

Mario Arthur Favretto

AVES DO BRASIL

VOLUME I

RHEIFORMES A PSITTACIFORMES

Florianópolis

Edição do Autor

2021

Aves do Brasil – Volume I: Rheiformes a Psittaciformes

1ª edição

Copyright © 2021 Mario Arthur Favretto

Favretto, Mario Arthur

Aves do Brasil, vol I: Rheiformes a Psittaciformes / Mario
Arthur Favretto. – Florianópolis : Mario Arthur Favretto, 2021.

596 p. : il.

ISBN 978-65-00-28315-0

1. Aves - Brasil. 2. Ornitologia - Brasil. I. Título.

CDU – 598.2(81)

*Para todos aqueles que se preocupam com o meio ambiente
e com a biodiversidade.*

AGRADECIMENTOS

Devo meus mais sinceros agradecimentos à minha esposa Emili Bortolon dos Santos, pelas muitas revisões, críticas, sugestões, pela compreensão das inúmeras horas e dias passados em função deste livro nos últimos quatro anos e pelo apoio e incentivo nos momentos de cansaço quando eu não aguentava mais compilar tantas informações por horas a fio.

Também devo agradecer a Elton Orlandin e Monica Piovesan, pela revisão do texto, críticas e sugestão que o melhoraram muito.

Sumário

| | |
|--|-----|
| Sumário | 5 |
| Introdução..... | 9 |
| Breve introdução à taxonomia zoológica | 10 |
| Origem das Aves..... | 13 |
| Origens | 13 |
| Origem do voo..... | 14 |
| Diversificação | 15 |
| Forma e Função..... | 18 |
| Esqueleto..... | 18 |
| Musculatura | 18 |
| Sistema respiratório | 19 |
| Sistema circulatório e termorregulação | 20 |
| Sistema digestório | 21 |
| Excreção | 21 |
| Sistema nervoso e sentidos | 21 |
| Vocalização..... | 24 |
| Reprodução | 25 |
| Penas..... | 27 |
| Adaptações..... | 30 |
| Asas | 30 |
| Caudas..... | 30 |
| Bicos e línguas | 30 |
| Pés, pernas e garras | 31 |
| Migração | 32 |
| Como as aves evoluem?..... | 35 |
| A dinâmica da crosta terrestre | 35 |
| Seleção natural..... | 36 |
| Seleção sexual | 38 |
| Seleção de grupo | 39 |
| Seleção de parentesco | 40 |
| Processos de especiação | 42 |
| Ordem Rheiformes | 47 |
| Família Rheidae | 47 |
| Ordem Tinamiformes | 49 |
| Família Tinamidae | 49 |
| Ordem Anseriformes..... | 60 |
| Família Anhimidae..... | 61 |
| Família Anatidae..... | 64 |
| Ordem Galliformes | 81 |
| Família Cracidae | 82 |
| Família Odontophoridae | 94 |
| Ordem Phoenicopteriformes..... | 98 |
| Família Phoenicopteridae..... | 98 |
| Ordem Podicipediformes | 102 |

| | |
|-------------------------------|-----|
| Família Podicipedidae..... | 102 |
| Ordem Columbiformes..... | 108 |
| Família Columbidae..... | 108 |
| Ordem Cuculiformes..... | 119 |
| Família Cuculidae..... | 120 |
| Ordem Steatornithiformes..... | 131 |
| Família Steatornithidae..... | 132 |
| Ordem Nyctibiiformes..... | 134 |
| Família Nyctibiidae..... | 134 |
| Ordem Caprimulgiformes..... | 137 |
| Família Caprimulgidae..... | 137 |
| Ordem Apodiformes..... | 147 |
| Família Apodidae..... | 147 |
| Família Trochilidae..... | 155 |
| Ordem Opisthocomiformes..... | 190 |
| Família Opisthocomidae..... | 190 |
| Ordem Gruiformes..... | 192 |
| Família Aramidae..... | 192 |
| Família Psophiidae..... | 193 |
| Família Rallidae..... | 197 |
| Família Heliornithidae..... | 211 |
| Ordem Charadriiformes..... | 212 |
| Família Charadriidae..... | 212 |
| Família Haematopodidae..... | 218 |
| Família Recurvirostridae..... | 220 |
| Família Burhinidae..... | 222 |
| Família Chionidae..... | 224 |
| Família Scolopacidae..... | 225 |
| Família Thinocoridae..... | 237 |
| Família Jacanidae..... | 239 |
| Família Rostratulidae..... | 241 |
| Família Glareolidae..... | 242 |
| Família Stercorariidae..... | 245 |
| Família Laridae..... | 249 |
| Ordem Eurypygiformes..... | 260 |
| Família Eurypygidae..... | 261 |
| Ordem Phaethontiformes..... | 262 |
| Família Phaethontidae..... | 263 |
| Ordem Sphenisciformes..... | 266 |
| Família Spheniscidae..... | 266 |
| Ordem Procellariiformes..... | 269 |
| Família Diomedidae..... | 269 |
| Família Oceanitidae..... | 275 |
| Família Hydrobatidae..... | 278 |
| Família Procellariidae..... | 279 |
| Ordem Ciconiiformes..... | 293 |

| | |
|---------------------------------|-----|
| Família Ciconiidae..... | 293 |
| Ordem Suliformes | 297 |
| Família Fregatidae | 297 |
| Família Sulidae | 300 |
| Família Anhingidae | 306 |
| Família Phalacrocoracidae..... | 308 |
| Ordem Pelecaniformes..... | 311 |
| Família Pelecanidae | 311 |
| Família Ardeidae..... | 313 |
| Família Threskiornithidae | 326 |
| Ordem Cathartiformes | 332 |
| Família Cathartidae | 333 |
| Ordem Accipitriformes..... | 337 |
| Família Pandionidae | 337 |
| Família Accipitridae | 338 |
| Ordem Strigiformes..... | 363 |
| Família Tytonidae | 363 |
| Família Strigidae | 365 |
| Ordem Trogoniformes..... | 378 |
| Família Trogonidae..... | 378 |
| Ordem Coraciiformes | 383 |
| Família Momotidae | 383 |
| Família Alcedinidae | 386 |
| Ordem Galbuliformes..... | 390 |
| Família Galbulidae..... | 390 |
| Família Bucconidae..... | 395 |
| Ordem Piciformes | 404 |
| Família Capitonidae..... | 404 |
| Família Ramphastidae | 407 |
| Família Picidae..... | 415 |
| Ordem Cariamiformes..... | 433 |
| Família Cariamidae | 433 |
| Ordem Falconiformes..... | 435 |
| Família Falconidae..... | 435 |
| Ordem Psittaciformes | 448 |
| Família Psittacidae..... | 448 |
| Referências..... | 482 |
| Índice..... | 588 |

Introdução

As aves encantam os seres humanos há muitos milênios, seja pela beleza de suas plumagens, pelo seu canto ou pela capacidade de voar. No entanto, não são apenas esses aspectos das aves que são encantadores, sua biologia, seu comportamento, sua anatomia e fisiologia também o são.

São esses aspectos que serão o foco deste livro. O Brasil atualmente está bem provido de diversos guias de identificações de aves e também já possui páginas de ciência cidadã na *internet* que são de grande valia para a identificação de espécies. Porém, livros que tentem agrupar toda a massa de informações sobre biologia das espécies que ocorrem no Brasil são difíceis de encontrar.

Diante dessa percepção que tive o objetivo de iniciar esse livro, especialmente considerando que a maior parte das informações sobre espécies de aves que ocorrem no Brasil estão em língua estrangeira e assim inacessíveis para a maior parte da população de nossa pátria.

Esse livro está organizado em uma série de capítulos iniciais sobre biologia geral das aves como um todo, iniciando com um breve capítulo sobre as regras de nomenclatura científica para familiarizar o leitor leigo, passando para alguns capítulos sobre origem das aves, biologia geral desses animais e sobre como o processo evolutivo permite o surgimento de suas espécies.

Segue-se então para a segunda parte desse livro, composta pelas informações sobre biologia e ecologia das ordens Rheiformes a Psittaciformes, das emas aos papagaios, araras e afins. Ficando apenas uma ordem de fora, a dos Passeriformes. Essa ordem terá um ou dois volumes próprios, a depender da quantidade de informações biológicas que for possível reunir, pois sua quantidade de espécies é enorme, extrapolando os limites de tamanhos possíveis para esse volume.

O presente volume apresenta informações ao nível de família e ao nível de espécie, tais

como comprimento e peso das aves, seus *habitat*, alimentação, reprodução, distribuição geográfica e altitudinal, predadores, comportamentos e sinonímias recentes. Para o livro não ficar acadêmico demais, como o assunto pode atrair diversas pessoas do público leigo, ao final de cada parte sobre uma família ou uma espécie, há um tópico com as citações, ou seja, as fontes de onde eu obtive as informações mencionadas.

Assim, aquele que tiver interesse pode procurar as fontes originais em busca de uma dada informação. Eu não segui apenas artigos e livros para obter as informações desse livro, atualmente com a *internet* há diversos *sites* com fotos e vídeos de aves que nos fornecem informações preciosas sobre sua biologia, essas fontes também foram consultadas e devidamente referenciadas. Ao todo foram consultadas mais de 2.900 referências para compor esse livro.

Como mencionei antes, já alerto o leitor que esse livro não tem pretensão de ser um guia de identificação de aves, materiais como esses já existem vários no Brasil e de excelente qualidade. Meu objetivo principal aqui é reunir informações sobre a biologia das famílias e espécies de aves que ocorrem no Brasil, nem sempre essas informações são originárias de pesquisas realizadas nesse país em si. Muitas vezes, dado o grande desconhecimento sobre nossa fauna, tive de recorrer a pesquisas realizadas em outros países da América Latina ou outras regiões. Se todo esse esforço valeu a pena, cabe ao leitor julgar.

Mario Arthur Favretto

Breve introdução à taxonomia zoológica

Esse trecho do livro serve para facilitar a compreensão para aquele leitor que não é da área da biologia ou que não está acostumado com a forma como as espécies são organizadas pelos biólogos. O ser humano costuma categorizar todo o mundo ao seu redor, cria conceitos para enquadrar e definir os seres animados e inanimados. Popularmente, as pessoas já costumam denominar as aves e outros seres por diferentes nomes, como, chamar um sabiá de sabiá ou um tico-tico de tico-tico. Porém, os nomes populares variam de região para região de um país e também conforme a língua. Por exemplo, *Guira guira* pode ser chamada popularmente de anu-branco ou de gralha e um *Tangara sayaca* pode ser chamado popularmente de sanhaço-cinzento, moreta, papa-fruta ou papa-figo.

Por isso os biólogos adotam a chamada nomenclatura binomial, desenvolvida por Carolus Linnaeus, com a publicação de seu livro *Systema Naturae*, em 1735. Tratou-se de um trabalho que tentava organizar a vida animal em hierarquias, em grupos cada vez maiores baseados em suas similaridades, Espécie, Gênero, Família, Ordem e Reino, por exemplo. Ao longo dos anos o trabalho de Linnaeus foi aperfeiçoado por outros pesquisadores.

Assim todos os organismos devem ser colocados em pelo menos sete táxons (Reino, Filo, Classe, Ordem, Família, Gênero e Espécie), um em cada uma das categorias obrigatórias. Os taxonomistas têm a opção de subdividir ainda mais essas sete categorias para definir mais do que sete táxons (superfamília, subfamília, subordem, superordem etc.) para qualquer grupo específico de organismos.

O sistema de Linnaeus para nomear espécies é denominado de nomenclatura binomial. Cada espécie recebe um nome em latim, composto de duas palavras (daí, binomial), por exemplo, *Pitangus sulphuratus*, este nome deve ser escrito em itálico (ou sublinhado, no caso de ser escrito a mão ou datilografado). A primeira palavra é o nome do gênero, que deve ser escrito com a primeira letra maiúscula; a segunda palavra é denominada epíteto da espécie (ou epíteto específico) identifica a espécie dentro do gênero e é escrita em letras minúsculas. A importância desses nomes em

latim é que podem ser de forma comum por pessoas de todos os países, assim se alguém fala em *Pitangus sulphuratus*, uma pessoa no Brasil vai saber que se trata do popular bem-te-vi e uma pessoa nos Estados Unidos saberá que se trata do *Great kiskadee*.

Dando continuidade, o nome do gênero é quase sempre um substantivo, e o epíteto específico é em geral um adjetivo que deverá concordar em gênero (masculino, feminino e neutro) com o nome do gênero da espécie. Por exemplo: o nome científico do sabiá-laranjeira é *Turdus rufiventris* (do latim: *turdus*, tordo; *rufiventris*, de ventre vermelho). O epíteto específico nunca deve aparecer sozinho, caso contrário não há como saber a qual espécie se refere, por isso o nome científico deve ser usado completo.

Já os gêneros podem eventualmente ser escritos sozinhos, pois então saberemos que se refere ao conjunto de espécies contidas nele, por exemplo, se eu escrever apenas *Turdus*, o leitor saberá que estou falando de todas as espécies desse gênero, a todos os sabiás, *Turdus rufiventris*, *Turdus amaurochalinus*, *Turdus leucomelas*, etc.

O epíteto específico não pode ser utilizado sozinho, pois pode ser encontrado em diferentes espécies, ao contrário do gênero que tem exclusividade. Assim, diferentes gêneros podem ter espécies com o mesmo epíteto. Por exemplo, o nome científico do gaturamo-do-norte é *Euphonia rufiventris*. O epíteto “*rufiventris*” é utilizado em outros gêneros como para o *Turdus* acima citado.

Quando estamos lidando com várias espécies também pode ser realizada a abreviatura do nome científico para facilitar o entendimento do texto e o processo de escrita, neste caso abrevia-se o gênero, deixando apenas a letra inicial, para *Turdus rufiventris* e *Euphonia rufiventris* teríamos *T. rufiventris* e *E. rufiventris*.

Algumas outras regras de nomenclatura são usadas por taxonomistas e sistematistas, por exemplo, quando não sabemos a espécie em si com a qual estamos lidando, apenas seu gênero ou se eu quero me referir apenas ao gênero em si, inserimos um “*sp.*” após ele, que é a abreviatura de espécie (e.g. *Turdus sp.*). Se quisermos abranger várias espécies de um

gênero usamos “spp.”, abreviatura de espécies, por exemplo, *Turdus* spp. que abrange todas as espécies de sabiás. Já “ssp.” é abreviatura para subespécie, que ocorre em algumas espécies, como *Trogon surrucura surrucura* e *Trogon surrucura aurantius*, duas subespécies da espécie *Trogon surrucura*.

Outra sigla que pode ser encontrada é “aff.” inserida entre o gênero e o epíteto específico, exemplo, como *Sicalis* aff. *flaveola*, essa sigla significa “afim” (do latim *affinis*), ou seja, que neste caso identificamos uma ave como sendo do gênero *Sicalis* e que é similar ou próxima da espécie *S. flaveola*, porém podendo se tratar de uma espécie nova. Também é possível encontrar a sigla “cf.” (abreviatura de *conferatum*) entre o gênero e o epíteto específico, é utilizado para indicar que a espécie provavelmente é a indicada pelo pesquisador, mas que precisa de confirmação. Por exemplo, *Spizaetus* cf. *ornatus*, neste caso a espécie provavelmente é um gavião-de-penacho, mas precisaria ser confirmado.

As famílias e subfamílias dentro das quais as espécies de animais estão inseridas também possuem regras próprias de nomenclatura, famílias sempre são finalizadas com -dae e subfamílias -nae. Desta forma, exemplificando, a família dos beija-flores é denominada Trochilidae é composta por duas subfamílias, Phaethorninae e Trochilinae. Já as ordens de aves terminam com -formes, como a ordem em que os beija-flores estão inseridos, Apodiformes; ou a ordem dos falcões, Falconiformes.

Ao longo do livro também são apresentadas famílias de plantas, estas terminam em -ceae, exemplo, a família das bromélias é Bromeliaceae. No caso de outros grupos animais que também são citados ao longo do livro, como insetos, as ordens não terminam em -formes, mas possuem denominações próprias, como, por exemplo, a ordem dos besouros Coleoptera ou a ordem dos louva-a-deus Mantodea.

Ao longo do livro, você verá que quando há um nome científico este virá acompanhado do sobrenome do autor-descritor da espécie, ou seja, da pessoa que descobriu e descreveu a espécie, e do ano em que a publicação da descrição ocorreu. Nesse caso também existem regras para como esses nomes são dispostos. O sobrenome do autor que descreveu o sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* foi Vieillot em uma

publicação no ano de 1818, assim seria citado *Turdus rufiventris* Vieillot, 1818.

Se o nome do autor-descritor estiver entre parênteses, significa que a espécie foi descrita inicialmente com outro nome ou inserida em outro gênero, mas que depois de sua descrição, alguém fez alguma pesquisa sobre a classificação e filogenia da espécie e ela acabou sendo colocada em outro gênero ou teve seu nome científico alterado, como no caso do pintassilgo *Spinus magellanicus* (Vieillot, 1805).

Tudo isso para tentar por alguma ordem em toda a grande diversidade de espécies que existem no mundo. Existem várias outras regras de classificação e taxonomia, mas para a compreensão do livro não vem ao caso. Atualmente a classificação das espécies segue a sistemática filogenética, esse agrupamento categórico das espécies dentro de gêneros, gêneros dentro de famílias, famílias dentro de ordens, ordens dentro de classes, etc. Não é mais algo apenas baseado em similaridades morfológicas, ou seja, na forma do corpo, mas segue também princípios de relações evolutivas. Claro que a morfologia por consequência já demonstrava certas similaridades, mas atualmente com estudos genéticos isso foi muito mais aperfeiçoado.

É por esse motivo que acabam ocorrendo mudanças nos nomes científicos das espécies ou até mesmo em alguns casos mudanças de gêneros e famílias. Conforme estudos mais aprofundados envolvendo maior detalhamento morfológico, genético e, no caso das aves, até de seus cantos, vão sendo realizados, maior se torna a compreensão das relações evolutivas entre as espécies. Ou seja, quais compartilham ancestrais evolutivos em comum e assim podem ser agrupados, por exemplo, dentro de um mesmo gênero ou de uma mesma família.

Quando uma espécie tem seu nome modificado, os diferentes nomes científicos são denominados de sinônimos ou sinonímias. Dessa forma, *Carduelis magellanicus*, *Sporagra magellanica* e *Spinus magellanicus*, são todos sinonímias do nome científico para o pintassilgo. Quando uma subespécie é elevada ao nível de espécie, como *Stephanoxis lalandi loddigesii*, que passou a ser *S. loddigesii*, o nome antigo, pode ser considerado como “combinação antiga” e o atual como combinação nova ou *status* novo. Estas variações também são apresentadas no presente livro, porém para facilitar o

entendimento do leitor não acadêmico, apresento todas elas sob o item “Sinonímias recentes”, nas espécies que há essa necessidade.

Por fim, nesse aspecto de taxonomia e classificação, o presente livro utiliza como base a Lista de Aves do Brasil do Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos.

Fontes: Amorim, 2002; Hickman et al., 2016; Ride et al., 2020; Pacheco et al., 2021.

Origem das Aves

Origens

As aves são animais bípedes, quando em solo andam sobre os dois membros posteriores; são homeotérmicas e endotérmicas, ou seja, sua temperatura corporal é mantida constante e seu calor é produzido pelo seu próprio metabolismo; e como características mais peculiares, possuem o corpo revestido por penas, membros anteriores modificados em asas, bicos, possuem ossos pneumáticos (ocos) e um sistema respiratório que além de pulmões (faveolares) também possuem sacos aéreos. Mas onde surgiu um grupo animal com tantas características peculiares?

Até o presente momento, com base em todas as evidências que continuam a se acumular, é consenso que as aves tiveram sua origem nos dinossauros, mais especificamente elas são dinossauros vivos. Tiveram sua origem evolutiva a partir de uma subordem de Saurischia, denominada Theropoda, na qual estão inclusos diversos dinossauros carnívoros muito famosos como *Velociraptor* e *Tyranosaurus*. Uma origem no mínimo fascinante para todos os admiradores destes animais.

A origem das aves a partir de dinossauros terópodes está ligada com praticamente todos os aspectos biológicos das aves e influencia diretamente na forma como pensamos a respeito delas, na maneira como estudamos e ensinamos a anatomia das aves. Assim como, seu comportamento, fisiologia, ecologia e evolução.

Da mesma forma que cabelos, unhas e escamas, as penas são apêndices tegumentários da pele, formados por células da epiderme que produzem queratina. Em seu desenvolvimento, tanto penas como escamas são formadas pela interação entre epiderme e mesênquima (diferentes camadas da pele), sendo caracterizadas por um complexo de inovações morfológicas e bioquímicas.

Atualmente sabe-se que as penas, que seriam uma característica tão peculiar das aves também estavam presentes em outros dinossauros. As constantes descobertas de fósseis de dinossauros emplumados (com penas ou plumas) demonstram que estes animais tinham uma diversidade de penas primitivas diferente das penas das aves modernas ou do *Archaeopteryx* (um dinossauro terópode, considerado por vezes

como a primeira ave). Entretanto, essas penas primitivas fornecem informações importantes sobre a estrutura, função e evolução das penas presentes nas aves modernas. Além de reforçar a origem das aves atuais a partir desse antigo grupo taxonômico.

