PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL FACULDADE DE BIOCIÊNCIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ANÁLISE FILOGENÉTICA DA FAMÍLIA RHINOCRYPTIDAE (AVES: PASSERIFORMES) COM BASE EM CARACTERES MORFOLÓGICOS

Giovanni Nachtigall Maurício Orientador: Dr. Roberto E. Reis

TESE DE DOUTORADO PORTO ALEGRE - RS - BRASIL 2010

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Sistemática e distribuição dos Rhinocryptidae	1
2 MATERIAL E METODOS	
2.1 Terminologia	/ I
2.2 Escona dos terminais	18
2.2.2 Grupo externo	
2.3 Escolha dos caracteres	21
2.4 Preparação e exame do material	
2.4.1 Determinação dos espécimes	
2.4.2 Preparo e exame do esqueleto	
2.4.3 Preparo e exame da siringe	
2.5 Analise mogenetica	24
2.6.1 Grupo interno	28
2.6.2 Grupo externo	
3 RESULTADOS	33
3.1 Análise de caracteres	
3.1.1 Caracteres osteológicos	
3.1.2 Caracteres siringeais	
3.2 Considerações sobre alguns caracteres	
3.3 Análise filogenética	
3.3.1 Dados mortologicos	
5.5.2 Evidencia total – dados monológicos e moleculares combinados	108
4 DISCUSSAO	110
4.1 Monoffletismo de Kninocryptidae	110
4.2 Relações mais inclusivas na infraordem Eurnariides	111
4.5 Relações mais metusivas na infraordem r umarides	113
4.5 Implicações taxonômicas	115
REFERÊNCIAS	119
APÊNDICE	128

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, é necessário dizer que o presente trabalho é o resultado de esforços coletivos. Sem o empenho e o apoio de amigos como Juan Ignacio Areta (Nacho), Marcos Ricardo Bornschein, Márcio Repenning e Carlos Antonio Rodríguez quase nada poderia ter sido feito sobre o que se discorre aqui. Não há palavras para descrever a gratidão que tenho para com eles.

Gratidão ilimitada tenho para com a minha família, nas pessoas da minha mulher Aline Montagna da Silveira, meus pais José Luiz Braga Maurício e Seli Nachtigall Maurício, irmã Rita de Cássia Nachtigall Maurício, tias Maria Elisabete Braga Maurício, Clarisse Braga Maurício e Vera Regina Braga Maurício, minha sogra Dona Marília Montagna da Silveira e meu sogro Sr. Paulo Gilberto da Silveira, pela constante atenção em todas as etapas que se sucederam ao longo do trabalho. Aos queridos Augusto M. da Silveira e Eduardo M. da Silveira pela ajuda em vários momentos.

Profunda gratidão tenho para com vários amigos que fiz na Argentina, em especial Adriana Centeno e família, que nos abrigaram (a seu filho Nacho Areta, a mim e Márcio Repenning) em seu lar na Patagônia neuquina; a Carlos Darrieu, do Museo de La Plata / Universidad de La Plata, pelo desprendimento demonstrado, e a Luiz Pagano e "Lalo", da mesma instituição, pelo empréstimo de material. Ingrid Holzman nos deu apoio fundamental em La Plata. Maurício Failla (província de Rio Negro) e Romina Scandalo (Buenos Aires) proporcionaram toda a informação e documentação necessárias para o trabalho na Argentina. Agradeço à famíla Kovacs, nas pessoas de Carlos, Ors e Carlos Mariano Kovacs, que proporcionaram uma excelente estada em El Bolsón, província de Rio Negro.

Agradeço com profundo respeito à Carla S. Fontana, brava guerreira que, com seus esforços e ajuda de colaboradores, construiu a coleção científica de aves do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, da qual é curadora. O apoio e a base logística proporcionados pela Carla foram um dos pilares fundamentais para concretizar esse trabalho, e tem sido importantes para o desenvolvimento de vários outros trabalhos em ornitologia. A meus queridos amigos do laboratório de Ornitologia, além da Carla, Mariana Gonçalves, Helena Mata, Cristiano E. Rovedder, de novo o Márcio Repenning, Ismael Franz, Úrsula Rasquim e Cybele Marques, devo um abraço pela constante atenção, amizade e ajuda em diversos aspectos.

Gratidão imensa tenho para com Helena Mata, que conduziu com grande dedicação um belo estudo sobre a sistemática molecular dos tapaculos brasileiros, e sempre me encorajou a ir adiante, compartilhando suas idéias sobre a evolução dessas aves, sempre com muito entusiasmo.

Agradeço de coração ao meu orientador, Roberto E. Reis, pela constante atenção, orientação e coragem por ter me aceito como seu orientado, num momento em que eu não tinha a menor segurança sobre a viabilidade desse trabalho.

Agradeço a Carlos A. Lucena e Margatere Lucena, do Laboratório de Ictiologia do MCT, além do Roberto, pelo apoio material indispensável, além da agradável companhia. Aos colegas do mesmo laboratório, Edson Pereira, Fernando Jerep, Viviane Santana, Mariangeles Arce, Bárbara Calegari e Hector Alcaraz, pela disposição constante em ajudar. Agradeço imensamente a Christian Cramer pelo desprendimento e atenção ao ajudar com algumas análises e debater temas relacionados à sistemática.

A confiança depositada por Elisa A. Bonaccorso, do Museo de Zoologia da Pontificia Universidad Católica del Ecuador, em meu trabalho, mesmo conhecendo-me minimamente (apenas por troca de mensagens), foi altamente gratificante. Os agradecimentos são extensivos a outros amigos do Equador que ajudaram em diferentes aspectos: Juan Manuel Guayasamin, Alberto Quintana e, novamente, a Carlos A. Rodríguez e seus familiares.

Agradeço imensamente a Carla S. Pavanelli, Norma Hahn, Luciano Wolf e Cláudio Zawadski, do Nucleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultua, Universidade Estadual de Maringá (Nupélia / UEM) por oferecer apoio logístico fundamental em sua instituição num período crítico da tese. Na mesma instituição, agradeço enfaticamente à Vivian Nunes, que organizou grande parte do conjunto de dados genéticos incluído aqui.

Agradecimentos especiais dirijo a James Van Remsen Jr., do Museum of Natural Science, Louisiana State University, por apoiar o trabalho com o empréstimo de espécimes de grande valor, os quais, via de regra, não podem ser enviados para países fora da América do Norte; esses agradecimentos são extensivos a Santiago Claramunt, e Steven W. Cardiff, da mesma instituição, pela atenção em fornecer numerosas informações sobre os espécimes sob empréstimo. Santiango, ainda, providenciou fotos excelentes de vários esqueletos (emprestados para esse fim pelo AMNH) e forneceu informações detalhadas sobre vários caracteres presentes nos mesmos. Mark B. Robbins e Paul Sweet, do Museum of Natural History, University of Kansas, e do American Museum of Natural History, respectivamente, foram providenciais por emprestar siringes e esqueletos, bem como por enviar fotos de vários esqueletos. Gratidão especial expresso a Bret Whitney e Vítor Q. Piacentini, que trouxeram em mãos o material emprestado por esses museus Norte-americanos, garantindo

a chegada à salvo de importante material que, de outra forma, não seria enviado ao Brasil. Agradeço a Miguel Lentino e Margarita Martínez, da Colección Ornitológica Phelps, pela oportunidade de estudar espécimes anatômicos depositados nessa coleção, assim como pela gentil acolhida; esses agradecimentos são extensivos a Yemayá Padrón e Josmar Márquez, assistentes da instituição, e a Andrés M. Cuervo, que ofereceu ajuda para obter espécimes durante seus trabalhos de campo no norte dos Andes. Agradeço a Thomas S. Schulenberg e Niels Krabbe por valiosas informações relativas à identificação de *Scytalopus* andinos.

A Luiz Antônio Pedreira Gonzaga agradeço por seu incentivo e apoio moral, além do fornecimento de literatura, em distintos momentos do presente trabalho. Agradeço enfaticamente a Luís Fábio Silveira (MZUSP) e Alexandre Aleixo (MPEG), sempre surpreendentemente prestativos e prontos para enviar por empréstimo todo o material solicitado às suas respectivas instituições. A Herculano Alvarenga (MNHT) quero expressar minha imensa gratidão pela constante disposição em receber visitas para estudar o acervo de sua instituição. A Marcelo Ferreira de Vasconcelos, velho amigo, agradeço por sua atenção e pela doação de inúmeras carcaças de espécimes por ele coletados. Agradeço a Mario Cohn-Haft, Christian Andretti e Ingrid Macedo (INPA) pelo envio de material depositado em sua instituição. A Rômulo Ribon (MZUFV) agradeço pelo empréstimo de material de grande raridade. Agradeço ao velho amigo Glayson A. Bencke, que em meio às suas inúmeras tarefas achou tempo para me ajudar na formatação de certas partes do trabalho. Aos companheiros de tantas saídas de campo, Carlos Eduardo Agne, Fábio Raposo do Amaral, Ricardo Belmonte-lopes, Carlos Gussoni, Bruno Renó, Cassiano Gatto e Léo Malagoli agradeço pela parceria e amizade. A Vinicius A. Bastazini, Jan Karel Mähler Jr. e Cibele Indrusiak agradeço pela amizade e apoio logístico constante.

Por fim, expresso meus agradecimentos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq, pela bolsa de estudos e pela taxa de bancada, fontes que custearam o presente estudo.

RESUMO

A família Rhinocryptidae (Classe Aves, Ordem Passeriformes, Subordem Tyranni, Infraordem Furnariides) compreende aves de pequeno porte exclusivamente Neotropicais. São reconhecidos 12 gêneros na família, a maioria monotípicos, a saber: Liosceles (monotípico), Psilorhamphus (monotípico), Merulaxis (duas espécies), Eleoscytalopus (duas espécies), Myornis (monotípico), Eugralla (monotípico), Scytalopus (38 espécies), Pteroptochos (três espécies), Scelorchilus (duas espécies), Acropternis (monotípico), Rhinocrypta (monotípico) e Teledromas (monotípico). Segundo uma recente análise filogenética de toda a infraordem Furnariides usando os genes RAG-1 e RAG-2, a família compreenderia dois clados principais, cada qual reconhecível como uma subfamília. O presente estudo teve como foco a realização de uma análise filogenética com base em caracteres morfológicos envolvendo todos os gêneros da família e o maior número possível de espécies. Para tanto, foram levantados caracteres da siringe e do esqueleto em representantes dos 12 gêneros da família, entre os quais as espécies-tipo de quatro dos cinco gêneros politípicos, bem como de 16 táxons escolhidos como grupo externo, representando cada uma das demais famílias da infraordem Furnariides. Foi gerada uma matriz com 41 táxons e 60 caracteres do esqueleto e 28 da siringe, sendo essa matriz submetida à análise de parcimônia por meio de programas computacionais de análise cladística. Dessa análise, foram obtidas 3.714 árvores maximamente parcimoniosas com 222 passos, índice de consistência de 0,50 e índice de retenção de 0,84. O monofiletismo dos Rhinocryptidae, como atualmente entendidos (i.e., com a exclusão de Melanopareia), foi recuperado e obteve alto suporte (índice de Goodman-Bremer = 8), sendo sustentado por oito sinapomorfias. A resolução interna à nível de gênero foi completa e todos os gêneros politípicos comportaram-se como monofiléticos. Por outro lado, não houve resolução alguma dentro do único gênero representado por mais de duas espécies na análise (Scytalopus) com todos os táxons compondo uma única grande politomia. A divergência mais basal dentro dos Rhinocryptidae ocorreu entre Liosceles e os demais gêneros, e a dicotomia seguinte ocorreu entre o ramo (Psilorhamphus (Merulaxis + Eleoscytalopus)) e um grupo formado pelos demais oito gêneros da família. Destes últimos, Acropternis é o táxon mais basal, seguido pelo clado Rhinocrypta + Teledromas o qual, por sua vez, é basal a um clado apical com o arranjo interno ((Pteroptochos + Scelorchilus) (Eugralla (Myornis + Scytalopus))). À título de complementaridade, foi efetuada uma análise combinada (evidência total) dos dados morfológicos do presente trabalho com os dados moleculares (RAG-1 e RAG-2) do estudo mencionado acima. Embora os Rhinocryptidae tenham permanecido monofiléticos nessa análise, internamente houve uma perda de resolução tanto em relação à hipótese morfológica acima descrita quanto em relação a hipótese molecular original, com Psilorhamphus, Liosceles e os clados Pteroptochos + Scelorchilus, Acropternis + Teledromas + Rhinocrypta, Merulaxis + Eleoscytalopus e Myornis + Eugralla + Scytalopus formando uma politomia. Esses resultados não corroboram a divisão dos Rhinocryptidae nas subfamílias Rhinocryptinae e Scytalopodinae. Uma classificação baseada nos resultados da análise morfológica é desenvolvida para a família.

ABSTRACT

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE FAMILY RHINOCRYPTIDAE (AVES: PASSERIFORMES) BASED ON MORPHOLOGICAL CHARACTERS

The family Rhinocryptidae (Class Aves, Order Passeriformes, Suborder Tyranni, Infraorder Furnariides) comprises small passerine birds which are exclusively Neotropical in distribution. Presently 12 genera are included in this group, most of which are monotypic: Liosceles (monotypic), Psilorhamphus (monotypic), Merulaxis (two included species), Eleoscytalopus (two included species), Myornis (monotypic), Eugralla (monotypic), Scytalopus (38 included species), Pteroptochos (three included species), Scelorchilus (two included species), Acropternis (monotypic), Rhinocrypta (monotypic) and Teledromas (monotypic). According to a recent phylogenetic study of the entire infraorder Furnariides using RAG-1 and RAG-2 genes, the family comprises two main clades, each being recognized as subfamilies. The study reported here focused on a phylogenetic analysis of the Rhinocryptidae on the basis of morphological characters. The entire skeleton and the syrinx of representatives of all 12 genera, among which the type-species of four out of five politypic genera, as well as 16 outgroup taxa (representing each of the remaining families of Furnariides), were examined for discrete characters. The final data matrix contained 41 taxa and 88 characters (60 osteological and 28 syringeal), and this entire dataset was analysed under the parsimony optimality criterion using computer programs of cladistic analysis. This analysis recovered 3,714 maximally parsimonious trees of 222 steps, consistency index of 0.50 and retention index of 0.84. Monophyly of the Rhinocryptidae was recovered in all trees and this hypothesis obtained high support (Goodman-Bremer support = 8). The strict consensus of the optimal trees showed a complete internal resolution at the genus level for the family, of which all politypic genera were recovered as monophyletic. On the other hand, there was no internal resolution of relationships in the genus Scytalopus. The first basal divergence within the family was between Liosceles and the remaining genera, and the next dichotomy occurred between the clade (Psilorhamphus (Merulaxis + Eleoscytalopus)) and a group composed by all other genera. Of these, Acropternis was recovered as a basal taxon, followed by the branch Rhinocrypta + Teledromas which, in turn, was basal to a clade with the topology ((*Pteroptochos + Scelorchilus*) (*Eugralla (Myornis + Scytalopus*))). For completeness, a combined (total evidence) analysis of the morphological data presented here and the RAG-1 / RAG-2 dataset from the study mentioned above was conducted. Although the monophyly of the Rhinocryptidae was recovered again, internally the strict consensus of the 198 optimal trees was largely unresolved both relative to the morphological hypothesis described above and the original molecular hypothesis: the genera Psilorhamphus, Liosceles and the clades Pteroptochos + Scelorchilus, Acropternis + Teledromas + Rhinocrypta, Merulaxis + Eleoscytalopus and Myornis + Eugralla + Scytalopus formed a polytomy. These results did not support the division of the family into the subfamilies Rhinocryptinae and Scytalopodinae. A classification based on the results of the morphological phylogeny is developed for the family.

1 INTRODUÇÃO

Embora o nível de conhecimento sobre a taxonomia das aves seja considerado satisfatório e bem superior ao da maioria dos outros grandes grupos animais, o estado do conhecimento das relações filogenéticas internas do grupo é comparativamente menor, especialmente se comparado aos demais vertebrados: "a Ornitologia, quando comparada a outras áreas da Zoologia, avançou bastante no descobrimento, na descrição e na identificação de espécies, mas ainda padece de um atraso conservador na área da sistemática, ou seja, no entendimento das relações de parentesco entre os organismos" (Gonzaga, 2002: 12). Esse atraso parece ser reflexo do retardo que caracterizou a comunidade ornitológica em substituir a clássica abordagem evolucionista em sistemática pelo método cladista, num momento em que este era adotado largamente pelos sistematas trabalhando com outros grupos de organismos (veja Cracraft 1981, 1983). Contudo, esse cenário vem mudando rapidamente, com uma verdadeira explosão de contribuições sobre sistemática filogenética de aves, destacando-se numericamente aquelas baseadas em caracteres moleculares (para uma revisão abrangente ver Livezey e Zusi, 2006). Relativamente à ordem Passeriformes destacam-se as pesquisas enfocando as relações entre os grandes grupos e, em seguida, estudos delineados para investigar as relações de grupos menos inclusivos (Ericson et al., 2002a,b, 2003; Chesser, 2004; Barker et al., 2004; Rice, 2005a,b; Irestedt et al., 2009; Moyle et al., 2009; Tello et al., 2009). Nesse contexto, a família Rhinocryptidae tem sido incluída com uma pequena representatividade em termos taxonômicos, exceto nos dois últimos anos, em que algumas contribuições incluíram a maioria dos gêneros desse grupo. A seguir, apresenta-se um sumário dos estudos envolvendo essa família de Passeriformes Neotropicais.

1.1 Sistemática e distribuição dos Rhinocryptidae

Como entidade supra-genérica, os Rhinocryptidae têm sua história taxonômica inicial enraizada em contribuições surgidas nas décadas de 1830 e 1840. Lafresnaye e d'Orbigny (1837) erigiram a família Rhinomydae, atualmente designada como Rhinocryptidae, exclusivamente para alocar os gêneros *Rhinomya* (= *Rhinocrypta*) e *Megalonyx* (= *Pteroptochos*, este então incluindo *Scelorchilus*), sendo diagnosticada, essencialmente, pela presença de um opérculo córneo cobrindo as narinas. Pouco antes, porém, em parte com base nesse mesmo caráter, Ménétriés (1835) já havia reconhecido o estreito parentesco entre o que hoje são quatro gêneros alocados na família – *Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla* e

Scytalopus - reunindo-os sob o nome Malacorhynchus, dentro da então família "Myiotherinae" (em grande parte coincidente com Formicariidae sensu lato), tendo também sugerido a proximidade entre este gênero e Pteroptochos (i.e., Pteroptochos + Scelorchilus). Quando da descrição original de Merulaxis senilis, hoje alocado no gênero monotípico Myornis, Lafresnaye (1840) baseou-se na presença daquela característica para sugerir a proximidade entre Rhinomya, Megalonyx e Malacorhynchus (sensu Ménétriés, 1835), este último considerado pelo autor como sinônimo de Merulaxis, tendo tratado todos como parte da família "Myotherinae". Um pouco mais tarde, ao descrever Merulaxis orthonyx atualmente no gênero monotípico Acropternis - Lafresnaye (1843) explicitamente tratou todos os gêneros acima mencionados dentro da subfamília Rhinomynae, incluída por ele em Formicariidae (sensu lato). Posteriormente (Lafresnaye, 1844), o autor procurou justificar o tratamento dos Rhinomydae ao nível de subfamília (subordinada aos Formicariidae) e demonstrar a coesão entre os três gêneros admitidos no grupo (*Rhinomya* [= *Rhinocrypta*], Megalonyx [i.e., Pteroptochos e Scelorchilus] e Merulaxis [i.e., Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla, Scytalopus, Myornis e Acropternis]), reafirmando suas conclusões anteriores (Lafresnaye, 1843). Portanto, uma vez que estes três gêneros correspondem ao que hoje são nove dos doze gêneros admitidos em Rhinocryptidae, independente do seu tratamento como família ou subfamília, os limites e o conceito do grupo já estavam bem estabelecidos ainda na primeira metade do século XIX.

Ressalva-se aqui que o nome Rhinomydae (ou Rhinomynae) baseia-se em *Rhinomya* Geoffroy Saint-Hilaire, 1832, o qual foi substituído por *Rhinocrypta* G. R. Gray, 1841 devido ao fato daquele encontrar-se preocupado por *Rhinomya* Robineau-Desvoidy, 1830, um gênero de Diptera (Gray, 1841; Peters, 1951; Bock, 1994). Assim, Wetmore (1926) introduziu o termo Rhinocryptidae em substituição a Rhinomydae, entendendo que o nome da família deveria basear-se no nome genérico (i.e., *Rhinocrypta*) que substituiu *Rhinomya*, o primeiro usado para compor o nome do grupo. Outros nomes já usados para designar a família, como Scytalopodidae, Megalonychidae, Pteroptochidae e Hylactidae (ver adiante), devem, segundo Bock (1994), serem suprimidos condicionalmente em favor de Rhinocryptidae.

O entendimento do grupo ganhou um novo e importante aporte com os resultados do estudo pioneiro de Johannes Müller sobre a siringe dos Passeriformes e de grupos então tidos como relacionados (mas também considerando dados osteológicos), primeiramente publicado em alemão, em 1847, e em inglês em 1878. Müller (1878 [1847]) concebeu e delimitou a divisão "Tracheophone", equivalente à atual infraordem Furnariides, com base

na conformação singular da siringe, tendo proposto o reconhecimento de três famílias nesse agrupamento, "Scytalopidae" (= Rhinocryptidae), Anabatidae (= Furnariidae sensu lato) e Myiotheridae (= Formicariidae *sensu lato*). Müller (1878 [1847]) destacou que *Scytalopus indigoticus* (= *Eleoscytalopus indigoticus*) e *Pteroptochos* (i.e., sua família "Scytalopidae", nome depois corrigido para Scytalopodidae por Sclater [1858a]) se distinguiam dos demais Tracheophone pela presença de quatro incisões na margem posterior do esterno (duas de cada lado), condição que já havia sido descrita para *Pteroptochos* (i.e., *Pteroptochos* + *Scelorchilus*) por Eyton (1841). Posteriormente, embora alguns autores não tenham distinguido o grupo taxonomicamente (e.g. Cabanis, 1847; Bonaparte, 1850), o mesmo foi amplamente reconhecido como uma entidade natural, destacando-se a argumentação de Sclater (1858b) nesse sentido, que em uma contribuição imediatamente posterior (Sclater, 1858a) defendeu seu tratamento como "uma divisão antes paralela [i.e., ao nível de família] do que subordinada à família Formicariidae".

Ainda no século XIX, representantes de outros dois gêneros foram descritos em Rhinocryptidae: Pteroptochus thoracicus, descrito no subgênero (hoje gênero) Liosceles (Sclater, 1864), e Rhinocrypta fusca (Sclater e Salvin, 1873), posteriormente considerado um gênero distinto, Teledromas. Assim, em uma revisão taxonômica da família, Sclater (1874) circunscreveu a mesma a uma composição muito similar àquela aceita atualmente, isto é, contendo os representantes de 11 dos 12 gêneros presentemente aceitos no grupo, embora tenha reconhecido apenas oito entidades ao nível de gênero (Scytalopus, Merulaxis, Rhinocrypta, Liosceles, Pteroptochus [= Scelorchilus], Hylactes [= Pteroptochos], Acropternis e Triptorhinus [= Eugralla]). Desde então – sem considerar o reconhecimento dos gêneros Myornis (Chapman, 1915) e Teledromas (Wetmore e Peters, 1922), cujas espécies-tipo já estavam alocadas entre os Rhinocryptidae desde suas descrições originais não houve adição de representantes de gêneros distintos à família ao longo de mais de meio século. A próxima ação nesse sentido foi empreendida por Wetmore (1926), que transferiu para os Rhinocryptidae o gênero Melanopareia, então considerado um Formicariidae sensu lato (listado entre os atuais Thamnophilidae), uma vez que foi verificado que este possuia um esterno com quatro incisões, condição por longo tempo considerada entre os Passeriformes exclusiva dos Rhinocryptidae (Heimerdinger e Ames, 1967; Feduccia e Olson, 1982). Posteriormente, a discussão acerca dos limites da família se concentrou no gênero Psilorhamphus. Em virtude de suas peculiaridades morfológicas externas, esse gênero foi transferido dos Formicariidae sensu lato para uma família (Sylviidae) pertencente à subordem Passeri (Peters, 1951), da qual foi transferido novamente para a subordem Tyranni por Sick (1954; *apud* Sick, 1960). Esse autor, ademais, suspeitou que *Psilorhamphus* poderia ser um Rhinocryptidae, tendo inclusive ilustrado a presença de um opérculo nasal cobrindo as narinas desse táxon. Contudo, somente após o exame da siringe e, principalmente, do esterno de *Psilorhamphus* – com quatro incisões bem marcadas – é que esse gênero foi firmemente alocado entre os Rhinocryptidae (Plótnick, 1958). Não obstante, a alocação tanto de *Psilorhamphus* quanto de *Melanopareia* na família foi considerada questionável por alguns autores, tendo sido até mesmo sugerido que suas afinidades filogenéticas poderiam ser com algum grupo que não Rhinocryptidae (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulemberg, 2003). De fato, o estudo molecular apresentado por Irestedt *et al.* (2002) identificou *Melanopareia* como uma linhagem basal na infraordem Furnariides, o que motivou a criação de uma família específica para o gênero, Melanopareiidae, resultado posteriormente corroborado por outras análises (ver adiante). Desse modo, os limites da família Rhinocryptidae passaram a englobar representantes hoje distribuídos em 12 gêneros, o mais recente (*Eleoscytalopus*) descrito somente em 2008, enquanto os demais eram reconhecidos há pelo menos 80 anos (Remsen *et al.*, 2009).

Grupo exclusivamente Neotropical, seus representantes distribuem-se desde a Costa Rica, na porção sul da América Central, até a Terra do Fogo, no extremo sul da América do Sul, sendo que o suposto registro fóssil de um *Scytalopus* para Cuba (Olson e Kurochkin, 1987) foi posteriormente atribuído a um Troglodytidae (Krabbe e Schulenberg, 2003). A maior parte das espécies habita florestas úmidas em áreas montanhosas com clima temperado e subtropical, enquanto alguns poucos representantes vivem em formações abertas e semi-abertas de zonas temperadas ou tropicais (sazonalmente secas ou áridas), ao passo que uma minoria habita florestas tropicais (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003).

A composição específica e a distribuição dos 12 gêneros que compõe a família são apresentadas a seguir (ver Figura 1).

Pteroptochos Kittlitz, 1830. Espécie-tipo: *P. megapodius* Kittlitz, 1830. Gênero distribuído ao longo do sul dos Andes, ocorrendo na Argentina e no Chile, onde ocupa formações florestais (floresta Valdiviana) e semi-florestais ("matorral") (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Três espécies são presentemente reconhecidas: *P. tarnii* (King, 1831); *P. castaneus* Philippi e Landbeck, 1864; e *P. megapodius* Kittlitz, 1830 (Chesser, 1999; Krabbe e Schulenberg, 2003; Pearman, 2000; Remsen *et al.*, 2009).

Scelorchilus Oberholser, 1923. Espécie-tipo: *S. rubecula* (Kittlitz, 1830). Gênero que ocorre apenas na Argentina e no Chile, ocupando formações florestais (floresta Valdiviana) e semi-florestais ("matorral") das encostas andinas (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Duas espécies são presentemente aceitas: *S. rubecula* (Kittlitz, 1830); e *S. albicollis* (Kittlitz, 1830) (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Rhinocrypta G. R. Gray, 1841. Espécie-tipo: *R. lanceolata* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1832). Gênero distribuído desde o sul da Bolívia até o centro-sul da Argentina; sua ocorrência é restrita às formações xerófilas semi-florestais e semi-abertas entre o sopé dos Andes e as planícies patagônicas e chaquenhas (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Teledromas Wetmore e Peters, 1922. Espécie-tipo: *T. fuscus* (Sclater e Salvin, 1873). Gênero endêmico de uma faixa semi-árida situada entre o extremo norte e o centro-sul da Argentina (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Liosceles Sclater, 1865. Espécie-tipo: *L. thoracicus* (Sclater, 1865). Gênero amazônico presente na Colômbia, Peru, Equador e no Brasil. Único representante da família na Amazônia, estando restrito à metade meridional desse bioma (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Psilorhamphus Sclater, 1855. Espécie-tipo: *P. guttatus* (Ménétriès, 1835). Gênero de ocorrência restrita à região da Mata Atlântica, ocorrendo no Brasil (entre o Espírito Santo e o Rio Grande do Sul) e no nordeste da Argentina (província de Misiones) (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009). A alocação desse gênero em Rhinocryptidae foi questionada por Ridgely e Tudor (1994).



Figura 1. América do Sul e parte da América Central ilustrando a distribuição global (cinzaescuro) dos gêneros da família Rhinocryptidae. Mapa A: *Acropternis* = 1; *Pteroptochos* = 2; *Rhinocrypta* = 3; *Psilorhamphus* = 4. Mapa B: *Myornis* = 1; *Scelorchilus* = 2; *Teledromas* = 3; *Eleoscytalopus* = 4. Mapa C: *Liosceles* = 1; *Eugralla* = 2; *Merulaxis* = 3. Mapa D: *Scytalopus*. A região pontilhada (à esquerda em cada mapa) representa a Cordilheira dos Andes. Os rios ilustrados representam a Bacia Amazônica (acima) e a Bacia dos rios Paraná / Paraguai (Bacia do Prata) (abaixo).

Merulaxis Lesson, 1831. Espécie-tipo: *M. ater* Lesson, 1831. Gênero endêmico da Mata Atlântica brasileira, ocorrendo desde o leste da Bahia até Santa Catarina (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Duas espécies são reconhecidas: *M. ater* Lesson, 1831; e *M. stresemanni* Sick, 1960 (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Eugralla Lesson, 1842. Espécie-tipo: *E. paradoxa* (Kittlitz, 1830). Gênero restrito à floresta Valdiviana sul-andina, ocorrendo no Chile e Argentina (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Myornis Chapman, 1915. Espécie-tipo: *M. senilis* (Lafresnaye, 1840). Gênero confinado aos Andes setentrionais, ocorrendo nas florestas montanas do Peru à Venezuela (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Eleoscytalopus Maurício, Mata, Bornschein, Cadena, Alvarenga e Bonatto, 2008. Espécietipo: *E. indigoticus* (Wied, 1831). Gênero endêmico da Mata Atlântica brasileira, ocorrendo desde o leste da Bahia até o Rio Grande do Sul (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003; Maurício *et al.*, 2008; Mata *et al.*, 2009). Duas espécies são reconhecidas: *E. indigoticus* (Wied, 1831); e *E. psychopompus* (Teixeira e Carnevalli, 1989) (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009; Mata *et al.*, 2009).

Scytalopus Gould, 1837. Espécie-tipo: *S. magellanicus* (Gmelin, 1789). Gênero mais amplamente distribuído da família. Ocorre ao longo de toda a cadeia andina (entre a Venezuela e a Terra do Fogo), nas montanhas do sul da América Central (Costa Rica e Panamá) e no leste da América do Sul (Brasil central – Distrito Federal e oeste de Minas Gerais – e oriental – desde a Bahia até o Rio Grande do Sul e nordeste da Argentina – província de Misiones) (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Gênero de taxonomia complicada, alvo de vários estudos taxonômicos nas últimas décadas; somente em 2005, três espécies novas foram descritas, sendo hoje aceitas como válidas um total de 38 espécies, listadas abaixo (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

S. unicolor Salvin, 1895; S. parvirostris Zimmer, 1939; S. latrans Hellmayr, 1924; S. micropterus (Sclater, 1858); S. bolivianus Allen, 1889; S. sanctaemartae Chapman, 1915; S. atratus Hellmayr, 1922; S. macropus Berlepsch e Stolzmann, 1896; S. femoralis (Tschudi, 1844); S. panamensis Chapman, 1915; S. vicinior Zimmer, 1939; S. meridanus Hellmayr, 1922; S. caracae Hellmayr, 1922; S. spillmanni Stresemann, 1937; S. zimmeri Bond e

Meyer de Schauensee, 1940; *S. simonsi* Chubb, 1917; *S. urubambae* Zimmer, 1939; *S. acutirostris* (Tschudi, 1844); *S. argentifrons* Ridgway, 1891; *S. latebricola* Bangs, 1899; *S. fuscus* Gould, 1837; *S. magellanicus* (Gmelin, 1789); *S. altirostris* Zimmer, 1939; *S. affinis* Zimmer, 1939; *S. canus* Chapman, 1915; *S. griseicollis* (Lafresnaye, 1840); *S. superciliaris* Cabanis, 1883; *S. diamantinensis* Bornschein, Maurício, Belmonte-Lopes, Mata e Bonatto, 2007; *S. speluncae* (Ménétriès, 1835); *S. pachecoi* Maurício, 2005; *S. iraiensis* Bornschein, Reinert e Pichorim, 1998; *S. novacapitalis* Sick, 1958; *S. chocoensis* Krabbe e Schulenberg, 1997; *S. robbinsi* Krabbe e Schulenberg, 1997; *S. robbinsi* Krabbe e Schulenberg, 1997; *S. robbinsi* Krabbe e Schulenberg, 1997; *S. speluecae* (Ménétries, 1997; *S. stilesi* Cuervo, Cadena, Krabbe e Renjifo, 2005; *S. parkeri* Krabbe e Schulenberg, 1997; e *S. schulenbergi* Whitney, 1994 (Krabbe e Schulenberg, 1997, 2003; Remsen *et al.*, 2009).

Acropternis Cabanis e Heine, 1859. Espécie-tipo: *A. orthonyx* (Lafresnaye, 1843). Gênero confinado aos Andes setentrionais, ocorrendo em florestas montanas do extremo norte do Peru à Venezuela (Ridgely e Tudor, 1994; Krabbe e Schulenberg, 2003). Monotípico (Krabbe e Schulenberg, 2003; Remsen *et al.* 2009).

Juntamente com as famílias Thamnophilidae, Conopophagidae, Melanopareiidae, Grallariidae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae e Scleruridae, os Rhinocryptidae compõem um grupo monofilético – a infraordem Furnariides (ver adiante) – caracterizado, fundamentalmente, por apresentar uma siringe traqueal, estruturalmente mais complexa do que nos outros representantes da subordem Tyranni e única entre as aves (Ames, 1971; Raikow, 1987; Krabbe e Schulenberg, 2003). A hipótese de uma proximidade filogenética da família com os Menurae da Austrália (famílias Menuridae e Atrichornithidae), implementada por autores antigos (e.g. Cabanis e Heine, 1859) e defendida por Feduccia e Olson (1982), foi firmemente refutada tanto com base em análises morfológicas (Clench, 1985; Rich *et al.*, 1985; Raikow, 1985, 1987; Bock e Clench, 1985) quanto moleculares (Ericson *et al.*, 2002a; Barker *et al.*, 2004; Chesser e Have, 2007), ambos os tipos de evidência indicando que a similaridade entre os dois grupos seria o produto de evolução convergente.

