. 8, p. 387-389.

Anexo I - Matriz de caracteres

Taxa	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	
<i>L. durbis</i>	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
<i>E richardsoni</i>	1	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	-	1	0	0	0	1
<i>C. niger</i>	1	1	1	0	2	0	0	1	0	1	?	0	0	0	-	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	0	0	0	1
<i>C. dayi</i>	1	1	1	0	2/3	2	0	2	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0	1	-	1	0	0	0	1
<i>A. sp</i>	1	1	1	0	1	1	1	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>R. toco</i>	1	1	1	1	2/3	2	0	2	0	2	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	-	1	1	1	1	2
<i>R. vitellinus</i>	1	1	1	1	2/3/4	2	0	2	0	2	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	-	1	1	1	1	2
<i>R. dicolorus</i>	1	1	1	1	2/3	2	0	2	0	2	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	-	1	1	1	1	2
<i>R. tucanus</i>	1	1	1	1	1/2	2	0	2	0	2	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	-	1	1	1	1	2
<i>S. gouldii</i>	1	1	1	2	2/3	1	1	2	1	-	0	0/1	0/1	2	1		1	1/2	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2
<i>S. reinwardtii</i>	1	1	1	2	2/3	1	1	2	1	-	0	0	1	2	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2
<i>S. maculirostris</i>	1	1	1	2	4	1	1	2	1	-	0	0/1	0/1	2	1	0/1	1	1/2	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2
<i>S. culik</i>	1	1	1	2	3	1	1	2	1	-	0	0	1	2	1	0	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2
<i>P. bitorquatus</i>	1	1	1	-	2/3/4	1	1	2	1	-	1	0/1	1	2	1	1	-	2	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>P. azara</i>	1	1	1	-	3	1	1	2	1	-	1	1	1	2	1	1	-	2	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>P. beauharnaesii</i>	1	1	1	-	3/4	1	1	2	1	-	1	1	1	2	1	1	-	2	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>P. inscriptus</i>	1	1	1	-	2/3/4	1	1	2	1	-	1	1	2/3	2	1	1	-	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2
<i>P. viridis</i>	1	1	1	-	3	1	1	2	1	-	1	1	2	2	1	1	-	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>B. bailloni</i>	1	1	1	-	3/4	1	0/1	2	0/1	2	1	1	3	2	1	1	-	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. aracari</i>	1	1	1	-	2/3	1	1	2	0/1	2	0/1	1	2/3	2	1	1	-	2	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. castanotis</i>	1	1	1	-	3	1	1	2	1	-	1	1	3	2	1	1	-	2	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. pluricinctus</i>	1	1	1	-	3	1	1	2	0/1	2	1	1	2	2	1	1	-	2	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1

Anexo I - Matriz de caracteres (continuação)

Taxa	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
<i>L. durbis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-
<i>E richardsoni</i>	0	0	0	0	2	1	-	2	0	0	-	0	0	0	0	0	0	-
<i>C. niger</i>	1	1	0	0	0	1	-	1	1	0	-	1	1	0	0	1	0	-
<i>C. dayi</i>	1	1	0	0	0	1	-	1	1	0	-	1	1	0	0	1	0	-
<i>A. sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	1	1	0	0	1	1	0
<i>R. toco</i>	1	2	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	3	1	1	0	1	1
<i>R. vitellinus</i>	1	2	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	3	0/1	1	0	1	0
<i>R. dicolorus</i>	1	2	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	3	1	1	0	1	0
<i>R. tucanus</i>	1	2	0	0	1	0	1	2	1	1	0	2	3	0/1	1	0	1	0
<i>S. gouldii</i>	1	3	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	2
<i>S. reinwardtii</i>	1	3	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	2
<i>S. maculirostris</i>	1	3	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	2	0/1	0	1	1	2
<i>S. culik</i>	1	3	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	2
<i>P. bitorquatus</i>	1	2	1	0/2	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0/1	0	1	1	2
<i>P. azara</i>	1	2	1	2	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1/2
<i>P. beauharnaesii</i>	1	2	1	2	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0
<i>P. inscriptus</i>	1	2	1	0/2	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0/1	0	1	1	0
<i>P. viridis</i>	1	2	1	2	1	1	-	2	1	1	1	1	2	0	0	1	1	0
<i>B. bailloni</i>	0	0	0	0	1	1	-	2	1	1	1	1	2	?	?	1	1	0
<i>P. aracari</i>	0	0	0	0	1	1	-	2	1	1	0	1	2	0/1	0	1	1	0
<i>P. castanotis</i>	0	0	0	0	1	1	-	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	1
<i>P. pluricinctus</i>	0	0	0	0	1	1	-	2	1	1	0	1	2	0	0	1	1	0

