

Caribe



MARIA LUIZA VIDEIRA MARCELIANO

**ESTUDO OSTEOLÓGICO E MIOLÓGICO DO CRÂNIO DE
Opisthocomus hoazin (Müller, 1776) (AVES: OPISTHOCOMIDAE),
COMPARADO COM ALGUMAS ESPÉCIES DE CRACIDAE,
MUSOPHAGIDAE E CUCULIDAE**

Doação da autora
03.04.98

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Ciências, na Área de Zoologia, sob a orientação da Profa. Dra. Elizabeth Höfling.

SÃO PAULO

1996

T
598.64
314

Aos meus pais, Sandoval e Izabel, pelos ensinamentos, e por sempre estarem presentes facilitando a realização de meus desejos.

Ao meu esposo Rubens e aos meus filhos Marília, Eduardo e Louise pelo amor, carinho e companheirismo em todas as fases desta pesquisa.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, do qual sou pesquisadora, pelas facilidades concedidas para o cumprimento de meu programa de doutorado.

À Universidade de São Paulo (Instituto de Biociências Departamento de Zoologia), pelo apoio concedido para o meu aperfeiçoamento profissional.

À Profa. Dra. Elizabeth Höfling, pela preciosa orientação com valiosas sugestões e críticas construtivas, aliadas aos diálogos francos e principalmente por sua sensibilidade e amizade.

À Dra Adélia Engracia de Oliveira Rodrigues, Diretora do Museu Paraense Emílio Goeldi, pelo apoio e incentivo em muitos momentos de minha carreira científica.

À Prof. Dra. Erika Schlenz, coordenadora do curso de Pós-graduação em Zoologia, pelo apoio e facilidades concedidos para a realização desta pesquisa.

Ao Dr. Fernando Novaes, grande ornitólogo da Amazônia que durante anos, vem conservando a admirável coleção de aves do Museu Goeldi, a qual inclui espécimes analisados nesta pesquisa.

Aos Profs. Drs. Elizabeth Höfling, Miguel Trefaut Rodrigues, Néilson Papavero e Sérgio Vanin, pelos ensinamentos adquiridos durante o curso de pós-graduação, como também em conversas informais os quais contribuíram para a minha formação científica.

Ao Prof. Dr. Reginaldo Donatelli, pelas valiosas sugestões e discussões anatômicas.

Ao Prof. Dr. Paulo Pasquarelli, pela dedicada leitura e correções lingüísticas do texto.

À Profa. Dra. Liliana Forneris, pela gentileza na tradução de alguns textos em língua alemã, bem como pela delicadeza e agradáveis conversas informais.

À Profa. Dra. Eudoxia Froehlich, por sua delicadeza, atenção e palavras incentivadoras.

Aos colegas de curso de Pós- Graduação, especialmente ao Herculano Alvarenga, Lilian Ladeira, Andres Mendez e Marcovan Porto pelo agradável convívio ao compartilharmos do "gabinete" de estudos.

À France Martins Pereira, pelo auxílio na elaboração das ilustrações e por sua paciência em corrigir os detalhes necessários.

À Nelsita Ferraz Trimer, Diretora-técnica da Biblioteca do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, como também às bibliotecárias deste Instituto que gentilmente colaboraram na localização de muitas obras, e especialmente à Maria Helena Corrêa Pinho, pela revisão das referências bibliográficas.

À Bernadete Preto pelo auxílio sempre cordial nas dúvidas de formatação e diagramação do texto.

Às secretárias, Marly Almeida, Abigail Barros e Rita de Cássia Dias; aos técnicos Eníó Matos, Zélio Silva, Marcelo Cardagi, Clademir Lopes e Domingos Reis do Departamento de Zoologia, pelo cordial atendimento ao longo desses anos de convívio.

Ao Departamento de Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi, pelo empréstimo de espécimes da coleção osteológica e anatômica de aves.

Ao Zoologisk Museum, University of Copenhagen, pelo empréstimo de material osteológico.

Ao Dr. Herculano Marcos Ferraz Alvarenga, pelo empréstimo de espécimes de sua coleção de aves e valiosas discussões paleontológicas.

À Fundação Parque Zoológico de São Paulo, pelo empréstimo de material ornitológico.

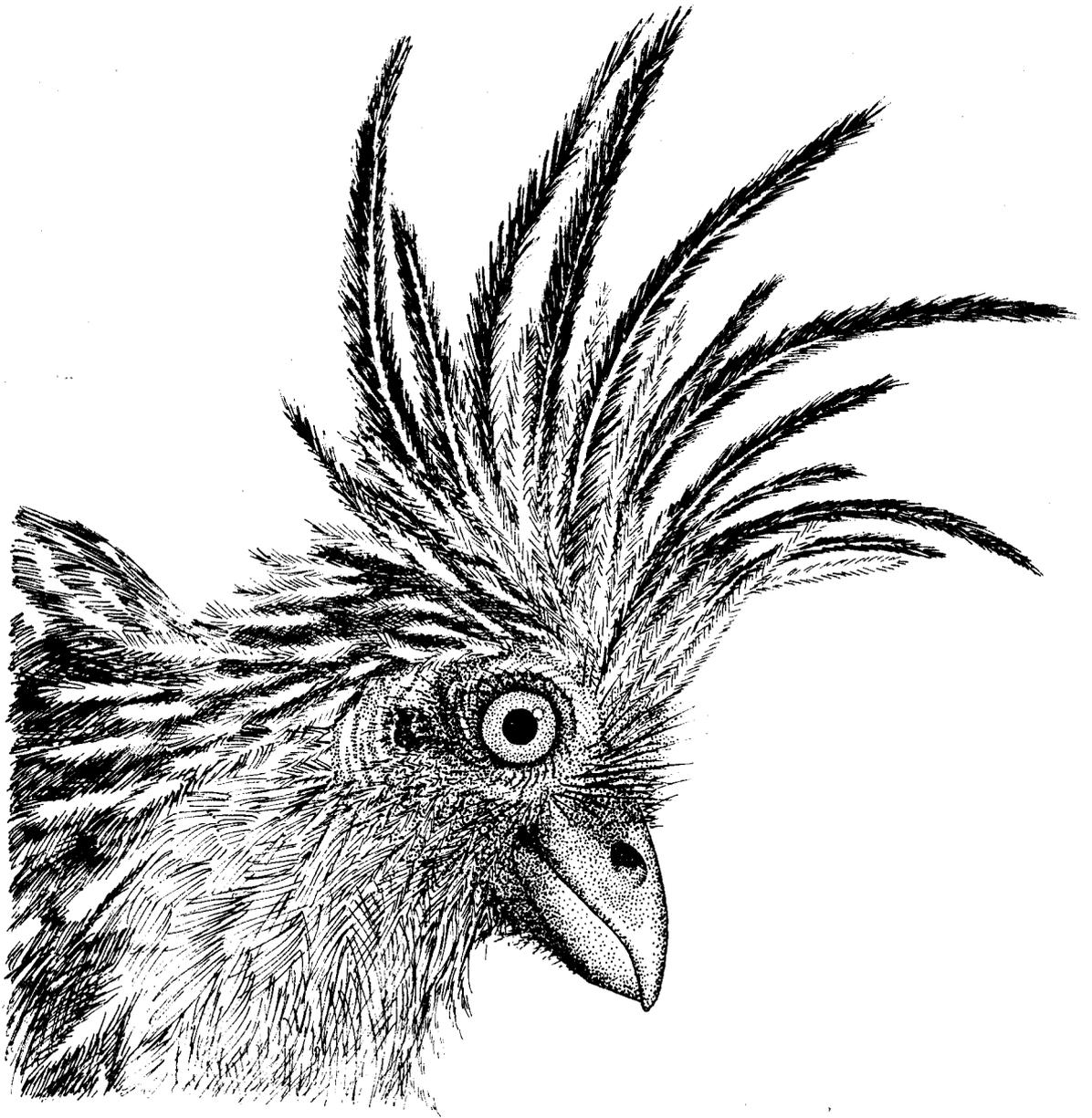
A todos os meus amigos pelo carinho e constante incentivo.

RESUMO

Opisthocomus hoazin (Müller, 1776), espécie endêmica da região amazônica e representante único da família Opisthocomidae, ainda é objeto de controvérsia quanto a sua posição sistemática. Neste estudo foram analisados os caracteres osteológicos e miológicos cranianos de *O. hoazin* e comparados com os de 15 espécies representantes das famílias Cracidae (*Ortalis motmot*, *Penelope pileata*, *Pipile cujubi*, *Nothocrax urumutum*, *Mitu tuberosa* e *Crax alector*), Musophagidae (*Musophaga violacea*, *Tauraco erythrolophus*, *Tauraco harthlaubi* e *Tauraco leucotis*) e Cuculidae (*Coccyzus americanus*, *Coccyzus melacorynchus*, *Piaya cayana*, *Crotophaga ani* e *Guira guira*). As descrições osteológicas e miológicas detalhadas da espécie *O. hoazin* foram utilizadas como referencial para as comparações das diversas estruturas anatômicas com as espécies acima mencionadas. Com base nos estudos anatômicos cranianos observa-se que *O. hoazin* possui características próprias, embora em alguns aspectos pareça estar mais relacionada aos Musophagidae, e em outros, com os Cuculidae. No entanto, *O. hoazin* apresenta poucas afinidades com os Cracidae. Ainda é complexo relacionar *O. hoazin* com qualquer um desses táxons baseando-se nos caracteres osteológicos e miológicos do crânio, sendo conveniente no momento mantê-la na Ordem monotípica Opisthocomiformes.

ABSTRACT

O. hoazin (Müller, 1776), an endemic species of the amazon region and sole representative of the Opisthocomidae family, is still a matter of dispute in terms of its position in systematics. This study analyzed the bone and muscle skull structures of *O. hoazin* and compared them to those of 15 species of the Cracidae (*Ortalis motmot*, *Penelope pileata*, *Pipile cunjubi*, *Nothocrax urumutum*, *Mitu tuberosa* and *Crax alector*), Musophagidae (*Musophaga violacea*, *Tauraco erythrolophus*, *Tauraco harthlaubi* and *Tauraco leucotis*) and Cuculidae families (*Coccyzus americanus*, *Coccyzus melacorynchus*, *Piaya cayana*, *Crotophaga ani* and *Guira guira*). The bones and muscles of the *O. hoazin* species were described in detail and used as a reference in order to compare the many anatomic structures with those of the above mentioned species. This study of the anatomy of the skull showed that *O. hoazin* has specific features, although it seems to be more related to Musophagidae in some aspects, and to Cuculidae in others. *O. hoazin* has little affinity with Cracidae, however. It is still difficult to relate *O. hoazin* with any of these taxons, based on bone and muscle skull features. It is convenient at the present time to maintain it in the monotypical Opisthocomiformes Order.



Opisthocomus hoazin

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
1.1. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS	2
1.2. CONSIDERAÇÕES PALEONTOLÓGICAS	3
1.3. CONSIDERAÇÕES ANATÔMICAS	4
1.4. CONSIDERAÇÕES BIOLÓGICAS E COMPORTAMENTAIS	9
1.5. OBJETIVOS	11
2. MATERIAL E MÉTODOS	12
3. RESULTADOS	14
3.1. OSTEOLOGIA	14
3.1.1. CRÂNIO.....	14
3.1.2. MANDÍBULA	21
3.1.3. TABELA 1	25
3.1.4. TABELA 2	26
3.2. MUSCULATURA	48
3.2.1. SISTEMA ADUTOR MANDIBULAR EXTERNO	48
3.2.1.1. <i>M. adductor mandibulae externus rostralis</i>	48
3.2.1.1.1. <i>M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis</i>	48
3.2.1.1.2. <i>M. adductor mandibulae externus rostralis medialis</i>	49
3.2.1.1.3. <i>M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis</i>	49
3.2.1.2. <i>M. adductor mandibulae externus ventralis</i>	50
3.2.1.3. <i>M. adductor mandibulae externus caudalis</i>	51
3.2.1.3.1. <i>M. adductor mandibulae externus caudalis lateralis</i>	51

3.2.1.3.2. <i>M. adductor mandibulae externus caudalis medialis</i>	51
3.2.2. SISTEMA ADUTOR MANDIBULAR INTERNO	51
3.2.2.1. <i>M. adductor mandibulae posterior</i>	51
3.2.2.2. <i>M. pseudotemporalis superficialis</i>	52
3.2.2.3. <i>M. pseudotemporalis profundus</i>	52
3.2.3. SISTEMA PROTRATOR DO QUADRADO E DO PTERIGÓIDE	53
3.2.3.1. <i>M. protractor quadrati</i>	53
3.2.3.2. <i>M. protractor pterygoidei</i>	53
3.2.4. SISTEMA PTERIGÓIDEO	53
3.2.4.1. <i>M. pterygoideus ventralis medialis</i>	53
3.2.4.2. <i>M. pterygoideus ventralis lateralis</i>	54
3.2.4.3. <i>M. pterygoideus dorsalis lateralis</i>	55
3.2.4.4. <i>M. pterygoideus dorsalis medialis</i>	56
3.2.5. SISTEMA DEPRESSOR MANDIBULAR	57
3.2.5.1. <i>M. depressor mandibulae superficialis</i>	57
3.2.5.2. <i>M. depressor mandibulae profundus</i>	57
3.2.6. TABELA 3	59
3.3. LIGAMENTOS	64
4. DISCUSSÃO	72
4.1. OSTEOLOGIA.....	72
4.2. MUSCULATURA	78
5. CONCLUSÕES	84
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85

1. INTRODUÇÃO

Opisthocomus hoazin (Müller, 1776), a cigana, é o representante único da Família Opisthocomidae com aproximadamente 62 cm de comprimento e 750 g de massa. Possui a plumagem geral de cor marrom-amarelada. A cabeça é pequena em relação ao tamanho do corpo, ornamentada por uma crista de penas longas e flexíveis, quase sempre eriçadas; faces e regiões ao redor dos olhos azuis brilhantes e íris vermelho-vivo; bico preto e robusto; dorso marrom com brilho esverdeado e estrias longitudinais esbranquiçadas; asas castanho-escuras; cauda preta com larga barra terminal creme; peito marrom-claro, gradativamente tornando-se marrom-escuro no ventre. Não existe dimorfismo sexual de colorido da plumagem, sendo que a fêmea apresenta a crista mais curta.

A cigana, apesar da plumagem vistosa, é conhecida como ave mal cheirosa ou catingueira, possuindo realmente um odor não muito agradável. GOELDI (1894) comenta que tal odor persiste nos seus músculos, podendo ser eficaz como defensor contra os predadores carnívoros, como também contra a perseguição humana. Alguns autores como GOELDI (1896), GRIMMER (1962) e BANG (1971) mencionam esse odor característico da cigana.

O. hoazin ocorre em vegetações arbóreas de beiras de rios e igarapés das Guianas, bacias dos rios Orinoco e Amazonas, sendo restrita à América do Sul. Distribui-se desde o norte da América do Sul (sudeste da Colômbia à Guiana Francesa) até o leste do Equador e do Peru, norte da Bolívia e em todo o Brasil amazônico, estendendo-se ao norte dos estados de Mato Grosso e Goiás, e oeste do Estado de Piauí (PINTO, 1978).

O. hoazin alimenta-se predominantemente de folhas novas, flores e frutos da aninga (*Montrichardia arborens* - Araceae), aturiá (*Dendrocarpus lunatis* - Papilionaceae) e outras espécies vegetais que dominam muitas vezes a paisagem das margens dos rios e igarapés onde a cigana vive e pasta. SCHUBART *et al.* (1965) examinaram o conteúdo gástrico de dois exemplares da cigana que continham pedaços de vegetais (folhas e brotos). GRAJAL *et al.* (1989) observaram que 90% da dieta alimentar da ave são compostas por cerca de 17 espécies de plantas e dentre elas se destacam: *Zanthoxylum culantrillo* (Rutaceae), *Acacia articulata* (Fabaceae), *Lonchocarpus cruciarubieres* (Fabaceae) e *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae). A dieta e a fisiologia digestiva de *O. hoazin* mostram características incomuns.

1.1. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS

A espécie *O. hoazin* foi descrita originalmente como *Phasianus hoazin* MÜLLER, 1776. Em 1814, ILLIGER criou o gênero *Opisthocomus*. L'HERMINIER (1837) e HUXLEY (1868) fizeram estudos descritivos de peculiaridades de sua anatomia e PYCRAFT (1895) sobre a pterilose. Em muitas classificações, a cigana tem sido incluída entre os Galliformes, desde LINNAEUS (1788), BERLEPSCH (1884), SHUFELDT (1904) e até nos trabalhos de PETERS (1934) e MAYR & AMADON (1951). Estes últimos autores (*op. cit.*) retiveram *O. hoazin* entre os Galliformes na família Opisthocomidae e sugeriram relações mais estreitas com os Cracidae e Anhimidae. VERHEYEN (1956) definiu 66 caracteres osteológicos da cigana e encontrou 50 deles compartilhados com os Musophagidae. Isso levou o referido autor a combinar os dois grupos na Ordem Musophagiformes. Porém, em sua classificação posterior (VERHEYEN, 1961) o autor inclui *Opisthocomus* entre os Galliformes, próximo aos Cracidae na Subordem Opisthocomi, Família Opisthocomidae. CRACRAFT (1981) manteve *O. hoazin* entre os Galliformes e discutiu o problema da posição sistemática da ave, ressaltando a necessidade de maiores investigações.

Vários estudos comparativos indicam a posição de *Opisthocomus* entre os Galliformes e os Columbiformes (L'HERMINIER, 1837; HUXLEY, 1868; NEWTON, 1867 e BEDDARD, 1889). Outros pesquisadores (GARROD, 1879; SCLATER, 1881 e PYCRAFT, 1895) sugeriram relação entre Galliformes e Cuculiformes.

Sendo a cigana uma ave com caracteres incomuns, mereceu também o reconhecimento como o monotipo da Ordem Opisthocomiformes (BARNIKOL, 1953; PINTO, 1964; STRESEMANN, 1959; SICK, 1985, 1993). Por outro lado, análises de eletroforese revelaram que as proteínas da clara do ovo de *O. hoazin* (SIBLEY & AHLQUIST, 1973) diferem das dos Galliformes, mas assemelham-se às da espécie *Gura gura* (Cuculiformes). Na recente classificação das Aves baseada em estudos de hibridação de DNA, proposta por SIBLEY *et al.* (1988), *O. hoazin* encontra-se na ordem Cuculiformes, como ocorre no trabalho de DE QUEIROZ & GOOD (1988).

McKITRICK (1991), em um estudo filogenético no qual reuniu dados de variação dos músculos dos membros posteriores em aves, posiciona *O. hoazin* entre os Cuculiformes, independente dos Galliformes, corroborando os estudos de SIBLEY *et al.* (1988); SIBLEY & AHLQUIST (1990) apresentaram uma revisão histórica da classificação de *O. hoazin* e comentaram que estudos recentes de hibridação de DNA sugerem uma aproximação de *O. hoazin* aos

Cuculidae, particularmente a *Geococcyx*, *Crotophaga* e *Guira guira*. Em SIBLEY & MONROE (1990) e MONROE & SIBLEY (1993), *O. hoazin* está posicionado na Ordem Cuculiformes, Parvordem Opisthocomida, Família Opisthocomidae.

VUILLEUMIER & ANDORS (1993) ressaltaram que SIBLEY & AHLQUIST (1990) consideraram seis famílias de Cuculiformes, das quais três (Crotophagidae, Neomorphidae e Opisthocomidae) são Neotropicais, uma (Coccyzidae) é Neotropical e Neártica e duas (Centropodidae e Cuculidae) distribuem-se no Velho Mundo; considerou *O. hoazin* (Opisthocomidae) um Cuculiformes altamente modificado e mais próximo aos Neomorphidae e Crotophagidae.

VUILLEUMIER & ANDORS (*op. cit.*) acrescentaram ainda que a aparente condição plesiomórfica do pé anisodáctilo de *O. hoazin* (BOCK 1992) é distinta de todos os outros Cuculiformes, os quais apresentam a condição do pé zigodáctilo. Desde que o significado filogenético zigadáctilo nos Cuculiformes foi avaliado, os referidos autores (*op. cit.*) julgaram razoável transferir *O. hoazin* para *Ave Incertae Sedis* e reconhecer somente uma família de Cuculiformes heterogênicos (Cuculidae), não considerando as demais famílias propostas por SIBLEY & AHLQUIST (*op. cit.*).

De acordo com o exposto, observa-se que a posição sistemática de *O. hoazin* é ainda objeto de muita controvérsia entre os pesquisadores e que nenhuma dessas classificações propostas é universalmente aceita pelos sistematas.

1.2. CONSIDERAÇÕES PALEONTOLÓGICAS

A paleontologia muitas vezes auxilia no reconhecimento do parentesco entre grupos diversos. No caso específico de Opisthocomidae e famílias afins, aqui em estudo, não se conhece documentação paleontológica relativa a crânios de Musophagidae, Cuculidae e Cracidae, com idade mais antiga do que o Quaternário (OLSON, 1985), quando essas aves já tinham a anatomia praticamente idêntica às atuais, em nível de família.

O único fóssil reconhecido como Opisthocomidae é *Hoazinoides magdalenae* (MILLER, 1953) da formação La Venta, Mioceno Superior da Colômbia. *Hoazinoides* é representado por uma boa porção do neurocrânio, a qual comparada com a mesma região de uma espécie de Cracidae (*Ortalis wagleri*) pelo próprio MILLER (*op. cit.*), demonstrou ser tipicamente um Opisthocomidae, sem qualquer afinidade com aquela espécie. Se existisse um

parentesco mais próximo entre essas famílias, era de se esperar que em um fóssil dessa idade pudessem ser evidenciados caracteres que aproximassem mais essas aves.

OLSON (1992) descreveu a espécie *Foro panarium*, uma ave fóssil praticamente completa, da formação "Green River" (Eoceno) do Estado de Wyoming, E.U.A., a qual classificou em uma nova família, Foratidae, dentro da Ordem Cuculiformes. O referido autor (*op. cit.*) reconheceu que o crânio e a mandíbula de *Foro panarium* apresentam grande semelhança com Opisthocomidae e, em menor grau, com Musophagidae. As comparações feitas no esqueleto pós-craniano também evidenciam algumas semelhanças com Opisthocomidae, Musophagidae e Cuculidae, sendo quase desprezíveis as semelhanças encontradas com os Galliformes.

A osteologia de *Foro panarium* sugere que a família (extinta) Foratidae apresentava algumas semelhanças entre Opisthocomidae e Musophagidae, o que pode ser interpretado como um real parentesco entre as mesmas.

Por outro lado, os poucos caracteres compartilhados entre *Foro panarium* e *Hoazinoides magdalena* com Galliformes, especialmente Cracidae, sugerem uma posição filogenética mais afastada para os Cracidae, dos demais grupos aqui em estudo.

Entretanto, a documentação paleontológica desses grupos é ainda insuficiente para um esclarecimento maior das afinidades entre eles.

1.3. CONSIDERAÇÕES ANATÔMICAS

As informações bibliográficas sobre *O. hoazin* do ponto de vista anatômico, são encontradas nos trabalhos de HUXLEY (1867; 1868), que inclusive abordam os caracteres peculiares do crânio, do esterno, da pélvis, do tarsometatarso e da coluna vertebral.

YOUNG (1888) ressaltou a união dos coracóides, das clavículas e do esterno formando uma única peça, como também a fusão da extremidade esternal das clavículas com a porção manubrial do esterno, o que proporciona um local de apoio para o enorme papo.

BEDDARD (1889) observou em *O. hoazin*, na região caudal da coluna vertebral, a existência de três intercentros livres que aumentam gradualmente de tamanho, seguidos por dois hipocentros.

GOELDI (1894) comentou: "sua estrutura aproxima-se mais dos Penelopinae do que qualquer outro Galináceo; corpo esguio; pescoço delgado e curto, cabeça pequena; bico entre o do mutum e do jacu...".

PARKER (1891) descreveu o desenvolvimento embrionário do crânio, da coluna vertebral, do esterno, das asas, das cinturas escapular e pélvica, enfatizando que *O. hoazin* difere dos Galliformes de seu próprio território Neotropical, principalmente dos Cracidae. Como os tinamídeos, *O. hoazin* pertence ao mesmo estágio geral de formas antigas tais como as ratitas, mas que não perderam, como os tinamídeos, a quilha esternal e o desenvolvimento das asas.