Entre alguns dinossauros com penas, ou estruturas similares a estas em algum de seus níveis de desenvolvimento, indo desde um simples filamento até uma pluma ou pena em si, pode-se citar, dos mais populares, *Sinosauropteryx*, *Sinornithosaurus*, *Protoarchaeopteryx*, *Caudipteryx*, *Ubirajara jubatus*, entre outros.

O aparecimento de plumas e penas ainda no clado Avemetatarsalia, que agrupa os Archosauria, como dinossauros, pterossauros e aves, pode estar ligado à evolução de uma alta taxa metabólica e manutenção de sua temperatura corporal, ainda no começo do Período Triássico (252 a 201 milhões de anos atrás). Essas características fisiológicas proporcionam uma melhora nas habilidades locomotoras, assim como no comportamento distinto e na comunicação visual. Posteriormente, o desenvolvimento de plumas e penas também pode ter tido um importante papel no que diz respeito à competição e ao sucesso na diversificação dos dinossauros terópodes e seus descendentes de voo ativo no período Jurássico (201 a 143 milhões de anos atrás - Era Mesozoica).

No que se refere à comunicação visual ou camuflagem, tanto a seleção natural como a seleção sexual podem ter auxiliado no desenvolvimento das penas. Especialmente considerando que a queratina das primeiras protopenas era pigmentada com melanina ou carotenoides, como nas penas modernas, assim as penas poderiam ser coloridas, tendo diferentes padrões de cores, até mesmo com colorações avermelhadas e chamativas. Características que foram encontradas em estudos que permitem determinar a coloração das penas de dinossauros, como registrado para *Anchiornis* e *Microraptor*, analisando a forma dos melanossomos presentes nas penas fossilizadas. Esses melanossomos são organelas que produzem e armazenam melanina que dá cor à pele, aos pelos e penas.

A similaridade entre dinossauros Theropoda e aves não se encontra somente na presença de penas. Há também a relação do sistema

respiratório, tendo em vista que os sacos aéreos presentes nas aves não são uma característica exclusiva deste grupo em si. Análises de ossos pneumáticos de dinossauros indicaram a presença deste sistema de respiração também nesse grupo taxonômico, incluindo no famoso *Archaeopteryx*.

Semelhanças entre esses dois grupos também ocorrem devido à presença dos processos uncinares e da gastrália (costelas abdominais), que em conjunto com o osso esterno (localizado meio do peito) e a cintura pélvica tornam similares a respiração de aves e terópodes. Estudos realizados nos crânios de aves e dinossauros por meio de tomografias computadorizadas encontraram possíveis similaridades cerebrais entre os grupos Theropoda e Aves, incluindo *Archaeopteryx*.

Diversos dinossauros bípedes como os terópodes apresentavam endotermia assim como as aves, conforme indicaram estudos da histologia óssea e biomecânica dos movimentos desses dinossauros.

Vale ressaltar que muitas inovações esqueléticas de importância crítica para o voo surgiram para outros fins nos primeiros terópodes, como por exemplo:

a) ossos longos e leves (e.g. Theropoda), tornando-os mais leves e sem perder resistência;

b) remoção do dígito 1 nos pés, perdendo seu papel no apoio de peso (e.g. *Ceratosaurs* Neotheropoda);

c) evolução de uma junta rotativa no punho, possibilitando movimentar melhor as mãos para apreensão eficiente nos dinossauros (e.g. *Allosaurus* Neotetanurae) e nas aves maior manobrabilidade das asas;

d) expansão do osso coracoide e do esterno permitindo um aumento da musculatura peitoral essencial para mover os braços no voo e presença de plumas para regular a temperatura corporal (e.g. *Sinosauropteryx*, *Pelecanimimus* Coelurosauria);

e) presença de penas com raque, dispostas como primárias e secundárias nas asas ou membros anteriores, necessárias para possibilitar um voo propulsivo ou obter impulso adicional movendo as protoasas; e como retrizes na cauda para exibições ou para chocar ovos, ou ambos (e.g. *Caudipteryx* Maniraptora);

f) encurtamento do tronco e aumento da rigidez na extremidade da cauda, bem como, seu encurtamento distal, isso permitiu um aumento

do equilíbrio e maior capacidade de manobras em deslocamentos rápidos (e.g. *Velociraptor* Paraves);

g) aquisição de um voo básico e capacidade de empoleirar-se em galhos (função obtida antes do término do Jurássico); alterações na articulação do ombro, permitindo realizar os amplos movimentos do bater de asas; propulsão de voo com penas assimétricas e hálux invertido nos pés, chaves para o refinamento de um voo propulsivo (e.g. *Archaeopteryx* Aves);

h) desenvolvimento do canal triósseo para o principal tendão rotor das asas, penas na álula para controle do fluxo de ar na asa durante velocidades lentas, retrizes em leque permitindo manobrabilidade durante o voo e frenagem durante o pouso e hálux completamente invertido nos pés, permitindo empoleirar-se (e.g. *Sinornis* Ornithothoraces);

i) fúrcula elástica e um esterno grande em quilha para uma musculatura peitoral maciça (e.g. *Columba* Euornithes).

Fontes: Sereno, 1999; Prum, 2002; Prum & Brush, 2004; Kundrát, 2004; Prum, 2005; O'Connor & Claessens, 2005; Kundrát, 2007; Codd et al., 2008; Pontzer et al., 2009; Favretto, 2010; Watanabe et al., 2015; Vinther, 2015; Dance, 2016; Gaetano et al., 2017; Benton, 2020.

Origem do voo

Existem duas hipóteses que discutem a origem do voo nas aves, uma conhecida como chão-ar, ou seja, animais correndo começaram a voar e outra árvore-ar, quando um animal arborícola, pulando de uma árvore e usando suas penas como um pára-quedas, alçaria voo. A segunda teoria poderia ser mais fácil, ao contrário do surgimento do voo no chão, que supostamente iria contra a força da gravidade.

Apesar de a teoria árvore-ar ser aparentemente mais simples, em especial com a descoberta de fósseis de dinossauros que possuem os quatro membros sendo utilizados como asas (e.g. *Microraptor gui*), a origem das penas em si, deriva de dinossauros cursoriais (corredores).

Analisando um dos fósseis intermediários mais famosos, o *Archaeopteryx*, este animal possuía penas assimétricas nos membros anteriores e na cauda, protopenas e plumagem em diversas partes do corpo, o que são apenas algumas das características que o aproxima das

aves. As penas assimétricas possuem barbas com tamanhos desiguais de cada lado da raque, característica de penas que atualmente estão presentes nas asas de aves com capacidade de voo.

Estudos de análise da anatomia do *Archaeopteryx* e modelos para análise de seu voo indicaram que quando ele começava a correr, as pernas poderiam funcionar como uma força de impulso para o voo. A batida de asas poderia suplementar a força produzida na corrida e, quando ambas as forças se unissem, as duas produziriam uma força única que seria suficiente para erguer o animal do solo. Dessa forma, passando apenas a utilizar as asas (e sua respectiva força) fazendo o *Archaeopteryx* sustentar-se no ar.

Então qual das hipóteses da origem do voo está correta? Chão-ar ou árvore-ar? Possivelmente algo entre os dois ou algo completamente diferente. Muitas aves, como alguns Tinamiformes e Galliformes, quando buscam abrigo para dormir, recorrem às árvores, ou seja, mesmo com seu hábito terrestre, procuram por locais elevados para se abrigar.

Penas nos membros anteriores, mesmo quando não muito desenvolvidas, podem auxiliar no aumento da velocidade em uma corrida, isso nas aves modernas (ex. Galliformes), assim como, possivelmente, em protoaves também. Da mesma forma que a tendência das aves terrestres de refugiarem-se em locais elevados, pode ser uma tendência que ocorreu durante o período evolutivo de protoaves. Levantar voo para se abrigar em um local elevado pode ser mais vantajoso do que ter que ficar correndo e fugindo.

Estudos com a ontogenia pós-natal – em uma análise do desenvolvimento dos movimentos nas aves até que estas cheguem à idade adulta – demonstraram que, desde filhotes até a maturidade, as aves apresentam uma forma de movimento para bater as asas que é estereotipada e envolve, ainda nos filhotes, a função aerodinâmica de suas protoasas (tendo em vista que nos filhotes as asas não estão completamente desenvolvidas), incorpora movimentos simultâneos e independentes das asas e das pernas. Desta forma, estabelece que o bater de asas foi estabelecido para funções aerodinâmicas nos ancestrais bípedes das aves.

Estes estudos sugerem que penas nos membros anteriores de pequenas protoaves bípedes podem ter fornecido vantagens

locomotoras em corridas da mesma forma que nas aves atuais. Correndo em locais acidentados, com obstáculos para cima e para baixo, e em superfícies eventualmente quase verticais, como em meio a uma floresta. Sendo perseguido ou perseguindo, um dinossauro com protoasas emplumadas poderia se beneficiar com um auxílio de tração extra fornecida pelos membros anteriores, tanto para correr quanto para encontrar abrigo em locais elevados.

Um dinossauro terópode com protoasas representa um estágio intermediário no desenvolvimento da capacidade de voar e das asas aerodinâmicas. Forças aerodinâmicas das protoasas inicialmente poderiam ter sido direcionadas para aumentar a tração dos membros posteriores (como acima mencionado), e, subsequentemente, teriam permitido ascensões aéreas rudimentares. Bem como, descidas controladas de refúgios elevados, tal qual observado atualmente em certos Galliformes.

Esse cenário é um caminho comportamental e morfológico compatível com os estágios adaptativos que estiveram presentes nos dinossauros terópodes para atingirem o voo aviano. Especialmente considerando o encontro de asas parcialmente desenvolvidas (protoasas) em dinossauros terópodes (e.g. *Caudipteryx*, *Sinosauropteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Rahonavis*, *Unenlagia* e outros).

Fontes: Burgers & Chiappe, 1999; Hedeström, 2002; Dial, 2003; Christiansen & Bonde, 2004; Dial et al., 2006; Dial et al., 2008; Heers et al., 2016.

Diversificação

As aves, ao que os dados paleontológicos indicam, surgiram no período Jurássico (201 a 143 milhões de anos atrás). Porém, no Cretáceo (144 a 65 milhões de anos atrás) houve uma diversificação significativa das aves, com diversos grupos que atualmente estão extintos. *Archaeopteryx* é uma das aves basais (ou terópode protoaviano) que mais se tem conhecimento, seguida de *Rahonavis* e *Jeholornis*, datados do período Cretáceo. Após essas espécies, dentre os grupos do Cretáceo, têm-se Confusiusornithidae e Enantiornithes, este último sendo o principal deste período.

Confusiusornithidae é uma família representada por dois gêneros *Confuciusornis* e *Changchengornis*, estes dois caracterizam-se por

não possuem dentes e apresentarem um bico córneo, ambos datam do período Jurássico Superior-Cretáceo Inferior (fim do Jurássico e começo do Cretáceo). A perda de dentes não foi um caso único de Confuciusornithidae, além destes, ocorreu outras duas vezes de forma independente dentro de Aves. Outra característica desses gêneros é a presença de duas longas penas na cauda, que provavelmente teriam uma função de atração sexual, tendo em vista que alguns indivíduos possuíam e outros não.

O grupo mais diversificado de aves durante o período Cretáceo foram os Enantiornithes, essas aves ainda possuíam dentes e suas asas, mesmo tendo proporções de aves modernas, ainda tinha garras. Em seus pés o hálux já era invertido, permitindo que ficassem empoleiradas. São conhecidas cerca de 60 espécies deste clado. Por exemplo, no Cretáceo Inferior são conhecidos os gêneros: *Concornis*, *Cathayornis*, *Cratoavis*, *Boluochia*, *Nanatius* e *Eoalulavis*; no Cretáceo Superior são conhecidos os seguintes gêneros: *Enantiornis*, *Lectavis*, *Yungavolucris*, *Soroavisaurus*, *Neuquenornis*, *Gobipteryx*, *Alexornis* e *Avisaurus*. Outros gêneros que provavelmente podem ser considerados Enantiornithes são *Otogornis* e *Sinornis*. Os tamanhos das espécies deste clado refletem sua diversificação, aves como *Chathayornis* e *Sinornis* eram pequenas, tendo o tamanho aproximado de um pardal. Outras, como *Enantiornis leali*, podiam atingir até 1,20 m de envergadura.

Dois clados de aves também características do Cretáceo são as ordens Hesperornithes e Ichthyornithes. As aves do primeiro possuíam dentes, apresentavam um esterno sem quilha, asas rudimentares quase atrofiadas e suas pernas se assemelhavam com as de muitas aves mergulhadoras modernas. Habitavam os ambientes aquáticos, locais em que provavelmente se alimentavam de peixes que capturavam em seus mergulhos.

As espécies de Ichthyornithes, também possuíam dentes, se alimentavam de peixes, seus hábitos são comparados com as aves atuais do gênero *Sterna*. Eram aves pequenas com asas apropriadas para o voo, pés e pernas pequenas, esterno em quilha bem desenvolvido, cauda curta e cabeça grande com forte maxilar e mandíbula.

Muitos destes antigos táxons de aves da Era Mesozoica foram extintos junto com os demais dinossauros há 65 milhões de anos atrás. Porém, aves modernas (Neornithes) já estavam presentes antes da grande extinção do Cretáceo, caso, por exemplo, do *Vegavis*, uma ave aquática que viveu entre 68 e 66 milhões de anos atrás, filogeneticamente relacionado aos Anatidae; e do *Asteriornis*, de 66 milhões de anos atrás, filogeneticamente relacionado à superordem Galloanserae, que inclui o Galliformes e Anseriformes.

Estudos com relógios moleculares também demonstram que várias linhagens das aves modernas (Neornithes) já estavam presentes durante o período Cretáceo, por volta de 100 milhões de anos atrás, corroborando o registro fóssil acima citado. Tendo, desta forma, conseguido sobreviver à extinção que ocorreu no final da referida Era Mesozoica.

A maior diversificação dos atuais táxons de aves ocorreu na Era Cenozoica, após a grande extinção de 65 milhões de anos atrás. Essa irradiação provavelmente ocorreu durante os períodos Paleoceno e Eoceno (65 a 33 milhões de anos atrás), quando já são encontrados registros fósseis dos principais táxons atuais. Durante o Eoceno (56 a 33 milhões de anos atrás) muitas famílias de aves tinham uma distribuição mais ampla do que a atual e acabaram reduzindo essa distribuição. Caso por exemplo, de Trochilidae e Cathartidae, que ocorriam até na Europa, e atualmente estão restritos ao continente americano. Já os gêneros atuais da maioria das aves surgiram entre 25 e 2 milhões de anos atrás.

Por fim, entre 45 e 36 milhões de anos, que surgiu a principal ordem atual das Aves, Passeriformes, que reúne mais da metade das atuais espécies, ou seja, mais de 5.700 espécies de um total de quase 11.000 espécies de aves. Porém, é apenas no Mioceno (23 a 5 milhões de anos atrás) que esta ordem se torna comum no mundo todo.

Fontes: Chiappe et al., 1999; Olsen, 2002a; Penteleyev et al., 2004; Clarke, 2004; Clarke et al., 2005; Benton, 2008; O'Connor, 2009; Apeteguía & Ares, 2010; Ares, 2013; Carvalho et al., 2015; Lovette, 2016a; Yonezawa et al., 2017; Gill et al., 2020; Field et al., 2020.

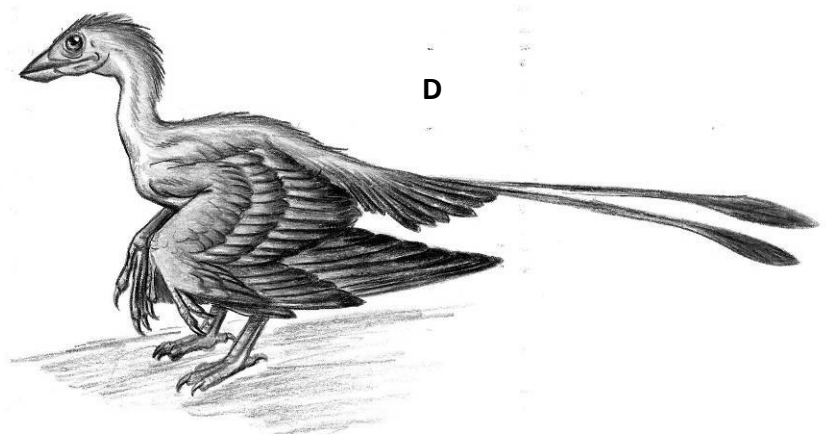
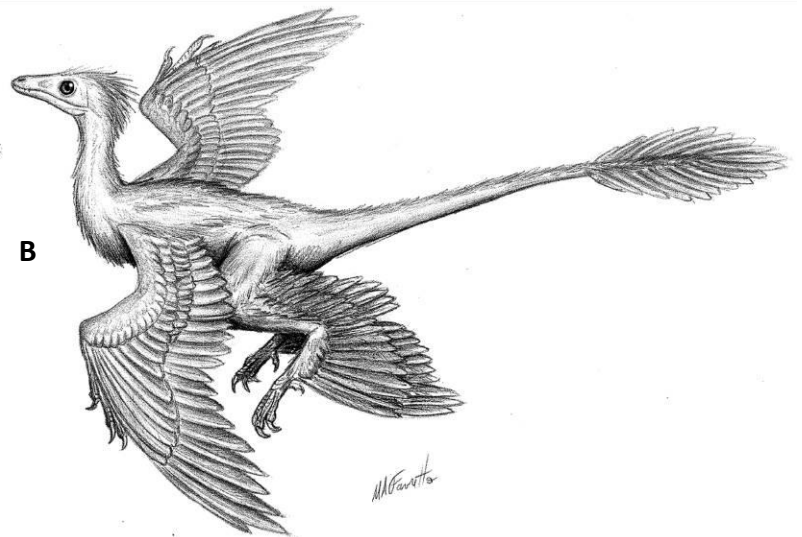
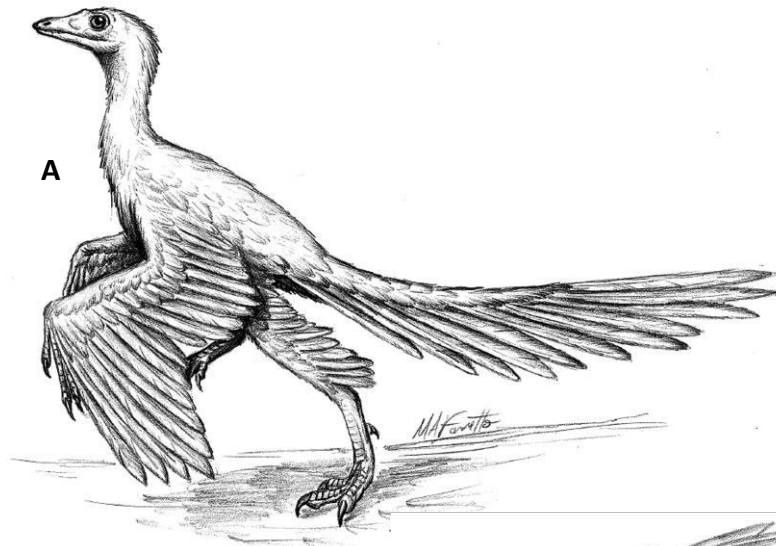
Legenda

A – *Archaeopteryx* sp.

B – *Microaptor* *gui*

C – *Rahonavis* sp.

D – *Confuciusornis* sp.



Forma e Função

Esqueleto

O esqueleto das aves, além da mesma função que desempenha em todos os demais vertebrados, de dar suporte ao corpo e proteção aos órgãos, também está adaptado a permitir seu voo. Seus ossos são leves, o que facilita sua capacidade de voar, com diversas cavidades ocas (pneumáticos), mas ainda assim são muito resistentes. Pois seus ligamentos e sua estrutura geral devem ter força suficiente para suportar músculos fortes que permitam à ave voar. O exemplo mais claro da adaptação do esqueleto para o voo é o osso esterno (no peito das aves) em forma de quilha que serve para dar suporte aos potentes músculos que movimentam as asas.

No esqueleto das aves, o seu tórax possui diversos ossos fundidos (como pelve, costelas e cauda), o que o torna mais rígido e resistente. Essa adaptação se faz necessária devido a toda a movimentação que ocorre no voo diante das diversas forças exercidas pela musculatura. As vértebras do que antes era a cauda nos dinossauros, sofreram uma redução progressiva ao longo da evolução. Destas modificações resultaram fusões de diversas vértebras caudais, resultando em uma estrutura denominada de pigóstilo nas aves atuais, que sustenta as penas da cauda (retrizes). Muitas vértebras do tronco também se fundiram formando o sinsacro.

Outras adaptações muito características das aves estão em seus membros, além é claro da óbvia perda dos dentes que tornam seu crânio mais leve, aves Enantiornithes do Cretáceo ainda possuíam dentes e dedos não fundidos nos membros anteriores, ambas as características ausentes em Neornithes (aves modernas).

