

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS**  
**Instituto de Biologia**  
**Curso de Ciências Biológicas Bacharelado**



**Trabalho de Conclusão de Curso**

**Osteometria comparada de fíbula em Aves: analisando o grau de vestigialização**

**Mara Patrícia Verman**

**Pelotas, 2018**

**Mara Patrícia Verman Zurschimiten**

**Osteometria comparada de fíbula em Aves: analisando o grau de  
vestigialização**

Trabalho de conclusão de curso  
apresentado ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal de Pelotas, como  
requisito parcial à obtenção do título de  
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: César Jaeger Drehmer

Coorientador: José Eduardo Figueiredo Dornelles

Pelotas, 2018

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas  
Catalogação na Publicação

V522o Verman, Mara Patrícia

Osteometria comparada de fíbula em aves: analisando o grau de vestigialização / Mara Patrícia Verman ; César Jaeger Drehmer, orientador ; José Eduardo Figueiredo Dornelles, coorientador. — Pelotas, 2018.

43 f.

Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) — Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

1. Membro locomotor posterior. 2. Vestígio. 3. Tibiotarso. 4. Evolução. I. Drehmer, César Jaeger, orient. II. Dornelles, José Eduardo Figueiredo, coorient. III. Título.

CDD : 598.2

Mara Patrícia Verman

Osteometria comparada de fíbula em Aves: analisando o grau de vestigialização

Trabalho de Conclusão de Curso aprovado, como requisito parcial, para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas

Data da defesa: 26/11/2018

Banca Examinadora:

.....  
Prof. Dr. César Jaeger Drehmer, Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

.....  
Prof<sup>a</sup>. Dra. Ana Luisa Schifino Valente, Doutora em Medicina Veterinária pela Universidade Autônoma de Barcelona.

.....  
M. Sc. Camila Cardoso Salomão, Mestre em Biologia Animal pela Universidade Federal do Mato Grosso do Sul.

## **Agradecimentos**

À minha mãe, Helena, e também à minha sogra, Maria Cleusa, por terem cuidado da minha filha, quando ainda bebê, para que eu pudesse voltar à faculdade. Minha gratidão será eterna, pois sem ajuda delas com certeza teria desistido no meio do caminho.

Ao meu esposo, Maicon, pelo apoio, paciência, compreensão e carinho nos momentos mais difíceis e também por toda ajuda na formatação deste trabalho.

Agradeço também à minha cunhada, Miriam, por ter cuidado da minha filha nos dois últimos anos de faculdade.

Ao meu orientador, César Jaeger Drehmer, pela orientação, amizade, paciência, compreensão e apoio durante a realização deste trabalho e também por sugestões e correções fundamentais para a realização e conclusão do mesmo.

Ao meu coorientador José Eduardo Figueiredo Dornelles pelo apoio e amizade e, principalmente pela orientação quanto ao preparo dos esqueletos nos coleópteros dermestídeos.

Ao curador do Museu de História Natural da Universidade Católica de Pelotas, Márcio Dillmann de Carvalho, por ter sido muito receptivo quando eu e meu colega visitamos o museu e também pelo empréstimo do material do museu, o qual foi imprescindível para a realização deste trabalho.

Aos professores Cristiano e Rafael, pela ajuda com a parte estatística.

À professora Ana Rui, pela atenção que me deu quando lhe pedi ajuda na parte de formatação das referências, me disponibilizando o material necessário.

Aos colegas de laboratório, principalmente Antonio Borges, pela ajuda com as fotografias do trabalho.

À todas minhas amigas queridas, Adri, Bruna, Fê, Elisa, Tai, que nos momentos de angústia, tristeza e desespero estiveram sempre presente, dando apoio e oferecendo um abraço. Obrigada principalmente pelos risos.

Agradeço também à minha filha amada, responsável por todos meus sacrifícios, pois seus abraços apertados quando chego em casa sempre me fizeram pensar que amanhã será melhor que hoje, não me fazendo desistir.

À Ana Valente, Camila Salomão e Ana Rui, por aceitarem fazer parte da minha banca.

E também a todos que indiretamente contribuíram com meu trabalho.

## Resumo

VERMAN, Mara Patrícia. **Osteometria comparada de fíbula em Aves**: analisando o grau de vestigialização. 2018. 43f. Trabalho de Conclusão de Curso – Graduação em Ciências Biológicas – Bacharelado. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2018.

A fíbula é uma estrutura vestigial, pois ao longo da evolução das aves observa-se redução da mesma. Esta redução, entre outras modificações esqueléticas, está correlacionada às mudanças que ocorreram na transição de répteis para aves, sendo as estruturas vestigiais consideradas importantes evidências de evolução. Pelo fato de o grau de redução da fíbula apresentar variação interespecífica, o nosso objetivo foi analisar e comparar o grau de vestigialização da fíbula entre diferentes ordens de aves. Foram utilizados 126 indivíduos abrangendo 41 espécies de 10 ordens. Destes 126 indivíduos, 73 pertencem à coleção Ornitológica do Museu Carlos Ritter (MCRO) e 53 pertencem à coleção científica do Museu de História Natural da Universidade Católica de Pelotas (MUCPEL). O material proveniente do Núcleo de Reabilitação da Fauna Silvestre foi dissecado e preparado por maceração em água corrente ou por coleópteros dermestídeos, os quais se alimentam de carne residual de carcaças; os esqueletos, estando prontos, foram tombados na coleção do MCRO. Foi realizada somente a mensuração do comprimento do tibiotarso e fíbula. Para se obter o grau de vestigialização da fíbula, foi preciso comparar seu comprimento em relação ao comprimento do tibiotarso, tendo sido calculada a diferença absoluta e relativa de comprimento entre o tibiotarso e fíbula para cada espécie. Os valores para cada espécie foram calculados como médias aritméticas de todos os espécimes. Como resultado obteve-se que as espécies que apresentaram maior grau de vestigialização da fíbula foram *Paroaria coronata*, *Sterna hirundo*, *Vanellus chilensis*, *Chamaeza campanisonae* e *Chroicocephalus cirrocephalus*. Já as espécies que apresentaram menor grau de vestigialização foram *Bubo virginianus*, *Megascops choliba*, *Tyto furcatae* e *Asio clamator*. Através do teste Kruskal-Wallis, verificamos que houve diferença significativa nos comprimentos das fíbulas entre as diferentes ordens de aves. Entretanto, a comparação feita entre as ordens pelo teste *post-hoc* demonstrou alguns resultados inesperados, como Rheiformes não diferir de Passeriformes, assim como também Strigiformes, Accipitriformes e Falconiformes não terem diferido de Anseriformes e Ciconiiformes.

**Palavras-chave:** membro locomotor posterior; vestígio; tibiotarso; evolução.

## Abstract

VERMAN, Mara Patrícia. **Comparative osteometry of fibula in birds**: analyzing the degree of vestigialisation. 2018. 43f. Trabalho de Conclusão de Curso – Graduação em Ciências Biológicas – Bacharelado. Instituto de Biologia. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2018.

The fibula is a vestigial structure, because during the evolution of the birds it is observed a reduction in size. This reduction, among other skeletal modifications, is correlated to the changes that occurred in the transition from reptiles to birds, since vestigial structures are considered important evidence of evolution. The degree of reduction of the fibulae presents interspecific variation, our objective was to analyze and compare the degree of vestigialisation of the fibulae regarding different orders of birds. We used 126 individuals covering 41 species of 10 orders. Of these 126 individuals, 73 belong to the Ornithological Collection of the Carlos Ritter Museum (MCRO) and 53 belong to the scientific collection of the Natural History Museum of the Catholic University of Pelotas (MUCPEL). The material coming from the Wildlife Rehabilitation Center was dissected and prepared by maceration in running water or by dermestid beetles (Coleoptera), which feed on residual meat from carcasses; the skeletons, being ready, were listed in the MCRO collection. Only the measurement of the length of the tibiotarsus and fibulae was performed. In order to obtain the degree of vestigialisation of the fibulae, it was necessary to compare its length in relation to the length of the tibiotarsus, then the absolute and relative difference in length between tibiotarsus and fibulae for each species was calculated. Values for each species were calculated as arithmetic means of all specimens. As a result it was obtained that the species that presented the highest degree of vestigialisation of the fibulae were *Paroariacoronata*, *Sterna hirundo*, *Vanellus chilensis*, *Chamaeza campanisona* and *Chroicocephalus cirrocephalus*. On the other hand, the species with the lowest vestigial degree were *Bubo virginianus*, *Megascops choliba*, *Tyto furcata* and *Asio clamator*. Through the Kruskal-Wallis test, we verified significant difference in the fibular lengths among the different orders of birds. However, the comparison made between the orders by the post-hoc test showed some unexpected results, as Rheiformes did not differ from Passeriformes, as well as Strigiformes, Accipitriformes and Falconiformes did not differ from Anseriformes and Ciconiiformes.