Com base na apreciação de caracteres anatômicos (morfologia do esterno e da siringe, principalmente), os Rhinocryptidae foram considerados mais estreitamente relacionados aos Formicariidae (que à época incluiam os Grallariidae) e aos Conopophagidae (Ames, 1971; Sick, 1997). Entretanto, análises filogenéticas recentes baseadas em marcadores moleculares e com boa cobertura taxonômica, não foram

congruentes na definição do grupo-irmão dos Rhinocryptidae. Enquanto filogenias usando genes nucleares indicaram, com suporte moderado a alto, que o grupo-irmão dos Rhinocryptidae seria um clado formado pelas famílias Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Formicariidae – com os Grallariidae basais em relação a estas cinco famílias – (Irestedt *et al.*, 2002; Chesser, 2004; Figura 2), análises baseadas em genes mitocondriais ou na combinação destes com genes nucleares obtiveram topologias com suporte moderado nas quais Formicariidae e Rhinocryptidae seriam grupos-irmãos (Irestedt *et al.*, 2002; Rice, 2005b; veja Figura 3).



Figura 2. Consenso estrito baseado em seqüências de genes nucleares (RAG 1, *Mioglobina* Intron 2 e c-*myc*), calculado a partir das 52 árvores mais parcimoniosas obtidas. Os números junto aos nós representam o apoio estatístico (*bootstrap*) para os agrupamentos (apenas aqueles com suporte superior a 50% estão indicados). Note que os Rhinocryptidae incluídos na análise – *Scytalopus*, *Pteroptochos* e *Rhinocrypta* – representam o grupo-irmão de um clado formado pelas famílias Scleruridae (representada pelo gênero *Sclerurus*), Dendrocolaptidae (representada pelos gêneros *Lepidocolaptes*, *Drymornis*, *Xiphocolaptes*, *Dendrocincla* e *Sittasomus*), Furnariidae (representada pelos gêneros *Lochmias*, *Furnarius*, *Upucerthia*, *Tripadectes*, *Philydor*, *Margarornis*, *Pygarrhichas*, *Asthenes*, *Pseudoseisura*, *Synallaxis*, *Cranioleuca*, *Anumbius* e *Coryphistera*) e Formicariidae (gêneros *Chamaeza* e *Formicarius*) – com os Grallariidae (gêneros *Grallaria* e *Hylopezus*) basais em relação a estas cinco famílias. Retirado de Irestedt *et al.* (2002).



Figura 3. Topologia obtida através de análises de parcimônia e máxima verossimilhança com base em genes mitocondriais (citocromo-*b* e ND2). Os números sobre os inter-nós representam o apoio estatístico (*bootstrap*) para cada ramo (os números entre colchetes são referentes à análise de máxima verossimilhança). Os números abaixo de cada ramo referem-se aos índices de Bremer. Note que os Rhinocryptidae incluídos nas análises (gêneros *Liosceles, Rhinocrypta e Scytalopus*) formam o grupo-irmão dos Formicariidae *stricto sensu* (gêneros *Chamaeza e Formicarius*). Retirado de Rice (2005b).

Entretanto, um estudo mais recente baseado em cerca de 4.000 pares de base dos genes nucleares RAG 1 e 2 (i.e., cerca de 700 caracteres a mais que o estudo de Irestedt *et al.* [2002] e mais que o dobro dos de Chesser [2004] e Rice [2005b]) e com uma cobertura taxonômica de quatro a seis vezes maior que aquelas dos estudos anteriores, totalizando cerca de 88% dos gêneros de Furnariides), recuperou os Grallariidae como grupo-irmão de Rhinocryptidae e este clado como grupo-irmão (com apoio estatístico alto) do clado formado por Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Formicariidae (Moyle *et al.*, 2009; Figura 4). Embora o apoio estatístico para o arranjo Grallariidae + Rhinocryptidae

tenha sido apenas moderado, os autores propuseram o reconhecimento de uma superfamília – Grallarioidea – para acomodar esse clado.



Figura 4. Parte da topologia obtida pela análise de máxima-verossimilhança de seqüências dos genes nucleares RAG 1 e 2. A análise de parcimônia do mesmo conjunto de dados obteve uma topologia idêntica. Grallariidae e Rhinocryptidae foram recuperados como táxons-irmãos. Os números junto aos ramos (expressos como porcentagem) indicam, respectivamente, probabilidade posterior baiesiana, valores de *bootstrap* para máxima-verossimilhança e *bootstrap* para parcimônia. Um asterisco indica valores iguais a 100%. Retirado de Moyle *et al.* (2009).

No que diz respeito à busca pela organização interna da família Rhinocryptidae, destacam-se entre as primeiras contribuições aquelas de Cabanis (1847) e de Lafresnave (1851). Embora o primeiro não tenha reconhecido o grupo taxonomicamente, ele arranjou sequencialmente todos os táxons então reconhecidos e os distribuiu em seis gêneros: Pteroptochus (= Scelorchilus), com P. rubecula e P. albicollis; Rhinomya (= Rhinocrypta), contendo apenas R. lanceolata; Hylactes (= Pteroptochos), contendo H. tarnii e H. rufus (= P. megapodius); Triptorhinus, contendo T. paradoxus (= Eugralla paradoxa) e T. orthonyx (= Acropternis orthonyx); Sarochalinus (= Merulaxis), contendo S. ater e S. rhinolophus (= M. ater) e Scytalopus, contendo três espécies, entre elas S. indigoticus (= Eleoscytalopus indigoticus). O segundo autor, tratando especificamente de seu expandido gênero Merulaxis (sensu Lafresnaye, 1843, 1844), buscou organizar as espécies nele incluídas, dividindo-o em quatro seções: a) "Galeati", para acomodar os táxons com culmen elevado, M. paradoxus e *M. orthonyx*, hoje alocados, respectivamente, nos gêneros *Eugralla* e *Acropternis*; b) "Rhinolophi", que corresponde ao que hoje é o gênero Merulaxis stricto sensu, incluindo então *M. ater* e *M. rhinolophus* (= *M. ater*); c) "Albiventris", que corresponde ao atual gênero Eleoscytalopus, acomodando vários táxons hoje considerados sinônimo de E.

indigoticus e; d) "Concolores", que inclui espécies hoje alocadas nos gêneros *Scytalopus* e *Myornis*.

As relações internas em Rhinocryptidae começaram a ser investigadas com o uso de métodos explícitos a partir dos estudos de Sibley e Ahlquist (1985, 1990), em seus clássicos trabalhos com hibridação de DNA, nos quais verificaram que os três gêneros incluídos em suas análises - Scytalopus, Liosceles e Pteroptochos - formaram um grupo coeso onde os dois primeiros agruparam entre si. Chesser (1999), ao investigar as relações entre as espécies de Pteroptochos, encontrou forte apoio para o monofiletismo desse grupo e sugeriu que o mesmo seria o grupo-irmão de Scelorchilus, muito embora tenha incluído em sua análise (baseada em DNA mitocondrial) apenas representantes desses dois gêneros e de dois outros da família (Scytalopus e Rhinocrypta). Irestedt et al. (2002) investigaram as relações internas em Furnariides com uma cobertura taxonômica representativa (ver Figura 2), usando genes nucleares e mitocondriais. Os Rhinocryptidae representados em suas análises, gêneros Scytalopus, Pteroptochos e Rhinocrypta, formaram um grupo monofilético no qual os dois primeiros aparecem como táxons-irmãos, enquanto Melanopareia, à época ainda considerado um membro dessa família, mostrou-se bastante divergente, ora agrupando com Conopophagidae e Thamnophilidae, ora sendo recuperado como basal à toda a infraordem. Com base nesses resultados, Irestedt et al. (2002) propuseram o reconhecimento de uma nova família, Melanopareiidae; também sugeriram, com base em dados comportamentais e morfológicos, que essa nova família incluiria, além de Melanopareia, o gênero Teledromas (este último não foi representado nas análises moleculares conduzidas pelos autores). Em uma análise com escopo mais amplo (baseada em DNA nuclear e mitocondrial), envolvendo representantes de toda a subordem Tyranni, Chesser (2004) incluiu os mesmos gêneros de Rhinocryptidae que Irestedt et al. (2002); entre os resultados obtidos (utilizando tanto parcimônia quanto máxima-verossimilhanca), Scytalopus foi recuperado como basal ao clado Pteroptochos + Rhinocrypta, ao passo que Melanopareia formou, juntamente com o clado Conopophagidae + Thamnophildae, uma politomia que foi basal ao clado formado por Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae, Formicariidae, Grallariidae e Rhinocryptidae. Mais recentemente, análises filogenéticas com enfoque em grupos mais restritos (famílias e gêneros) incluíram representantes de Rhinocryptidae. Rice (2005a, b), que conduziu análises filogenéticas dos Grallariidae (incluindo representantes de grupos supostamente relacionados) usando DNA mitocondrial, verificou que os gêneros incluídos formaram um grupo monofilético (Scytalopus aparecendo como basal ao clado Rhinocrypta + Liosceles), o mesmo obtendo Claramunt e Rinderknecht (2005) para Rhinocrypta e Pteroptochos ao

investigarem as relações de parentesco de alguns Furnariidae, na única análise filogenética baseada em caracteres morfológicos que incluiu representantes de Rhinocryptidae.

Os primeiros estudos filogenéticos com uma cobertura taxonômica ampla da família, ambos amostrando nove gêneros, foram os de Maurício et al. (2008) e Moyle et al. (2009), o primeiro delineado para investigar as relações entre alguns gêneros de Rhinocryptidae incluindo apenas Grallariidae como grupo-externo – e o segundo desenhado para gerar uma hipótese filogenética para toda a infraordem Furnariides, com ampla cobertura taxonômica (ver acima). Maurício et al. (2008) incluíram em suas análises os gêneros Psilorhamphus, Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla, Myornis, Scytalopus, Rhinocrypta, Pteroptochos e Scelorchilus, ao passo que Moyle et al. (2009) incluíram os seis últimos e, ainda, Teledromas, Liosceles e Acropternis. Os últimos autores encontraram dois grupos principais na família, um com o arranjo (Myornis (Eugralla + Scytalopus)) e outro com a topologia ((Pteroptochos + Scelorchilus) (Liosceles (Acropternis (Rhinocrypta + Teledromas)))), propondo que cada qual fosse distinguido à nível de subfamília, Scytalopodinae e Rhinocryptinae, respectivamente. O apoio estatístico para os ramos foi alto, exceto para a posição de Liosceles e para a relação Rhinocrypta + Teledromas (Figura 4). A hipótese obtida por Maurício et al. (2008; baseada em 884 pares de base do gene nuclear "betafibrinogênio intron 7", FIB 7) apresentou uma topologia distinta, com o clado Pteroptochos + Scelorchilus aparecendo como basal a um agrupamento formado por todos os demais gêneros analisados (mas com baixo apoio estatístico), enquanto Rhinocrypta agrupou com Psilorhamphus (com apoio estatístico alto); Merulaxis e Eleoscytalopus formaram um clado (com alto apoio estatístico) o qual, por sua vez, foi o grupo-irmão do clado com o arranjo (Myornis (Eugralla + Scytalopus)), embora com apoio estatístico moderado a baixo (Figura 5). A partir desses resultados, que tiveram por base o estudo pioneiro de Mata (2005), foi proposto o gênero Eleoscytalopus, cujos representantes (E. indigoticus e E. psychopompus) até recentemente estavam alocados em Scytalopus. Na recente análise filogenética apresentada por Mata et al. (2009), com enfoque nos gêneros Scytalopus (essencialmente nas espécies brasileiras) e Eleoscytalopus, a independência deste último em relação ao primeiro e sua proximidade filogenética com Merulaxis foram plenamente corroboradas.



Figura 5. Relações filogenéticas entre nove gêneros de Rhinocryptidae com base na análise de 884 pares de base do gene nuclear FIB 7. A topologia apresentada é o resultado da análise baiesiana dos dados. Os números junto aos ramos (expressos como porcentagem) indicam, respectivamente, probabilidade posterior baiesiana, valores de *bootstrap* para máxima-verossimilhança e de *bootstrap* para parcimônia. O gênero *Eleoscytalopus* está identificado na árvore filogenética como "*S. indigoticus* group". Retirado de Maurício *et al.* (2008).

Outras hipóteses de relacionamento entre gêneros de Rhinocryptidae, ainda que não tenham sido baseadas em análises filogenéticas, foram propostas em anos recentes. Krabbe e Schulenberg (1997, 2003) sugeriram, com base na observação de aspectos vocais e externos (plumagem e proporções), que os gêneros *Merulaxis*, *Myornis*, *Eugralla* e *Scytalopus* (então incluindo *Eleoscytalopus*) seriam mais relacionados entre si do que com qualquer outro membro da família, e que os dois primeiros seriam táxons-irmãos. Ao nível

de espécie, grande parte das hipóteses de relacionamento publicadas baseia-se na apreciação de caracteres vocais, sobretudo no gênero *Scytalopus*, havendo algumas baseadas em colorido da plumagem (veja exemplos em Zimmer, 1939; Whitney, 1994; Krabbe e Schulenberg, 1997, 2003; Bornschein *et al.*, 1998).

O presente trabalho tem por objetivo fundamental explorar o conteúdo filogenético da variação da morfologia interna de Rhinocryptidae (esqueleto e siringe), com vistas a gerar uma hipótese de relacionamento ao nível de gênero para a família. Pela inclusão de todos os gêneros de Rhinocrytidae e de representantes de todas as famílias da infraordem à qual esse grupo pertence (Furnariides), objetiva-se testar a hipótese implícita de monofiletismo da família por meio de uma análise cladística. Especificamente, busca-se responder às seguintes perguntas: o disputado gênero *Psilorhamphus* é um Rhinocryptidae? São os gêneros *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* estreitamente relacionados e, por sua vez, são relacionados a *Scytalopus, Myornis* e *Eugralla* como sugerido com baixo apoio estatístico em análises moleculares? O diversificado gênero *Scytalopus* representa um grupo monofilético?

1.2 Classificação adotada

Segundo a mais recente proposta de classificação da ordem Passeriformes (Moyle *et al*, 2009; Tello *et al*, 2009), a mesma pode ser dividida em três subordens, a saber: Acanthisitti, grupo relictual endêmico da Nova Zelândia; Passeri, tradicionalmente chamados de Oscines, com distribuição global; e Tyranni, também denominados de Suboscines, predominantemente distribuídos no Novo Mundo e com alguns representantes no Velho Mundo (ver também Ericson *et al*. [2002a,b, 2003], que delimitaram esses mesmos grandes grupos mas usaram nomes e subordinação taxonômica distintos).

São reconhecidas no presente estudo nove famílias na infraordem Furnariides, Thamnophilidae, Conopophagidae, Melanopareiidae, Grallariidae, Rhinocryptidae, Formicariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae e Furnariidae, conforme reconhecido pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos desde 2005 (CBRO, 2009) e recentemente implementado por Moyle *et al.* (2009) em sua proposta de classificação filogenética do grupo. O tratamento desse grande grupo ao nível de infraordem segue esses últimos autores e as propostas anteriores de Cracraft (1981) e Raikow (1987), e contrasta com o tradicional status de superfamília ou subordem dado ao grupo ao longo de muitos anos por diferentes autores (ver revisão sobre o tópico em Sibley e Ahlquist, 1990). O grupo-irmão de Furnariides, os Tyrannides (Johansson *et al.*, 2001; Ericson *et al.*, 2002b; Chesser, 2004; Barker *et al.*, 2004; Irestedt *et al.*, 2009), também são referidos aqui como uma infraordem, seguindo a proposta de Tello *et al.* (2009) e Moyle *et al.* (2009).

A ordem de apresentação dos táxons quando em tabela ou na listagem dos espécimes examinados, segue aquela apresentada no *site* "Zoonomen – Zoological Nomenclature Resource" (http://www.zoonomen.net), que segue classificações tradicionais, exceto para a posição de *Melanopareia*, listado antes dos Rhinocryptidae, e do gênero *Eleoscytalopus*, que aparece antes de *Scytalopus*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Terminologia

Para a descrição dos caracteres osteológicos utilizou-se como referência principal Baumel e Witmer (1993), mas os nomes dos ossos ou de suas partes são geralmente aqui apresentandos em português, e não em latim, uma vez que já está bastante consolidado o uso da grande maioria desses nomes naquele idioma (ver Donatelli, 1997; Donatelli e Marceliano, 2007). Com relação à siringe, utilizou-se como referência o trabalho de Ames (1971) mas, diferentemente dos caracteres ostelógicos, os nomes em latim empregados por este autor são mantidos; por exemplo, na descrição da musculatura siringeal emprega-se o nome Musculus sternotrachealis (ou simplesmente M. sternotrachealis) em lugar de "músculo esterno-traqueal". Conforme Gonzaga (2001), mas diferindo de Ames (1971), empregou-se o termo "elementos de sustentação" para os anéis traqueais e bronquiais em lugar de "elementos cartilaginosos", uma vez que estes podem ser cartilaginosos, totalmente ossificados ou parcialmente ossificados. Esses elementos, por sua vez, são separados em duas séries: elementos A (mais craniais, essencialmente localizados na traquéia) e elementos B (mais caudais, essencialmente localizados nos brônquios), cuja numeração seqüencial se dá a partir do ponto onde as duas séries se encontram, na região da junção traqueobronquial (Ames, 1971). O reconhecimento da homologia dessas séries através dos diferentes táxons estudados, ou seja, reconhecer qual seria o elemento A1 e qual o B1 em cada espécie (para a partir daí numerar corretamente ambas as séries), foi feito como segue: com exceção da família Thamnophilidae, observou-se que os táxons examinados apresentam uma conspícua separação lateral entre as duas séries, o A1 sendo muito próximo de A2 (e o A2 de A3, e assim por diante) e afastado de B1 (exceto medialmente, onde as pontas de ambos estão próximas) o qual, por sua vez, está mais próximo de B2. A maior distância entre A1 e B1 se reflete numa extensa membrana (i.e., a Membrana tympaniformis lateralis) entre esses elementos. Essa forma de visualizar a separação entre as duas séries coincide, pelo menos em parte, com o terceiro critério usado por Ames (1971) para fazer tal distinção, o qual leva em consideração a orientação da concavidade: os elementos A apresentam orientação caudal enquanto os elementos B, cranial, sendo que essa orientação para sentidos opostos particularmente notável em A1 e B1 - contribui para formar a lacuna lateral entre as séries. Contudo, como observado por Ames (1971) e salientado por Gonzaga (2001), a distinção entre as duas séries em membros da família Thamnophilidae não é clara, o que também foi verificado no presente estudo. Portanto, buscou-se um critério distinto para estabelecer o início de cada série. Segundo Gonzaga (2001), o elemento B1 é o menos arqueado de todos os elementos bronquiais, correspondendo, em vista lateral, ao ponto mais largo da siringe. Esse autor também observou que a região da membrana entre A1 e B1 representa o ponto mais estreito da siringe nos Thamnophilidae, formando uma cintura. Assim, em primeiro lugar, procurou-se identificar nos membros dessa família o elemento B1, com base nas características mencionadas acima, e depois definir os demais elementos – tanto os da série A quanto da série B – a partir do elemento B1.

2.2 Escolha dos terminais

2.2.1 Grupo interno

Como mencionado acima, o foco do presente estudo foi a busca pelo entendimento das relações filogenéticas internas da família Rhinocryptidae. Em primeiro lugar, procurouse obter material adequado (ver item abaixo) de representantes de todos os 12 gêneros alocados na família e, em seguida, o maior número possível de espécies neles incluídas, com um esforço adicional para incluir a espécie-tipo daqueles que contém mais de uma espécie. Foram obtidos e estudados representantes de todos os 12 gêneros (sete monotípicos e cinco politípicos). Dos gêneros politípicos, dois encontram-se representados pelas duas espécies neles reconhecidas e descritas, a saber: Merulaxis ater (espécie-tipo) e M. stresemanni; e Eleoscytalopus indigoticus (espécie-tipo) e E. psychopompus. Do gênero Scelorchilus, com duas espécies, foi obtido material somente da espécie-tipo, S. rubecula. De Pteroptochos, duas das três espécies foram estudadas, P. tarnii e P. castaneus, a exceção sendo a espécietipo do gênero, P. megapodius. Para o gênero Scytalopus, devido a sua excepcional diversidade (quase 40 espécies), ampla distribuição geográfica e carência de material adequado em museus, procurou-se atender a um conjunto de critérios para sua representação nas análises. Em primeiro lugar, como aplicado aos outros gêneros, procurou-se obter a espécie-tipo do grupo, Scytalopus magellanicus, critério este plenamente atendido no presente estudo. Ademais, buscou-se obter representatividade geográfica e dos agrupamentos supra-específicos (tentativos ou apoiados por análise filogenética) reconhecidos para o gênero na literatura. Dos Scytalopus do leste da América do Sul, reconhecidos como um grupo monofilético por análises moleculares (Mata et al., 2009), foram incluídas três (S. speluncae, S. iraiensis e S. pachecoi) das cinco espécies descritas (S.

notorius é aqui reconhecida como sinônimo de S. speluncae; Maurício et al., no prelo), embora haja pelo menos duas outras ainda não descritas. Do componente andino do gênero (além da espécie-tipo), para o qual não há uma filogenia compreensiva disponível (ver Arctander e Fjeldså, 1994), procurou-se obter uma representatividade razoável em termos geográficos, morfológicos e vocais. Almejando atender a estes critérios incluiu-se no estudo representantes dos extremos da distribuição do gênero (S. magellanicus, a espécie mais austral, e S. meridanus, uma das mais setentrionais) e cinco espécies distribuídas entre a Colômbia e o Peru (Krabbe e Schelenberg, 1997, 2003; Donegan e Avendaño, 2008). Em termos morfológicos, essa amostra inclui tanto espécies com colorido cinza ou anegrado uniforme (S. macropus, S. latrans, Scytalopus sp.) quanto espécies basicamente cinza e com flancos amplamente acanelados e barrados (S. magellanicus, S. femoralis, S. spillmanni e S. *meridanus*), enquanto em termos vocais a mesma inclui dois tipos básicos, espécies cujo canto é uma longa seqüência de notas lentamente repetidas e espécies com canto trinado (Fjeldså e Krabbe, 1990; Krabbe e Schelenberg, 1997, 2003). Essa representação andina também inclui os extremos de tamanho no gênero, S. magellanicus, a menor espécie, e S. macropus, de longe o maior Scytalopus conhecido (Krabbe e Schelenberg, 2003). A inclusão de S. macropus no presente estudo, ademais, atendeu a uma busca específica pelo táxon gerada pela sugestão de que o mesmo poderia representar um gênero distinto (Whitney, 1994). Em suma, a representatividade do gênero Scytalopus no presente estudo inclui elementos da maioria dos agrupamentos fenéticos tradicionais (e.g., Zimmer, 1939) e recentes, mas carece de qualquer representante do grupo S. bolivianus, um dos mais distintos pela presença de uma ampla mancha branca no alto da cabeça, caráter sugerido como sinapomorfia para esse grupo (Krabbe e Schelenberg, 1997).

Distintas subespécies de uma mesma espécie representadas no presente estudo, como, por exemplo, *Acropternis orthonyx orthonyx* e *A. orthonyx infuscata*, foram tratadas nas análises como um único terminal. O mesmo é válido para os táxons do grupo externo.

2.2.2 Grupo externo

Embora existam hipóteses indicando a proximidade filogenética dos Rhinocryptidae com alguns grupos em particular (ver acima), seja com base em caracteres morfológicos ou moleculares, a escolha do grupo externo para este estudo não primou especificamente por nenhum deles. Assim, procurou-se eleger os membros do grupo externo pela presença de sinapomorfias mais inclusivas compartilhadas com o grupo interno, abordagem claramente justificada por Nixon e Carpenter (1993), e que levou à escolha de representantes de todas as famílias da infraordem Furnariides. O monofiletismo desse grande grupo tem sido há muito defendido com base na presença de estruturas siringeais únicas (Ames, 1971; Raikow, 1987; Raikow e Bledsoe, 2000), hipótese sucessivamente apoiada por estudos moleculares com escopo taxonômico abrangente (Sibley e Ahlquist, 1985, 1990; Irestedt *et al.*, 2002; Chesser, 2004; Barker *et al.*, 2004; Moyle *et al.*, 2009).

Considerando-se o exposto acima, foram selecionados os seguintes táxons: Thamnophilidae – Mackenziaena severa, Sclateria naevia e Myrmotherula unicolor; Conopophagidae – Conopophaga lineata; Melanopareiidae – Melanopareia torquata; Grallariidae - Grallaria varia, Hylopezus macularius e Hylopezus ochroleucus; Formicariidae - Formicarius colma; Scleruridae - Geositta cunicularia; Dendrocolaptidae -Sittasomus griseicapillus e Dendrocolaptes platyrostris; e Furnariidae – Furnarius rufus, Cranioleuca sulphurifera, Phacellodomus striaticollis e Syndactyla rufosuperciliata. Quatro dessas oito famílias possuem apenas um ou dois gêneros enquanto as outras possuem consideravelmente mais. Em linhas gerais, o critério básico para a escolha dos táxons das famílias com grande número de gêneros - Thamnophilidae (48 gêneros), Grallariidae (quatro gêneros), Furnariidae (54 gêneros) e Dendrocolaptidae (13 gêneros) - foi a diversidade morfológica (incluindo tamanho) e classificações ou filogenias pré-existentes. Os Thamnophildae, por exemplo, incluem um dos maiores (Mackenziaena severa) e um dos menores (Myrmotherula unicolor) representantes da família, assim como uma forma intermediária (Sclateria naevia), todos muito distintos em termos morfológicos e comportamentais, e cujos gêneros posicionaram-se em distintos clados de filogenias moleculares recentes (Brumfield et al., 2007; Moyle et al., 2009). De Grallariidae, estão representados no presente estudo membros dos dois grandes clados identificados na família (Rice, 2005a,b; Moyle et al., 2009). Dos Dendrocolaptidae selecionados, um (Sittasomus griseicapillus) é uma forma pequena e basal enquanto o outro (Dendrocolaptes platyrostris) representa uma linhagem apical de aves de porte avantajado (Raikow, 1994; Irestedt et al., 2004, 2009; Moyle et al., 2009). De Furnariidae, há pelo menos um representante de cada uma das três subfamílias tradicionalmente reconhecidas (sensu Vaurie, 1980), Furnariinae (Furnarius rufus), Synallaxinae (Cranioleuca sulphurifera e Phacellodomus striaticollis) e Philydorinae (Syndactyla rufosuperciliata), os quais também estão distribuídos em três agrupamentos supragenéricos principais revelados em recentes filogenias moleculares (Irestedt et al., 2006, 2009; Moyle et al., 2009), mas que apenas em parte coincidem com os limites das subfamílias tradicionais. Foi ainda incluído neste estudo um representante da infraordem Tyrannides (*Pitangus sulphuratus*, Tyrannidae), grupo-irmão de Furnariides (ver acima).

2.3 Escolha dos caracteres

Diferentes fontes de caracteres tem sido usadas para a construção de hipóteses filogenéticas envolvendo aves, destacando-se o esqueleto, a musculatura das partes posteriores, o complexo traquéia / siringe, a morfologia externa, padrões de colorido, vocalizações, DNA, atributos dos ninhos entre outros. Idealmente, quanto mais caracteres forem incluídos em uma dada análise tanto melhor, mas por diferentes motivos a escolha das fontes desses caracteres recai sobre um ou poucos conjuntos específicos, seja por conveniência, maior familiaridade do investigador com certos subconjuntos e limitações logísticas ou de tempo. Para o presente estudo foram eleitos dois complexos anatômicos como fontes de caracteres, o esqueleto e a siringe / traquéia.

A siringe – o órgão vocal das aves – é uma estrutura composta por elementos especializados de suporte (cartilaginosos e ósseos), membranas e músculos (Ames, 1971; Prum, 1992). Desde meados do século XIX a morfologia da siringe representa um sistema de caracteres usado no reconhecimento dos grandes grupos incluídos na ordem dos Passeriformes (Ames, 1971). Essa variação tem sido usada na reconstrução filogenética de alguns grupos, especialmente da infraordem Tyrannides, tanto isoladamente (Prum, 1992), como em conjunto com outros caracteres (Lanyon, 1984, 1986, 1988a,b). Mais recentemente caracteres siringeais também foram incluídos em análises cladísticas de representantes da infraordem Furnariides (Gonzaga, 2001), e a variação estrutural da siringe em Rhinocryptidae foi apontada como informativa filogeneticamente (Maurício *et al.*, 2008).

O uso e a utilidade de caracteres osteológicos na filogenia das aves estão muito bem estabelecidos (ver Livezey e Zusi, 2006). Para a infraordem Furnariides o único estudo filogenético abrangente usando caracteres osteológicos (Claramunt e Rinderknecht, 2005) mostrou-se bastante informativo, sugerindo que o uso dessa fonte de dados poderia ser promissora para a resolução de relações internas de agrupamentos menores, como famílias e gêneros. Adicionalmente, Feduccia e Olson (1982) observaram uma interessante variação em termos osteológicos entre gêneros da família Rhinocryptidae, embora suas observações tivessem um escopo taxonômico mais abrangente.

Portanto, considerou-se que os dois sistemas de caracteres escolhidos para este estudo são, em conjunto, adequados e minimamente suficientes para a realização de uma análise filogenética.

2.4 Preparação e exame do material

2.4.1 Determinação dos espécimes

A identificação de exemplares a nível específico geralmente não é possível após a dissecação e preparo do material, portanto somente após a determinação inequívoca de uma ave inicia-se seu preparo (Alvarenga, 1992). Para o presente estudo, espécimes de todos os gêneros e de quase todas as espécies foram inspecionados ainda inteiros, para checar sua determinação, e somente depois dissecados e preparados (esqueleto e siringe). Na maioria dos casos esses espécimes foram preparados como "shmoo", ou seja, as peles dos mesmos foram retiradas e taxidermizadas somente com uma das asas e uma das pernas, o restante (incluindo crânio) sendo destinado para o preparo do esqueleto e retirada da siringe. Esse procedimento permite que a identificação do material anatômico possa ser reavaliada em caso de dúvidas futuras.

Relativamente ao gênero Scytalopus, cuidados especiais são necessários na determinação de exemplares que não tiveram suas vocalizações gravadas (ver Krabbe e Schulenberg, 1997), como é o caso da maioria daqueles que são destinados a estudos anatômicos. Essa abordagem é especialmente justificada com relação ao componente andino do gênero, já que a taxonomia do mesmo apresenta várias indefinições e que espécies crípticas podem ocorrer em uma mesma localidade ou ao longo de um lapso altitudinal pequeno (Krabbe e Schulenberg, 1997, 2003). Contudo, apenas um espécime dentre os examinados para o presente estudo apresentou dúvidas quanto à sua identificação (LSUMZ 89465). Embora na etiqueta original o mesmo seja determinado como S. unicolor, na base de dados da sua coleção de origem consta que o mesmo requer identificação. Não há associação desse exemplar com informação sobre vocalização, e não existem gravações de nenhum representante do gênero para toda a região de procedência do mesmo, a Cordilheira Colán, nordeste do Peru (T. Schulenberg, in litt., 2009). A análise da plumagem, das medidas e da distribuição (incluindo altitudinal), indica que o mesmo poderia ser tanto S. latrans intermedius como uma forma afim de S. parvirostris (N. Krabbe, in litt., 2009). Vale mencionar que o táxon S. unicolor foi circunscrito a uma população restrita aos Andes ocidentais do norte peruano (portanto sendo alopátrico com qualquer dos táxons da Cordilheira Colán) e que dados vocais "não definitivos" sugerem que a forma *S. l. intermedius* pode ser um táxon diagnosticável (Coopmans *et al.*, 2001). Portanto, no presente estudo, o exemplar em questão é tratado sem determinação específica.

2.4.2 Preparo e exame do esqueleto

Para o presente estudo, os esqueletos que não estavam previamente preparados o foram de três formas (relacionadas por ordem de importância): preparação com besouros da família Dermestidae (larvas e adultos), que eliminam os tecidos não-ossificados, limpando o material (Alvarenga, 1992); limpeza à mão, por dissecação completa e retirada da musculatura; maceração em água, com colocação do material em uma estufa a c. 50° centígrados. Em todas essas formas procurou-se limpar o material com o uso de água oxigenada, mas com um tempo de imersão reduzido, para evitar clarificação excessiva (Alvarenga, 1992). Quando necessário (por exemplo, estruturas muito pequenas), o material foi examinado com o auxílio de um estereomicroscópio Zeiss, com capacidade de aumento de até 60 vezes. De outra forma, o exame do material osteológico foi feito com o auxílio de uma lupa de mão, com aumento de 20 vezes.

2.4.3 Preparo e exame da siringe

A maior parte das siringes analisadas foi retirada diretamente das carcaças dos exemplares, sendo que apenas em uma minoria dos casos as mesmas haviam sido retiradas previamente. A retirada foi efetuada após a dissecação e afastamento da musculatura peitoral e supracoracóide e desarticulação das costelas em relação ao processo craniolateral do esterno; esse procedimento facilita a observação do local geral de origem do Musculus sternotrachealis no esqueleto. Em seguida, se era observado que esse músculo se originava no esterno, efetuava-se o corte da traquéia em uma posição cranial ao elemento A40 e sua retirada ocorria juntamente com o conjunto esterno / cintura escapular, previamente desarticulado do restante do esqueleto; nos casos em que a origem daquele músculo ocorria na região das costelas, primeiramente se procedia a retirada do esterno / cintura escapular e, posteriormente, da siringe, tomando-se um cuidado especial para observar detalhadamente o ponto de origem do referido músculo. Depois de retiradas, as siringes foram colocadas em solução de formol a 10%, onde permaneceram por alguns dias, sendo depois transferidas para etanol a 70%.

Para o adequado estudo das siringes, foi efetuada a coloração das mesmas com dois tipos de corantes. Primeiramente, as siringes foram colocadas em uma solução de etanol a 75%, onde fora diluída uma pequena quantidade de vermelho de alizarina S ("alizarin red S"), na qual permaneceram por um ou dois dias. Essa solução evidencia as estruturas com impregnação de cálcio, corando-as de vermelho, e tem a vantagem com relação às soluções tradicionais em KOH (por exemplo, Cannel, 1988) de não danificar a musculatura e de evidenciá-la com uma tonalidade avermelhada (Springer e Johnson, 2000). Após essa etapa, o material foi colocado em uma solução com azul de alcian ("alcian blue"), por um ou dois dias, para evidenciar as estruturas cartilaginosas, com coloração azul (ver Cannel, 1988). Após o estudo e a dissecação / retirada da musculatura siringeal, o material foi diafanizado em solução enzimática (tripsina), permitindo a clara apreciação da forma e composição das estruturas de sustentação (ver Taylor e Van Dyke, 1985; Cannel, 1988). Após diafanizadas, as siringes foram examinadas, desenhadas e armazenadas em glicerina a 70%. Antes da diafanização, as siringes foram examinadas e desenhadas em etanol a 70% e aquelas não diafanizadas foram armazenadas nessa mesma solução. O exame do material foi feito com um estereomicroscópio Zeiss, com capacidade de aumento de até 60 vezes, e sob a iluminação de uma luminária de fibra ótica. Destaca-se que a extrema direcionalidade proporcionada por esse tipo de luminária, em que a fonte de luz pode ser colocada a poucos milímetros do objeto sob exame (ou mesmo tocando nele), permitiu observar com bastante clareza a origem e inserção de fibras musculares que não haviam sido detectadas quando se utilizou um estereomicroscópio equipado apenas com fonte de luz própria. Os desenhos foram feitos utilizando-se uma câmara clara acoplada ao estereomicroscópio.