MITCHELL (1896) analisou o sistema digestivo, os músculos da língua e dos membros posteriores de *O. hoazin*, e descreveu as glândulas maxilares e o hióide. O referido autor (*op. cit.*) sugeriu uma proximidade de *O. hoazin* com os Cuculiformes.

SHUFELDT (1918) investigou pela primeira vez o esqueleto do filhote e do subadulto, descrevendo o esterno, a cintura escapular, a coluna vertebral e a estrutura dos pés. O referido autor (*op. cit.*) ressaltou que um dos caracteres mais aparentes no esqueleto da jovem cigana é o desenvolvimento dos pés quando comparado ao tamanho da ave; fez também um breve comentário do crânio.

SIMONETTA (1963) descreveu e ilustrou com fotos o crânio de *O. hoazin*, comentando que a morfologia do crânio mostra pouca afinidade com os Galliformes.

HOLMAN (1964) em seu estudo sobre a osteologia dos Galliformes, descreveu dentre outras estruturas: o crânio, o esterno, os coracóides, o humero e o carpometacarpo. Tomando por base a osteologia pós-craniana dos Cracidae, Megapodidae e Opisthocomidae, HOLMAN (*op. cit.*) comentou que estas três famílias estão mais relacionadas do que o restante dos Galliformes; elas são consideradas primitivas, sendo Cracidae a mais primitiva dentre os Galliformes, e que Opisthocomidae é altamente especializada, apresentando caracteres únicos tais como o formato do rostro, as fossas nasais reduzidas e o esterno peculiar.

BANG (1971) estudando o sistema olfatório de 23 ordens, em 151 espécies, descreveu o sistema olfatório de *O. hoazin*, destacando a especialização da fossa nasal, com a ausência das conchas anteriores e atrial, concluindo que as fossas nasais de *O. hoazin* divergem tanto dos Galliformes como dos Cuculiformes.

DE QUEIROZ & GOOD (1988) examinaram o padrão de sobreposição dos ossículos do anel esclerótico em *O. hoazin* e compararam com os anéis escleróticos de espécies representantes de Galliformes e Cuculiformes; apresentaram uma tabela ilustrando o número de ossículos escleróticos e o padrão de sobreposição encontrado em cada espécie estudada. Em *O. hoazin*,

o número de ossículos observados foi 12, com variações de 11 a 13, e o padrão de distribuição dos ossículos foi 1; 7; 4 e 9, embora cinco outros padrões tenham sido observados. Os autores determinaram o número de eventos evolutivos necessários para transformar o anel esclerótico de um grupo em outro, e concluíram que uma transição Cuculidae - *Opisthocomus* requer uma mudança simples por substituição de sobreposição de ossículos, da mesma forma que a transição Musophagidae - *Opisthocomus* requer apenas um único passo. Por outro lado, pelo menos três eventos envolvendo perdas e mudanças de sobreposição de ossículos são necessários entre *O. hoazin* e qualquer padrão de Galliformes. Os referidos autores (*op. cit.*) concluíram que é mais razoável, com base na morfologia do anel esclerótico, sugerir um parentesco entre *Opisthocomus* e Cuculiformes.

Estudos miológicos importantes foram realizados por PERRIN (1875). O autor descreveu e ilustrou a musculatura peitoral, os músculos dos membros anteriores e posteriores, os músculos caudais, além de abordar as peculiaridades do papo e a pterilose. O referido autor não sugeriu relações de parentesco de *O. hoazin* com outros grupos de aves.

GARROD (1879) analisou alguns aspectos da anatomia de *O. hoazin*, dentre os quais destacou as artérias carótidas, a musculatura peitoral e dos membros anteriores e posteriores; o referido autor ressaltou que apenas em Cracidae (particularmente em *Ortalis albiventris*), entre as aves aparentadas com *O. hoazin*, o vômer é alongado e rostralmente robusto; comentou, ainda, que MÜLLER (1874, *apud* GARROD *op. cit.*) descreveu a traquéia e salientou que os quatro últimos anéis traqueais estão fundidos entre si e ao primeiro par de semi-anéis bronquiais, formando uma espécie de caixa; o *pessulus* dirige-se para cima, onde junta-se à parte mediana do penúltimo anel traqueal; o segundo par de semi-anéis bronquiais não se articula com o primeiro e assemelha-se, em todos os aspectos, àqueles próximos aos pulmões. Neste aspecto, segundo MÜLLER (*op. cit.*), *O. hoazin* assemelha-se aos Megapodidae. Em suas conclusões GARROD (1879) salientou que *O. hoazin* poderia ser aparentado aos Galliformes, ou formaria um grupo a parte.

BANZHAF (1930), no estudo descritivo pormenorizado da musculatura das extremidades anteriores de *O. hoazin*, ressaltou que embora *O. hoazin* seja considerada uma ave que voa mal, sua musculatura de vôo é surpreendentemente bem formada e mais fortemente diferenciada do que em outras aves atuais, mostrando apenas redução em uma parte dos músculos do braço. A origem disso deve ser investigada na utilização da asa no auxílio para escalar os ramos das árvores, carácter considerado filogeneticamente primitivo. O referido autor destacou que os músculos mais desenvolvidos são :

biceps branchii, *branchialis inferior*, *scapulo-humeralis* e os *flexor digitorum profundus*. Quanto à posição sistemática de *O. hoazin*, BANZHAF (*op cit.*) considerou que, segundo suas investigações, esta espécie não é tão primitiva como acreditaram muitos autores e que *O. hoazin* está mais distante dos Gallidae do que considerou FÜRBRINGER (1888) quando investigou a cintura peitoral e os ossos que compõem a asa. Assim sendo, a separação de *O. hoazin* deve ter sido ainda mais cedo e que seus antepassados teriam sido melhores voadores.

BARNIKOL (1953) estudou a musculatura do crânio e a sua inervação em *O. hoazin*, comparando-as com espécies representantes de Galliformes, Musophagiformes e Cuculiformes; salientou ainda que *O. hoazin* distingue-se de todas essas formas estudadas e que foi separado filogeneticamente muito cedo, em uma linhagem evolutiva própria e que *O. hoazin* ainda possui caracteres primitivos que desapareceram em outras aves recentes devido a outras especializações.

McKITRICK (1991) reuniu e analisou dados disponíveis na literatura e de suas próprias observações sobre a variação da musculatura dos membros posteriores de aves, com o objetivo de formular hipóteses filogenéticas. Foram utilizados no estudo 103 táxons e 68 caracteres. A matriz gerou mais de 6.000 árvores igualmente parcimoniosas. Muitas dessas árvores corroboram numerosos agrupamentos tradicionais dentre os quais *O. hoazin* encontra-se mais relacionado aos Cuculiformes do que aos Galliformes, fortalecendo os resultados de estudos de hibridação de DNA (SIBLEY *et al.* 1988).

Outra característica de *O. hoazin* é o fato de o jovem possuir na extremidade de cada asa os dedos II e III, respectivamente *digitus alularis* e *digitus major*, segundo BAUMEL *et al.* (1979), providos de garras fortes. Estas garras são usadas para escalar com habilidade os ramos próximos ao ninho.

Entre muitos naturalistas que mencionaram este caráter tão peculiar nas ciganas jovens, BRIGHAM (1885) observou a presença de garras nos membros anteriores e posteriores, ao examinar exemplares em desenvolvimento embrionário e após a eclosão do ovo, com a retenção por muitos dias desta importante característica reptiliana. BANZHAF (1930) salientou que as garras são bem formadas e mais desenvolvidas na época de seu uso mais intenso, e que a atividade de ambas as garras ocorre sempre simultaneamente; certamente é apenas um curvar no sentido medial. Nas aves adultas essas garras reduzem-se a pequenos tubérculos. Embora alguns grupos de aves possuam garras nos dedos das asas em algum estágio do desenvolvimento (FISHER, 1940), em nenhuma ave tais garras são tão bem desenvolvidas como nas ciganas jovens e muito menos usadas para escalar

ou escapar de predadores. As jovens ciganas são capazes de fugir de predadores, voltando ao local do ninho auxiliadas por suas garras, que são perdidas quando estão aptas a voar.

Classicamente, na literatura, encontra-se a citação de tais garras em *O. hoazin* nos dedos I e II das asas; entretanto, recentes evidências embriológicas (HINCHLIFFE, 1984) demonstraram que os dedos que se desenvolvem nas asas das aves são na realidade os dedos II, III e IV.

Um outro caráter anatômico único de *O. hoazin* é o seu enorme e musculoso papo, o qual contém uma série de sulcos e projeções córneas internas, onde é armazenado e digerido parcialmente o alimento, constituído quase exclusivamente de folhas. Considerações sobre o aparelho digestivo de *O. hoazin* foram feitas por McLELLAND (1979), que ressaltou ser o papo subdividido em dois componentes: cervical e torácico. A parede do papo cervical é extremamente grossa, espessa, em decorrência do grande desenvolvimento da camada de músculos circulares. A superfície interna é delineada por um epitélio resistente e é aumentada por aproximadamente 20 elevações paralelas (*rugae ingluviales*). O longo esôfago é constricto em certas porções e apresenta-se tortuoso cranialmente à sua união ao proventrículo. A superfície interna do esôfago torácico é delineada por dobras longitudinais, como as do papo cervical. YOUNG (1888) ao descrever o tubo digestivo de *O. hoazin* mencionou o cheiro forte, semelhante ao esterco fresco dos bovinos, e sugeriu a possibilidade dessas aves ruminarem. GRAJAL *et al.* (1989) mencionaram ter a cigana o único caso conhecido de sistema digestivo bem desenvolvido, como o dos ruminantes, onde ocorre uma fermentação ativa na porção anterior do tubo digestivo, como meio de digerir material vegetal fibroso; relataram ainda que o papo e o esôfago da cigana são as principais estruturas de fermentação, assim como em pequena escala os cecos. Nestes locais o pH neutro permite concentrações bacterianas, como ocorre nos ruminantes, não tendo sido, porém, encontrado nenhum protozoário intestinal. Este mecanismo é funcionalmente similar ao processo de ruminação, com a vantagem de que a trituração e a fermentação ocorrem no mesmo lugar.

GRAJAL (1995) e GRAJAL & PARRA (1995) analisaram as estruturas e as funções das especializações anatômicas do sistema digestivo de *O. hoazin*, bem como a fermentação microbiana pré-gástrica. Os referidos autores (*op. cit.*) salientaram que a fermentação pré-gástrica, aliada a retenção do alimento por um período de tempo mais longo em *O. hoazin* em relação a outras aves, resulta em uma adaptação evolutiva única, que favorece a utilização eficiente de uma dieta herbívora.

1.4. CONSIDERAÇÕES BIOLÓGICAS E COMPORTAMENTAIS

As ciganas são gregárias e sociais, vivendo em bandos; são mais ativas ao amanhecer e no final do dia, sendo que nas horas quentes descansam pousadas nos ramos da vegetação. Na época da procriação separam-se em casais. Constróem ninhos achatados, não elaborados, de gravetos secos arranjados de maneira frouxa e desordenadamente, medindo cerca de 32 cm de diâmetro; são encontrados comumente em árvores e arbustos nas margens dos rios, nos ramos pendentes sobre a água. Põem em média dois ou três ovos branco-amarelados, com manchas castanho-avermelhadas, concentradas geralmente próximo ao pólo maior, medindo cerca de 43 x 32 mm. NEWTON (1867) foi quem ilustrou pela primeira vez o ovo da cigana, embora comente que, de acordo com Des MURS, o primeiro a descrevê-lo foi ALCIDES D'ORBIGNY.

O período de incubação de *O. hoazin* é aproximadamente de 28 a 32 dias, sendo a incubação realizada pelo casal reprodutivo e às vezes por ajudantes não reprodutivos do grupo; os ninhegos são alimentados pelos pais com a massa vegetal parcialmente digerida que armazenam no papo, com odor característico. Este cuidado parental é prolongado por aproximadamente quatro meses, até que os filhotes estejam capacitados para conseguir seu alimento.

Uma particularidade das jovens ciganas é a grande habilidade de locomoção no trançado da vegetação; elas trepam nos galhos próximos ao ninho, auxiliadas pelo bico, pés e pelas garras funcionais das asas. Quando em perigo, jogam-se na água, mergulham e nadam muito bem para depois voltarem ao ninho. BEEBE (1909) observou que a natação na superfície da água se dá com os pés funcionando como remos, porém, quando é sob a água, as mesmas utilizam as asas.

O vôo é pesado e a curtas distâncias; o pouso é desajeitado, no qual a ave executa uma série de bater de asas e balançar do corpo para equilibrar-se nos ramos. É comum observarem-se ciganas com as rêmiges e retrizes danificadas por serem utilizadas durante a sua movimentação na vegetação.

Quanto a vocalização, STRAHL (1984) comentou que a voz não é mais melodiosa do que o grito de um pavão ou o rugir de um jacaré. O som lembra mais o de um anfíbio do que o de uma ave.

Mais informações sobre o ninho, os ovos e o comportamento reprodutivo da cigana, são encontradas nos trabalhos de QUELCH (1890),

GOELDI (1895), IHERING (1900), BEEBE (1909; 1916), CHERRIE (1916), HAVILLAND (1924), YOUNG (1928), GRIMMER (1962), STRAHL (1984; 1988), RAMO & BUSTO (1984), SKUTCH (1987), SICK (1985 e 1993), GRAJAL & STRAHL (1991) DOMINGUEZ-BELLO *et al.* (1994) entre outros.

Ainda em relação ao comportamento reprodutivo, STRAHL (*op. cit.*) observou ciganas ajudantes auxiliarem na defesa do território, na construção do ninho, na incubação e na alimentação dos filhotes. WANDERWERF & STRAHL (1990) documentaram os mecanismos pelos quais o sucesso reprodutivo de grandes grupos pode ser aumentado e examinaram os efeitos da territorialidade sobre o cuidado comunitário do ninho da cigana. STRAHL & SCHMITZ (1990) estudaram o comportamento social de *O. hoazin* e ressaltaram que as unidades sociais são usualmente compostas de pares procriadores monogâmicos de adultos e um número variável (até seis) de "ajudantes no ninho", que participam em todas as atividades reprodutivas, exceto na fertilização e postura de ovos. *O. hoazin* exibe vários sistemas procriativos: são normalmente monogâmicos, mas podem ser poligâmicos. Os referidos autores (*op. cit.*), relataram que de todas as unidades sociais analisadas, 45% eram compostas de um par sem ajudantes; 48% de pares monogâmicos com ajudantes e 7% apresentaram mais de um par de procriadores, os quais se aninharam conjuntamente (no mesmo ninho) e separadamente (em ninhos diferentes, dentro do mesmo território) e observaram apenas um caso de poligamia, representada por um macho e duas fêmeas, as quais colocaram quatro ovos no mesmo ninho.

Diferente de muitas aves *O. hoazin* executa copulações como função demonstrativa de defesa de território, que são freqüentes ao longo do ano, ao contrário das copulações reprodutivas, que ocorrem somente durante a estação de procriação. Entre as duas copulações, há uma grande diferença: a primeira tem curta duração e não inclui contato cloacal; as copulações reprodutivas são mais longas, incluindo todos os componentes do comportamento copulatório e ocorrem antes da postura dos ovos. Observações de copulações reprodutivas podem ser utilizadas como um dos meios de definir a presença de poligamia.

1.5. OBJETIVOS

São objetivos deste trabalho:

- a) ampliar os conhecimentos anatômicos cranianos de *O. hoazin*, quanto à osteologia e à musculatura que movimenta as maxilas;
- b) analisar os caracteres anatômicos osteológicos e miológicos do crânio de *O. hoazin*, comparando-os com aqueles de espécies representantes das famílias Cracidae, Musophagidae e Cuculidae, citadas na literatura como grupos relacionados;
- c) identificar caracteres anatômicos para uma futura análise cladística.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado com base em 40 espécimes de aves pertencentes às famílias Opisthocomidae, Cracidae, Musophagidae e Cuculidae, sendo 31 crânios preparados para o estudo osteológico e nove exemplares para o estudo miológico (fixados em formol 4% v/v e preservados em etanol 70% v/v).

O material ornitológico faz parte das coleções do Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (MPEG), do Zoologisk Museum Universitetsparken, Copenhagen, Danmark (ZMC), de Herculano Marcos Ferraz Alvarenga, Taubaté, Brasil (HA) e da Fundação Parque Zoológico de São Paulo, São Paulo, Brasil (FPZ).

Segue-se a relação do material analisado.

Cracidae - crânios - *Ortalis motmot* (Wagler, 1830): 1 ♂ e 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: 700, 693). *Penelope pileata* Wagler, 1830: 2 ♂ (MPEG: 912, 1590). *Pipile cunjubi* (Pelzeln, 1854): 1 ♀ e 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: 666, 1323). *Nothocrax urumutum* (Spix, 1825): 1 ♂ (MPEG: 329). *Mitu tuberosa* (Spix, 1825): 1 ♂ e 1 ♀ (MPEG: 354, 649). *Crax alector* Linnaeus, 1766: 1 ♂ (MPEG: 2178).

Preservados em etanol 70% v/v - *Pipile cunjubi* (Pelzeln, 1784): 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: A6943). *Crax alector* Linnaeus, 1766: 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: A0011).

Opisthocomidae - crânios - *Opisthocomus hoazin* (Müller, 1776): 3 ♀ (MPEG: 723, 3183; HA: 59) e 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: 3141).

Preservados em etanol 70% v/v - 2 indivíduos de sexos indeterminados (Proc. Município de Bragança, Traquateua, Pará, Brasil, col. M.L.Videira Marceliano, s/n).

Musophagidae - crânios - *Tauraco erythrolophus* (Vieillot, 1819): 1 ♀ (HA: 891). *Tauraco harthlaubi* (Fischer & Reichenow, 1884): 1 indivíduo de sexo indeterminado (ZMD: s/n). *Tauraco leucotis* (Rüppell, 1835): 1 ♀ (HA: 538).

Preservados em etanol 70% v/v - *Tauraco leucotis* (Rüppell, 1835): 1 jovem de sexo indeterminado (FPZ: s/n). *Musophaga violacea* Isert, 1789: 1 jovem de sexo indeterminado (HA: s/n).

Cuculidae - crânios - *Coccyzus americanus* (Linnaeus, 1758): 2 indivíduos de sexos indeterminados (HA: 455, 608). *Coccyzus melacoryphus* Vieillot, 1817: 1 ♂ (HA: 190). *Piaya cayana* (Linnaeus, 1766): 1 ♂ e 2 ♀ (HA: 1140, 395; MPEG: 1163). *Crotophaga ani* Linnaeus, 1758: 3 ♂ (MPEG: 800,

801; HA: 221). *Guira guira* (Gmelin, 1788): 3 ♂ e 1 ♀ e 1 indivíduo de sexo indeterminado (MPEG: 725, 1415, 1958, 1252, 247).

Preservados em etanol 70% v/v - *Coccyzus americanus* (Linnaeus, 1758): 1 jovem de sexo indeterminado (Proc. São Paulo, São Paulo, Brasil, col. C. B. Cury s/n). *Guira guira* (Gmelin, 1788): 2 indivíduos de sexos indeterminados (Proc. Ilha de Marajó, Pará, Brasil, col. M. L. Videira Marceliano s/n).

A osteologia craniana, assim como a análise da musculatura relacionada ao movimento das maxilas e os ligamentos foram estudados comparativamente, descritos e desenhados ao microscópio estereoscópio Wild M3 (9,6 x - 60 x). Nos espécimes preservados em etanol 70% v/v, a cabeça foi separada do corpo na altura das primeiras vértebras cervicais para facilitar a dissecação e a análise. Para a mensuração das estruturas ósseas utilizou-se um paquímetro Mitutoyo de 150 mm. As descrições osteológicas e miológicas detalhadas da espécie *Opisthocomus hoazin* foram utilizadas como um referencial para as comparações das diversas estruturas anatômicas com as espécies acima mencionadas.

Na ave adulta os ossos do crânio e da mandíbula encontram-se fundidos, o que impossibilita determinar seus limites. Para descrevê-los seguiu-se o critério em denominá-los por regiões, como é mencionado nos trabalhos de HÖFLING & GASC (1984), HÖFLING (1995), DONATELLI (1987, 1991 e 1992) e com base nos trabalhos de embriologia de PARKER (1891) e JOLLIE (1957).

A nomenclatura para a descrição da osteologia e das demais estruturas associadas segue a *Nomina Anatomica Avium* (BAUMEL *et al.*, 1979) e HÖFLING & GASC (*op. cit.*). Para a descrição da musculatura relacionada ao movimento das maxilas utilizou-se a terminologia proposta por RICHARDS & BOCK (1973), com algumas modificações.

A numeração das aponevroses segue aquela proposta por HÖFLING & GASC (1984), isto é, as aponevroses de origem designadas por algarismos arábicos, enquanto que aquelas de inserção por algarismos romanos.

Quanto à nomenclatura adotada para as espécies, segue aquela proposta por MORONY *et al.* (1975) e PINTO (1978).

3. RESULTADOS

3.1. OSTEOLOGIA

3.1.1 CRÂNIO

O crânio de *Opisthocomus hoazin* apresenta uma forma quase oval, sendo que a mensuração de três exemplares adultos acusou uma média de 36,1 mm de comprimento total e 25,6 mm de largura na região entre os processos pós-orbital; o bico tem cerca de 1/3 do comprimento total do crânio e as narinas têm, em seu maior diâmetro, 0,76 mm.

Na maxila superior de *O. hoazin* (MS - Figs. 1 e 13) observa-se total fusão dos ossos pré-maxilares, maxilares e nasais, não existindo no adulto nenhum vestígio de suturas junto às bordas das aberturas nasais. Tal configuração caracteriza uma narina do tipo holorrino, como descrito originalmente por GARROD (1873).

Em Musophagidae e Cuculidae as narinas também são do tipo holorrino, enquanto que em Cracidae são do tipo esquizorrino, com evidentes suturas marcando os limites do osso nasal com o pré-maxilar e com o maxilar.

A região frontal (F) em *O. hoazin* articula-se rostralmente com a região nasal (N) por meio da conspícua sutura nasofrontal (SNF - Fig. 1). A porção laterocaudal da órbita continua-se com o processo pós-orbital (PrPo - Figs. 1 e 13), que mostra uma orientação relativamente perpendicular à barra jugal (J). Este processo é afilado e curto, atingindo cerca de 1/3 da distância entre sua origem no crânio e a barra jugal. Dorsalmente ao processo pós-orbital, entre as regiões frontal e parietal, observa-se uma fossa (F1 - Fig. 13). Esta é delimitada rostrodorsalmente pela crista 1 (Cr1 - Fig. 13), pouco pronunciada. A região frontal funde-se dorsocaudalmente com a região parietal (P - Figs. 1 e 13), rostrodorsalmente com o septo interorbital (SI - Fig. 13) e rostroventralmente com a porção rostrodorsal do ectetmóide (E - Fig. 13). O sulco olfatório (SuO - Fig. 13) situa-se na porção rostrodorsal do septo interorbital. Rostralmente ao sulco olfatório localiza-se o forâmen orbitonasal (For - Fig. 13). O sulco olfatório e o forâmen orbitonasal são bem evidentes.

Nas espécies de Cracidae estudadas não se observa evidência da sutura nasofrontal, exceto em *Mitu tuberosa* (Fig. 6); a região frontal encontra-se fundida à maxila superior (Figs. 2 - 5, 7).

Em *Tauraco hartlaubi*, *Tauraco erythrolophus* (Fig. 8), *Tauraco leucotis* (Musophagidae) e em *Coccyzus americanus* (Fig. 9), *Piaya cayana* (Fig. 10),

Crotophaga ani (Fig. 11) e *Guira guira* (Fig. 12) (Cuculidae) observa-se a mesma condição de *O. hoazin* em relação à evidência da sutura nasofrontal. Ocorre, entretanto, uma diferença na localização desta sutura: em *O. hoazin* (Fig. 1) ela situa-se ao nível da região ectetmóide e caudalmente aos lacrimais, enquanto que entre as espécies de Musophagidae (Fig. 8) e Cuculidae acima citados, a sutura nasofrontal encontra-se rostralmente à região ectetmóide e conecta-se com os bordos mediais dos lacrimais (Figs. 9 - 12). Particularmente em *Guira guira*, na região mediana da região frontal, caudalmente à sutura nasofrontal, há uma discreta elevação óssea (Eo - Figs. 12 e 24).