**Keywords:** hindlimb; vestige; tibiotarsus; evolution.

## Lista de Figuras

- Figura 1 – Ênfase das medidas realizadas no tibiotarso e fíbula, baseado nos elementos ósseos da espécie *Asio clamator* (Strigiformes) .....25
- Figura 2 – Regressão linear mostrando a relação entre o comprimento do tibiotarso e a diferença absoluta de comprimento entre ele e a fíbula .....30
- Figura 3 –Comprimento da fíbula de cada ordem analisada .....31



## Lista de tabelas

Tabela 1	Comprimento do tibiotarso (TICT) e comprimento da fíbula (FICT) das espécies contempladas em cada Ordem e as diferenças de comprimento entre esses dois elementos ósseos.....	27
Tabela 2	Diferenças relativas de comprimento entre tibiotarso e fíbula de cada espécie organizadas de maneira crescente .....	29
Tabela 3	Valores de p do teste <i>post-hoc</i> Mann-Whitney .....	32

## Lista de Abreviaturas

D.A.	Diferença absoluta de comprimento entre tibiotarso e fíbula
D.R.	Diferença relativa de comprimento entre tibiotarso e fíbula
FICT	Comprimento total da fíbula
MCRO	Coleção Ornitológica do Museu Carlos Ritter
MUCPEL	Museu de História Natural da Universidade Católica de Pelotas
NURFS/CETAS	Núcleo de Reabilitação da Fauna Silvestre/ Centro de Triagem de Animais Silvestres
TICT	Comprimento total do tibiotarso

## Sumário

1 Introdução .....	10
1.1 Objetivos .....	14
1.1.1 Objetivos Gerais .....	14
1.1.2 Objetivos Específicos.....	14
2 Revisão de Literatura .....	15
2.1 Osteometria de fíbula.....	15
2.2 Filogenia de Aves .....	18
2.3 Ecomorfologia .....	19
3 Material e Métodos.....	22
3.1 Material de estudo .....	22
3.2 Preparo do material .....	23
3.3 Osteometria .....	24
3.4 Análise dos dados.....	25
4 Resultados .....	27
4.1 Análise osteométrica.....	27
5 Discussão.....	33
6 Conclusão .....	39
Referências .....	40

## 1 Introdução

As aves, por possuírem quatro membros locomotores (sinapomorfia que o grupo compartilha com anfíbios, mamíferos e répteis), são agrupadas no clado Tetrapoda (SEKI et al., 2012). Os elementos esqueléticos do membro tetrápode são divididos em três segmentos denominados, no sentido próximo-distal, de estilópode, zeugópode e autópode (SEKI et al., 2012; BOURCKHARDT, 2013). No caso do membro locomotor posterior, o segmento proximal (estilópode) corresponde ao fêmur, o segmento médio (zeugópode) corresponde à tibia e fíbula e o segmento distal (autópode) corresponde ao tarso, metatarso e falanges (BOURCKHARDT, 2013).

O membro locomotor tetrápode é resultado da interação de três processos básicos: ramificação, segmentação e condensação. No caso do membro locomotor posterior, o processo se inicia com um único elemento, o fêmur, o qual se estende a partir do tronco em direção aos pés ocorrendo a ramificação desse elemento dando origem à tibia e à fíbula. A tibia cessa sua ramificação, e, portanto, é a fíbula que serve de foco para toda a multiplicação subsequente de elementos, inclusive a produção dos dedos. Assim, o pé se desenvolve a partir da ramificação da fíbula (GOULD, 1993).

O zeugópode da maioria dos tetrápodes possui os dois ossos, tibia e fíbula, igualmente longos (BOTELHO, 2016). Em tetrápodes primitivos, como o ancestral mais próximo das aves, *Archaeopteryx* (Jurássico, Solenhofen, Alemanha), essa condição se mantinha, visto que estes dois ossos eram igualmente longos, embora a fíbula fosse mais estreita e em contato próximo com a tibia (BOTELHO, 2016; STREICHER; MÜLLER, 1992; HALL, 1984; MAYR et al., 2005). Mas ao longo da evolução das aves observa-se redução da fíbula, cujo grau varia entre as espécies (KÖNIG; LIEBICH, 2006). Esta redução, entre outras modificações esqueléticas, está correlacionada às mudanças que ocorreram na transição de répteis para aves (HALL,

1984). A variação interespecífica da redução da fíbula foi avaliada por Streicher e Müller (1992), os quais demonstraram que a redução da fíbula varia extensivamente entre as espécies de aves.

Nas aves a fíbula foi significativamente reduzida em relação à tibia (STREICHER; MÜLLER, 1992), caracterizando-se por ser robusta proximalmente, onde se articula com o fêmur, assim como com o tibiotarso, mas é incompleta distalmente, afinando-se em uma extremidade delgada, atingindo cerca de 3/4 do comprimento do tibiotarso (DYCE; WENSING; SACK, 2004).

As reduções que ocorrem na fíbula afetam primariamente a parte distal do osso (STREICHER; MÜLLER, 1992). Sua extremidade distal não possui uma epífise, de modo que não cresce distalmente ou conecta os ossos do tornozelo (HALL, 1984). Por isso, nas aves, a fíbula é distalmente reduzida e distalmente mais curta do que o tibiotarso (BOTELHO, 2016).

A redução da fíbula é uma característica importante da evolução do membro locomotor posterior das aves, estando esta redução associada a outras transformações significativas que ocorreram no mesmo, como por exemplo, as fusões que ocorreram nos elementos tarsais, uma vez que os proximais se fusionaram à tibia para formar um único osso, o tibiotarso, e os elementos tarsais distais fusionam-se aos metatarsos, formando, também um único osso, o tarsometatarso (STREICHER; MÜLLER, 1992).

Todas as transformações que ocorreram no esqueleto, tanto do membro locomotor anterior quanto do posterior, foram para favorecer o voo. Isso ocorre porque nenhuma outra adaptação locomotora requer tanta especialização estrutural quanto o voo, sendo que uma das exigências do mesmo é a máxima redução de peso possível (HILDEBRAND, 1995). Portanto, as fusões ósseas que ocorreram assim como a redução óssea (onde podemos citar a fíbula) e também a perda de elementos ósseos foram com o objetivo de conferir leveza ao esqueleto (HILDEBRAND, 1995).

Pelo fato de, nas aves, a fíbula ter sofrido reduções em seu comprimento, ela é considerada uma estrutura vestigial. Estas estruturas, geralmente, são reduzidas em tamanho (SENDER, 2015).

As estruturas vestigiais são estruturas biológicas que derivaram evolutivamente de uma estrutura homóloga maior e mais funcional (SENDER, 2009). Darwin já dizia que a existência de estruturas vestigiais é uma importante

evidência para a evolução biológica em geral e também para a macroevolução (SENER, 2009), fornecendo evidências de que houve relaxamento na pressão de seleção sobre determinada estrutura para manter tamanho e forma originais, evidenciando as mudanças funcionais que ocorreram ao longo da evolução de determinado grupo taxonômico (SENER, 2009).

Segundo Hall (2003), vestígios são remanescentes evolutivos de uma característica ancestral encontrados em adultos e que apesar de apresentarem pouco ou nenhum valor adaptativo, são marcas indelévels da evolução.

Wolf (1958) propôs o “princípio da competição” para explicar o crescimento diferencial entre a tíbia e a fíbula. Este princípio diz que o crescimento diferencial entre os dois elementos ósseos resulta de competição inicial por células mesenquimais. Segundo o autor, quando o blastema se desenvolve ele compete por tais células e o que exerce maior campo de influência (condensação tibial) em relação ao campo de menor influência (condensação fibular), recrutará células da mesênquima, adquirindo células que poderiam ter sido designadas para a fíbula, resultando, assim, no crescimento diferencial. De acordo com este princípio, a redução da fíbula resulta da interrupção de seu desenvolvimento devido à dominância exercida pela tíbia (DREHMER, 2006).

Hampé (1960) realizou experimentos para demonstrar essa competição entre os elementos ósseos em embriões de galinhas; o autor usou métodos que diminuíssem essa competição, como a implantação de uma lamela de mica entre os dois ossos nos estágios iniciais do desenvolvimento. Com isso, cada osso se desenvolveu isoladamente, tendo como resultado o desenvolvimento completo da fíbula, confirmando, portanto, que a proximidade física entre os dois ossos gera a competição entre ambos, nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Já para Archer, Wornbruch e Wolpert (1983) a falha no crescimento da fíbula é devido a eventos intrínsecos que ocorrem em algumas células da mesma. Sendo assim, a variação no diâmetro e comprimento entre os dois ossos (tíbia e fíbula) é resultado de osteogênese diferencial.

A diferença no crescimento dos dois elementos do zeugópode também pode ser explicada por heterocroniana expressão de genes *Hox*, os quais são genes expressos no desenvolvimento dos membros que interferem na morfologia óssea final dos elementos do zeugópode posterior, assim como no anterior (KAMIYAMA et al., 2012). Os autores constataram que no membro posterior de embriões de

galinha ocorre declínio da expressão dos genes *Hox*, sendo este declínio anterior à formação da cartilagem da fíbula; como a morfologia básica do osso é estabelecida durante o desenvolvimento primordial da cartilagem, o resultado é a formação de uma fíbula reduzida, fina e truncada.

A fíbula está ligada ao tibiotarso por várias estruturas do tecido conjuntivo, sendo que a mais importante é a chamada sindesmose tibiofibular, localizada no terço proximal do zeugópode (MÜLLER; STREICHER, 1989). Em aves adultas essa estrutura caracteriza-se por ser uma camada estreita e fina de tecido conjuntivo que une a crista tibial na fíbula e a crista fibular na superfície lateral do tibiotarso, permitindo, assim, movimentos limitados da fíbula em relação ao tibiotarso (MÜLLER; STREICHER, 1989).

A sindesmose tibiofibular é uma estrutura biomecânica importante do membro locomotor posterior que estabiliza mecanicamente a fíbula reduzida e também transmite as forças de ação muscular, exercidas pelos músculos que se inserem na fíbula, ao tibiotarso (MÜLLER; STREICHER, 1989). Assim, a sindesmose tibiofibular garante a participação da fíbula na articulação do joelho, enquanto a porção distal da mesma é bastante reduzida.

A condição ancestral de fíbula e tíbia de igual comprimento pode ser reproduzida por manipulação experimental (HALL, 1984). A maioria dos trabalhos que envolvem a fíbula como objeto de estudo é de experimentos que investigam os processos responsáveis pela sua redução, sendo poucos, senão raros, trabalhos focados na osteometria deste elemento ósseo. Estudos osteométricos são importantes, pois fornecem subsídios para se entender aspectos importantes da evolução de determinado grupo taxonômico. Sendo assim, este estudo se justifica pela importância de realizar um estudo osteométrico, uma vez que são escassos, de um elemento ósseo que se tornou vestigial ao longo da evolução do grupo das Aves e que apresenta grande variação interespecífica, possibilitando com este estudo a ampliação do conhecimento científico a respeito da evolução do membro locomotor posterior das aves.

O presente estudo tem como hipótese de que espécies pertencentes a ordens mais derivadas apresentarão fíbulas de comprimento menor, ou seja, com grau de vestigialização maior e, comparativamente, menor grau de vestigialização, ou seja, fíbulas de comprimento maior em ordens mais primitivas.