2.5 Análise filogenética

Para a formulação das hipóteses de relacionamento entre os táxons sob análise adotou-se o método cladístico (Wiley, 1981; Amorim, 1997), valendo-se do princípio da parcimônia como critério de otimização essencial nas buscas por aquelas hipóteses. Entende-se como intimamente relacionada a esse princípio a noção de que, em sistemática filogenética, o conceito de caráter encerra um componente ideográfico do qual o elemento fundamental é o evento de transformação, o qual, por sua vez, constitui um momento histórico em uma série de transformação (Grant e Kluge, 2004). Quanto menos eventos de transformação uma hipótese filogenética requer para explicar a

24

distribuição dos estados de caráter dos táxons terminais, maior seu poder explanatório (Kluge e Grant, 2006; Grant e Kluge, 2008a).

Os estados de caráter dos terminais foram tabulados em uma matriz de caracteres / táxons no programa Mesquite, versão 2.71 (Maddison e Maddison, 2009) (Tabela 1), e as análises de parcimônia foram feitas usando o programa Nona (Goloboff, 1999), através do programa WinClada, versão 1.00.08 (Nixon, 2002). Os caracteres multi-estado foram tratados como não-ordenados, a menos que evidências consistentes (por exemplo, de cunho ontogenético) suportassem a aditividade entre estados. Os caracteres foram tratados como tal.

Foi implementada uma busca heurística tradicional com RAS ("Random Addition Sequence") e TBR ("Tree Bisection Reconnection"). A busca pelos cladogramas mais parcimoniosos consistiu de 10.000 replicações com seqüência de adição ao acaso de táxons (RAS) seguidas de re-arranjo de ramos usando TBR ("Tree Bisection Reconnection") e mais um TBR ao final, sendo que a adição aleatória em cada réplica (em lugar de seguir a ordem da matriz) é implementada para evitar o encontro repetido de árvores subótimas. O número máximo de árvores a serem salvas na memória do programa foi ajustado para 100.000, que é o máximo permitido pelo mesmo. A informação topológica revelada nas árvores maximamente parcimoniosas de igual comprimento foi resumida em um diagrama de consenso estrito, no qual são mantidos somente os clados que foram recuperados em todas aquelas árvores ótimas. Somente os caracteres com otimização não-ambígua são apresentados.

A polarização das séries de transformação foi feita pela análise cladística de parcimônia, com os componentes do grupo interno e todos os representantes dos grupos externos analisados simultaneamente como terminais, conforme preconizado por Nixon e Carpenter (1993). O enraizamento foi feito em *Pitangus sulphuratus* (Tyrannidae), representante da infraordem supostamente mais próxima dos Furnariides (ver acima). A polarização *a priori*, para ser consistente com o princípio da parcimônia, requer que as relações entre os grupos externos estejam bem estabelecidas por estudos prévios, além de ser uma abordagem que não permite colocar sob teste a hipótese (implícita ou declarada) de monofiletismo do grupo interno (Nixon e Carpenter, 1993). Para avaliar o suporte dos clados foi utilizado o índice de Goodman-Bremmer (Bremer, 1994; Grant e Kluge, 2008a,b). Para um clado qualquer presente em uma árvore (ou árvores) maximamente parcimoniosa esse índice é expresso pela diferença entre o comprimento (número de eventos de transformação ou passos) da árvore (ou árvores) mais parcimoniosa *que não apresentou*

esse clado e o comprimento das árvores maximamente parcimoniosas (Grant e Kluge, 2008a,b). Em outras palavras, o índice de suporte de Goodman-Bremmer representa o número mínimo de passos adicionais necessários para que um clado presente na árvore ótima desapareça. O mesmo foi calculado no programa Nona (Goloboff, 1999), sendo que foi efetuada busca por árvores até 12 passos mais longas que a árvore ótima.

Os dois sistemas de caracteres morfológicos considerados no presente estudo (osteológicos e siringeais) foram tratados conjuntamente, seguindo-se a argumentação de Kluge (1989) em favor de uma abordagem de evidência total, a qual postula que a hipótese mais robusta é aquela que leva em consideração a maior quantidade de evidências. Ademais, a sensibilidade desse princípio tem sido reconhecida por diversos autores (ver Chu, 1998; Griffiths, 1999).

À título de complementaridade, e visando explorar o conjunto de informações disponível, efetuou-se uma análise combinada dos dados morfológicos considerados no presente estudo e dos dados moleculares analisados por Moyle et al. (2009). Assim, para os táxons em comum com o presente trabalho, obteve-se no sítio do "GenBank" següências dos genes RAG-1 (2.872 pares de base) e RAG-2 (1.152 pares de base) usadas por esses autores em suas análises. Todas as nove espécies de Rhinocryptidae presentes na análise molecular daqueles autores (cada uma pertencendo a um gênero distinto) estão incluídas no presente estudo (o qual inclui outras 15), sendo elas Rhinocrypta lanceolata, Teledromas fuscus, Scelorchilus rubecula, Pteroptochos castaneus, Liosceles thoracicus, Acropternis orthonyx, Myornis senilis, Eugralla paradoxa e Scytalopus magellanicus. Do grupo externo, as espécies em comum entre os dois trabalhos são Pitangus sulphuratus (Tyrannidae), Sclateria naevia (Thamnophilidae), Melanopareia torquata (Melanopareiidae), Formicarius colma (Formicariidae), Sittasomus griseicapillus (Dendrocolaptidae), Furnarius rufus e Syndactyla rufosuperciliata (Furnariidae). Contudo, nenhum dos representantes de três famílias da análise de Moyle et al. (2009) coincidem com as espécies incluídas aqui (Conopophagidae, Grallariidae e Scleruridae). Para que essas famílias não deixassem de estar representadas na análise combinada, foram incluídas na mesma espécies congenéricas com as analisadas aqui, a saber: Conopophaga ardesiaca (Conopophagidae), Hylopezus berlepschi e Grallaria eludens (Grallariidae) e Geositta isabellina (Scleruridae).

A matriz com os dados combinados foi analisada com o programa TNT (Goloboff *et al.*, 2000), usando 200 replicações de "New Technology search" com os parâmetros de default para "Sectorial Search", "Tree Drifting" e "Tree Fusion", e aplicando 200 rounds de Ratchet. Um TBR completo foi feito com as árvores finais encontradas.

2.6 Material examinado

A seguir encontram-se discriminados os espécimes incluídos neste estudo, identificados pela sigla e número de tombo em suas respectivas coleções. Para cada exemplar é indicado o estado, província ou departamento e o país de procedência, assim como o tipo de material correspondente: esqueleto completo – quando acompanhado de asterisco indica que o exemplar não apresenta uma das pernas e uma das asas, as quais foram mantidas com a pele para a preparação tipo "shmoo"; esqueleto parcial – indica que o material não apresenta crânio e membros; crânio parcial – indica os poucos casos em que a metade posterior do crânio foi mantida com a carcaça/esqueleto pelo preparador; exemplar completo em álcool – identifica os espécimes recebidos inteiros e então dissecados para a retirada da siringe e inspeção de caracteres osteológicos, sem envolver preparo do esqueleto; siringe – um "C" significa que o material foi corado com vermelho de alizarina S e azul de alcian e um "D" identifica as siringes que foram diafanizadas (digestão com tripsina). Quando o sexo do exemplar é conhecido, o mesmo está identificado como segue: [m] = macho; [f] = fêmea.

Os exemplares examinados pertencem às seguintes instituições (os acrônimos informados são aqueles usados na identificação de espécimes e não necessariamente correspondem ao acrônimo da instituição): Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCP); Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP); Museu de História Natural de Taubaté (MHNT); Museu de Zoologia João Moojen, Universidade Federal de Viçosa (MZUFV); Museo de Zoologia "QCAZ", Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); Colección Ornitológica Phelps (COP); Louisiana State University, Museum of Natural Science (LSUMZ); University of Kansas, Museum of Natural History (KUNHM); e American Museum of Natural History (AMNH). A maior parte dos exemplares foi examinada no Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, exceto aqueles pertencentes ao Museu de História Natural de Taubaté e à Colección Ornitológica Phelps, que foram examinados durante visitas à essas instituições.

2.6.1 Grupo interno

RHINOCRYPTIDAE

Pteroptochos tarnii – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2397 [f], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D); AMNH 11693 [m], Bio Bio, Chile (siringe C); KUNHM 83525 [m], Llanquihue, Chile (esqueleto completo).

Pteroptochos castaneus – (esqueleto = 1, ver abaixo; siringe = 1): AMNH 11694 [m], Bio Bio, Chile (siringe C e D).

Scelorchilus rubecula – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2400 [m], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D); KUNHM 83511 [m], Lanquihue, Chile (esqueleto completo); AMNH 11692, Rio Negro, Argentina (siringe C).

Rhinocrypta lanceolata – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2395 [m], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D); KUNHM 78016 [m], Buenos Aires, Argentina (esqueleto completo); KUNHM 92996 [m], Presidente Hayes, Paraguai (siringe C).

Teledromas fuscus – (esqueleto = 1; siringe = 1): MCP 2396 [m], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D).

Liosceles thoracicus – (esqueleto = 9; siringe = 7): LSUMZ 111370 [m], Loreto, Peru (esqueleto completo); MPEG O-3953, Amazonas, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MPEG não-catalogado (número de campo JAP 598), Acre?, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MPEG não-catalogado (número de campo JAP 456), Acre?, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MZUSP não-catalogado (número de campo 215), Rondônia, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MZUSP não-catalogado (número de campo 790), Rondônia, Brasil (esqueleto parcial com crânio parcial; siringe C e D); MZUSP não-catalogado (número de campo 225), Rondônia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); INPA 879 (esqueleto parcial; siringe C); MHNT 4493, Rondônia, Brasil (esqueleto parcial).

Psilorhamphus guttatus – (esqueleto = 5; siringe = 4): MCP 2699, Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2045 [m], Paraná, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP não-catalogado, Paraná, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1720 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MHNT 4812 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto completo).

Merulaxis ater – (esqueleto = 9; siringe = 6): MCP 2001 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto parcial com crânio completo; siringe C e D); MCP 2002 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1864, São Paulo, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2209, São Paulo, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D); MCP não-catalogado, São Paulo, Brasil (esqueleto completo*; siringe C); MCP 1740 [m], Paraná, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MHNT 160 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto completo); MHNT 652 [f], São Paulo, Brasil (esqueleto completo); MHNT 1409 [f], São Paulo, Brasil (esqueleto parcial).

Merulaxis stresemanni – (esqueleto = 1; siringe = 1): MZUFV 1408 [m], Minas Gerais / Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C).

Eugralla paradoxa – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2398 [m], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D); MCP 2401 [f], Rio Negro, Argentina (esqueleto parcial; siringe C).

Myornis senilis – (esqueleto = 2; siringe = 1): LSUMZ 84015 [m], Amazonas, Peru (esqueleto completo); QCAZ 3724, Pichincha, Equador (esqueleto completo*; siringe C e D).

Eleoscytalopus indigoticus – (esqueleto = 15; siringe = 23): MCP 1728 [m], Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1730 [m], Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1859, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1860, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1861, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1862, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1863, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2331, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 2332, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1721, Rio de Janeiro, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2044, São Paulo, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1731, Paraná, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 2198, Paraná, Brasil (siringe C); MCP 2199, Paraná, Brasil (siringe C e D); MCP 2201, Paraná, Brasil (esqueleto parcial com crânio completo; siringe C); MCP 2202, Paraná, Brasil (siringe C); MCP 2468, Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MCP 2200, Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2469, Santa Catarina, Brasil (siringe C); MCP 2575, Paraná, Brasil (siringe C); MCP 2573, Paraná, Brasil (siringe C); MCP 2572, Paraná, Brasil (siringe C); MCP 2574, Paraná, Brasil (siringe C).

Eleoscytalopus psychopompus – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 1722 [m], Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1734 [m], Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C).

Scytalopus magellanicus – (esqueleto = 2; siringe = 1): MCP 2399 [m], Rio Negro, Argentina (esqueleto completo*; siringe C e D); KUNHM 83575 [m], Llanquihue, Chile (esqueleto completo).

Scytalopus macropus – (esqueleto = 1; siringe = 1): LSUMZ 120723, Huánuco, Peru (exemplar completo em álcool; siringe C e D).

Scytalopus femoralis – (esqueleto = 1; siringe = 1): LSUMZ 107640, Pasco, Peru (exemplar completo em álcool; siringe C e D).

Scytalopus **sp.** – (esqueleto = 1; siringe = 1): LSUMZ 89465, Amazonas, Peru (exemplar completo em álcool; siringe C e D).

Scytalopus spillmanni – (esqueleto = 1; siringe = 1): QCAZ 3536, Imbabura, Equador (esqueleto completo*; siringe C e D).

Scytalopus latrans – (esqueleto = 1; siringe = 1): QCAZ 3535, Napo, Equador (esqueleto completo*; siringe C e D).

Scytalopus meridanus – (esqueleto = 2; siringe = 1): COP não-catalogado (número de campo JEM 203), Venezuela (esqueleto completo*); COP não-catalogado (número de campo JM 205), Venezuela (esqueleto parcial com crânio parcial; siringe C).

Scytalopus iraiensis – (esqueleto = 3; siringe = 2): MCP 958 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2224, Paraná, Brasil (esqueleto parcial com crânio completo); MCP 2046 [m], Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial; siringe C).

Scytalopus speluncae – (esqueleto = 8; siringe = 8): MCP 2433, Santa Catarina, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2430, Santa Catarina, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2429, Santa Catarina, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1169 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 987 [f], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1176, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 2225, Paraná, Brasil (esqueleto parcial com crânio completo; siringe C).

Scytalopus pachecoi – (esqueleto = 9; siringe = 9): MCP 962 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 949, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 959 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 977 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 976 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1075 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1040 [m], Rio Grande do Sul, Brasil
(esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 1174, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP 1188 [m], Santa Catarina, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D). *Acropternis orthonyx* – (esqueleto = 2; siringe = 2): QCAZ 3723 [m], Pichincha, Equador (esqueleto completo*; siringe C e D); COP não-catalogado [f] (número de campo AMC 1246), Táchira, Venezuela (esqueleto completo*; siringe C).

Adicionalmente, foram examinados alguns exemplares por meio de fotografias detalhadas. O único esqueleto conhecido de *Pteroptochos castaneus*, exemplar AMNH 24361 [m] (mesmo indivíduo do qual a siringe AMNH 11694, examinada neste estudo, foi extraída) não pôde ser enviado por empréstimo. Contudo, o exame desse esqueleto (completo) foi efetuado por meio de várias fotografias de alta resolução, incluindo vistas detalhadas de diversas partes do crânio. Outros exemplares examinados por meio de fotografias foram os seguintes: *Pteroptochos tarnii* – AMNH 24348 [m] (esqueleto completo; mesmo indivíduo que a siringe AMNH 11693); KUNHM 78802, Chubut, Argentina (esqueleto completo). *Scelorchilus rubecula* – AMNH 23962 (esqueleto completo; mesmo indivíduo que a siringe AMNH 11692); KUNHM 83498 [m], Llanquihue, Chile (esqueleto completo); KUNHM 83499 [m], Llanquihue, Chile (esqueleto completo). *Acropternis orthonyx* – LSUMZ 88163 [m], Amazonas, Peru (esqueleto parcial). *Myornis senilis* – LSUMZ 88108 [f], Amazonas, Peru (esqueleto parcial). *Eugralla paradoxa* – AMNH 24358, Región IX, Chile (esqueleto parcial); KUNHM 83474 [m], Llanquihue, Chile (esqueleto completo).

2.6.2 Grupo externo

THAMNOPHILIDAE

Mackenziaena severa – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2553 [m], Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2505 [m], Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D).

Myrmotherula unicolor – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2506 [f], Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MCP não-catalogado [m], Paraná, Brasil (esqueleto parcial; siringe C).

Sclateria naevia – (esqueleto = 1; siringe = 1): MCP 2508, Rondônia, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D).

CONOPOPHAGIDAE

Conopophaga lineata – (esqueleto = 6; siringe = 4): MCP 2490, Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MCP – 2633, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 1521, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MCP não-catalogado, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C); MHNT 1077, São Paulo, Brasil (esqueleto completo); MHNT 1117, São Paulo, Brasil (esqueleto completo).

GRALLARIIDAE

Grallaria varia – (esqueleto = 3; siringe = 1): MCP 2210 [m], São Paulo, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D); MHNT 772, São Paulo, Brasil (esqueleto completo); MHNT 1079, São Paulo, Brasil (esqueleto completo).

Hylopezus macularius – (esqueleto = 2; siringe = 2): MPEG A-6921, Maranhão, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MPEG A-7243, Pará, Brasil (esqueleto completo; siringe C).

Hylopezus ochroleucus – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2036, Minas Gerais, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2567, Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D).

MELANOPAREIIDAE

Melanopareia torquata – (esqueleto = 5; siringe = 5): MCP 2271, Minas Gerais, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2329, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial com crânio parcial; siringe C); MCP 2588, Bahia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MCP 2330, Minas Gerais, Brasil (esqueleto parcial com crânio parcial; siringe C e D); MPEG não-catalogado (número de campo MAR 337), Amazonas, Brasil (esqueleto completo, crânio parcialmente destruído; siringe C).

FORMICARIIDAE

Formicarius colma – (esqueleto = 3; siringe = 3): MCP 2478, Rondônia, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D); MPEG A-7115, Rondônia, Brasil (esqueleto completo; siringe C); MCP 2467, Paraná, Brasil (esqueleto completo; siringe C).

SCLERURIDAE

Geositta cunicularia – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2632, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D); MCP 1873, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto parcial; siringe C).

DENDROCOLAPTIDAE

Sittasomus griseicapillus – (esqueleto = 2; siringe = 1): MCP 1949, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo; siringe C e D); MCP 2646, Santa Catarina, Brasil (esqueleto completo).

Dendrocolaptes platyrostris – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 2602, Santa Catarina, Brasil (esqueleto completo*; siringe C); MCP 2601, Santa Catarina, Brasil (esqueleto parcial; siringe C e D).

FURNARIIDAE

Furnarius rufus – (esqueleto = 3; siringe = 3): MCP 1629, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*); MCP 2634, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C); MCP 1058, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C e D); MCP 708, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*); MCP 1803, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*); MCP 1803, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*); MCP 1054, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C).

Phacellodomus striaticollis – (esqueleto = 1; siringe = 1): MCP 2639, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D).

Cranioleuca sulphurifera – (esqueleto = 2; siringe = 1): MCP 775, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D); MCP 1874, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo).

Syndactyla rufosuperciliata – (esqueleto = 2; siringe = 2): MCP 596 [f], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*; siringe C e D); MCP 1385, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*; siringe C).

TYRANNIDAE

Pitangus sulphuratus – (esqueleto = 2; siringe = 3): MCP 2288 [m], Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo); MCP 1677, Rio Grande do Sul, Brasil (esqueleto completo*); MCP 1073, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C e D); MCP 2636, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C); MCP 614, Rio Grande do Sul, Brasil (siringe C).

3 RESULTADOS

3.1 Análise de caracteres

A seguir são apresentados os 88 caracteres utilizados no presente estudo e a distribuição de seus estados nos táxons examinados. Os caracteres estão arranjados conforme os dois grandes sistemas ou complexos anatômicos considerados neste estudo: 1 – Caracteres osteológicos (caracteres 1 a 60) e; 2 – Caracteres siringeais (caracteres 61 a 88). Os caracteres osteológicos estão agrupados em dois subconjuntos, a saber: 1 – caracteres do crânio (1–39) e; 2 – caracteres do pós-crânio (40–60). Os caracteres siringeais estão agrupados, igualmente, em dois subconjuntos, a saber: 1 – elementos de sustentação (61–80) e; 2 – musculatura (81–88). Uma vez que a variação estrutural da siringe em Furnariides é relativamente pouco conhecida e ilustrada, apresenta-se no Apêndice ilustrações das siringes de quase todos os terminais.

A forma de apresentação dos caracteres procurou seguir a estruturação lógica recomendada por Sereno (2007): no enunciado inicial (i.e., o "título" do caráter) a(s) primeira(s) palavra(s) corresponde(m) ao(s) termo(s) localizador(es), ou seja, o nome ou conjunto de nomes de estruturas que permitem localizar / circunscrever inequivocamente o caráter pertinente, enquanto o(s) último(s) termo(s) corresponde(m) à variável, ou seja, o aspecto que varia (e.g., comprimento, forma etc...). Contudo, os demais componentes do enunciado geral do caráter (qualificador da variável e os estados do caráter) são descritos juntamente com a distribuição de seus estados nos táxons estudados, e não de forma suscinta.

Faz-se referência aos autores que identificaram previamente cada caráter em representantes da infraordem Furnariides, mas não em grupos não diretamente relacionados. Por exemplo, a presença ou ausência de abertura na fossa pneumática do úmero, identificada primeiramente em Furnariides no presente estudo, é mencionada para outros grupos de aves, como fringilídeos (James, 2004) e anatídeos (Livezey, 1986), mas os trabalhos que fazem essas menções não são referendados no texto aqui apresentado sobre o caráter, assumindo-se que sua ocorrência em grupos tão diversos é resultado de homoplasia. Salienta-se que entre os trabalhos mencionados na descrição dos caracteres apenas aqueles de Gonzaga (2001), Tonni e Noriega (2001) e Claramunt e Rinderknecht (2005) envolveram análises cladísticas de caracteres morfológicos com enfoque em grupos da infraordem Furnariides.

3.1.1 Caracteres osteológicos

a) Crânio

Caráter 1. Pré-maxilar, rostro, comprimento. Na maioria dos Rhinocryptidae e em Melanopareiidae, o rostro pré-maxilar é curto, sendo seu comprimento igual ou levemente mais curto que o da barra ventral do pré-maxilar (estado 1) (**Figura 6A**). Em *Liosceles* e *Psilorhamphus* (Rhinocryptidae), nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o rostro é longo, sendo seu comprimento nitidamente mais longo que o da barra ventral do pré-maxilar (estado 0) (**Figura 6B**). Nesse caráter, a medida do rostro foi tomada como sendo a distância entre sua extremidade distal e a margem anterior da abertura nasal, e a medida da barra ventral como sendo a distância entre a margem anterior da abertura nasal e a margem caudal do processo maxilar do nasal, junto à barra.



Figura 6. A. Vista lateral parcial do crânio de *Scelorchilus rubecula* (MCP 2400), mostrando um rostro pré-maxilar (R) curto (estado 1). B. Vista lateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), ilustrando um rostro pré-maxilar (R) longo (estado 0). Escala: 1 cm.

Caráter 2. Pré-maxilar, processo nasal (barra dorsal), forma. Em *Liosceles, Eleoscytalopus, Scytalopus speluncae, S. pachecoi, S. meridanus, S. spillmanni* e *S. latrans* (Rhinocryptidae), o processo nasal do pré-maxilar é arqueado (estado 1) (**Figura 7B**). Em *Phacellodomus* (Furnariidae), *Merulaxis, Eugralla* e *Myornis* (Rhinocryptidae), o processo nasal do pré-maxilar é arqueado de modo acentuado (estado 2) (**Figura 7C**). Em *Acropternis* (Rhinocryptidae), o processo nasal do pré-maxilar é angulado (estado 3) (**Figura 7D**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae) não ocorre arqueamento no processo nasal do pré-maxilar (estado 0) (**Figura 7A**). Feduccia e Olson (1982) descreveram o arqueameto do culmen em alguns gêneros de Rhinocryptidae,

chamando a atenção para o fato dessa condição não ter sido notada em outros Passeriformes, exceto no gênero de oscines australiano *Atrichornis* (Atrichornithidae).



Figura 7. A. Vista lateral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), ilustrando um processo nasal (N) não-arqueado (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2201), mostrando um processo nasal (N) pouco arqueado (estado 1). C. Vista lateral parcial do crânio de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), mostrando um processo nasal (N) fortemente arqueado (estado 2). D. Vista lateral parcial do crânio de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando um processo nasal (N) angulado (estado 3). Escala: 1 cm.

Caráter 3. Pré-maxilar, processo nasal (mesorrino), largura. Na maioria dos Rhinocryptidae, em Scleruridae, *Sittasomus* (Dendrocolaptidae) e Melanopareiidae, o mesorrino é estreito, sendo mais estreito que a porção rostral do conjunto formado pela barra ventral da prémaxila e o processo maxilar do palatino (estado 1) (**Figura 8B**). Em *Liosceles, Eugralla*, *Pteroptochos* e *Acropternis* (Rhinocryptidae), nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o mesorrino é largo, sendo mais largo que a porção rostral do conjunto formado pela barra ventral da pré-maxila e o processo maxilar do palatino (estado 0) (**Figura 8A**).



Figura 8. A. Vista dorsal parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando o mesorrino (M) largo (estado 0). B. Vista dorsal parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), ilustrando um mesorrino (M) estreito (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 4. Maxila, pneumatização. Em *Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla, Myornis, Scytalopus, Pteroptochos* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae) e em Melanopareiidae, a maxila não apresenta pneumatização na barra ventral, sendo esta última uma lâmina relativamente fina, em grande parte maciça (estado 1) (**Figura 9B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a maxila é totalmente pneumatizada, apresentando numerosas trabéculas ósseas entre as paredes do osso (estado 0) (**Figura 9A**).



Figura 9. A. Vista lateral parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando a barra ventral da maxila (M) espessa (pneumatizada) (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando a barra ventral da maxila (M) achatada (não-pneumatizada) (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 5. Septo nasal, ossificação. Em *Syndactyla*, *Phacellodomus* e *Cranioleuca* (Furnariidae), e em *Pitangus* (Tyrannidae), o septo nasal é, em grande parte, ossificado (estado 1) (**Figura 10B**). Nos demais Furnariides examinados o septo nasal é escassamente ossificado, apresentando uma pequena crista ao longo do lado inferior da barra dorsal (estado 0) (**Figura 10A**). De acordo com Claramunt e Rinderknecht (2005; caráter 9), septo nasal extensamente ossificado ocorre em vários gêneros de Furnariidae e Dendrocolaptidae.



Figura 10. A. Vista lateral parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), na qual se nota a ausência de septo nasal (S) ossificado (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de

Phacellodomus striaticollis (MCP 2639), mostrando o septo nasal (S) ossificado (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 6. Septo nasal, lâmina recorrente, tamanho. Em Furnariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Rhinocryptidae, Conopophagidae e *Pitangus* (Tyrannidae), a lâmina recorrente do septo nasal é alongada (em vista ventral, mais longa do que larga) (estado 0) (**Figura 11B**). Nos demais Furnariides examinados a lâmina é curta (em vista ventral, mais larga do que longa) (estado 1) (**Figura 11A**). A "lâmina recorrente" é a extremidade distal do septo nasal, o qual se curva ventralmente e então caudalmente, formando a parede anterior da cavidade nasal; em vista ventral ela aparece como uma peça triangular apontando caudalmente (Claramunt e Rinderknecht, 2005; caráter 10).



Figura 11. A. Vista ventral do rostro de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando uma lâmina recorrente (L) curta (estado 0). B. Vista ventral do rostro de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando uma lâmina recorrente (L) longa (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 7. Parede alinasal, ossificação. Em Thamnophilidae e Conopophagidae, a parede nasal externa está ossificada em quase toda a sua extensão, deixando duas aberturas pequenas, uma anterior e outra caudal (estado 1) (**Figura 12B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a parede alinasal não é ossificada (estado 0) (**Figura 12A**). O estado 1 desse caráter representa a condição "anfirrinal" descrita por Ihering (1915), na qual a ossificação das cartilagens alinasais produz a lâmina óssea que cobre a porção caudal da abertura nasal (Claramunt e Rinderknecht, 2005). A condição anfirinal é característica dos Thamnophilidae e Conopophagidae, mas ocorre também em vários gêneros de Tyrannidae e em alguns Dendrocolaptidae (Feduccia, 1967; Claramunt e Rinderknecht, 2005, caracteres 11 e 12).



Figura 12. A. Vista laterodorsal do crânio de *Merulaxis ater* (MCP, não-catalogado), mostrando a abertura nasal (N) sem cobertura (estado 0). B. Vista laterodorsal do crânio de *Sclateria naevia* (MCP 2508), mostrando uma abertura nasal (N) diminuta e a parede alinasal ossificada (estado 1). Escala: 2 cm.

Caráter 8. Narina, margem caudal, extensão. Em Scleruridae, *Sittasomus* (Dendrocolaptidae) e Furnariidae, a margem caudal das narinas é claramente dorsal ao nível do cúlmen (estado 1) (**Figura 13B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a margem caudal das narinas é claramente ventral em relação ao nível do cúlmen (estado 0) (**Figura 13A**). Ver Tonni e Noriega (2001, caráter 12) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 13), que comparam a posição da margem caudal das narinas com a posição da charneira craniofacial.



Figura 13. A. Vista frontal do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando a margem caudal das narinas (N) em posição ventral ao nível do cúlmen (estado 0). B. Vista frontal do crânio de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando a margem caudal das narinas (N) em posição dorsal ao nível do cúlmen (estado 1). Escala: 2 cm.

Caráter 9. Nasal, processo pré-maxilar, borda lateral, forma. Nos Furnariidae examinados, a margem lateral do processo pré-maxilar dos nasais é convexa (estado 1) (**Figura 14B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a margem lateral do processo pré-maxilar dos nasais é côncava (estado 0) (**Figura 14A**). O processo pré-maxilar dos

nasais com margem lateral convexa ocorre em vários gêneros de Furnariidae e em alguns Dendrocolaptidae e Scleruridae (Claramunt e Rinderknecht, 2005, caráter 14).



Figura 14. A. Vista dorsal parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando a margem lateral do processo pré-maxilar dos nasais (N) côncava (estado 0). B. Vista dorsal parcial do crânio de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando a margem lateral do processo pré-maxilar dos nasais (N) convexa (estado 1). Escala: 2 cm.

Caráter 10. Maxilopalatino, forma. Em *Teledromas* e *Rhinocrypta* (Rhinocryptidae), o maxilopalatino é composto por uma porção rostral (ou haste) estreita e por uma porção caudal (ou placa) expandida (estado 1) (**Figura 15B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a haste do maxilopalatino é larga, não contrastando com a largura da placa (estado 0) (**Figura 15A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caracteres 15 e 16), que consideram a largura da haste e da placa separadamente, como distintos caracteres.



Figura 15. A. Vista ventral parcial do crânio de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), mostrando um maxilopalatino (M) com haste larga (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Teledromas fuscus* (MCP 2396), mostrando um maxilopalatino (M) com haste estreita e uma lâmina larga (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 11. Processo transpalatino, comprimento. Em *Eugralla, Myornis, Scytalopus, Pteroptochos, Rhinocrypta, Teledromas* e *Acropternis* (Rhinocryptidae), Melanopareiidae, *Phacellodomus* (Furnariidae), *Sittasomus* (Dendrocolaptidae), Scleruridae, Formicariidae e em *Pitangus* (Tyrannidae), o processo transpalatino é curto, sendo menor que a largura da lâmina palatina (estado 0) (**Figura 16C**). Em *Psilorhamphus, Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), Conopophagidae, *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), *Syndactyla, Cranioleuca* e *Furnarius* (Furnariidae) e em *Sclateria* (Thamnophilidae), o processo transpalatino é moderadamente alongado, seu comprimento sendo aproximadamente igual à largura da lâmina palatina (estado 1) (**Figura 16B**). Em *Liosceles* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae) e em *Grallaria* (Grallariidae), o processo transpalatino é longo, seu comprimento sendo nitidamente maior que a largura da lâmina palatina (estado 2) (**Figura 16A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 19).



Figura 16. A. Vista ventral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), ilustrando um processo transpalatino (T) longo (estado 2). B. Vista ventral parcial do crânio de *Merulaxis ater* (MCP 2001), ilustrando um processo transpalatino (T) moderadamente alongado (estado 1). C. Vista ventral parcial do crânio de *Teledromas fuscus* (MCP 2396), ilustrando um processo transpalatino (T) curto (estado 0). Escala: 1 cm.

Caráter 12. Barra jugal, forma. Em *Eugralla, Pteroptochos, Scelorchilus, Rhinocrypta, Teledromas* e *Acropternis* (Rhinocryptidae), Grallariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae, *Myrmotherula* e *Mackenziaena* (Thamnophilidae) e em *Pitangus* (Tyrannidae), a barra jugal é reta ou levemente arqueada (estado 0) (**Figura 17A**). Em *Liosceles, Psilorhamphus, Merulaxis, Eleoscytalopus, Scytalopus* e *Myornis* (Rhinocryptidae), Formicariidae, Conopophagidae, Melanopareiidae e *Sclateria* (Thamnophilidae), a barra jugal é claramente sinusoidal (estado 1) (**Figura 17B**).



Figura 17. A. Vista lateral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando a barra jugal (J) reta (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2201), mostrando a barra jugal (J) sinusoidal (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 13. Barra jugal, margem lateral. Em *Scytalopus* (Rhinocryptidae), a margem da porção rostral da barra jugal apresenta um alargamento lateral, causando uma emarginação nítida da barra em vista ventral ou dorsal (estado 1) (**Figura 18B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae) não ocorre esse alargamento (estado 0) (**Figura 18A**).



Figura 18. A. Vista ventral parcial do crânio de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), ilustrando uma barra jugal (J) sem alargamento lateral (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Scytalopus spillmanni* (QCAZ 3536), mostrando a barra jugal (J) com um alargamento lateral (estado 1). Escala: 1cm.

Caráter 14. Vômer, composição. Em Rhinocryptidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae e Scleruridae, os turbinais alinasais são ossificados e fusionados à extremidade rostral do vômer, formando um osso em forma de forquilha ou vômer composto (estado 1) (**Figura 19B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), os turbinais alinasais são cartilaginosos ou, se ossificados, não são fusionados ao vômer (estado 0) (**Figura 19A**). Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 21) encontraram vômer composto

em vários gêneros de Furnariidae e nos dois gêneros de Rhinocryptidae por eles examinados.



Figura 19. A. Vista laterodorsal parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando a extremidade do vômer truncada (T), sem a presença de turbinais alinasais fusionados (estado 0). B. Vista laterodorsal parcial do crânio de *Merulaxis ater* (MCP não-catalogado), mostrando turbinais alinasais (T) ossificados e fusionados ao vômer (estado 1). Sem escala.

Caráter 15. Vômer composto, largura da bifurcação. Em *Teledromas* e *Rhinocrypta* (Rhinocryptidae), os dois ramos (turbinais alinasais) do vômer composto estão nitidamente afastados caudalmente e mais próximos distalmente (estado 1) (**Figura 20B**). Nos demais Furnariides examinados que apresentam vômer composto os ramos (ou turbinais alinasais) são paralelos, não se aproximando distalmente (estado 0) (**Figura 20A**). Não aplicável aos Furnariides que não apresentam vômer composto e à *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 20. A. Vista dorsal parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando turbinais alinasais (T) com disposição paralela (estado 0). B. Vista dorsal parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando turbinais alinasais (T) convergindo distalmente (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 16. Vômer composto, turbinais alinasais, configuração. Em *Teledromas* e *Rhinocrypta* (Rhinocryptidae), os turbinais alinasais têm sua metade distal torcida dorsalmente, formando uma crista (ou anteparo) lateral (estado 1) (**Figura 21B**). Nos

demais Furnariides examinados que apresentam vômer composto os turbinais alinasais não apresentam torção (estado 0) (**Figura 21A**). Não aplicável aos Furnariides que não apresentam vômer composto e à *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 21. A. Vista laterodorsal parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando o turbinal alinasal (T) sem torção (estado 0). B. Vista laterodorsal parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando um turbinal alinasal (T) com torção (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 17. Quadrado, processo mandibular, côndilo lateral, forma. Em *Teledromas* e *Rhinocrypta* (Rhinocryptidae), o côndilo lateral do processo mandibular do quadrado é largo, sendo nitidamente mais largo que a extremidade caudal da barra jugal, com a qual o côndilo se articula (estado 1) (**Figura 22B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o côndilo lateral é estreito, não contrastando em largura em relação à extremidade caudal da barra jugal (estado 0) (**Figura 22A**).