Em relação ao processo pós-orbital, observou-se que entre os Cracidae, a forma deste processo é muito variável, basicamente é longa, atingindo em *Mitu tuberosa* e em *C. alector* um maior comprimento, de tal forma que se funde com o processo esquamosal (PrS - Figs. 18 e 19). Não foi observada a fusão desses processos nas demais espécies estudadas.

Nas espécies de Musophagidae o processo pós-orbital é pouco conspícuo; entre as espécies de Cuculidae o mesmo é conspícuo e apresenta um formato laminar e menos desenvolvido quando comparado ao de *O. hoazin*.

A região lacrimal (L) ocupa a porção rostralateral da órbita. A cabeça do lacrimal em *O. hoazin* (L - Fig. 13) encontra-se fundida ao nasal, não se observando evidência de sutura. O processo descendente do lacrimal (PrdL - Figs. 13) é bifurcado e apresenta um ramo medial curto e um lateral mais desenvolvido, que alcança a face dorsal da barra jugal, sem fundir-se à mesma; tal configuração da articulação da base do lacrimal com a barra jugal apresenta notável semelhança com o que ocorre em Musophagidae, distinguindo-se consideravelmente de Cracidae e Cuculidae, onde o processo descendente não encontra a barra jugal.

Em Cracidae, exceto em *M. tuberosa*, as regiões frontal e nasal encontram-se fundidas, de forma que a área de contato com a cabeça do lacrimal (bem desenvolvida) apresenta-se contínua, formando uma única sutura nasofrontolacrimal (SNFL - Figs. 2 - 5; 7). Entre as espécies de *Tauraco* (*T. hartlaubi*, *T. erythrolophus* e *T. leucotis*) aqui representada por *T. erythrolophus* a cabeça do lacrimal é bem desenvolvida e suas áreas de contato com o frontal e o nasal são por meio das suturas frontolacrimal (SFL - Fig. 8) e nasolacrimal (SNL - Figs. 8 e 20), respectivamente. Da mesma maneira observa-se que entre as espécies de Cuculidae estudadas, a cabeça do lacrimal é também desenvolvida, evidenciando-se as duas suturas: frontolacrimal (SFL - Figs. 9 a 12) e nasolacrimal (SNL - Figs. 9 a 12; 21 a 24).

O processo descendente do lacrimal, nas demais espécies estudadas, é único (PrdL - Figs. 14 a 24), variando na forma e no tamanho: nas espécies de Cracidae é longo e projeta-se ventrocaudalmente (PrdL - Figs. 14 a 19); entre as espécies de *Tauraco* apresenta o formato laminar (PrdL - Fig. 20); nas espécies de Cuculidae ocorre uma variação de laminar desenvolvido em *G. guira* e *C. ani* (PrdL - Figs. 23 e 24) a afilado e reduzido em *C. americanus* e *P. cayana* (PrdL - Figs. 21 a 22).

A região ectetmóide (E - Figs. 13) de *O. hoazin* é fundida dorsalmente à face rostromedial da região frontal e caudomedialmente ao septo interorbital (SI - Figs. 13); um curto processo projeta-se lateralmente em forma de lâmina, pouco desenvolvida e achatada rostrocaudalmente (PrE - Fig. 13); o processo lateral do ectetmóide é livre, isto é, não se funde ao lacrimal.

Nas espécies de Cracidae o processo lateral do ectetmóide é inconspícuo, exceto em *Nothocrax urumutum* e *Mitu tuberosa*, apresentando a forma laminar com a parte distal afilada (PrE - Figs. 17 e 18). Nas espécies de *Tauraco* examinadas, aqui representada por *T. erythrolophus*, o processo lateral do ectetmóide (PrE - Fig. 20) é bem desenvolvido, quase atingindo a porção caudomedial do processo descendente do lacrimal. Nas espécies de Cuculidae, o processo lateral do ectetmóide é bem desenvolvido, possui forma laminar e expande-se ventralmente em direção ao palatino (PrE - Figs. 21-24).

A região parietal (P - Figs. 1 e 13) de *O. hoazin* continua-se a partir da região frontal; caudolateralmente faz divisa com a região occipital por meio da crista occipital (CrO - Figs. 13). Seu limite lateroventral com a região esquamosal (S - Fig. 13) é por meio da crista temporal dorsal, pouco conspícua (CrTD - Fig. 13).

A crista temporal, entre as espécies de Cracidae e *Tauraco*, apresenta-se também pouco conspícua. Nas espécies de Cuculidae a crista temporal (CrT - Figs. 21 - 24) é bem evidente e em *P. cayana* estende-se caudalmente em direção à região supra-occipital.

A região esquamosal (S) é delimitada laterodorsalmente pela crista temporal dorsal (CrTD - Fig. 13), laterocaudalmente pela crista occipital (CrO - Fig. 13) e rostralmente com a região orbitoesfenóide por meio da crista temporal rostral (CrTR - Fig. 13). Como se pode notar em *O. hoazin*, a região esquamosal é bem desenvolvida e projeta-se rostralmente, formando o processo esquamosal bem pronunciado (PrS - Fig 13), que apresenta a forma laminar, afilada na porção distal, e as faces dorsal e ventral mais desenvolvidas do que as faces lateral e medial.

Comparando-se o processo esquamosal (PrS - Fig. 13) de *O. hoazin* com o das espécies de *Tauraco* e de Cuculidae, observa-se que tal processo é proporcionalmente mais desenvolvido em *O. hoazin* do que nas espécies de *Tauraco*, aqui representada por *T. erythrolophus* (PrS - Fig. 20) e ao das espécies de Cuculidae (PrS - Figs. 21 - 24), exceto *P. cayana* (PrS - Fig. 22) e *C. ani* (PrS - Fig. 23), que têm proporcionalmente o mesmo desenvolvimento que em *O. hoazin*. A variação no desenvolvimento do processo esquamosal é também observada entre os Cracidae (PrS - Figs. 14 - 19), onde esse processo pode se apresentar pouco desenvolvido, como em *O. motmot* (PrS - Fig. 14), ou pode ser pronunciado, como em *P. pileata* (PrS - Fig. 15), *P. cujubi* (PrS - Fig. 16), *N. urumutum* (PrS - Fig. 17), *M. tuberosa* (PrS - Fig. 18) e *C. alector* (PrS - Fig. 19). Nessas duas últimas espécies, o processo esquamosal é laminar e projeta-se rostrolateralmente, fundindo-se com a extremidade distal do processo pós-orbital.

O processo suprameático (PrSM - Fig. 13) em *O. hoazin* é pouco pronunciado. O mesmo observou-se com relação às espécies examinadas de Cracidae, *Tauraco* e Cuculidae (PrSM - Figs. 14 - 24).

A fossa temporal (FT - Fig. 13) em *O. hoazin* é curta e pouco profunda, apresentando-se mais larga do que longa; é delimitada dorsolateralmente pela crista temporal dorsal (CrTD - Fig. 13), e ventrolateralmente pela crista occipital (CrTV - Figs. 13); rostrolateralmente, limita-se com a região orbitoesfenóide por meio da crista temporal rostral (CrTR - Fig. 13). Na fossa temporal originam-se as fibras do músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*.

Nas espécies de Cracidae a fossa temporal é curta e profunda (FT - Figs. 14-18); em *M. tuberosa* (Fig. 18) e em *C. alector* (Fig. 19) a mesma é delimitada pela união do processo pós-orbital com o processo esquamosal. Nas espécies de *Tauraco* a fossa temporal é inconspícua. Nas espécies de Cuculidae estudadas existem três condições: (1) há duas fossas temporais na região esquamosal, sendo ambas profundas. A rostral é situada caudalmente ao processo pós-orbital e a caudal é mais longa do que larga, estendendo-se à região caudal do crânio. Estas fossas estão separadas por uma crista transversal (CrTr - Figs. 23 e 24), como observado respectivamente em *C. ani* e em *G. guira*; (2) em *P. cayana* a crista transversal não atinge a crista temporal (Fig. 22); e (3) em *C. americanus* a crista transversal não foi observada, havendo uma única fossa temporal rasa (Fig. 21).

Nas aves adultas a região occipital compreende as regiões dos ossos supra-occipital (SO), exoccipitais (EX) e basioccipital (BA) fundidas. Cada

região exoccipital é delimitada dorsolateralmente com a região esquamosal pela crista occipital (CrO - Fig. 13), e ventrolateralmente pela ala timpânica (AT - Fig. 13).

Em *O. hoazin*, na região supra-occipital (SO - Fig. 37), observa-se dorsalmente ao forâmen magno (MA - Fig. 37) a proeminência cerebelar (PC - Fig. 37); na região basioccipital destaca-se o bem pronunciado côndilo occipital (Co - Fig. 25 e 37), em cuja base situa-se a fossa subcondilar (Fsc - Fig. 25); lateralmente ao côndilo occipital encontra-se o canal do nervo hipoglosso (Fh - Fig. 25) e, próximo ao processo exoccipital (PrEx - Fig. 25), o fôramen de passagem da artéria carótida interna (Foc - Fig. 25). A região basioccipital (BA - Fig. 25) conecta-se rostralmente com a região basiesfenóide (BS - Fig. 25).

O desenvolvimento de determinadas estruturas da região occipital como, por exemplo, o forâmen magno, o côndilo occipital e a fossa subcondilar, é muito variável nas espécies estudadas, de forma que não há padrões característicos (Figs. 37 - 48).

A região basiesfenóide (BS - Fig. 25) de *O. hoazin* apresenta o processo basisfenoidal lateral (PrBL - Fig. 25) conspícuo; este dirige-se rostroventralmente e forma parte do assoalho do meato acústico externo. Na região rostral do basiesfenóide desta espécie destaca-se uma pequena projeção rostroesfenóide (PjRS - Fig. 25).

A mesma projeção pode ser observada nas outras espécies aqui analisadas (Figs. 25 - 31; 33 - 36), sendo que em *T. erythrolophus* apresenta-se pouco conspícua. Quanto ao processo basisfenoidal lateral nas demais espécies apresenta-se pouco desenvolvido em relação ao de *O. hoazin*.

A região paraesfenóide (PAR - Fig. 25) em *O. hoazin* estreita-se rostralmente, formando o rostroparaesfenóide onde se articulam os ossos pterigóides e palatinos, sendo fundido dorsalmente à porção ventral do septo interorbital.

Observa-se que nos Cracidae há uma maior superfície de contato entre os pterigóides e os paraesfenóides (Figs. 26 - 30), fato este que não ocorre em *O. hoazin*, nos Musophagidae, aqui representado por *T. erythrolophus*, e nos demais Cuculidae.

Na região do palato, em *O. hoazin*, observam-se os processos maxilo-palatinos (PrMP - Fig. 25) relativamente reduzidos e separados entre si e do vômer (V - fig. 25), e este por sua vez ocupa a linha mediana do palato. Os palatinos (PL - Fig. 25), dispostos em duas lâminas longitudinais, articulam-se

caudalmente com os pterigóides e ao rostromaxilar. Rostralmente os palatinos articulam-se com a porção ventral da maxila superior.

As extremidades rostrais dos palatinos são bastante delgadas e separadas uma da outra, deixando um amplo espaço entre as mesmas. Tal espaço, ocasionado pela separação dos palatinos e também dos processos maxilopalatinos, estabelece uma comunicação das cavidades oral e nasais, caracterizando um palato do tipo esquizognato.

O vômer (V - Fig. 25) de *O. hoazin* é longo e rostralmente bifurcado.

Junto ao rostromaxilar, os palatinos formam a ampla fossa medial (FM - Fig. 25) que está delimitada pelas cristas palatinas ventrais (CrPV - Fig. 25). O bordo lateral do palatino é expandido lateromedialmente, formando uma superfície ampla, na qual se encontra a fossa ventral (FV - Fig. 25), local de origem do músculo *pterygoideus ventralis*. Essa expansão do bordo lateral do palatino em *O. hoazin*, constitui um caso único dentre as espécies aqui analisadas.

Na comparação entre os palatos de Opisthocomidae, Cracidae, Musophagidae e Cuculidae nota-se que o das espécies de Cuculidae difere dos demais por ser tipicamente desmognato, no qual os processos maxilopalatinos aproximam-se entre si, tomando o palato fechado (Figs. 33 - 36). Ainda nos Cuculidae, os palatinos dispõem-se como lâminas posicionadas horizontalmente. Nas espécies de Cracidae (Figs. 26 - 31) e Musophagidae, representada aqui por *Tauraco erythrolophus* (Fig. 32), da mesma forma que em *O. hoazin*, o palato é esquizognato e os palatinos são dispostos como lâminas posicionadas obliquamente no sentido lateromedial.

No palato das aves Cracidae, embora esquizognato, observa-se que a abertura palatina é estreita devido à grande aproximação dos processos maxilopalatinos junto à extremidade rostral do vômer. Em Musophagidae e Opisthocomidae nota-se uma separação maior dos processos maxilopalatinos, proporcionando uma abertura palatina mais ampla.

O pterigóide (PT - Fig. 25) em *O. hoazin* articula-se caudalmente com a face medial do osso quadrado, e na extremidade rostral apresenta uma pequena superfície de articulação com o rostromaxilar, sendo ampliada a sua articulação com o palatino por meio de uma expansão rostrolateral bem desenvolvida (ExPT - Fig. 25).

A conformação do pterigóide de *O. hoazin* constitui-se em uma importante diferença em relação à das espécies de Cracidae aqui analisadas, visto que em *O. hoazin* (1) não existe o processo basipterigóide, e (2) o pterigóide articula-se principalmente com o palatino.

Nas espécies de Cracidae, o pterigóide (PT - Figs. 26 - 31; 49a e 49b) é relativamente curto, robusto e apresenta quatro regiões de articulação: (1) com a base do processo orbital do quadrado, (2) com o côndilo medial do quadrado, (3) com o palatino e (4) com o processo basipterigóide (PrBP - Figs. 26 a 31) alongado e situado na base do rostroesfenóide.

Nos Musophagidae, aqui representado por *Tauraco erythrolophus*, o pterigóide (PT - Fig. 32) é relativamente mais alongado e delgado e não foi observado o processo basipterigóide.

Nas espécies de Cuculidae o pterigóide é ainda mais delgado quando comparado com o das espécies de Cracidae, Musophagidae e Opisthocomidae, distanciando-se, assim, dos mesmos neste caráter (PT - Figs. 33 - 36). Além disso, os Cuculidae apresentam nesta região do pterigóide, uma crista rostradorsal característica (CrPT - Figs. 21 - 24).

Existe uma semelhança maior entre as espécies de Musophagidae e *O. hoazin* quanto à articulação rostral do pterigóide, por ser de maior contato com o palatino do que com o rostromedialmente. Além disso, existe uma discreta expansão rostral no pterigóide em *Tauraco erythrolophus*, a qual parece ser semelhante à de *O. hoazin*.

O vômer aberrante de *O. hoazin*, (V - Fig. 25) difere essencialmente de todas as espécies aqui comparadas. Em Cracidae é longo, laminar e achatado lateralmente (V - Fig. 26 - 31). Em Musophagidae e Cuculidae, de uma forma geral, o vômer é vestigial e afilado (V - Figs. 32 - 36).

A região orbitoesfenóide localiza-se na região caudal da órbita, limita-se rostromedialmente com o septo interorbital e lateralmente com a região esquamosal.

Na região orbitoesfenóide de *O. hoazin* observa-se uma fossa (F2 - Fig. 13), que é pouco pronunciada e delimitada rostralmente pela crista orbitoesfenóide (CrOr - Fig. 13) e pela crista temporal rostral (CrTR Fig. 13). Tanto a fossa (F2) quanto a crista orbitoesfenóide são locais de origem dos músculos do sistema adutor mandibular externo. Rostralmente, no septo interorbital, encontra-se o forâmen óptico (FO - Fig. 13) e, ventralmente, o forâmen que dá passagem ao nervo trigêmeo.

A crista orbitoesfenóide não foi observada nas espécies de Cracidae; nas espécies de *Tauraco* e Cuculidae é pouco conspícua; a fossa F2 não foi observada nas demais espécies analisadas.

O osso quadrado (Q - Figs. 13 - 24) situa-se ventrocaudalmente em relação à órbita e apresenta grande importância no cinetismo craniano das aves. Articula-se dorsocaudalmente com a caixa craniana, rostromedialmente

com o pterigóide, ventralmente com a mandíbula e ventrolateralmente com a barra jugal. Este osso proporciona um local de origem e inserção de vários músculos, particularmente do sistema adutor mandibular interno.

O quadrado de *O. hoazin* apresenta uma parte central bem desenvolvida, o *corpus quadrati* (CQ - Figs. 13, 50 e 51), de onde partem três processos: (1) o processo orbital do quadrado (PrOrQ - Figs. 13, 50 e 51), (2) o processo ótico do quadrado (PrOtQ - Figs. 13, 50 e 51) e (3) o processo mandibular do quadrado (PrMdQ - Figs. 13, 50 e 51). O processo orbital do quadrado é relativamente curto e projeta-se obliquamente na órbita; o processo ótico do quadrado projeta-se caudalmente a partir do *corpus quadrati*, e possui duas superfícies de articulação mais ou menos equivalentes em desenvolvimento e bem distintas: (1) o processo ótico interno (PrOti - Figs. 50 e 51), em cuja extremidade encontra-se o côndilo proótico que se articula com a parede dorsal da cavidade timpânica, e (2) o processo ótico externo (PrOte - Figs. 50 e 51), em cuja extremidade localiza-se o côndilo esquamosal que se articula com a porção ventral do processo esquamosal.

O processo mandibular do quadrado em *O. hoazin* é o mais alargado e apresenta as superfícies articulares: (1) o bem desenvolvido côndilo medial (CoMQ - Figs. 50 e 51), e (2) o menos desenvolvido côndilo lateral (CoLQ - Figs. 50 e 51). O quadrado de *O. hoazin* não apresenta o côndilo posterior. Os côndilos medial e lateral articulam-se com a região dorsocaudal da mandíbula nos cótilos medial e lateral, respectivamente.

Na face medial da região do *corpus quadrati*, observam-se uma conspícua fossa F3 (F3 - Fig. 51) e um curto e fino processo pterigóideo (PrPtQ - Fig. 51), o qual está disposto caudalmente à fossa F3.

A Tabela I compara o osso quadrado e suas estruturas, entre *O. hoazin* e as demais espécies.

A barra jugal (J - Figs. 1 - 36) é constituída pelos ossos jugal e quadradojugal que estão completamente fusionados em *O. hoazin*, *Tauraco* e nos Cuculidae estudados; porém, nas espécies de Cracidae, observa-se uma sutura entre estes ossos (Figs. 14 - 19). A barra jugal encontra-se fundida rostrolateralmente com a maxila superior e articula-se caudolateralmente com a face rostrolateral do processo articular do osso quadrado.

3.1.2. Mandíbula

A mandíbula em uma ave adulta apresenta os ossos fundidos, formando, assim, uma peça óssea única e, dessa maneira, os limites de cada

osso não são evidentes. As regiões correspondentes aos ossos que a compõem são: região do dentário, região do suprangular, região do angular, região do esplenial, região do pré-articular e região do articular.

A região do dentário encontra-se fundida caudodorsolateralmente com a região suprangular, caudoventrolateralmente com a região do angular e medialmente com as regiões do esplenial e do pré-articular.

A mandíbula pode ser subdividida em três partes distintas: (1) sinfisiária, onde se localiza a sínfise mandibular (Psi - Figs. 57 - 68), ou seja, a junção dos dois ramos da mandíbula; (2) região intermediária, onde está localizada a *fenestra mandibulae* (FeM - Figs. 52 e 53), e (3) a caudal (Fig. 56), que é a principal região de inserção dos músculos que se originam no crânio.

A região sinfisiária da mandíbula de *O. hoazin* (Psi - Fig. 57) apresenta cerca de 1/6 do seu comprimento total.

Entre os Cracidae, a região sinfisiária (Psi - Figs. 58 - 63) variou entre 1/5 a 1/8 do comprimento total, sendo o mais comum 1/8; nas espécies de *Tauraco*, aqui representada por *T. erythrolophus* (Fig. 64), observa-se cerca de 1/8; dentre os Cuculidae, esta região variou entre 1/3 e 1/5, sendo que a maioria apresentou 1/4 do comprimento total da mandíbula (Psi - Figs. 65 - 68).

Na região intermediária da mandíbula de *O. hoazin*, observa-se dorsalmente uma superfície plana (sp - Fig. 57) que contrasta com as superfícies estreitas das porções rostródorsal e caudodorsal. Em sua face dorsocaudal destaca-se o processo coronóide (PrC - Figs. 52 e 53) pouco pronunciado. Observa-se ainda um outro processo (Prp1 - Figs. 52 e 53) situado caudalmente ao processo coronóide.

Nas espécies de Cracidae (Figs. 58 - 63) e de *Tauraco erythrolophus* (Fig. 64) observou-se somente o processo coronóide, sendo particularmente mais desenvolvido nos Cracidae; nos Cuculidae estudados observaram-se dois processos, o coronóide e o processo p1, como em *O. hoazin* (Figs. 65 - 68).

Na face caudal da mandíbula de *O. hoazin* observa-se uma pequena depressão (dem - Fig. 54), que é local de inserção dos músculos do sistema depressor mandibular.

Na face medial da mandíbula desta espécie destaca-se a *fossa aditus canalis mandibulae* (Facm - Figs. 52 e 53), a qual se apresenta conspícua somente em *T. leucotis*; nas demais espécies é inconspícua. Caudalmente observa-se o tubérculo *pseudotemporalis* (Tps - Fig. 53), local de inserção da

aponevrose do músculo *pseudotemporalis superficialis*. O tubérculo *pseudotemporalis* é inconspícuo em *T. leucotis*, *C. americanus* e *P. cayana*; sendo que nestas duas últimas espécies observa-se que o tubérculo *pseudotemporalis* encontra-se um pouco deslocado dorsalmente; nas demais espécies é conspícuo, sendo particularmente mais desenvolvido em *M. mitu* e *P. pileata*. O processo medial da mandíbula de *O. hoazin* (PrM - Figs. 52 - 57) é bem desenvolvido e projeta-se dorsomedialmente; o mesmo apresenta uma face rostral plana e uma caudal irregular.

O processo medial da mandíbula é bem desenvolvido em todas as espécies estudadas, exceto nas de *Tauraco*, representado por *T. erythrolophus* (Fig. 64), sendo particularmente mais desenvolvido nos Cracidae (Figs. 58 - 63).

A região articular de *O. hoazin* recebe dorsalmente o osso quadrado em duas superfícies de articulação: cótilo lateral (CoL - Figs. 51) e o cótilo medial (CoM - Figs. 51); entre os dois cótilos destaca-se a crista intercotilar (Crl - Figs. 56 e 57). O cótilo medial é mais desenvolvido do que o cótilo lateral e abriga o côndilo medial do quadrado.

Observa-se o mesmo desenvolvimento dos cótilos em relação ao descrito em *O. hoazin*, em *N. urumutum* (Cracidae), em *Tauraco* (*T. erythrolophus*, *T. harthlaubi*, *T. leucotis*) e em todos os Cuculidae. Entre as espécies de Cracidae: *O. motmot*, *C. alector* e *M. tuberosa*, constatou-se que os dois cótilos têm o mesmo desenvolvimento; já em *P. pileata* e *P. cujubi* o cótilo lateral é menos desenvolvido em relação ao cótilo medial.

Na face caudal da região angular em *O. hoazin* destaca-se o processo retroarticular (PrR - Fig. 52 - 55; 57), que se projeta dorsocaudalmente. Observa-se também na face caudal da região angular a conspícua fossa caudal (FC - Figs. 56).

O processo retroarticular não foi observado em Musophagidae e Cuculidae; nos Cracidae, o mesmo é bem desenvolvido e projeta-se dorsocaudalmente (Figs. 58 - 63), sendo este característico de todos os Galliformes.

Em *N. urumutum*, *M. tuberosa* e em *C. alector* a fossa caudal apresenta-se também conspícua; nas demais espécies esta fossa apresenta-se pouco profunda.

As estruturas ósseas presentes nas mandíbulas das espécies analisadas encontram-se no Tabela II.

Assim, de uma forma geral, pode-se apresentar as particularidades de *O. hoazin* em relação às demais espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae aqui estudadas.