## **1.1 Objetivos**

### **1.1.1 Objetivos Gerais**

- Analisar e comparar o grau de vestigialização da fíbula em espécies de diferentes ordens de Aves.

### **1.1.2 Objetivos Específicos**

- Medir o comprimento do tibiotarso;
- Medir o comprimento da fíbula;
- Calcular a diferença absoluta de comprimento entre tibiotarso e fíbula;
- Calcular a diferença relativa de comprimento entre tibiotarso e fíbula.



## 2 Revisão de Literatura

### 2.1 Osteometria de fíbula

Diversos estudos realizam análises filogenéticas com base em caracteres osteológicos. Em estudo realizado por Migoto (2013), o autor analisou representantes da família Accipitridae e de grupos relacionados às demais famílias que compõem a ordem Accipitriformes, sendo amostrados os gêneros *Sagittarius* e *Pandion* das respectivas famílias monotípicas Sagittaridae e Pandionidae, e os gêneros *Coragyps* e *Cathartes* da família Cathartidae. Os resultados mostraram que na maior parte dos táxons analisados a fíbula é comparativamente mais curta do que o tibiotarso. Nesses casos, a porção mais distal da fíbula funde-se ao tibiotarso aproximadamente no início do seu terço distal.

Em outra parte dos táxons analisados observou-se que a fíbula é mais longa, estendendo-se ao longo do terço distal do tibiotarso, e fundendo-se a ele na região do sulco do músculo fibularprofundo, localizado dorsalmente ao côndilo lateral. Nesse estudo de Migoto (2013), foi detectada a ocorrência de pequena variação individual acerca do tamanho da fíbula, a qual certamente está relacionada à idade dos indivíduos. Observou-se também que em todos os espécimes examinados de Pandionidae, Polyboroidinae, Perninae (exceto *Leptodon cayannensis* e *Macheiramphus alcinus*) e Milvinae (exceto *Harpagus*) a fíbula é claramente mais longa e, em todos os casos, funde-se à porção mais distal do tibiotarso.

Cavinatto et al.(2016) ao descreverem anatomicamente o esqueleto de papagaios do gênero *Amazona*, observaram que as fíbulas das espécies estudadas apresentam uma cabeça bem desenvolvida, a qual se articula com o côndilo lateral do fêmur, e um estreito corpo, que se articulou com o terço proximal do corpo do tibiotarso, formando aparentemente uma sindesmose.

Rezk (2015)descreveu que a fíbula da espécie *Bubulcus ibis* (Ardeidae)possuía uma grande cabeça proeminente (fíbula capitular) e que era um osso reduzido ao lado do tibiotarso,o qual foi descrito como um osso longo, apresentando na sua porçãomedial uma face articular fibular para articulação com o tibiotarso. A fíbula apresentou-se como uma haste fina, a qual se estendeuentre 2 a 3 cm no eixo do tibiotarso.

Artoni et al. (2001) fizeram descrição anatômica do esqueleto do cisne *Cygnusmelanochoriphus* e descreveram brevemente a fíbula, informando apenas que a mesma possuía 13cm e que o tibiotarso possuía 21,8cm.

Leite et al. (2012) realizaram descrição anatômica do esqueleto de um espécime de avestruz, *Struthiocamelus*, onde descreveram que o tibiotarso apresentou 55 cm de comprimento, estando a fíbula unida a ele e apresentando 50 cm comprimento, acompanhando o tibiotarso em todo seu comprimento, finalizando-se no início da epífise distal. A fíbula apresentou-se plana até o seu final.

Mosto (2014) ao estudar a estrutura do aparelho locomotor posterior em aves de rapina diurnas (Falconidae e Accipitridae), descreveu que a fíbula em ambos os grupos analisados, se caracteriza por apresentar comprimento considerável, atingindo o terço distal do tibiotarso. Neste estudo, a espécie *Pandion haliaetus* apresentou a fíbula quase tão longa quanto o tibiotarso.

Cracraft (1971) ao estudar a morfologia funcional do membro locomotor posterior de *Columbalivia*, descreveu que a fíbula apresentava uma cabeça pequena, ocupando ligeiramente mais de um quarto do comprimento anteroposterior da cabeça tibial.Quanto ao comprimento da fíbula, esta atingiu cerca de 80% do comprimento do tibiotarso.

Ávila e Rodríguez (2010) realizaram estudo de comparação osteométrica da garça-vaqueira (*Bubulcus ibis*) com outras espécies da família Ardeidae (*Egretta caerulea*,*Egretta tricolor*,*Egretta thula*,*Ardea alba*, *Butorides virescens*,*Nycticorax nycticorax*,*Nyctanassa violacea* e *Ixobrychus exilis*) utilizando um total de 18 esqueletos de *Bubulcus ibis*.

Apesar da fíbula não ter sido mensurada, os demais ossos que compõem o membro locomotor posterior, fêmur, tibiotarso e tarsometatarso foram medidos, obtendo-se, respectivamente, as seguintes médias:52,82 mm, 114,43 mm, 79,02 mm.Os ossos da perna mostraram maiores diferenças entre as espécies, sendo o tibiotarso o elemento que apresentou proporções mais constantes entre as espécies

(33-38%), enquanto o fêmur variou de 18-28%. Já o tarsometatarso variou em relação inversa ao fêmur. As espécies mais primitivas como *Nycticorax nycticorax*, *Butorides virescens* e *Xobrychus exilis* apresentaram os maiores fêmures. Embora a fíbula não tenha sido mensurada, as informações sobre o tibiotarso poderão ser utilizadas para comparação com os valores obtidos nas cinco espécies da família Ardeidae (*Botaurus pinnatus*, *Ardea alba*, *Nycticorax nycticorax*, *Ardea cocoi* e *Butorides striata*) que foram analisados no presente estudo.

Streichere Müller (1992) mediram o comprimento do tibiotarso e da fíbula em 164 espécimes adultos, abrangendo 55 espécies de 31 famílias e analisaram a variação interespecífica da redução da fíbula. Os autores combinaram a análise métrica com características morfológicas para distinguir quatro tipos de relações entre tibiotarso e fíbula em sua amostra: O tipo I foi caracterizado por um comprimento intermediário do tibiotarso e moderada diferença de comprimento relativo entre os dois ossos, sendo esse tipo o que apresenta menor afastamento da condição primitiva, sendo, dentre as famílias analisadas pelos autores, o tipo de Apterygidae, Spheniscidae, Gaviidae, Podicipidae, Diomedidae, Procellaridae, Pelecanidae, Phalacrocoracidae, Anatidae, Cathartidae, Accipitridae, Falconidae, Phasianidae, Columbidae, Strigidae, Laniidae e Sturnidae.

Já o tipo II foi caracterizado por um pequeno tibiotarso e uma alta diferença de comprimento relativo com a fíbula, sendo o tipo de Apodidae, Alcedinidae, Motaciliidae, Muscicapidae, Remizidae e Sturnidae. Segundo os autores, esse tipo seria o único em que a redução da fíbula é substancialmente avançada em relação a condição primitiva.

O tipo III foi caracterizado metricamente por ser um tibiotarso extremamente alongado e uma grande diferença de comprimento relativo entre fíbula e tibiotarso, sendo o tipo de Ardeidae, Balaenicipitidae, Ciconiidae, Phoenicopteridae, Anatidae, Gruidae e Otididae.

O tipo IV foi caracterizado por apresentar os ossos muito grandes, mas apenas diferenças moderadas de comprimento relativo, sendo restrito às grandes ratitas. Os resultados obtidos pelos autores mostraram que os comprimentos e diferenças de comprimento entre o tibiotarso e a fíbula, variam entre as espécies e que as reduções que ocorrem na fíbula estão ligadas ao tamanho das proporções corporais. Sendo assim, um aumento do tamanho corporal resulta em aumento proporcional de ambos os ossos do zeugópode (por ex. ratitas); já quando somente

o membro alonga, ocorre aumento somente do tibiotarso, ficando a fíbula reduzida (por exemplo, aves “pernaltas”). As diminuições gerais no tamanho do corpo (por exemplo, aves canoras - passeriformes - e beija-flores) resultam em uma fíbula significativamente reduzida, a ponto de partes dela começarem a desaparecer.

## 2.2 Filogenia de Aves

Vários trabalhos foram realizados para reconstruir a filogenia das aves, muitos deles utilizando análise molecular para tal e outros somente análise morfológica. No primeiro caso, podemos citar os trabalhos de Prum et al. (2015) e Jarvis et al. (2014), já no segundo caso podemos citar o trabalho de Livezey e Zusi (2007), no qual a filogenia foi baseada em anatomia comparada.

Livezey e Zusi (2007) realizaram análise filogenética de 150 táxons de Neornithes com base em 2954 caracteres morfológicos. A análise confirmou o monofiletismo de Paleognathae, apoiando relações de grupo irmão entre Strutioniformes, Rheiformes, Dromaiiformes e Casuariiformes; a relação de grupo-irmão entre Galliformes e Anseriformes também foi reafirmada, formando juntos o grupo-irmão de outros Neornithes. Quanto às assembleias de aves marinhas, demonstrou-se relação entre Gaviiformes, Podicipediformes, Sphenisciformes e Procellariiformes. A análise estabeleceu o monofiletismo de Charadriiformes e Ciconiiformes e também confirmou uma relação de grupo-irmão entre os Strigiformes e os Falconiformes. Interessante destacar que estes autores apresentam uma classificação formal, baseada em rankings lineares ao final do trabalho.

Em Jarvis et al. (2014) os autores utilizaram informações do genoma inteiro de espécies representantes de todas as ordens de Neoaves existentes, bem como de duas paleognatas para a reconstrução da filogenia aviária, utilizando como grupo externo, répteis. Os três agrupamentos principais reconhecidos dentro das aves existentes - Palaeognathae, Galloanseae (Galliformes e Anseriformes) e Neoaves foram mantidos. Neste trabalho, a árvore filogenética obtida resultou em dois clados monofiléticos, Passerea e Columbea. Dentro de Passerea foi confirmada a monofilia de dois clados intimamente relacionados, Telluraves (de aves terrestres) e Aequornithia (aves aquáticas). Dentro de Telluraves dividiram-se dois clados: Australaves e Afroaves, sendo neste incluído aves de rapina Accipitrimorphae,

corujas, gaviões, águias, pica-paus, calaus e outros, e naquele primeiro seriemas, falcões, papagaios e passeriformes.