Com as pressões evolutivas que resultaram na origem das aves a partir de terópodes, os membros anteriores dos terópodes foram adquirindo uma nova função motora e abandonando sua função predatória. Enquanto em terópodes de grande porte, como *Carnotaurus* e *Tyranosaurus*, os membros posteriores eram robustos e os membros anteriores extremamente reduzidos, em terópodes como o *Deinonychus* já havia um aumento do tamanho dos membros anteriores, tornando-os semelhantes aos dos membros posteriores (pernas).

Essas adaptações tornam os corpos das aves compactos, com as pernas localizadas quase na porção central do corpo, originando um centro de gravidade baixo. Característica que as auxilia a manter o equilíbrio enquanto se deslocam ou ficam empoleiradas. Em aves como mergulhões (Podicipedidae) as pernas ficam posteriormente ao corpo para que consigam nadar com mais facilidade, entretanto, em terra essas aves tem certa dificuldade em andar.

Por fim, como mencionado, destes rumos evolutivos, resultou que diversos ossos nos membros anteriores das aves sofreram fusão, adquirindo suas funções atuais como asas. Todas essas adaptações resultaram em um esqueleto extremamente leve nas aves; Helmut Sick, já nos informava em sua obra "Ornitologia Brasileira" que em uma águia com 4.082 g, seu esqueleto pesaria apenas 272 g.

Fontes: Gatesy & Dial, 1996; Sick, 1997; Middleton & Gatesy, 2000; Cech et al., 2001a; Gatesy, 2002; Gill, 2007; Ares, 2013; Hickman et al., 2016.

Musculatura

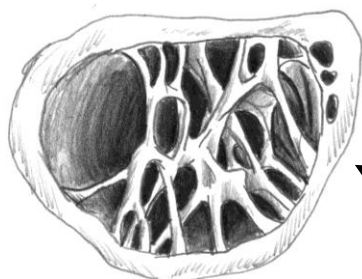
A musculatura das aves também está fortemente relacionada com sua capacidade de voar. Sua maior massa está concentrada no centro do corpo e em posição abaixo das asas, tendo as extremidades dos membros controladas principalmente por meio dos tendões. Assim auxiliando a manter o centro gravitacional do corpo em uma posição adequada ao voo.

Seus maiores músculos estão em seu peito, são denominados, peitoral e supracoracoides (podendo equivaler a 35% do peso da ave), o primeiro movimenta as asas para baixo e o segundo para cima. Porém, diferente do que se poderia pensar, o supracoracoide não está localizado na região dorsal (nas costas) da ave e sim também está no peito e também preso ao esterno. Os músculos dorsais das aves são pouco desenvolvidos, devido à fusão de quase todas suas vertebradas torácicas e lombares. Aves que não voam também possuem grandes músculos peitorais, mas são mais enfraquecidos.

Nas pernas das aves, a maior massa muscular está ao redor do fêmur (que seria sua coxa, mas que no caso de aves consumidas por humanos é denominada de sobrecoxa). Os pés

possuem praticamente apenas tendões, em algumas espécies estes tendões possuem um mecanismo que ao dobrarem a perna, faz com que os dedos se fechem. Isso facilita o ato de empoleirar-se das aves, reduzindo os gastos energéticos para se segurarem ao local desejado.

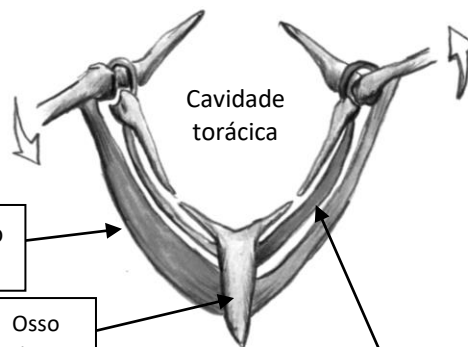
Fontes: Gill, 2007; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Sibley, 2020.



Corte transversal do osso de uma ave, mostrando sua estrutura pneumatizada.

Músculo peitoral contraído com a asa abaixando.

Corte transversal do tórax de uma ave

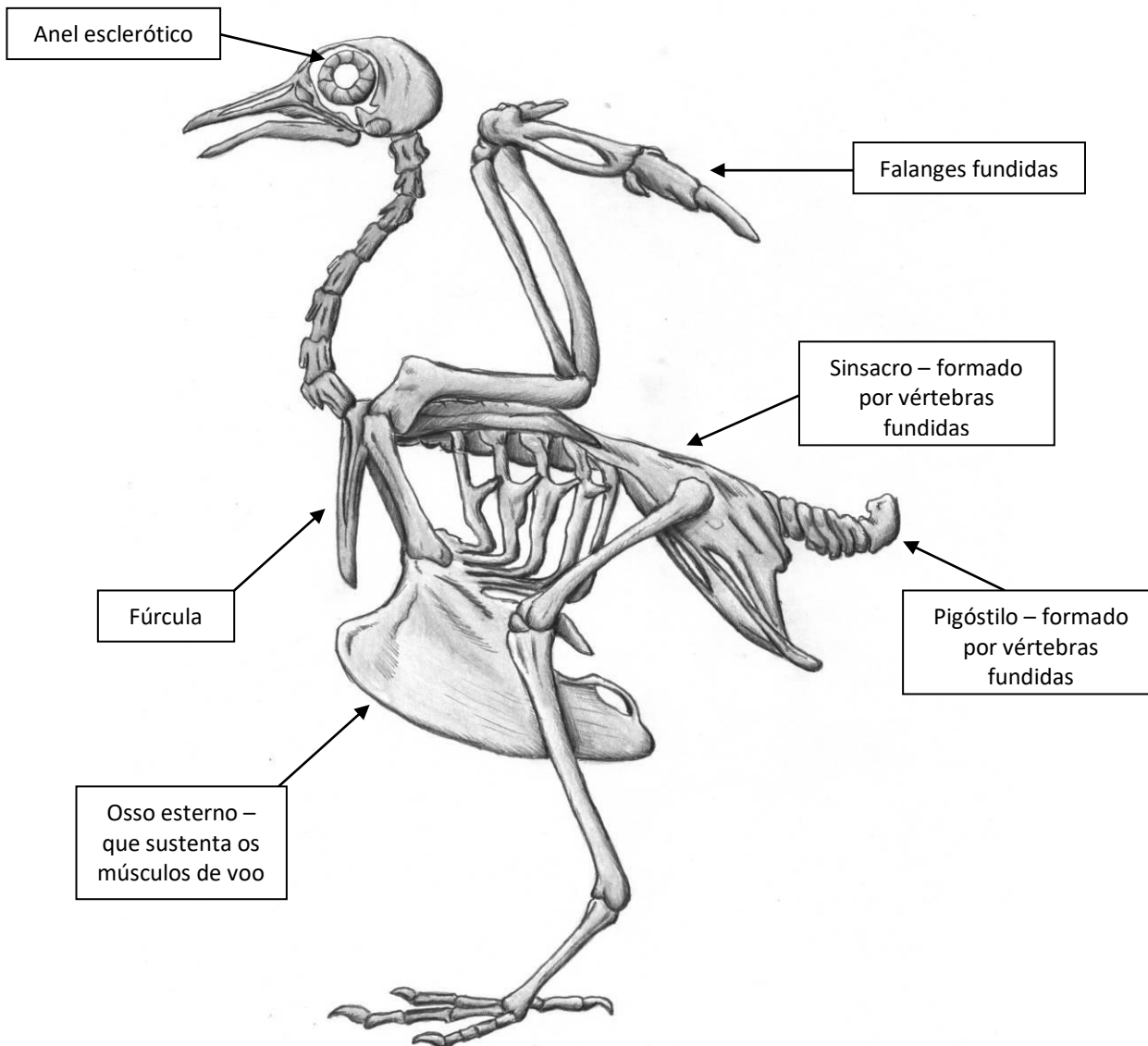


Cavidade torácica

Osso esterno

Músculo supracoracoide contraído com a asa levantando.

Algumas das principais características esqueléticas das aves



Anel esclerótico

Falanges fundidas

Sinsacro – formado por vértebras fundidas

Pigóstilo – formado por vértebras fundidas

Fúrcula

Osso esterno – que sustenta os músculos de voo

Sistema respiratório

O sistema respiratório de aves possui várias diferenças do sistema de répteis e mamíferos. Os pulmões de uma ave possuem o mesmo peso que os de um mamífero de mesmo tamanho, mas ocupam apenas metade do volume. Porém, quando se consideram os sacos aéreos que também compõe o sistema respiratório das aves, o volume é muito maior, chegando a ocupar 20% do volume do corpo e deste valor apenas 2% seriam dos pulmões.

Nos pulmões dos mamíferos (denominados alveolares) sempre há algum ar residual em seu interior, pois os alvéolos terminam em um fundo cego. Enquanto que nos pulmões das aves (denominados faveolares), há parabrônquios tubulares que permitem que o ar flua continuamente, essa característica melhora enormemente a capacidade respiratória do organismo. A movimentação do ar é realizada pela contração dos sacos aéreos, assim o ar segue um único fluxo pelos pulmões. O ar inspirado vai inicialmente, em sua maioria, para os sacos aéreos posteriores, dali passa pelos pulmões para troca gasosa com o organismo (absorção de oxigênio e liberação de dióxido de carbono), de onde vai para os sacos aéreos anteriores, para então ser expelido do corpo.

Os sacos aéreos também se estendem para dentro das cavidades de ossos das asas e das pernas. Característica que também foi registrada na estrutura óssea de dinossauros terópodes, reforçando o parentesco evolutivo destes grupos taxonômicos. Além de também estarem presentes em outros grupos de dinossauros como os saurópodes (grandes dinossauros de pescoço longo).

Fontes: Gill, 2007; Favretto, 2010; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Lambertz et al., 2018.

Sistema circulatório e termorregulação

Devido às elevadas taxas metabólicas as demandas do sistema circulatório das aves excedem em muito as capacidades do sistema circulatório dos répteis e também dos mamíferos, apesar de ser estruturado de forma similar a este último grupo taxonômico. Afinal é por meio deste sistema que ocorre a troca gasosa das células do organismo e também com esse sistema que elas

recebem os nutrientes que precisam para se manterem em atividade e liberarem suas excretas metabólicas.

As aves possuem um coração com quatro câmaras, assim como mamíferos, e uma circulação dupla, em que o sangue passa duas vezes pelo coração. Na etapa pulmonar o sangue venoso que chega do corpo ao coração é direcionado aos pulmões para liberar o dióxido de carbono e absorver oxigênio. Retorna então ao coração para ser impulsionado às demais partes do corpo (etapa sistêmica) e distribuir o oxigênio e “recolher” o dióxido de carbono, então retornando ao coração.

As demandas do organismo da ave sobre o sistema circulatório também se refletem em sua própria estrutura, o coração de uma ave é em média 41% maior do que o de um mamífero com mesmo tamanho corporal. Em um beija-flor (família Trochilidae), por exemplo, o seu coração pode representar até 30% de seu peso.

Referente ao metabolismo das aves, estas são homeotérmicas, ou seja, sua temperatura corporal permanece constante. E endotérmicas (têm sangue quente), sua temperatura corporal é mantida pela própria atividade metabólica (em média 43°C) e não depende das oscilações de temperaturas do ambiente, como ocorre nos répteis, por exemplo. O seu calor corporal é um resultado inevitável das reações bioquímicas do metabolismo.

Devido a seu rápido metabolismo as aves podem perder até 10% seu peso a cada noite, metade desse valor equivalendo a fezes e outra metade em queima de calorias e perda de água na respiração. Mesmo podendo perder esse alto valor de peso diariamente, ainda podem suportar perder um total de 30% de seu peso, antes de suas funcionalidades vitais serem criticamente afetadas. Para evitar perdas drásticas de energia, durante o inverno há espécies que entram em torpor por toda a noite, reduzindo sua temperatura corporal e reduzindo seu gasto energético.

Quando exercem diversas atividades, como voar, ou quando estão em um local muito quente, as aves precisam termorregular, nestas situações, liberar o excesso de calor do corpo. Elas não possuem glândulas sudoríparas como os mamíferos, para liberar água na superfície do corpo e diminuir sua temperatura por meio de sua evaporação. Dessa forma, podem termorregular mudando a posição de suas penas

para manter ou liberar calor, similar ao que mamíferos fazem em dias frios arrepiando os pelos. Podem manter o calor que seria perdido através do bico e das patas ocultando-as em meio às penas ou liberar calor erguendo as asas. Além dessas maneiras, o ritmo da respiração também pode ser usado para liberar calor do corpo, abrindo o bico e dilatando a garganta, e podem tremer para se aquecer.

Algumas aves, família Ciconiidae e Cathartidae, por exemplo, também podem fazer sua termorregulação por meio de um processo denominado urohídrose, no qual a ave libera urina sobre as próprias pernas e com a evaporação desta as aves conseguem reduzir sua temperatura. Devido a isso que muitas vezes aves dessas famílias possuem as pernas sujas de branco.

Fontes: Sick, 1997; Gill, 2007; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Sibley, 2020.

Sistema digestório

Em sua origem evolutiva as aves eram carnívoras, provavelmente se alimentando de invertebrados. Atualmente suas fontes alimentares são bastante variadas, há espécies que são carnívoras, frugívoras, nectarívoras ou onívoras, a depender da classificação trófica adotada. O sucesso deste grande espectro adaptativo de recursos alimentares explorados pelas aves está em parte relacionado com seu bico, fortemente associado com seus hábitos alimentares.

Os bicos variam em forma e tamanho, desde o bico enorme de um tucano (família Ramphastidae), talvez mais com fins de seleção sexual e termorregulação, até o bico de um pica-pau (família Picidae) que consegue furar a madeira de árvores para capturar insetos ali escondidos ou o bico de flamingos (família Phoenicopteridae) que filtra pequenos invertebrados da água.

O bico/boca da ave conduz o alimento ao esôfago, um tubo muscular, na parte inferior do esôfago muitas aves possuem o papo, com grande capacidade de armazenamento de alimentos, a exemplo das garças que conseguem engolir peixes que equivalem a 15% de seu peso. Nas pombas (família Columbidae) o papo também é responsável por produzir uma secreção rica em diversos nutrientes usada para

alimentar os filhotes, essa substância também é chamada de leite-de-pombo.

O estômago das aves tem dois compartimentos, o proventrículo, onde ocorre a digestão química com secreção do suco gástrico, e a moela, que, por ser revestida com uma secreção queratinizada, realiza a digestão mecânica macerando o alimento, já que as aves não conseguem mastigar. Muitas aves regurgitam partes não digeríveis ou de difícil digestão de seu alimento, isso pode reduzir as chances de danos aos intestinos e também pode resultar na eliminação do peso extra antecipadamente.

Nos intestinos as aves também possuem cecos, que em aves herbívoras são mais desenvolvidos para realizar fermentação. Por fim, esse sistema termina na cloaca, local para onde também são direcionados os ductos genitais e os ureteres.

Fontes: Sick, 1997; Gill, 2007; Tattersall et al., 2009; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Sibley, 2020.

Excreção

Assim como em mamíferos a urina das aves é formada em seus rins, dali sendo conduzida pelos ureteres até a cloaca, não havendo uma bexiga urinária. A urina das aves é formada por ácido úrico, sendo pastosa, assim como nos répteis. Nos mamíferos é formada por ureia. Como o ácido úrico tem baixa solubilidade em água, o volume de urina de uma ave é bem menor do que a de um mamífero.

No entanto, em termos de eliminação de sais, muitas aves marinhas (e.g. Diomedidae e Laridae) possuem uma glândula especializada para essa função, devido ao excesso de sais que ingerem na água marinha. Essa glândula expele um líquido com alta concentração de sal através das narinas dessas aves ou por dutos presentes na maxila, sendo tão ou mais eficiente do que os rins para essa função.

Fontes: Sigríst, 2006; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Sibley, 2020.

Sistema nervoso e sentidos

As aves possuem um sistema nervoso bem desenvolvido, fato que lhes permite ser tão ou mais inteligente do que muitos mamíferos, possuindo características como linguagem,

cultura e habilidades para usar ferramentas. Diversas espécies de aves também possuem senso de individualidade e de empatia para com outros indivíduos. Como, por exemplo, quando emitem vocalizações de alerta para avisar outras aves sobre a proximidade de um predador, mas por consequência acabam atraindo a atenção do predador para si.

De fato, existem muitos estudos que demonstram a capacidade de aprendizagem e inteligência das aves. Por exemplo, pombos possuem uma elevada capacidade de diferenciação visual, possuem uma ótima memória, podendo se lembrar de centenas de objetos diferentes por longos períodos. Diversos estudos com Corvidae demonstraram capacidade de essas aves desenvolverem e usar ferramentas para resolver problemas, como obtenção de alimento. As aves possuem capacidade de aprender com situações adversas e aplicar esse aprendizado em situações futuras. Além disso, também possuem capacidade de tomar decisões mais rápido do que mamíferos.

Alguns pesquisadores consideram até mesmo que as famílias Psittacidae e Corvidae possuem cérebros proporcionais aos de chimpanzés, gorilas e orangotangos, sugerindo uma possível convergência evolutiva mental, com processos de aprendizagem semelhantes, mas com cérebros divergentes.

Algumas aves são capazes de grandes proezas cognitivas. Os corvos-da-nova-caledônia (*Corvus moneduloides*) usam uma série de ferramentas diferentes para ter acesso às larvas encontradas nas fendas das árvores. Estas ferramentas são criadas a partir de matérias-primas vegetais (galhos e folhas, e no caso de estudos laboratoriais usando até mesmo arame). Há uma possibilidade de que, como nos chimpanzés, as ferramentas dos corvos possam ser passadas para seus descendentes como uma forma de cultura. No laboratório, *C. moneduloides* são igualmente impressionantes, supostamente demonstrando alguma compreensão de como o mundo funciona, algo semelhante a um senso comum.

Capacidades de resolução de problemas e criação de conceitos numéricos já foram observados em estudos com *Corvus corax*, *Corvus monedula* e *Psittacus erithacus*. As aves também possuem a capacidade de criar “previsões para o futuro” em que a ave cria simulações para o possível comportamento de algum outro

organismo, como por exemplo: o indivíduo **A** cria uma simulação mental de que o indivíduo **B** irá roubar seu alimento e assim leva-o para outro lugar ou cria uma atitude defensiva antecipada. Tal simulação muito provavelmente é baseada em experiências anteriores, pois algumas aves usam uma memória episódica para recordar fatos passados antecipando assim suas necessidades futuras.

Há registros de aves que demonstraram alteração comportamental, por até duas semanas, associada ao luto, devido à perda de um ninho, de filhotes ou companheiros. Essas características indicam um forte senso de autoconsciência. Além disso, algumas espécies de aves conseguem distinguir também outros indivíduos, reconhecendo aqueles que são integrantes de sua família ou de um bando de outros indivíduos da mesma espécie.

Ainda em relação ao seu cérebro, consta que há espécies que podem dormir um hemisfério do cérebro de cada vez ou ao menos deixar um deles parcialmente desperto para poder monitorar os arredores de onde ela está. Essa característica explica a possibilidade de algumas aves poderem dormir em voo, como, por exemplo, o caso do andorinhão-real *Tachymarptis melba* [não ocorrente no Brasil], que foi registrado tendo permanecido em voo durante 200 dias sem interrupções ou *Fregata minor* já registrada sobrevoando o oceano por 10 dias ininterruptos.

O olfato e o paladar das aves variam suas características de acordo com o grupo taxonômico. Há aves em que estes sentidos são pouco desenvolvidos e outras em que eles são bem desenvolvidos. As aves em geral possuem cerca de 300 papilas gustativas, essas papilas não ficam na língua das aves. Elas estão localizadas próximas a ponta do bico no palato e abaixo da língua, também próximo da entrada para o esôfago. Assim como ocorre em outros animais o paladar também é usado nas aves para evitar a ingestão de alimentos que possam ter gosto ruim, o que poderia ser um indicativo de toxicidade.

No que se refere ao olfato, este é usado pela maioria das aves. Em aves em que o olfato é bem desenvolvido este é comparável ao de mamíferos, sendo usado para selecionar alimentos, para localização ou para escolha de materiais para o ninho. Podem ainda detectar por meio do olfato, machos ou fêmeas, indivíduos

conhecidos ou estranhos e também predadores. As aves que provavelmente possuem o olfato mais desenvolvido são os Procellariiformes, cujas narinas tubulares possivelmente auxiliam a detectar a direção de odores e assim encontrar alimento e também auxiliar no retorno até suas ilhas de nidificação. Aves dessa ordem podem rastrear odores a quase 20 km de distância. Há ainda aves que podem usar o olfato para localizar mariposas, quando estas liberam feromônios para atrair seus parceiros, ou odores de plantas que estão sendo atacadas por insetos.

As aves são animais guiados fortemente pela visão, seus olhos são bem desenvolvidos, em algumas aves equivalem a 15% da massa do crânio, enquanto em humanos equivalem a 2%. Porém, a anatomia de seus olhos é bastante similar à de outros vertebrados, tendo uma retina fotossensível; o pecten, que nutre e oxigena o olho; um anel esclerótico, um osso, que, considerando serem os olhos das aves proporcionalmente grandes, auxilia a dar suporte aos mesmos.