1) Quanto aos caracteres osteológicos cranianos

- Localização da sutura nasofrontal.
- Fusão da cabeça do lacrimal com a região nasal.
- Bifurcação do processo descendente do lacrimal.
- Fossa temporal única e pouco profunda.
- Redução dos processos maxilopalatinos.
- Vômer atipicamente longo e bifurcado rostralmente.
- Palatinos apresentam o bordo lateral expandido no sentido lateromedial, formando uma superfície ampla.
- Conformação dos pterigóides.
- Presença da fossa F2 na região orbitoesfenóide.

2) Quanto aos caracteres da mandíbula

- Uma superfície ampla na região intermediária da mandíbula.

TABELA 1 - Estruturas do osso quadrado de *O. hoazin* comparadas com as espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae.

	Cracidae						Musophagidae			Cuculidae			
	<i>O. hoazin</i>	<i>O. motmot</i>	<i>P. pileata</i>	<i>P. c-jubi</i>	<i>N. urumutum</i>	<i>M. tuberosa</i>	<i>C. alector</i>	<i>T. erythrolophus</i>	<i>C. americanus</i>	<i>P. cayana</i>	<i>C. ani</i>	<i>G. guira</i>	
Osso Quadrado	F3 Pr PQ >	F3 Pr PQ <	- Pr PQ <	F3 Pr PQ <	- Pr PQ <	- Pr PQ >	- Pr PQ <	- inconspecto	- -	- -	- inconspecto	- inconspecto	
<i>Corpus Quadrati</i>	1	1L	2D	2LD	2L	1L	2	1	1	1	1	1	
Proc. Orbital													
Proc. Ótico	1	2D	2D	LD	LD	1	2D	1	LD	LD	LD	LD	
Proc. Mandibular	CoM CoL	CoM CoL	CoM CoL CoP	CoM CoL CoP	CoM CoL CoP	CoM CoL CoP	CoM CoL CoP	CoM CoL	CoM CoL CoP	CoM CoL	CoM CoL	CoM CoL	
Côndilo Medial	>	>	>	>	>	>	>	>	=	=	=	=	
Côndilo Lateral	<	<	<	<	<	<	<	<	=	=	=	=	
Côndilo Posterior	-	-	>	>	>	<	<	-	<	<	-	-	

LEGENDA:

F : Fossa

CoM: Côndilo Medial

CoL : Côndilo Lateral

CoP : Côndilo Posterior

PrPQ: Processo pterigóideo

- : Ausência

> : Desenvolvido

< : Pouco desenvolvido

= : Equivalente

1 : Estrutura Curta

2 : Estrutura Longa

L : Estrutura Larga

D : Estrutura Delgada

LD : Largo na Base e Delgado no Ápice



FIGURAS 1 - 68

Figura 1. *Opisthocomus hoazin*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; **J** - barra jugal; **L** - região lacrimal; **MS** - maxila superior; **Na** - narina; **P** - região parietal; **PrPO** - processo pós-orbital; **SNF** - sutura nasofrontal; **SO** - região supra-occipital.

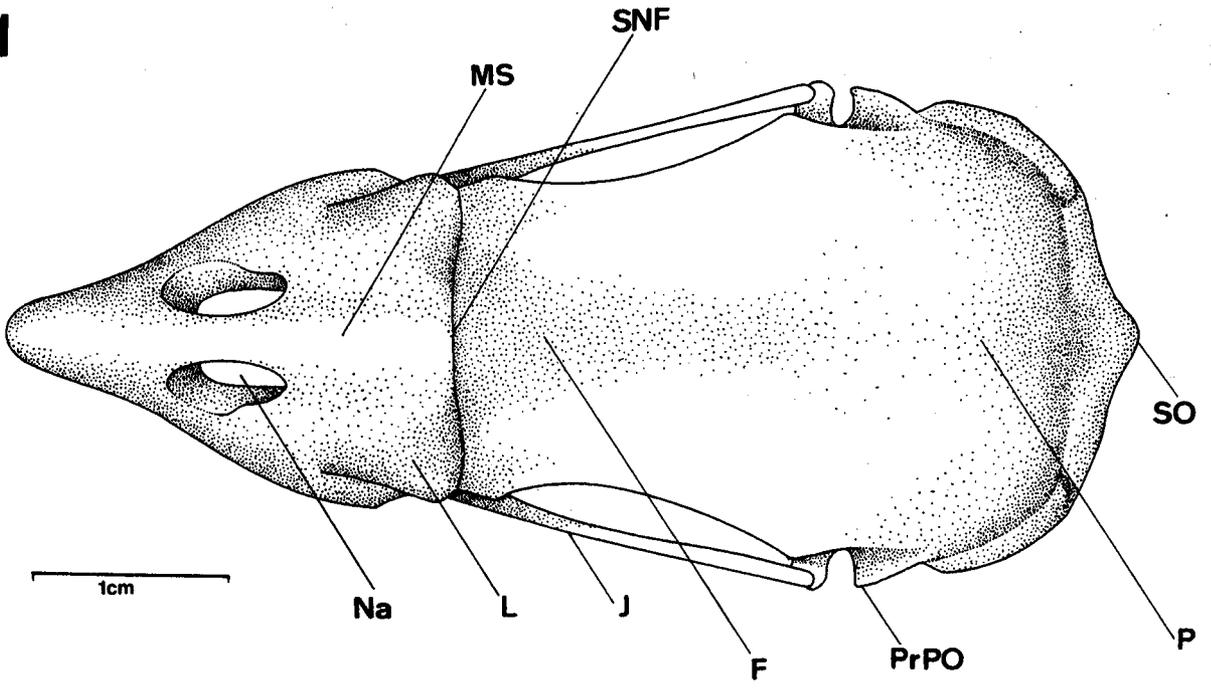
Figura 2. *Ortalis motmot*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; **J** - barra jugal; **L** - lacrimal; **Na** - narina; **P** - região parietal; **SNFL** - sutura nasofrontolacrimal.

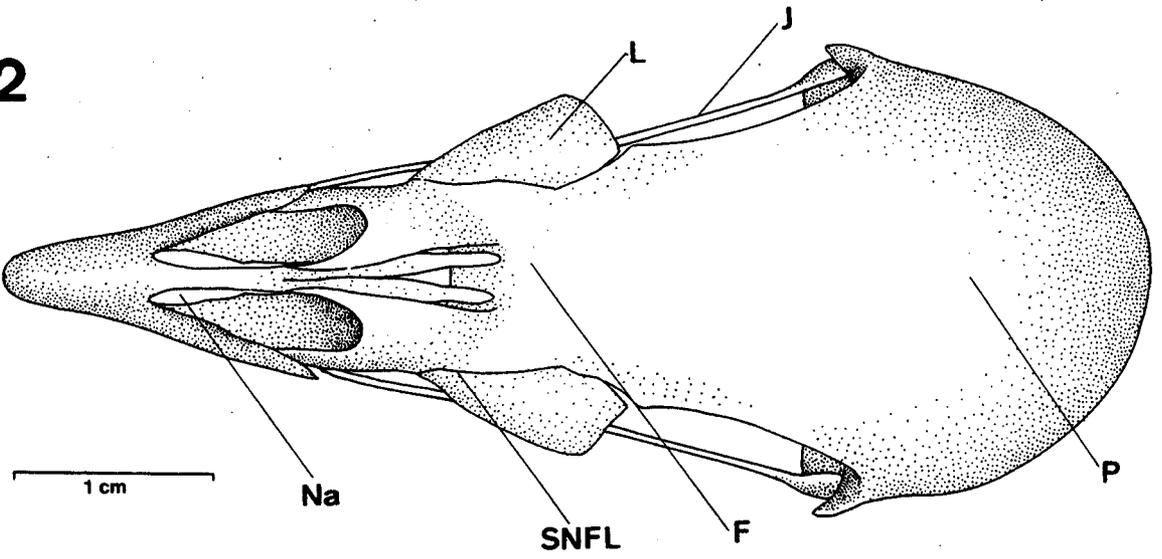
Figura 3. *Penelope pileata*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; **J** - barra jugal; **L** - lacrimal; **Na** - narina; **P** - região parietal; **SNFL** - sutura nasofrontolacrimal.

1



2



3

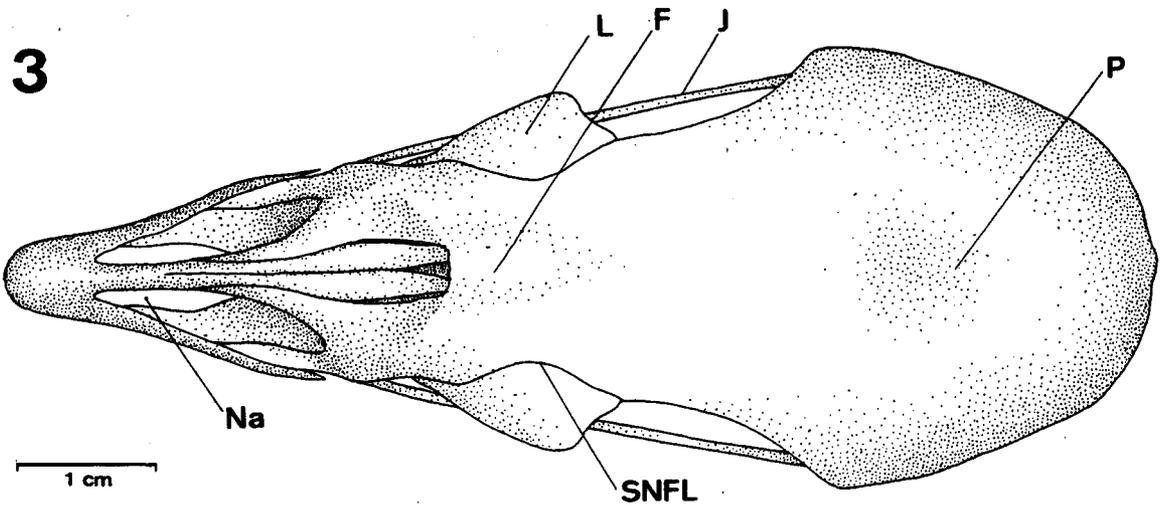


Figura 4. *Pipile cunjubi*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; J - barra jugal; L - região lacrimal; Na - narina; P - região parietal.

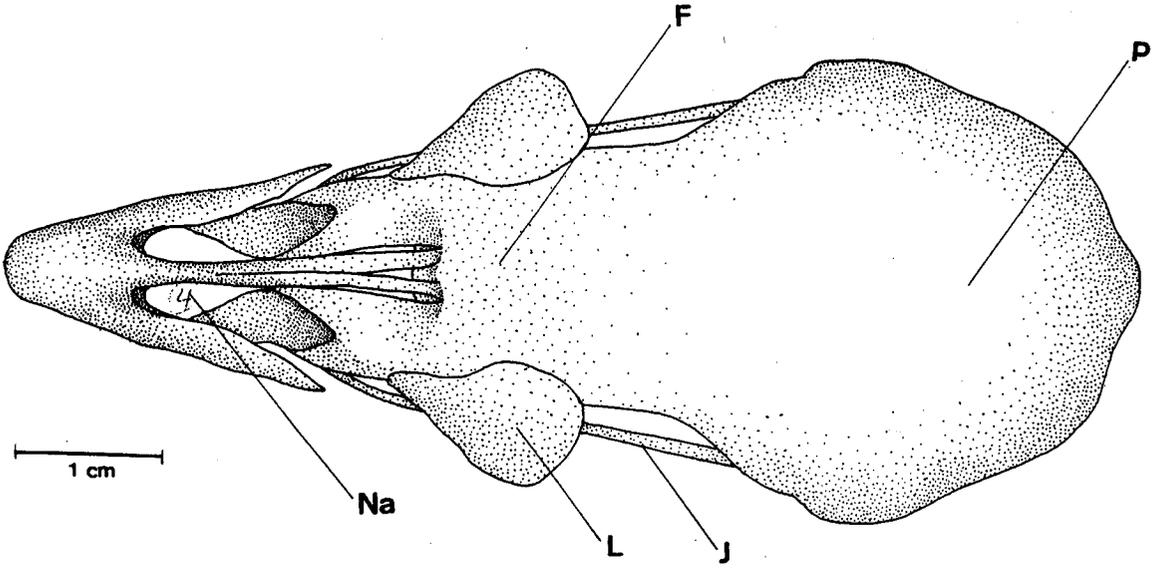
Figura 5. *Nothocrax urumutum*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; J - jugal; L - região lacrimal; P - região parietal; **SNFL** - sutura nasofrontolacrimal.

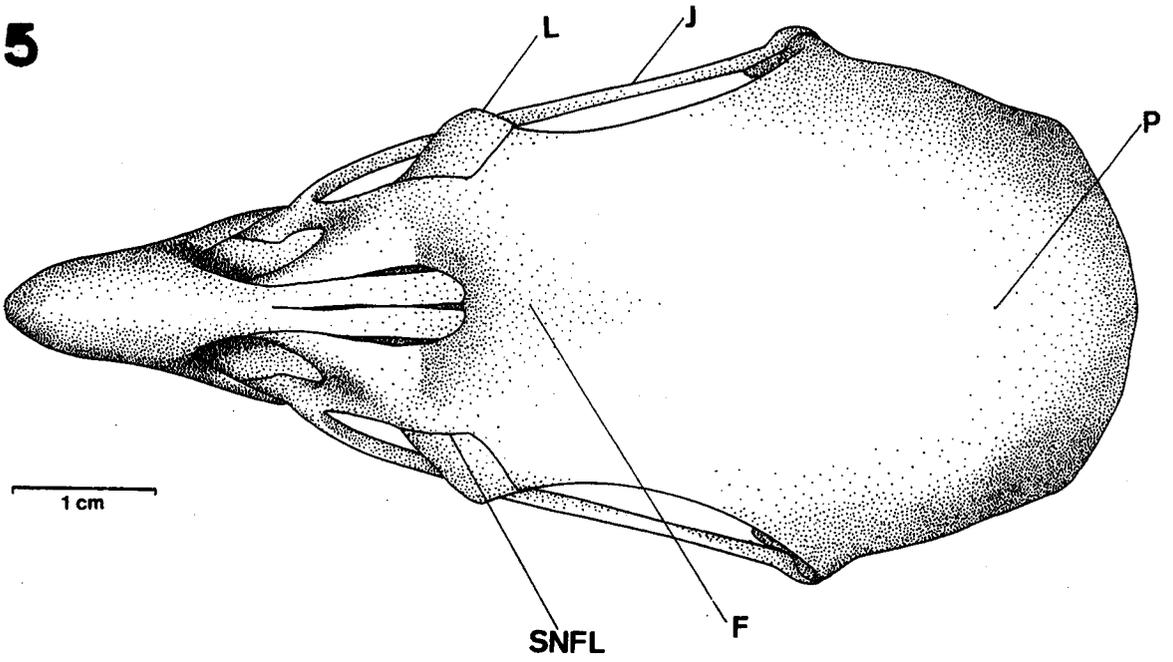
Figura 6. *Mitu tuberosa*: vista dorsal do crânio.

F - região frontal; L - região lacrimal; P - região parietal; **SNF** - sutura nasofrontal.

4



5



6

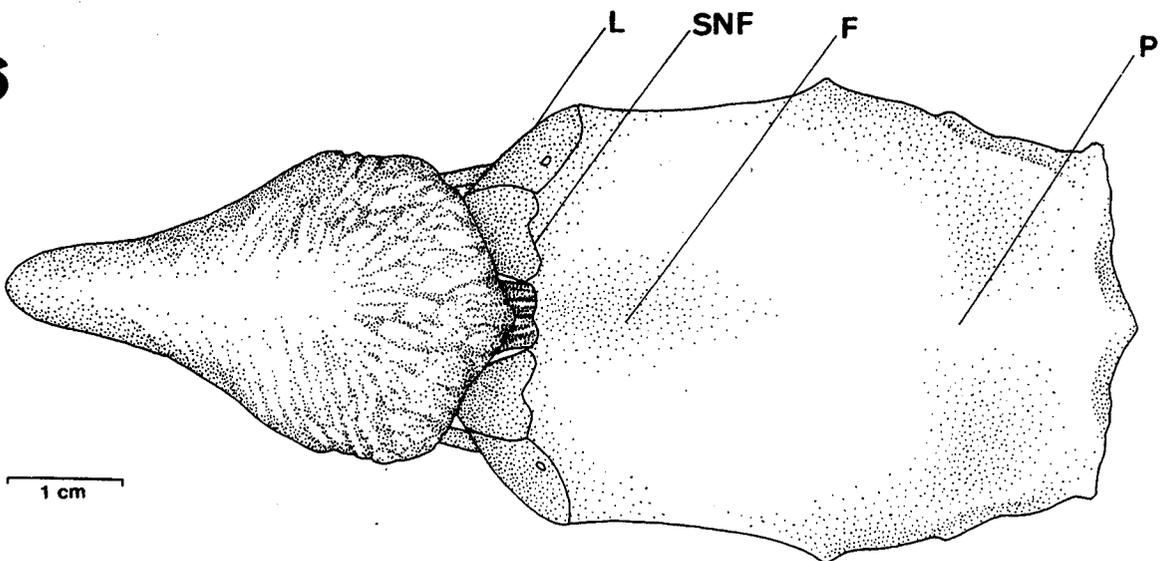


Figura 7. *Crax alector*: vista dorsal do crânio.

SNFL - sutura nasofrontolacrimal.

Figura 8. *Tauraco erythrolophus*: vista dorsal do crânio.

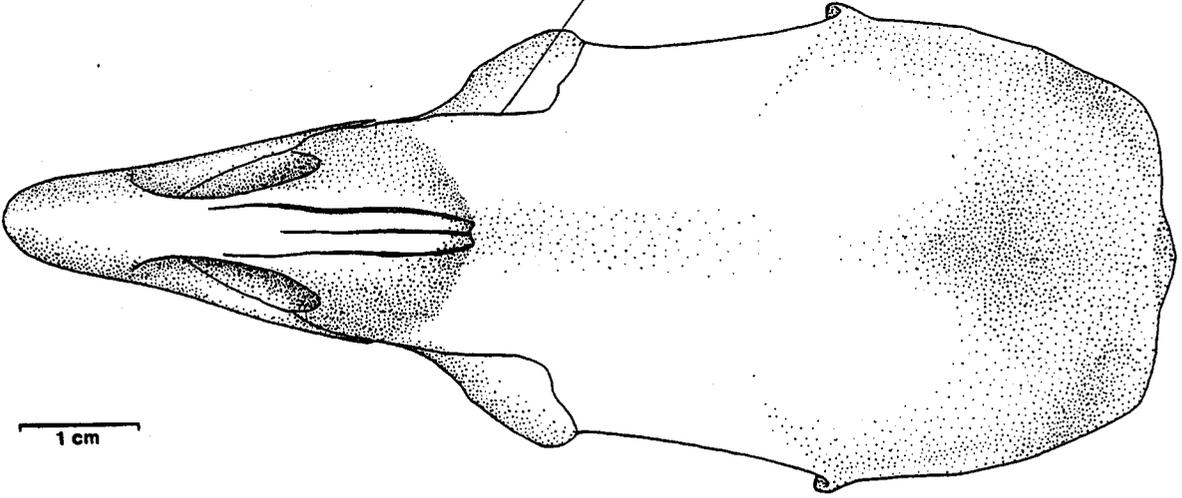
SFL - sutura frontolacrimal; **SNF** - sutura nasofrontal; **SNL** - sutura nasolacrimal.

Figura 9. *Coccyzus americanus*: vista dorsal do crânio.

SFL - sutura frontolacrimal; **SNF** - sutura nasofrontal; **SNL** - sutura nasolacrimal.

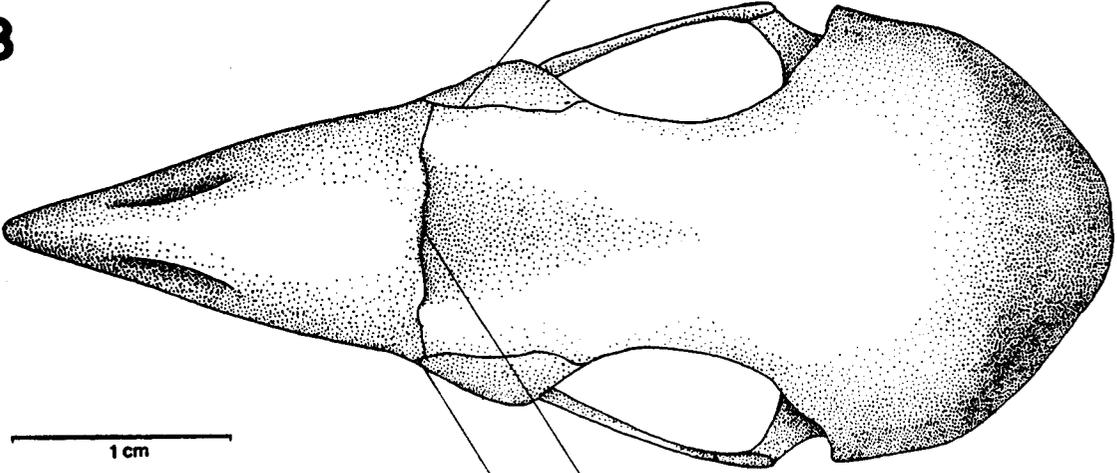
7

SNFL



8

SFL



SNL

SNF

9

SNL

SFL

SNF

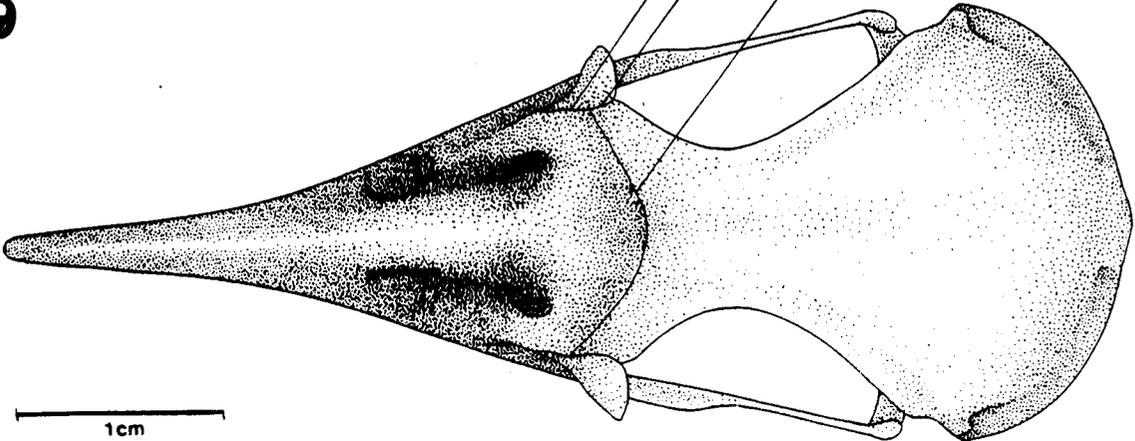


Figura 10. *Piaya cayana*: vista dorsal do crânio.

L - região lacrimal; **SFL** - sutura frontolacrimal; **SNF** - sutura nasofrontal; **SNL** - sutura nasolacrimal.

Figura 11. *Crotophaga ani*: vista dorsal do crânio.

L - região lacrimal; **SFL** - sutura frontolacrimal; **SNF** - sutura nasofrontal; **SNL** - sutura nasolacrimal.

Figura 12. *Guira guira*: vista dorsal do crânio

EO - elevação óssea do osso frontal; **L** - região lacrimal; **SFL** - sutura frontolacrimal; **SNF** - sutura nasofrontal; **SNL** - sutura nasolacrimal.