Prum et al.(2015)obtiveram a filogenia de aves utilizando 390.000 bases de dados de seqüência genômica de 198 espécies de aves e dois grupos externos de crocodilos. A amostra incluiu espécies de 122 famílias de aves em todas as 40 ordens de aves existentes. A análise filogenética sustentou Paleognathae e Galloanserae como sucessivos grupos irmãos monofiléticos para os Neoaves. Árvores filogenéticas obtidas dividiram cinco grandes clados, os quais formam sucessivos grupos irmãos para o resto de Neoaves, sendo eles: Strisores (incluindo bacuraus e outros caprimulgiformes, andorinhões e beija-flores); um clado unindo cucos, abertadas, turacos e pombos, nomeado Columbaves; um clado unido grous e seus relativos(Gruiformes); um clado de aves aquáticas que inclui um grupo megadiverso com flamingos, pinguins, caradriformes como os quero-queros e as gaivotas e ainda vários grupos como Ciconiiformes e Pelecaniformes (Aequorlitorithes)e um abrangente clado (Iponaves) de aves terrestres com a enigmática cigana- *Opisthocomus hoazin*-na base e muitos outros grupos de aves derivadas como Falconiformes, Psitaciformes, Accipitriformes, pica-paus e tucanos e ainda todos os Passeriformes.

### 2.3 Ecomorfologia

No que diz respeito à ecomorfologia do membro locomotor posterior em aves, os trabalhos encontrados não referem, especificamente, a relação entre comprimento ou morfologia da fíbula e a ecologia dos organismos, mas sim mostram a relação dos demais ossos do membro locomotor posterior (fêmur, tibiotarso e tarsometarso) com aspectos da ecologia dos organismos.

Swaddle e Lockwood (1998)verificaram, em passeriformes, se havia existência de padrões ecomorfológicos das asas e membros locomotores posterioresque relacionasse a morfologia com adaptações anti-predatórias destas aves. Pelos resultados obtidos puderam perceberam que espéciesque possuíam fêmures relativamente longos e tarsos curtos apresentavam um risco maior de

predação do que aqueles com fêmures relativamente curtos, sendo inferido pelos autores que indivíduos com estas características decolariam mais lentamente, sofrendo, portanto, maior risco de predação. Quanto ao tibiotarso, não registraram relação entre seu comprimento e risco de predação.

Ward et al. (2002) realizaram estudo sobre a morfologia funcional dos membros locomotores posteriores em aves de rapina, onde foram analisadas espécies de corujas (*Otus asio*, *Bubo virginianus* e *Strix varia*) e também falcões (*Falco sparverius*, *Buteo lineatus* e *Buteo jamaicensis*). Neste estudo, os autores não mensuraram o comprimento da fíbula, somente dos demais ossos, fêmur, tibiotarso e tarsometatarso, obtendo-se que o comprimento do tibiotarso, assim como do fêmur, era relativamente menor em falcões e que estes possuíam tarsometatarsos maiores em comparação com as corujas. Os autores relacionaram a morfologia do membro locomotor posterior com os hábitos predatórios de corujas e falcões, inferindo que a morfologia das corujas torna o aparelho locomotor um mecanismo que atua com mais força, sendo o dos falcões um mecanismo mais eficiente nas manobras de captura.

Mosto (2014) determinou padrões ecomorfológicos do complexo aparelho apendicular posterior de aves de rapina diurnas (Accipitridae e Falconidae), identificando grupos ecomorfológicos a partir de traços osteológicos e miológicos. As aves de rapina que consomem outras aves caracterizaram-se por possuir fêmur de comprimento intermediário, tibiotarso curto e tarsometatarso longo (Accipitridae) e as da família Falconidae por possuir o fêmur e o tibiotarso longo e tarsometatarso curto. Aves de rapina generalistas possuem fêmur e tarsometatarso de tamanhos variáveis e tibiotarsos relativamente curtos. Aves de rapina que consomem insetos e mamíferos possuem fêmur longo, tibiotarso e tarsometatarso de comprimentos intermediários. Aves de rapina que consomem peixes possuem fêmur de comprimento intermediário, tibiotarso longo e tarsometatarso curto ou intermediário. Já as que consomem répteis e anfíbios possuem fêmur de comprimento intermediário, tibiotarso longo e tarsometatarso curto ou intermediário e as que consomem moluscos gastrópodes possuem fêmur e tarsometatarso curtos e tibiotarso longo.

Alcon (1999) ao estudar a ecomorfologia de aves limnícolas, constatou que as modificações morfológicas dos membros posteriores é resultado de adaptações

ligadas à busca de alimento em ambientes costeiros, ocorrendo alongamento do fêmur, tibiotarso e tarsometatarso.

### 3 Material e Métodos

#### 3.1 Material de estudo

O material osteológico utilizado neste estudo faz parte da Coleção Ornitológica do Museu Carlos Ritter (MCRO) e também da coleção científica do Museu de História Natural da Universidade Católica de Pelotas (MUCPEL), a qual disponibilizou o material osteológico para a execução deste trabalho.

O material utilizado do MCRO compreende 73 exemplares, sendo um da ordem Rheiformes (*Rhea americana*), seis de Anseriformes (*Chauna torquata*, *Dendrocygna bicolor*, *Cygnus melancoryphus*, *Netta poposaca*), dois de Gruiformes (*Aramus guarauna*, *Pardirallus maculatus*), um de Charadriiformes (*Chroicocephalus maculipennis*), dois de Ciconiiformes (*Ardea cocoi*, *Butorides striata*), um de Accipitriformes (*Rupornis magnirostris*), 57 de Strigiformes (*Bubo virginianus*, *Athene cunicularia*, *Asio clamator*, *Tyto furcata*, *Megascops choliba*), um de Falconiformes (*Caracara plancus*) e dois de Passeriformes (*Paroaria coronata*, *Fulmarus rufus*).

Já o material do MUCPEL compreende 53 exemplares, sendo dois da ordem Rheiformes (*Rhea americana*), dez de Anseriformes (*Chauna torquata*, *Cygnus melancoryphus*, *Netta poposaca*, *Coscoroba coscoroba*, *Anas versicolor*, *Amazonetta brasiliensis*, *Callonetta leucophrys*), nove de Gruiformes (*Aramus guarauna*, *Pardirallus maculatus*, *Pardirallus sanguinolentus*, *Porphyriops melanops*, *Gallinula galeata*, *Aramides cajaneus*) três de Charadriiformes (*Chroicocephalus cirrocephalus*, *Vanellus chilensis*, *Sterna hirundo*), cinco de Procellariiformes (*Procellaria aequinoctialis*, *Fulmarus glacialis*, *Macronectes giganteus*, *Puffinus puffinus*), nove de Ciconiiformes (*Ardea cocoi*, *Ardea Alba*, *Plegadis chihi*, *Botaurus pinnatus*, *Nycticorax nycticorax*), quatro de Accipitriformes (*Rupornis magnirostris*, *Circus buffoni*), quatro de Strigiformes (*Bubo virginianus*, *Athene*



*cunicularia*, *Asio clamator*) seis de Falconiformes (*Caracara plancus*, *Falco sparveius*) e um de Passeriformes (*Chamaeza campinasona*).

A maioria dos espécimes da coleção científica de Ornitologia do Museu Carlos Ritter (MCRO) é disponibilizada pelo Núcleo de Reabilitação da Fauna Silvestre (NURFS/ CETAS) da Universidade Federal de Pelotas, localizado no município de Capão do Leão. Os indivíduos que estavam em processo de reabilitação no NURFS/ CETAS e que vieram a óbito foram encaminhados ao Laboratório de Zoologia de Vertebrados no Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas onde permaneceram congelados até o momento de serem preparados.

### **3.2 Preparo do material**

O primeiro passo da preparação consistiu na retirada do espécime do freezer 24 horas antes do preparo. Após este ser descongelado foi realizada biometria do mesmo, onde foi mensurado o comprimento total, o qual consiste na medida da cabeça até a ponta das penas da cauda (rectrizes); comprimento da asa direita e esquerda; envergadura das asas; comprimento do tarsometatarso direito e esquerdo, comprimento do dígito III, com garra, direito e esquerdo; comprimento, altura e largura do bico.

As rêmiges primárias e secundárias, as quais consistem nas penas das asas e que se inserem nos ossos da mão e ao longo do antebraço respectivamente (POUGH et al., 2008), foram removidas e montadas em lastro e acondicionadas para que possam ser utilizadas em futuras pesquisas que poderão ser realizadas com morfologia das penas de aves.

Realizada a biometria e também a retirada das penas, os espécimes foram preparados, primeiramente, por processos mecânicos que eliminaram músculos, gordura e cartilagem manualmente, utilizando-se instrumentos como pinças e bisturis (SILVEIRA; TEIXEIRA; OLIVEIRA, 2008). O máximo de músculos e também de vísceras foram removidos para que o processo de maceração biológica fosse acelerado.

Sempre que possível, foi realizada a identificação do sexo mediante a observação das gônadas (ÁVILA; RODRÍGUES, 2010).

O processo de maceração biológica foi realizado utilizando-se água e também coleópteros do gênero *Dermestes*. No primeiro caso, os esqueletos previamente descarnados foram colocados em telas de nylon e estas foram submersas em recipiente contendo água. A torneira pingava constantemente no recipiente contendo o esqueleto pra evitar que o mesmo se deteriorasse.

O outro processo de maceração consistiu na utilização de besouros do gênero *Dermestes* (Dermestidae, Coleoptera) (GOMES; MENDES-OLIVEIRA, 2015), os quais apresentam ampla distribuição geográfica e alimentam-se de carne residual das carcaças, sendo indicados para a limpeza de esqueletos delicados (SILVEIRA; TEIXEIRA; OLIVEIRA, 2008). Esta técnica tende a ser mais prática, podendo ser observadas algumas vantagens em relação à técnica de maceração em água, as quais podemos citar: completa limpeza do exemplar; odor menos desagradável e o exemplar pode ser recuperado totalmente articulado se retirado a tempo.