Figura 22. A. Vista ventral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando o côndilo lateral do quadrado (C) estreito (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando o côndilo lateral do quadrado (C) largo (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 18. Ectetmóide, porção dorsal, extensão. Em *Pteroptochos* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae), o ectetmóide estende-se, em sentido dorsal, acima do nível do cúlmen

(estado 1) (**Figura 23B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a margem dorsal do ectetmóide está ao nível do cúlmen ou abaixo (estado 0) (**Figura 23A**).



Figura 23. A. Vista lateral parcial do crânio de *Merulaxis ater* (MCP 2001), ilustrando um ectetmóide (E) com margem dorsal ao nível do cúlmen (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando o ectetmóide (E) estendendo-se acima do nível do cúlmen (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 19. Ectetmóide, constituição. Em Rhinocryptidae, o ectetmóide é composto por uma parede única, extremamente fina e não pneumatizada, exceto em pontos localizados onde há um ligeiro espessamento da lâmina (estado 1) (**Figura 24A**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o ectetmóide é composto por duas paredes, entre as quais todo o espaço é pneumatizado (estado 0) (**Figura 24B**).



Figura 24. A. Vista lateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando o ectetmóide (E) extremamente fino, constituído por uma parede única (estado 1). B. Vista lateral parcial do crânio de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), mostrando um ectetmóide (E) composto por duas paredes (estado 0). Escala: 0,5 cm.

Caráter 20. Ectetmóide, processo ou projeção jugal, extremidade ventral, largura. Em Rhinocryptidae e Furnariidae, a projeção jugal do ectetmóide é estreita, sua largura sendo menor que a distância entre a margem lateral do palatino e a barra jugal (estado 1) (**Figura 25A**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a projeção é larga, sua largura sendo igual ou maior que a distância entre a margem lateral do palatino e a barra jugal (estado 0) (**Figura 25B**). Neste caráter, o lacrimal, fusionado ou não ao ectetmóide, é

considerado em conjunto com a projeção jugal deste último. Ver Ames *et al.* (1968) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 24).



Figura 25. A. Vista caudolateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando a projeção jugal do ectetmóide (E) estreita (estado 1). B. Vista caudolateral parcial do crânio de *Melanopareia torquata* (MCP 2271), mostrando a projeção jugal do ectetmóide (E) larga (estado 0). Escala: 0,5 cm.

Caráter 21. Ectetmóide e barra jugal, contato. Em Rhinocryptidae, Furnariidae, Scleruridae, Formicariidae e *Grallaria* (Grallariidae), a projeção jugal do ectetmóide não faz contato com a barra jugal (estado 1) (**Figura 26A**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a projeção jugal do ectetmóide está em contato com a barra jugal (estado 0) (**Figura 26B**). Neste caráter, o lacrimal, fusionado ou não ao ectetmóide, é considerado em conjunto com a projeção jugal deste último. Ames *et al.* (1968) ilustram o contato do ectetmóide / lacrimal com a barra jugal em Conopophagidae, Thamnophilidae e Tyrannidae.



Figura 26. A. Vista caudolateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), ilustrando uma projeção jugal do ectetmóide (E) sem contato com a barra jugal (estado 1). B. Vista caudolateral parcial do crânio de *Melanopareia torquata* (MCP 2271), ilustrando uma projeção jugal do ectetmóide (E) em contato com a barra jugal (estado 0). Escala: 0,5 cm.

Caráter 22. Ectetmóide, projeção rostral lateral. Em *Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), a face rostral do ectetmóide apresenta uma ampla aba lateral dirigida rostromedialmente (estado 1) (**Figura 27B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), esta aba está ausente (estado 0) (**Figura 27A**).



Figura 27. A. Vista laterofrontal parcial do crânio de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando o ectetmóide (E) sem projeção rostral lateral (estado 0). B. Vista ventral do ectetmóide de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), ilustrando a presença de uma projeção lateral (E) na face rostral do osso (estado 1). Sem escala.

Caráter 23. Ectetmóide, projeção rostral medial. Em *Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), a face rostral do ectetmóide apresenta, junto ao rostro paraesfenóide, uma ampla aba dirigida rostralmente (estado 1) (**Figura 28B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), esta aba está ausente (estado 0) (**Figura 28A**).



Figura 28. A. Vista laterofrontal parcial do crânio de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando o ectetmóide (E) sem projeção rostral medial (estado 0). B. Vista ventral da região do ectetmóide de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), ilustrando a presença de uma projeção medial (E) na face rostral do osso (estado 1). Sem escala.

Caráter 24. Ectetmóide, abertura medial. Em *Pteroptochos* e em *Scytalopus latrans* e *S.* sp. (Rhinocryptidae), há uma abertura semi-circular na metade dorsal do ectetmóide, junto ao rostro paraesfenóide (estado 1) (**Figura 29B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), esta abertura está ausente (estado 0) (**Figura 29A**).



Figura 29: A. Vista laterofrontal parcial do crânio de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando um ectetmóide (E) sem abertura medial (estado 0). B. Vista frontal (em perspectiva levemente ventral) do ectetmóide de *Pteroptochos tarnii* (KUNHM 83525), mostrando a presença de abertura medial (E) (estado 1). Sem escala.

Caráter 25. Ectetmóide, porção lateral, arqueamento. Em *Scytalopus* e *Psilorhamphus* (Rhinocryptidae), a porção lateral do ectetmóide está orientada em sentido perfeitamente rostral, configurando um forte arqueamento do osso (estado 1) (**Figura 30B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), não ocorre esta configuração (estado 0) (**Figura 30A**).



Figura 30. A. Vista dorsolateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), ilustrando um ectetmóide (E) sem arqueamento rostral (estado 0). B. Vista dorsolateral parcial do crânio de *Scytalopus spillmanni* (QCAZ 3536), mostrando o ectetmóide (E) com arqueamento em sentido rostral (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 26. Lacrimal, configuração. Em *Pitangus* (Tyrannidae), o lacrimal é um osso relativamente livre, apenas aderido (não fusionado) ao ectetmóide (estado 0) (**Figura 31A**). Em Rhinocryptidae, o lacrimal está parcialmente fusionado ao ectetmóide, havendo pontos de sutura discerníveis entre os dois ossos (estado 1) (**Figura 31B**). Nos demais Furnariides examinados, o lacrimal está totalmente fusionado ao ectetmóide, não apresentando sutura visível (estado 2) (**Figura 31C**). É bem conhecido que nos Furnariides o lacrimal está ausente ou totalmente incorporado (fusionado) ao ectetmóide, enquanto nos representantes da infraordem Tyrannides, assim como nos suboscines do Velho Mundo, o lacrimal está presente e não-fusionado ao ectetmóide (Ames *et al.*, 1968; Feduccia e Olson, 1982;

McKitrick, 1985; Prum e Lanyon, 1989). Contudo, Ames *et al.* (1968) e Feduccia e Olson (1982) chamaram a atenção para a condição presente em Rhinocryptidae, na qual o lacrimal está parcialmente fusionado ao ectetmóide, apresentando sutura discernível com este último e sugeriram que nos demais Furnariides o lacrimal não estaria ausente e sim completamente fusionado (i.e., sem sutura discernível) ao ectetmóide (ver ítem 3.2).



Figura 31. A. Vista laterofrontal parcial do crânio de *Pitangus sulphuratus* (MCP 2288), mostrando o lacrimal (L) aderido ao ectetmóide (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (KUNHM 78016), ilustrando um lacrimal (L) parcialmente fusionado ao ectetmóide (estado 1). C. Vista caudolateral parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), ilustrando a região do lacrimal (L) sem evidência de sutura com o ectetmóide (estado 2). Sem escala.

Caráter 27. Lacrimal, forma. Em *Pitangus* (Tyrannidae), o lacrimal é um osso alongado (ultrapassando a extremidade ventral da projeção jugal do ectetmóide) e roliço, dorsalmente estreito e ventralmente amplo (estado 0) (**Figura 32A**). Em *Rhinocrypta, Teledromas, Acropternis, Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), o lacrimal é uma peça roliça, ampla dorsalmente e mais estreita ventralmente, avançando ao longo da projeção jugal do ectetmóide mas não ultrapassando sua extremidade ventral (estado 1) (**Figura 32B**). Em *Liosceles, Eleoscytalopus* e *Merulaxis* (Rhinocryptidae) o lacrimal é roliço e amplo apenas dorsalmente, deixando de ser discernível do ectetmóide antes de atingir a metade ventral deste último (estado 2) (**Figura 32C**). Em *Psilorhamphus, Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), o lacrimal é vestigial, sendo comprimido lateralmente (não-roliço) e curto (estado 3) (**Figura 32D**). Inaplicável aos demais Furnariides examinados, uma vez que o lacrimal está completamente fusionado ao ectetmóide, não permitindo uma apreciação de sua forma.



Figura 32. A. Vista caudolateral parcial do crânio de *Pitangus sulphuratus* (MCP 2288), mostrando o lacrimal (L) estreito dorsalmente e largo ventralmente, alcançando a barra jugal (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (KUNHM 78016), ilustrando um lacrimal (L) roliço, mais largo dorsalmente que ventralmente, avançando ao longo da projeção jugal do ectetmóide mas sem ultrapassar sua extremidade ventral (estado 1). C. Vista lateral parcial do crânio de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2201), mostrando o lacrimal (L, aspecto medial) roliço apenas em sua porção dorsal (estado 2). D. Vista lateral parcial do crânio de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), mostrando um lacrimal (L, aspecto medial) vestigial (estado 3). Sem escala.

Caráter 28. Lacrimal, superfície rostral, forame. Em *Pitangus* (Tyrannidae) e em *Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), o lacrimal apresenta um forame conspícuo em sua face rostral (estado 0) (**Figura 33A**). Os demais Furnariides examinados não apresentam forame rostral no lacrimal (estado 1) (**Figura 33B**). Embora entre os Furnariides examinados apenas Rhinocryptidae tenha lacrimal discernível em relação ao ectetmóide, esse caráter foi considerado para toda a infraordem, considerando-se a hipótese de que o primeiro está presente e completamente fusionado ao segundo.



Figura 33. A. Vista frontal parcial do crânio de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), ilustrando um lacrimal com forame rostral (L) (estado 0). B. Vista frontal parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando o lacrimal (L) sem forame rostral (estado 1). Sem escala.

Caráter 29. Septo interorbital, constituição. Em *Pitangus* (Tyrannidae) e *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), o septo interorbital é constituído por uma parede em quase toda a extensão da órbita e uma viga ossificada curta na extremidade caudal (estado 0) (**Figura 34A**). Em Scleruridae, *Sittasomus* (Dendrocolaptidae), *Syndactyla* e *Furnarius* (Furnariidae), o septo interorbital é constituído por uma parede na metade rostral e por uma

viga óssea na metade caudal (estado 1) (Figura 34B). Em Liosceles, Psilorhamphus, Acropternis, Rhinocrypta e Teledromas (Rhinocryptidae), Grallariidae, Formicariidae, Conopophagidae, Phacellodomus e Cranioleuca (Furnariidae), Melanopareiidae e em Thamnophilidae, o septo interorbital é constituído por uma parede curta rostral (cobrindo entre um terço e um quarto da órbita) e por uma longa viga óssea no restante do espaço interorbital (estado 2) (Figura 34C). Em Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla, Myornis, Scytalopus, Pteroptochos e Scelorchilus (Rhinocryptidae), o septo interorbital é constituído por uma parede curta rostral (cobrindo cerca de um quarto da órbita), havendo apenas vestígios de uma viga óssea no restante do espaço interorbital (estado 3) (Figura 34D). Feduccia e Olson (1982) consideraram o septo interorbital dos Rhinocryptidae "quase completamente não-ossificado", posteriormente adicionando que essa condição é distintiva e que alcança seu extremo em Pteroptochos. Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caracteres 25 e 26) que consideraram em sua análise as fenestras deixadas pelo septo interorbital e não a configuração do septo em si.



Figura 34. A. Vista lateral parcial do crânio de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), ilustrando um septo interorbital (S) constituído por uma extensa parede que cobre quase toda a órbita (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Geositta cunicularia* (MCP 2632), ilustrando um septo interorbital (S) constituído por uma parede na metade rostral e por uma viga óssea na metade caudal (estado 1). C. Vista lateral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), ilustrando um septo interorbital (S) formado por uma parede rostral curta e uma longa viga óssea no restante do espaço interorbital (estado 2). D. Vista lateral parcial do crânio de *Scelorchilus rubecula* (MCP 2400), mostrando apenas vestígios de viga óssea (S) no septo interorbital e uma parde rostral curta (estado 3). Escala: 1 cm.

Caráter 30. Frontal, arestas frontais. Em *Pitangus* (Tyrannidae) e *Sittasomus* (Dendrocolaptidae), o frontal apresenta uma aresta nítida ao longo de sua linha mediana (estado 0) (**Figura 35A**). Os demais Furnariides examinados não apresentam aresta frontal (estado 1) (**Figura 35B**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 28).



Figura 35. A. Vista dorsal parcial do crânio de *Sittasomus griseicapillus* (MCP 2646), ilustrando a presença de uma aresta frontal (F) (estado 0). B. Vista dorsal parcial do crânio de *Furnarius rufus* (MCP 1629), ilustrando um frontal (F) sem aresta (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 31. Região dos ossos parietal e frontal, pneumatização. Na maioria dos Rhinocryptidae e em *Phacellodomus* e *Cranioleuca* (Furnariidae), praticamente toda a porção do crânio dorsal à fossa temporal (i.e., região correspondente ao osso parietal) e partes ou a totalidade do frontal não são pneumatizadas, sendo constituídas por uma parede fina semi-transparente (estado 1) (**Figura 36B**). Em *Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), todo o parietal e o frontal são pneumatizados (estado 0) (**Figura 36A**). Feduccia e Olson (1982) observaram que vários gêneros de Rhinocryptidae possuem o parietal escassamente ossificado, estando essa condição ausente em *Rhinocrypta*. Sick (1960) observou a condição não-pneumatizada em *Merulaxis ater*, mencionando que o crânio de um exemplar seria parcialmente cartilaginoso. Da mesma maneira, Krabbe e Schulenberg (1997) chamaram a atenção para o fato do crânio não ser ossificado nos representantes de *Scytalopus*.



Figura 36. A. Vista caudal do crânio de *Pitangus sulphuratus* (MCP 2288; crânio transversalmente quebrado na região do parietal), mostrando um parietal (P) pneumatizado (estado 0). B. Vista caudal do crânio de *Merulaxis ater* (MCP 2209; crânio transversalmente quebrado na região do parietal), mostrando um parietal (P) formado por uma parede fina, não-pneumatizada (estado 1). Escala: 0, 5 cm.

Caráter 32. Processo pós-orbital, configuração. Em *Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), Scleruridae e Melanopareiidae, o processo pós-orbital é longo e está fusionado ao processo zigomático (estado 1) (**Figura 37B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o processo pós-orbital é curto, não alcançando o processo zigomático (estado 0) (**Figura 37A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 31).



Figura 37. A. Vista lateral parcial do crânio de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando um processo pós-orbital (PO) curto, sem fusão como o processo zigomático (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Teledromas fuscus* (MCP 2396), mostrando o processo pós-orbital (PO) longo e fusionado ao processo zigomático (estado 1). Escala 1 cm.

Caráter 33. Processo zigomático, margem ventral, configuração. Em Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis, Rhinocrypta, Teledromas, Myornis, Eugralla, Scytalopus spillmanni, S. latrans, S. femoralis, S. pachecoi e S. magellanicus (Rhinocryptidae), o processo zigomático apresenta em sua face ventral uma lâmina fina e destacada, projetada em sentido ventromedial (estado 2) (Figura 38C). Em Liosceles, Psilophamphus, Merulaxis, Eleoscytalopus, Scytalopus speluncae, S. macropus e S. sp. (Rhinocryptidae), Phacellodomus (Furnariidae) e Formicariidae, o processo zigomático apresenta em sua face ventral uma crista baixa (estado 1) (Figura 38B). Em Pitangus (Tyrannidae), Grallariidae, Conopophagidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae (à exceção de Phacellodomus), Melanopareiidae e em Thamnophilidae, o processo zigomático não apresenta lâmina ou crista em sua superfície ventral (estado 0) (Figura 38A).



Figura 38. A. Vista lateral parcial do crânio de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando o processo zigomático (Z) sem crista ou lâmina inferior (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Merulaxis ater* (MCP 2001), mostrando o processo zigomático (Z) com uma crista baixa na face ventral (estado 1). C. Vista lateral parcial do crânio de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), ilustrando a presença de uma lâmina (Z) na face ventral do processo zigomático (estado 2).

Caráter 34. Lâmina paraesfenoidal, margem rostral, configuração. Em Dendrocolaptidae e Furnariidae, o rostro paraesfenoidal apresenta uma pequena projeção em cada lado de sua margem rostral (estado 1) (**Figura 39B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), não ocorre esta estrutura (estado 0) (**Figura 39A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 33).



Figura 39. A. Vista ventral parcial do crânio de *Pteroptochos tarnii* (KUNHM 83525), mostrando uma lâmina paraesfenoidal (P) sem projeção (estado 0). B. Vista ventral parcial do crânio de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), ilustrando a presença de uma projeção (P) em cada lado da lâmina paraesfenoidal (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 35. Fossa temporal, comprimento. Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), a fossa temporal é curta, terminando na lateral do crânio, visto que a crista temporal inferior a interrompe por apresentar um desvio em sentido dorsal (estado 1) (**Figura 40B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a fossa temporal é longa, alcançando a parte traseira do crânio, quase chegando à proeminência cerebelar (estado 0) (**Figura 40A**).



Figura 40. A. Vista lateral parcial do crânio de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando uma fossa temporal (F) longa (estado 0). B. Vista lateral parcial do crânio de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), mostrando uma fossa temporal (F) curta (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 36. Processo paraoccipital, extremidade dorsal, configuração. Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), a extremidade dorsal do processo paraoccipital apresenta uma ponta saliente dirigida dorsalmente (estado 1) (**Figura 41B**). Os demais Furnariides examinados e *Pitangus* (Tyrannidae) apresentam a extremidade dorsal do processo paraoccipital plana ou, no máximo, com uma aresta pouco destacada (estado 0) (**Figura 41A**).



Figura 41. A. Vista caudal parcial do crânio de *Merulaxis ater* (MCP 2001), mostrando um processo paraoccipital (P) sem qualquer tipo de protuberância (estado 0). Vista caudal parcial do crânio de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), mostrando uma ponta saliente (P) na porção dorsal do processo paraoccipital (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 37. Mandíbula, margem lateral, extremidade caudal, configuração. Em *Liosceles* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), Formicariidae, Scleruridae e *Furnarius* (Furnariidae), a margem lateral da extremidade caudal da mandíbula apresenta uma protuberância pouco destacada, cujo comprimento é menor que a metade da largura da cótila lateral (estado 1) (**Figura 42B**). Na maioria dos Rhinocryptidae, a margem lateral da extremidade caudal da mandíbula apresenta uma protuberância bem desenvolvida, cujo comprimento é igual ou maior que a metade da largura da cótila lateral (estado 2) (**Figura 42C**). Os demais Furnariides examinados e *Pitangus* (Tyrannidae) não apresentam protuberância na margem lateral da extremidade caudal da mandíbula (estado 0) (**Figura 42A**).



Figura 42. A. Vista dorsal parcial da mandíbula de *Melanopareia torquata* (MCP 2271), mostrando a margem lateral da extremidade caudal (M) sem protuberância (estado 0). B. Vista dorsal parcial da mandíbula de *Liosceles thoracicus* (MPEG O-3953), mostrando a presença de uma protuberância pouco destacada (M) na margem lateral da extremidade caudal (estado 1). C. Vista dorsal parcial da mandíbula de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando uma protuberância bem desenvolvida (M) na margem lateral da extremidade caudal (estado 2). Escala: 0,5 cm.

Caráter 38. Mandíbula, processo medial, forame. À exceção de Rhinocryptidae, todos os Furnariides examinados e *Pitangus* (Tyrannidae) apresentam um forame na face dorsal do processo medial da mandíbula (estado 0) (**Figura 43A**). Em Rhinocryptidae não há forame no processo medial da mandíbula (estado 1) (**Figura 43B**). Feduccia e Olson (1982) observaram que na maioria dos Rhinocryptidae (a exceção foi *Melanopareia*, então atribuído à essa família) o processo medial da mandíbula carece de forame.



Figura 43. A. Vista dorsal parcial da mandíbula de *Grallaria varia* (MCP 2210), ilustrando a presença de um forame (F) no processo medial (estado 0). B. Vista dorsal parcial da maníbula de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando a ausência de forame no processo medial (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 39. Mandíbula, ramos mandibulares, pneumatização. Em Thamnophilidae, Melanopareiidae, Conopophagidae, Grallariidae e *Pitangus* (Tyrannidae), os ramos mandibulares apresentam pneumatização em toda a sua extensão (estado 0) (**Figura 44A**). Em Formicariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Rhinocryptidae, os ramos mandibulares apresentam pneumatização apenas na parte caudal (desde a área da fenestra mandibular até o extremo caudal da mandíbula) (estado 1) (**Figura 44B**).



Figura 44. A. Vista lateroventral parcial da mandíbula de *Mackenziaena severa* (MCP 2505), ilustrando um ramo mandibular (M) pneumatizado (estado 0). B. Vista lateroventral parcial da mandíbula de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando um ramo mandibular (M) em grande parte não-pneumatizado (estado 1). A condição pneumatizada pode ser visualizada na maior espessura de A, também se traduzindo num menor tamanho da fenestra mandibular. A condição não-pneumatizada pode ser observada em B pela pouca espessura da faixa central do ramo mandibular, bem como pelo tamanho maior da fenestra mandibular. Escala: 0,5 cm.

b) Pós-crânio

Caráter 40. Manúbrio, processos (bifurcação), comprimento. Em *Psilorhamphus, Merulaxis, Eleoscytalopus, Eugralla, Myornis, Scytalopus, Acropternis* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), os processos do manúbrio são curtos ou vestigiais, seu comprimento não sendo superior ao de sua largura na base (estado 1) (**Figura 45B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), os processos do manúbrio são alongados, com comprimento maior que sua largura na base (estado 0) (**Figura 45A**).



Figura 45. A. Vista ventral da porção cranial do esterno de *Liosceles thoracicus* (MPEG não-catalogado, n° de campo 598), mostrando processos bem desenvolvidos (M) no manúbrio (estado 0). B. Vista ventral da porção cranial do esterno de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando um manúbrio com processos (M) vestigiais (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 41. Esterno, margem caudal (Metasternum), configuração. Na maioria dos Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), cada lado do esterno apresenta apenas a incisão lateral (estado 0) (**Figura 46A**). Em Conopophagidae, cada lado do esterno apresenta uma incisão lateral e uma fenestra medial (estado 1) (**Figura 46B**). Em Rhinocryptidae e Melanopareiidae, cada lado do esterno apresenta, além da incisão lateral, uma incisão medial (estado 2) (**Figura 46C**). A presença de incisão medial no esterno (ou, se o esterno é considerado como um todo, de quatro incisões, forma mais comum de apresentação do caráter na literatura) é um caráter historicamente usado para definir a família Rhinocryptidae (ver revisão em Heimerdinger e Ames, 1967). A ocorrência dessa condição também é conhecida para algumas espécies de *Hylopezus*, para as duas de *Myrmothera* (Grallariidae) e para uma de *Pittasoma* (Conopophagidae), ocorrendo raramente em *Conopophaga* (Heimerdinger e Ames, 1967; Ames *et al.*, 1968; Lowery e O'Neill, 1969; Feduccia e Olson, 1982). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 37).



Figura 46. A. Vista ventral do esterno de *Formicarius colma* (MCP 2467), ilustrando a presença de uma incisão (I) lateral em cada lado (estado 0). B. Vista ventral do esterno de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), ilustrando a presença de uma fenestra medial (F) e de uma incisão lateral em cada lado (estado 1). C. Vista ventral do esterno de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando a presença de uma incisão medial (I) e de uma lateral em cada lado (estado 2). Escala: 1 cm.

Caráter 42. Clavículas, extremidade esternal, porção medial, configuração. Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), as clavículas não formam uma fúrcula como na grande maioria das aves, sendo reduzidas e não fusionadas medialmente, exceto em alguns indivíduos de *Scytalopus* nos quais, entretanto, a junção das clavículas se dá por tecido em grande parte cartilaginoso, não apresentando hipocleido (estado 1) (**Figura 47B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae) as clavículas formam uma

sólida fúrcula medialmente e apresentam hipocleido (estado 0) (**Figura 47A**). Feduccia e Olson (1982) descreveram a condição reduzida das clavículas para *Myornis* e *Scytalopus* sendo que, posteriormente, foi verificado que *Eugralla* apresentava o mesmo estado (Maurício *et al.*, 2008).



Figura 47. A. Vista ventrolateral do esterno e cintura escapular de *Merulaxis ater* (MCP 2209), mostrando clavículas fusionadas medialmente (C) e com hipocleido (estado 0). B. Vista ventrolateral do esterno e cintura escapular de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), mostrando clavículas atrofiadas (C), não-fusionadas e sem hipocleido (estado 1). Escala: 2 cm.

Caráter 43. Hipocleido, configuração. Em *Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), o hipocleido se estende, cranialmente, além do ponto de fusão das clavículas (estado 1) (**Figura 48B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o hipocleido não se estende cranialmente, apresentando, em alguns casos, uma pequena ponta além do ponto de fusão das clavículas (estado 0) (**Figura 48A**). Inaplicável nos táxons que não apresentam hipocleido (ver caráter 42).



Figura 48. A. Vista laterocaudal da porção distal das clavículas de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando um hipocleido (H) sem expansão cranial (estado 0). B. Vista laterocaudal da porção distal das clavículas de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando um hipocleido (H) expandido cranialmente (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 44. Escápulo, acrômio, configuração. Na maioria dos Rhinocryptidae e em Conopophagidae, o acrômio é uma projeção proeminente posicionada caudalmente à extremidade proximal da clavícula, ficando exposto em vista medial (estado 1) (**Figura 49C, D**). Em *Liosceles* (Rhinocryptidae), nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o acrômio é uma projeção pouco proeminente, posicionada lateralmente à

extremidade proximal da clavícula, ficando total ou parcialmente encoberta por esta em vista medial (estado 0) (Figura 49A, B).



Figura 49. A, B. Vista medial (A) e dorsal (B) da porção cranial da cintura escapular de *Liosceles thoracicus* (MPEG não-catalogado, n° de campo JAP 456), ilustrando um acrômio pequeno (P), em grande parte encoberto pela extremidade proximal da clavícula em vista medial (estado 0). C, D. Vista medial (C) e dorsal (D) da porção cranial da cintura escapular de *Merulaxis ater* (MCP 2001), mostrando o acrômio proeminente (P), exposto em vista medial (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 45. Úmero, fossa pneumática (Fossa pneumotricipitalis), configuração. Nos Rhinocryptidae, com exceção de um gênero, o fundo da fossa pneumática está completamente coberto por uma parede óssea, não havendo comunicação direta com o interior do úmero (estado 1) (**Figura 50B**). Em *Liosceles* (Rhinocryptidae), nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o fundo da fossa pneumática está completamente aberto, apresentando ampla continuidade com o interior do úmero (estado 0) (**Figura 50A**).



Figura 50. A. Vista parcial da superfície medial do úmero de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 215), ilustrando uma fossa pneumática (F) completamente aberta para o interior do úmero (estado 0). B. Vista parcial da superfície medial do úmero de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), ilustrando uma fossa pneumática (F) fechada por uma parede óssea (estado 1). Escala: 0,2 cm (A) e 0,3 cm (B).

Caráter 46. Ulna, comprimento. Em Rhinocryptidae, *Phacellodomus* e *Cranioleuca* (Furnariidae) e Melanopareiidae, a ulna é curta, seu comprimento sendo igual ou sensivelmente menor que o do úmero (estado 1) (**Figura 51B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a ulna é longa, sendo consideravelmente mais longa que o úmero (estado 0) (**Figura 51A**).



Figura 51. A. Úmero (H) e ulna (U) de *Formicarius colma* (MCP 2467), ilustrando a condição alongada do segundo em comparação com o primeiro (estado 0). B. Úmero (H) e ulna (U) de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando uma ulna curta em comparação com o úmero (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 47. Ílio, cristas ilíacas dorsais, configuração. Em *Myornis, Eugralla, Scytalopus, Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis, Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), *Cranioleuca* (Furnariidae) e *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), as cristas ilíacas dorsais estão fusionadas entre si e com a crista do sinsacro, formando a "crista iliosynsacralis" (estado 1) (**Figura 52B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), as cristas ilíacas estão separadas entre si e da crista do sinsacro (estado 0) (**Figura 52A**).



Figura 52. A. Vista dorsal da pelve de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 225), mostrando cristas ilíacas dorsais (CI) separadas (estado 0). B. Vista dorsal da pelve de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando as cristas ilíacas dorsais (CI) fusionadas entre si, formando a "crista iliosynsacralis" (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 48. Ílio, cristas ilíacas, projeções posteriores, distância entre as projeções. Em Grallariidae e *Pitangus* (Tyrannidae), a distância entre as projeções posteriores da crista ilíaca é grande, equivalendo a mais de duas vezes a largura das vértebras sacrais caudais

(estado 0) (Figura 53A). Em *Scelorchilus* (Rhinocryptidae), Thamnophilidae, Melanopareiidae, Conopophagidae, Formicariidae, Scleruridae, *Sittasomus* (Dendrocolaptidae) e Furnariidae, a distância entre as projeções posteriores da crista ilíaca é moderada, equivalendo a mais de uma vez (entre 1,2 e 1,8 vezes) a largura das vértebras sacrais caudais (estado 1) (Figura 53B). Em Rhinocryptidae, com exceção de *Scelorchilus*, e *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), a distância entre as projeções posteriores da crista ilíaca é ilíaca é pequena, equivalendo à largura das vértebras sacrais caudais (estado 2) (Figura 53C).



Figura 53. A. Vista dorsal da pelve de *Grallaria varia* (MCP 2210), mostrando a grande distância (D) entre as projeções posteriores das cristas ilíacas (estado 0). B. Vista dorsal da pelve de *Formicarius colma* (MCP 2467), mostrando as projeções posteriores das cristas ilíacas separadas por uma distância (D) moderada (estado 1). C. Vista dorsal da pelve de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 225), mostrando as projeções posteriores das cristas ilíacas separadas por distância (D) pequena (estado 2). Escala: 2 cm.

Caráter 49. Vértebras sacrais, fenestras. Em *Pteroptochos* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae), Conopophagidae, Scleruridae e em *Pitangus* (Tyrannidae), o sinsacro apresenta fenestras pareadas em toda a sua extensão (as "fenestrae intertransversariae"), sendo estas o produto da falta de coalescência entre os processos transversos das vértebras sinsacrais (estado 0) (**Figura 54A**). Nos demais Furnariides examinados ocorre um ou dois pares de fenestras ou pequenos furos caudais, em alguns casos três, não havendo uma continuidade em sentido cranial dessas fenestras (estado 1) (**Figura 54B**).



Figura 54. A. Vista dorsal da pelve de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397), mostrando fenestras pareadas (F) ao longo do sinsacro (estado 0). B. Vista dorsal da pelve de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando o sinsacro sem fenestras (estado 1). Escala: 1 cm.

Caráter 50. Fêmur, superfície caudal, extremidade proximal, forame pneumático. Em Dendrocolaptidae, a extremidade proximal do fêmur apresenta um grande forame em sua superfície caudal (estado 1) (**Figura 55B**). Esse forame está ausente nos demais Furnariides examinados, assim como em *Pitangus* (Tyrannidae) (estado 0) (**Figura 55A**). Feduccia (1973) descreve e ilustra em detalhe o forame do fêmur em Dendrocolaptidae. Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 44).



Figura 55. A. Vista parcial da superfície caudal do fêmur de *Formicarius colma* (MCP 2467), ilustrando a ausência de forame na extremidade proximal (estado 0). B. Vista parcial da superfície caudal do fêmur de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando um grande forame (F) em sua extremidade proximal (estado 1). Escala: 1cm.

Caráter 51. Tíbio-tarso, crista cnemial, tamanho. Em Rhinocryptidae, Thamnophilidae, Melanopareiidae, Conopophagidae, Formicariidae, Scleruridae, *Furnarius* (Furnariidae) e *Pitangus* (Tyrannidae), a crista cnemial é de tamanho mediano, sendo aproximadamente igual à crista rotular (estado 0) (**Figura 56A**). Em Grallariidae a crista cnemial é grande,

sendo maior que a crista rotular (estado 1) (Figura 56B). Em Dendrocolaptidae e Furnariidae, à exceção de *Furnarius*, a crista cnemial é pequena, sendo nitidamente menor que a crista rotular (estado 2) (Figura 56C). Ver Feduccia (1973) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 45).



Figura 56. A. Vista da superfície articular proximal do tibio-tarso de *Scelorchilus rubecula* (KUNHM 83511), mostrando uma crista cnemial (Cr) de tamanho mediano (estado 0). B. Vista da superfície articular proximal do tibio-tarso de *Hylopezus macularius* (MPEG A-6921), mostrando uma crista cnemial (Cr) longa (estado 1). C. Vista da superfície articular proximal do tibio-tarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando uma crista cnemial (Cr) curta (estado 2). Escala: 0,5 cm.

Caráter 52. Tíbio-tarso, sulco intercnemial, configuração. Em Dendrocolaptidae, o sulco intercnemial do tíbio-tarso é largo, cobrindo a maior parte da porção proximal do osso (estado 1) (**Figura 57B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o sulco intercnemial do tíbio-tarso é estreito, estando restrito ao centro da porção proximal do osso (estado 0) (**Figura 57A**). Ver Feduccia (1973) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 46).



Figura 57. A. Vista parcial da superfície cranial do tibio-tarso de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando um sulco intercnemial (S) estreito (estado 0). B. Vista parcial da superfície cranial do tibio-tarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando o sulco intercnemial (S) largo (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 53. Hipotarso, canal tendinal lateral externo, ossificação. Em *Myornis, Scelorchilus* e *Pteroptochos* (Rhinocryptidae), Conopophagidae, Formicariidae e *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), o canal lateral externo do hipotarso é aberto (estado 1) (**Figura 58B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o canal lateral externo está fechado, formando um túnel (estado 0) (**Figura 58A**). Feduccia e Olson (1982) reportaram que a condição observada em *Myornis, Scelorchilus* e *Pteroptochos* seria intermediária entre aquela da maioria dos Passeriformes (i.e., em que os canais tendinais estão totalmente ossificados) e aquela presente em *Atrichornis*, no qual os dois canais posteriores ou externos não são ossificados. Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 48).