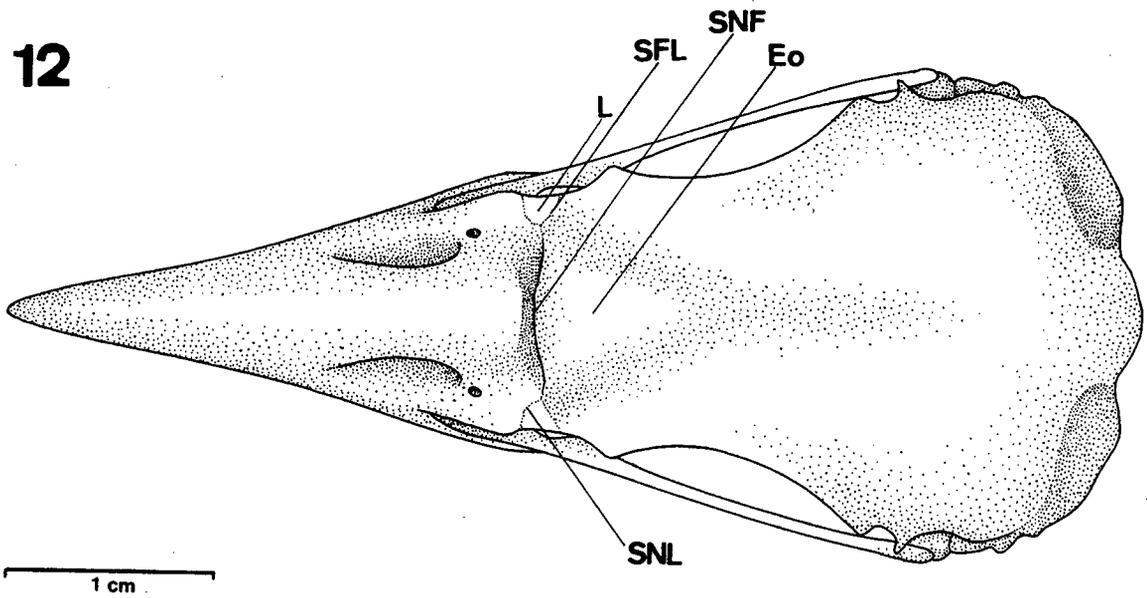
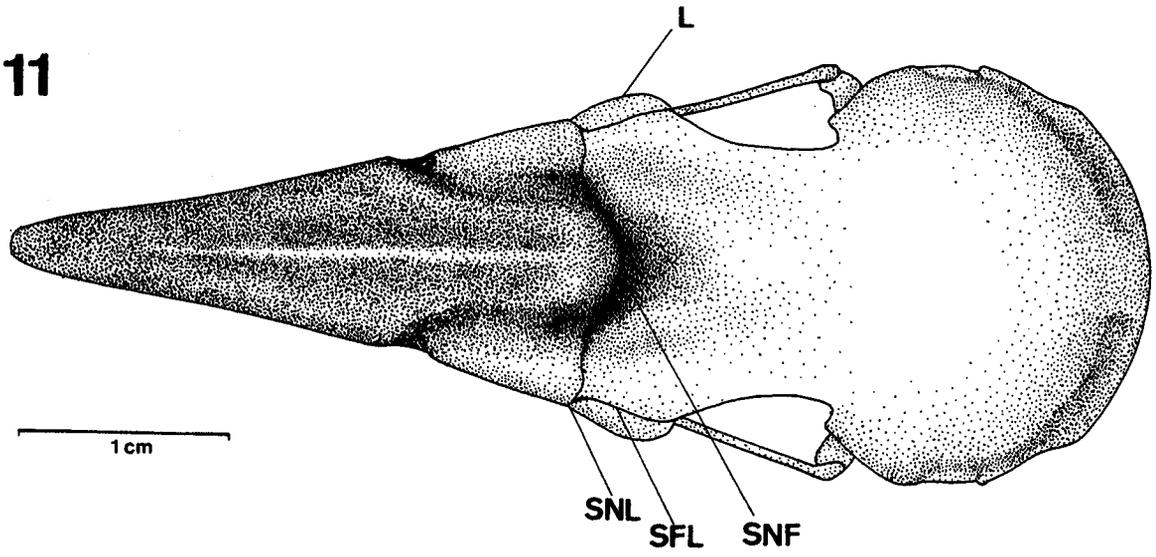
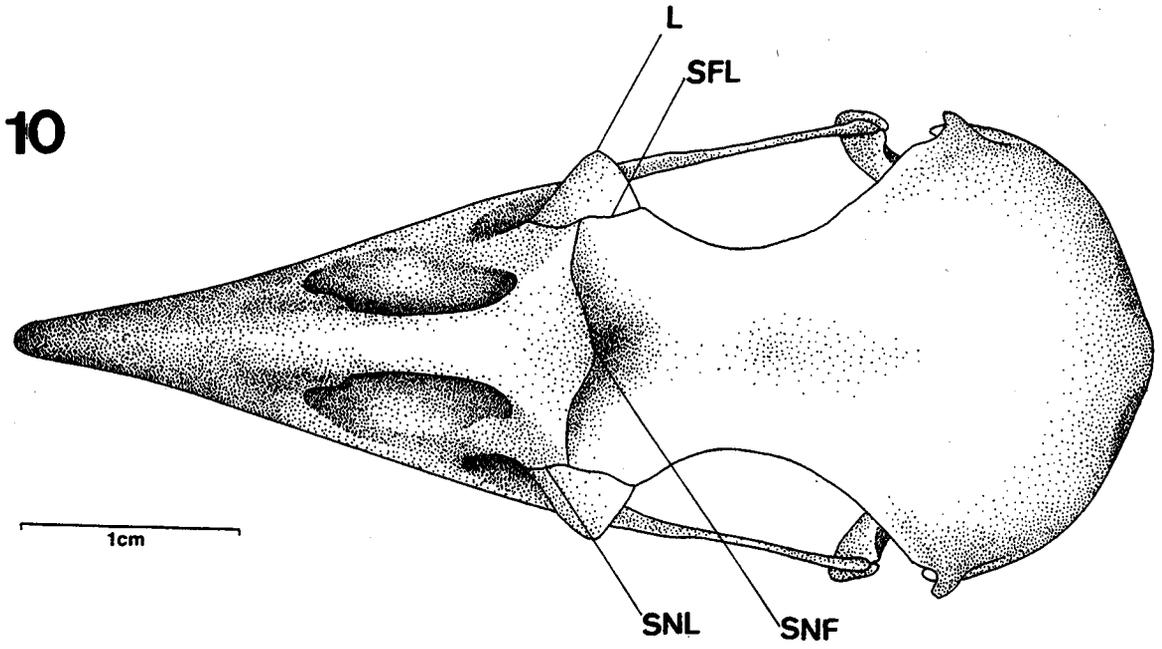


Figura 13. *Opisthocomus hoazin*: vista lateral esquerda do crânio.

AT - ala timpânica; **Cr1** - crista C1; **CrO** - crista occipital; **CrOr** - crista orbitoesfenóide; **CrTD** - crista temporal dorsal; **CrTR** - crista temporal rostral; **CrTV** - crista temporal ventral; **E** - região ectetmóide; **F** - região frontal; **F1** - fossa F1; **F2** - fossa F2; **FO** - forâmen óptico; **For** - forâmen orbitonasal; **FT** - fossa temporal; **J** - barra jugal; **L** - lacrimal; **MS** - maxila superior; **Na** - narina; **P** - região parietal; **PA** - palatino; **PrE** - processo lateral do ectetmóide; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrMdQ** - processo mandibular do quadrado; **PrOrQ** - processo orbital do quadrado; **PrOtQ** - processo ótico do quadrado; **PrPo** - processo pós-orbital; **PrS** - processo esquamosal; **PrSM** - processo suprêmeático; **PT** - pterigóide; **Q** - quadrado; **S** - região esquamosal; **SI** - septo interorbital; **SNF** - sutura nasofrontal; **SuO** - sulco olfatório.

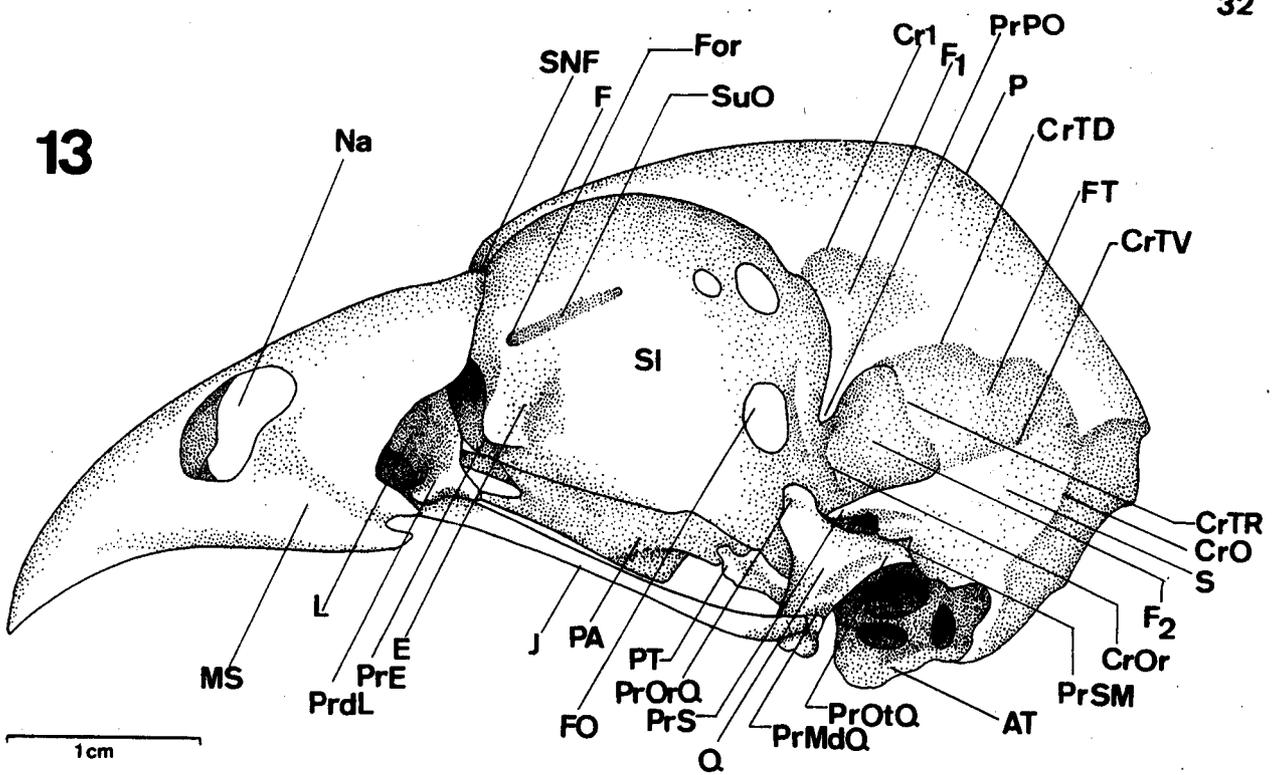
Figura 14. *Ortalis motmot*: vista lateral esquerda do crânio.

E - região ectetmóide; **FT** - fossa temporal; **J** - barra jugal; **L** - região lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrS** - processo esquamosal; **PrSM** - processo suprêmeático.

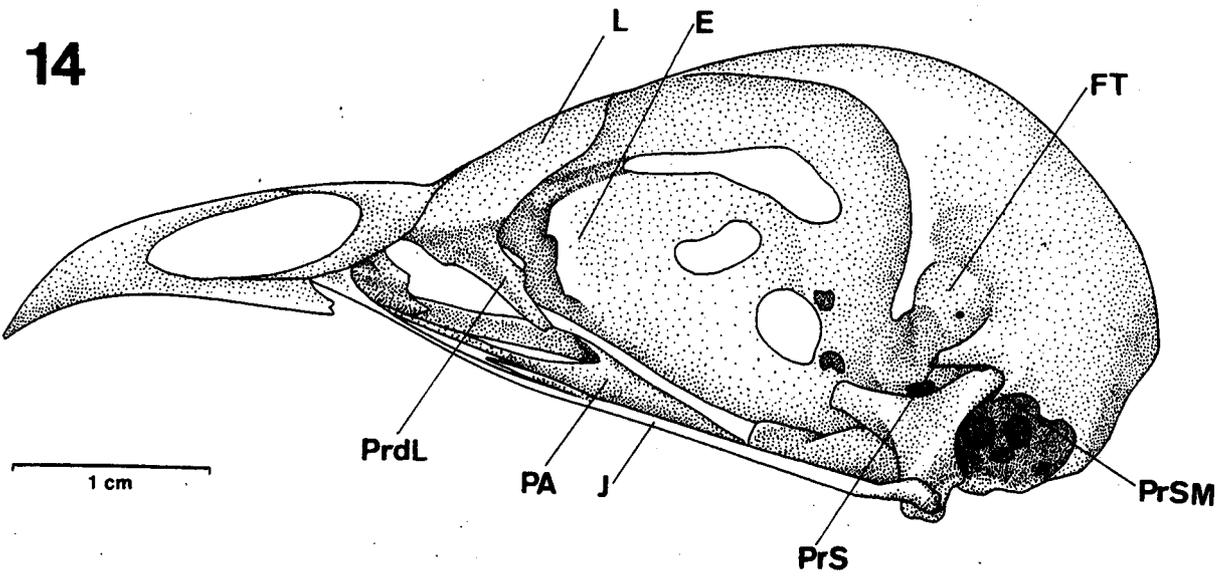
Figura 15. *Penelope pileata*: vista lateral esquerda do crânio.

FT - fossa temporal; **L** - região lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrS** - processo esquamosal; **PrSM** - processo suprêmeático.

13



14



15

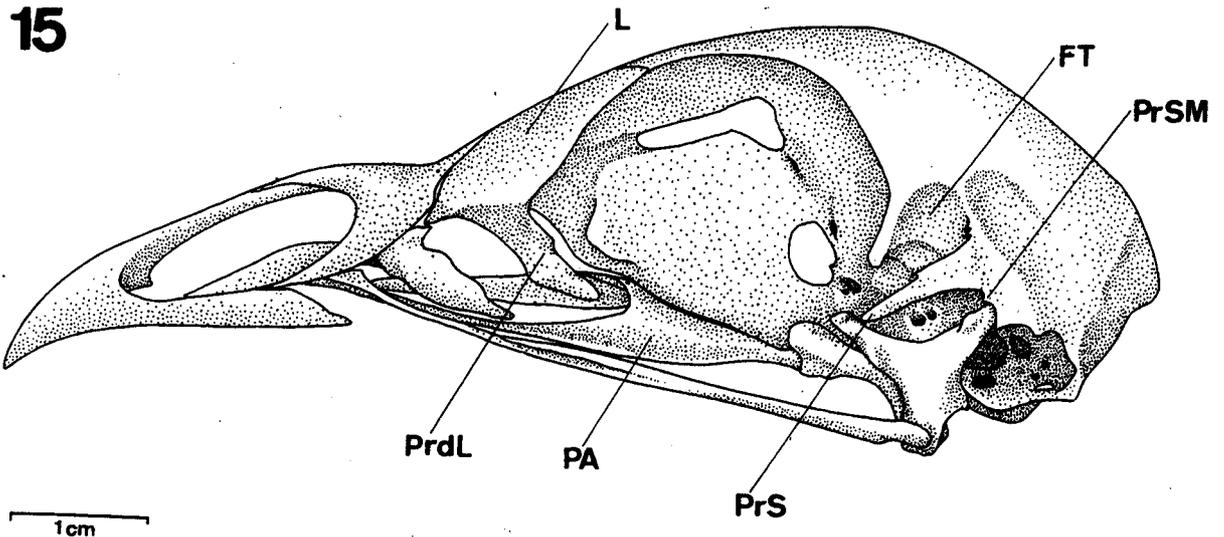


Figura 16. *Pipile cujubi*: vista lateral esquerda do crânio.

E - região ectetmóide; **FT** - fossa temporal; **L** - lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PT** - pterigóide.

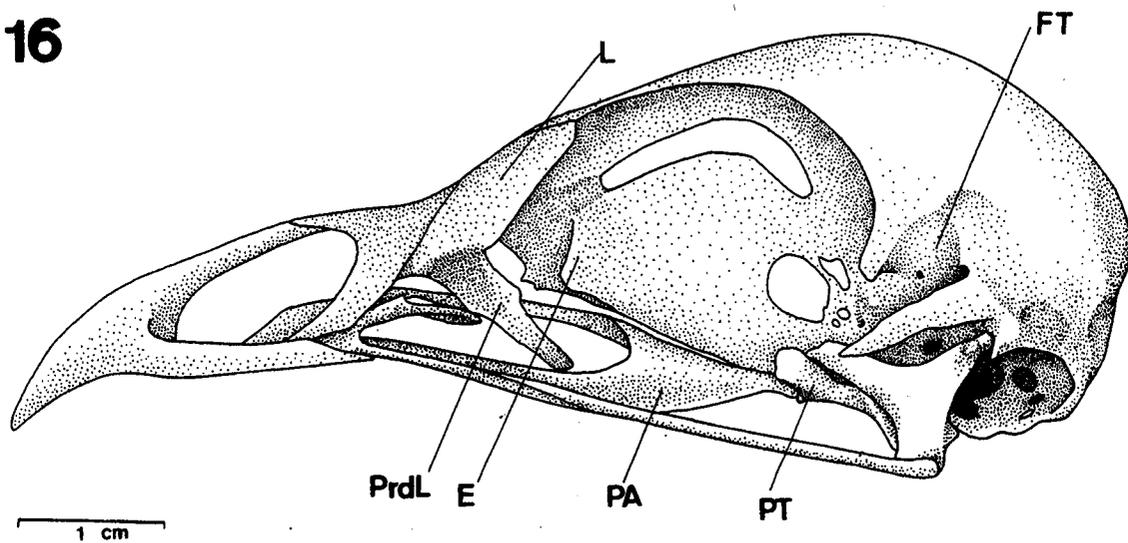
Figura 17. *Nothocrax urumutum*: vista lateral esquerda do crânio.

E - região ectetmóide; **FT** - fossa temporal; **L** - lacrimal; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrS** - processo esquamosal.

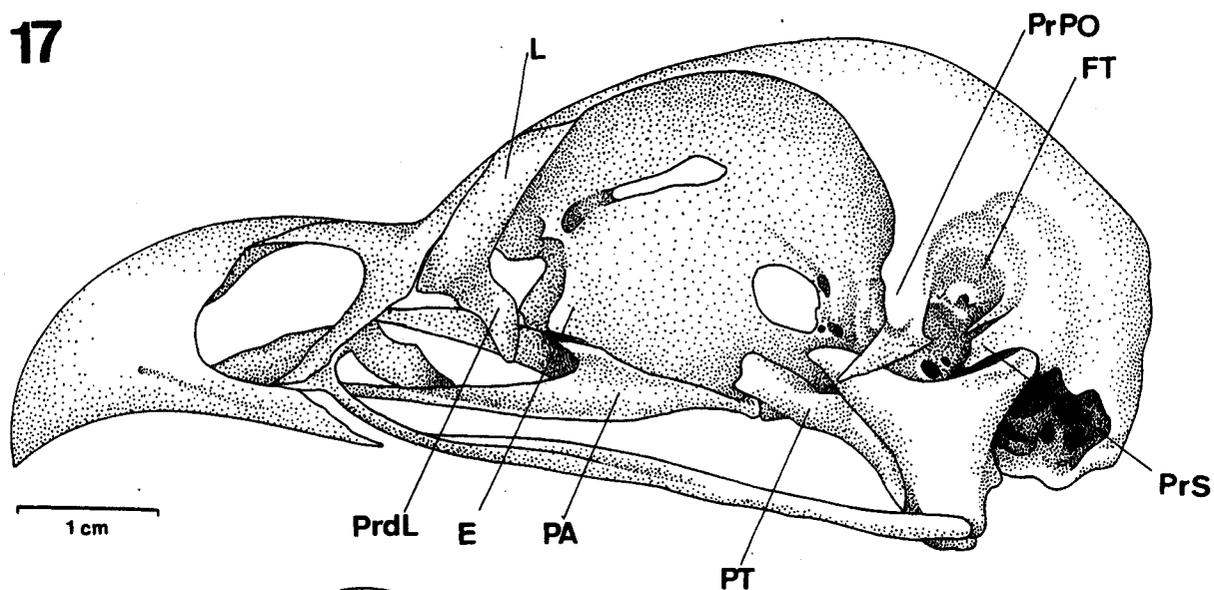
Figura 18. *Mitu tuberosa*: vista lateral esquerda do crânio.

E - região ectetmóide; **FT** - fossa temporal; **L** - lacrimal; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrS** - processo esquamosal.

16



17



18

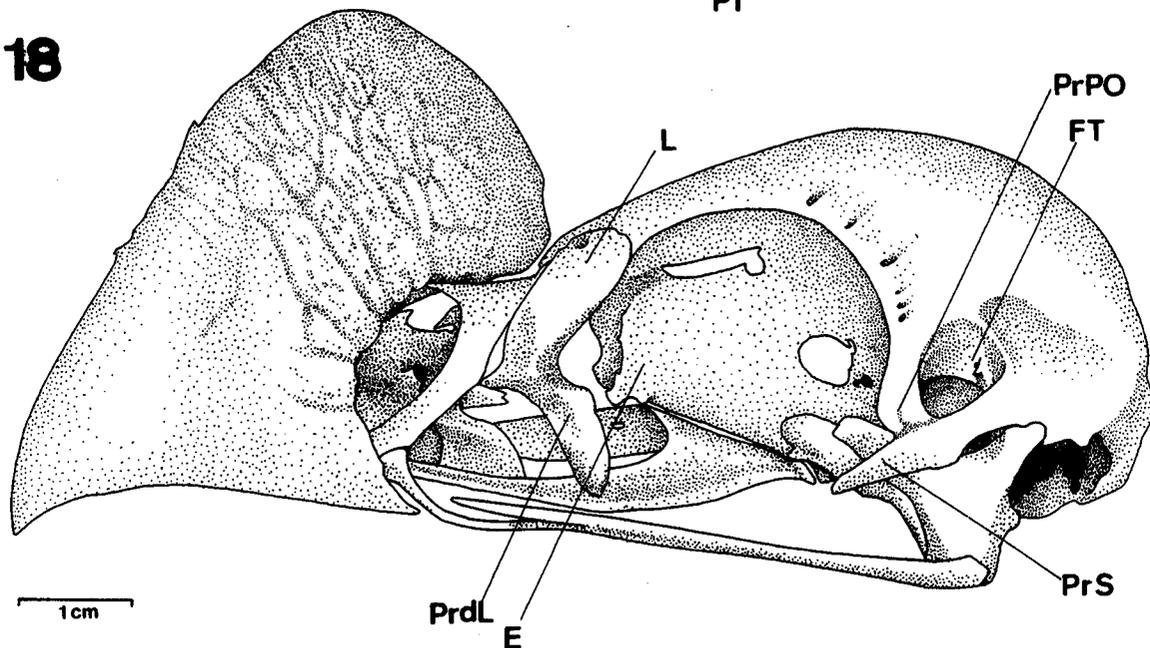


Figura 19. *Crax alector*: vista lateral esquerda do crânio.
L - lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrS** - processo esquamosal; **PrSM** - processo suprameático - **PT** - pterigóide.

Figura 20. *Tauraco erythrolophus*: vista lateral esquerda do crânio.
CrOr - crista orbitoesfenóide; **E** - região ectetmóide; **L** - lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrS** - processo esquamosal; **PrSm** - processo suprameático; **PT** - pterigóide; **SNL** - sutura nasolacrimal.

Figura 21. *Coccyzus americanus*: vista lateral esquerda do crânio.
CrOr - crista orbitoesfenóide; **CrPT** - crista rostródorsal do pterigóide; **CrT** - crista temporal; **FT** - fossa temporal; **L** - lacrimal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrE** - processo lateral do ectetmóide; **PrS** - processo esquamosal - **PrSM** - processo suprameático; **PT** - pterigóide; **SNL** - sutura nasolacrimal.