Quando necessário, a fim de clarear os ossos e eliminar gorduras residuais, foi utilizado solução de Peróxido de Hidrogênio em concentração 10:1 por, no máximo, 24 horas.

Quando completamente limpos, os ossos foram retirados da água ou do peróxido (quando utilizado) e ficaram expostos em temperatura ambiente para secar. Os ossos, estando completamente secos foram armazenados em recipientes adequados e tombados na Coleção Ornitológica do Museu Carlos Ritter (MCRO).

### 3.3 Osteometria

Nos ossos representantes do membro locomotor posterior (tibiatarso e fíbula) foi mensurado somente o comprimento dos mesmos. Desta maneira, as medidas foram as seguintes: comprimento total do tibiatarso (TICT) e comprimento total da fíbula (FICT).

Para a mensuração dos ossos foi utilizado paquímetro de metal Mitutoyo de 200 mm com precisão de 0,05 mm.

O tibiatarso foi mensurado da *crista patellaris* até a extremidade distal da *trochlea cartilaginis tibialis* e a fíbula foi mensurada do *caput fibulae* até o ponto onde se funde por completo ao tibiatarso, ou seja, até onde não foi mais possível visualizar a linha da *spina fibulae* (conforme figura 1).

Para melhor visualizar a fusão da fíbula ao tibiotarso foi utilizado estereomicroscópio.

A nomenclatura utilizada para a descrição das delimitações das medidas nos ossos seguiu a *Nomina Anatomica Avium*(Baumel, 1993).



Figura 1– Ênfase das medidas realizadas no tibiotarso e fíbula, baseado nos elementos ósseos da espécie *Asio clamator* (Strigiformes), pertencente ao MCRO

### 3.4 Análise dos dados

Os valores brutos de comprimento dos ossos foram organizados em tabelas, nas quais constaram o número de registro no livro-tombo e a espécie correspondente.

Como foram mensurados os ossos direito e esquerdo de cada espécime, para obter apenas um valor representativo foi feita uma média aritmética entre a medida direita e esquerda de cada espécime.

Os valores para cada espécie foram calculados como médias aritméticas de todos os espécimes da espécie, considerando os do MCRO juntamente com os da MUCPEL.

A diferença absoluta de comprimento entre o tibiotarso e fíbula (dada em milímetros) e também a diferença relativa de comprimento entre tibiotarso e fíbula (dada em porcentagem) foi calculada para cada espécie. Este cálculo foi realizado para obter o grau de vestigialização da fíbula, uma vez que para isso é preciso comparar seu comprimento com o comprimento do tibiotarso.

Para saber qual a relação entre o comprimento da fíbula e o comprimento do tibiotarso, foi realizada uma regressão linear relacionando o comprimento do tibiotarso com a diferença absoluta de comprimento entre ele a fíbula.

Quanto aos testes estatísticos, primeiramente foi avaliada a normalidade dos dados para fazer a escolha do teste estatístico adequado. O teste utilizado para testar a normalidade dos dados foi o Shapiro-Wilk e como o resultado deste teste foram dados que diferem de uma distribuição normal ( $p < 0,05$ ), foi necessário aplicar um teste não-paramétrico- Kruskal-Wallis-, para verificar se havia diferença significativa no comprimento da fíbula nas diferentes ordens de aves ( $p \leq 0,05$ ). O teste *post-hoc* utilizado foi o Mann-Whitney *pairwise*. Os testes foram realizados no software estatístico Past.

Filogenias baseadas em análise molecular (PRUM et al., 2015; JARVIS et al., 2014) e também análise morfológica (LIVEZEY; ZUSI, 2007), foram utilizadas para determinar quais, das dez ordens analisadas no presente estudo, são as linhagens mais derivadas e quais são as mais primitivas.

## 4 Resultados

### 4.1 Análise osteométrica

Na tabela 1 encontram-se os valores do comprimento do tibiotarso e da fíbula de cada espécie, bem como os valores da diferença absoluta de comprimento entre tibiotarso e fíbula (dada em milímetros) e da diferença relativa de comprimento entre tibiotarso e fíbula (dada em porcentagem).

Tabela 1 Comprimento do tibiotarso (TICT) e comprimento da fíbula (FICT) das espécies contempladas em cada Ordem e as diferenças de comprimento entre esses dois ossos, D.A. (diferença absoluta) e D.R. (diferença relativa)

Ordem	Espécie	Nº de espécimes	TICT (mm)	FICT (mm)	D.A. (mm)	D.R. (%)
Rheiformes	<i>Rhea americana</i>	3	301,81	203,41	98,4	32,60
Anseriformes	<i>Cygnus melancoryphus</i>	3	159,93	95,30	64,63	40,41
	<i>Coscoroba coscoroba</i>	1	163,80	89,45	74,35	45,39
	<i>Anas versicolor</i>	1	62	31,10	30,90	49,84
	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	2	68,40	37,5	30,90	45,18
	<i>Chauna torquata</i>	5	196,58	105,38	91,20	46,39
	<i>Netta peposaca</i>	2	82,81	47	35,81	43,25
	<i>Callonetta leucophrys</i>	1	55,00	30	25	45,45
	<i>Dendrocygna bicolor</i>	1	92,90	55,28	37,62	40,50
	Gruiformes	<i>Aramus guarauna</i>	3	169,92	117,83	52,09
<i>Pardirallus maculatus</i>		3	66,88	39,53	27,34	40,88
<i>Pardirallus sanguinolentus</i>		1	68,80	36,40	32,4	47,09
<i>Porphyriops melanops</i>		2	62,38	34,23	28,15	45,13
<i>Gallinula galeata</i>		1	85,80	44,70	41,1	47,90
<i>Aramides cajaneus</i>		1	105	60,10	44,9	42,76
Charadriiformes	<i>Vanellus chilensis</i>	1	88,9	33,3	55,6	62,54
	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	1	75,45	36,85	38,6	51,16
	<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	1	77,8	32,25	45,55	58,55
	<i>Sterna hirundo</i>	1	54,7	16,2	38,5	70,38
Procellariiformes	<i>Fulmarus glacialis</i>	2	88,50	50,68	37,83	42,74
	<i>Procellaria aequinoctialis</i>	1	86,30	66,5	19,8	22,94
	<i>Macronectes giganteus</i>	1	158,90	90,5	68,4	43,05
	<i>Puffinus puffinus</i>	1	63,30	46,5	16,8	26,54
Ciconiiformes	<i>Plegadis chihi</i>	2	123,10	61,93	61,18	49,70
	<i>Botaurus pinnatus</i>	1	164,90	95	69,9	42,39
	<i>Ardea Alba</i>	2	197,68	95,63	102,05	51,63
	<i>Nycticorax nycticorax</i>	3	127,89	64,13	63,77	49,86

	<i>Ardea cocoi</i>	2	269,65	127,63	142,03	52,67
	<i>Butorides striata</i>	1	76,20	41,25	34,95	45,87
Accipitriformes	<i>Rupornis magnirostris</i>	4	95,71	73,03	22,68	23,70
	<i>Circus buffoni</i>	1	109,2	71,08	38,12	34,91
Strigiformes	<i>Athene cunicularia</i>	12	69,14	50,19	18,95	27,41
	<i>Tyto furcata</i>	19	97,27	79,83	17,44	17,93
	<i>Asio clamator</i>	11	108,65	87,72	20,93	19,26
	<i>Bubo virginianus</i>	16	126,18	107,73	18,45	14,62
	<i>Megascops choliba</i>	3	59,35	49,66	9,69	16,33
Falconiformes	<i>Caracara plancus</i>	5	117,88	82,85	35,03	29,71
	<i>Falco sparverius</i>	2	49,9	36,08	13,83	27,71
Passeriformes	<i>Chamaeza campanisona</i>	1	52,55	27,75	30,8	58,61
	<i>Furnarius rufus</i>	1	43,15	25,3	17,85	41,37
	<i>Paroaria coronata</i>	1	43	12,45	30,55	71,05

O comprimento do tibiotarso e da fíbula, bem como as diferenças de comprimento absoluto e relativo entre eles variaram entre as espécies. Nas 41 espécies analisadas, os comprimentos dos tibiotarsos variaram de 43mm em *Paroaria coronata* até 301,81mm em *Rhea americana*. Os comprimentos das fíbulas variaram de 12,45mm até 203,41mm nessas mesmas espécies, respectivamente.

Os dados desta tabela demonstram que a espécie que apresentou a fíbula mais vestigial, ou seja, a de menor comprimento foi *Paroaria coronata*, visto que foi a que apresentou a maior diferença relativa (71,05%).

Depois de *Paroaria coronata* (Passeriformes), as espécies que também apresentaram grande diferença relativa foram *Sterna hirundo* (Charadriiformes), *Vanellus chilensis* (Charadriiformes), *Chamaeza campanisona* (Passeriformes) e *Chroicocephalus cirrocephalus* (Charadriiformes), com 70,38%, 62,54%, 58,61% e 58,55%, respectivamente.

Já as espécies que apresentaram fíbulas com menor grau de vestigialização, uma vez que os valores de diferença relativa entre tibiotarso e fíbula foram baixos, foram *Bubo virginianus*, *Megascops choliba*, *Tyto furcatae* *Asio clamator*, todas pertencentes à ordem Strigiformes, cujas diferenças relativas foram 14,62%, 16,33%, 17,93% e 19,26% respectivamente.

Ao organizar as diferenças relativas de comprimento entre tibiotarso e fíbula em ordem crescente e dividi-las em faixas de 10 em 10 % (Tabela 2), percebe-se que a maioria dos espécimes situaram-se na faixa intermediária de diferença relativa (40-50%), sendo todas as espécies de Anseriformes inseridas nesta faixa. As ordens que tiveram todas as espécies situadas na faixa de moderada diferença relativa (10-40%), foram Strigiformes, Falconiformes, Accipitriformes e Rheiformes. As ordens Procellariiformes e Gruiformes tiveram espécies situadas tanto na faixa moderada

quanto na intermediária. Todas as espécies de Charadriiformes situaram-se na faixa de alta diferença (50-70%). Já as de Passeriformes e Ciconiiformes situaram-se tanto na faixa intermediária quanto na alta.