Figura 58. A. Vista da superfície articular proximal do tarso-metatarso de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando o canal lateral externo do hipotarso (H) fechado (estado 0). B. Vista da superfície articular proximal do tarso-metatarso de *Pteroptochos tarnii* (KUNHM 83525), mostrando o canal lateral externo do hipotarso (H) aberto (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 54. Hipotarso, canal tendinal medial externo, ossificação. Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus magellanicus* (Rhinocryptidae) e *Dendrocolaptes* (Dendrocolaptidae), o canal medial externo do hipotarso é aberto (estado 1) (**Figura 59B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), o canal medial externo está fechado, formando um túnel (estado 0) (**Figura 59A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 48).



Figura 59. A. Vista da superfície articular proximal do tarso-metatarso de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), mostrando o canal medial externo do hipotarso (H) fechado (estado 0). B. Vista da superfície articular proximal do tarso-metatarso de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), mostrando o canal medial externo do hipotarso (H) aberto (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 55. Tarso-metatarso, crista plantar lateral, desenvolvimento. Em Dendrocolaptidae e *Phacellodomus* (Furnariidae), a crista plantar lateral do tarso-metatarso apresenta uma ponte ossificada fusionada ao hipotarso, deixando uma fontanela arredondada abaixo deste último (estado 1) (**Figura 60B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a crista plantar lateral do tarso-metatarso é pouco desenvolvida, apresentando um hiato abaixo do hipotarso (estado 0) (**Figura 60A**). Ver Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 49).



Figura 60. A. Vista lateral da extremidade proximal do tarso-metatarso de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando um hiato (P) entre a crista plantar lateral e o hipotarso (estado 0). B. Vista lateral da extremidade proximal do tarso-metatarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando uma ponte ossificada (P) entre o hipotarso e a crista plantar lateral (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 56. Trócleas, disposição apical. Em Dendrocolaptidae, a extremidade apical da tróclea IV está ao mesmo nível das demais (estado 1) (**Figura 61B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a tróclea IV é curta, sendo mais curta que a tróclea
III (estado 0) (Figura 61A). Ver Feduccia (1973) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 52).



Figura 61. A. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando a tróclea IV (T) curta (estado 0). B. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando a tróclea IV (T) longa (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 57. Tróclea II, sulco. Em *Furnarius* e *Phacellodomus* (Furnariidae) e em Thamnophilidae, a tróclea II não apresenta sulco definível (estado 1) (**Figura 62B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a tróclea II apresenta sulco (estado 0) (**Figura 62A**). Ver Feduccia (1973), Feduccia e Olson (1982) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 52).



Figura 62. A. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando a tróclea II (T) com sulco (estado 0). B. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando a tróclea II (T) sem sulco (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 58. Tróclea III, sulco, profundidade. Em Dendrocolaptidae, a tróclea III apresenta um sulco muito profundo (estado 1) (**Figura 63B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a tróclea III apresenta sulco raso (estado 0) (**Figura 63A**). Ver Feduccia (1973) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 52).



Figura 63. A. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando a tróclea III (T) com sulco raso (estado 0). B. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando a tróclea III (T) com sulco profundo (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 59. Tróclea IV, sulco. Em Dendrocolaptidae, Furnariidae e Thamnophilidae, a tróclea IV não apresenta sulco definível (estado 1) (**Figura 64B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a tróclea IV apresenta um sulco nítido (estado 0) (**Figura 64A**). Ver Feduccia (1973), Feduccia e Olson (1982) e Claramunt e Rinderknecht (2005, caráter 52).



Figura 64. A. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), mostrando a tróclea IV (T) com sulco (estado 0). B. Vista dorsal da extremidade distal do tarso-metatarso de *Furnarius rufus* (MCP 1629), mostrando a tróclea IV (T) sem sulco (estado 1). Escala: 0,5 cm.

Caráter 60. Dígito IV, falange proximal. Em Rhinocryptidae, Grallariidae, Formicariidae e Melanopareiidae, a face medial da falange proximal do dígito IV apresenta uma incisão na base, onde acomoda uma protuberância lateral do dígito III (estado 1) (**Figura 65B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), a face medial da falange proximal do dígito IV é plana (estado 0) (**Figura 65A**). Feduccia e Olson (1982) observaram a presença de uma incisão bem marcada na face medial da falange proximal do dígito IV em Rhinocryptidae, Formicariidae e Grallariidae.



Figura 65. A. Vista dorsal parcial das falanges proximais dos dígitos II a IV de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), mostrando a falange do dígito IV sem sulco na face medial (F) (estado 0). B. Vista dorsal parcial das falanges proximais dos dígitos II a IV de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395), ilustrando a presença de sulco medial (F) na falange proximal do dígito IV (estado 1). Escala: 0,5 cm.

- 3.1.2 Caracteres siringeais
- a) Elementos de sustentação

Caráter 61. Processus vocalis. Todos os Furnariides possuem um par de Processus vocalis, sendo este uma lâmina alongada disposta ao longo da linha lateral da siringe, formada por tecido cartilaginoso, ossificado, ou por uma combinação desses dois tipos de tecido (estado 1) (**Figura 66C, D**). Essa estrutura está ausente em *Pitangus* (Tyrannidae) e em todos os demais membros da ordem Passeriformes (estado 0) (**Figura 66A, B**), sendo que sua presença é um dos dois caracteres siringeais que tem sido usados para suportar o monofiletismo da infraordem Furnariides (Ames, 1971).



Figura 66. A, B. Vistas ventral (A) e lateral esquerda (B) da siringe de *Pitangus sulphuratus* (MCP 1073), ilustrando a ausência de Processus vocalis (estado 0). C, D. Vistas ventral (C) e lateral esquerda (D) da siringe de *Formicarius colma* (MCP 2478), ilustrando a presença de Processus vocalis (PV) (estado 1). As superfícies pontilhadas são cartilaginosas, as demais são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 62. Processus vocalis, constituição. Em Thamnophilidae, Conopophagidae, Melanopareiidae, *Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis, Teledromas, Rhinocrypta, Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), o Processus vocalis é cartilaginoso, exceto por uma placa ossificada neste último (ver caráter 68) (estado 0) (**Figura 67A**). Em Grallariidae, Formicariidae e *Liosceles* (Rhinocryptidae), aproximadamente a metade

cranial do Processus vocalis é ossificada, o restante (caudalmente) sendo cartilaginoso (estado 1) (**Figura 67B**). Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), o Processus vocalis é extensamente calcificado, mas apresenta a base cartilaginosa (estado 2) (**Figura 67C**). Em Scleruridae, Furnariidae, Dendrocolaptidae e *Psilorhamphus* (Rhinocryptidae), o Processus vocalis é totalmente calcificado (estado 3) (**Figura 67D**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). Ao considerar as variações estruturais do Processus vocalis, Ames (1971) não fez distinções entre processos com níveis diferentes de ossificação, apenas mencionando que estes poderiam ser cartilaginosos ou parcialmente ossificados.



Figura 67. A. Vista lateral direita da siringe de *Melanopareia torquata* (MCP 2588), ilustrando um Processus vocalis (PV) totalmente cartilaginoso (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 215), ilustrando um Processus vocalis (PV) parcialmente ossificado (estado 1). C. Vista lateral esquerda da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), ilustrando um Processus vocalis (PV) ossificado e com base cartilaginosa (estado 2). D. Vista lateral direita da siringe de *Furnarius rufus* (MCP 1058), ilustrando um Processus vocalis totalmente ossificado (estado 3). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 63. Processus vocalis, ponto mais caudal de apoio. Em Thamnophlidae, Conopophagidae, Melanopareiidae e Grallariidae, a extremidade caudal do Processus vocalis não alcança o elemento A1, estando esse processo fixado a partir de A2 para diante, em sentido cranial (estado 0) (**Figura 68A**). Em Rhinocryptidae, Formicariidae, Scleruridae, Furnariidae, e Dendrocolaptidae, o Processus vocalis alcança caudalmente até o elemento A1, estando fixado neste e em A2, em alguns casos até A3 (estado 1) (**Figura 68B**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). Simplificado para dois estados a partir do caráter "29" de Gonzaga (2001), que reconheceu mais um estado.



Figura 68. A. Vista ventral da siringe de *Melanopareia torquata* (MCP 2588), ilustrando um Processus vocalis (PV) fixado a partir do elemento A2 (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Formicarius colma* (MCP 2478), ilustrando um Processus vocalis fixado a partir do elemento A1 (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 64. Processus vocalis, vista lateral, variação da largura. Em Psilorhamphus, Eleoscytalopus, Merulaxis e Teledromas (Rhinocryptidae), Phacellodomus (Furnariidae), Thamnophilidae, Melanopareiidae, em metade dos exemplares de Conopophagidae examinados, Grallariidae e Formicariidae, o Processus vocalis, seja estreito ou largo, não apresenta variação contrastante de largura, podendo ter a porção cranial algo mais larga ou mais estreita (estado 0) (Figura 69A). Em Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis, Rhinocrypta, Myornis, *Scytalopus* e Liosceles (Rhinocryptidae), Scleruridae, Dendrocolaptidae e Furnariidae (exceto Phacellodomus), bem como em metade dos exemplares de Conopophagidae examinados, o Processus vocalis apresenta, em vista lateral, uma base ampla e uma porção cranial nitidamente mais estreita (estado 1) (Figura 69B). Em Eugralla (Rhinocryptidae), o Processus vocalis é largo caudalmente, estreito no segmento intermediário e muito largo cranialmente (estado 2) (Figura 69C). Inaplicável em Pitangus (Tyrannidae). Ames (1971) agrupou o Processus vocalis dos Furnariides em quatro categorias quanto à forma, em parte coincidindo com o arranjo aqui apresentado. A presença de cornos no Processus vocalis (categoria "d" de Ames, 1971) é aqui considerada um caráter distinto (caráter 70).



Figura 69. A. Vista lateral direita da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2045), ilustrando um Processus vocalis (PV) sem variação contrastante de largura (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 215), ilustrando um Processus vocalis (PV) com base ampla e porção cranial conspicuamente mais estreita (estado 1). C. Vista lateral direita da siringe de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398), ilustrando um Processus vocalis (PV) com base e porção cranial largos e segmento intermediário estreito (estado 2). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 65. Processus vocalis, porção cranial, orientação. Em *Liosceles, Psilorhamphus, Acropternis* e *Eugralla* (Rhinocryptidae), *Mackenziaena* e *Sclateria* (Thamnophilidae), Melanopareiidae, Conopophagidae, Formicariidae, *Grallaria* e *Hylopezus macularius* (Grallariidae), Furnariidae, Scleruridae e Dendrocolaptidae, o Processus vocalis tem um eixo relativamente reto, com a porção cranial dirigida cranialmente (estado 0) (**Figura 70A**). Em *Pteroptochos, Scelorchilus, Teledromas, Rhinocrypta, Myornis* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), *Myrmotherula unicolor* (Thamnophilidae) e *Hylopezus ochroleucus* (Grallariidae), a porção cranial do Processus vocalis apresenta uma orientação em sentido ventral, seja por uma brusca quebra em relação ao eixo principal desse processo ou pelo encurvamento praticamente contínuo desde o meio do mesmo (estado 1) (**Figura 70B**). Em *Eleoscytalopus* e *Merulaxis* (Rhinocryptidae), a porção cranial do Processus vocalis apresenta um desvio ou expansão em sentido ventral ao qual se segue uma expansão em sentido cranial ao longo da superfície lateroventral da traquéia (estado 2) (**Figura 70C**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 70. A. Vista lateral direita da siringe de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723), ilustrando um Processus vocalis (PV) com a porção cranial dirigida cranialmente (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Pteroptochos castaneus* (AMNH 11694), ilustrando um Processus vocalis (PV) com a porção cranial orientada em sentido ventral (estado 1). C. Vista lateral direita da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2332), ilustrando um Processus vocalis (PV) expandido ventralmente e com a extremidade cranial dirigida cranialmente (estado 2). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 66. Processus vocalis, porção cranial, região de inserção do Musculus tracheolateralis, consistência. Em *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae) e Conopophagidae, a porção cranial do Processus vocalis, especialmente na superfície de inserção do Musculus tracheolateralis, é mole, contrastando com a consistência mais firme do resto do processo (estado 1) (**Figura 71B**). Nos demais Furnariides examinados, a porção cranial do Processus vocalis é firme, seja ela ossificada ou cartilaginosa (estado 0) (**Figura 71A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). A condição descrita para o estado 1 foi previamente considerada uma provável sinapomorfia para *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Maurício *et al.*, 2008), sendo que Bornschein *et al.* (1998), anteriormente, descreveram essa condição para o último táxon.



Figura 71. A. Vista lateral direita da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2045), ilustrando um Processus vocalis (PV) com porção cranial firme (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2332), ilustrando um Processus vocalis (PV) com extremidade cranial mole (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 67. Processus vocalis, porção caudal, projeção dorsal. Em *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), a porção caudal do Processus vocalis apresenta uma fina e pouco aparente projeção dorsal, aproximadamente entre a altura de A4 e A2 (estado 1). Essa projeção, ou lâmina dorsal, parece estar fundida à Membrana trachealis, aparentando ser apenas um espessamento dessa última. Em todos os demais Furnariides analisados não foi observado esse tipo de projeção (estado 0). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). A projeção descrita acima é tão difusa e aderida que, inicialmente, considerou-se a mesma como um engrossamento da Membrana trachealis. Contudo, Bornschein *et al.* (1998) a descreveram como uma expansão do Processus vocalis em *Eleoscytalopus*, hipótese que é aqui adotada, embora reconheça-se que a relação dessa estrutura (se é parte do Processus vocalis ou da Membrana trachealis) ainda não está clara.

Caráter 68. Processus vocalis, superficie lateral, placa ossificada. Em *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), está presente uma placa ossificada aproximadamente retangular na superficie lateral do Processus vocalis (estado 1) (**Figura 72B**). Todos os demais Furnariides examinados não apresentam placa ossificada no Processus vocalis (estado 0) (**Figura 72A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae) e nos táxons com Processus vocalis total ou parcialmente ossificado (ver caráter 62, estados 1, 2 e 3). A presença de placa

ossificada no Processus vocalis foi considerada uma sinapomorfia para o gênero *Eleoscytalopus* em Maurício *et al.* (2008).



Figura 72. A. Vista lateral esquerda da siringe de *Merulaxis ater* (MCP 2001), ilustrando um Processus vocalis (PV) sem placa ossificada (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2332), ilustrando a presença de placa ossificada (P) no Processus vocalis (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, as demais são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 69. Processus vocalis, diferença de tamanho. Em *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), o Processus vocalis esquerdo é nitidamente mais curto que o direito, este último geralmente atingindo um elemento A mais cranial que o primeiro (estado 1) (**Figura 73B**). Os demais Furnariides examinados apresentam os Processi vocales iguais ou sub-iguais (estado 0) (**Figura 73A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 73. A. Vista dorsal da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 215), ilustrando Processi vocales (PV) sub-iguais (estado 0). B. Vista dorsal da siringe de *Scytalopus pachecoi* (MCP 1040), mostrando o Processus vocalis esquerdo (PV) mais curto que o direito (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a

diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 70. Processus vocalis, cornos. Em Scleruridae e Dendrocolaptidae, as margens dorsal e ventral do Processus vocalis apresentam uma projeção (corno) estreita dirigida medialmente (estado 1) (**Figura 74B**). Os demais Furnariides examinados não apresentam essa projeção (estado 0) (**Figura 74A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). A presença de projeções mediais no Processus vocalis, referidas na literatura como cornos, tem sido usada para diagnosticar a família Dendrocolaptidae, embora essas estruturas também tenham sido reconhecidas como presentes em *Geositta* (Scleruridae) (Ames, 1971; Raposo *et al.*, 2006). Recentemente, Zimmer *et al.* (2008) também observaram cornos na margem ventral do Processus vocalis de três espécies de *Philydor* (Furnariidae).



Figura 74. A. Vista ventral da siringe de *Furnarius rufus* (MCP 1058), ilustrando um Processus vocalis (PV) sem cornos (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), ilustrando a presença de cornos (C) no Processus vocalis (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 71. Membrana trachealis. Todos os Furnariides apresentam Membrana trachealis, que é o produto do adelgaçamento das barras ventrais e dorsais dos elementos (anéis) de sustentação A mais caudais da traquéia (estado 1) (**Figura 75B**). Em todos os demais membros da ordem Passeriformes, inclusive em *Pitangus* (Tyrannidae), os elementos A não sofrem adelgaçamento na porção caudal da traquéia, não havendo, portanto, a formação de qualquer configuração similar à Membrana trachealis (estado 0) (**Figura 75A**). A presença de Membrana trachealis representa um dos dois caracteres siringeais reconhecidos como suporte para o monofiletismo da infraordem Furnariides (Ames, 1971).



Figura 75. A. Vista ventral da siringe de *Pitangus sulphuratus* (MCP 1073), ilustrando a presença de elementos A (E) sem adelgaçamento (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Syndactyla rufosuperciliata* (MCP 596), ilustrando a presença de Membrana trachealis (MeT), formada pelo adelgaçamento de vários elementos A (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 72. Elementos A3-A5, porção dorsal, redução / ausência. Em Eleoscytalopus (Rhinocryptidae), o elemento A3 é dorsalmente vestigial, sendo constituído por um ou dois segmentos mediais curtos bem delimitados, enquanto o restante aparece como uma superfície transparente e decomposta (i.e., formada por um conjunto irregular e descontínuo de granulações na Membrana trachealis), visível somente sob certos ângulos; os elementos A4 e A5 são dorsalmente constituídos por um segmento medial mais extenso (maior em A5), apresentando ou não superfície decomposta em direção às laterais (estado 1) (Figura 76B). Em Merulaxis (Rhinocryptidae), o elemento A3 apresenta a mesma configuração dorsal que é observada em Eleoscytalopus, ao passo que A4 e A5 estão de todo ausentes na superfície dorsal da siringe (estado 2) (Figura 76C). Os demais Furnariides examinados apresentam os elementos A3-A5 completos ou com uma ligeira interrupção medial em A3 (estado 0) (Figura 76A). Inaplicável em Pitangus (Tyrannidae). Um exemplar bastante jovem de E. indigoticus (MCP 2574; ainda era alimentado pelos pais, tendo cauda e asas extremamente curtas e restos de plumagem natal), apresentou todos os elementos craniais ao A2, inclusive A3–A5, completos, compostos por cartilagem espessa e muito unidos entre si, sem evidência de formação da Membrana trachealis. Um exemplar não-adulto de Merualxis ater (MCP 1740; espécime macho com áreas marrons amplas na cabeça e no dorso, indicativas de imaturidade) apresentou o segmento bem delimitado do A3 bastante mais extenso em direção às laterais do que em espécimes com plumagem plenamente adulta (i.e., uniformemente azulada dorsalmente), além de apresentar o elemento A5 dorsalmente completo. Considerando-se que os estados 1 e 2 apresentam um componente idêntico em comum (redução do A3) e que há informação de cunho ontogenético sugerindo a redução progressiva dos elementos (pelo menos de A3), o presente caráter é arranjado em uma série de transformação ordenada (0–1–2). Maurício *et al.* (2008) apresentaram esse caráter sem propor sua divisão em três estados e, dessa forma, foi sugerido como uma sinapomorfia para um clado composto por *Merulaxis* e *Eleoscytalopus*. A redução dorsolateral nos elementos A3–A5 foi primeiramente descrita por Bornschein *et al.* (1998), para *Eleoscytalopus indigoticus*.



Figura 76. A. Vista dorsal da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), ilustrando o A3 e elementos subsequentes dorsalmente completos (estado 0). B. Vista dorsal da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2044), mostrando os elementos A3-A5 (entre A2 e A6) reduzidos (estado 1). C. Vista dorsal da siringe de *Merulaxis ater* (MCP 2001), mostrando o elemento A3 reduzido e os elementos A4 e A5 ausentes (estado 2). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, as demais ossificadas.A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 73. Siringe, porção caudal, superfície ventral, protuberância cartilaginosa. Na face ventral das siringes de *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), entre os elementos A2 e A6, está presente uma massa de tecido cartilaginoso pouco consistente, grosseiramente convexa (estado 1). Em *Eleoscytalopus*, essa massa é ampla lateralmente e pouco destacada (i.e., baixa e com margens difusas) cobrindo, principalmente, A4, A5 e as membranas adjacentes (**Figura 77B**), enquanto em *Merulaxis* a massa cartilaginosa é conspícua (i.e., alta e com limites mais definíveis) e toma forma ovalada em vista ventral, estando disposta ao longo da linha mediana, principalmente sobre A3, A4 e membranas adjacentes (**Figura 77C**). Nos demais Furnariides examinados não foi observada protuberância entre os elementos A2 e A6, na face ventral da siringe (estado 0) (**Figura 77A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). A presença de uma protuberância ventral entre A2 e A6 foi descrita por Maurício *et al.* (2008) como uma possível sinapomorfía para o gênero *Merulaxis*.



Figura 77. A. Vista lateral esquerda da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), na qual não há protuberância ventral (estado 0). B e C. Vista lateral direita da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2332) (B) e vista lateral esquerda da siringe de *Merulaxis ater* (MCP 2001) (C), ilustrando a presença de uma protuberância ventral (P) entre A2 e A6 (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, as demais são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 74. Elementos A, Membrana trachealis, metade cranial, redução / ausência. Em Grallariidae, as barras ventrais de A7-A12 ou A8-A11 estão, em grande parte, ausentes ventralmente, formando uma "janela" na superfície ventral da siringe (estado 1) (Figura **78B**). Em Dendrocolaptidae os elementos da parte anterior da siringe (entre A4 e A11) apresentam uma lacuna laterodorsal e lateroventral, o que deixa somente um segmento dorsal e ventral de cada elemento (estado 2) (Figura 78C). Em Cranioleuca e Phacellodomus (Furnariidae), tanto dorsalmente guanto ventralmente, está presente uma "janela" formada pela ausência dos elementos A6-A7 (Phacellodomus) ou A6 (Cranioleuca) até, aparentemente, A10 (estado 3) (Figura 78D). Essas configurações não foram observadas em nenhum dos demais Furnariides analisados (estado 0) (Figura 78A). Ver ilustrações complementares (vista dorsal) dos estados (2) e (3) no Apêndice (Figuras 111-114, 117-120 e 123-128). A redução / ausência dorsal de A3-A5, por estar restrita à parte caudal e dorsal da siringe, é considerada um caráter distinto (caráter 72). Inaplicável em Pitangus (Tyrannidae). A ausência ventral e dorsal das barras de elementos A na metade cranial da Membrana trachealis foi descrita por Ames (1971) para alguns Furnariidae, entre eles Phacellodomus, e por Maurício et al. (2008) para Cranioleuca.



Figura 78. A. Vista ventral da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505), ilustrando uma siringe sem redução de elementos A (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Hylopezus ochroleucus* (MCP 2567), ilustrando a formação de uma janela (J) pela redução / ausência de elementos na metade cranial da Membrana trachealis (estado 1). C. Vista ventral da siringe de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), ilustrando a redução de vários elementos (E) da Membrana trachealis (estado 2; a mesma configuração ocorre dorsalmente). D. Vista ventral da siringe de *Cranioleuca sulphurifera* (MCP 775), ilustrando a presença de uma janela (J) formada pela ausência de elementos A (estado 3; a mesma configuração ocorre dorsalmente). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, as demais são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 75. Siringe, superfície ventrolateral, metade cranial, sulco. Em *Pteroptochos*, *Scelorchilus, Acropternis, Teledromas, Rhinocrypta, Myornis, Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), está presente um sulco na porção ventrolateral de cada lado da siringe, formado pela inflexão em sentido dorsal de alguns elementos A da metade cranial da siringe (estado 1) (**Figura 79B**). Nos demais Furnariides examinados não há formação de sulco na porção ventrolateral da siringe (estado 0) (**Figura 79A**). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 79. A. Vista lateral direita da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP nãocatalogado, n° de campo 215), ilustrando elementos A (E) normais (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Scelorchilus rubecula* (MCP 2400), mostrando a inflexão em

sentido dorsal de alguns elementos A (E), com a formação de um sulco na superfície ventrolateral da Membrana trachealis (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 76. Siringe, porção caudal, elementos A, fusão de elementos. Na maioria dos táxons examinados, o A2 (assim como o A1) é um elemento dividido medialmente, havendo uma lacuna dorsal e ventral entre as extremidades das duas metades, não ocorrendo fusão com os elementos adjacentes (estado 0) (Figura 80A). Em Scytalopus femoralis, S. meridanus, S. sp. e em dois exemplares de Psilorhamphus (Rhinocryptidae), as extremidades cartilaginosas dorsais de A2 estão fusionadas medialmente (estado 1) (Figura 80B). Em outros dois espécimes de *Psilorhamphus*, o elemento A2 apresentou-se dividido (estado 0). Em Myornis e Scytalopus (exceto S. spillmanni e as três espécies acima menciondas) (Rhinocryptidae), Formicariidae, Scleruridae e Furnariidae (exceto Cranioleuca), as extremidades cartilaginosas dorsais de A2 estão fusionadas medialmente, sendo que a massa cartilaginosa formada por essa fusão alcança o elemento A3 e, em alguns espécimes de Formicariidae, o A4 (estado 2) (Figura 80C). Em Melanopareiidae, ocorre fusão dorsal entre A3 e A4, sendo que o primeiro pode ter uma pequena superfície de fusão com A2 (estado 3) (Figura 80D). Observou-se que em Formicariidae, Scleruridae, Furnarius e Syndactyla (Furnariidae), há uma tendência das pontas ventrais de A2 (e, em certos casos, com extensão ao A3) se tocarem e, eventualmente, ficarem aderidas ("coladas"), sem formar uma superfície de fusão clara e uniforme (plana) como dorsalmente. Optou-se por não criar um caráter ou estado adicional para acomodar essa variante, assim como para a variante polimórfica de Formicariidae em que a fusão dorsal se estende até A4, e sim formular um caráter contendo o componente comum entre a maioria dos táxons acima mencionados, ou seja, a fusão dorsal entre as pontas do A2 e entre este e A3. Observações adicionais com mais material poderão, eventualmente, mostrar a existência de um padrão que apóie a idéia de um estado a mais neste caráter ou mesmo a proposição de um outro caráter. O caráter "4" de Zimmer et al. (2008) - presença / ausência de fusão entre A2 e A3 - é parcialmente coincidente com o aqui descrito.



Figura 80. A. Vista dorsal da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP não-catalogado, n° de campo 215), ilustrando o elemento A2 dividido e sem fusão com elementos adjacentes (estado 0). B. Vista dorsal da siringe de *Scytalopus femoralis* (LSUMZ 107640), ilustrando o elemento A2 com as pontas fusionadas (estado 1). C. Vista dorsal da siringe de *Scytalopus macropus* (LSUMZ 120723), ilustrando o elemento A2 com as pontas fusionadas e estas fusionadas ao elemento A3 adjacente (estado 2). D. Vista dorsal da siringe de *Melanopareia torquata* (MCP 2588), ilustrando a fusão do elemento A3 com o A4 (estado 3). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 77. Elementos A, cranialmente à siringe, configuração. Em Grallariidae, vários elementos A craniais à siringe são dorsalmente muito finos, enquanto ventralmente e lateralmente são grossos (estado 1) (**Figura 81B**). Nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae), os elementos A apresentam pouca ou nenhuma diferença na largura entre o dorso e o ventre da traquéia (estado 0) (**Figura 81A**). Ver ilustrações complementares (vista ventral) no Apêndice (**Figuras 121, 123, 125 e 127**). Ames (1971) reportou que *Formicarius, Chamaeza* e *Grallaria* possuem vários elementos A craniais à siringe dorsalmente mais estreitos, mas não distinguiu a condição extrema do último.



Figura 81. A. Vista dorsal da siringe / traquéia de *Formicarius colma* (MCP 2478), ilustrando elementos A traqueais (E) sem adelgaçamento (estado 0; a configuração ventral dos elementos é idêntica). B. Vista dorsal da siringe / traquéia de *Grallaria varia* (MCP

2210), ilustrando elementos A traqueais (E) finos (estado 1; ventralmente os mesmos elementos são largos). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 78. Siringe, elementos A, dobra lateral. Em Thamnophilidae e Melanopareiidae, o segmento lateral dos elementos A, dentro dos limites das Membranae tracheales, é cartilaginoso, enquanto seus segmentos ventral e dorsal são ossificados, nisso contrastando com os demais elementos A, que são ossificados em toda a circunferência (estado 1) (Figura 82B). Nos demais Furnariides examinados os elementos A, dentro dos limites das Membranae tracheales, são totalmente ossificados (estado 0) (Figura 82A). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae). Gonzaga (2001) observou que todos os 25 táxons terminais de Thamnophilidae por ele examinados apresentaram os elementos A ossificados na porção que atravessa as Membranae tracheales, tanto dorsalmente quanto ventralmente, e com as dobras (i.e., os segmentos laterais, sob os Processi vocales) cartilaginosas. Gonzaga (2001) usou o elemento totalmente ossificado imediatamente cranial ao mais anterior que apresentou dobra cartilaginosa como referência principal para estabelecer o limite craniolateral da Membrana trachealis, sendo esse limite um dos caracteres incluídos em suas análises filogenéticas, e não a dobra cartilaginosa em si.



Figura 82. A. Vista lateral direita da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), ilustrando a dobra lateral dos elementos A (E) ossificada (estado 0). B. Vista lateral direita da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505), ilustrando as dobras dos elementos A (E) cartilaginosas (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 79. Superfície de origem do músculo intrínseco ventral, processos ossificados ou cartilaginosos. Em Thamnophilidae, está presente na face ventral da traquéia, logo cranial à

Membrana trachealis, um par de processos alongados (ossificados ou cartilaginosos) na linha de origem do músculo intrínseco ventral (estado 1) (**Figura 83B**). Esses processos estão ausentes nos demais Furnariides examinados e em *Pitangus* (Tyrannidae) (estado 0) (**Figura 83A**). Gonzaga (2001) identificou esses processos em quase todos os Thamnophildae por ele examinados, à exceção do gênero *Thamnophilus*.



Figura 83. A. Vista ventral da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), na qual estão ausentes processos ossificados ou cartilaginosos (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Myrmotherula unicolor* (MCP 2506), ilustrando a presença de processos (P) ao longo da superfície ventral da siringe / traquéia (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 80. Elementos A, cranialmente às Membranae tracheales, fusão de elementos (tímpano). Em Furnariidae e Dendrocolaptidae, alguns elementos A imediatamente craniais às Membranae tracheales apresentam-se total ou parcialmente fusionados, formando um tímpano ("drum" de Ames, 1971) (estado 1) (**Figura 84B**). Os demais Furnariides examinados e *Pitangus* (Tyrannidae) não apresentam tímpano (estado 0) (**Figura 84A**). Segundo Ames (1971), a fusão de elementos A cranialmente às Membranae tracheales caracteriza os Dendrocolaptidae e a maior parte dos Furnariidae (ver também Raposo *et al.*, 2006; Zimmer *et al.*, 2008).



Figura 84. A. Vista ventral da siringe de *Geositta cunicularia* (MCP 2632), ilustrando elementos A craniais à Membrana trachealis (E) livres de fusão (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Furnarius rufus* (MCP 1058), ilustrando elementos A craniais à Membrana trachealis fusionados, formando um tímpano (T) (estado 1). As áreas pontilhadas são cartilaginosas, sendo que a diferença de densidade de pontuação reflete distintos graus de impregnação de pigmento azul; as demais áreas são ossificadas. A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

b) Musculatura

Caráter 81. Siringe, músculo intrínseco lateral. Em Grallariidae, Formicariidae e na maioria dos Rhinocryptidae, está presente, em cada lado da siringe, um músculo intrínseco macico, que se origina lateralmente em alguns elementos A craniais às Membranae tracheales (geralmente entre A12 e A16) e se insere no Processus vocalis (estado 1) (Figura 85B). Em Scleruridae, Furnariidae e Dendrocolaptidae, há dois pares de músculos intrínsecos nas laterais da siringe, o M. vocalis ventralis e o M. vocalis dorsalis, cuja origem se dá em alguns elementos A craniais às Membranae tracheales (estado 2) (Figura 85C). Em Thamnophilidae, Conopophagidae, Melanopareiidae e em Eleoscytalopus e Merulaxis (Rhinocryptidae), não há musculatura intrínseca com esta configuração (estado 0) (Figura **85A**). Observou-se que a musculatura intrínseca descrita por Ames (1971) para a siringe de vários gêneros de Rhinocryptidae (Pteroptochos, Scelorchilus, Rhinocrypta, Eugralla e Scytalopus; ver caráter 83) corresponde, em parte, a uma massa muscular com posição claramente lateral e com origem em alguns elementos A craniais às Membranae tracheales e inserção no Processus vocalis. O mesmo tipo de musculatura foi observada em todos os Grallariidae e Formicariidae examinados. Uma vez que a posição e a configuração geral dessa musculatura é similar ao conjunto M. vocalis ventralis / M. vocalis dorsalis de

Furnariidae e Dendrocolaptidae, considera-se aqui esses dois tipos de músculo como estados alternativos de um mesmo caráter. Ames (1971) considerou a presença do par de músculos M. vocalis ventralis e M. vocalis dorsalis como suporte para o clado composto por Furnariidae (incluindo Scleruridae) e Dendrocolaptidae (ver também Pacheco *et al.*, 1996; Gonzaga, 2001).



Figura 85. A. Vista lateral esquerda da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), mostrando a presença apenas de musculatura extrínseca (MT e MS) (estado 0). B. Vista lateral esquerda da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2699), ilustrando a presença de um músculo intrínseco lateral (MI) (estado 1). C. Vista lateral direita da siringe de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602), ilustrando a presença de um par de músculos intrínsecos, o M. vocalis dorsalis (MVD) e o M. vocalis ventralis (MVV) (estado 2). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 82. Siringe, músculo intrínseco medioventral. Em Thamnophilidae e *Pitangus* (Tyrannidae), está presente um par de músculos intrínsecos que se originam medialmente na região ventral da siringe (estado 1) (**Figura 86B**). Os demais Furnariides examinados não apresentam esse músculo (estado 0) (**Figura 86A**). Em Thamnophilidae, esse músculo se origina cranialmente à Membrana trachealis, e se insere na porção cranioventral no Processus vocalis. Conforme salientado por Gonzaga (2001), o fato de Ames (1971) ter se referido à esse músculo (embora apenas tentativamente) como M. vocalis ventralis implicitamente estabeleceu uma hipótese de homologia entre este e o M. vocalis ventralis dos Furnariidae e Dendrocolaptidae. Contudo, a posição e a configuração geral dos músculos intrínsecos em Thamnophilidae e em Furnariidae e Dendrocolaptidae é muito distinta. Por outro lado, a origem ventral e a configuração geral da musculatura intrínseca dos Thamnophilidae é similar ao M. obliquus ventralis presente em várias famílias da

infraordem Tyrannides. Uma vez que o músculo intrínseco ventral dos Thamnophilidae se encaixa perfeitamente na caracterização mais abrangente do M. obliquus ventralis (posição ventral na traquéia e fibras obliquamente direcionadas caudolateralmente; Ames, 1971; Prum, 1990), propõe-se aqui a hipótese de que os mesmos sejam homólogos.