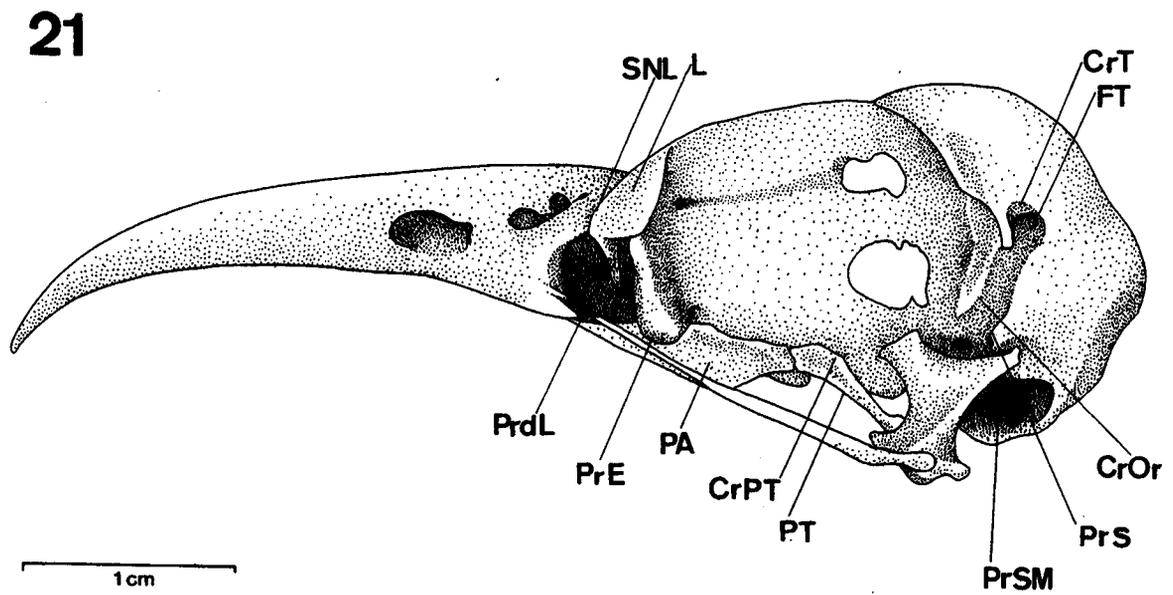
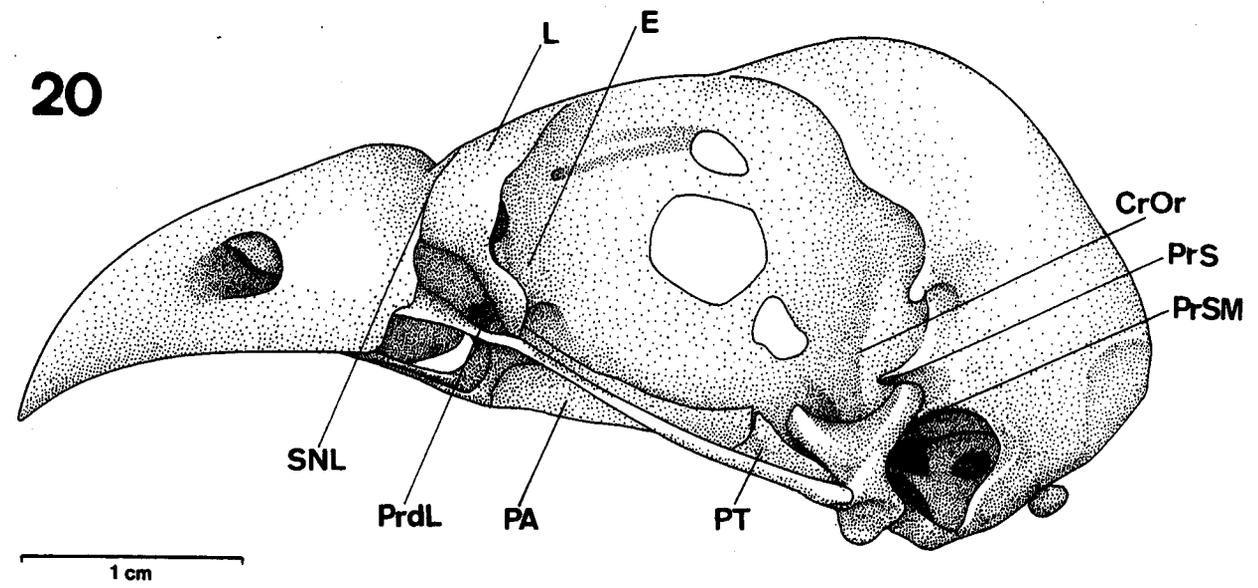
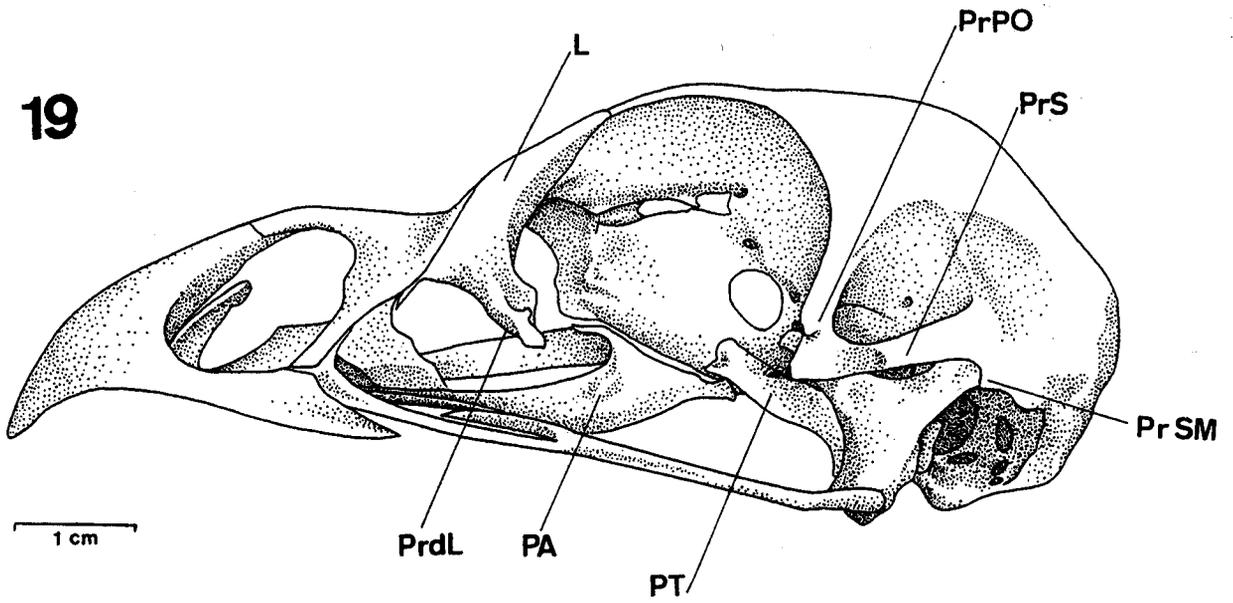


Figura 22. *Piaya cayana*: vista lateral esquerda do crânio.

CrOr - crista orbitoesfenóide; **CrPT** - crista rostródorsal do pterigóide; **CrT** - crista temporal; **CrTr** - crista transversal; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrE** - processo lateral do ectetmóide; **PT** - pterigóide; **SNL** - sutura nasolacrimal.

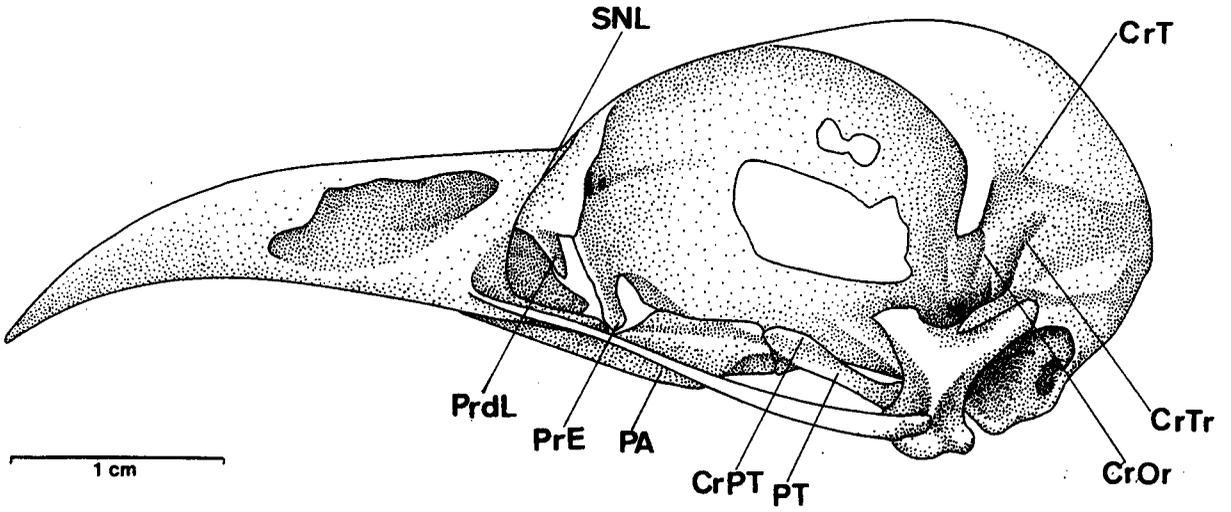
Figura 23. *Crotophaga ani*: vista lateral esquerda do crânio.

CrOr - crista orbitoesfenóide; **CrPT** - crista rostródorsal do pterigóide; **CrT1** - crista temporal 1; **CrT2** - crista temporal 2; **CrTr** - crista transversal; **FTc** - fossa temporal caudal; **Ftr** - fossa temporal rostral; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrE** - processo lateral do ectetmóide; **PT** - pterigóide; **SNL** - sutura nasolacrimal.

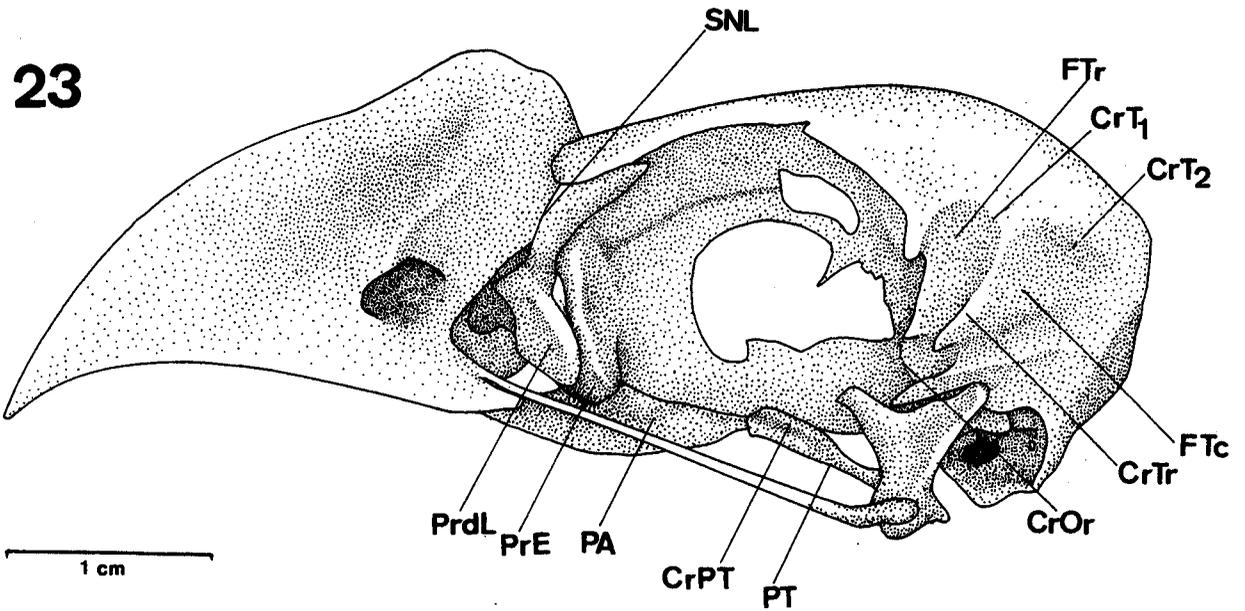
Figura 24. *Guira guira*: vista lateral esquerda do crânio.

CrOr - crista orbitoesfenóide; **CrPT** - crista rostral do pterigóide; **Crt1** - crista temporal 1; **Crt2** - crista temporal 2; **Crtr** - crista transversal; **Eo** - elevação óssea do osso frontal; **FTc** - fossa temporal caudal; **Ftr** - fossa temporal rostral; **PA** - palatino; **PrdL** - processo descendente do lacrimal; **PrE** - processo lateral do ectetmóide; **PrS** - processo esquelético; **PrSM** - processo suprameático; **PT** - pterigóide; **SNL** - sutura nasofrontal.

22



23



24

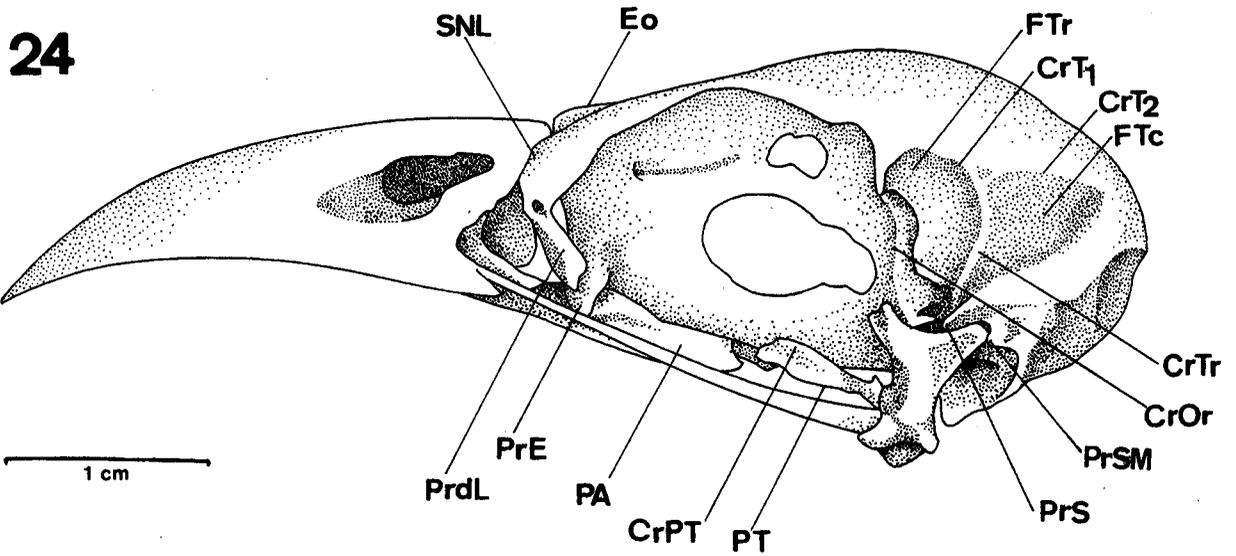


Figura 25. *Opisthocomus hoazin*: vista ventral do crânio.

BA - região basioccipital; **BS** - região basiesfenóide; **Co** -
côndilo occipital; **CoLQ** - côndilo lateral do quadrado; **CoMQ** -
côndilo medial do quadrado; **CrPL** - crista palatina lateral;
CrPV - crista palatina ventral; **EX** - região exoccipital; **ExPT**
- expansão rostral do pterigóide; **FM** - fossa medial; **Fsu** -
fossa subcondilar; **FV** - fossa ventral; **J** - barra jugal; **MA** -
forâmen magno; **MS** - maxila superior; **PAR** - região
paraesfenóide; **PL** - palatino; **PjRS** - projeção
rostroesfenóide; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrMP**
- processo maxilopalatino; **PT** - palatino; **Q** - quadrado; **SO** -
região supra-occipital; **V** - vômer.

Figura 26. *Ortalis motmot*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** -
processo basipterigóide; **PrMP** - processo maxilopalatino; **PT** -
palatino.

Figura 27. *Penelope pileata*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** -
processo basipterigóide; **PrMP** - processo maxilopalatino; **PT** -
palatino; **V** - vômer.

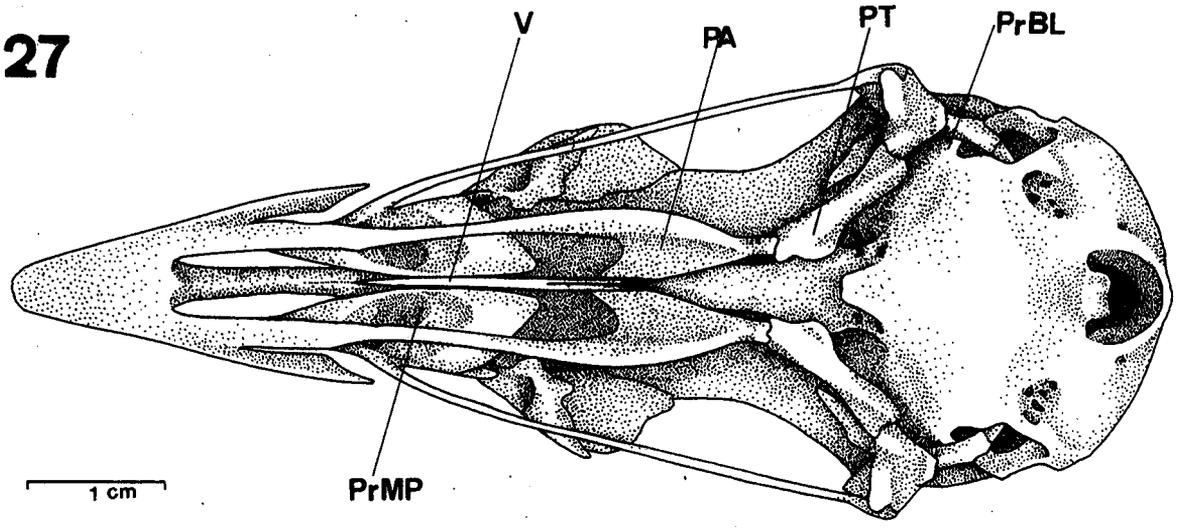
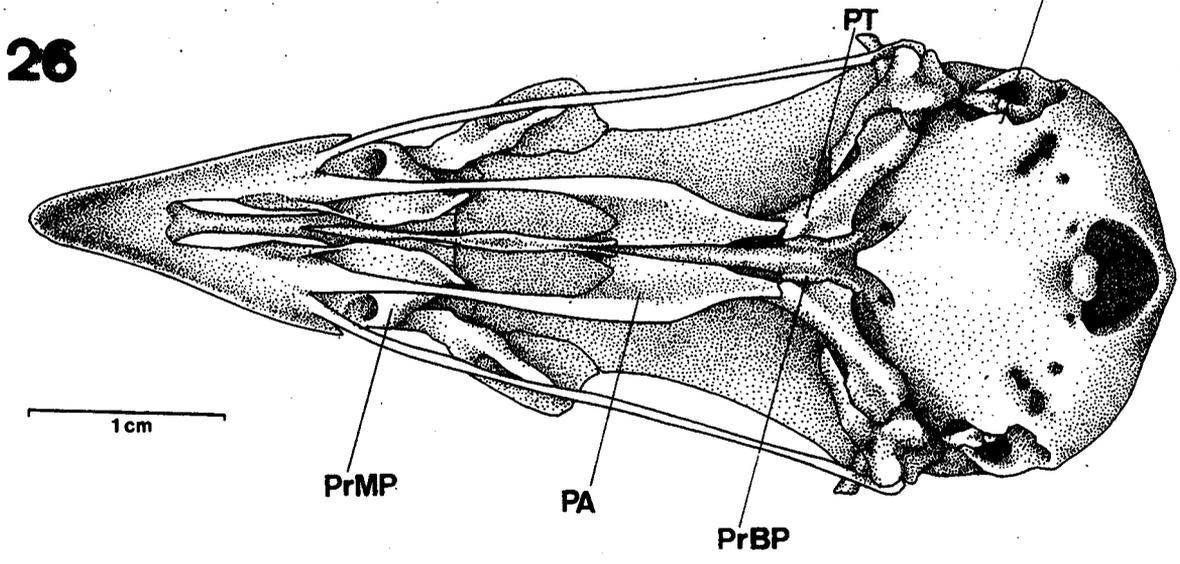
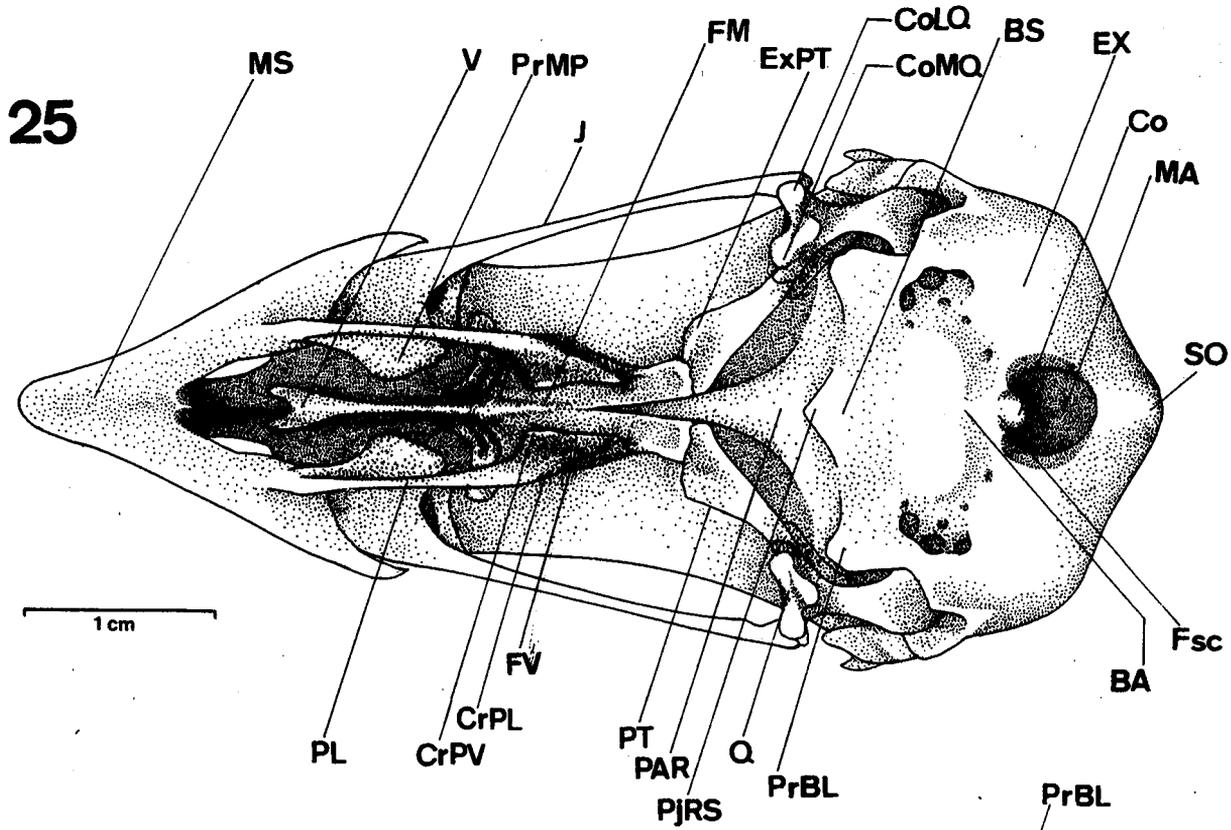


Figura. 28. *Pipile cujubi*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** - processo basipterigóide; **PT** - pterigóide; **V** - vômer.

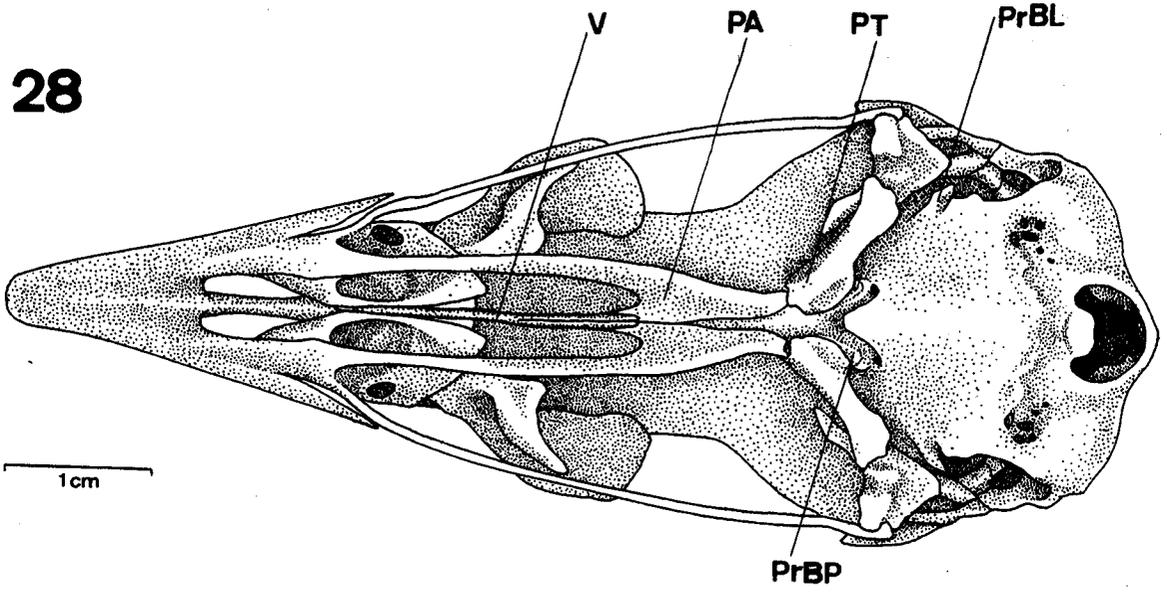
Figura 29. *Nothocrax urumutum*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** - processo basipterigóide; **PT** - pterigóide; **V** - vômer.