A percepção de cores na visão das aves é bem desenvolvida, provavelmente mais do que nos mamíferos. Há algumas aves que podem enxergar luz ultravioleta, como Trochilidae, e também em algumas aves insetívoras, auxiliando-as a localizar insetos em meio à vegetação. Há ainda algumas espécies que possuem células cone com organelas especializadas em detectar movimentos e também possuem um processamento de imagem mais rápido do que os mamíferos, o que pode explicar a alta capacidade de espécies de Tyrannidae, por exemplo, em capturar insetos em pleno voo.

Algumas aves possuem os olhos localizados nas laterais do crânio, assim possuem um campo de visão mais amplo, possibilitando, por exemplo, detectar algum predador mais facilmente. Em algumas espécies de Scolopacidae e Anatidae o campo de visão proporcionado pelos olhos voltados para as laterais chega a quase 360°.

Essas aves, quando querem analisar melhor um objeto devem focalizá-lo com um olho de cada vez, por isso que algumas aves ficam virando a cabeça para o lado quando querem analisar atentamente um objeto. Outras aves, como gaviões e corujas, possuem visão binocular, com os dois olhos voltados para frente, isso diminui seu campo de visão, tal qual nos humanos, mas permite ter uma visão com

percepção de profundidade, característica essencial para um predador.

As aves conseguem manter sua visão e sua cabeça focalizada em um único ponto, por isso que ao pegar uma galinha e movê-la no ar, ela consegue manter a cabeça apontada para o mesmo local. Por esse motivo as aves que caminham ao invés de pular (e.g. *Furnarius*), movem a cabeça para frente e para trás quando andam, ou seja, para manter a visão fixa nos seus arredores.

Os olhos de aves também possuem a membrana nictitante desenvolvida, algo como uma terceira pálpebra, que auxilia na limpeza e proteção dos olhos. Em aves mergulhadoras essa membrana é transparente e recobre o olho protegendo-o na hora do mergulho e permitindo que a ave ainda assim enxergue sua presa. Aves noturnas e crepusculares, como corujas e bacuraus, possuem uma camada de células em seu olho chamada *tapetum lucidum* que concentra a luz em seu olho, facilitando a caça em ambientes pouco luminosos. Certas aves insetívoras que capturam insetos em voo (e.g. Apodidae) e martins-pescadores (Alcedinidae) possuem duas fóveas em seus olhos (área que concentra as células que transmitem sinais para o cérebro formar a imagem). Assim essas aves conseguem ter visão monocular e binocular e no caso dos martins-pescadores evita o efeito na refração da água para mirar o mergulho em suas presas.

Referente à audição das aves, sua estrutura auditiva é formada pelo ouvido externo, médio e interno. O ouvido é uma estrutura pouco visível localizada atrás e pouco abaixo dos olhos, oculta por penas especializadas que protegem o aparelho auditivo das turbulências do ar durante o voo. O ouvido externo é um canal condutor que termina no tímpano; o ouvido médio tem apenas um osso, a columela, que transmite vibrações geradas pelo som do tímpano ao ouvido interno; e neste último há a cóclea, responsável pela audição em si.

Muitas espécies de aves ouvem frequências de som similares aos humanos, porém há espécies que podem escutar uma frequência maior de sons, além de ter um processamento do som mais rápido no cérebro. As corujas, por exemplo, possuem uma capacidade auditiva maior do que os humanos, tanto que estas aves podem localizar suas presas

pelo som na completa escuridão. Tanto que seus ouvidos são dispostos de forma assimétrica em seu crânio (um mais para cima e outro mais para baixo), isso permite que cada ouvido tenha uma percepção diferenciada do som, permitindo localizar com maior precisão a sua origem.

Não menos importante é o tato, bem desenvolvido, por exemplo, no bico de espécies da família Threskiornithidae e Scolopacidae ao procurarem invertebrados em meio ao lodo. O tato também está relacionado com funções sensoriais na detecção de movimento e vibração pelas penas, auxiliando na regulação de manobras em voo, por exemplo.

As aves também podem detectar alterações na pressão barométrica que precede a chegada de tempestades. No caso de tempestades de neve, por exemplo, há uma redução da pressão barométrica 12 a 24 horas antes de seu início, há espécies que detectam essa alteração e isso resulta em um aumento de seu consumo de alimentos. Provavelmente prevendo que durante algum tempo ficarão com dificuldades em realizar suas atividades de forrageio.

Fontes: Sick, 1997; Weir et al., 2002; Emry & Clayton, 2005; Emery, 2006; Sigrist, 2006; Gill, 2007; Martin, 2007; Kirsch et al., 2008; Skelhorn & Rowe, 2010; Amo et al., 2012; Ares, 2013; Breuner et al., 2013; Liechti et al., 2013; Hickman et al., 2016; Emery, 2016; Rattenborg et al., 2016; Herrmann, 2016; Tyrrell et al., 2019; Sibley, 2020.

Vocalização

As vocalizações das aves são seus cantos e chamados, são em geral inatas, mas também podem ser em parte alteradas por meio do aprendizado. A vocalização das aves é produzida, em sua maior parte, pela siringe, localizada na divisão da traqueia em dois brônquios (nos humanos a voz é produzida na laringe, na parte superior da traqueia). Porém, em Psittacidae, os movimentos da língua, da traqueia e de abertura do bico também desempenham um importante papel na modulação de suas vocalizações.

A estrutura da siringe varia muito entre as aves, desde algumas famílias ou espécies com essa estrutura pouco desenvolvida até muito desenvolvida, caso de aves da subordem de Passeriformes denominada Passeri (Oscines). Porém, há aves que não possuem siringe como

urubus (família Cathartidae) e ainda assim produzem certos sons.

Os dois lados da siringe (cada um ligado a um brônquio) funcionam de forma independente, isso permite que algumas aves produzam dois tipos de sons diferentes ao mesmo tempo. Toda essa complexidade é utilizada principalmente para permitir a comunicação entre as aves, existem desde vocalizações simples como um chamado, um pio ou um grito, até vocalizações longas e altamente elaboradas.

Como o som produzido pela vocalização de algumas aves é muito alto, isso poderia resultar em danos aos seus ouvidos. Assim quando abrem o bico para vocalizar pode ocorrer o fechamento do canal auditivo, isso também resulta em ar preso sob pressão dentro do ouvido, o que permite a absorção do som muito alto. As aves também possuem capacidade de regenerar suas células ciliares do ouvido, característica que não ocorre nos humanos.

As vocalizações são usadas pelas aves para demonstrar suas características e capacidades individuais, para atrair um parceiro, para atos de agressão/defesa do território, entre outras. Quase todas as aves possuem um repertório (diferentes tipos de vocalizações) bastante amplo, geralmente possuem de cinco a 14 tipos de vocalizações diferentes para as mais variadas situações.

Cada espécie de ave tem seu próprio padrão de vocalização, por isso é possível identificar uma espécie baseado em seu canto ou seus chamados. No entanto, sempre existem variações individuais nas vocalizações, parte delas é inata (transmitida geneticamente), enquanto outras características são aprendidas pela ave, ouvindo seus progenitores; também alteradas ao longo do tempo por improvisações próprias. Destas características resulta que toda espécie pode ter pequenas variações na vocalização que formam diferentes dialetos que podem ser aprendidos regionalmente pelas aves.

Eventualmente tais dialetos também podem contribuir no processo evolutivo, fazendo com que aves procurem por parceiros com dialetos similares para se reproduzir. Dessa forma, contribuindo para a redução do fluxo gênico entre essas populações e aumentando seu isolamento, que como será tratado mais adiante, é fator necessário para a formação de novas espécies.

As aves também podem produzir sons instrumentais, originados, por exemplo, do bater de bico, de penas modificadas nas asas (e.g. Cracidae) ou nas caudas (e.g. *Gallinago paraguayae*). Os pés também podem ser usados para produzir sons com seus impactos em galhos (e.g. Pipridae) e o bico também, como no neinei (*Megarynchus pitangua*) que pode bater seu bico lateralmente em um galho, produzindo um pequeno estalo, e em seguida rapidamente emitir sua vocalização. Esses sons instrumentais são usados tanto em comportamentos reprodutivos, quanto para alertar outras aves em caso de algum perigo eminente.

Fontes: Sick, 1997; Gill, 2007; Ohms et al., 2012; Ares, 2013; Päckert, 2018; Sibley, 2020.

Reprodução

Como as aves se reproduzem apenas em períodos específicos, manter os órgãos do sistema reprodutor ativo fora destes períodos representa um peso extra durante o voo, por isto seus órgãos reprodutivos são funcionais apenas durante o período de reprodução.

As fêmeas possuem apenas um ovário e oviduto funcional (geralmente o esquerdo) e os testículos dos machos chegam a aumentar até 300 vezes durante o período de reprodução (e estão sempre localizados dentro da cavidade abdominal, diferente dos mamíferos).

Na maioria das espécies o macho não possui uma estrutura como um pênis para realizar a cópula, em geral a cópula ocorre por meio do contato das cloacas. Exceto por algumas aves que dispõem de um falo cloacal, similar a um pênis, mas não equivalente a esse, pois o sêmen é transportado externamente a ele, já que não há uma uretra interna para conduzi-lo. Tal situação ocorre, por exemplo, em algumas aves que possuem pequenas protuberâncias de aspecto fálico na cloaca que auxiliam na condução do sêmen, ou, na marreca-rabo-de-espinho (*Oxyura vittata*), onde esse órgão pode atingir mais de 40 cm de comprimento.

No caso dessa espécie e em outros Anatidae, o falo cloacal dos machos possui esse tamanho, pois a vagina e o oviduto das fêmeas (localizados também com sua terminação voltada para dentro da cloaca) são espiralados, algumas vezes com diversos fundos falsos. Há a possibilidade de que isso tenha surgido

evolutivamente como uma forma de a fêmea dificultar cópulas indesejadas, pois em Anatidae esse ato ocorre na água e não é raro machos que não conseguiram formar um par tentarem estuprar as fêmeas, algumas vezes até afogando-as durante esse ato.

A fertilização do óvulo pelo espermatozóide ocorre na porção final do oviduto, glândulas específicas então realizam a formação do ovo ao redor do óvulo, depositando, por exemplo, a albumina e posteriormente a casca e seus pigmentos. Devido à alta quantidade de nutrientes usados pelas fêmeas na produção do ovo, muitas podem consumir as cascas dos ovos após a eclosão dos filhotes para recuperar o cálcio perdido. Há estudos que indicam que os pontos pretos na coloração dos ovos de muitas aves poderiam ser uma forma de economizar na utilização de cálcio da fêmea, pois tais pontos são produzidos por melanina ajudando a tornar a casca mais resistente.

O ovo pode equivaler a até 12% do peso da fêmea. Na maioria das espécies a fêmea põe mais de um ovo, nesses casos a incubação pode iniciar apenas após a postura do último ovo, para que todos os filhotes eclodam aproximadamente no mesmo período; ou, pode começar a ocorrer a partir da postura do primeiro ovo, quando então os filhotes podem eclodir em dias diferentes.

A maioria das aves é socialmente monogâmica, ou seja, se mantém junto de um mesmo parceiro para construir o ninho, incubar e cuidar dos filhotes. Sendo este o sistema reprodutivo adotado por mais de 90% das espécies de aves. Esta monogamia geralmente ocorre no período reprodutivo, pois poucas aves permanecem com seus parceiros durante longos períodos ou ao longo de todo o ano. Porém, em muitas espécies ocorrem cópulas com outros parceiros, sem necessariamente abandonar o parceiro principal do período reprodutivo. Devido a isso, a monogamia é separada em social e genética, a primeira consistindo nos casais que criam juntos os filhotes e a segunda quando os indivíduos do casal são os pais genéticos dos filhotes presentes no ninho.

Esse assunto ainda é bastante controverso, com taxas de cópula extrapar (com outros indivíduos além do parceiro fixo), ocorrendo entre 9% a 23% dos indivíduos de aves Passeriformes estudados, variando conforme o continente, a espécie, a família e/ou a população estudada. Ressaltando-se que menos de 4% das

espécies de aves e menos de 44% das famílias possuem estudos sobre cópulas extrapares. Então, generalizações requerem cautela.

Também existem espécies de aves que são poligâmicas, ou seja, possuem mais de um parceiro reprodutivo. Este sistema reprodutivo pode ser a poliginia, em que um macho tem acesso ou controle de várias fêmeas. A poliandria, em que uma fêmea tem acesso ou controle de vários machos. Ou a poliginandria, em que vários machos e várias fêmeas se reproduzem de forma comunal, esse sistema reprodutivo é registrado em algumas espécies das ordens Tinamiformes e Struthioniformes.

Há espécies de aves, como *Taniopygia guttata*, em que a fêmea possui estruturas especializadas em seu oviduto para poder armazenar o esperma dos machos durante algumas semanas, isso pode resultar em competição entre as células do esperma de diferentes machos. Mas se a fêmea de *T. guttata* quer filhotes de um macho específico, ela procura copular com ele uma hora antes do ovo se formar no oviduto. Caso não consiga copular com o macho de sua escolha, pode acabar usando o esperma armazenado.

Outro famoso sistema reprodutivo de aves é o parasitismo de ninhos, em que as fêmeas colocam ovos no ninho de outras aves para que estas criem seus filhotes. O caso mais famoso é o chopim (*Molothrus bonariensis*), mas ocorrendo também em outras espécies como no cuco conhecido como saci (*Tapera naevia*) e na marreca-de-cabeça-preta (*Heteronetta atricapilla*).

Muitas aves que praticam a poliginia realizam o *lekking*, em que os machos se reúnem em uma arena para realizarem exibições para a fêmea. A fêmea visita essa arena de exibição apenas para escolher o macho e copular, após todo o processo de construção do ninho e cuidados com a prole, estes são desempenhados por ela. Comportamento muito comum em beija-flores (e.g. *Stephanoxis*).

As aves também podem se reproduzir de forma cooperativa, quando o casal recebe auxílio de ajudantes para criar seus filhotes, em muitas espécies essa função é desempenhada por filhotes de alguma ninhada anterior que permanecem no território dos pais auxiliando-os na reprodução da prole subsequente. Porém, também podem ser indivíduos jovens ou imaturos que se dispersam de seu bando original

e ao ingressarem em um novo bando realizam essa atividade.

O casal de aves pode nidificar sozinho, defendendo um território próximo ao ninho (com algumas aves defendendo territórios específicos para fins de alimentação); ou de forma colonial, que podem ser agregações com até alguns milhões de indivíduos. Algumas aves podem nidificar de forma que seria quase colonial, com ninhos relativamente próximos, porém há a possibilidade de que essas situações sejam fruto de seleção de *habitat* para nidificação, assim nidificando próximas, por serem aquelas áreas que tem as melhores características para o processo de nidificação.

O ciclo reprodutivo das aves varia conforme as necessidades da espécie, a região ou latitude onde vivem. Pode ser influenciado por condições climáticas, como em áreas subtropicais e temperadas, onde a maioria das aves se reproduz durante as estações mais quentes do ano (verão e primavera). Enquanto em áreas tropicais, com dois períodos climáticos distintos, o ciclo reprodutivo pode ser fortemente influenciado pelos ciclos de chuvas, estação seca ou chuvosa.

O principal fator que parece influenciar nesses ciclos é a abundância de alimentos, dessa forma, em áreas subtropicais e temperadas há maior abundância de alimentos durante primavera e verão, com maior abundância, conseqüentemente, de insetos, de frutas e de flores. Enquanto em regiões tropicais há um grande aumento de insetos na estação chuvosa, favorecendo aves insetívoras; e na época seca, há a maturação e abundância de frutas, favorecendo aves frugívoras. No Brasil, várias espécies podem se reproduzir duas ou três vezes seguidas no mesmo ciclo reprodutivo, para após descansarem e realizarem a muda de suas penas.

Por fim, outra característica muito distintiva no processo reprodutivo das aves são as formas de eclosão de seus filhotes. Ao saírem dos ovos os filhotes podem ser altriciais, ou seja, eclodem com os olhos fechados, em geral sem penas ou plumas e não conseguem se locomover, como ocorre, por exemplo, em Passeriformes, Accipitridae e Psittacidae. Ou podem ser precociais ou nidífugos, quando já eclodem dos ovos cobertos de plumas e conseguem andar e se alimentar sozinhos, como em Anatidae, por exemplo. Antes mesmo da eclosão dos filhotes os pais já começam a vocalizar para se comunicar

com o filhote, havendo, por exemplo, em Anatidae, também um período crítico de 13 a 16 horas após a eclosão para que ocorra o *imprinting*, reconhecimento dos pais pelos filhotes, quando então passam a segui-los.

Importante ressaltar também que existem registros de partenogênese em aves, ou seja, a fêmea produz um ovo fecundado sem a participação do macho. Nas abelhas os zangões são produzidos dessa forma, originados de ovos que não foram fecundados por outros zangões, o embrião é gerado apenas com a participação da fêmea. Nas aves foi registrada apenas em situações de cativeiro, em galinhas, perus, mandarins (*Taeniopygia guttata*) e *Agapornis*. Nas aves esses filhotes nascem sendo machos, mas raramente sobrevivem e herdaram apenas parte dos genes da mãe.

Fontes: McCracken et al., 2001; Cech et al., 2001b; Gill, 2007; Birkhead & Brennan, 2009; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Lovette, 2016b; Evans, 2016; Brouwer & Griffith, 2019; Sibley, 2020; Ding et al., 2021.

Penas

A característica talvez mais distinta de uma ave seja a presença de penas. Suas quantidades nas aves variam de 1.000 penas em um beija-flor a mais de 25.000 em um cisne. As penas possuem diversas funções, fornecem isolamento térmico e permitem o voo, mas também auxiliam na comunicação visual ou camuflagem das aves, também na comunicação sonora (sons instrumentais) e na proteção física (cerdas e vibrissas).

A pele das aves nas partes que são revestidas pelas penas é em geral fina, que em alguns casos se rasga facilmente (e.g. Trogonidae), sem glândulas, com pouca quantidade de nervos e vasos sanguíneos. A ancestralidade das aves fica bem clara nas partes de seu corpo que não possuem penas, como suas patas e partes de suas pernas, situação em que são revestidas por escamas.

As aves possuem apenas uma glândula em sua pele, a glândula uropigial, localizada acima de sua cauda. Essa glândula libera uma secreção oleosa que as aves, usando o bico ou o pescoço, espalham sobre as penas que ajuda a torná-las impermeáveis. Essa glândula é mais desenvolvida em aves aquáticas e existem espécies de aves

que não a possuem. Algumas aves possuem penas modificadas (pulviplumas) que se fragmentam formando um pó que reveste as demais penas, assim auxiliando também a torná-las impermeáveis (e.g. Ardeidae e Accipitridae). Atualmente sabe-se que a impermeabilização das penas das aves se deve principalmente ao formato e espaçamento entre as barbas e bárbulas que impedem que a água se mantenha fixada a elas. De forma que a secreção uropigiana auxilia principalmente no condicionamento da estrutura das penas.

As penas são formadas por beta-queratina, um polímero protéico fibroso, esse material também forma o bico, garras e escamas. A pena é formada por um eixo oco que emerge de um folículo da pele, o cálcamo, contínuo a este há a raque (ou haste), que sustenta as barbas. Estas se originam diagonalmente a partir da raque, dispendo-se paralelamente umas às outras, em conjunto as barbas formam o vexilo. Cada barba possui estruturas microscópicas denominadas bárbulas, em grande quantidade, que mantêm a coesão estrutural do vexilo, unindo as barbas umas às outras.

As aves possuem diferentes tipos de penas, para as mais variadas funções, como penas de contorno que dão forma e proteção ao corpo da ave e mantêm seu isolamento térmico, algumas destas são denominadas de coberteiras, outras penas são as plumas, que formam tufo macios ocultos sobre as penas de contorno.

Outras são as penas de voo, localizadas nas bordas das asas, denominadas rêmiges, primárias, quando localizadas na mão das aves (os ossos dos dedos dos membros anteriores que se encontram fundidos) e, secundárias, quando localizadas na ulna (osso do que seria o "antebraço"). Alguns autores podem considerar ainda as rêmiges terciárias ou secundárias internas, localizadas na região do úmero ("braço"). As penas de voo que formam a cauda se originam no pigóstilo (vértebras caudais fusionadas), são denominadas de retrizes.

Outra forma de pena são as filoplumas, que lembram pelos ou cabelos, há também cerdas, sendo estas rígidas. No caso das filoplumas, muitas dessas estão inseridas no mesmo folículo das penas e plumas, ligadas a uma terminação nervosa que permite a ave detectar se suas penas estão arrumadas no lugar certo ou desarrumadas, também sentir a turbulência, arrasto e outras forças geradas no

voo e usadas para ajustá-lo a diferentes situações. Esse senso da arrumação das penas é tão importante, que as aves podem ficar 10 a 20% do dia cuidando delas.

As penas não se distribuem uniformemente sobre toda a pele das aves (exceto em alguns grupos específicos como pinguins Sphenisciformes), apesar de ao observarmos uma ave elas cobrirem quase todo seu corpo, na verdade de originam de partes específicas. As áreas ou fileiras de onde as penas se originam são denominadas de pterilas e as áreas sem penas de aptérias.