Figura 86. A. Vista ventral da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), na qual está ausente qualquer tipo de musculatura intrínseca (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505), ilustrando a presença de um músculo intrínseco medioventral (MI) (estado 1). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 83. Siringe, músculo intrínseco oblíquo, com origem laterodorsal e inserção ventrolateral. Em Pteroptochos, Scelorchilus e Acropternis (Rhinocryptidae) e Melanopareiidae há um músculo intrínseco em cada lado da siringe que se origina na superfície laterodorsal de alguns elementos A craniais às Membranae tracheales e se insere na margem ventral da extremidade cranial do Processus vocalis (Rhinocryptidae) ou em posição um pouco mais caudal nesse processo (Melanopareiidae), tendo uma direção oblíqua de fibras (estado 1) (Figura 87B). Todos os demais táxons examinados não apresentam essa musculatura intrínseca (estado 0) (Figura 87A). Entre os Rhinocryptidae, Ames (1971) aponta a ocorrência do "M. vocalis dorsalis" para os gêneros Pteroptochos, Scelorchilus, Rhinocrypta, Eugralla e Scytalopus, além de Melanopariidae, assim implicitamente estabelecendo uma hipótese de homologia com o músculo de mesmo nome dos Furnariidae e Dendrocolaptidae. Contudo, uma vez que o músculo intrínseco em Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis e Melanopareiidae é uma lâmina fina com origem laterodorsal e inserção ventral, com suas fibras cruzando sobre as fibras do músculo intrínseco lateral ou (no caso de Melanopareiidae) do M. tracheolateralis, não há evidência clara para encará-lo como homólogo ao M. vocalis dorsalis. Este, por sua vez, é um músculo

volumoso com origem lateral e, em conjunto com o M. vocalis ventralis, forma uma massa muscular similar ao músculo intrínseco lateral (ver caráter 81). Rice (2005b) considerou a "origem dorsal do músculo vocal" como uma sinapomorfia para os Rhinocryptidae, hipótese não corroborada aqui.



Figura 87. A. Vista lateral esquerda da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), na qual está ausente um músculo intrínseco oblíquo (estado 0). B. Vista lateral esquerda da siringe de *Pteroptochos castaneus* (AMNH 11694), mostrando um músculo intrínseco oblíquo (MI) (estado 1). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 84. Musculus sternotrachealis, composição. Em Conopophagidae, Melanopareiidae, Grallariidae, Rhinocryptidae, Formicariidae, Scleruridae, Furnariidae e Dendrocolaptidae, o M. sternotrachealis é composto por um feixe único de fibras (estado 0) (**Figura 88A**). Em Thamnophilidae, o M. sternotrachealis se divide em dois feixes volumosos distintos próximo à sua inserção na siringe, cada qual com distintas superfícies de inserção (ver caráter 85) (estado 1) (**Figura 88B**). Ames (1971) caracterizou os "typical antbirds", que correspondem à família Thamnophildae, pela presença de um M. sternotrachealis bifurcado próximo à sua inserção na siringe, entre outros atributos (ver também Gonzaga, 2001).



Figura 88. A. Vista ventral da siringe de *Geositta cunicularia* (MCP 2632), ilustrando o Musculus sternotrachealis (MS) composto por um feixe único de fibras (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505), ilustrando um Musculus sternotrachealis (MS) formado por dois feixes distintos (estado 1). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 85. Musculus sternotrachealis, inserção na traquéia/siringe. Em Melanopareiidae, Grallariidae, Rhinocryptidae, Formicariidae, Scleruridae, Furnariidae e Dendrocolaptidae, o M. sternotrachealis se insere apenas no Processus vocalis (estado 0) (Figura 89A). Em Conopophagidae, o M. sternotrachealis se insere, principalmente, na lateral de vários elementos A craniais às Membranae tracheales, com algumas fibras se inserindo na extremidade cranial do Processus vocalis e outras, mais superficiais, sendo contíguas com fibras do M. tracheolateralis (estado 1) (Figura 89B). Em Thamnophilidae, o M. sternotrachealis se insere na metade caudal do Processus vocalis (feixe caudal) e na lateral de vários elementos A craniais às Membranae tracheales (feixe cranial), sendo algumas fibras mais superficiais contíguas com fibras do M. tracheolateralis (estado 2) (Figura 89C). Inaplicável em *Pitangus* (Tyrannidae), uma vez que este não possui Processus vocalis. Os diferentes tipos de inserção do M. sternotrachealis nos Furnariides foram descritos por Ames (1971).



Figura 89. A. Vista dorsal da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2699), mostrando o Musculus sternotrachealis (MS) se inserindo somente no Processus vocalis (estado 0). B. Vista dorsal da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490), mostrando o Musculus sternotrachealis (MS) se inserindo, principalmente, na lateral de vários elementos A (estado 1). C. Vista dorsal da siringe de *Sclateria naevia* (MCP 2508), ilustrando o Musculus sternotrachealis (MS) se inserindo no Processus vocalis (feixe caudal) e na lateral de vários elementos A (feixe cranial) (estado 2). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 86. Musculus sternotrachealis, origem no esqueleto. Em Thamnophilidae, Conopophagidae, Grallariidae e em Pitangus (Tyrannidae), a origem do M. sternotrachealis no esqueleto se dá na margem cranial do processo craniolateral (costal) do esterno (estado 0). Em Rhinocryptidae, Formicariidae, Melanopareiidae, Scleruridae, Furnariidae e Dendrocolaptidae, a origem desse músculo no esqueleto se dá na face interna do segmento vertebral da segunda costela (ou primeira costela verdadeira), logo cranial à articulação com o segmento esternal da mesma (estado 1). Tendo examinado exemplares de todas as famílias de Furnariides, à exceção de Melanopareiidae e Grallariidae, Plótnick (1958) chamou a atenção para o fato de que em todas as espécies e gêneros por ele analisados de Rhinocryptidae (Psilorhamphus e Scytalopus), Formicariidae (Chamaeza), Scleruridae (Geositta), Dendrocolaptidae (quatro gêneros) e Furnariidae (10 gêneros) a origem do M. sternotrachealis no esqueleto se verifica no segmento vertebral da segunda costela, argumentando que esta condição deveria ser chamada costo-traqueal em lugar de esternotraqueal. Gonzaga (2001) descreveu a origem do M. sternotrachealis em Formicarius (Formicariidae), igualmente, como ocorrendo na segunda costela, nisso diferindo de todos os Thamnophilidae por ele examinados, nos quais a origem se deu no processo craniolateral do esterno.

Caráter 87. Musculus tracheolateralis, superfície ventral. configuração. Em Melanopareiidae, Hylopezus (Grallariidae), Formicariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Myornis, Eugralla, Scytalopus (exceto S. macropus), Scelorchilus, Pteroptochos castaneus e Liosceles (Rhinocryptidae), as duas faces do M. tracheolateralis se encontram na linha mediana ventral da traquéia, seguindo unidas (e com cruzamento de fibras de uma face à outra) sobre vários elementos A, até separarem-se cranialmente à Membrana trachealis (estado 1) (Figura 90B). Nos demais Furnariides examinados as duas faces do M. tracheolateralis não se encontram, cada uma sendo restrita, ou tendendo a ser restrita, às laterais da traquéia (estado 0) (Figura 90A). Em casos em que somente uma fina e estreita lâmina de músculo cruza o ventre da traquéia, não configurando um encontro das duas faces do M. tracheolateralis em si, atribuiu-se o estado 0. Isso foi observado em uma de duas siringes de Acropternis, no exemplar único de Scytalopus macropus (Rhinocryptidae) e em um de três Pitangus (Tyrannidae). Bornschein et al. (1998) descreveram o encontro ventral das faces do M. tracheolateralis para Scytalopus iraiensis e S. speluncae e Ames (1971) ilustrou essa condição para Taraba (Thamnophilidae) e vários Tyrannidae. Prum (1993), que considerou a união ventral (e também dorsal) do M. tracheolateralis um caráter derivado em suboscines do Velho Mundo, afirmou que nos Furnariides e "primitivamente em Tyrannoidea [= Tyrannides]" esse músculo fica restrito às laterais da traquéia, não se unindo ventralmente ou dorsalmente em uma única lâmina. Contudo, como exposto acima, diferentes famílias da infraordem Furnariides apresentam o M. tracheolateralis unido ventralmente.



Figura 90. A. Vista ventral da siringe / traquéia de *Teledromas fuscus* (MCP 2396), ilustrando o Musculus tracheolateralis (MT) restrito às laterais da traquéia (estado 0). B. Vista ventral da siringe / traquéia de *Myornis senilis* (QCAZ 3724), ilustrando o Musculus tracheolateralis (MT) unido ventralmente (estado 1). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

Caráter 88. Músculo intrínseco lateral, inserção. Em Grallariidae, Formicariidae e Rhinocryptidae, o músculo intrínseco lateral se insere na porção cranial do Processus vocalis, cranialmente à inserção do M. sternotrachealis (estado 0) (Figura 91A). Em Scleruridae, Dendrocolaptidae e em *Phacellodomus* e *Cranioleuca* (Furnariidae), a musculatura intrínseca se insere no meio do Processus vocalis (no caso de Scleruridae e Dendrocolaptidae, nos cornos ventral e dorsal), caudalmente à inserção do M. sternotrachealis (estado 1) (Figura 91B). Em *Furnarius* e *Syndactyla* (Furnariidae), a musculatura intrínseca se insere na porção caudal do Processus vocalis e em elementos A adjacentes (A2 e A3) (estado 2) (Figura 91C). Inaplicável nos táxons que não apresentam musculatura intrínseca lateral, como *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), Conopophagidae, Melanopareiidae e Thamnophilidae e *Pitangus* (Tyrannidae).



Figura 91. A. Vista ventral da siringe de *Liosceles thoracicus* (INPA 879), mostrando a inserção de fibras do músculo intrínseco lateral (juntamente com fibras do M. tracheolateralis) na extremidade cranial do Processus vocalis (MI) (estado 0). B. Vista ventral da siringe de *Cranioleuca sulphurifera* (MCP 775), mostrando a musculatura intrínseca se inserindo na metade do Processus vocalis (MI) (estado 1). C. Vista ventral da siringe de *Syndactyla rufosuperciliata* (MCP 596), mostrando a musculatura intrínseca se inserindo na porção caudal do Processus vocalis (MI) (estado 2). A1 = elemento A1; B1 = elemento B1. Escala 2 mm.

3.2 Considerações sobre alguns caracteres

Apresentam-se aqui observações complementares sobre certos caracteres, especialmente no que tange à possibilidade – aventada durante o processo de busca – de alguns serem baseados em artefatos de preparação.

Vômer, composição (caráter 14). Claramunt e Rinderknecht (2005) observaram a ocorrência de ossificação dos turbinais alinasais e de sua fusão com o vômer somente em Rhinocryptidae e em vários gêneros de Furnariidae, mas não em todos. No presente estudo,

observou-se que os turbinais alinasais do vômer composto, mesmo que plenamente ossificados, podem ser perdidos durante o processo de preparação dos esqueletos por exposição excessiva aos dermestídeos. Por exemplo, no espécime de Phacellodomus striaticollis (MCP 2639) apenas em um dos lados o turbinal alinasal ossificado se manteve unido ao vômer, sendo que a superfície de fusão entre os dois era muito fina e limitada; a área de contato/fusão limitada provavelmente facilitou a perda do turbinal do outro lado. Situação similar ocorreu com o espécime de Teledromas fuscus (MCP 2396), que numa das revisões de controle tinha os dois turbinais alinasais presentes e bem fusionados ao vômer, mas no dia seguinte somente um deles estava presente. Essas constatações geraram a suspeita de que a ausência de vômer composto em famílias como Grallariidae, Formicariidae e Conopophagidae poderia ser, pelo menos em parte, resultado de uma preparação inadequada, e a mesma suspeita caberia para os gêneros de Furnariidae aparentemente sem vômer composto examinados por Claramunt e Rinderknecht (2005). Assim, procurou-se preparar o crânio de alguns táxons pertencentes a famílas tipicamente sem vômer composto à mão, de modo a garantir uma apreciação correta do caráter em questão. A dissecação da cavidade nasal de exemplares de Conopophagidae (Conopophaga lineata, MCP 2490), Thamnophilidae (Mackenziaena severa, MCP 2505; Sclateria naevia, MCP 2508), Grallariidae (Hylopezus macularius, MPEG A-6921) e Formicariidae (Formicarius analis, MPEG A-4632) revelou turbinais alinasais bulbóides e completamente cartilaginosos, sendo especialmente moles nos dois últimos, e em todos os casos firmemente aderidos não só à extremidade anterior do vômer mas também à superfícies adjacentes. Essas observações, portanto, tendem a suportar a validade deste caráter. Embora o mesmo tipo de exame não tenha sido feito em exemplares de Furnariidae, destaca-se que esqueletos previamente preparados de gêneros não incluídos na análise filogenética deste estudo (*Limnornis* e *Phleocryptes*) apresentaram os turbinais alinasais ossificados e fusionados ao vômer. Ainda que um exame exaustivo de material dessa última família não tenha sido conduzido para o presente estudo, sugere-se aqui que essa condição pode ter ocorrência generalizada na mesma, e que sua ausência em muitos espécimes de museu pode ser resultado de exposição excessiva aos dermestídeos.

Lacrimal, configuração (caráter 26). Avaliada em conjunto, a literatura não permite decidir se o lacrimal na maioria dos Furnariides está ausente ou incorporado ao ectetmóide, mas quando a questão é avaliada criticamente, parece haver uma tendência em admitir a segunda hipótese (e.g., Feduccia e Olson, 1982). No presente estudo, observou-se que o lacrimal em *Chamaeza* (gênero de Formicariidae não incluído na análise filogenética) está

presente e apenas aderido medialmente ao ectetmóide, exatamente a mesma condição presente nos Tyrannides. Contudo, observou-se que o lacrimal nesse gênero se desprende facilmente, o que deve ter sido responsável pela falta de menção na literatura sobre sua presença nesse táxon. Com a perda do lacrimal, a configuração resultante do ectetmóide quando comparada à de outros táxons (como Formicarius, Grallaria, entre outros) é a de um osso lateralmente limitado, não aparecendo em vista frontal. Uma vez que em Formicarius, Grallaria, Furnarius e em vários outros gêneros o "ectetmóide" se estende lateralmente a ponto de ultrapassar, em vista frontal, a margem lateral dos nasais (ver Figura 13) - exatamente como ocorre com o lacrimal nos casos em que este está sabidamente presente (ver Figuras 31A e 33A e B) - presume-se que essa "extensão lateral" naqueles gêneros seja o próprio lacrimal, completamente fusionado ao ectetmóide. Assim, assume-se no presente trabalho que o lacrimal está presente em todos os Furnariides, seja parcial ou inteiramente fusionado (sem sutura visível em espécimes adultos) ao ectetmóide. Os espécimes adicionais (i.e., não mencionados em Material e Métodos) examinados para esse caráter são: Chamaeza campanisona (MHNT nºs 816, 1368, 158, 1059; MCP 2404); C. meruloides (MHNT nºs 1427 e 1389); C. ruficauda (MHNT nºs 1211 e 1149); Chamaeza sp. (MZUSP, dois exemplares não catalogados).

Úmero, fossa pneumática (Fossa pneumotricipitalis), configuração (caráter 45). Embora esse caráter tenha uma delimitação clara (i.e., fossa pneumática com fundo aberto ou fechado por parede óssea), alguns espécimes foram dissecados antes de serem submetidos aos dermestídeos para avaliar a eventual existência de algum tipo de cobertura por exemplo, de uma parede parcialmente ossificada e fina, facilmente eliminada pela atividade dos dermestídeos – em táxons que apresentam a condição aberta (estado 0), e para avaliar o eventual efeito dos insetos sobre o tamanho da abertura da fossa, como sugerido por terceiros. Assim, foram examinados em via úmida espécimes de Liosceles thoracicus (MZUSP, exemplares não catalogados, números de campo 225 e 790; MPEG, exemplar não catalogado, número de campo 598; INPA 879), Melanopareia torquata (MCP 2329, 2330), Hylopezus macularius, (MPEG A-6921), Hylopezus ochroleucus (MCP 2567), Formicarius analis, (MPEG A-4632) e Pitangus sulphuratus (MCP 2636), nos quais foi observado que a musculatura que se insere na fossa pneumática está fracamente aderida à superfície interna da parede do úmero, não havendo sinal algum de cobertura, total ou parcial, do fundo da fossa; ao ser puxada, essa musculatura saiu com grande facilidade, deixando imediatamente à vista o amplo pavilhão interno da cabeça do úmero e sua continuidade com o interior do

osso. Portanto, presume-se que o material preparado com a atuação dos dermestídeos reflete de modo confiável as duas condições postuladas para o caráter.

3.3 Análise filogenética

3.3.1 Dados morfológicos

O conjunto de dados analisado incluiu 41 táxons e 88 caracteres (69 binários e 19 multi-estado), sendo que destes 60 são osteológicos e 28 siringeais (Tabela 1). A análise de parcimônia desse conjunto recuperou 3.714 árvores maximamente parcimoniosas com 222 passos, índice de consistência de 0,50 e índice de retenção de 0,84. Os clados presentes em todas essas árvores ótimas estão resumidos em um diagrama de consenso estrito (Figuras 92 e 93). Nesse consenso destaca-se um grande clado, internamente bem resolvido, formado por Formicariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Rhinocryptidae, enquanto as demais famílias formam uma politomia basal à esse clado. Internamente, destaca-se no mesmo a relação de grupo-irmão entre Rhinocryptidae e Scleruridae + Dendrocolaptidae + Furnariidae.

O monofiletismo dos Rhinocryptidae, como atualmente entendidos (i.e., com a exclusão de *Melanopareia*), foi recuperado e obteve alto suporte (índice de Goodman-Bremer = 8), sendo sustentado por oito sinapomorfias. A resolução interna a nível de gênero foi completa e todos os gêneros politípicos comportaram-se como monofiléticos. Em contraste, não houve resolução alguma dentro do único gênero representado por mais de duas espécies na análise, isto é, *Scytalopus*, com todos os táxons compondo uma única grande politomia. A divergência mais basal dentro dos Rhinocryptidae ocorreu entre *Liosceles* e os demais gêneros, e a dicotomia seguinte ocorreu entre o ramo (*Psilorhamphus* (*Merulaxis* + *Eleoscytalopus*)) e um grupo formado pelos demais oito gêneros da família. Destes últimos, *Acropternis* é o táxon mais basal, seguido pelo clado *Rhinocrypta* + *Teledromas* o qual, por sua vez, é basal a um clado apical com o arranjo interno ((*Pteroptochos* + *Scelorchilus*) (*Eugralla* (*Myornis* + *Scytalopus*))). Os índices de suporte de Goodman-Bremer para os clados são apresentados na Figura 93.

Tabela 1. Distribuição dos estados de 88 caracteres morfológicos nos 41 táxons terminais incluídos na presente análise. Os caracteres de 1 a 60 são osteológicos, os de 61 a 88 são siringeais. Quando dois estados de um mesmo caráter ocorrem em um táxon (polimorfismo) estes são separados por vírgula. Um sinal de interrogação (?) indica que o caráter não pôde ser avaliado para o táxon. Um sinal "-" indica que o caráter foi considerado inaplicável ao táxon.

Térrera							Ca	racte	eres						
Taxons	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Pitangus sulphuratus	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Mackenziaena severa	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	-
Myrmotherula unicolor	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	0	0	0	-
Sclateria naevia	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-
Geositta cunicularia	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Furnarius rufus	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
Cranioleuca sulphurifera	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
Phacellodomus striaticollis	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
Syndactyla rufosuperciliata	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0
Sittasomus griseicapillus	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Dendrocolaptes platyrostris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?
Formicarius colma	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-
Grallaria varia	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	-
Hylopezus macularius	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	-
Hylopezus ochroleucus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	-
Conopophaga lineata	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	-
Melanopareia torquata	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-
Pteroptochos tarnii	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Pteroptochos castaneus	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Scelorchilus rubecula	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0
Rhinocrypta lanceolata	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Teledromas fuscus	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
Liosceles thoracicus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	0
Psilorhamphus guttatus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	?	?
Merulaxis ater	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
Merulaxis stresemanni	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Eugralla paradoxa	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Myornis senilis	1	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Eleoscytalopus indigoticus	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
Eleoscytalopus psychopompus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Scytalopus latrans	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus sp.	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus speluncae	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus iraiensis	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus macropus	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus femoralis	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus meridanus	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus spillmanni	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus magellanicus	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Scytalopus pachecoi	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Acropternis orthonyx	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Távons							Cai	racte	eres						
1 420115	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Pitangus sulphuratus	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mackenziaena severa	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Myrmotherula unicolor	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Sclateria naevia	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Geositta cunicularia	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	-	1	1	1
Furnarius rufus	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	-	1	1	1
Cranioleuca sulphurifera	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Phacellodomus striaticollis	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Syndactyla rufosuperciliata	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	-	1	1	1
Sittasomus griseicapillus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	1	0
Dendrocolaptes platyrostris	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	0	?
Formicarius colma	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Grallaria varia	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Hylopezus macularius	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Hylopezus ochroleucus	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Conopophaga lineata	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Melanopareia torquata	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	-	1	2	1
Pteroptochos tarnii	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	3	1
Pteroptochos castaneus	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	3	1
Scelorchilus rubecula	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	3	1
Rhinocrypta lanceolata	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1
Teledromas fuscus	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1
Liosceles thoracicus	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	2	1
Psilorhamphus guttatus	?	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	2	1
Merulaxis ater	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	3	1
Merulaxis stresemanni	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Eugralla paradoxa	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	3	1	3	1
Myornis senilis	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	3	1	3	1
Eleoscytalopus indigoticus	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	3	1
Eleoscytalopus psychopompus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Scytalopus latrans	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	3	1	3	1
Scytalopus sp.	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	3	1	3	1
Scytalopus speluncae	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus iraiensis	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus macropus	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus femoralis	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus meridanus	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus spillmanni	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus magellanicus	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Scytalopus pachecoi	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	3	1	3	1
Acropternis orthonyx	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1

Táxons							Ca	racte	eres						
1 420115	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	4
Pitangus sulphuratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Mackenziaena severa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Myrmotherula unicolor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Sclateria naevia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geositta cunicularia	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	(
Furnarius rufus	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	(
Cranioleuca sulphurifera	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	(
Phacellodomus striaticollis	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	(
Syndactyla rufosuperciliata	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	(
Sittasomus griseicapillus	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	(
Dendrocolaptes platyrostris	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	(
Formicarius colma	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	(
Grallaria varia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Hylopezus macularius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Hylopezus ochroleucus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	(
Conopophaga lineata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	(
Melanopareia torquata	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	ſ
Pteroptochos tarnii	1	0	2	0	0	0	2	1	1	1	2	0	1	1	
Pteroptochos castaneus	1	0	2	0	0	0	2	1	1	1	2	0	?	1	
Scelorchilus rubecula	1	0	2	0	0	0	2	1	1	0	2	0	1	1	
Rhinocrypta lanceolata	0	1	2	0	0	0	2	1	1	0	2	0	0	1	
Teledromas fuscus	0	1	2	0	0	0	2	1	1	0	2	0	0	1	
Liosceles thoracicus	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	
Psilorhamphus guttatus	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	2	0	0	1	
Merulaxis ater	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	2	0	0	1	
Merulaxis stresemanni	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	0	0	1	
Eugralla paradoxa	1	0	2	0	1	1	2	1	1	1	2	1	-	1	
Myornis senilis	1	0	2	0	1	1	2	1	1	1	2	1	-	1	
Eleoscytalopus indigoticus	1	0	1	0	0	0	2	1	1	1	2	0	0	1	
Eleoscytalopus psychopompus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	0	0	1	
Scytalopus latrans	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus sp.	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus speluncae	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus iraiensis	1	0	?	0	1	?	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus macropus	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus femoralis	1	0	2	0	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus meridanus	1	Ō	?	Ō	1	1	?	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus spillmanni	1	Õ	2	Ō	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus magellanicus	1	Ō	2	Ō	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Scytalopus pachecoi	1	Õ	2	Ō	1	1	1	1	1	1	2	1	-	1	
Acropternis orthonyr	1	Õ	$\frac{-}{2}$	Õ	0	0	2	1	1	1	2	0	0	1	

Táyong	_						Ca	racte	eres						
Taxons	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Pitangus sulphuratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mackenziaena severa	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Myrmotherula unicolor	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Sclateria naevia	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Geositta cunicularia	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Furnarius rufus	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Cranioleuca sulphurifera	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Phacellodomus striaticollis	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0
Syndactyla rufosuperciliata	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Sittasomus griseicapillus	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	0
Dendrocolaptes platyrostris	0	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Formicarius colma	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Grallaria varia	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hylopezus macularius	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Hylopezus ochroleucus	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Conopophaga lineata	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Melanopareia torquata	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Pteroptochos tarnii	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Pteroptochos castaneus	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Scelorchilus rubecula	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Rhinocrypta lanceolata	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Teledromas fuscus	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Liosceles thoracicus	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Psilorhamphus guttatus	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Merulaxis ater	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Merulaxis stresemanni	?	0	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Eugralla paradoxa	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Myornis senilis	1	1	2	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
Eleoscytalopus indigoticus	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Eleoscytalopus psychopompus	?	0	2	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Scytalopus latrans	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scytalopus sp.	1	1	2	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1
Scytalopus speluncae	?	1	2	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Scytalopus iraiensis	?	1	2	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?
Scytalopus macropus	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scytalopus femoralis	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scytalopus meridanus	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scytalopus spillmanni	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Scytalopus magellanicus	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Scytalopus pachecoi	1	1	2	1	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	1
Acropternis orthonyx	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Távons							Ca	racte	eres						
1 ax0115	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
Pitangus sulphuratus	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	-	-	-	-
Mackenziaena severa	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Myrmotherula unicolor	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Sclateria naevia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Geositta cunicularia	1	3	1	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	0
Furnarius rufus	1	3	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0
Cranioleuca sulphurifera	1	3	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0
Phacellodomus striaticollis	1	3	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0
Syndactyla rufosuperciliata	1	3	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0
Sittasomus griseicapillus	1	3	1	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	2	0
Dendrocolaptes platyrostris	1	3	1	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	2	0
Formicarius colma	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0
Grallaria varia	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0
Hylopezus macularius	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0
Hylopezus ochroleucus	1	1	0	0	1	0	0	-	0	0	1	0	0	1	0
Conopophaga lineata	1	0	0	0,1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Melanopareia torquata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Pteroptochos tarnii	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Pteroptochos castaneus	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Scelorchilus rubecula	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Rhinocrypta lanceolata	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Teledromas fuscus	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Liosceles thoracicus	1	1	1	1	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0
Psilorhamphus guttatus	1	3	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0
Merulaxis ater	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0
Merulaxis stresemanni	1	0	1	0	2	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0
Eugralla paradoxa	1	2	1	2	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1
Mvornis senilis	1	2	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1
Eleoscytalopus indigoticus	1	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Eleoscytalopus psychopompus	1	0	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Scytalopus latrans	1	2	1	1	1	0	0	_	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus sp.	1	2	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus speluncae	1	2	1	1	1	0	0	_	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus iraiensis	1	2	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus macropus	1	2	1	1	1	0	Õ	-	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus femoralis	1	2	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1
Scytalopus meridanus	1	2	1	1	1	Õ	Ő	-	1	Õ	1	Õ	Õ	Õ	1
Scytalopus spillmanni	1	2	1	1	1	Õ	Ő	_	1	Õ	1	Õ	Õ	Õ	1
Scytalopus magellanicus	1	$\overline{2}$	1	1	1	Ő	Ő	_	1	Ő	1	Ő	Ő	Ő	1
Scytalopus pachecoi	1	2	1	1	1	Õ	Ő	_	1	Ő	1	Õ	Ő	Õ	1
Acropternis orthonyx	1	õ	1	1	Ô	Õ	õ	0	0	õ	1	Õ	Ő	Ő	1

Tánana						Ca	racte	res					
Taxons	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88
Pitangus sulphuratus	0	0	-	0	0	0	1	0	0	-	0	0	-
Mackenziaena severa	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0	-
Myrmotherula unicolor	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0	-
Sclateria naevia	0	0	1	1	0	0	1	0	1	2	0	0	-
Geositta cunicularia	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1
Furnarius rufus	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	2
Cranioleuca sulphurifera	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1
Phacellodomus striaticollis	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1
Syndactyla rufosuperciliata	2	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	2
Sittasomus griseicapillus	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1
Dendrocolaptes platyrostris	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	1
Formicarius colma	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Grallaria varia	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Hylopezus macularius	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Hylopezus ochroleucus	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Conopophaga lineata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-
Melanopareia torquata	3	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	-
Pteroptochos tarnii	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
Pteroptochos castaneus	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	?	1	0
Scelorchilus rubecula	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0
Rhinocrypta lanceolata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Teledromas fuscus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Liosceles thoracicus	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Psilorhamphus guttatus	0,1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Merulaxis ater	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-
Merulaxis stresemanni	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-
Eugralla paradoxa	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Myornis senilis	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	1	?
Eleoscytalopus indigoticus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-
Eleoscytalopus psychopompus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-
Scytalopus latrans	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus sp.	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus speluncae	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus iraiensis	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus macropus	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
Scytalopus femoralis	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus meridanus	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus spillmanni	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus magellanicus	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Scytalopus pachecoi	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Acropternis orthonyx	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0

Apresenta-se a seguir a relação dos clados presentes no consenso estrito, com a descrição das sinapomorfías que suportam cada um deles. Os clados estão numerados de acordo com a Figura 92.



Figura 92. Consenso estrito de 3.714 cladogramas maximamente parcimoniosos, cada qual com 222 passos, índice de consistência de 0,50 e índice de retenção de 0,84, obtidos a partir da análise de parcimônia de uma matriz composta por 41 táxons e 88 caracteres morfológicos. Os números sobre os ramos identificam os clados discutidos no texto. À direita dos nomes dos terminais são indicadas as famílias às quais os mesmos pertencem.


Figura 93. Mesma topologia (consenso estrito) apresentada na Figura 92. Os números sobre os ramos correspondem ao suporte de Goodman-Bremer para os clados.

Clado 1 – Inclui os representantes de Thamnophilidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): parede nasal externa ossificada em quase toda a sua extensão (car. 7, 0 \rightarrow 1); tróclea II sem sulco definível (car. 57, 0 \rightarrow 1); tróclea IV sem sulco definível (car. 59, 0 \rightarrow 1); segmento lateral dos elementos A (dentro dos limites das Membranae tracheales) cartilaginoso (car. 78, 0 \rightarrow 1); presença de um par de processos alongados (ossificados ou cartilaginosos) na linha de origem do músculo intrínseco ventral (car. 79*, 0 \rightarrow 1); presença de um par de músculos intrínsecos que se originam medialmente no ventre da siringe (car. 82, 0 \rightarrow 1); Musculus sternotrachealis

dividido em dois feixes distintos próximo à sua inserção na siringe (car. 84*, $0 \rightarrow 1$) e; Musculus sternotrachealis com inserção no Processus vocalis (feixe caudal) e na lateral de vários elementos A craniais às Membranae tracheales (car. 85*, $0 \rightarrow 2$).

Clado 2 – Inclui os representantes de Grallariidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): barra jugal reta ou levemente arqueada (car. 12, 1 \rightarrow 0); distância ampla entre as projeções da crista ilíaca, equivalendo a mais de duas vezes a largura das vértebras sacrais caudais (car. 48, 1 \rightarrow 0); crista cnemial maior que a crista rotular (car. 51*, 0 \rightarrow 1); Processus vocalis com aproximadamente a metade cranial ossificada, o restante (caudalmente) sendo cartilaginoso (car. 62, 0 \rightarrow 1); barras ventrais dos elementos A7–A12 ou A8–A11 em grande parte ausentes ventralmente, formando uma "janela" na superfície ventral da siringe (car. 74*, 0 \rightarrow 1); elementos A, craniais à siringe, dorsalmente muito finos e ventralmente largos (car. 77*, 0 \rightarrow 1) e; músculo intrínseco lateral presente (car. 81, 0 \rightarrow 1).

Clado 3 – Inclui as famílias Formicariidae, Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Rhinocryptidae. Está suportado pelas seguintes sinapomorfias, duas delas exclusivas (indicadas com um asterisco): projeção jugal do ectetmóide sem contato com a barra jugal (car. 21, $0\rightarrow$ 1); margem lateral da extremidade caudal da mandíbula com uma protuberância pouco destacada (car. 37, $0\rightarrow$ 1); ramos mandibulares com pneumatização restrita à porção caudal (car. 39*, $0\rightarrow$ 1); Processus vocalis apoiado a partir do elemento A1 (car. 63*, $0\rightarrow$ 1); músculo intrínseco lateral presente (car. 81, $0\rightarrow$ 1); e Musculus sternotrachealis com origem na segunda costela (car. 86, $0\rightarrow$ 1).

Clado 4 – Inclui as famílias Scleruridae, Dendrocolaptidae, Furnariidae e Rhinocryptidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfías, duas delas exclusivas (indicadas com um asterisco): lâmina recorrente do septo nasal longa (car. 6, 1 \rightarrow 0); turbinais alinasais ossificados e fusionados à extremidade rostral do vômer (car. 14*, 0 \rightarrow 1); e Processus vocalis com base ampla e porção cranial nitidamente mais estreita (car. 64*, 0 \rightarrow 1).

Clado 5 – Inclui as famílias Scleruridae, Dendrocolaptidae e Furnariidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, quatro delas exclusivas (indicadas com um asterisco): margem caudal das narinas claramente dorsal ao nível do cúlmen (car. 8^* , $0 \rightarrow 1$); barra jugal reta ou levemente arqueada (car. 12, $1 \rightarrow 0$); septo interorbital constituído por uma parede na metade rostral e por uma viga óssea na metade caudal (car. 29^* , $2 \rightarrow 1$); Processus vocalis

totalmente calcificado (car. 62, $1\rightarrow 3$); dois pares de músculos intrínsecos nas laterais da siringe (car. 81*, $1\rightarrow 2$); extremidade caudal da musculatura intrínseca inserida no meio do Processus vocalis, caudalmente à inserção do M. sternotrachealis (car. 88*, $0\rightarrow 1$).

Clado 6 – Inclui as famílias Dendrocolaptidae e Furnariidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfías, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): rostro paraesfenoidal com uma pequena projeção em cada lado de sua margem rostral (car. 34^* , $0 \rightarrow 1$); margem lateral da extremidade caudal da mandíbula sem protuberância (car. 37, $1 \rightarrow 0$); crista cnemial reduzida (car. 51^* , $0 \rightarrow 2$); tróclea IV sem sulco definível (car. 59, $0 \rightarrow 1$); tímpano formado pela fusão de elementos A da traquéia presente (car. 80^* , $0 \rightarrow 1$).

Clado 7 – Inclui apenas os representantes de Dendrocolaptidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfías, cinco delas exclusivas (indicadas com um asterisco): projeção jugal do ectetmóide em contato com a barra jugal (car. 21, 1 \rightarrow 0); pescoço do fêmur com um grande forame em sua superfície caudal (car. 50*, 0 \rightarrow 1); sulco intercnemial do tíbio-tarso largo (car. 52*, 0 \rightarrow 1); crista plantar lateral do tarso-metatarso com uma ponte ossificada fusionada ao hipotarso, deixando uma fontanela arredondada abaixo deste último (car. 55, 0 \rightarrow 1); extremidade apical da tróclea IV ao mesmo nível das demais (car. 56*, 0 \rightarrow 1); tróclea III com sulco muito profundo (car. 58*, 0 \rightarrow 1) e; elementos A da parte anterior da siringe (entre A4 e A11) com uma lacuna laterodorsal e lateroventral, deixando somente um segmento dorsal e ventral de cada elemento (car. 74*, 0 \rightarrow 2).