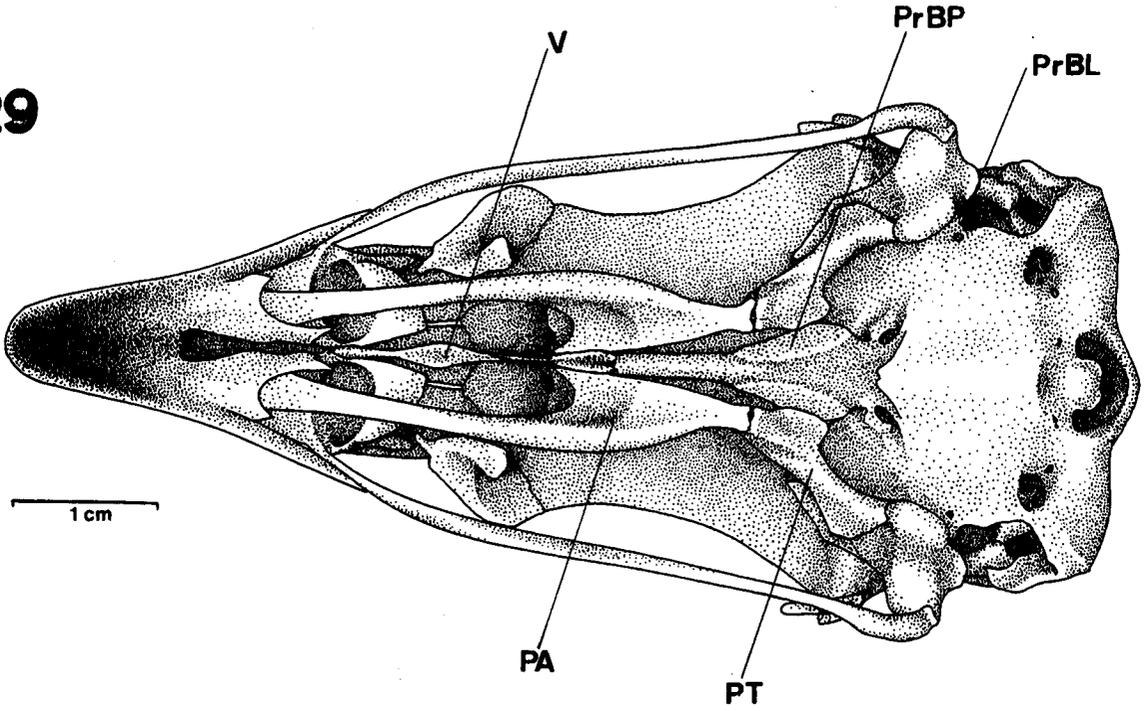
Figura 30. *Mitu tuberosa*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** - processo basipterigóide; **PT** - pterigóide; **V** - vômer.

28



29



30

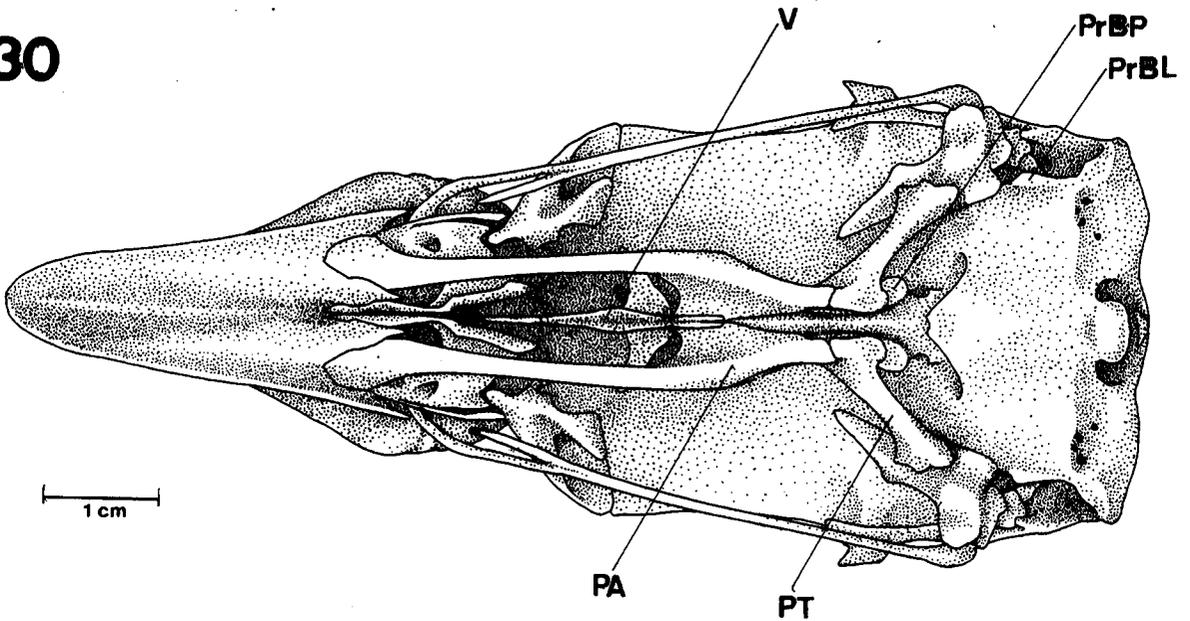


Figura 31. *Crax alector*: vista ventral do crânio.

PrBL - processo basisfenoidal lateral; **PrBP** - processo basipterigóide; **PrMP** - processo maxilopalatino; **V** - vômer.

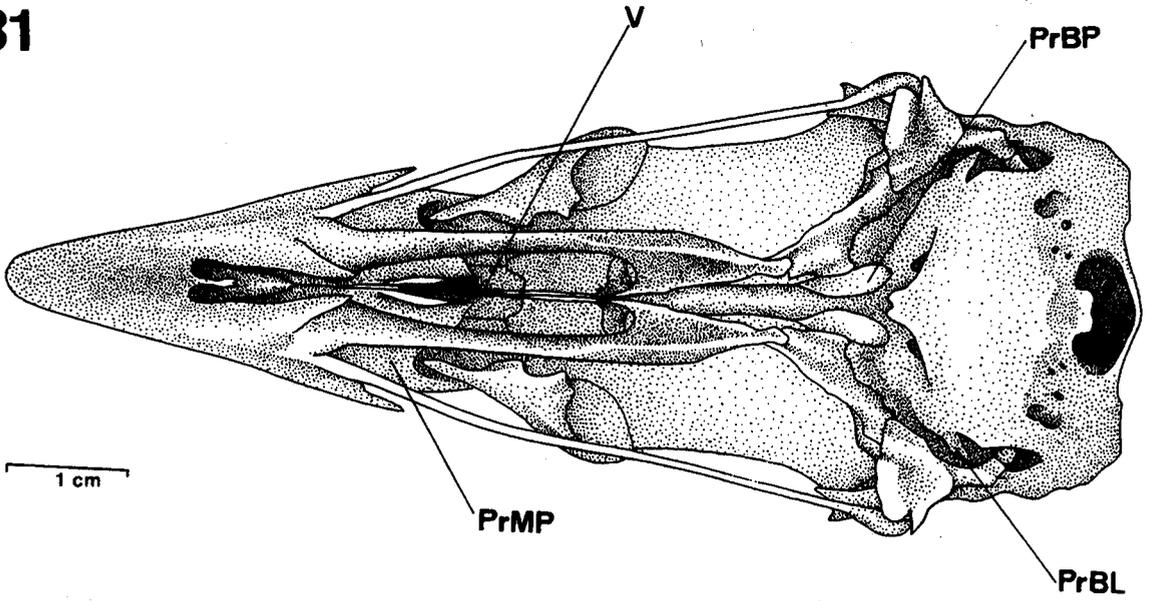
Figura 32. *Tauraco erythrolophus*: vista ventral do crânio.

CrPL - crista palatina lateral; **CrPV** - crista palatina ventral; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PrMP** - processo maxilopalatino; **PT** - pterigóide.

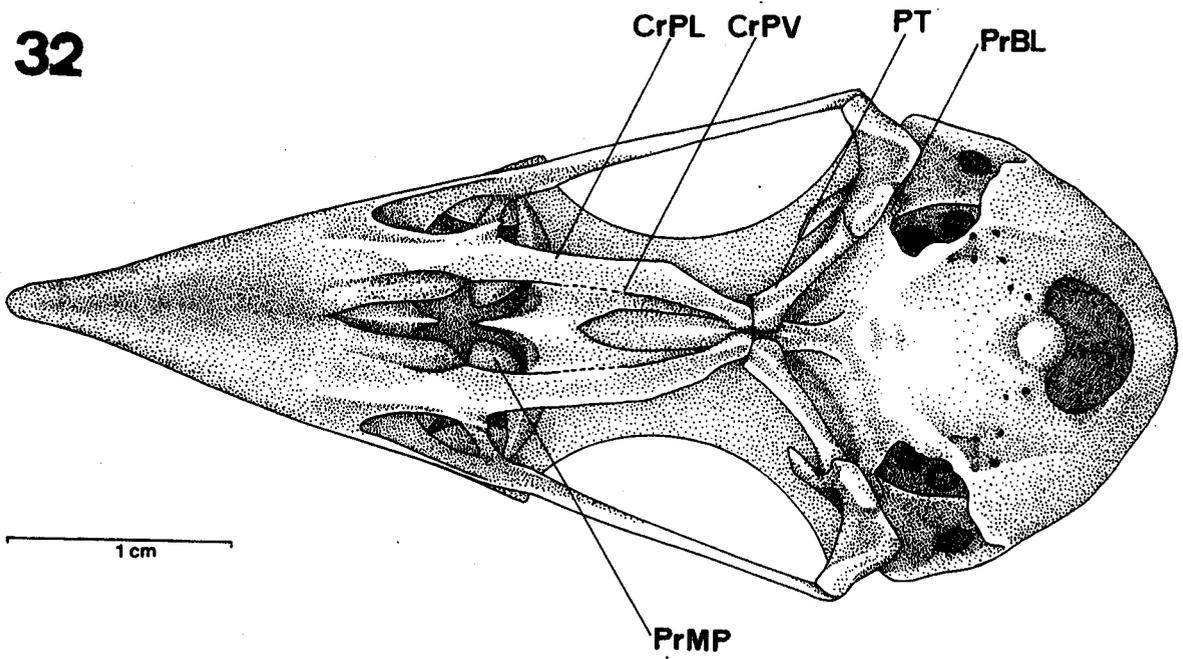
Figura 33. *Coccyzus americanus*: vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal; **PT** - pterigóide.

31



32



33

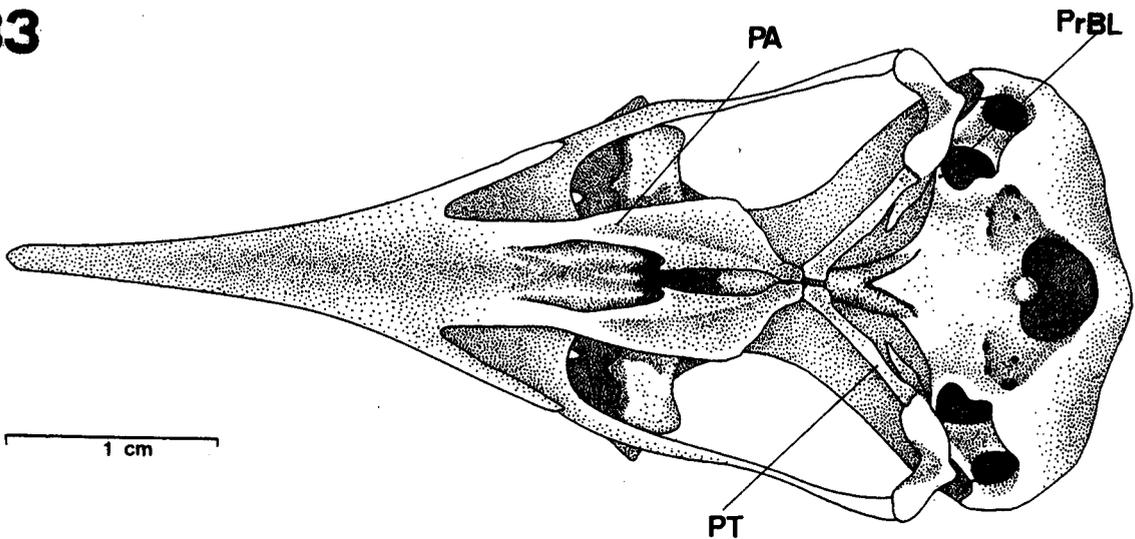


Figura 34. *Piaya cayana*: Vista ventral do crânio.

PA - palatino; **PrBL** - processo basisfenoidal lateral; **PT** - pterigóide.

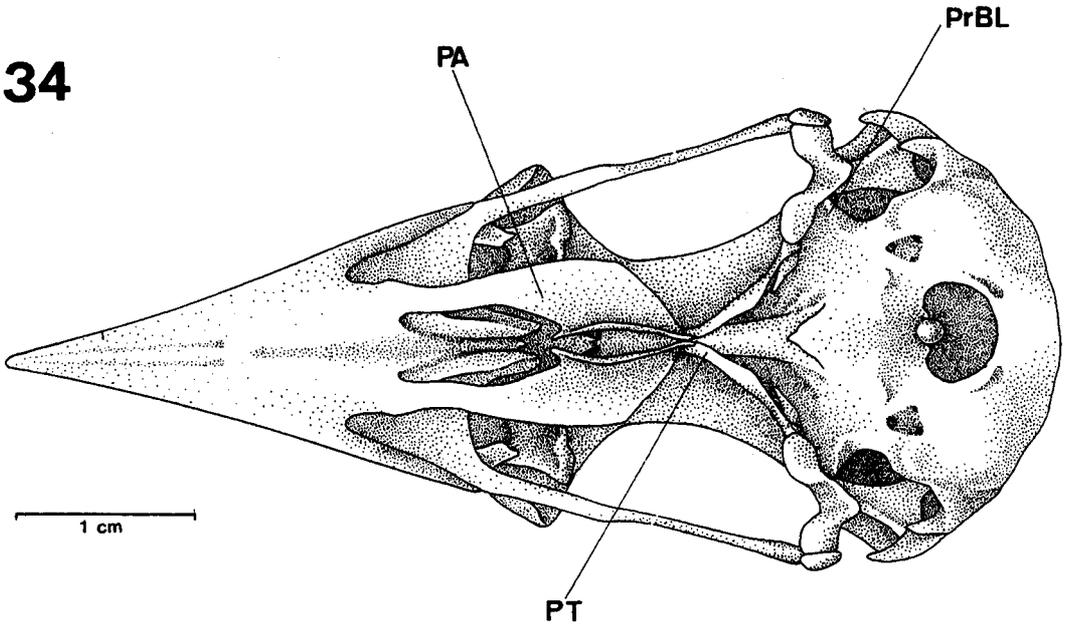
Figura 35. *Crotophaga ani*: vista ventral do crânio.

PrBL - processo basisfenoidal lateral; **PA** - palatino; **PT** - pterigóide.

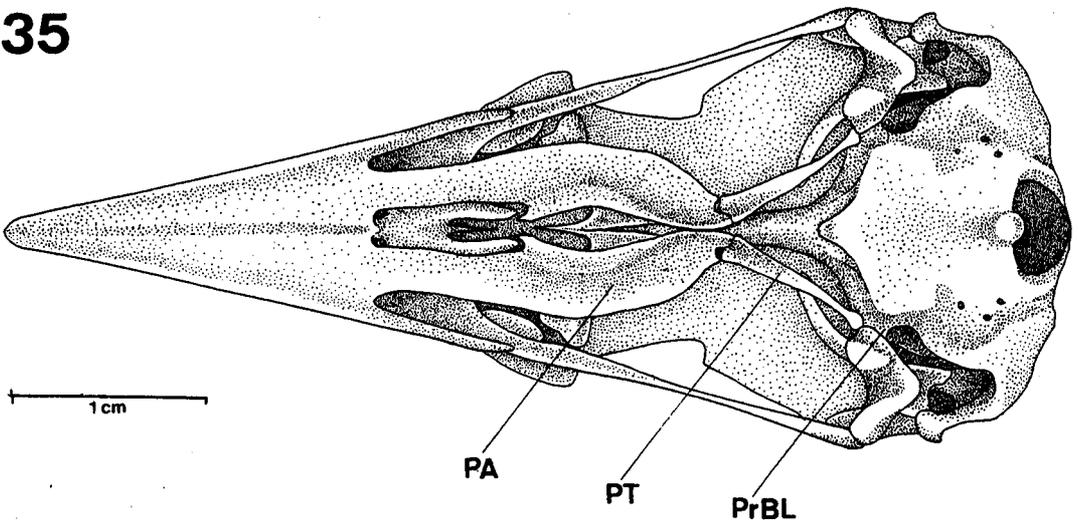
Figura 36. *Guira Guira*: vista ventral do crânio.

PrBL - processo basisfenoidal lateral; **PA** - palatino; **PT** - pterigóide.

34



35



36

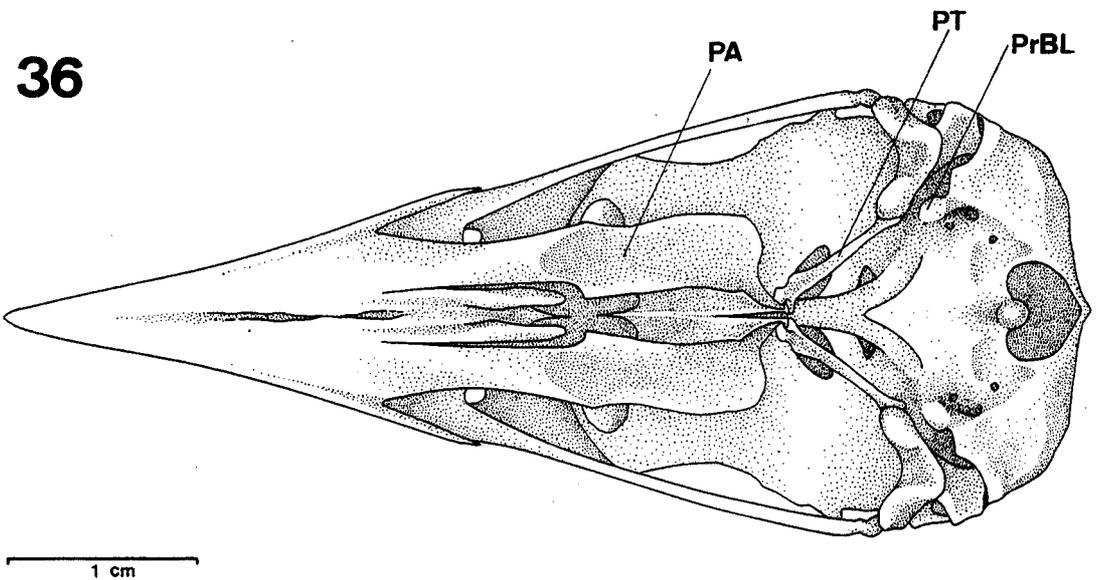


Figura 37. *Opisthocomus hoazin*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **CrO** - crista occipital; **EX** - região exoccipital; **MA** - forâmen magno; **P** - região parietal; **PC** - proeminência cerebelar; **PrPO** - processo pós-orbital; **Q** - quadrado; **SO** - região supra-occipital.

Figura 38. *Ortalis motmot*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPO** - processo pós-orbital; **Q** - quadrado.

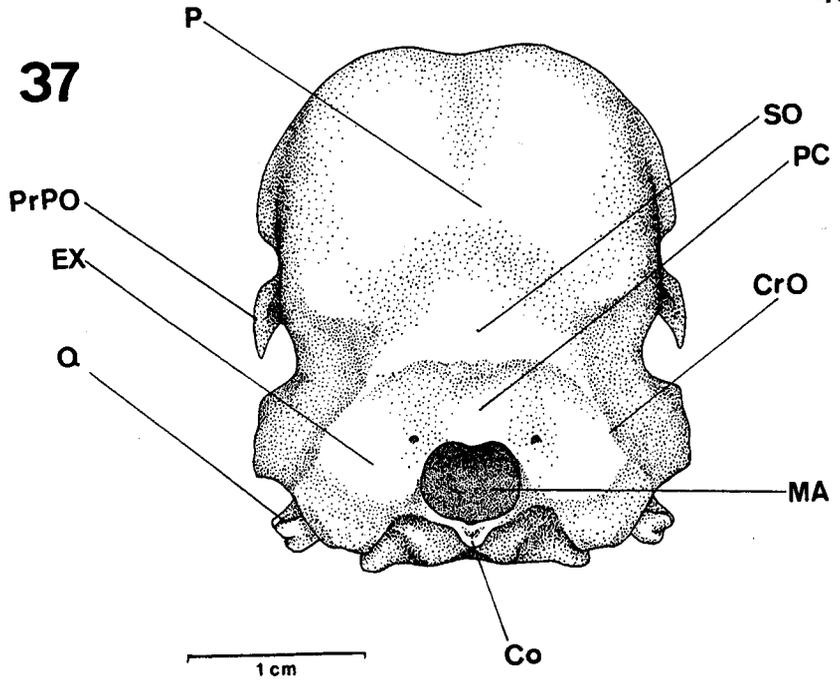
Figura 39. *Penelope pileata*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPO** - processo pós-orbital; **Q** - quadrado.

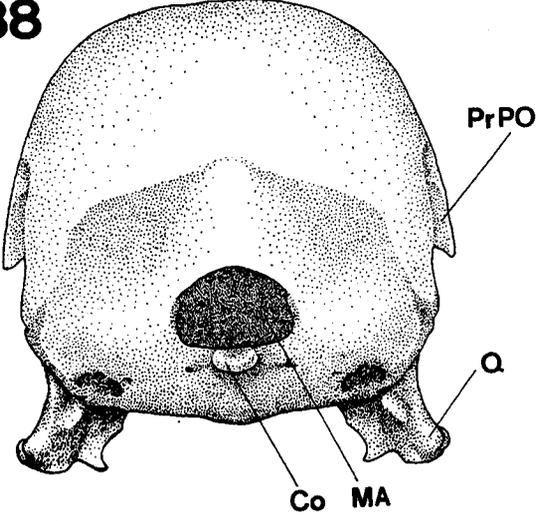
Figura 40. *Pipile cujubi*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPO** - processo pós-orbital; **Q** - quadrado.

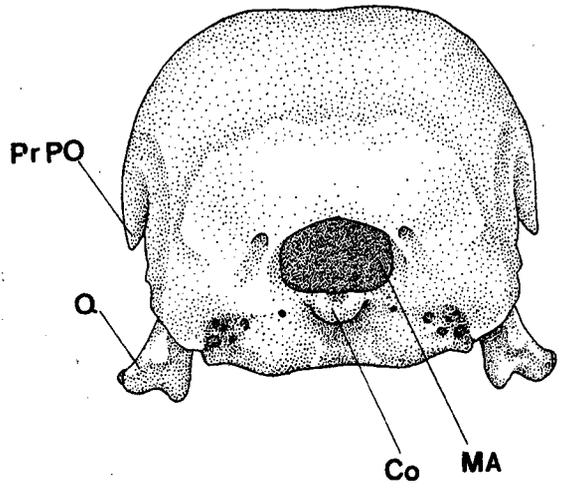
37



38



39



40

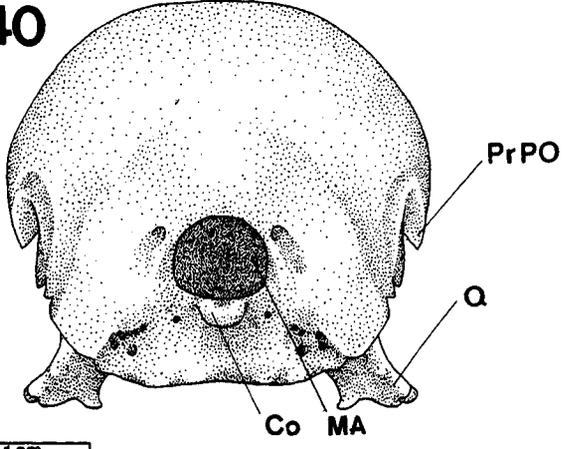


Figura 41. *Nothocrax urumutum*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **Ex** - região exoccipital; **MA** - forâmen magno; **PrPo** - processo pós-orbital.