Anexo II – Relação de espécimes

RAMPHASTIDAE

Ramphastos toco (12 espécimes): AZUSP 1104, AZUSP 693, AZUSP 737, AZUSP738, AZUSP739, AZUSP 741, AZUSP 742, AZUSP 04, AZUSP 1102, AZUSP s/n, AZUSP s/n, MNRJA 1410;

R. vitellinus (15 espécimes): AZUSP 696, AZUSP 697, AZUSP 713, AZUSP 714, AZUSP 736, MPEGA 3814, MPEGA 6013, MPEGA 7231, MPEGA 3828, MPEGA 6009, MNRJA 709, MNJRA 947, AZUSP 698, AZUSP 699, AZUSP 700;

R. dicolorus (5 espécimes): AZUSP 705, AZUSP 710, AZUSP 711, AZUSP 712, MZUSP s/n;

R. tucanus (11 espécimes): AZUSP 701, AZUSP 703, AZUSP 704, MZUSP s/n, MPEGA 6941, MPEGA 7809, MPEGA 5737, MPEGA 6800, MPEGA 6608, MPEGA 7273, MNRJA 1424;

Pteroglossus beauharnaesii (3 espécimes): AZUSP 643, AZUSP 644, MPEGA 8327;

Pteroglossus bitorquatus (14 espécimes): AZUSP 635, AZUSP 636, AZUSP 637, AZUSP 638, AZUSP 639, AZUSP 640, AZUSP 641, MZUSP s/n, MPEGA 3903, MPEGA 6610, MPEGA 6611, MPEGA 3814, MPEGA 7233, MPEGA 7806;

Pteroglossus inscriptus (10 espécimes): AZUSP 632, AZUSP 633, AZUSP 634, MZUSP TX050367, MZUSP TX050368, MPEGA 6580, MPEGA 5425, MNRJA 903, MNRJA 1157, MNRJA 715;

Pteroglossus aracari (9 espécimes): MPEGA 7748, MPEGA 7749, MPEGA 7701, MPEGA 4445, MPEGA 6919, MPEGA 4005, MPEGA s/n (LZUFPI), MZUSP s/n, MZUSP s/n;

Pteroglossus castanotis (2 espécimes): MPEGA 7232, MNRJA 1169;

Pteroglossus flavirostris (2 espécimes): MZUSP 76589, MZUSP 76590, MZUSP s/n;

Pteroglossus viridis (1 espécime): Phelps s/n;

Pteroglossus pluricinctus (2 espécimes): MHNLS 12603; MHNLS 12604;

Bailloniuss bailloni (3 espécimes): AZUSP 630, AZUSP 631, AZUSP 694;

Selenidera gouldii (8 espécimes): AZUSP 646, AZUSP 647, AZUSP 648, MPEGA 7807, MPEGA 7808, MPEGA 4627, MZUSP s/n, MZUSP s/n;

Selenidera reinwardtii (3 espécimes): MPEG A 57015, MPEG A 57016, MPEG A 57017;

Selenidera maculirostris (5 espécimes): MPEG A 4875, MPEG A 6445, MPEG A 4876, MNRJA 2669, AZUSP s/n;

Selenidera culik (1 espécime): MPEG A 8075;

Aulacorhynchus sp., provavelmente *A. prasinus* (1 espécime): carcaça MNRJA 1546, provável pertencente a pele MNRJ 29787;

CAPITONIDAE

Libius dubius (1 espécime): MHNT 4835;

Capito dayi (3 espécimes): AZUSP 438, AZUSP 695, MPEG A 5522;

Capito niger (2 espécimes): MPEG A 8075, MPEG A 8348; MPEG A 57007, MPEG A 57008;

Eubucco richardsoni (1 espécime): MPEG A 57009.