Clado 8 – Inclui apenas os representantes de Furnariidae e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, uma delas exclusiva (indicada com um asterisco): margem lateral do processo pré-maxilar dos nasais convexa (car. 9*, $0\rightarrow1$); projeção jugal do ectetmóide estreita (car. 20, $0\rightarrow1$) e; Musculus tracheolateralis restrito às laterais da traquéia (car. 87, $1\rightarrow0$).

Clado 9 – Inclui os gêneros *Cranioleuca* e *Phacellodomus* (Furnariidae) e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, uma delas exclusiva (indicada com um asterisco): septo interorbital constituído por uma parede curta rostral e por uma longa viga óssea no restante do espaço interorbital (car. 29, $1\rightarrow 2$); região do osso parietal e partes do frontal não-pneumatizados (car. 31, $0\rightarrow 1$); ulna curta (car. 46, $0\rightarrow 1$) e; presença de "janela" dorsal e ventral na siringe, formada pela ausência dos elementos A6–A7 até A10 (car. 74*, $0\rightarrow 3$).

Clado 10 – Inclui apenas os membros da família Rhinocryptidae, estando suportado pelas seguintes sinapomorfias, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): ectetmóide constituído por uma parede única e fina (car. 19*, $0 \rightarrow 1$); projeção jugal do ectetmóide estreita (car. 20, $0 \rightarrow 1$); lacrimal parcialmente fusionado ao ectetmóide, com pontos de sutura discerníveis entre os dois ossos (car. 26*, $2\rightarrow 1$); região do osso parietal e partes do frontal não-pneumatizados (car. 31, $0\rightarrow 1$); ausência de forame na face dorsal do processo medial da mandíbula (car. 38*, $0\rightarrow 1$); esterno com quatro incisões (car. 41, $0\rightarrow 2$); ulna curta (car. 46, $0\rightarrow 1$) e; distância entre as projeções da crista ilíaca pequena, equivalendo à largura das vértebras sacrais caudais (car. 48, $1\rightarrow 2$).

Clado 11 – Inclui os gêneros *Psilorhamphus*, *Merulaxis*, *Eleoscytalopus*, *Myornis*, *Eugralla*, *Scytalopus*, *Pteroptochos*, *Scelorchilus*, *Acropternis*, *Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): margem lateral da extremidade caudal da mandíbula com uma protuberância bem desenvolvida (car. 37^* , $1\rightarrow 2$); processos do manúbrio curtos ou vestigiais (car. 40^* , $0\rightarrow 1$); acrômio proeminente, posicionado caudalmente à extremidade proximal da clavícula (car. 44, $0\rightarrow 1$); fundo da fossa pneumática do úmero completamente coberto por uma parede óssea (car. 45^* , $0\rightarrow 1$) e; Musculus tracheolateralis restrito às laterais da traquéia (car. 87, $1\rightarrow 0$).

Clado 12 – Inclui os gêneros *Psilorhamphus*, *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), sendo suportado pelas seguintes sinapomorfias, ambas não exclusivas: processo transpalatino relativamente alongado (car. 11, $0 \rightarrow 1$) e; Processus vocalis sem variação contrastante de largura (car. 64, $1 \rightarrow 0$).

Clado 13 – Inclui os gêneros *Merulaxis* e *Eleoscytalopus* (Rhinocryptidae), sendo suportado pelas seguintes sinapomorfías, quatro delas exclusivas (indicadas com um asterisco): maxila sem pneumatização na barra ventral (car. 4, $0\rightarrow1$); septo interorbital constituído por uma parede rostral curta, sem viga óssea no restante do espaço interorbital (car. 29, $2\rightarrow3$); porção cranial do Processus vocalis com uma expansão em sentido ventral, seguida por uma expansão em sentido cranial, ao longo da superfície lateroventral da traquéia (car. 65*, $0\rightarrow2$); porção cranial do Processus vocalis com consistência mole (car. 66, $0\rightarrow1$); Processus vocalis com uma projeção dorsal estreita e fina (car. 67*, $0\rightarrow1$); elemento A3 vestigial e elementos A4-A5 reduzidos ou ausentes dorsalmente (car. 72*, $0\rightarrow1$); presença de uma

protuberância cartilaginosa ventral entre os elementos A2 e A6 (car. 73*, $0\rightarrow 1$) e; músculo intrínseco lateral ausente (car. 81, $1\rightarrow 0$).

Clado 14 – Inclui *Eleoscytalopus indigoticus* e *E. psychopompus* (Rhinocryptidae), sendo suportado por uma sinapomorfia exclusiva: presença de uma placa ossificada aproximadamente retangular na superfície lateral do Processus vocalis (car. 68^* , $0 \rightarrow 1$).

Clado 15 – Inclui *Merulaxis ater* e *M. stresemanni* (Rhinocryptidae), sendo suportado por uma sinapomorfia exclusiva: elemento A3 vestigial e elementos A4-A5 ausentes dorsalmente (car. 72*, $1\rightarrow 2$)

Clado 16 – Inclui os gêneros *Myornis, Eugralla, Scytalopus, Pteroptochos, Scelorchilus, Acropternis, Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfías, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): barra jugal reta ou levemente arqueada (car. 12, 1 \rightarrow 0); lacrimal roliço, avançando ao longo da projeção jugal do ectetmóide (car. 27*, 0 \rightarrow 1); processo zigomático com uma lâmina fina e destacada em sua face ventral (car. 33*, 1 \rightarrow 2); cristas ilíacas dorsais fusionadas entre si e com a crista do sinsacro (car. 47, 0 \rightarrow 1) e; sulco na porção ventrolateral da siringe presente (car. 75*, 0 \rightarrow 1).

Clado 17 – Inclui os gêneros *Myornis, Eugralla, Scytalopus, Pteroptochos, Scelorchilus, Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), e está suportado pela seguinte sinapomorfía não exclusiva: porção cranial do Processus vocalis orientada em sentido ventral, seja por uma brusca quebra em relação ao eixo principal desse processo ou pelo encurvamento praticamente contínuo desde o meio do mesmo (car. 65, $0\rightarrow1$).

Clado 18 – Inclui os gêneros *Rhinocrypta* e *Teledromas* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, quatro delas exclusivas (indicadas com um asterisco): maxilopalatino composto por uma porção rostral estreita e por uma porção caudal expandida (car. 10^* , $0\rightarrow1$); ramos (turbinais alinasais) do vômer composto nitidamente afastados caudalmente e mais próximos distalmente (car. 15^* , $0\rightarrow1$); parte distal dos turbinais alinasais torcida dorsalmente, formando uma crista (ou anteparo) lateral (car. 16^* , $0\rightarrow1$); côndilo lateral do processo mandibular do quadrado largo (car. 17^* , $0\rightarrow1$); parietal e frontal inteiramente pneumatizados (car. 31, $1\rightarrow0$); processo pós-orbital longo e fusionado ao processo zigomático (car. 32, $0\rightarrow1$) e; processos do manúbrio alongados (car. 40, $1\rightarrow0$).

Clado 19 – Inclui os gêneros *Myornis, Eugralla, Scytalopus, Pteroptochos* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfias não exclusivas: maxila sem pneumatização na barra ventral (car. 4, $0\rightarrow$ 1); septo interorbital constituído por uma parede rostral curta, sem viga óssea no restante do espaço interorbital (car. 29, $2\rightarrow$ 3) e; Musculus tracheolateralis com seus dois lados se encontrando na linha mediana ventral da traquéia, seguindo unidos sobre vários elementos A (car. 87, $0\rightarrow$ 1).

Clado 20 – Inclui os gêneros *Pteroptochos* e *Scelorchilus* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfías, três delas exclusivas (indicadas com um asterisco): ectetmóide estendendo-se, em sentido dorsal, acima do nível do cúlmen (car. 18*, $0\rightarrow$ 1); face rostral do ectetmóide com uma ampla aba lateral dirigida rostromedialmente (car. 22*, $0\rightarrow$ 1); presença de uma ampla aba na face rostral do ectetmóide, junto ao rostro paraesfenóide, dirigida rostralmente (car 23*, $0\rightarrow$ 1); face rostral do lacrimal com um forame conspícuo (car 28, $1\rightarrow$ 0); sinsacro apresentando fenestras pareadas em toda a sua extensão (car 49, $1\rightarrow$ 0); canal lateral externo do hipotarso aberto (car. 53, $0\rightarrow$ 1) e; presença de um músculo intrínseco siringeal com orientação oblíqua de fibras, com origem laterodorsal e inserção ventral no Processus vocalis (car 83, $0\rightarrow$ 1).

Clado 21 – Inclui *Pteroptochos tarnii* e *P. castaneus*, estando suportado pela seguinte sinapomorfia não exclusiva: presença de uma abertura semi-circular na metade dorsal do ectetmóide, junto ao rostro paraesfenóide (car. 24. $0 \rightarrow 1$).

Clado 22 – Inclui os gêneros *Myornis*, *Eugralla* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, cinco delas exclusivas (indicadas com um asterisco): lacrimal vestigial (car. 27, $1\rightarrow3$); fossa temporal curta, terminando na lateral do crânio (car. 35^* , $0\rightarrow1$); presença de uma ponta saliente, dirigida dorsalmente, na extremidade dorsal do processo paraoccipital (car. 36^* , $0\rightarrow1$); clavículas reduzidas, sem hipocleido (car. 42^* , $0\rightarrow1$); Processus vocalis extensamente calcificado e com base cartilaginosa (car. 62^* , $0\rightarrow2$); Processus vocalis esquerdo nitidamente mais baixo que o direito (car. 69^* , $0\rightarrow1$).

Clado 23 – Inclui os gêneros *Myornis* e *Scytalopus* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfías não exclusivas: barra jugal claramente sinusoidal (car. 12, $0 \rightarrow 1$) e; extremidades cartilaginosas dorsais de A2 fusionadas medialmente e com o elemento A3 (car. 76, $0 \rightarrow 2$).

Clado 24 – Inclui apenas representantes do gênero *Scytalopus* (Rhinocryptidae), e está suportado pelas seguintes sinapomorfias, uma delas exclusiva (indicada com um asterisco): margem da porção rostral da barra jugal com um alargamento lateral (car. 13*, $0 \rightarrow 1$); porção lateral do ectetmóide arqueada rostralmente (car 25, $0 \rightarrow 1$) e; margem lateral da extremidade caudal da mandíbula com uma protuberância pouco destacada (car. 37, $2 \rightarrow 1$).

3.3.2 Evidência total - dados morfológicos e moleculares combinados

O conjunto de dados dessa análise incluiu todos os 41 táxons e os 88 caracteres morfológicos considerados no presente estudo, assim como 2.872 pares de base do gene RAG-1 e 1.152 pares de base do gene RAG-2. A matriz resultante foi composta por 20 táxons (quatro apenas ao nível de gênero; ver Material e Métodos) representados pelos caracteres morfológicos e moleculares e 21 táxons representados somente pelos caracteres morfológicos.

A análise de parcimônia desse conjunto recuperou 198 árvores maximamente parcimoniosas (cada qual com 1557 passos), o consenso das quais é apresentado na figura 94. A topologia do consenso revelou um grande agrupamento composto pelos táxons do clado 3 e pela família Grallariidae, com esta última, Formicariidae, Rhinocryptidae e o clado Scleruridae + Furnariidae + Dendrocolaptidae formando uma politomia. As famílias Melanopareiidae, Thamnophilidae e Conopophagidae formaram outra politomia, basal em relação do clado acima. Embora os Rhinocryptidae tenham permanecido monofiléticos nessa análise, internamente houve uma perda de resolução tanto em relação à hipótese morfológica aqui descrita quanto em relação a hipótese molecular de Moyle *et al.* (2009), com *Psilorhamphus, Liosceles* e os clados *Pteroptochos + Scelorchilus, Acropternis + Teledromas + Rhinocrypta, Merulaxis + Eleoscytalopus* e *Myornis + Eugralla + Scytalopus* formando uma politomia. Contudo, dois arranjos distintos em relação à hipótese baseada em morfologia e congruentes com a hipótese molecular foram recuperados na análise combinada: *Acropternis* como táxon-irmão de *Rhinocrypta + Teledromas* e *Myornis* como grupo-irmão do clado *Eugralla + Scytalopus*.



Figura 94. Consenso estrito de 198 árvores maximamente parcimoniosas, cada qual com 1557 passos, obtidas pela análise combinada dos dados morfológicos (88 caracteres) e moleculares (2.872 pares de base do gene RAG-1 e 1.152 pares de base do gene RAG-2).

4 DISCUSSÃO

4.1 Monofiletismo de Rhinocryptidae

O monofiletismo dos Rhinocryptidae, com exclusão de *Melanopareia*, foi plenamente apoiado pela análise morfológica aqui apresentada, nisso concordando com todos os resultados de análises moleculares abrangentes até agora disponíveis (Irestedt *et al.*, 2002; Chesser, 2004; Rice, 2005b; Moyle *et al.*, 2009). O índice de Goodman-Bremer obtido como suporte para essa hipótese foi alto (i.e., 8), encontrando assim outro paralelo com os estudos baseados em DNA, os quais obtiveram alto apoio estatístico para os seus resultados. O número de sinapomorfías morfológicas aqui identificadas para a família também é alto (oito; ver acima), e inclui caracteres já identificados por Feduccia e Olson (1982) com base no exame de material osteológico de metade dos gêneros de Rhinocryptidae, a saber: lacrimal parcialmente fusionado ao ectetmóide (car. 26.1), parietal pouco pneumatizado (car. 31.1) e ausência de forame no processo medial da mandíbula (car. 38.1). Embora esses caracteres não tenham sido explicitamente sugeridos como sinapomorfías da família, Feduccia e Olson (1982) destacaram sua ocorrência generalizada nos táxons por eles examinados e, assim, estabeleceram uma base para estudos mais abrangentes e específicos sobre o grupo.

Interessantemente, um dos caracteres historicamente mais utilizados para o reconhecimento de membros da família – o esterno com quatro incisões (car. 41.2; ver Heimerdinger e Ames, 1967) – foi aqui otimizado como uma sinapomorfia para a mesma, sendo que sua ocorrência em alguns gêneros de Furnariides e em diversas famílias de não-passeriformes levou Feduccia e Olson (1982) a considerá-lo como primitivo e não diagnóstico para ela. Os demais caracteres, ectetmóide constituído por uma parede única e fina (car. 19.1), projeção jugal do ectetmóide estreita (car. 20.1), ulna curta (car. 46.1) e distância entre as projeções posteriores das cristas ilíacas reduzida (car. 48.2), são aqui identificados pela primeira vez como diagnósticos (e sinapomórficos) para os Rhinocryptidae. Outros dois caracteres tem sido mencionados como diagnósticos para a família, a pterila ventral sem separação na margem do flanco e a presença de opéculo móvel nas narinas, o primeiro reconhecido como uma condição exclusiva da família e o segundo compartilhado com Melanopareiidae e outras famílias não proximamente relacionadas (Ames *et al.*, 1968; Krabbe e Schulenberg, 2003; Rice, 2005b; Maurício *et al.*, 2008).

O monofiletismo da família Rhinocryptidae foi, igualmente, recuperado pela análise combinada dos dados morfológicos e moleculares (Figura 94).

4.2 Relações internas em Rhinocryptidae

Com relação ao arranjo interno da família, a divergência basal entre *Liosceles* e os demais gêneros de Rhinocryptidae representa um dos pontos proeminentes dos resultados obtidos no presente estudo, sendo o suporte para esse arranjo relativamente alto (índice de Goodman-Bremer igual a 5). Embora Moyle *et al.* (2009) tenham recuperado esse gênero em uma posição "intermediária" (imediatamente basal ao clado composto por *Acropternis, Rhinocrypta* e *Teledromas*; ver Figura 4) dentro de sua assim delimitada subfamília Rhinocryptinae, o resultado da análise combinada das evidências morfológicas e moleculares não corroborou esse arranjo, uma vez que o consenso estrito das hipóteses igualmente parcimoniosas revelou uma topologia na qual *Liosceles, Psilorhamphus* e quatro clados (um deles composto por *Acropternis, Rhinocrypta* e *Teledromas*) formam uma politomia (Figura 94). Por outro lado, esse resultado também não corroborou a posição basal de *Liosceles* na família tal como revelado pela análise apenas dos dados morfológicos.

De um modo geral, a filogenia morfológica diferiu das filogenias moleculares (Maurício et al., 2008; Moyle et al., 2009) quanto aos agrupamentos mais inclusivos obtidos. Essa discrepância reside, além do discutido acima com relação ao gênero Liosceles, em três pontos básicos: a) na posição do clado composto por Myornis, Eugralla e Scytalopus, que na análise de Moyle et al. (2009) representa um dos dois ramos maiores da família e no estudo de Maurício et al. (2008) aparece como grupo irmão (mas com baixo apoio estatístico) de Merulaxis + Eleoscytalopus; b) na posição basal do clado Pteroptochos + Scelorchilus em Maurício et al. (2008) e; c) na posição e relações dos gêneros Acropternis, Rhinocrypta e Teledromas. Os pontos de congruência entre a hipótese morfológica e as hipóteses baseadas em caracteres moleculares tendem a se restringir às relações mais apicais (por exemplo, entre gêneros), o que ficou cristalizado no consenso estrito da análise com evidência total (Figura 94). Por exemplo, a análise com maior abrangência taxonômica apresentada em Maurício et al. (2008) recuperou os clados Pteroptochos + Scelorchilus e Eleoscytalopus + Merulaxis com apoio estatístico alto, agrupamentos recuperados na análise morfológica com alto suporte de Goodman-Bremer (7 para ambos; Figura 93). Embora com uma amostragem taxonômica algo distinta, Moyle et al. (2009) também recuperaram o clado Pteroptochos + Scelorchilus e, ainda, a relação

Rhinocrypta + *Teledromas*. Interessantemente, esta última relação foi recuperada no presente estudo com um suporte alto (índice de Goodman-Bremer de 7) mas com um relativamente baixo apoio estatístico em Moyle *et al.* (2009). Tanto a análise morfológica quanto as moleculares recuperaram o clado *Myornis* + *Eugralla* + *Scytalopus*, mas o táxon basal desse grupo foi distinto, com o primeiro (e não o segundo) ocupando a posição basal nas duas análises moleculares.

Os resultados obtidos corroboraram o reconhecimento do gênero *Eleoscytalopus*, recentemente proposto para duas espécies tradicionalmente alocadas em *Scytalopus* (Maurício *et al.*, 2008). Também corroborou-se a validade das sinapomorfías siringeais sugeridas como suporte para o clado *Eleoscytalopus* + *Merulaxis* (caracteres 66.1 e 72.1), sendo que outros quatro caracteres da siringe (caracteres 65.2, 67.1, 73.1 e 81.0) e dois do esqueleto (caracteres 4.1 e 29.3) foram identificados como suporte adicional para esse agrupamento. Contudo, a posição desse clado na família, conforme revelado na análise morfológica, é basal em relação a um grande agrupamento bem suportado (índice de Goodman-Bremer = 4) composto pelos gêneros *Pteroptochos, Scelorchilus, Myornis, Eugralla, Scytalopus, Acropternis, Rhinocrypta* e *Teledromas*, nisso diferindo profundamente da hipótese molecular.

Embora a alocação de *Psilorhamphus* em Rhinocryptidae, estabelecida por Plótnick (1958), tenha sido corroborada pelas análises moleculares apresentadas em Maurício *et al.* (2008), as mesmas incluíram apenas uma família como grupo-externo (Grallariidae), o que não permitiu um teste rigoroso quanto à posição sistemática geral desse gênero (i.e., à qual família de Furnariides pertenceria). Portanto, a análise morfológica aqui apresentada – amparada na amostragem de todas as famílias de Furnariides – representou um teste robusto quanto à posição desse disputado gênero, alocando-o firmemente entre os Rhinocryptidae.

O monofiletismo do gênero *Scytalopus*, representado na análise morfológica por 10 das 38 espécies nomeadas, foi corroborado no presente estudo. Portanto, a suspeita de que o maior representante do gênero – *S. macropus* – poderia representar uma entidade genérica distinta (Whitney, 1994) não foi corroborada. Idealmente, muitos outros representantes desse gênero – um dos mais diversificados de toda a avifauna Neotropical – devem ser incluídos em análises filogenéticas futuras, visando estabelecar um teste rigoroso para a hipótese vigente de monofiletismo do mesmo. Nesse contexto, seria fundamental incluir representantes do grupo específico *Scytalopus bolivianus*, diagnosticado pela presença de uma mancha branca no alto da cabeça (Krabbe e Schulenberg, 1997, 2003).

4.3 Relações mais inclusivas na infraordem Furnariides

Embora o presente estudo não tenha sido especificamente delineado para a busca de resolução das relações filogenéticas entre os grandes grupos de Furnariides, os resultados aqui obtidos levantam hipóteses alternativas de relacionamento entre algumas famílias nessa infraordem, mas também concordam com as contribuições recentes no que tange à recuperação das diferentes famílias como agrupamentos monofiléticos (Irestedt *et al.*, 2002; Chesser, 2004; Moyle *et al.*, 2009). A recuperação de um clado contendo apenas Formicariidae, Rhinocryptidae e Furnariidae *sensu lato* (i.e., o clado composto por Scleruridae, Dendrocolaptidae e Furnariidae) foi um ponto em comum entre os resultados da análise morfológica e as filogenias baseadas em dados moleculares apresentadas por Irestedt *et al.* (2002) e Chesser (2004), e diferiu da recente hipótese (Moyle *et al.*, 2009) de uma relação de grupo-irmão entre Rhinocryptidae e Grallariidae. A análise com evidência total não corroborou essa última hipótese, revelando uma politomia no consenso estrito composta por Formicariidae, Furnariidae *sensu lato*, Grallariidae e Rhinocryptidae (Figura 94).

Nenhuma das filogenias até agora publicadas recuperou uma relação tão próxima entre Rhinocryptidae e Furnariidae sensu lato. Essa relação aparece somente como um resultado da análise morfológica, tendo obtido um suporte baixo (índice de Goodman-Bremer igual a 2). Contudo, essa hipótese encontra apoio em características da história natural dos dois grupos. Os representantes de ambos os grupos tem em comum o hábito de nidificar de forma a ocultar a postura, seja construindo o ninho em cavidades (do solo ou de troncos) ou erigindo estruturas complexas e bem fechadas de material vegetal em espaços abertos ou dentro de florestas (Fraga e Narosky, 1985; Sick, 1997; Zyskowski e Prum, 1999; Caydedo-Rosales et al., 2004; Greeney e Gelis, 2005; Hosner e Huanca, 2008). Os Formicariidae utilizam troncos com espaço amplo para colocar seus ninhos, que são tijelas rasas (Sick, 1997), e não situações de total confinamento como nos dois primeiros grupos. Todos os Grallariidae, igualmente, fazem um ninho em forma de tijela ou cesta aberta, colocada abertamente ou de modo semi-oculto no sub-bosque da mata sombria (Greeney et al., 2004, 2008; Martin e Greeney, 2006; Juiña et al., 2009). O mesmo ocorre com Conopophagidae e grande parte dos Thamnophilidae (Fraga e Narosky, 1985; Sick, 1997), enquanto os Melanopareiidae constróem uma esfera de palha com ampla abertura laterosuperior, colocada entre moitas de capim alto (Di Giacomo, 2005; Gressler e Marini, 2007; Kanegae e Silva, 2008). A nidificação em cavidades, mas não necessariamente em forma subterrânea, é hipotetizada como a forma ancestral de nidificação do grupo formado por

Formicariidae, Rhinocryptidae e Furnariidae *sensu lato* (Irestedt *et al.*, 2006). Nesse contexto, chama-se a atenção para o fato de que os Scleruridae (gêneros *Geositta* e *Sclerurus*), membros mais basais do clado Scleruridae + Furnariidae + Dendrocolaptidae (Fjeldså *et al.*, 2005; Irestedt *et al.*, 2002, 2006, 2009; Chesser, 2004; Moyle *et al.* 2009), nidificam de forma subterrânea, o mesmo ocorrendo com gêneros recuperados na análise morfológica como basais em Rhinocryptidae, isto é, *Liosceles* e *Merulaxis* (Rosenberg, 1986; Bernardo e Thorns, 2009).

4.4 Biogeografia

Biogeograficamente, os clados de Rhinocryptidae identificados na análise morfológica correspondem a três padrões básicos: um endêmico da floresta Amazônica, que inclui apenas o gênero Liosceles; um endêmico da Mata Atlântica / leste da América do Sul, gêneros Psilorhamphus, formado pelos Merulaxis e *Eleoscytalopus*; e um predominantemente do oeste da América do Sul, formado pelos demais oito gêneros, com um de seus representantes (Scytalopus) alcançando o leste do continente. Esse arranjo apresenta-se biogeograficamente bastante coerente, sugerindo o seguinte cenário evolutivo: O ancestral comum imediato de todos os gêneros de Rhinocryptidae teria apresentado uma distribuição que se estendia desde a Amazônia até o leste e centro-sul do continente. Após uma cladogênese inicial, em que esse suposto ancestral teria sido dividido num componente amazônico ("proto Liosceles") e noutro meridional (ancestral comum dos demais gêneros), teria havido uma separação deste segundo num componente atlântico e noutro predominantemente ocidental. Este último, por sua vez, teria se dividido primeiramente num representante restrito ao extremo norte da cadeia andina, e que eventualmente deu origem ao atual gênero Acropternis, e noutro cuja maioria dos gêneros descendentes são restritos à metade sul do continente. Este último, ao seu turno, teria se dividido num componente centro-meridional cisandino (Teledromas e Rhinocrypta) e noutro meridional andino / transandino (Scelorchilus, Pteroptochos, Eugralla, Myornis e Scytalopus). Desse componente andino / transandino, teria ocorrido a separação entre o clado Pteroptochos + Scelorchilus e aquele composto por Eugralla, Myornis e Scytalopus, a partir do qual teria havido uma dispersão rumo ao norte dos Andes onde, eventualmente, teria ocorrido a separação entre estes dois últimos. O gênero Scytalopus, posteriormente, teria se irradiado ao longo de toda a cadeia andina e para o leste do continente (serras e planaltos do leste do

Brasil), enquanto os outros dois membros de seu clado, *Eugralla* e *Myornis*, permaneceram com distribuições relativamente restritas, respectivamente no sul e no norte dos Andes.

No momento, é prematudo tentar associar a cladogênese implicada pela filogenia morfológica com eventos geológicos e paleoclimáticos específicos. Contudo, tentativamente, sugere-se aqui algumas correlações. A localização da calha principal da Bacia do Paraná / Paraguai coincide com a área que separa os clados atlântico e ocidental (ver Figura 1). É bem documentado que essa região foi invadida pelo mar sucessivas vezes ao longo do Terciário (Lundberg et al., 1998) e tal tipo de evento certamente teria isolado de um lado e outro da região submersa aves com baixíssima capacidade de vôo, como são todos os Rhinocryptidae. A intensa e complexa orogênese andina durante o terciário (Lundberg et al., 1998; Gregory-Wodzicki, 2000) provavelmente foi responsável por outros eventos cladogenéticos envolvendo a família, tal como a separação entre o clado cisandino Teledromas + Rhinocrypta e o clado andino / transandino Scelorchilus + Pteroptochos + Eugralla + Myornis + Scytalopus. Este último gênero, por sua vez, teria se originado nos Andes, de onde teria se dispersado para o leste do continente. Essa última hipótese tem sido defendida por vários autores, notadamente Sick (1985) e Vielliard (1990), e foi amplamente corroborada por estudos filogenéticos recentes (Maurício et al., 2008; Mata et al., 2009). Por outro lado, o cenário biogeográfico / filogenético geral aqui exposto não corrobora a idéia (Sick, 1985; Willis, 1992) de uma origem andina generalizada para todos os Rhinocryptidae do leste do Brasil e nordeste da Argentina (bioma Mata Atlântica), uma vez que três dos quatro gêneros ocorrentes nessa região (Psilorhamphus, Eleoscytalopus e Merulaxis) compõem um clado basal dentro da família.

4.5 Implicações taxonômicas

Desenvolve-se adiante uma proposta de classificação dos Rhinocryptidae a partir da topologia obtida com a análise dos caracteres morfológicos. Optou-se por essa abordagem de acordo com os seguintes motivos: a hipótese baseada em morfologia não foi refutada pelo resultado gerado pela análise combinada dos dados, com exceção de dois pontos (recuperação do clado *Acropternis* + *Rhinocrypta* + *Teledromas* e na posição basal de *Myornis* em seu clado), tendo havido congruência entre os resultados das duas análises em diferentes aspectos (monofiletismo de Rhinocryptidae e relações entre vários gêneros); a análise baseada em morfologia incluiu um número considerável de caracteres e uma densa amostragem taxonômica da família (quase três vezes mais densa que a análise original que

gerou os dados moleculares); a hipótese morfológica obteve um resultado robusto, com resolução completa à nível de gênero no consenso estrito e com suporte de Goodman-Bremer relativamente alto para a maioria dos nós mais profundos.

O reconhecimento das subfamílias Rhinocryptinae e Scytalopodinae, como proposto por Moyle *et al.* (2009), não encontrou apoio no presente estudo, tanto com base nos resultados da análise morfológica quanto na análise com evidência total. Contudo, reconhece-se aqui a importância das contribuições de Moyle *et al.* (2009) e de Tello *et al.* (2009), que são coordenadas entre si, em buscar a implementação de uma classificação que reflita mais acuradamente os resultados de estudos filogenéticos envolvendo as infraordens Furnariides e Tyrannides. Portanto, segue-se aqui aqueles autores "em direção a uma classificação filogenética dos Furnariides" (Moyle *et al.*, 2009: 402), apresentando-se a seguir uma proposta de reconhecimento formal de alguns agrupamentos em Rhinocryptidae, buscando refletir os resultados aqui obtidos. Os caracteres mencionados nas diagnoses foram simplificados a partir das descrições apresentadas na relação dos clados 1 a 24 (ítem 3.3.1), mas alguns são autapomorfias não mencionadas naquela relação.

Família Rhinocryptidae Wetmore, 1926. Diagnose: ectetmóide constituído por uma parede única e fina (19.1); projeção jugal do ectetmóide estreita (20.1); lacrimal parcialmente fusionado ao ectetmóide (26.1); região do osso parietal e partes do frontal não-pneumatizados (31.1); ausência de forame na face dorsal do processo medial da mandíbula (38.1); esterno com quatro incisões (41.2); ulna curta (46.1) e; distância entre as projeções da crista ilíaca pequena (48.2). Táxons incluídos: subfamílias Lioscelinae e Rhinocryptinae.

Subfamília Lioscelinae, novo táxon. Gênero-tipo *Liosceles* Sclater, 1865. Diagnose: barra dorsal do pré-maxilar arqueada (2.1) e; processo transpalatino longo (11.2). Adicionalmente, o novo táxon pode ser diagnosticado por apresentar todas as sinapomorfías da família (mencionadas acima) e por não apresentar os caracteres diagnósticos da subfamília Rhinocryptinae, conforme caracterizada abaixo. Táxon incluído: gênero *Liosceles*.

Subfamília Rhinocryptinae Wetmore, 1926. Diagnose: margem lateral da extremidade caudal da mandíbula com uma protuberância bem desenvolvida (37.2); processos do manúbrio curtos ou vestigiais (40.1); acrômio proeminente (44.1); fundo da fossa pneumática do úmero completamente coberto por uma parede óssea (45.1) e; Musculus tracheolateralis restrito às laterais da traquéia (87.0). Táxons incluídos: supertribos Psilorhamphidi e Rhinocryptidi.

Supertribo Psilorhamphidi, nova subordinação (Psilorhamphidae Wolters, 1983). Gênero-tipo *Psilorhamphus* Sclater, 1855. Diagnose: transpalatino relativamente alongado (11.1) e; Processus vocalis não apresentando variação contrastante de largura (64.0). Táxons incluídos: tribos Psilorhamphini e Merulaxini.

Tribo Psilorhamphini, nova subordinação (Psilorhamphidae Wolters, 1983). Diagnose: ectetmóide arqueado rostralmente (25.1); lacrimal vestigial (27.3) e; Processus vocalis totalmente calcificado (62.3). Táxon incluído: gênero *Psilorhamphus*.

Tribo Merulaxini, novo táxon. Gênero-tipo *Merulaxis* Lesson, 1831. Diagnose: maxila sem pneumatização na barra ventral (4.1); septo interorbital constituído por uma parede rostral curta (29.3); porção cranial do Processus vocalis expandida em sentido ventral e cranial (65.2); porção cranial do Processus vocalis com consistência mole (66.1); Processus vocalis com uma projeção dorsal estreita e fina (67.1); elemento A3 vestigial e elementos A4-A5 reduzidos ou ausentes dorsalmente (72.1); protuberância cartilaginosa ventral presente entre os elementos A2 e A6 (73.1) e; músculo intrínseco lateral ausente (81.0). Táxons incluídos: gêneros *Merulaxis* e *Eleoscytalopus*.

Supertribo Rhinocryptidi, nova subordinação (Rhinocryptidae Wetmore, 1926). Diagnose: barra jugal reta ou levemente arqueada (12.0); lacrimal roliço, avançando ao longo da projeção jugal do ectetmóide (27.1); processo zigomático com uma lâmina fina e destacada em sua face ventral (33.2); cristas ilíacas dorsais fusionadas entre si (47.1) e; sulco na porção ventrolateral da siringe presente (75.1). Táxons incluídos: tribos Acropternini, Rhinocryptini e Scytalopodini (as duas últimas compõem um clado nãonomeado).

Tribo Acropternini, novo táxon. Gênero-tipo *Acropternis* Cabanis e Heine, 1859. Diagnose: barra dorsal do processo nasal do pré-maxilar angulada (2.3) e; músculo intrínseco oblíquo presente (83.1). Táxon incluído: gênero *Acropternis*.

Clado não-nomeado (equivalente ao clado 17 do presente estudo). Diagnose: porção cranial do Processus vocalis orientada em sentido ventral (65.1). Táxons incluídos: tribos Rhinocryptini e Scytalopodini.

Tribo Rhinocryptini, nova subordinação (Rhinocryptidae Wetmore, 1926). Diagnose: maxilopalatino composto por uma porção rostral estreita e por uma porção caudal expandida (10.1); "ramos" do vômer composto afastados caudalmente e mais próximos distalmente (15.1); parte distal dos turbinais alinasais torcida dorsalmente (16.1); côndilo lateral do processo mandibular do quadrado largo (17.1); parietal e frontal inteiramente pneumatizados (31.0); processo pós-orbital longo e fusionado ao processo zigomático (32.1) e; processos do manúbrio alongados (40.0). Táxons incluídos: gêneros *Rhinocrypta* e *Teledromas*.

Tribo Scytalopodini, nova subordinação (Scytalopodidae J. Müller, 1847). Diagnose: maxila sem pneumatização na barra ventral (4.1); septo interorbital constituído por uma parede rostral curta (29.3) e; Musculus tracheolateralis com seus dois lados se encontrando na linha mediana ventral da traquéia (87.1). Táxons incluídos: subtribos Pteroptochina e Scytalopodina.