Tabela 2 - Diferenças relativas de comprimento entre tibiotarso e fíbula de cada espécie organizadas de maneira crescente

Ordem	Espécie	Diferença relativa (%)
Strigiformes	<i>Bubo virginianus</i>	14,62
Strigiformes	<i>Megascops choliba</i>	16,33
Strigiformes	<i>Tyto furcata</i>	17,93
Strigiformes	<i>Asio clamator</i>	19,26
Procellariiformes	<i>Procellaria aequinoctialis</i>	22,94
Accipitriformes	<i>Rupornis magnirostris</i>	23,7
Procellariiformes	<i>Puffinus puffinus</i>	26,54
Strigiformes	<i>Athene cunicularia</i>	27,41
Falconiformes	<i>Falco sparverius</i>	27,71
Falconiformes	<i>Caracara plancus</i>	29,71
Gruiformes	<i>Aramus guarauna</i>	30,66
Rheiformes	<i>Rhea americana</i>	32,6
Accipitriformes	<i>Circus buffoni</i>	34,91
Anseriformes	<i>Cygnus melancoryphus</i>	40,41
Anseriformes	<i>Dendrocygna bicolor</i>	40,5
Gruiformes	<i>Pardirallus maculatus</i>	40,88
Passeriformes	<i>Furnarius rufus</i>	41,37
Ciconiiformes	<i>Botaurus pinnatus</i>	42,39
Procellariiformes	<i>Fulmarus glacialis</i>	42,74
Gruiformes	<i>Aramides cajaneus</i>	42,76
Procellariiformes	<i>Macronectes giganteus</i>	43,05
Anseriformes	<i>Netta peposaca</i>	43,25
Gruiformes	<i>Porphyriops melanops</i>	45,13
Anseriformes	<i>Amazonetta brasiliensis</i>	45,18
Anseriformes	<i>Coscoroba coscoroba</i>	45,39
Anseriformes	<i>Callonetta leucophrys</i>	45,45
Ciconiiformes	<i>Butorides striata</i>	45,87
Anseriformes	<i>Chauna torquata</i>	46,39
Gruiformes	<i>Pardirallus sanguinolentus</i>	47,09

Gruiformes	<i>Gallinula galeata</i>	47,9
Ciconiiformes	<i>Plegadis chihi</i>	49,7
Anseriformes	<i>Anas versicolor</i>	49,84
Ciconiiformes	<i>Nycticorax nycticorax</i>	49,86
Charadriiformes	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	51,16
Ciconiiformes	<i>Ardea Alba</i>	51,63
Ciconiiformes	<i>Ardea cocoi</i>	52,67
Charadriiformes	<i>Chroicocephalus cirrocephalus</i>	58,55
Passeriformes	<i>Chamaeza campanisona</i>	58,61
Charadriiformes	<i>Vanellus chilensis</i>	62,54
Charadriiformes	<i>Sterna hirundo</i>	70,38
Passeriformes	<i>Paroaria coronata</i>	71,05

Relacionando o comprimento do tibiotarso com as diferenças absolutas de comprimento entre ele e a fíbula, ao nível de 0,05 de significância, nota-se que há uma correlação positiva ( $r: 0,86$ ), visto que a diferença aumenta com o aumento do comprimento do tibiotarso (figura 2).

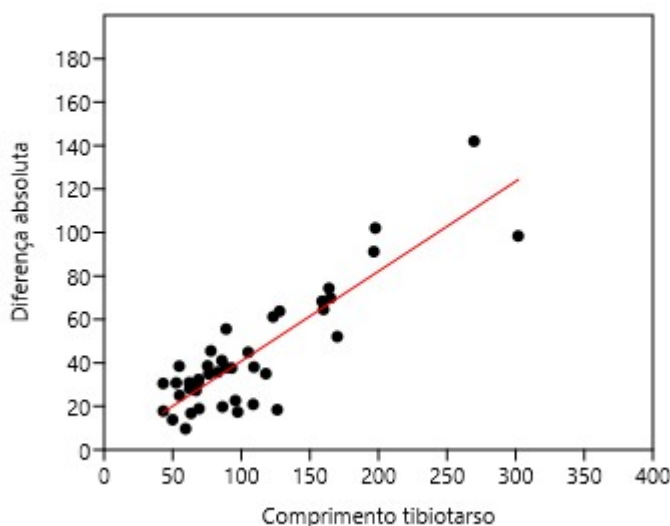


Figura 2–Regressão linear mostrando a relação entre o comprimento do tibiotarso e a diferença absoluta de comprimento entre ele e a fíbula



Com o gráfico que segue (figura 3), o qual foi construído com os dados de comprimento da fíbula dos espécimes de cada ordem, percebe-se que há diferenças no comprimento das fíbulas nas diferentes ordens de aves.

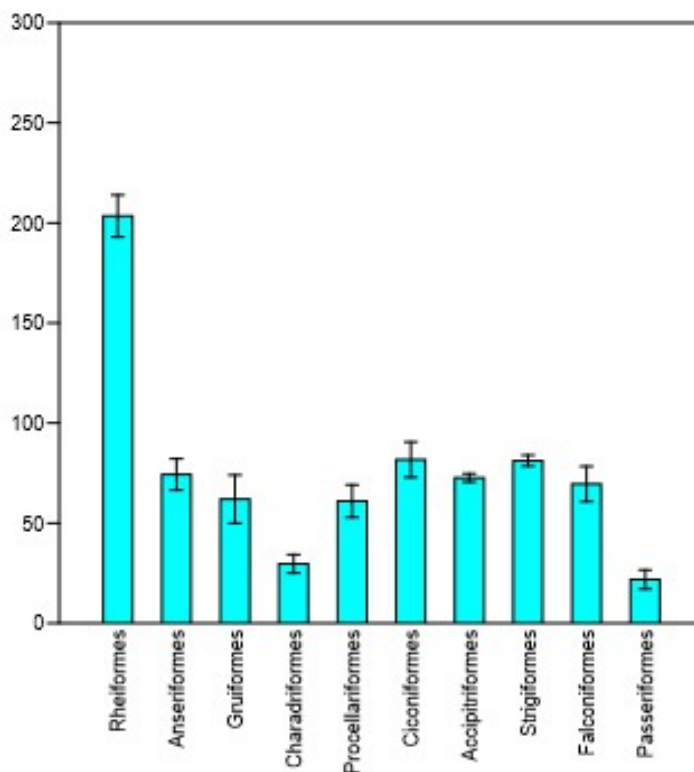


Figura 3—Comprimento da fíbula de cada ordem analisada

Essa diferença foi confirmada pelo teste Kruskal-Wallis, visto que este apontou diferença significativa ( $p \leq 0,05$ ) entre o comprimento das fíbulas das diferentes ordens de aves ( $H(\chi^2) = 35,47$ ;  $p = 0,00004$ ).

A tabela 3 mostra os resultados do teste *post-hoc*, Mann-Whitney.

Tabela 1– Valores de p do teste *post-hoc* Mann-Whitney

	Rheiformes	Anseriformes	Gruiformes	Charadriiformes	Procellariiformes	Ciconiiformes	Accipitriformes	Strigiformes	Falconiformes	Passeriformes
Rheiformes		0,008	0,012	0,051	0,036	0,012	0,036	0,003	0,022	
Anseriformes	0,008			0,012						0,008
Gruiformes	0,012			0,022				0,010		0,012
Charadriiformes	0,051	0,012	0,022		0,019	0,005	0,019	0,000	0,018	
Procellariiformes	0,036			0,019						0,036
Ciconiiformes	0,012			0,005						0,012
Accipitriformes	0,036			0,019						0,036
Strigiformes	0,003		0,010	0,000						0,003
Falconiformes	0,022			0,018						0,022
Passeriformes		0,008	0,012		0,036	0,012	0,036	0,003	0,022	

## 5 Discussão

De acordo com a análise osteométrica, podemos observar que o grau de vestigialização da fíbula foi maior na espécie *Paroaria coronata*, pertencente à ordem Passeriformes. Todos os trabalhos sobre filogenia utilizados (LIVEZEY; ZUSI, 2007; PRUM et al., 2015; JARVIS et al., 2014) colocam a ordem Passeriformes como a linhagem mais derivada de aves modernas (Neoaves). Portanto, já era esperado que Passeriformes, por estar nessa posição na filogenia, tivesse representantes com maior grau de vestigialização da fíbula, ou seja, que apresentasse uma fíbula bastante reduzida em termos comparativos. Porém, não foram só representantes de Passeriformes que tiveram uma fíbula reduzida, visto que a ordem Charadriiformes também teve espécies com altos valores de diferença relativa entre tibiotarso e fíbula, indicando que também possuem as menores fíbulas, ou seja, com alto grau de vestigialização.

Na filogenia proposta por Livezey e Zusi (2007), Charadriiformes é monofilética e tem parentesco com Gruiformes, Ralliformes e Turniciformes (todas as quatro ordens reunidas na superordem Charadrimorphae) numa posição intermediária no cladograma final. Nas demais filogenias (PRUM et al., 2015; JARVIS et al., 2014), Charadriiformes também tem parentesco com Gruiformes, porém diferem quanto ao clado em que estão inseridos, uma vez que na filogenia de Jarvis et al. (2014), Charadriiformes não faz parte do clado Aequornithia, o qual inclui Ciconiformes e outras aves aquáticas; diferentemente da filogenia proposta por Prum et al. (2015), na qual Charadriiformes faz parte do clado que abrange os grupos de aves aquáticas, Aequorlithornithes, inclusive Ciconiiformes. Mas independente de estar ou não relacionada às aves aquáticas, o fato é que Charadriiformes ocupa uma posição intermediária na filogenia, não sendo nem a mais derivada e nem a mais basal.