Quando a pena atingiu seu desenvolvimento ela é uma estrutura morta, estando sujeita ao ataque de bactérias que podem degradá-las. Para evitar isso, muitas aves procuram tomar banho de sol que inibem o desenvolvimento dessas bactérias. Outra forma de as aves possivelmente cuidarem de suas penas é deitando-se no solo, próximo de formigueiros para que as formigas ataquem suas penas liberando ácido fórmico sobre elas, ato conhecido como “formicação” ou “formicar-se”. Porém a real função desse comportamento ainda não foi completamente esclarecida, hipóteses postulam a possibilidade de eliminação de parasitas das penas, redução da irritação da pele durante a muda ou uma forma de forçar as formigas a excretarem seu ácido antes de consumi-las.

Apesar desses cuidados rotineiros, as penas são substituídas periodicamente. Os processos de muda variam entre as espécies de aves, em geral é um processo ordenado, ocorre a substituição gradual e lenta de algumas penas ou grupos de penas, para não deixar nenhuma parte da ave nua ou para não reduzir suas capacidades de voo.

Porém, diversas espécies de Anseriformes (patos, marrecos) podem perder tantas penas em uma muda que ficam impossibilitadas de voar por períodos de até 40 dias. Podem ocorrer duas mudas de penas por ano uma parcial, antes do período reprodutivo, alterando apenas algumas penas do corpo e seu colorido. E outra muda completa depois do período reprodutivo (muda de descanso ou repouso), que substitui penas do corpo, rêmiges e retrizes. Porém, a maioria das aves tem apenas uma muda por ano, após o período reprodutivo.

A cor das penas das aves tem diferentes origens, algumas cores são formadas pelos pigmentos presentes na pena, como melaninas e

carotenoides. Outras cores são denominadas de cores estruturais, que se formam pela refração do espectro de luz na estrutura física da penas. Muitas aves possuem coloração vermelha, rosa ou laranjada devido à ingestão de carotenoides em sua alimentação (e.g. *Eudocimus ruber* e Phoenicopteridae). Mas uma exceção a essa regra são os Psittacidae, que possuem um pigmento próprio responsável por esses tons de cores, tratando-se da psittacofulvina. Quando mais vermelha a pena de um Psittacidae, mais desse pigmento ela conterá, importante ressaltar que ele não é absorvido da alimentação, mas produzido pela própria ave.

A cor azul, por exemplo, não é um pigmento em si, mas sim uma cor estrutural produzida pela refração do espectro azul da luz na estrutura física de pequenas bolsas de ar na queratina da pena. Abaixo dessa camada, há uma outra camada, esta com melanina preta ou marrom que absorvem os demais comprimentos de onda da luz que não foram refratados na estrutura das bolsas de ar.

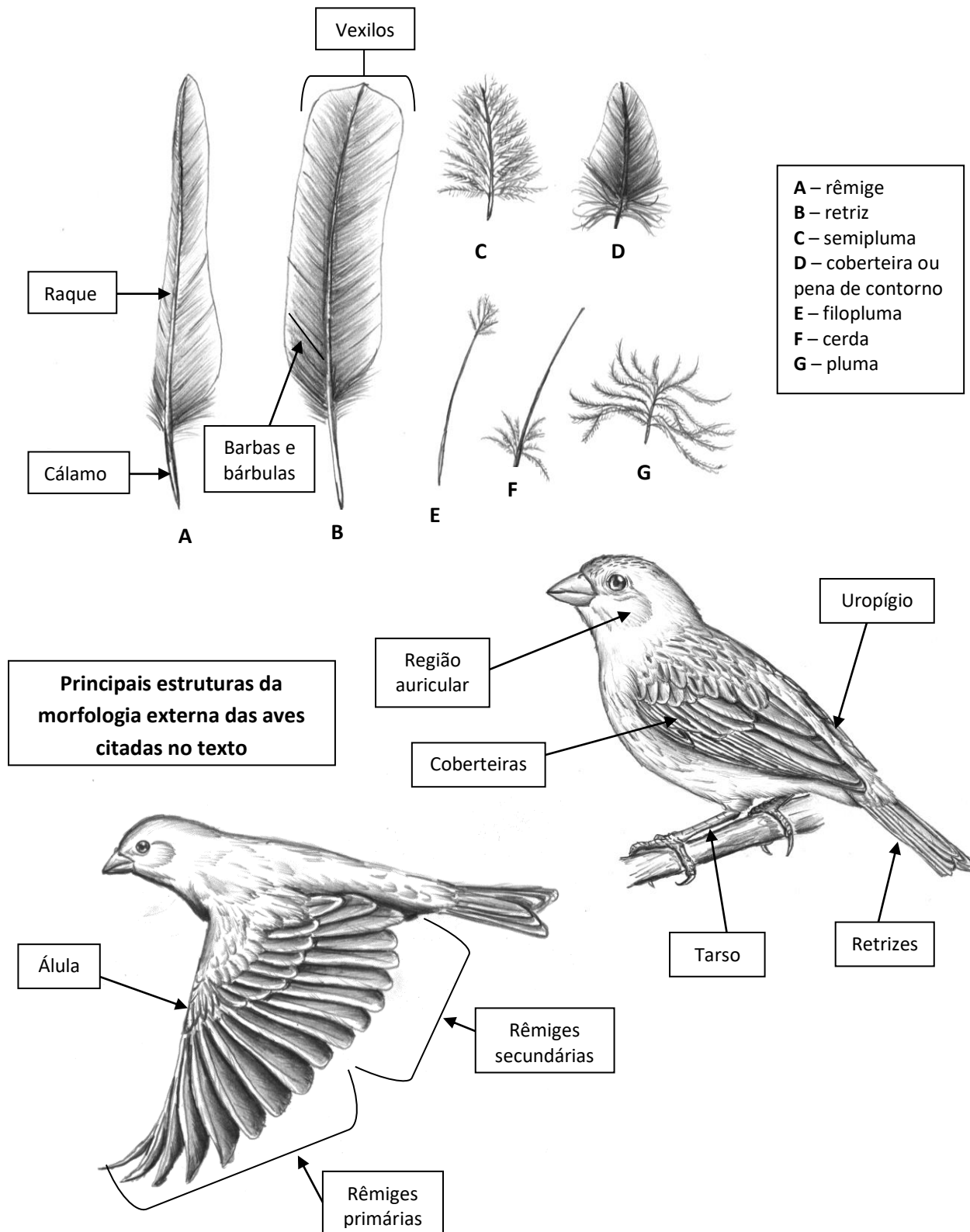
O verde de Trochilidae e Psittacidae é uma combinação entre essa cor estrutural azul com pigmento de cor amarela. Ocorrendo uma camada de pigmento amarelo, seguida das bolsas de ar e uma camada basal de melanina para absorver os comprimentos de onda não desejáveis. Assim, padrões de cores fora do normal para a espécie podem resultar de mutações ou falhas no desenvolvimento da pena, ausência de algum aspecto estrutural, deixando amarela uma pena que deveria ser verde, por exemplo.

A diferença em geral mais perceptível na plumagem de muitas aves é oriunda do dimorfismo sexual, ou seja, machos e fêmeas terem plumagens diferentes um do outro. Porém, a coloração geral da plumagem de uma ave também pode mudar ao longo de sua vida.

Há aves que possuem um padrão de cores quando são imaturos e outro quando atingem a maturidade. Podem ter um padrão de cores durante o período reprodutivo ou fora dele (e.g. Sternidae e *Bubulcus ibis*) e ainda passar por diferentes fases, ficando vários anos com diferentes padrões de cores, conforme mudam sua idade até chegarem à plumagem definitiva da espécie, como ocorre com muitas espécies gaviões (e.g. *Buteo*) e corujas (e.g. *Megascops*). Há estudos que indicam que essas diferentes fases de coloração de plumagem podem ter

diferentes sucessos de forrageio a depender do tipo do ambiente, com aves na fase escura tendo mais sucesso em ambientes florestais e aves na fase clara em ambientes abertos.

Fontes: Sick, 1997; Cech et al., 2001a; McGraw & Nogare, 2005; Gill, 2007; Bormashenko et al., 2007; Saranathan & Burt, 2007; Rijke & Jesser, 2011; Ares, 2013; Morozov, 2015; Bostwick, 2016; Hickman et al., 2016; Sibley, 2020.



Adaptações

Asas

As asas das aves são seus membros anteriores, equivalentes aos nossos braços, porém possuem os dedos fusionados. O que seria o “dedão”, hálux, ainda não é separado do resto da asa e mantém as penas que formam a álula. Muitas aves perderam a capacidade de voar e possuem asas reduzidas, neste caso, essas aves ainda podem bater as asas para auxiliar a ganhar impulso, mas também podem ter funções de comunicação visual (e.g. avestruzes). Em outras aves, como pinguins, as asas funcionam como leme e remos auxiliando a ave no nado e na estabilização do mesmo.

A forma das asas está relacionada com o estilo de voo que a ave realiza, asas com ponta fina em geral estão associadas com voos rápidos, como em falcões. As com ponta mais larga podem estar associadas com maior necessidade de realizar manobras em ambiente florestal (e.g. *Micrastur*). Beija-flores possuem asas bastante rígidas e estreitas, com as penas primárias mais longas, que auxiliam em seus voos rápidos. Com alguns beija-flores podendo bater as asas até 70 vezes por segundo.

Enquanto certas aves marinhas (albatrozes *Diomedidae*) possuem asas longas e estreitas, com grande número de penas secundárias, característica que os auxiliam a aproveitarem ventos para planar, tendo em vista que pouco batem as asas. Além disso, muitas aves (e.g. *Cathartidae*) quando estão realizando um voo planado deixam as asas erguidas levemente, lembrando um V, tal posição auxilia esse voo a ter maior estabilidade.

Em aves como o quero-quero (*Vanellus chilensis*) há um esporão usado em exibições para defenderem seus territórios. Em aves da família *Anhimidae* esses esporões são usados em lutas entre os indivíduos, havendo registro de encontro destas estruturas presos nos músculos do peito de algumas aves, resultado dessas lutas.

Caudas

A cauda das aves funciona como leme e estabilizador durante o voo, auxiliando em suas manobras aéreas. Caudas longas também podem

auxiliar aves corredoras a terem certa estabilidade em sua locomoção (e.g. *Cuculidae*). As caudas também podem ser usadas com finalidade de comunicação visual e como ornamento sexual (e.g. *Discosura longicaudis*). Em aves como pica-paus (*Picidae*) e arapaçus (*Dendrocolaptidae*) as penas da cauda são rígidas auxiliando a ave a se apoiar no tronco de árvores verticalmente.

Também é comum observar que muitas aves pousadas realizam movimentos rápidos com a cauda para frente e para trás, eventualmente acompanhado ou não de um rápido levantar e abaixar da cabeça ou abrir e fechar de asas. Tais movimentos funcionam com um alerta, tanto para outras aves, quanto para o próprio possível predador, indicando que ele já foi visto ou detectado pela ave.

Bicos e línguas

Os bicos das aves possuem formas muito variadas, sendo fortemente associados com as suas formas de alimentação. Pequenas projeções pontiagudas na ponta do bico (como em vários *Tyrannidae*) ou bordas serrilhadas similares a dentes auxiliam diversas espécies de aves a segurar seu alimento (e.g. *Anhinga* e *Mergus*). Já a borda serrilhada em bicos de tucanos e arapaçus podem possivelmente estar relacionadas com comunicação visual e talvez para afastar predadores ou competidores.

Aves com bicos longos e curvos os usam para capturar alimentos em locais de difícil acesso, como o fazem, por exemplo, certos *Threskiornithidae* procurando alimento em ambientes de água rasa ou lodosos. Ou arapaçus do gênero *Campyloramphus* procurando insetos em frestas e buracos em troncos de árvores. Aves como flamingos e procelárias (e.g. *Pachyptila*) possuem lamelas dentro do bico que usam para filtrar o plâncton na água.

O bico das aves pode ainda ter ornamentações que desempenham funções de comunicação social e reprodutiva, como as cristas presentes em bicos de anu-preto (*Crotophaga ani*) ou em bicos do pato-de-crista (*Sarkidiornis sylvicola*).

Outra estrutura ligada ao bico das aves é a presença de uma bolsa gular ligada a ele. Tratando-se de uma estrutura elástica usada para armazenar alimento e pode ser encontrada em aves piscívoras, como a clássica presente em pelicanos, e em menor tamanho em certas aves como a biguatinga (*Anhinga anhinga*). Também em aves insetívoras como andorinhões (Apodidae) e urutaus (Nyctibiidae) que podem formar uma massa acumulada de insetos antes de ingeri-los definitivamente.

A língua das aves pode ter características diferenciadas como em pica-paus (Picidae), que é uma língua longa e com a presença de “espinhos” em sua ponta, usada para arpoar larvas que insetos que encontram quando fazem buracos em troncos de árvores.

Pés, pernas e garras

A estrutura e forma das patas (pés), pernas e garras das aves também estão associadas com seus hábitos e comportamentos. Aves que caminham por ambientes aquáticos, ou que são corredoras, podem ter pernas longas (e.g. garças Ardeidae e seriemas Cariamidae). Aves que usam esses membros apenas para se empoleirar podem tê-los muito reduzidos, como em beija-flores, por exemplo. Enquanto o jacanã (*Jacana jacana*) possui dedos longos para facilitar seu deslocamento sobre a vegetação aquática.

A posição dos dedos das aves é variável, a maioria tem pés anisodáctilos, ou seja, três dedos voltados para frente e um para trás. Algumas aves possuem pés sindáctilos, em que ocorreu a fusão parcial do 3º e 4º dedos, como em Dendrocolaptidae, Pipridae e Alcedinidae, por exemplo. Há também pés com dois dedos para

frente e dois para trás, que podem ser zigodáctilos, como em Psittacidae, com o 1º e o 4º dedos para trás; ou heterodáctilo, como em Trogonidae, com o 1º e o 2º dedos para trás.

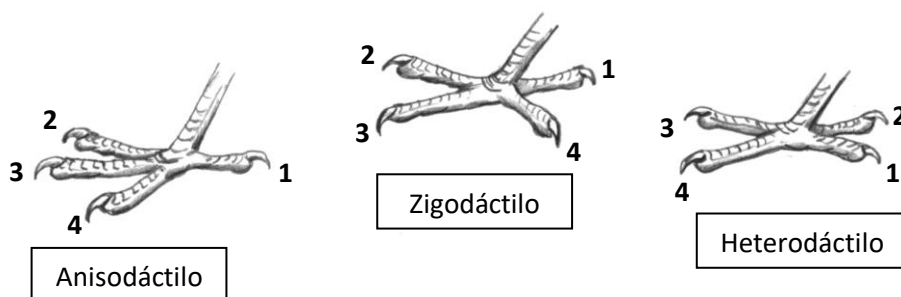
Algumas aves, porém conseguem mover um de seus dedos alternando entre uma disposição anisodáctila e zigodáctila, como em Apodidae, Pandionidae, Strigidae e certos Picidae. Fazendo esse movimento ora para se segurarem melhor ao substrato (e.g. Apodidae) ou para auxiliar na captura de presas (e.g. Pandionidae).

Aves aquáticas em geral podem ter os dedos unidos por uma membrana interdigital, criando uma superfície ampla que as auxilia a nadar (e.g. Anatidae). Porém, os mergulhões (Podicipedidae), não possuem essa membrana, em seu caso os dedos e unhas são alargados, lembrando remos.

Outra adaptação presente em algumas aves é uma garra pectinada, possuindo uma estrutura serrilhada, que é usada para arrumar as penas e retirar parasitas (e.g. piolhos) de suas penas. Essa estrutura é encontrada na suindara (*Tyto furcata*), também em Ardeidae, Fregatidae e Caprimulgidae, por exemplo.

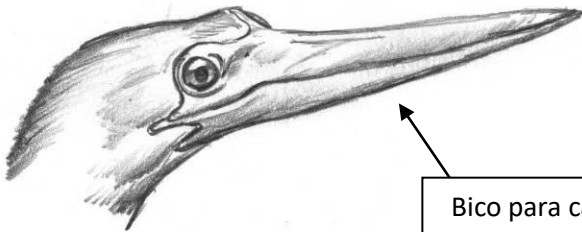
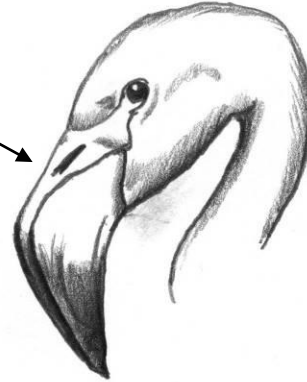
Fontes: Cech et al., 2001a; Cech et al., 2001b; Sigrist, 2006; Sibley, 2020.

Ordenação dos dedos nos pés das aves



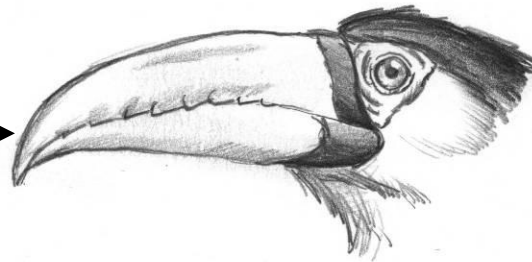
Exemplos de adaptações dos bicos de aves

Bico para filtração de plâncton,
e.g. Phoenicopteridae.

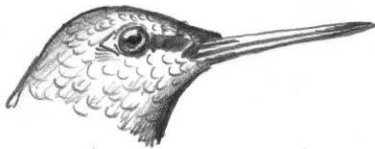


Bico para captura de peixes,
e.g. Anhingidae.

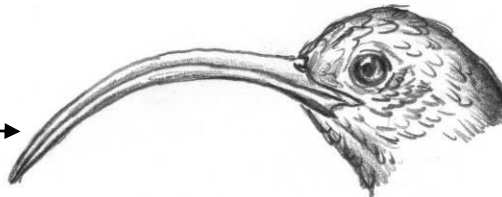
Bico para consumo de frutas,
ornamentação sexual e
termorregulação, e.g.
Ramphastidae.



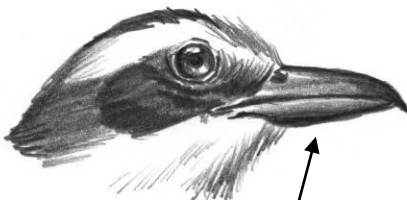
Bico para sugar néctar, e.g.
Trochilidae.



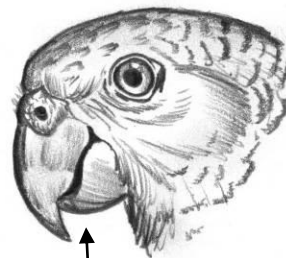
Bico para forrageio especializado
de insetos, e.g.
Dendrocolaptidae.



Bico para forrageio generalista de
insetos, e.g. Tyrannidae.



Bico para consumo de frutas
e sementes, e.g. Psittacidae.



Migração

A migração em si é considerada o deslocamento sazonal ou regular de partida e retorno dos indivíduos de uma população de aves entre diferentes locais, a maioria das espécies possui uma rota migratória bem estabelecida, com cerca de 80 a 98% dos migrantes retornando sempre ao mesmo local ou região, até para o mesmo território que utilizam, fenômeno denominado de filopatria. Estima-se que 19% das aves realizem migrações e muitas o fazem durante a noite.

Entretanto, existem vários tipos de movimentos e deslocamentos de indivíduos ou populações de aves que não são necessariamente migrações. Dentre estas movimentações, existem aves que possuem deslocamentos diários, como espécies que se deslocam de seus sítios reprodutivos ou colônias para locais de alimentação, muito comum em diversos Psittacidae.

Há movimentos de dispersão, por exemplo, quando indivíduos jovens se deslocam para longe de seus locais de nascimento. Nomadismo (espécies nômades), em que os indivíduos vão se deslocando por diferentes áreas, permanecendo mais tempo naquelas em que haja alimentos ou possibilidade de reprodução.

Migrações dispersivas em que os indivíduos se deslocam para qualquer área afastada de seu local de nascimento, como a dispersão, com um retorno posterior ao local de onde a ave saiu. E irrupções ou migrações de invasão em que a quantidade de indivíduos que deixa o local de reprodução e a distância pela qual eles se deslocam varia de um ano para outro, dependendo de onde os recursos estão disponíveis.

Além disso, a migração também pode ser parcial separada por sexo, por exemplo, quando machos e fêmeas deixam o local reprodutivo e vão para áreas diferentes após esse período. Os machos retornam antes do que as fêmeas das áreas para onde migraram, com o objetivo de definirem e defenderem seus territórios reprodutivos.

Ou migração parcial separada por idade, em que adultos e jovens deslocam-se para diferentes locais, ou em alguns casos alguns indivíduos emigram do local reprodutivo e outros permanecem na área de reprodução durante

certo tempo. Também pode ocorrer migração altitudinal, quando durante o inverno aves podem deixar regiões de maior altitude devido ao frio excessivo, deslocando-se para regiões de altitude mais baixa e maior temperatura. Há até espécies que são migrantes facultativos, que, dependendo das condições ambientais favoráveis ou não, podem migrar ou não.