Subtribo Pteroptochina, nova subordinação (Pteroptochidae P. L. Sclater, 1858). Diagnose: ectetmóide extendendo-se acima do nível do cúlmen (18.1); ectetmóide com uma projeção lateral dirigida rostralmente (22.1); ectetmóide com uma projeção medial dirigida rostralmente (23.1); face rostral do lacrimal com um forame (28.0); sinsacro com fenestras pareadas em toda a sua extensão (49.0); canal lateral externo do hipotarso aberto (53.1) e; presença de um músculo intrínseco siringeal com orientação oblíqua de fibras (83.1). Táxons incluídos: gêneros *Pteroptochos* e *Scelorchilus*.

Subtribo Scytalopodina, nova subordinação (Scytalopodidae J. Müller, 1847). Diagnose: lacrimal vestigial (27.3); fossa temporal curta (35.1); ponta saliente dirigida dorsalmente presente na extremidade dorsal do processo paraoccipital (36.1); clavículas reduzidas, sem hipocleido (42.1); Processus vocalis extensamente calcificado e com base cartilaginosa (62.2) e; Processus vocalis esquerdo nitidamente mais baixo que o direito (69.1). Táxons incluídos: gêneros *Myornis, Eugralla* e *Scytalopus*.

REFERÊNCIAS

- Alvarenga, H. M. F. (1992) Coleções osteológicas: perspectivas para a ornitologia no Brasil. Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Zool. 8: 247-257.
- Ames, P. L. (1971) The morphology of the syrinx in Passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist., Yale University, Bulletin* 37.
- Ames, P. L., Heimerdinger, M. A. e Warter, S. L. (1968) The anatomy and systematic position of the antpipits *Conopophaga* and *Corythopis*. *Postilla* 114: 1–32.
- Amorim, D. de S. (1997) Elementos básicos de sistemática filogenética. 2ª Edição (revista e ampliada). Editora Holos e Sociedade Brasileira de Entomologia, Ribeirão Preto.
- Arctander, P. e J. Fjeldså (1994) Andean tapaculos of the genus Scytalopus (Aves, Rhinocryptidae): a study of speciation using DNA sequence data, p. 205-225. In: V. Loeschcke, J. Tomiuk and S. K. Jain (eds.) Conservation Genetics. Birkhäuser Verlag Basel / Switzerland.
- Barker, F. K., Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J. e Cracraft, J. (2004) Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101: 11040-11045.
- Baumel, J. e Witmer, L. (1993) Osteologia. In: Baumell, J., King, A., Breazile, J., Evans, H., Berge, L. (Eds.), Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium, 2^a ed. Nuttall Ornitological Club, Cambridge, pp. 45–132.
- Bernardo, C. S. S. e Thorns, D. (2009) First breeding data for Slaty Bristlefront *Merulaxis ater*, in Rio de Janeiro state, Brazil. *Cotinga* 31: 76-77.
- Bock, W. J. (1994) History and nomenclature of Avian family-group names. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 222: 1-281.
- Bock, W. J. e Clench, M. H. (1985) Morphology of the Noisy Scrub-bird, *Atrichornis clamosus* (Passeriformes: Atrichornithidae): systematic relationships and summary. *Records Austr. Mus.* 37: 243-254.
- Bonaparte, C. L. (1850) Conspectus generum avium. Lugduni Batavorum. 543 pp.
- Bornschein, M. R., B. L. Reinert e M. Pichorim (1998) Descrição, ecologia e conservação de um novo *Scytalopus* (Rhinocryptidae) do sul do Brasil, com comentários sobre a morfologia da família. *Ararajuba* 6: 3-36.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. Cladistics. 10: 295-304.
- Brumfield, R. T., Tello, J. G., Cheviron, Z. A., Carling, M. D., Crochet, N. e Rosenberg, K. V. (2007) Phylogenetic conservatism and antiquity of a tropical specialization: Armyant-following in the typical antbirds (Thamnophilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 45: 1-13.
- Cabanis, J. (1847) Ornithologische notizen. Arch. Naturg. 13: 186-256.
- Cabanis, J. e Heine, F. (1859) Verzeichniss der Ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Buchard vor Halberstadt. Mit kritischen Anmerkungen und Beschreibung der neuen Arten systematisch bearbeitet. II. Schreivögel. Halberstadt. 176 pp.
- Cannell, P. F. (1988) Techniques for study of avian syringes. Wilson Bull. 100: 289-293.
- Caycedo-Rosales, P., Cardona, P. J. e Pulido-Santacruz, P. (2004) El nido del tapaculo ocelado (*Acropternis orthonyx*). Orn. Colombiana 2: 41-44.

- CBRO (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos) (2009) Listas das aves do Brasil. Disponível em: http://www.cbro.org.br/CBRO/listabr.htm
- Chapman, F. M. (1915) The more northern species of the genus *Scytalopus* Gould. *Auk* 32: 406-423.
- Chesser, R. T. (1999) Molecular systematics of the rhinocryptid genus *Pteroptochos*. *Condor* 101: 439-446.
- Chesser, R. T. (2004) Molecular systematics of New World suboscine birds. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 11-24.
- Chesser, R. T. e Have, J. (2007) On the phylogenetic position of the scrub-birds (Passeriformes: Menurae: Atrichornithidae) of Australia. J. Ornithol. 148: 471-476.
- Chu, P. C. (1998) A phylogeny of the gulls (Aves: Larinae) inferred from osteological and integumentary characters. *Cladistics* 14: 1-43.
- Claramunt, S. e A. Rinderknecht (2005) A new fossil furnariid from the Pleistocene of Uruguay, with remarks on nasal type, cranial kinetics, and relationships of the extinct genus *Pseudoseisuropsis*. *Condor* 107: 114-127.
- Clench, M. H. (1985) Body pterylosis of *Atrichornis, Menura*, the 'Corvid Assemblage' and other possibly related passerines (Aves: Passeriformes). *Records Austr. Mus.* 37: 115-142.
- Coopmans, P., Krabbe, N. e Schulenberg, T. S. (2001) Vocal evidence of species rank for nominate Unicolored Tapaculo *Scytalopus unicolor*. *Bull. Brit. Orn. Club* 121: 208-213.
- Cracraft, J. (1981) Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *Auk* 98: 681-714.
- Cracraft, J. (1983) What systematic method will ornithology adopt? A reply to Olson (1982). Auk 100: 233-236.
- Di Giacomo, A. G. (2005) Aves de la Reserva El Bagual. Pp. 201-465 *In*: Di Giacomo, A. G. e Krapovickas, S. F. Eds. (2005). Historia natural y paisage de la Reserva El Bagual, Provincia de Formosa, Argentina. Temas de Naturaleza y Conservación No. 4. Aves Argentinas / Asociacion Ornotologica del Plata, Buenos aires.
- Donatelli, R. J. (1997) Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni) 1. Gêneros *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes*. *Ararajuba* 5: 19-37.
- Donatelli, R. J. e Marceliano, M. L. V. (2007) Osteologia e miologia cranianas de Megaxenops parnaguae (Furnariidae: Philydorinae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cien. Nat.* 2: 183-215.
- Donegan, T. M. e Avendaño-C, J. E. (2008) Notes on tapaculos (Passeriformes: Rhinocryptidae) of the eastern Andes of Colombia and the Venezuelan Andes, with a new subspecies of *Scytalopus griseicollis* from Colombia. *Orn. Colombiana* 6: 24-65.
- Ericson, P. G. P., Christidis, L., Irestedt, M. e Norman, J. A. (2002a) Systematic affinities of the lyrebirds (Passeriformes: *Menura*), with a novel classification of the major groups of passerine birds. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25: 53-62.
- Ericson, P. G. P., Christidis, L., Cooper, A., Irestedt, M. Jackson, J., Johansson, U.S. e Norman, J. A. (2002b) A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proc. R. Soc. Lond.* B 269: 235-241.

- Ericson, P. G. P., Irestedt, M. e Johansson, U. S. (2003) Evolution, Biogeography, and patterns of diversification in passerine birds. *J. Avian Biol.* 34: 3-15.
- Eyton, T. C. (1841) Anatomical description of Serpophaga albocoronata, Furnarius cunicularius, Uppucerthia dumetoria, Opetiorhynchus vulgaris, O. antarcticus, O. Patagonicus, Pteroptochos Tarnii, P. albicollis, Synallaxis maluroides, Phytotoma rara, Trochilus gigas, Tinochorus rumicivorus. Pp. 147-156 in Darwin, C. The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Part III, Birds. London, Smith, Elder and CO.
- Feduccia, A. (1973) Evolutionary trends in Neotropical ovenbirds and woodhewers. *Ornithol. Monogr.* 13: 1-69.
- Feduccia, A. e Olson, S. L. (1982) Morphological similarities between the Menurae and the Rhinocryptidae, relict passerine birds of the Southern Hemisphere. *Smithson. Contrib. Zool.* 366: 1–22.
- Feduccia, J. A. (1967) The amphirhinal condition in the Passeriformes. *Wilson Bull*. 79: 453-455.
- Fjeldså, J. e Krabbe, N. (1990) Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagem, Svendborg.
- Fjeldså, J., Irestedt, M. e Ericson, P. G. P. (2005) Molecular data reveal some major adaptational shifts in the early evolution of the most diverse avian family, the Furnariidae. *J. Ornithol.* 146: 1-13.
- Fraga, R. e Narosky, S. (1985) Nidificación de las aves argentinas (Formicariidae a Cinclidae). Asociacion Ornitologica del Plata, Buenos aires.
- Goloboff, P. (1999) Nona (NO NAME) Versão 2. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina. Disponível em: http://www.cladistics.com/Downloads.html
- Goloboff, P., Farris, S. e Nixon, K. (2000) TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) ver. xxx. Publicado pelos autores, Tucumán, Argentina. Disponível em: http://www.cladistics.com/Downloads.html
- Gonzaga, L. A. P. (2001) Análise filogenética do gênero *Formicivora* Swainson, 1825 (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) baseada em caracteres morfológicos e vocais. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro. 215 pp.
- Gonzaga, L. P. (2002) A difícil questão da posição sistemática de *Phylloscartes difficilis* ou: quem sabe dizer o que é um *Phylloscartes? Atualidades Orn.* 107: 12-13.
- Grant, T. e Kluge, A. G. (2004) Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics* 20: 23-31.
- Grant, T. e Kluge, A. G. (2008a) Clade support measures and their adequcy. *Cladistics* 24: 1051-1064.
- Grant, T. e Kluge, A. G. (2008b) Credit where credit is due: the Goodman-Bremer support metric. *Mol. Phylogenet. Evol.* 49: 405-406.
- Gray, G. R. (1841) A list of the genera of birds with their synonyma and an indication of the typical species of each genus. Second Edition. London, Richard and John E. Taylor.
- Greeney, H. F. e Gelis, R. A. (2005) The nest and nestlings of the Long-tailed Tapaculo (*Scytalopus micropterus*) in Ecuador. *Orn. Colombiana* 3: 88-91.

- Greeney, H. F. Dobbs, R. C., Martin, P. R. e Gelis, R. A. (2008) The breeding biology of *Grallaria* and *Grallaricula* antpittas. J. Field Ornithol. 79: 113-129.
- Greeney, H. F. Gelis, R. A., Hannelly, E. C. e DeVries, P. J. (2004) The egg and incubation period of the Peruvian Antpitta (*Grallaricula peruviana*). Orn. Neotropical 15: 403-406.
- Gregory-Wodzicki, K. M. (2000) Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *GSA Bulletin* 112: 1091-1105.
- Gressler, D. T. e Marini, M. Â. (2007) Nest, eggs and nestling of the Collared Crescentchest *Melanopareia torquata* in the Cerrado region, Brazil. *Rev. Bras. Ornitol.* 15: 598-600.
- Griffiths, C. S. (1999) Phylogeny of the Falconidae inferred from molecular and morphological data. *Auk* 116: 116-130.
- Heimerdinger, M. A. e Ames, P. L. (1967) Variation in the sternal notches of suboscine passeriform birds. *Postilla* 105: 1-44.
- Hosner, P. A. e Huanca, N. E. (2008) Nest, eggs, and parental care of the Puna Tapaculo (*Scytalopus simonsi*). Willson J. Ornithol. 120: 473-477.
- Ihering, H. von (1915) The classification of the family Dendrocolaptidae. Auk 32: 145-153.
- Irestedt, M., Fjeldså, J., Johansson, U. S. e Ericson, P. G. P. (2002) Systematic relations and biogeography of the tracheophone suboscines (Aves: Passeriformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* 23: 499-512.
- Irestedt, M., Fjeldså, J. e Ericson, P. G. P. (2004) Phylogenetic relationships of woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae) – incongruence between molecular and morphological data. J. Avian Biol. 35: 280-288.
- Irestedt, M., Fjeldså, J. e Ericson, P. G. P. (2006). Evolution of the ovenbird-woodcreeper assemblage (Aves: Furnariidae) major shifts in nest architecture and adaptative radiation. *J. Avian Biol.* 37: 260-272.
- Irestedt, M. Fjeldså, J., Dalén, L. e Ericson, P. G. P. (2009) Convergent evolution, habitat shifts and variable diversification rates in the ovenbird-woodcreeper family (Furnariidae). *BMC Evol. Biol.* 9: 268.
- James, H. J. (2004) The osteology and phylogeny of the Hawaiian finch radiation (Fringillidae: Drepanidini), including extinct taxa. *Zool. J. Linnean Soc.* 141: 207-255.
- Johansson, U. S., Parsons, T. J., Irestedt, M. e Ericson, P. G. P. (2001) Clades within the 'higher land birds', evaluated by nuclear DNA sequences. J. Zool. Syst. Evol. Research 39: 37-51.
- Juiña, M. E., Harris, J. B. C. e Greeney, H. F. (2009) Description of the nest and parental care of the Chestnut-naped Antpitta (*Grallaria nuchalis*) from southern Ecuador. Orn. Neotropical 20: 305-310.
- Kaneage, M. F. e Silva, M. T. M. da (2008) Primeiro registro fotográfico do desenvolvimento de ninhegos de tapaculo de colarinho. *Atualidades Orn.* 141 (Seção Online): 94-102.
- Kluge, A. G. (1989) A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38: 7-25.
- Kluge, A. G. e Grant, T. (2006) From conviction to anti-superfluity: old and new justifications of parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics* 22: 276-288.

- Krabbe, N. e T. S. Schulenberg (1997) Species limits and natural history of *Scytalopus* tapaculos (Rhinocryptidae), with descriptions of the Ecuadorian taxa, including three new species. Pp. 47-88 *in* J. V. Remsen, Jr. (ed.) *Studies in Neotropical Ornithology honoring Ted Parker*. Washington: The American Ornithologist's Union (Ornithological Monographs 48).
- Krabbe, N. e T. S. Schulenberg (2003) Family Rhinocryptidae (Tapaculos). Pp. 748-787. In: J. del Hoyo, A. Elliott and D. A. Christie (eds.) Handbook of the birds of the world. Volume 8: Broabills to tapaculos. Lynx Edicions, Barcelona.
- Lafresnaye, F. de (1840) Oiseaux nouveaux de Santa-Fé de Bogota. *Rev. Zoologique* 3: 101-106.
- Lafresnaye, F. de (1843) Description de deux oiseaux de Colombie. *Rev. Zoologique* 6: 131-133.
- Lafresnaye, F. de (1844) G. Merulaxis. Lesson. (Fam. Formicaridae. S.-Fam. Rhinominae). *Mag. Zool.* 6 (Sec. ser.): 1-5.
- Lafresnaye, F. de (1851) Observations on the genus *Scytalopus*. Pp. 145-150 *in* Jardine, W. *Contributions to Ornithology for 1851*. London, Reeve e Co.
- Lafresnaye, F. de e d'Orbigny, A. D. (1837) Synopsis avium. Mag. Zool. 7: 1-88.
- Lanyon, W. E (1984) A phylogeny of the kingbirds and their allies. *Amer. Mus. Novitates.* 2797: 1-28.
- Lanyon, W. E (1986) A phylogeny of the thirty-three genera in the *Empidonax* assemblage of Tyrant Flycatchers. *Amer. Mus. Novitates.* 2846: 1-64.
- Lanyon, W. E. (1988a) A phylogeny of the thirty-two genera in the *Elaenia* assemblage of Tyrant Flycatchers. *Amer. Mus. Novitates.* 2914: 1-57.
- Lanyon, W. E. (1988b) A phylogeny of the flatbill and tody-tyrant assemblage of tyrant flycatchers. *Amer. Mus. Novitates.* 2923: 1-41.
- Livezey, B. (1986) A phylogenetic analysis of recent anseriform genera using morphological characters. *Auk* 103: 737-754.
- Livezey, B. C. e Zusi, R. L. (2006) Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zool. J. Linnean Soc.* 149: 1-95.
- Lowery Jr., G. H. e O'Neill, J. P. (1969) A new species of antpitta from Peru and a revision of the subfamily Grallariinae. *Auk* 86: 1-12.
- Lundberg, J. G., Marshall, L. G., Guerrero, J. Horton, B., Malabarba, M. C. S. L. e Wesselingh, F. (1998) The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. Pp. 13-48 in Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena, Z. M. S. e Lucena, C. A. S. (eds.) *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Porto Alegre, Edipuers.
- Maddison, W. e Maddison, D. (2009) Mesquite, versão 2.71. Distribuído pelos autores. http://mesquiteproject.org.
- Martin, P. R. e Greeney, H. F. (2006) Description of the nest, eggs and nestling period of the Chestnut-crowned Antpitta *Grallaria ruficapilla* from the eastern Ecuadorian Andes. *Cotinga* 25: 47-49.

- Mata, H. (2005) História evolutiva das espécies não-andinas de *Scytalolus* inferida através da variabilidade no DNA mitocondrial. Dissertação de Mestrado. Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, 54 pp.
- Mata, H., Fontana, C. S., Maurício, G. N., Bornschein, M. R., Vasconcelos, M. F. de, e Bonatto, S. L. (2009) Molecular phylogeny and biogeography of the eastern tapaculos (Aves: Rhinocryptidae: *Scytalopus*, *Eleoscytalopus*): cryptic diversification in Brazilian Atlantic forest. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53: 450-462.
- Maurício, G. N., Mata, H., Bornschein, M. R., Cadena, C. D., Alvarenga, H. e Bonatto, S. L. (2008) Hidden generic diversity in Neotropical birds: molecular and anatomical data support a new genus for the "Scytalopus" indigoticus species-group (Aves: Rhinocryptidae). Mol. Phylogenet. Evol. 49: 125-135.
- Maurício, G. N., Bornschein, M. R., Vasconcelos, M. F., Whitney, B. W., Pacheco, J. F. e Silveira, L. F. (no prelo) Taxonomy of "Mouse-colored Tapaculos". I. On the application of the name *Malacorhynchus speluncae* Ménétriés, 1835 (Aves: Passeriformes: Rhinocryptidae). *Zootaxa*.
- McKitrick, M. C. (1985) Monophyly of the Tyrannidae (Aves): comparison of morphology and DNA. *Syst. Zool.* 34: 35-45.
- Ménétriés, E. (1835) Monographie de la familie des Myiotherinae. *Mémoires de L'Académie Imperiale des Sciences de St. Pétersbourg*, 6^{a.} serie, 3, part 2, 443–543.
- Moyle, R. G., Chesser, R. T., Brumfield, R. T., Tello, J. G., Marchese, D. J. e Cracraft, J. (2009) Phylogeny and phylogenetic classification of the antbirds, ovenbirds, woodcreepers, and allies (Aves: Passeriformes: infraorder Furnariides). *Cladistics* 25: 386-405.
- Müller, J. (1878) On certain variations in the vocal organs of the Passeres that have hitherto escaped notice. Oxford, London. [Tradução para o inglês de "Müller, J. (1847) Über die bisher unbekannten typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. Abhandlung der Ko"niglichen. Akademie Wissenschaft zu Berlin, pp 321– 391, 405–406."].
- Nixon, K. C. (2002) WinClada, versão 1.00.08. Publicado pelo autor, Ithaca, New York. Disponível em: http://www.cladistics.com/Downloads.html
- Nixon, K. C. e Carpenter, J. M. (1993) On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Olson, S. L. e Kurochkin, E. N. (1987) Fossil evidence of a tapaculo in the quaternary of Cuba (Aves: Passeriformes: Scytalopodidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100: 353-357.
- Pacheco, J. F., Whitney, B. M. e Gonzaga, L. P. (1996) A new genus and species of furnariid (Aves: Furnariidae) from the cocoa-growing region of southeastern Bahia, Brazil. *Wilson Bull*. 108: 397-433.
- Pearman, M. (2000) Notes on a population of Chestnut-throated Huet-huet *Pteroptochos* castaneus in Neuquen Province: a new rhinocryptid for Argentina. *Hornero* 15: 145-150.
- Peters, J. L. (1951) *Check-list of birds of the world*. 7. Museum of Comparative Zoology, Cambridge. 318 pp.
- Plótnick, R. (1958) Posición sistemática del género "Psilorhamphus" (Rhinocryptidae, Passeriformes). *Physis* 21: 130-136.
- Prum, R. O. (1990) A test of the monophyly of the manakins (Pipridae) and of the Cotingas (Cotingidae) based on morphology. *Occas. Papers Mus. Zool. Univ. Mich.* 723.

- Prum, R. O. (1992) Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the Neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Amer. Mus. Novitates.* 3043: 1-65.
- Prum, R. O. (1993) Phylogeny, biogeography, and evolution of the broadbills (Eurylaimidae) and asities (Philepittidae) based on morphology. *Auk* 110: 304-324.
- Prum, R. O. e Lanyon, W. E. (1989) Monophyly and phylogeny of the *Schiffornis* group (Tyrannoidea). *Condor* 91: 444-461.
- Raikow, R. J. (1985) Systematic and functional aspects of the locomotor system of the Scrub-birds, Atrichornis, and Lyrebirds, Menura (Passeriformes: Atrichornithidae and Menuridae). Records Austr. Mus. 37: 211-228.
- Raikow, R. J. (1987) Hindlimb myology and evolution of the Old World Subscine Passerines (Acanthisittidae, Pittidae, Philepittidae, Eurylaimidae). Ornithol. Monographs 41: 1-81.
- Raikow, R. J. (1994) A phylogeny of the woodcreepers (Dendrocolaptidae). *Auk* 111: 104-114.
- Raikow, R. J. e Bledsoe, A. H. (2000) Phylogeny and evolution of the Passerine birds. *BioScience* 50: 487–499.
- Raposo, M. A., Höfling, E., Gaban-Lima, R., Stopiglia, R. e Formozo, P. (2006) Anatomia da siringe dos Dendrocolaptidae (Aves, Passeriformes). *Arq. Mus. Nac.* 64: 181-191.
- Remsen, J. V. Jr., Cadena, C. D., Jaramillo, A., Nores, M., Pacheco, J. F., Robbins, M. B., Schulenberg, T. S., Stiles, F. G., Stotz, D. F. e Zimmer, K. J. (2009) A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. Disponível em: http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html.
- Rice, N. H. (2005a) Phylogenetic relationships of antpitta genera (Passeriformes: Formicariidae). *Auk* 122: 673-683.
- Rice, N. H. (2005b) Further evidence for paraphyly of the Formicariidae (Passeriformes). *Condor* 107: 910-915.
- Rich, P. V., McEvey, A. R. e Baird, R. F. (1985) Osteological comparison of the Scrubbirds, *Atrichornis*, and Lyrebirds, *Menura* (Passeriformes: Atrichornithidae and Menuridae). *Records Austr. Mus.* 37: 165-191.
- Ridgely, R. S. e G. Tudor (1994) *The birds of South America, vol. 2.* University of Texas Press, Austin.
- Rosenberg, G. H. (1986) The nest of the Rusty-belted Tapaculo (*Liosceles thoracicus*). *Condor* 88: 98.
- Sclater, P. L. (1858a) Synopsis of the american ant-birds (Formicariidae) (Part I., containing the Thamnophilinae). Proc. Zool. Soc. London 1858: 202-224.
- Sclater, P. L. (1858b) Notes on a collection of birds received by M. Verreaux of Paris from the rio Napo in the Republic of Ecuador. *Proc. Zool. Soc. London* 1858: 59-77.
- Sclater, P. L. (1864) Descriptions of seven new species of birds discovered by the late Dr. John Natterer in Brazil. *Proc. Zool. Soc. London* 1864: 605-611.
- Sclater, P. L. (1874) On the Neotropical species of the family Pteroptochidae. *Ibis* 4: 189-206.
- Sclater, P. L. e Salvin, O. (1873) Nomenclator avium neotropicalium. London.

- Sereno, P. C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565-587.
- Sibley, C. G. e Ahlquist, J. E. (1985) Phylogeny and classification of new world subscine passerine birds (Passeriformes: Oligomyodi: Tyrannides). Pp. 396-428 *In*: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely e F. G. Buckley (eds.) *Neotropical Ornithology*. Washington: The American Ornithologist's Union (Ornithological Monographs 36).
- Sibley, C. G. e Ahlquist, J. E. (1990) Phylogeny and classification of the birds of the world. Yale University Press, New Haven.
- Sick, H. (1960) Zur systematik und biologie der bürzelstelzer (Rhinocryptidae), speziell brasiliens. J. Ornithol. 101: 141-174.
- Sick, H. (1985) Observation on the Andean-Patagonian component of southeastern Brazil's avifauna. Pp. 233-237 *In*: P. A. Buckley, M. S. Foster, E. S. Morton, R. S. Ridgely e F. G. Buckley (eds.) *Neotropical Ornithology*. Washington: The American Ornithologist's Union (Ornithological Monographs 36).
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Edição revista e ampliada por José Fernando Pacheco. Editora Nova Fronteira, Rio de Janeiro.
- Springer, V. G. e Johnson, G. D. (2000) Use and advantages of ethanol solution of Alizarin Red S dye for staining bones in fishes. *Copeia* 2000: 300–301.
- Taylor, W. R. e Van Dyke, G. G. (1985) Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9: 107–119.
- Tello, J. G., Moyle, R. G., R. T., Marchese, D. J. e Cracraft, J. (2009) Phylogeny and phylogenetic classification of the tyrant flycatchers, cotingas, manakins, and their allies (Aves: Passeriformes: infraorder Tyrannides). *Cladistics* 25: 1-39.
- Tonni, E. P. e Noriega, J. I. (2001) Una especie extinta de *Pseudoseisura* Reichenbach 1853 (Passeriformes: Furnariidae) del Pleistoceno de la Argentina: comentarios filogenéticos. *Orn. Neotropical* 12: 29-44.
- Vaurie, C. (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 166: 1–357.
- Vielliard, J. M. E. (1990) Estudo bioacústico das aves do Brasil: o gênero Scytalopus. Ararajuba 1: 5-18.
- Wetmore, A. (1926) Observations on the birds of Argentina, Paraguay, Uruguay and Chile. U. S. Nat. Hist. Bull. 133: 1-448.
- Wetmore, A. e Peters, P. L. (1922) A new genus and four new subspecies of American birds. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 35: 41-46.
- Whitney, B. M. (1994) A new *Scytalopus* tapaculo (Rhinocryptidae) from Bolivia, with notes on other Bolivian members of the genus and the *magellanicus* complex. *Wilson Bull*. 106: 585-614.
- Wiley, E. O. (1981) *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetics systematics.* John Wiley & Sons, New York.
- Willis, E. O. (1992) Zoogeographical origins of eastern brazilian birds. Orn. Neotropical 3: 1-15.

- Zimmer, J. T. (1939) Studies of Peruvian birds. No. XXXII. The genus Scytalopus. Amer. Mus. Novitates 1044: 1-18.
- Zimmer, K. J., Robbins, M. B. e Kopuchian, C. (2008) Taxonomy, vocalisations, syringeal morphology and natural history of *Automolus roraimae* (Furnariidae). *Bull. Brith. Ornithol. Club* 128: 187-206.
- Zyskowski, K. e Prum, R. O. (1999) Phylogenetic analysis of the nest architecture of neotropical ovenbirds (Furnariidae). *Auk* 116: 891-911.

APÊNDICE

Apresentam-se aqui ilustrações (feitas sob uma câmara clara) das siringes de todos os terminais incluídos na análise filogenética, exceto para *Scytalopus speluncae*, *S. iraiensis*, *S. meridanus*, e *S. latrans*. Essas ilustrações complementam a informação visual contida nas figuras dos caracteres encontradas ao longo do texto deste trabalho.

A seguir, apresenta-se uma chave visual para a identificação dos principais componentes da siringe (i.e., aqueles comuns a um maior número de táxons) representados nas ilustrações.



Figura 95. A, B. Exemplos de elementos siringeais de sustentação (*Mackenziaena severa*; A, vista ventral; B vista lateral): A1 = elemento A1; B1 = elemento B1, PV = Processus vocalis, P = processos ossificados ou cartilaginosos na região de origem do músculo intrínseco ventral.



Figura 96. A, B. Exemplos de musculatura siringeal (*Mackenziaena severa*; A, vista ventral; B vista lateral): A1 = elemento A1; B1 = elemento B1; MeT = Membrana trachealis; MS = Musculus sternotrachealis; MIV = músculo intrínseco ventral; MT = Musculus tracheolateralis.



Figura 97. A, B. Exemplos de elementos siringeais de sustentação (*Dendrocolaptes platyrostris*; A, vista ventral; B vista lateral): A1 = elemento A1; B1 = elemento B1; PV = Processus vocalis; C = corno; T = tímpano. A11 ilustra a redução lateral de elementos A.



Figura 98. A, B. Exemplos de musculatura siringeal (*Dendrocolaptes platyrostris*; A, vista ventral; B vista lateral): A1 = elemento A1; B1 = elemento B1; MeT = Membrana trachealis; MS = Musculus sternotrachealis; MVV = Musculus vocalis ventralis; MVD = Musculus vocalis dorsalis; MT = Musculus tracheolateralis.



Figura 99: Elementos de sustentação da siringe de *Pitangus sulphuratus* (MCP 1073). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 100: Configuração da musculatura da siringe de *Pitangus sulphuratus* (MCP 1073). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 101: Elementos de sustentação da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 102: Configuração da musculatura da siringe de *Mackenziaena severa* (MCP 2505). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 103: Elementos de sustentação da siringe de *Myrmotherula unicolor* (MCP 2506). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 104: Configuração da musculatura da siringe de *Myrmotherula unicolor* (MCP 2506). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 105: Elementos de sustentação da siringe de *Sclateria naevia* (MCP 2508). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 106: Configuração da musculatura da siringe de *Sclateria naevia* (MCP 2508). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 107: Elementos de sustentação da siringe de *Geositta cunicularia* (MCP 2632). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 108: Configuração da musculatura da siringe de *Geositta cunicularia* (MCP 2632). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 109: Elementos de sustentação da siringe de *Furnarius rufus* (MCP 1058). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 110: Configuração da musculatura da siringe de *Furnarius rufus* (MCP 2634). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 111: Elementos de sustentação da siringe de *Cranioleuca sulphurifera* (MCP 775). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 112: Configuração da musculatura da siringe de *Cranioleuca sulphurifera* (MCP 775). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 113: Elementos de sustentação da siringe de *Phacellodomus striaticollis* (MCP 2639). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 114: Configuração da musculatura da siringe de *Phacellodomus striaticollis* (MCP 2639). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.


Figura 115: Elementos de sustentação da siringe de *Syndactyla rufosuperciliata* (MCP 596). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 116: Configuração da musculatura da siringe de *Syndactyla rufosuperciliata* (MCP 596). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 117: Elementos de sustentação da siringe de *Sittasomus griseicapillus* (MCP 1949). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 118: Configuração da musculatura da siringe de *Sittasomus griseicapillus* (MCP 1949). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 119: Elementos de sustentação da siringe de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2601). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 120: Configuração da musculatura da siringe de *Dendrocolaptes platyrostris* (MCP 2602). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 121: Elementos de sustentação da siringe de *Formicarius colma* (MCP 2478). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 122: Configuração da musculatura da siringe de *Formicarius colma* (MCP 2478). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 123: Elementos de sustentação da siringe de *Grallaria varia* (MCP 2210). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 124: Configuração da musculatura da siringe de *Grallaria varia* (MCP 2210). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 125: Elementos de sustentação da siringe de *Hylopezus macularius* (MPEG A-6921). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 126: Configuração da musculatura da siringe de *Hylopezus macularius* (MPEG A-6921). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 127: Elementos de sustentação da siringe de *Hylopezus ochroleucus* (MCP 2567). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 128: Configuração da musculatura da siringe de *Hylopezus ochroleucus* (MCP 2036). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 129: Elementos de sustentação da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 130: Configuração da musculatura da siringe de *Conopophaga lineata* (MCP 2490). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 131: Elementos de sustentação da siringe de *Melanopareia torquata* (MCP 2588). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 132: Configuração da musculatura da siringe de *Melanopareia torquata* (MCP 2329). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 133: Elementos de sustentação da siringe de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 134: Configuração da musculatura da siringe de *Pteroptochos tarnii* (MCP 2397). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 135: Elementos de sustentação da siringe de *Pteroptochos castaneus* (AMNH 11694). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 136: Configuração da musculatura da siringe de *Pteroptochos castaneus* (AMNH 11694). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 137: Elementos de sustentação da siringe de *Scelorchilus rubecula* (MCP 2400). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 138: Configuração da musculatura da siringe de *Scelorchilus rubecula* (MCP 2400). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 139: Elementos de sustentação da siringe de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 140: Configuração da musculatura da siringe de *Rhinocrypta lanceolata* (MCP 2395). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 141: Elementos de sustentação da siringe de *Teledromas fuscus* (MCP 2396). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 142: Configuração da musculatura da siringe de *Teledromas fuscus* (MCP 2396). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 143: Elementos de sustentação da siringe de *Liosceles thoracicus* (MZUSP s/n°, n.c. 215). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 144: Configuração da musculatura da siringe de *Liosceles thoracicus* (INPA 879). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 145: Elementos de sustentação da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2045). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 146: Configuração da musculatura da siringe de *Psilorhamphus guttatus* (MCP 2699). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 147: Elementos de sustentação da siringe de *Merulaxis ater* (MCP 2001). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 148: Configuração da musculatura da siringe de *Merulaxis ater* (MCP 1864). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 149: Elementos de sustentação da siringe de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 150: Configuração da musculatura da siringe de *Eugralla paradoxa* (MCP 2398). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 151: Elementos de sustentação da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 152: Configuração da musculatura da siringe de *Myornis senilis* (QCAZ 3724). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 153: Elementos de sustentação da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2332). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 154: Configuração da musculatura da siringe de *Eleoscytalopus indigoticus* (MCP 2200). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 155: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus* sp. (LSUMZ 89465). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 156: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus* sp. (LSUMZ 89465). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 157: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus macropus* (LSUMZ 120723). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 158: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus macropus* (LSUMZ 120723). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 159: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus femoralis* (LSUMZ 107640). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 160: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus femoralis* (LSUMZ 107640). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 161: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus spillmanni* (QCAZ 3536). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 162: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus spillmanni* (QCAZ 3536). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 163: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus magellanicus* (MCP 2399). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 164: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus magellanicus* (MCP 2399). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 165: Elementos de sustentação da siringe de *Scytalopus pachecoi* (MCP 1040). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 166: Configuração da musculatura da siringe de *Scytalopus pachecoi* (MCP 977). Vista ventral (A), vista lateral esquerda (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.



Figura 167: Elementos de sustentação da siringe de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm. As áreas pontilhadas são cartilaginosas e as demais ossificadas.



Figura 168: Configuração da musculatura da siringe de *Acropternis orthonyx* (QCAZ 3723). Vista ventral (A), vista lateral direita (B) e vista dorsal (C). Escala 2mm.