A espécie *Sterna hirundo* da ordem Charadriiformes apresentou valores de diferença de comprimento absoluta e relativa muito semelhante ao da espécie

*Paroaria coronata* da ordem Passeriformes, sendo ambas não relacionadas filogeneticamente. Assim, isto pode ter ocorrido por eventos intrínsecos de ossificação da espécie *Sterna hirundo*, uma vez que durante o desenvolvimento do esqueleto de *Sterna hirundo* a fíbula apresenta comprimento igual ao do tibiotarso, estando ligada à região tarsal, porém, no oitavo dia de desenvolvimento dos ossos a fíbula se desprende da região tarsal e reduz seu comprimento (MAXWELL; HARRISON, 2008), apresentando fíbula reduzida como a da espécie *Paroaria coronata*.

Espécies de Ciconiformes também apresentaram fíbulas reduzidas, uma vez que apresentaram diferença de comprimento relativa acima de 40%. Ciconiformes, assim como Charadriiformes, ocupa uma posição intermediária na escala filogenética. No trabalho de Rezk (2015), a espécie *Bubulcus ibis*, a qual pertence a Ciconiiformes, também apresentou uma fíbula reduzida, pois, embora o autor não tenha informado o valor do comprimento do tibiotarso, o mesmo foi descrito somente como um osso longo, sendo a fíbula descrita como tendo apenas 2 a 3 cm de comprimento, percebendo-se, dessa maneira, que é reduzida, assim como foi as das espécies de Ciconiiformes analisadas no presente estudo.

Com isso, nota-se que o maior grau de vestigialização da fíbula, não ocorreu somente em ordens mais derivadas, como havia sido hipotetizado inicialmente, ou seja, apesar de algum sinal filogenético poder ser detectado, outros fatores – ambientais, embriológicos, adaptativos – podem estar influenciando o grau de vestigialização da fíbula nos grupos estudados.

Outro resultado que corrobora esta afirmação é que Anseriformes, a qual teve todas suas espécies inseridas na faixa intermediária (entre 40 e 50%), também não ocupa uma posição derivada. Essa ordem faz parte, junto com Galliformes, do clado Galloanserae, o qual foi sustentado por todos os trabalhos de filogenia utilizados (PRUM et al., 2015; JARVIS et al., 2014; LIVEZY; ZUSI, 2007), como sendo um clado monofilético e constituindo o grupo irmão de Neoaves. Portanto, pode-se dizer que Anseriformes e Galliformes são as ordens mais primitiva de Neognathae. Diante disso, se esperaria que Anseriformes apresentasse um grau menor de vestigialização, por estar mais próximo de aves primitivas como as Paleognathae, e não o contrário como foi obtido neste trabalho.

A espécie *Cygnus melanochoriphus*, pertencente a Anseriformes, descrita no trabalho de Artoni et al. (2001), apresentou fíbula com 13cm de comprimento e

tibiotarso com 21,8cm de comprimento, ou seja, por essas medidas percebe-se que a fíbula não atingiu a porção distal do tibiotarso, apresentando uma diferença de comprimento relativa com o mesmo de 40 %, sendo esse resultado semelhante aos nossos, uma vez que essa espécie, em nossa análise, também apresentou diferença de 40 %, assim como as demais espécies Anseriformes, as quais situarem-se na faixa de 40 a 50% de diferença.

O menor grau de vestigialização foi obtido por Strigiformes, as corujas, uma vez que quatro espécies, de um total de cinco, apresentaram os menores valores de diferença relativa, indicando que suas fíbulas possuem comprimento próximo ao do tibiotarso. Isso também contribui para refutar a hipótese de que a menor vestigialização seria em ordens mais primitivas, uma vez que Strigiformes, segundo a filogenia de Prum et al. (2015) faz parte do clado Iponaves, do qual fazem parte também os Falconiformes, os Accipitriformes e os Passeriformes. Iponaves ocupa uma posição bem derivada na filogenia destes autores. Em Jarvis et al. (2014) e Livezy e Zusi (2007), Strigiformes também se aproximam mais de linhagens derivadas do que das mais primitivas, assim como Falconiformes e Accipitriformes.

Outra contribuição para refutar a hipótese de que a menor vestigialização seria em ordens mais primitivas é o trabalho de Streicher e Müller (1992), no qual os autores também constataram que foram espécies da família Strigidae (Strigiformes) que apresentaram as menores diferenças relativas de comprimento entre tibiotarso e fíbula: *Bubo bubo*, *Strix aluco* e *Asio otus*, com 12,8%, 14,8% e 19,1%, respectivamente.

Apesar destas espécies não ocorrerem na América do Sul, tendo distribuição pela Eurásia e América do Norte, mostraram semelhanças no comprimento da fíbula com as espécies que ocorrem na América do Sul, contempladas neste estudo: *Athene cunicularia*, *Asio clamator*, *Tyto furcata*, *Megascops choliba* e *Bubo virginianus*.

Os resultados obtidos no presente estudo mostram que o grau de vestigialização não foi maior somente em ordens mais derivadas e nem menor somente em ordens mais primitivas, não corroborando a hipótese inicial deste trabalho, ou corroborando apenas parcialmente. Sendo assim, estes resultados poderão ser aplicados, em estudos posteriores, utilizando-se teste de sinal filogenético para verificar se o comprimento da fíbula está relacionado com

ancestralidade e proximidade filogenética, verificando se há maior similaridade no comprimento da fíbula em espécies filogeneticamente próximas.

Segundo Streicher e Müller (1992), o comprimento da fíbula está relacionado a padrões corporais das espécies. Assim, os autores combinaram análise morfológica e métrica para distinguir os quatro tipos de relação entre tibiotarso e fíbula, onde no tipo I, o qual é caracterizado por um comprimento intermediário do tibiotarso e moderada diferença relativa entre os dois ossos, fizeram parte, entre outras, Strigidae, Accipitridae, Falconidae e Procellariidae. Em nossa análise, estas famílias foram representadas pelas espécies: *Rupornis magnirostris*, *Circus buffoni* (Accipitridae), *Caracara plancus*, *Falco sparverius* (Falconidae), *Procellaria aequinoctialis*, *Puffinus puffinus* (Procellariidae), *Athene cunicularia*, *Asio clamator*, *Bubo virginianus*, *Megascops choliba* (Strigidae), as quais apresentaram diferenças moderadas e tibiotarsos de comprimento intermediário.

Mosto (2014), ao analisar as famílias Falconidae e Accipitridae, chegou ao mesmo resultado de Streicher e Müller (1992), ou seja, estas apresentaram fíbula com comprimento muito próximo ao do tibiotarso.

Segundo Streicher e Müller (1992), o tipo I está próximo da condição presumivelmente primitiva, predominando em aves de tamanho médio. Assim, o fato de Strigiformes, como também Accipitriformes e Falconiformes, ter apresentado padrão do tipo I, mesmo não sendo ordens primitivas, como já foi exposto acima, contribui ainda mais para refutar a hipótese de que a fíbula seria maiormente em ordens mais primitivas.

Em nossa análise, espécies que se encaixaram no tipo II, caracterizado por tibiotarso curto e alta diferença relativa, foram espécies de Passeriformes, assim como na análise de Streicher e Müller (1992). Porém, em nossa análise, não só Passeriformes se encaixou no tipo II, uma vez que espécies de Charadriiformes também apresentaram tibiotarsos curtos e diferença elevada.

As espécies que se encaixaram no tipo III, o qual é caracterizado por tibiotarso longo e diferença relativa elevada, foram espécies das ordens Ciconiiformes (*Plegadis chihi*, *Botaurus pinnatus*, *Ardea alba*, *Nycticorax nycticorax*, *Ardea cocoi*, *Butorides striata*), Anseriformes (*Cygnus melancoryphus*, *Coscoroba coscoroba*, *Chauna torquata*) e uma espécie de Gruiformes (*Aramides cajaneus*).

Nossa única espécie representante de ratitas- *Rhea americana* (Rheiformes)-apresentou, de acordo com os autores, característica que define o tipo IV, ou seja,

possui ossos muito grandes, mas apenas diferenças moderadas de comprimento relativo.

As demais espécies que não foram citadas, não se encaixaram em nenhum dos quatro tipos, visto que apresentaram tibiotarsos de comprimento intermediário e diferença elevada.

Tendo em vista estes quatro tipos de relação entre tibiotarso e fíbula, Streicher e Müller (1992), concluíram que os diferentes graus de redução da fíbula resultam do efeito diferencial que as alterações de proporções corporais têm no desenvolvimento dos ossos do zeugópode. Sendo assim, uma relação geral entre proporções corporais e comprimento da fíbula foi observada, mostrando que quando ocorre aumento do corpo como um todo, ambos os elementos-tibiotarso e fíbula aumentam proporcionalmente, já quando ocorre alongamento só do membro, somente o tibiotarso aumenta, ficando a fíbula reduzida; em contraste, quando ocorre diminuição no tamanho corporal, a fíbula torna-se muito reduzida, a ponto de partes da mesma começarem a desaparecer.

Essa relação foi observada, em nossa análise, nos Passeriformes, que apresentaram fíbulas bastante reduzidas e tamanho corpóreo pequeno e também nas espécies de Ciconiiformes, as quais apresentaram tibiotarsos longos e fíbulas reduzidas e na espécie de *Rhea America* (Rheiformes), na qual a fíbula é proporcional ao grande tamanho corporal.

Nossos resultados verificaram que a relação entre comprimento da fíbula e comprimento do tibiotarso está de acordo com Streicher e Müller (1992), uma vez que, por meio de regressão linear, obteve-se que com o aumento do comprimento do tibiotarso ocorre aumento da diferença absoluta entre ele e a fíbula, ou seja, quando o tibiotarso aumenta a fíbula diminui. Para os autores, a exceção a esta relação foi observada em aves ratitas, uma vez que exibem pequenas diferenças de comprimento e elevado comprimento de tibiotarso, sendo também, em nossa análise, exceção a essa relação à espécie *Rhea americana*.

Em relação à análise estatística, já era esperado que o teste apontasse diferença significativa no comprimento das fíbulas nas diferentes ordens de aves, visto que a amostra incluiu muitas espécies diferentes.