Em geral considera-se que a origem da migração de aves foi uma forma destas populações evitarem a competição intraespecífica (com outros indivíduos da mesma espécie) devido à escassez de recursos periódica em certos locais. Porém, o motivo de não permanecerem no local que não sofre oscilação de recursos ainda não é bem compreendido.

Considera-se que praticamente todas as espécies de aves possuem capacidade de se tornarem migratórias e as migratórias de se tornarem residentes, a depender das condições ambientais nas quais elas permaneçam. Para que ocorra uma dessas situações deve haver algum ganho evolutivo que mantenha estas características nas populações.

Muitas aves são consideradas como migradores de curta distância, deslocando-se dentro de um mesmo continente e poucas são migradores de longa distância, deslocando entre diferentes continentes e cruzando áreas oceânicas, como *Sterna paradisaea*, cujas rotas migratórias atingem quase 100.000 km. Essa divisão não é clara ou específica, existe toda uma grande variedade de distâncias de migrações.

As aves que realizam migrações de curta distância podem realizar essa movimentação apenas com as reservas de energia que armazenaram no corpo, enquanto as aves que migram longa distância precisam fazer diversas paradas (*stopovers*) ao longo da rota migratória para se alimentar e recuperar suas reservas.

O comportamento migratório nas aves é um instinto genético e hereditário, os ciclos circanuais (variações ao longo de um ano), como mudanças de estações, e circadianos, variações ao longo de um dia, como o comprimento do dia, geram estímulos bioquímicos nas aves que determinam seus períodos de migração. Por exemplo, o comprimento do dia estimula a hipófise das aves, liberando hormônio gonadotrófico, que resulta em alterações

fisiológicas, que se refletem em seu comportamento. Com isto alteram-se os funcionamentos das gônadas das aves, a absorção de gordura, o processo de muda, e, por consequência, gera o estímulo para que as aves migrem.

Ao longo de suas rotas migratórias as aves se orientam principalmente pela visão, usando aspectos da topografia do terreno para se localizar, assim elas devem aprender com outras aves a rota que seguirão. Como ferramentas para conseguirem realizar suas migrações as aves podem se localizar por meio do campo magnético da Terra, a posição do sol e de estrelas, a luz polarizada do sol e até o olfato. Devido à forma como se guiam em suas migrações, o período que realizam esses deslocamentos também é variável, podendo se deslocar de dia, em períodos crepusculares ou à noite.

No Brasil pouco mais de 10% das espécies de aves são migratórias, em sua maioria realizam migração total de suas populações de um local para outro. Mas muitas também realizam migração parcial e um menor número vagantes, que possuem ocorrência irregular no país, registros acidentais que ocorrem por desvios em suas rotas migratórias.

Em nosso país há aves migratórias que realizam deslocamentos durante o inverno austral, deslocam-se do sul do continente para o Brasil ou do sul do Brasil para regiões mais equatoriais. Há espécies migratórias que chegam ao país para escapar do inverno boreal (no hemisfério norte), do qual fazem parte muitas espécies da família Scolopacidae.

Há também no Brasil migrações ou deslocamentos para acompanhar florações e amadurecimentos de frutos e sementes, como ocorre com *Amazona vinacea*, *Amazona pretrei* e espécies do gênero *Sporophila*, aves frugívoras (e.g. tucanos Ramphastidae) e nectarívoras em geral (e.g. beija-flores Trochilidae). Além de migrações altitudinais, motivadas também pelo inverno (e.g. *Stephanoxis loddigesii*).

Fontes: Sick, 1983; Sick, 1997; Cech et al., 2001b; Salewski & Bruderer, 2007; Newton, 2008; Ares, 2013; Hickman et al., 2016; Lovette, 2016b; Winkler et al., 2016; Somenzari et al., 2018.

Como as aves evoluem?

A dinâmica da crosta terrestre

Atualmente a evolução é um fato bem estabelecido e estudado por diversos pesquisadores de diferentes instituições e países. Entender a evolução é ter o deslumbre de compreender como a natureza funciona. Quando obtemos essa compreensão, toda observação que é realizada passa a ter um aspecto diferente, passamos a ter indagações, questionamentos e até nos arriscamos a lançar hipóteses sobre o que estamos observando.

Para entender a evolução é preciso considerar que a superfície do planeta Terra não é estável e sempre estão ocorrendo mudanças. Todo ano é possível observar notícias sobre terremotos, maremotos e vulcões que entram em erupção. Há também eventos atmosféricos que provocam alterações na superfície, como furacões e enchentes. Estes eventos são um reflexo e um lembrete constante de que nosso planeta não é estável; a natureza é extremamente dinâmica. O planeta é inconstante e essa característica reflete-se nas espécies que o habitam.

Algumas dessas mudanças influenciam continentes inteiros, como é o caso da deriva continental. Questionamentos acerca da estabilidade e imutabilidade dos continentes foram feitos ao longo dos séculos por diversos geógrafos que notaram que as costas de diversos continentes poderiam encaixar-se umas nas outras, conforme se pode notar em um mapa.

Porém, quem primeiro realizou estudos aprofundados para demonstrar estes fatos foi Alfred Wegener, com sua obra publicada em 1912, *A Origem dos Continentes e Oceanos*, que demonstrou que os continentes deveriam ser separados em placas tectônicas. Apesar disso, ele não demonstrou o que exatamente impulsionava a movimentação dos continentes.

Em 1944, o geólogo Arthur Holmes com a obra *Principles of physical geology*, demonstrou que o aquecimento radioativo gerado pelo núcleo da Terra, poderia gerar correntes de convecção nas camadas do manto, influenciando a crosta terrestre e fazendo-a se mover. Como a superfície terrestre é repartida em placas, nos pontos de encontro dessas placas pode ocorrer intensa

atividade sísmica e vulcânica, devido à sua fragilidade.

Desta forma, as correntes de convecção que se formam devido ao calor no manto externo (camada localizada abaixo da crosta) podem acabar por movimentar as placas continentais que possuem diferente densidade, de certa forma, lentamente deslizando sobre o manto. Aliado a isso, no encontro de algumas placas, pode ocorrer um constante derramamento de magma, que ao se solidificar, auxilia a criar mais pressão acabando por empurrar as placas tectônicas, fazendo-as se afastarem. Em outros pontos, uma placa tectônica pode estar sendo empurrada para cima de outra, com a de baixo sendo direcionada de volta para o manto.

Esses movimentos podem ser lentos e constantes ou a pressão pode se acumular provocando um grande deslocamento da placa tectônica, semelhante ao observado no Japão com o maremoto de 2011, onde a principal ilha do país foi deslocada em 2,4 m para o leste e o eixo da Terra foi alterado em 10 cm. O maremoto e sismo que ocorreram no Oceano Índico em 2004, causaram uma movimentação na placa tectônica da Índia de até 20 m em alguns pontos, além de ter alterado a posição do Polo Norte em 2,5 cm e também a rotação da Terra.

A placa que é empurrada para cima pode acabar gerando grandes cadeias de montanhas, com eventuais deslocamentos que podem chegar a alguns metros durante eventos sísmicos, como Charles Darwin observou em sua viagem a bordo do Beagle quando visitava o Chile em 1835. Na ocasião ocorreu um grande terremoto, seguido de um maremoto, e que ocasionou a elevação de alguns pontos da costa. E na ilha de Santa Maria, localizada ao sul de Concepción (no Chile), conforme medições realizadas pelo capitão do Beagle, FitzRoy, a elevação da superfície chegou a 3 m em um único terremoto.

Graças a essas alterações graduais que fósseis de moluscos marinhos podem ser encontrados no alto de montanhas, e conforme Darwin observou, em alguns locais os fósseis indicam que a crosta estava acima do nível do mar, tendo sido posteriormente submersa e novamente soerguida, havendo fósseis de

moluscos marinhos e de árvores intercalados em diferentes camadas das rochas.

Em alguns casos, a partir do encontro de duas placas tectônicas, como ocorre no fundo do Oceano Atlântico em que se encontra uma cordilheira submersa, de norte a sul, eventualmente os picos desta cordilheira emergem, caso dos Açores e ilhas Canárias. No meio desta cadeia de montanhas localizada submersa no Oceano Atlântico há uma fenda, com até 20 km de largura e extensão de 19.000 km. Em algumas partes desta fenda o magma emerge e vai pressionando as camadas já solidificadas para as laterais e como indicam as datações realizadas, quanto mais próximas da fenda, mais recente é a rocha que emergiu do manto, e quanto mais distante, mais antiga.

A questão é que a superfície da Terra está sempre se modificando, o próprio planeta pode passar por diferentes ciclos em sua translação ao redor do Sol, como os Ciclos de Milankovitch, em que ocorrem oscilações cíclicas na inclinação do eixo de rotação da Terra a cada 41.000 anos; na orientação de sua órbita em relação aos sistemas solares próximos, ora voltada para a Estrela Polar, ora para a Estrela Vega, a cada 22.000 anos; e na sua distância em relação ao Sol, com a órbita oscilando entre mais circular ou mais elíptica a cada 96.000 anos.

Multipliquem-se estas alterações por bilhões e milhões de anos, e o que temos são mudanças constantes na superfície terrestre, sempre modificando, por consequência, os seus ambientes. Ciclos de chuva e deslocamentos de massas de ar podem ser alterados, ciclos de glaciação (eras do gelo) podem ocorrer, alterar os níveis de oceanos, gradualmente as áreas florestais podem se expandir ou se retrair diante de áreas de campos e desertos, o planeta pode se tornar mais seco ou quente, entre outras alterações ocasionadas por tais ciclos.

Todas essas alterações que ocorrem na Terra acabam por exercer efeitos sobre as populações de seres vivos. Selecionando indivíduos com diferentes características e aptidões a sobreviverem e se reproduzirem diante dessas alterações ambientais. Dessa forma, acabam por culminar nos diferentes processos evolutivos que exercem seus efeitos sobre os seres vivos.

Fontes: Sagan, 1996; Keynes, 2004; Bryson, 2005; Darwin, 2008; Darwin, 2009; Mayr, 2009; Favretto, 2014; Lomolino, 2020.

Seleção natural

A seleção natural é um processo simples e pode ser exemplificado da seguinte forma: na primeira fase se produz variação (variabilidade) entre os indivíduos de uma espécie por meio de mutações, *crossing-over*, meiose nas células reprodutivas, recombinações genéticas e reprodução sexuada.

Após, na segunda fase, os fenótipos (manifestação física de um genótipo, que é a composição genética de um indivíduo) produzidos destas variações genéticas são selecionados pelo ambiente, aqueles indivíduos com os melhores genótipos-fenótipos para o ambiente onde estão inseridos que conseguem produzir o maior número de descendentes, ou descendentes viáveis, passarão essas características adiante na população. Logo aumentando a frequência dessas características positivas nas populações da espécie.

O aumento da frequência dessas características na população pode começar a gerar alterações no fenótipo geral dela, reduzindo a frequência de reproduções com outras populações da mesma espécie que vivam em outros ambientes e, em longo prazo, modificando-a tanto que não conseguirá mais cruzar com outras populações, estando plenamente formada uma nova espécie.

As espécies geralmente se distribuem em populações e estas não possuem uma distribuição homogênea. Em todo o território que ocupam existem barreiras geográficas como montanhas, rios, lagos e oceanos, além de restrições ecológicas, que se não impedem totalmente o fluxo de indivíduos entre elas, podem ao menos dificultá-lo. Por exemplo, os grandes rios da bacia amazônica que muitas aves não possuem capacidade de cruzá-los. Além disso, geralmente indivíduos que habitam os extremos da distribuição de uma espécie também podem estar isolados ao menos parcialmente, uma população de sabiás no Rio Grande do Sul, pode demorar muitos anos para trocar genes com uma população no Rio Grande do Norte.

Ao longo de sua distribuição os indivíduos estão expostos às mais variadas condições do ambiente e, apesar de cada um ser geneticamente

único, todos, sem exceção, estão sujeitos às mesmas pressões seletivas. Portanto, a evolução age sobre esta variação das espécies ao longo de sua distribuição através das diferentes pressões exercidas pelo meio ambiente.

A grande maioria dos indivíduos de uma população morre antes de ter sucesso reprodutivo, devido aos perigos encontrados, sejam doenças ou predações. Os que sobrevivem e conseguem se reproduzir passam seus genes para as próximas gerações e com eles suas características, por exemplo, que podem ter feito com que eles tivessem um sistema imunológico que os tornaram mais resistentes a uma doença ou alguns segundos mais rápidos a ponto de escapar de um predador. Para a evolução ocorrer é preciso que haja o sucesso reprodutivo, caso contrário os genes que beneficiaram o indivíduo serão eliminados com suas próprias mortes.

As pressões ambientais acabam por “selecionar” alguns indivíduos que conseguem sobreviver e se reproduzir, enquanto outros são eventualmente eliminados. Digo eventualmente, porque nem sempre esses indivíduos serão eliminados, na maioria das vezes basta que ocorra reprodução diferencial. Ou seja, um indivíduo com melhor aptidão para sobreviver em um ambiente consegue ter uma prole maior e assim, ao longo do tempo, aumentar a frequência (presença) de seus genes na população em que está inserido.

Um exemplo clássico do efeito do ambiente ocasionando a seleção natural sobre aves foi obtido com os tentilhões de Darwin nas ilhas Galápagos. Foi constatada uma correlação entre a heterogeneidade ambiental (as diferentes características do ambiente) e a variação morfológica (na forma) dos bicos das aves. No caso de *Geospiza fortis* (Thraupidae), a variação fenotípica fazia com que os diferentes indivíduos explorassem distintos recursos alimentares com eficiências diferentes, demonstrando o controle da seleção natural sobre as variações no fenótipo de uma população. Indivíduo com bicos grandes ou pequenos exploravam alimentos diferentes encontrados no ambiente.

Ainda relacionado à seleção natural, é possível citar os exemplos de aves noturnas, como as famílias Caprimulgidae e Nyctibiidae. Estas aves possuem uma plumagem de coloração que camufla o indivíduo no ambiente, o que é conhecido como cripsia; é simples imaginar as pressões seletivas da predação que levam uma

população a gradualmente adquirir estas colorações, quando os indivíduos que possuem uma plumagem que os tornem só um pouco mais indistinguível em meio à vegetação têm suas chances de sobrevivência e reprodução aumentadas.

A cripsia gerada pela seleção natural também pode ser observada no caso de fêmeas de algumas espécies de Cotingidae e Pipridae que em geral possuem tonalidades de cores que se misturam à vegetação, servindo como uma proteção para o período em que as fêmeas estão chocando os ovos, dificultando a localização do ninho por algum predador. Outros exemplos desta forma de seleção natural ocasionada por pressões de predação e sobrevivência podem ser encontrados na família Tinamidae, por serem aves que vivem a maior parte do tempo no solo. Em geral, possuem coloração de tonalidades marrom e bege com listras que servem para camuflar o indivíduo em meio à vegetação.

Outra importante demonstração da seleção natural e dos efeitos do ambiente sobre as aves pode ser encontrada nos processos de convergência evolutiva, o mesmo nicho ecológico ou zona adaptativa é ocupado por organismos semelhantes, mas sem parentesco, pois as pressões e oportunidades ambientais similares resultam na seleção de fenótipos (aspecto físico) também similares. Neste caso é possível citar as famílias Picidae (pica-paus) e Dendrocolaptidae (arapaçus), pertencentes até mesmo a ordens diferentes, mas que por explorarem nichos similares, ambas as famílias de aves escaladoras de troncos de árvores, apresentam fenótipos similares devido às pressões seletivas semelhantes.

Também as famílias Hirundinidae (andorinhas) e Apodidae (andorinhões), apesar de filogeneticamente distantes, são fenotipicamente similares devido ao nicho que exploram, realizando a captura de insetos em voo durante longos períodos de tempo. Pode ser citada ainda como possível convergência evolutiva, a similaridade entre os bicos de Ramphastidae (tucanos) e Bucerotidae (calaus), famílias de ocorrência neotropical e paleotropical, respectivamente, devido aos hábitos alimentares similares destes dois grupos, consistindo de frutos e pequenos animais.

Até mesmo as ações humanas estão influenciando na evolução das espécies de aves, estudos com *Petrochelidon pyrrhonota* por meio

de monitoramentos de algumas de suas populações constataram uma correlação entre a redução do tamanho das asas desta espécie e a redução de sua mortalidade por atropelamento em rodovias. Sendo este um forte indicativo da ação da seleção natural nestas populações, pois os indivíduos com asas menores possuem uma maior facilidade para realizar manobras no ar o que permite que eles escapem das colisões com veículos e assim sobrevivam e passem seus genes com as características de asas curtas para as próximas gerações.

Exemplo similar foi observado em um experimento com a resposta das aves ao tráfego em rodovias, onde se verificou a ação da seleção natural, pois as aves foram selecionadas para responderem ao limite de velocidade das rodovias e sua velocidade de fuga é baseada nesta velocidade média e não na velocidade em que o carro realmente está se locomovendo. Ou seja, em estradas com velocidade média mais lenta, as aves esperavam até que os carros estivessem mais próximos para levantar voo e em estradas com tráfego mais rápido, elas levantavam voo a uma distância maior dos carros. Assim tem-se um cenário onde as aves que buscavam alimento em rodovias que respondiam aleatoriamente à velocidade de cada carro podem ter sido eliminadas e aquelas que fugiam baseadas em uma velocidade média conseguiram sobreviver e ter sucesso reprodutivo.

Fontes: Grant et al., 1976; Promislow et al., 1992; Mayr, 2005; Mayr, 2009; Gluckman & Cardoso, 2010; Brown & Brown, 2013; Legagneux & Ducatez, 2013; Favretto, 2014.

Seleção sexual

O que poderia explicar a existência de aves de cores vistosas como em muitas espécies da família Pipridae, Trochilidae, Fringillidae, Thraupidae e Cotingidae, se tais colorações tornam tais aves mais visíveis para predadores? A seleção sexual, ou resumindo em uma frase, a seleção para sucesso reprodutivo em competição com integrantes da mesma espécie.

Em diversas espécies destas famílias citadas muitos machos possuem uma coloração vistosa, enquanto as fêmeas possuem uma coloração que as camufla melhor em meio ao ambiente. Estes são os casos em que as chances de se obter um parceiro para se reproduzir fornecem maior

vantagem para o sucesso reprodutivo do que a simples sobrevivência do indivíduo em relação a alguma predação potencial, apesar dos riscos que surgem. Pois para a evolução não basta que o indivíduo sobreviva, é necessário que passe seus genes adiante e neste ponto é que a conquista de um parceiro reprodutivo supera os riscos de ter sua sobrevivência reduzida.

No entanto, a seleção do parceiro reprodutivo não age de forma isolada, ela está relacionada com a seleção do nicho da espécie, sendo que em algumas ocasiões a heterogeneidade de nichos pode ocasionar uma diversificação na forma de seleção de parceiros. Fêmeas com nichos diferentes podem ter preferências diferentes no que se refere às características dos machos contribuindo para a divergência das populações de uma determinada espécie.

Na ave norte-americana *Haemorrhous mexicanus* (Fringillidae), as fêmeas são marrons e os machos têm colorações da cabeça e do peito que variam de amarelo pálido até alaranjado e vermelho brilhante. Nesta espécie as fêmeas preferem se reproduzir com os machos de cores brilhantes. O motivo é que a coloração dos machos varia, pois depende dos carotenoides absorvidos em sua alimentação, pois quanto mais bem alimentado o macho, mais vermelha e brilhante é sua cor.

Assim, esta característica funciona como uma sinalização para as fêmeas “olhe para mim, sou um macho que consegue obter uma boa quantidade comida e posso alimentar seus filhotes”. Desta forma, os genes que fazem as fêmeas escolherem machos mais vistosos são beneficiados, ou seja, são passados para as próximas gerações porque estes machos conseguem auxiliar melhor no cuidado parental devido à sua capacidade de obter mais alimento.

Os cantos das aves também servem para a competição entre os machos, não apenas para agradar as fêmeas, mas para alertar possíveis competidores para que se afastem de seu território. Em algumas espécies, por exemplo, *Agelaius phoeniceus* (Icteridae), ave da América do Norte e Central, um macho só consegue copular com a fêmea caso possua um território e neste caso poderá obter várias fêmeas, tentando manter afastados outros machos utilizando-se de vocalizações e somente em último caso agressão física, por ser uma ação que oferece grande risco e maior gasto de energia.

Efeitos nítidos da seleção sexual são observados na família Pipridae, na qual os machos se reúnem em grupos para realizarem exibições para as fêmeas que escolhem aquele que possui características que mais lhes agradem. Assim, o isolamento de espécies ancestrais em fragmentos florestais gerados durante os ciclos de glaciações, bem como, entre rios de grande porte como na Amazônia, pode ter separado populações e nestas populações isoladas as preferências das fêmeas podem ter divergido e em consequência, as próprias espécies.

Apesar do risco que os machos correm por ostentarem plumagens vistosas e cantarem para as fêmeas, fatores que os deixam mais expostos a predadores, em algumas espécies, como em *Chiroxiphia caudata* (Pipridae), foi verificado que os machos escolhem locais para realizar suas exibições para as fêmeas que contribuem para sua própria sobrevivência. No caso da referida espécie, são escolhidos locais com diversos galhos horizontais, que lhes proporcionam poleiros para seus comportamentos de corte e que também dificultam o ataque de um possível predador. Desta forma, pode-se afirmar que os indivíduos de *C. caudata* estão tentando reduzir os custos que a seleção sexual impõe a eles.

Fontes: Mayr, 2005; Mayr, 2009; Coyne, 2009; Anciães et al., 2009; Flora, 2010; Favretto, 2014.

Seleção de grupo

É difícil separar a seleção de grupo da seleção de parentesco (tratada adiante), pois em geral esta última se sobrepõe com a seleção de grupo social. A seleção de parentesco é definida como a seleção que busca favorecer a sobrevivência de parentes próximos que possuam genótipos semelhantes. Em ambas as formas os indivíduos tentam, de certa forma, beneficiar ao máximo a sobrevivência e replicação de seu material genético ou similar. Na seleção de parentesco pelos indivíduos serem parentes, logo compartilhando genes, e no grupo, pela troca de favores entre os indivíduos.

A seleção de grupo pode ser dividida em tênue e sólida. No caso da tênue, o sucesso ou fracasso evolutivo de um grupo é apenas consequência das aptidões dos indivíduos que o compõe, não havendo influência do fato de estarem agrupados. Porém, quando se fala em grupos sociais, atinge-se uma característica que

pode ser selecionada. Os membros desses grupos cooperam entre si, por exemplo, advertindo outros membros no caso da presença de predadores, compartilhando fontes de alimentos e enfrentando os inimigos juntos. Ou seja, estes comportamentos aumentam as chances de sobrevivência do grupo.

Ao ser considerado, por exemplo, o comportamento do anu-branco *Guira guira* (Cuculidae), quando o grupo está se alimentando no chão, um ou mais indivíduos ficam vigiando a aproximação de algum predador, fazendo um papel de sentinela. Este comportamento que favorece a sobrevivência do grupo pode ser considerado como uma seleção de grupo, ou seja, o comportamento está propiciando a sobrevivência de todos os indivíduos. Diferente de um comportamento em que todos os indivíduos estivessem se alimentando no solo e aquele que tivesse observado um predador por perto simplesmente fugisse.

Há de se considerar que nem sempre os bandos de *Guira guira* utilizam uma sentinela, sendo que este aspecto parece estar associado com o tipo de ambiente onde eles forrageiam. Se forem áreas abertas, a detecção de predadores é mais fácil, e assim não há uma sentinela, mas em áreas com vegetação mais fechada, a detecção de predadores pode ser prejudicada por parte do grupo e assim há sentinelas presentes. Outros possíveis fatores podem estar relacionados ao tamanho do grupo, grupos menores, em geral, não possuem sentinela e grupos maiores possuem, possivelmente devido ao agrupamento de um grande número de indivíduos poder ser mais facilmente detectado por um predador.

O grupo bem sucedido acaba atuando como uma unidade, sendo esta unidade favorecida pela seleção. Deve-se considerar ainda, que muitas vezes, os grupos são formados por parentes próximos e tal seleção é feita por parentesco, que é a seleção individual. Individual, pois como em geral os indivíduos de um grupo possuem material genético semelhante, ajudar tais indivíduos acaba sendo um favorecimento próprio disfarçado de altruísmo, ou seja, ajudar o próximo procurando preservar o próprio material genético.

Outro aspecto da seleção de grupo visível na defesa contra predadores foi observado no papa-moscas-preto *Ficedula hypoleuca* (Muscicapidae), uma ave da África e Europa. Quando se quer afugentar um predador, agir sozinho é perigoso, porém, em conjunto isto se

torna mais vantajoso. Em *Ficedula hypoleuca* fugir sem avisar os demais ou sem ajudar a afugentar o predador poderá implicar em punição por parte do grupo. Se a ave não avisar a presença de um predador, certamente ela corre menos risco de ser predada, porém o predador tende a permanecer mais tempo no local, aumentando as chances de localizar os ninhos de diversos indivíduos inclusive daquele que não alertou.

Desta forma, a presença do predador por mais tempo também dificulta a alimentação da prole, que pode por meio de suas vocalizações de fome sinalizar ao predador a localização do ninho. Então, atacar em grupo pode fazer o predador desistir da área em questão para caça. Ressalta-se ainda que os espécimes de *Ficedula hypoleuca* conseguem identificar os vizinhos que ajudaram e os que não ajudaram a espantar um predador, e aqueles que auxiliaram receberam este mesmo benefício posteriormente e os que não auxiliaram não receberam. Percebe-se neste caso a pressão do grupo para que o indivíduo tenha um determinado comportamento para obter benefícios e evitar a punição por seus similares.

Fontes: Dawkins, 1979; Sick, 1997; Mayr, 2005; Krams et al., 2008; Mayr, 2009; Lima et al., 2011.

Seleção de parentesco

Referente à seleção de parentesco, é possível afirmar que algumas aves ajudam seus parentes a alimentar os filhotes, ao invés de construir seu próprio ninho, por não possuírem um bom território. Assim sabendo que suas chances de sucesso reprodutivo estão reduzidas, agem de forma a beneficiar outros indivíduos com genes similares e que terão maiores chances de sucesso reprodutivo.

É possível exemplificar esta forma de seleção com o estudo da ave australiana *Pomatostomus ruficeps* (Pomatostomidae), que cria seus filhotes obrigatoriamente de forma cooperativa, sendo raros os grupos que não contam com ajudantes na criação da prole. Por meio da marcação dos espécimes, inclusive com genotipagem, foi verificado que os indivíduos ajudantes dedicaram até três vezes mais cuidados para os filhotes com os quais possuíam algum parentesco do que para outros sem esta

proximidade gênica. Na espécie brasileira João-de-pau *Phacellodomus rufifrons* (Furnariidae) também foi observado o comportamento cooperativo para criar a prole e os indivíduos que receberam o auxílio tiveram maior sucesso reprodutivo do que aqueles que não receberam.

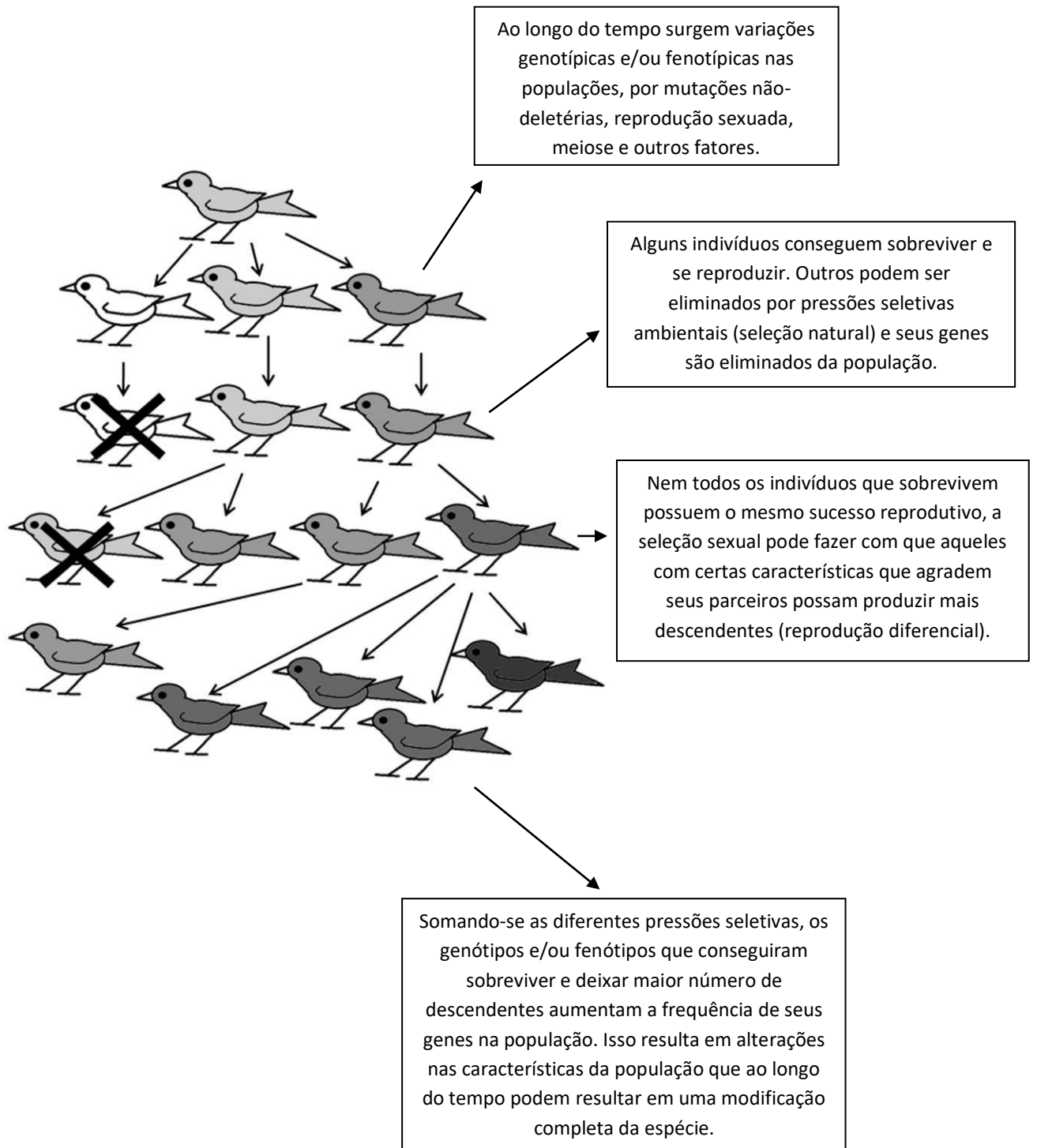
O corvo *Corvus corone* (Corvidae), encontrado na Europa e Ásia, demonstrou preferência por receber auxílio de seus parentes, provavelmente como uma forma de evitar a disputa de interesses de outras aves que tentam obter benefícios de um potencial parceiro reprodutivo por meio de ajuda nos cuidados com a prole. Em alguns casos, os próprios filhotes desempenham o papel de auxiliar os progenitores nos cuidados com a nova prole, nestes casos o indivíduo não busca um novo território, seja por não encontrar um disponível, pelo risco de mortalidade associado à dispersão, ou pela baixa probabilidade de conseguir um parceiro reprodutivo e em consequência, uma baixa probabilidade de sucesso reprodutivo.

Em algumas comunidades de aves a troca de benefícios algumas vezes é retribuída da mesma forma, porém em outras espécies, a fêmea reprodutora é uma potencial parceira reprodutiva futura para o macho que está agindo como ajudante do casal. Assim, ajudá-la ou ajudar seus filhotes pode aumentar as chances de reproduzir-se com ela em uma ocasião futura.

No entanto, em outra espécie, a ave australiana *Malurus coronatus* (Maluridae), foi registrado que nem todos os indivíduos que auxiliaram casais com seus filhotes eram parentes, isto implica na troca de benefícios mesmo entre indivíduos não aparentados. Ressalta-se ainda que os maiores benefícios da seleção de parentesco ocorrem entre as espécies que praticam a monogamia, sendo reduzidos entre espécies polígamas. No caso das espécies polígamas, aparentemente a energia gasta com cuidados de filhotes de parentes parece não compensar os benefícios gastos na reprodução com diversos parceiros.

Fontes: Clutton-Brock, 2002; Baglione et al., 2003; McGowan et al., 2003; Brito et al., 2004; Rodrigues & Carrara, 2004; Rice, 2007; Kingma et al., 2010; Browning et al., 2012.

Como as aves evoluem?



Processos de especiação

O processo de evolução biológica gera diferentes mudanças nos seres vivos ao longo do tempo, inicialmente pequenas modificações genotípicas e fenotípicas que ao se acumularem ao longo do tempo, desde que favoreçam a sobrevivência e reprodução de seus portadores, resultam no processo de especiação, modificação de uma espécie em outra ou sua separação em mais de uma espécie. Essas modificações evolutivas são os resultados de todos os processos acima apresentados, como pressões do ambiente, por meio de seleção natural, ou influências de características comportamentais da própria espécie, resultando na seleção sexual. Além de outros processos evolutivos, como deriva gênica, seleção de grupo e parentesco.

Para que ocorra um processo de especiação é crucial que haja isolamento reprodutivo. Característica ligada diretamente com o conceito biológico de espécie, que considera uma espécie como sendo agrupamentos de populações naturais intercruciantes e reprodutivamente isolados de outros grupos com mesmas características. Este isolamento pode ser pré- ou pós-zigótico, exemplificando, quando há diferenças nos comportamentos reprodutivos ou quando a prole híbrida tem baixa viabilidade ou fertilidade, respectivamente.

Teoricamente consideram-se a existência de três processos principais de especiação, alopátrica, parapátrica e simpátrica. Na especiação alopátrica a população da nova espécie surge isolada geograficamente da população da espécie ancestral. Na especiação parapátrica a espécie nova surge em uma população contígua, ou seja, próxima à espécie ancestral. Enquanto na especiação simpátrica a espécie nova surge no mesmo espaço geográfico da população ancestral.

Os processos de especiação alopátrica ocorrem na natureza quando uma ou mais populações de uma mesma espécie são geograficamente isoladas umas das outras, esse isolamento interrompe os processos reprodutivos entre elas e, por consequência, seu fluxo gênico. O isolamento pode ocorrer por meio de alterações no curso de um rio, o soerguimento de uma montanha, ou como ocorreu muito na América do Sul, expansões e retrações de áreas de floresta e

cerrado/campos ao longo dos períodos de glaciação (teoria dos refúgios), especialmente no Período Pleistoceno (entre 2,5 milhões de anos atrás até 11,7 mil anos atrás). Coincidindo com a estimativa do período de surgimento estimado para muitas espécies atuais de aves, entre 5 a 2 milhões de anos atrás.

Durante períodos de frio e seca, as áreas florestais sofriam retrações e geravam diversos fragmentos isolados, interrompendo o fluxo gênico entre as aves destes *habitat*. Ou seja, as aves florestais não conseguiam se deslocar entre os fragmentos florestais, suas populações permaneciam isoladas e distantes dos outros fragmentos.

Por outro lado, durante os períodos de calor as áreas florestais se expandiam e isolavam as áreas de campo, isolando as espécies destes *habitat*. Isolando ora fragmentos florestais, ora áreas abertas. Cada período de isolamento ocorreu durante vários milênios e separando as espécies animais que ali viviam. Neste conceito é importante definir que há muitas espécies que possuem baixa capacidade de dispersão e assim ficavam isoladas no fragmento florestal rodeado por cerrado ou campos naturais e vice-versa. Caso muito característico em uma situação dessas atualmente é de *Cinclodes pabsti* e *Cinclodes espinhacensis*, remanescentes relictuais com populações restritas a campos de altitude de Santa Catarina/Rio Grande do Sul e de Minas Gerais, respectivamente.

Com a separação dessas populações nos diferentes fragmentos de ambientes, podem ter ocorrido alterações ambientais em cada área isolada, por exemplo, uma área de Mata Atlântica isolada no nordeste do Brasil poderia estar exposta a diferentes condições climáticas de uma área na região sul. Assim criando diferentes pressões seletivas que produziriam a divergência da espécie ancestral em novas espécies.

Essa divergência também pode ocorrer por deriva gênica, caso as pressões sejam similares. Ou, caso a nova população seja formada por uns poucos indivíduos que chegam a um local novo com baixo fluxo gênico com a população ancestral, pode ocorrer o chamado efeito fundador, em que a nova população possuirá apenas uma pequena porcentagem da variabilidade gênica ancestral, facilitando esse processo de deriva gênica e especiação. Essas

alterações nas diferentes populações que foram separadas podem ocorrer gradualmente ou em períodos de estabilidade entremeados por períodos de rápidas mudanças evolutivas, como pulsos evolucionários.

Esses processos evolutivos que explicam, por exemplo, porque existem três centros de endemismo de espécies na Mata Atlântica, ou seja, áreas com grande quantidade de espécies endêmicas, que ocorrem exclusivamente em certa região. O centro de endemismo da Bahia, centro de endemismo de Pernambuco e o centro de endemismo da Serra do Mar, que foram possivelmente regiões que tiveram áreas florestais que permaneceram isoladas durante períodos de eras glaciais, quando houve retração das florestas e avanço das áreas de Cerrado e Campos Naturais. As populações de espécies ancestrais isoladas nessas áreas florestais acabaram por se modificar ao longo do tempo, dando origem às espécies endêmicas que caracterizam essas regiões.

O processo de migração também pode contribuir para a especiação alopátrica, populações de aves que por algum motivo acabam usando rotas migratórias diferentes e migram para regiões reprodutivas diferentes, podem ficar com o fluxo gênico entre elas interrompido. Com esse isolamento favorecendo o processo de especiação, mesmo que eventualmente possa ocorrer alguma hibridização entre essas populações.

Na especiação parapátrica uma nova espécie evolui de populações contíguas, ou seja, próximas umas das outras e não afastadas como na especiação alopátrica. Essa forma de especiação, por exemplo, ocorre quando duas populações de animais ocorrem em dois ambientes diferentes, mas ainda comunicantes. Dessa forma, as pressões seletivas que existem em cada um desses ambientes são diferentes e vão conduzindo uma divergência a ponto de surgirem duas novas espécies. Como os dois ambientes são contíguos, ainda pode haver processos reprodutivos entre as duas espécies separadas nesses pontos de encontros. Mas provavelmente os híbridos que surgem não são

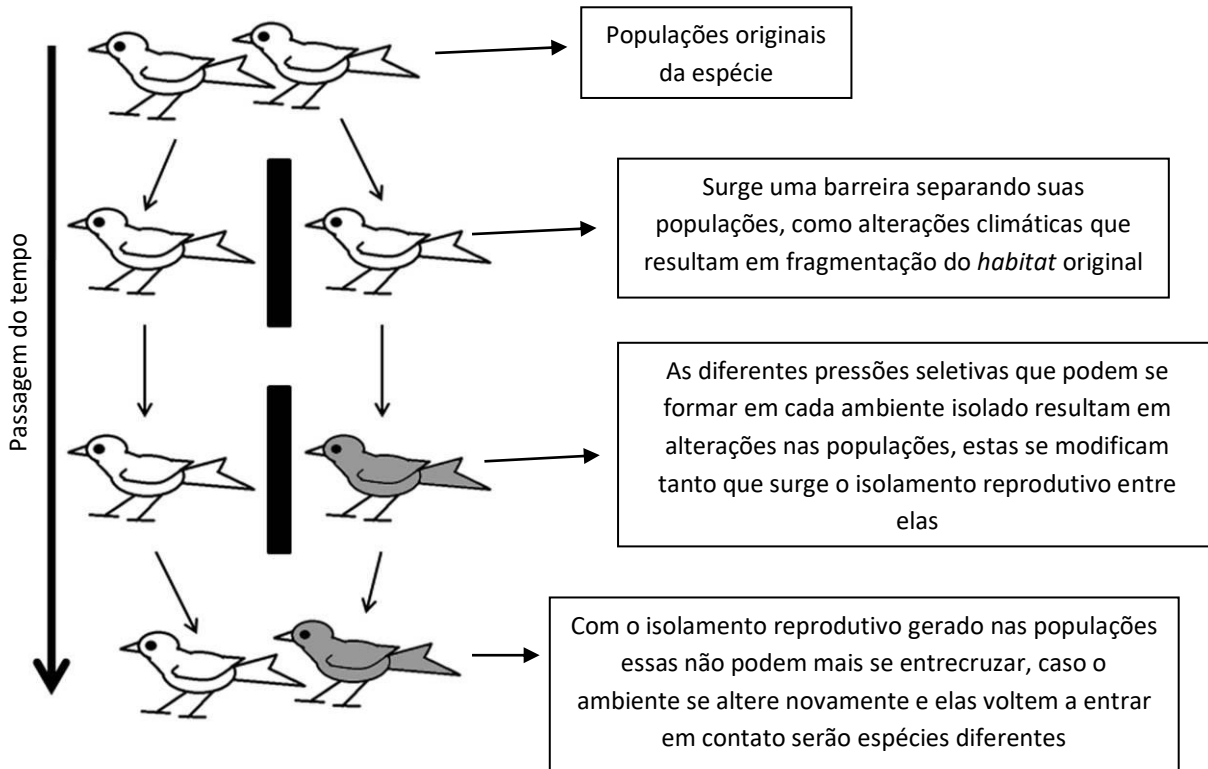
aptos a manterem populações viáveis nesta área de transição entre os dois ambientes, mantendo assim o isolamento reprodutivo entre as populações. Porém considera-se que as evidências desta forma de especiação são fracas, já que as zonas híbridas podem ser resultado de uma aproximação populacional após um período de especiação alopátrica.

Na especiação simpátrica ocorre divergência nas populações de uma espécie sem haver qualquer forma de isolamento geográfico. Ou seja, o processo de vicariância, separação de uma espécie em duas ou mais, ocorreria em um mesmo ambiente. Ela pode ter início com um polimorfismo intrapopulacional, em que dentro da população de uma dada espécie existem variações morfológicas, que podem, por exemplo, resultar em diferenças da fonte alimentar usada por estes indivíduos. Essa forma de especiação é provavelmente mais comum em insetos e peixes, no caso das aves, a especiação que mais ocorre é alopátrica, alguns dados indicam que a especiação simpátrica ocorreu em apenas 5% das espécies de aves.