Alguns resultados do teste *post-hoc* já eram esperados, como por exemplo, Rheiformes apresentar diferença com todas as ordens (exceto Passeriformes), sendo esperado, também, que espécies representantes tanto de Charadriiformes

quanto de Passeriformes, por serem espécies de pequeno porte, diferissem das demais e não apresentasse diferença entre elas.

No entanto, alguns resultados do teste *post-hoc* foram inesperados, como, por exemplo, Rheiformes ter diferido de todas as demais ordens e não ter diferido de Passeriformes. Como a espécie de Rheiformes (*Rhea americana*) é a maior dentre as espécies analisadas, já se esperava que o teste apontasse diferença com as demais, porém, não ter apresentado diferença com Passeriformes, cujas espécies são de pequeno porte, foi um resultado inesperado, podendo ser explicado pelo baixo número de espécies analisadas nestas ordens. Portanto, este resultado pode ser devido a uma questão amostral e não que Rheiformes não apresente, de fato, diferença significativa com Passeriformes.

Outro resultado inesperado foi Accipitriformes, Strigiformes e Falconiformes não terem apresentado diferença significativa com Anseriformes e Ciconiiformes, pois como as espécies tanto de Anseriformes quanto de Ciconiiformes apresentaram maior grau de vestigialização da fíbula comparado à Accipitriformes, Strigiformes e Falconiformes, esperava-se que o teste apontasse diferença significativa.

Os resultados inesperados do teste estatístico podem ser explicados por questões amostrais. A análise contou com muitas espécies diferentes, até mesmo dentro de cada ordem e com espécies de pequeno e grande porte compondo seu *n* amostral, além de contar com discrepância, uma vez que o *n* variou de três indivíduos em um grupo a 61 indivíduos em outro.



## **6 Conclusão**

Concluimos que, apesar de algum sinal filogenético ter sido detectado, o grau de vestigialização da fíbula não foi relacionado a posição filogenética que as espécies ocupam como havia sido hipotetizado inicialmente, visto que não foram somente espécies pertencentes à linhagem mais derivadas que apresentaram o maior grau de vestigialização e nem somente as mais primitivas que apresentaram o menor grau, estando o comprimento da fíbula relacionado a proporções corporais das espécies.

## Referências

- ALCON, A. **Estudio ecomorfológico de las aves limícolas (Aves: Charadrii) modificaciones adaptativas relacionadas con la búsqueda del alimento.** 1999. 175f. Tese (Doutorado em Biología Animal) - Faculdade de Ciências Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 1999.
- ARCHER, C. W.; HORNBRUCH, A.; WOLPERT, L. Growth and morphogenesis of the fibula in the chick embryo. **Journal of embryology and experimental morphology**, v. 75, p. 101-116, 1983.
- ARTONI, S.M.B.; COSTA, F. N.; PACHECO, M. R.; STEFANINI, M.A.; ORSI, A.M.; ARAÚJO, M. L. Descrição anatômica do esqueleto do cisne (*Cygnusmalanochoriphus*). **Revista Biotemas**, v.14, n.2, p. 99-108, 2001.
- ÁVILA, D. D.; RODRÍGUEZ, Y. E. Caracterización osteométrica de la garza ganadera (*Bubulcus ibis*) y comparación con otras especies de la familia Ardeidae. **Journal of Caribbean Ornithology**, v. 23, n.2, p. 85-92, 2010.
- BAUMEL, J. J. **Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium.** 2.ed. Cambridge: Nuttal Ornithological Club, 1993. 779p.
- BOTELHO, J. F.; SMITH-PAREDES, D.; SOTO-ACUÑA, S.; O'CONNOR, J.; PALMA, V.; VARGAS, A. O. Molecular development of fibular reduction in birds and its evolution from dinosaurs. **Evolution**, v.70, n.3, p.543-554, 2016.
- BOURCKHARDT, G. F. **O efeito de elevados níveis de homocisteína sobre a expressão de proteínas relacionadas ao ciclo celular e à diferenciação condrogênica no desenvolvimento dos membros.** 2013. 62 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e do Desenvolvimento – PGBCD)- Centro de Ciências Biológicas – CCB, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2013.
- BRITO, G. R. R. **Análise filogenética de Cathartidae (Aves) com base em caracteres osteológicos.** 2008. 331f. Tese (Doutorado em Ciências, na área de Zoologia)- Instituto de Biociência, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.
- CAVINATTO, C. C.; ARMANDO, A.P.R.N.; CRUZ, L.K.S.; LIMA, E.M.M.; SANTANA, M.I.S. Descrição anatômica de esqueletos de papagaios de gênero Amazona através da utilização de radiografia. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 36, n. 2, p. 123-130, 2016.

CRACRAFT, J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon *Columbia livia*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v.144, art.3, p. 171-268, 1971.

DREHMER, C. J. Uma revisão dos atavismos em vertebrados. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 1, n. 2, p.72-83, 2006.

DYCE, K. M.; WENSING, C. J. G.; SACK, W.O. **Tratado de anatomia veterinária**. 4.ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2004. 813 p.

GOMES, L. B.; OLIVEIRA, A. C. Montagem e manutenção de colônias de besouros do gênero *Dermeste* (Coleoptera, Dermestidae) Linnaeus, 1758 para preparação de esqueletos usados em coleções biológicas. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v.73, p.37-41, 2015.

GOULD, S. J. **Dedo mindinho e seus vizinhos**: ensaios de história natural. Companhia das Letras, 1993. 492 p.

HALL, B. K. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. **Biological Reviews**, v. 59, p. 89-124, 1984.

HALL, B.K. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. **Biological Reviews**, v.78, p. 409-433, 2003.

HAMPÉ, A. La compétition entre les éléments osseux du zeugopode de Poulet. **Journal of embryology and experimental morphology**, v. 8, part. 3, p. 241-5, 1960.

HILDEBRAND, M. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 3.ed. São Paulo: Atheneu, 1995. 700 p.

JARVIS, E. D. et al. Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. **Science**, v. 346, p.1320-1331, 2014.

KAMIYAMA, N.; SEKI, R.; YOKOYAMA, H.; TAMURA, K. Heterochronically early decline of Hox expression prior to cartilage formation in the avian hindlimb zeugopod. **Development, Growth & Differentiation**, v. 54, p.619-632, 2012.

KÖNIG, H. E.; LIEBICH, Hans-Georg. **Anatomia de animais domésticos**-Texto e atlas colorido. 6.ed. São Paulo: Artmed, 2006. 770 p.

LEITE, A.G.B. SILVÉRIO, L. M. G. S.; SILVA, G. M.; ARAÚJO, A. G. S. OLIVEIRA, D. Descrição anatômica do esqueleto de avestruz (*Struthio camelus*): relato de caso. **Revista Biotemas**, v.25, n.4, p.193-200, 2012.

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

MAXWELL, E.E.; HERRISON, L.B. Ossification Sequence of the Common Tern (*Sterna hirundo*) and its Implications for the Interrelationships of the Lari (Aves, Charadriiformes). **Journal of Morphology**, v. 269, p. 1056-1072, 2008.

MAYR, G.; BURKHARD POHL, B.; PETERS, D. S. A Well-Preserved Archaeopteryx Specimen with Theropod Features. **Science**, v.310, p. 1483-1486, 2005.

MIGOTO, R. **Filogenia de Accipitridae (Aves: Accipitriformes) com base em caracteres osteológicos**. 2013. 304 f. Tese (Doutorado em Ciências, na Área de Zoologia)- Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

MOSTO, M. C. **Estructura y función del complejo apendicular posterior em rapaces diurnas (Falconidae y Accipitridae)**. 2014. 132 f. Tese (Doutorado em Ciencias Naturales)- Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 2014.

MÜLLER, G. B.; STREICHER, J. Ontogeny of the syndesmosis tibiofibularis and the evolution of the bird hindlimb: a caenogenetic feature triggers phenotypic novelty. **Anatomy and Embriology**, v.179, p.327-339, 1989.

POUGH, F.H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. 4.ed. São Paulo: Atheneu, 2008. 718 p.

PRUM, R. O.; BERV, J. S.; DORNBURG, A.; FIELD, D. J.; TOWNSEND, J. P.; LEMMON, E. M.; LEMMON, A. R. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. **Nature**, v. 526, p. 569- 577, 2015.

REZK, H. M. Anatomical investigation on the appendicular skeleton of the cattle egret (*Bubulcus ibis*). **Journal of Experimental and Clinical Anatomy**, v.14, n.1, p. 5-12, 2015.

SCADDING, S. R. Do 'vestigial organ' provide evidence for evolution. **Evolutionary Theory**, v.5, p.173-176, 1981.

SEKI, R.; KAMIYAMA, N.; TADOKORO, A.; NOMURA, N.; TSUIHIJI, T.; MANABE, M.; TAMURA, K. Evolutionary and Developmental Aspects of Avian-specific Traits in Limb Skeletal Pattern. **Zoological Society**, v. 29, n. 10, p. 631-644, 2012.

SENER, P.; MOCH, J. G. A critical survey of vestigial structures in the postcranial skeletons of extant mammals. **PeerJ** 3: e 1439, Estados Unidos, 2015.

SENER, P. Vestigial skeletal structures in dinosaurs. **Journal of Zoology**, v. 80, n. 2010, p. 60-71, 2009.

SILVEIRA, M. J. da; TEIXEIRA, G. M.; OLIVEIRA, E. F. de. Análise de processos alternativos na preparação de esqueletos para uso didático. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v.30, n.4, p.465-472, 2008.

STREICHER, J.; MÜLLER, G. B. Natural and Experimental Reduction of the Avian Fibula: Developmental Thresholds and Evolutionary Constraint. **Journal of Morphology**, v. 214, p. 269-285, 1992.

SWADDLE, J. P.; LOCKWOOD, R. Morphological adaptations to predation risk in passerines. **Journal of Avian Biology**, v.29, p. 172-176, 1998.

WARD, A. B; WEIGL, P.D.; CONROY, R. M. Functional Morphology of Raptor Hindlimbs: Implications for Resource Partitioning. **The Auk**, v. 119, n. 4, p. 1052-1053, 2002.

WOLFF, E. Le principe de competition. **Bulletin de la Société de France**, v. 83, p.13-25, 1958.