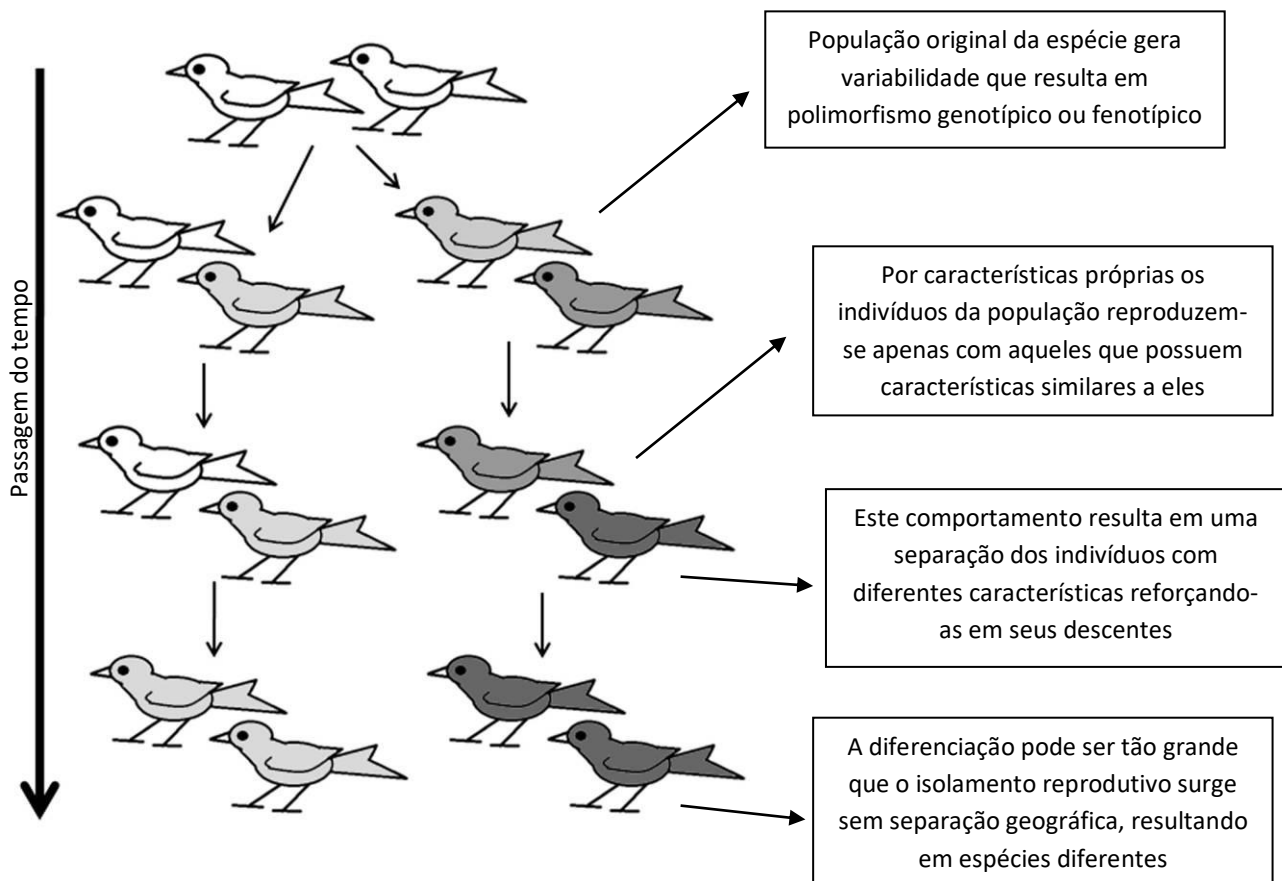
Em resumo, o planeta Terra está em constante transformação, sua superfície é continuamente alterada por diferentes intempéries e essas alterações se refletem também nas formas de vida que o habitam. Os seres vivos são moldados e modificados ao longo do tempo pelas diferentes pressões seletivas do ambiente, estas pressões levam ao surgimento de novas espécies por processos de especiação. Porém, o surgimento de novas espécies pode resultar no desaparecimento de outras e eventualmente toda a vida que surgiu ao longo de milhões de anos é repentinamente extinta, sem tempo para se adaptar às bruscas alterações ambientais. A vida é resiliente e mutável, mas apenas até certo limite.

Fontes: Haffer, 1969; Cracraft & Prum, 1988; Cech & Rubega, 2001; Rice, 2007; Ridley, 2007; Phillimore et al., 2008; Ribeiro et al., 2009; Batalha-Filho & Miyaki, 2011; Silva et al., 2012; Lovette, 2016b; McEntee et al., 2018; Rodrigues, 2020.

Especiação alopátrica



Especiação simpátrica



AS AVES

Ordem Rheiformes

Família Rheidae

Família composta por aves conhecidas popularmente como emas. Esta ordem surgiu possivelmente no período Paleogeno, com fósseis que datam de 40 milhões de anos atrás na época Eoceno (e.g. *Diogenornis*). Mas representantes definitivos da família (e.g. *Heterorhea* e *Hinasuri*) são registrados no Plioceno (5 a 2 milhões de anos atrás).

***Rhea americana* (Linnaeus, 1758)**

Nome popular: ema

Comprimento: 180 cm.

Habitat: Ocorrem em áreas de campos e pastagem, também próximas de fazendas, eventualmente podem ser observadas se deslocando em plantações de soja. Fora do período reprodutivo usam locais com vegetação mais esparsa, que facilitam sua movimentação.

Alimentação: Alimentam-se de folhas (e.g. *Brachiaria*), frutos, sementes, insetos, pequenos vertebrados como lagartixas, serpentes, mamíferos e anfíbios, eventualmente peixes. Ingerem pedras para auxiliar na digestão. Podem pular para tentar pegar frutos em galhos de árvores.

Consumem frutas das seguintes famílias e gêneros: Anacardiaceae: *Anacardium*; Arecaceae: *Copernicia*, *Syagrus*; Solanaceae: *Solanum*; Rubiaceae: *Genipa*.

Comportamento e observações: Aves terrícolas, sem capacidade de voar, possuem 134 a 170 cm de altura, dependendo da postura, o macho pesa até 34,4 kg e a fêmea 32 kg. Ao correr pode alcançar mais de 60 km/h.

Descansam sentadas sobre os tarsos, às vezes em decúbito ventral com as pernas esticadas para trás. Dormem com o pescoço esticado horizontalmente no chão ou dobrado sobre as costas. Não possuem glândula uropigiana. Em suas excretas há separação de fezes e urina, diferentemente das outras aves.

Adentram em brejos e conseguem atravessar rios a nado, eventualmente entram no mar em praias para realizar algum deslocamento. Vivem em bandos, que podem abrigar machos, fêmeas e juvenis (até oito machos). Fora do período reprodutivo os bandos podem ter de três

a 30 indivíduos, com registros de até 100 indivíduos.

Predadores: De adultos: puma (*Puma concolor*) e raposas (*Lycalopex culpaeus*). De seus filhotes e/ou ovos são falcão-peregrino (*Falco peregrinus*), zorrilho-da-patagonia (*Conepatus humboldti*), raposa-cinzenta-argentina (*Pseudalopex griseus*), gato-do-mato-grande (*Leopardus geoffroyi*), furão (*Galictis cuja*), tatu-peludo (*Chaetophractus villosus*) e teiú (*Salvator merianae*).

Reprodução: Reprodução registrada entre julho e março, variando conforme a região. O macho adulto expulsa os rivais e reúne em um grupo três a seis fêmeas. Estas permanecem juntas, mas o macho costuma andar sozinho.

Praticam poligamia e poliginia, mas apesar disso os machos lutam com bicadas e entrelaçando os pescoços. Fazem corte para as fêmeas esticando as asas horizontalmente, correndo em círculos, abrindo e chacoalhando as asas. O comportamento de levantar a parte posterior do corpo serve para atração das fêmeas e também para expulsão de possíveis rivais.

Durante o período reprodutivo, ambos os sexos passam mais tempo em vigilância contra predadores do que se alimentando, e fora do período reprodutivo os indivíduos passam menos tempo em vigilância, exceto quando não estão em um bando.

O macho prepara um buraco no solo como ninho, podendo para tal, se aproveitar de concavidades já existentes. Os locais de reprodução geralmente são próximos de áreas úmidas e em locais com vegetação densa.

O ninho é preenchido com matéria vegetal, como folhas, tanto amassadas das proximidades do mesmo, quando cortadas com o bico e dispostas dentro do ninho.

A incubação é realizada pelo macho, o número de ovos varia conforme o número de fêmeas e também número de machos. Cada ninho pode ter a 10 ou 30 ovos dependendo do número de fêmeas que usam o mesmo ninho, e podem ter em média 605 g cada. A incubação dura 27 a 41 dias. Os filhotes são precociais.

O macho cuida dos filhotes, que se alimentam sozinhos e permanecem com o macho

adulto por até seis meses, após ainda permanecem em grupo até os dois ou três anos de idade, quando atingem a maturidade. Há registros de machos acompanhados por até 22 filhotes. Consta que alguns machos podem adotar filhotes estranhos, tais machos possuem comportamentos mais vigilantes e protetores do que os demais.

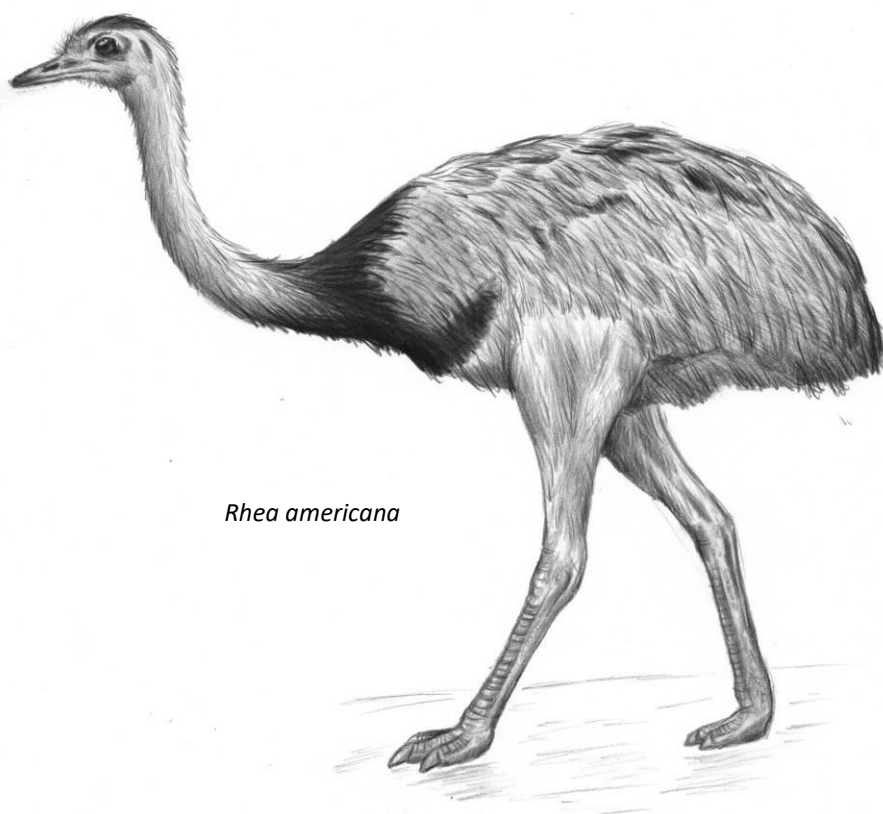
Todo esse cuidado dos machos para com os filhotes demanda uma grande quantidade de energia e provavelmente devido a isto só 20% destes tentam nidificar anualmente durante o período reprodutivo.

Distribuição: Ocorrem na Bolívia, Paraguai, Argentina, Uruguai e Brasil, onde ocorrem ao longo de áreas do Cerrado no Brasil Central,

também Caatinga; no sul do Brasil no Rio Grande do Sul e alguns pontos de Santa Catarina.

Altitude: Até 1.200 m.

Fontes: Belton, 1984; Stotz et al., 1996; Sick, 1997; Reboreda & Fernandez, 1997; Codenotti & Alvarez, 1998; Mercolli & Yanoski, 2001 *in* de la Peña, 2016; Fernandez & Reboreda, 2003; Di Giacomo, 2005; Sigrist, 2006; Likoff, 2007; Abreu, 2008; Sarasola et al., 2010 *in* de la Peña, 2016; Dalessandro, 2013; Folch et al., 2013; de la Peña, 2016; Picasso & Mosto, 2016; Erize & Villafañe, 2016; Wikiaves, 2019.



Rhea americana

Ordem Tinamiformes

Família Tinamidae

A família Tinamidae faz parte de um grupo de aves conhecidas como ratitas, composto pelas emas, avestruzes, casuares, kiwis e aves-elefante (estas já extintas). Estas aves possuem o osso esterno plano e não em forma de quilha como nas demais aves. Há registros de fósseis dessa família datados do Mioceno (17,5 a 16,3 milhões de anos atrás), da espécie *Crypturellus reai* na Argentina. Os tinamídeos possivelmente possuem sua origem relacionada com aves morfologicamente similares a eles, mas com maior capacidade de voo, os Lithornithidae, datados de fins do Cretáceo ao Eoceno (entre 67 a 40 milhões de anos atrás).

Os Tinamidae são popularmente conhecidos como inambu, inhambu, nambu, perdigão, perdiz e codorna. Mas não incluem a codorna doméstica (*Coturnix* spp.) comumente criada por humanos para fins alimentícios, que pertence à família Phasianidae.

Características

As aves desta família têm um corpo que lembra a forma de galinhas e são muito perseguidas para fins de caça. São aves terrestres, com pouca capacidade de voo, devido às suas asas curtas e ao peito com esterno sem formato de quilha para fixação de maiores músculos peitorais que auxiliam no voo. Suas retrizes (penas da cauda) são bastante curtas, em algumas espécies estão ocultas em meio às penas de contorno do corpo. A coloração dos machos e fêmeas é similar, inconspícua. As fêmeas geralmente são maiores do que os machos.

Comportamento

Muitas espécies vivem em áreas florestais ou associadas a esses ambientes, como os gêneros *Crypturellus* e *Tinamus*. Outras espécies vivem em áreas abertas como *Rhynchotus* e *Nothura*.

Essas aves procuram se deslocar mantendo-se ocultas em meio à vegetação, quando detectam alguma ameaça ficam imobilizadas com pescoço ereto, ou com a parte posterior do corpo levantada, ou, ainda, deitam-se para passarem despercebidas. Em situações de perigo, quando não foram detectados pelo predador, evitam escapar voando e procuram se deslocar caminhando para longe da possível ameaça. Assim

só usam o voo para escape como último recurso e quando o fazem voam por apenas algumas dezenas de metros.

As espécies do gênero *Tinamus* se empoleiram para dormir, em geral em galhos horizontais localizados de 2 a 5 m do solo. No galho apoiam-se com seus tarsos, que são ásperos e escamosos, e assim auxiliam a manter a ave imóvel. Enquanto as espécies do gênero *Crypturellus* e também as de áreas abertas descansam sobre o solo. Algumas espécies podem sempre dormir nos mesmos locais.

Algumas espécies são solitárias e outras formam bandos, geralmente as espécies florestais são solitárias e algumas se encontram com outros indivíduos apenas durante o período reprodutivo.

Alimentação

A alimentação de Tinamidae é composta principalmente de sementes, também por frutas caídas encontradas no chão, folhas, moluscos, artrópodes, anfíbios, répteis e pequenos mamíferos. Consta que até 2/3 do conteúdo do papo e do estômago são sementes, que serão digeridas, e não dispersas pelas fezes.

Capturam pequenos artrópodes e moluscos revirando a serrapilheira, inclusive lagartas urticantes de mariposas. No caso de *Rhynchotus rufescens* esse também pode usar seu bico longo, curvo e forte para arrancar tubérculos e raízes do solo, principalmente durante o inverno quando diminui a abundância de insetos. Esta espécie também procura cupins, e pode, eventualmente, caçar pequenos lagartos, pequenos roedores e serpentes. *Nothura maculosa* pode pregar carrapatos e utilizam a movimentação do gado em meio ao pasto para apanhar insetos afugentados por eles, também podem escavar o solo com o bico para obter raízes e tubérculos. Os filhotes de Tinamidae dependem mais de alimentos de origem animal do que os adultos.

As espécies florestais, como *Crypturellus* e *Tinamus*, reviram a serrapilheira com o bico para encontrar seu alimento, diferentemente de galinhas que usam os pés para esta finalidade. Tais espécies podem ainda procurar seu alimento próximo de áreas úmidas para capturar minhocas e moluscos. Também podem se aproveitar dos

deslocamentos de formigas-de-correição para capturar insetos espantados pelo deslocamento delas. As espécies de Tinamidae bebem água regularmente sempre que ela está disponível e também engolem pequenas pedras para auxiliar na digestão dos alimentos.

Reprodução

Machos e fêmeas acasalam-se com diferentes parceiros, um macho pode vocalizar em seu território para atrair diversas fêmeas e estas colocam seus ovos no mesmo ninho que será cuidado pelo macho, que são responsáveis pela incubação e pelos cuidados com os filhotes. Após, as fêmeas podem acasalar com outros machos em outros territórios.

Nas espécies florestais o ninho consiste em uma depressão natural no chão coberta com folhas, geralmente próximo de troncos, já espécies campestres usam cavidades no solo perto de moitas de vegetação. *Rhynchotus rufescens* cava o ninho no solo e preenche-o com folhas secas.

A incubação pode durar entre 16 e 34 dias. Em algumas espécies quando os machos vão se afastar de seus ninhos cobrem os ovos com folhas ou penas para camuflá-los. Durante a incubação deixam o ninho apenas uma vez ao dia para se alimentar. Além disso, quando algum predador se aproxima do ninho o macho abre asas, emite um trinado e finge estar ferido para afastar o predador do local do ninho. Os filhotes são precociais e ao eclodirem os machos os chamam para fora do ninho.

Referente aos cuidados com os filhotes, no caso de *Tinamus solitarius*, durante os primeiros dias de eclosão dos filhotes o macho protege-os no solo, até durante a noite, não se empoleirando em árvores para dormir como de costume. Só volta a dormir sobre árvores quando os filhotes conseguem também se empoleirar, mesmo que em altura menor. A mortalidade dos filhotes é elevada e por isso eles crescem rapidamente, atingem a maturidade com um ano de idade, apesar de algumas espécies já estarem fisiologicamente aptas à reprodução 57 dias após a eclosão.

Fontes: Cabot, 1992; Sick, 1997; Davies, 2002; Likoff, 2007; Mayr, 2009; Chandler, 2012; Nesbitt & Clarke, 2016.

Tinamus tao Temminck, 1815

Nome popular: azulona

Comprimento: 42-49 cm.

Peso do macho: 1,32-1,86 kg.

Peso da fêmea: 1,43-2,08 kg.

Habitat: Ocorrem em áreas florestais, principalmente em terrenos acidentados e com sub-bosque aberto, florestas de terra firme, florestas de galeria e cerradão.

Alimentação: Alimentam-se de frutas, sementes e invertebrados.

Comportamento e observações: Durante a noite se empoleiram em galhos para dormir. Forrageiam e se deslocam no solo.

Reprodução: Reprodução registrada entre fevereiro e dezembro. Colocam de dois a nove ovos. O ninho é uma depressão no solo perto da base de árvores, forrado com folhas e plumas.

A corte reprodutiva envolve comportamentos de perseguição entre macho e fêmea, movimentos coordenados, vocalizações suaves e, por fim, a cópula. Pode ocorrer o encontro do casal, quando a fêmea se abaixa no solo e logo se levanta, ambos se movimentam em círculos, abaixando e erguendo a cabeça; a fêmea pode se abaixar e levantar ainda mais uma vez antes de deixar o macho subir nela. Quando ela permite, ele sobe nela e tentam possivelmente encostar as cloacas, quando o macho então mantém as asas abertas ao redor da fêmea, a cabeça abaixada sobre suas costas e parte das penas do dorso meio eriçadas.

A incubação dura 18 dias e é realizada pelo macho. Após os filhotes eclodirem dos ovos, estes e o adulto deixam o ninho após um dia.

Distribuição: Ocorrem na Guiana, Venezuela e Colômbia até Bolívia e Brasil, onde possuem registros no Acre, Rondônia, Amazonas, Pará, Mato Grosso, Tocantins e Maranhão.

Altitude: Até 1.900 m.

Fontes: Stotz et al., 1996; Sick, 1997; Oren & Parker III, 1997; Hilty & Brown, 2001; Hilty, 2003; Sigrist, 2006; Schulenberg et al., 2007; Dunning Jr., 2008; Araújo, 2012; Freile, 2016; Martins, 2016; Solano-Ugalde et al., 2018; Lima, 2021.

Tinamus solitarius (Vieillot, 1819)

Nome popular: macuco

Comprimento: 42-52 cm.

Peso do macho: 1,01-1,47 kg.

Peso da fêmea: 1,30-1,71 kg.

Habitat: Ocorrem em áreas florestais, preferencialmente em floresta primária, podem