Figura 42. *Mitu tuberosa*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPO** - processo pós-orbital; **Q** - quadrado.

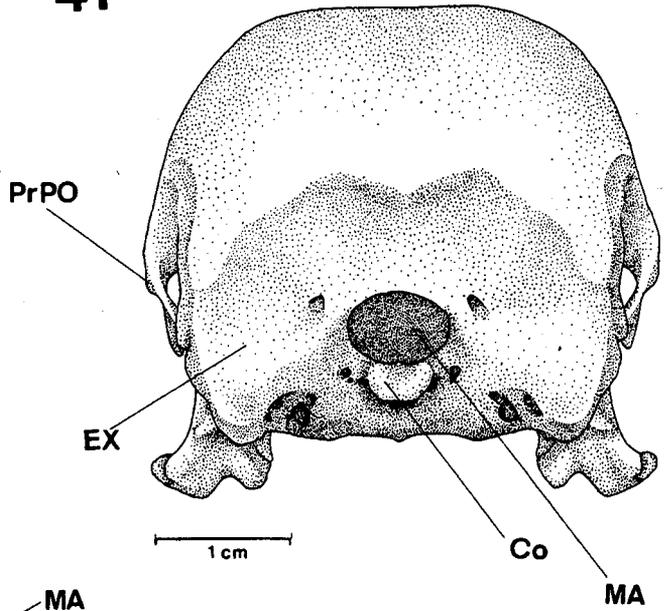
Figura 43. *Crax alector*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPO** - processo pós-orbital.

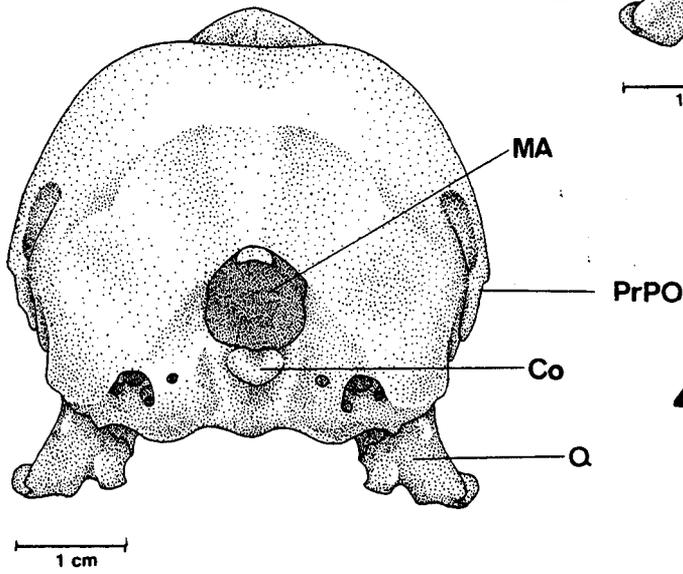
Figura 44. *Tauraco erythrolophus*: vista caudal do crânio.

Co - côndilo occipital; **CrO** - crista occipital; **MA** - forâmen magno; **PrPo** - processo pós-orbital.

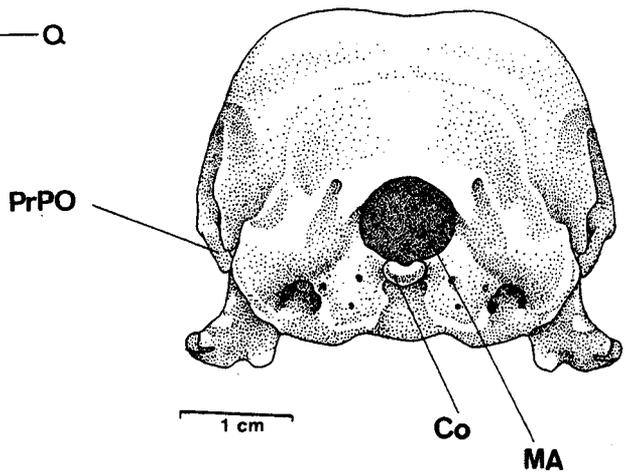
41



42



43



44

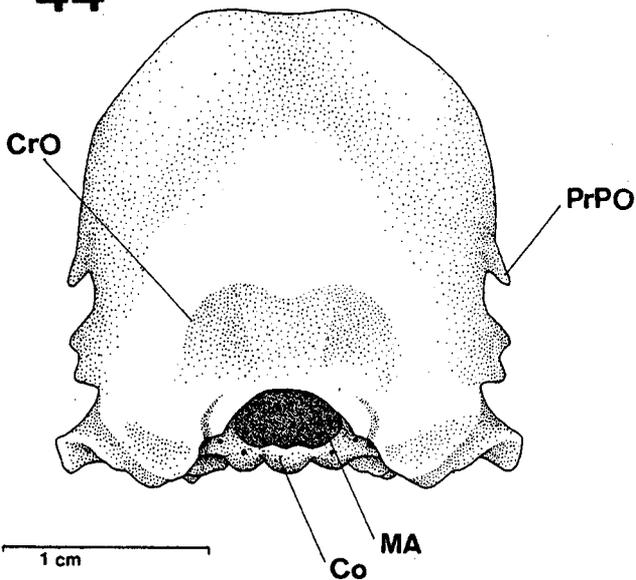


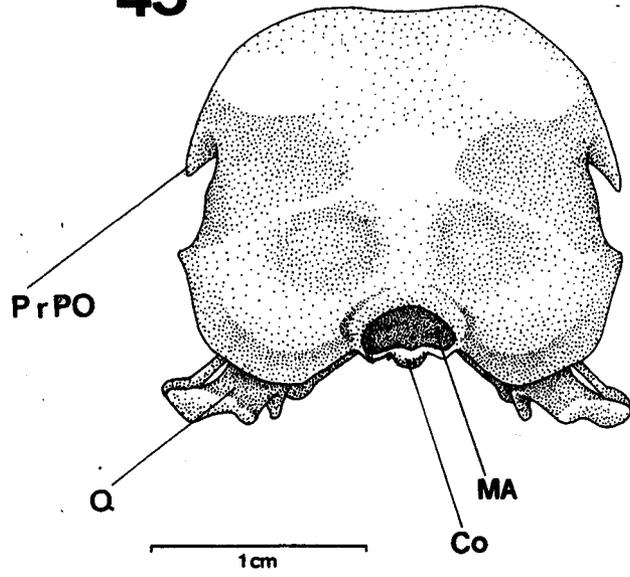
Figura 45. *Coccyzus americanus*: vista caudal do crânio.
Co - côndilo occipital; MA - forâmen magno; PrPO - processo
pós-orbital; Q - quadrado.

Figura 46. *Piaya cayana*: vista caudal do crânio.
Co - côndilo occipital; MA - forâmen magno; PrPO - processo
pós-orbital; Q - quadrado.

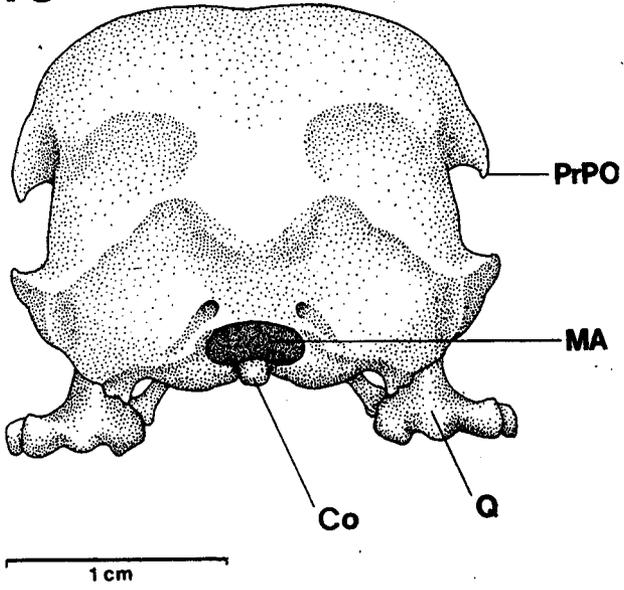
Figura 47. *Crotophaga ani*: vista caudal do crânio.
Co - côndilo occipital; MA - forâmen magno; Q - quadrado.

Figura 48. *Guira guira*: vista caudal do crânio.
Co - côndilo occipital; MA - forâmen magno; PrPo - processo
pós-orbital; Q - quadrado.

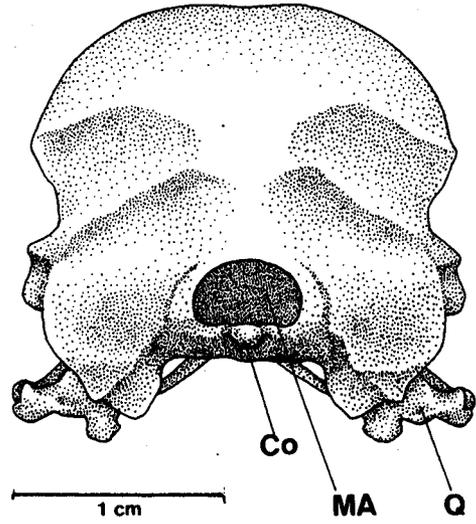
45



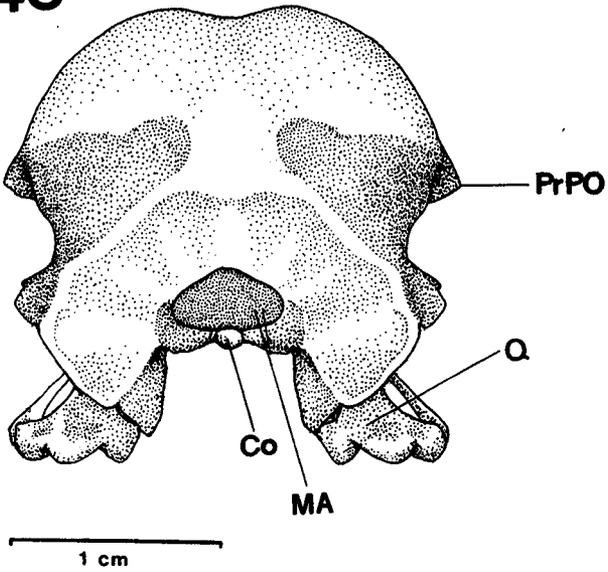
46



47



48



Figuras 49A e 49B. *Mitu tuberosa*: vista lateroventral do crânio. Detalhe do osso pterigóide com as regiões de articulação.

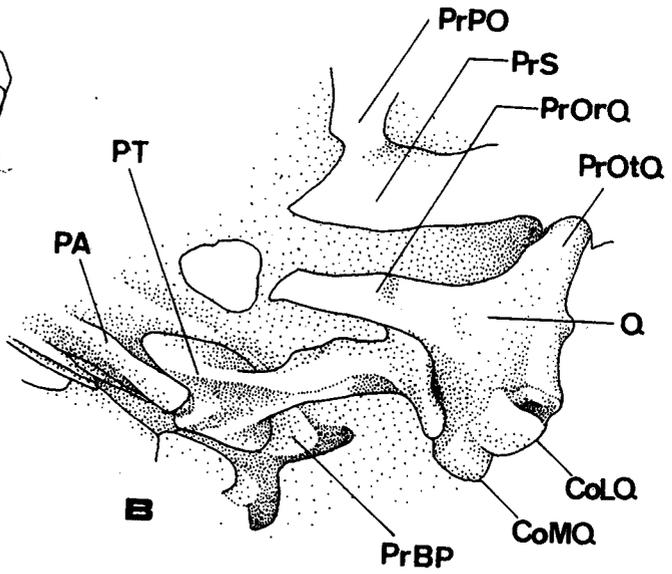
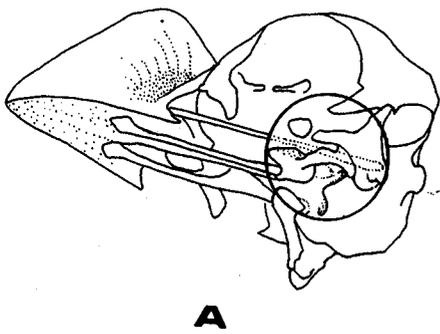
CoLQ - côndilo lateral do quadrado; **CoMQ** - côndilo medial do quadrado; **PA** - palatino; **PrBP** - processo basipterigóide; **PrOrQ** - processo orbital do quadrado; **PrOtQ** - processo ótico do quadrado; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrS** - processo esquamosal; **PT** - pterigóide; **Q** - quadrado.

Figura 50. Vista lateral esquerda do osso quadrado de *Opisthocomus hoazin*.

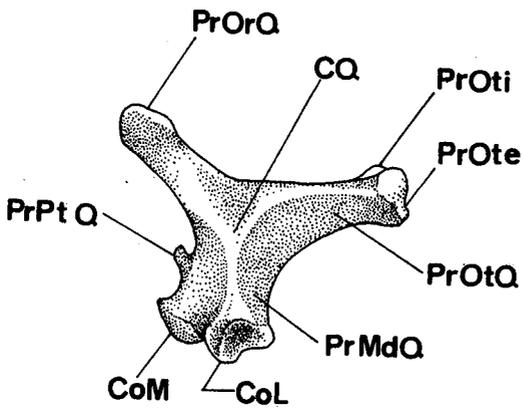
CoL - côndilo lateral; **CoM** - côndilo medial; **CQ** - *corpus quadrati*; **PrMdQ** - processo mandibular do quadrado; **PrOrQ** - processo orbital do quadrado; **PrOte** - processo ótico externo; **PrOti** - processo ótico interno; **PrOtQ** - processo ótico do quadrado; **PrPTQ** - processo pterigóideo.

Figura 51. Vista medial esquerda do osso quadrado de *Opisthocomus hoazin*.

CoL - côndilo lateral; **CoM** - côndilo medial; **CQ** - *corpus quadrati*; **F3** - fossa F3; **PrOte** - processo ótico externo; **PrOti** - processo ótico interno; **PrPTQ** - processo pterigóideo.

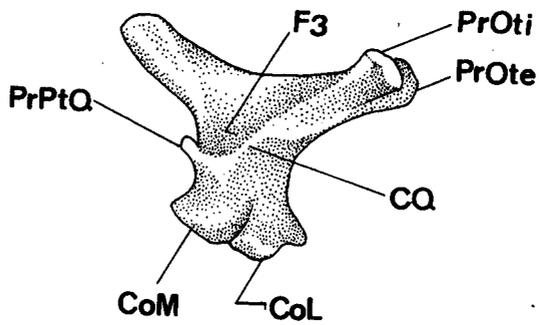


50



0,5 cm

51



0,5 cm

Figura 52. Vista lateral da região caudal do ramo mandibular esquerdo de *Opisthocomus hoazin*.

Fem - fenestra mandibulae; **PrC** - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **Prp1** - processo p1; **PrR** - processo retroarticular.

Figura 53. Vista medial da região caudal do ramo mandibular esquerdo de *Opisthocomus hoazin*.

CrC4 - crista 4; **Facm** - fossa aditus canalis mandibulae; **Faem** - fenestra mandibulae; **PrC** - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **PrR** - processo retroarticular; **Tps** - tubérculo pseudotemporal.

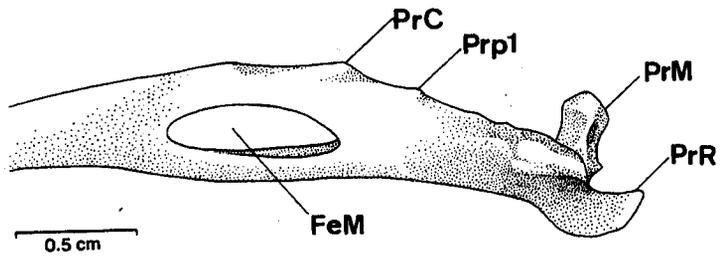
Figuras 54 e 55. Vista ventral da região caudal do ramo mandibular esquerdo de *Opisthocomus hoazin*.

FC - fossa caudal; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

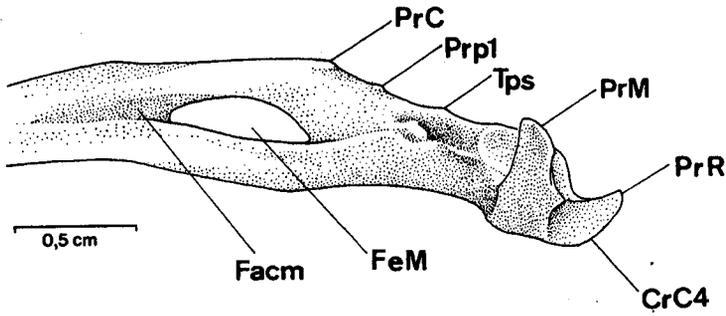
Figura 56. Vista dorsal da região caudal do ramo mandibular esquerdo de *Opisthocomus hoazin*.

Col - cótilo lateral; **CoM** - cótilo medial; **CrC4** - crista 4; **CrI** - crista intercotilar; **FC** - fossa caudal; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

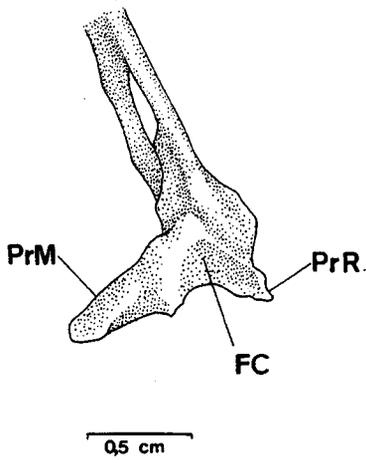
52



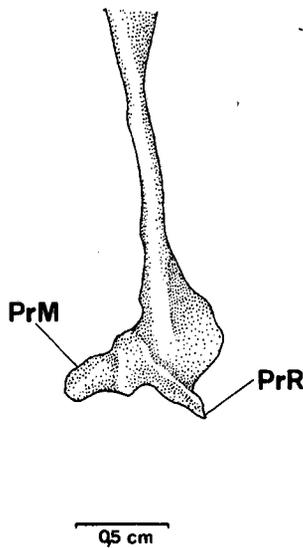
53



54



55



56

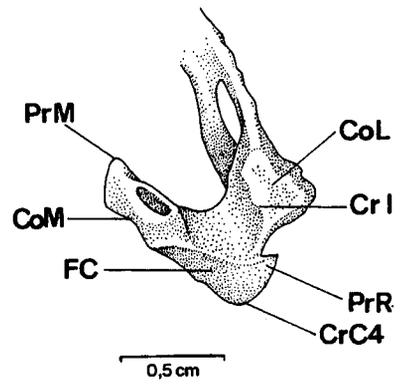


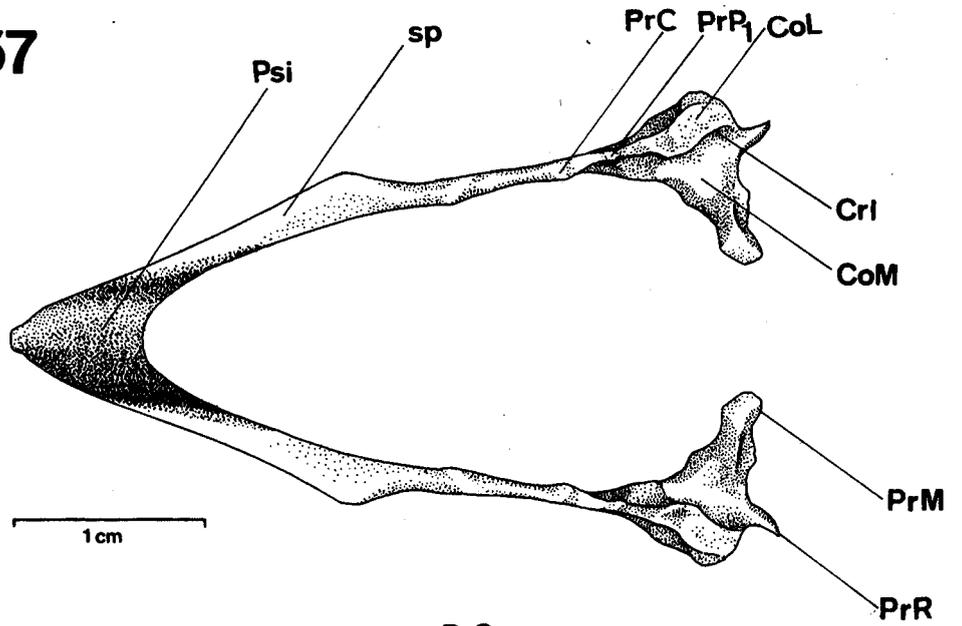
Figura 57. Vista dorsal da mandíbula de *Opisthocomus hoazin*.
Col - cótilo lateral; **CoM** - cótilo medial; **CrI** - crista intercotilar; **PrC** - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **PrR** - processo retroarticular; **Psi** - região sinfisiária; **sp** - superfície plana.

Figura 58. Vista dorsal da mandíbula de *Ortalis motmot*.
PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

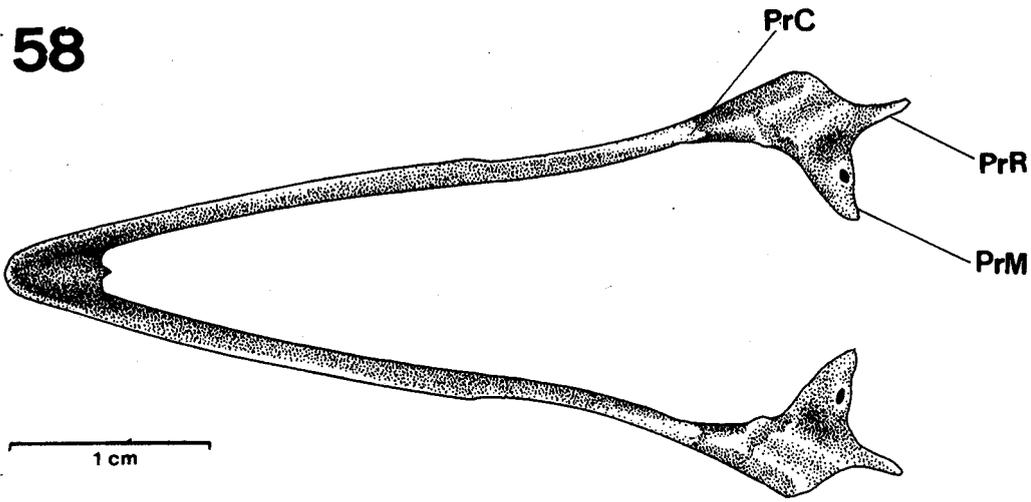
Figura 59. Vista dorsal da mandíbula de *Penelope pileata*.
PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

Figura 60. Vista dorsal da mandíbula de *Pipile cujubi*.
PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

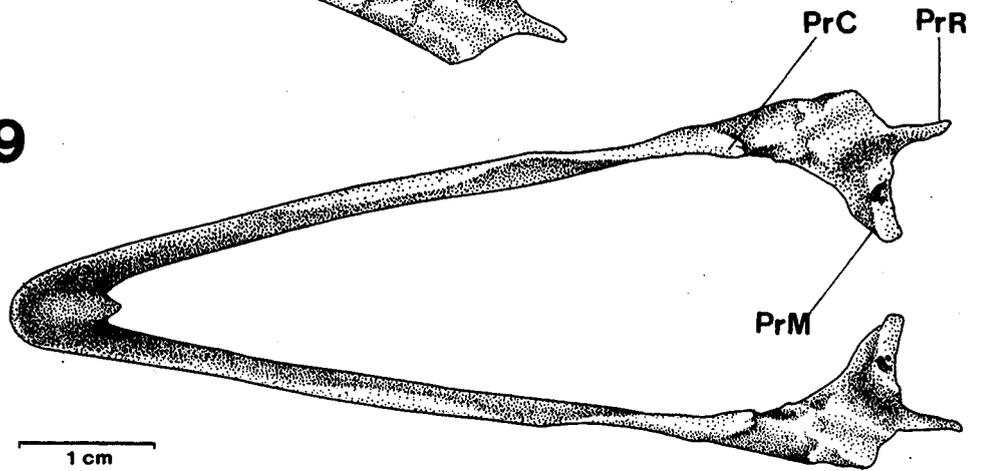
57



58



59



60

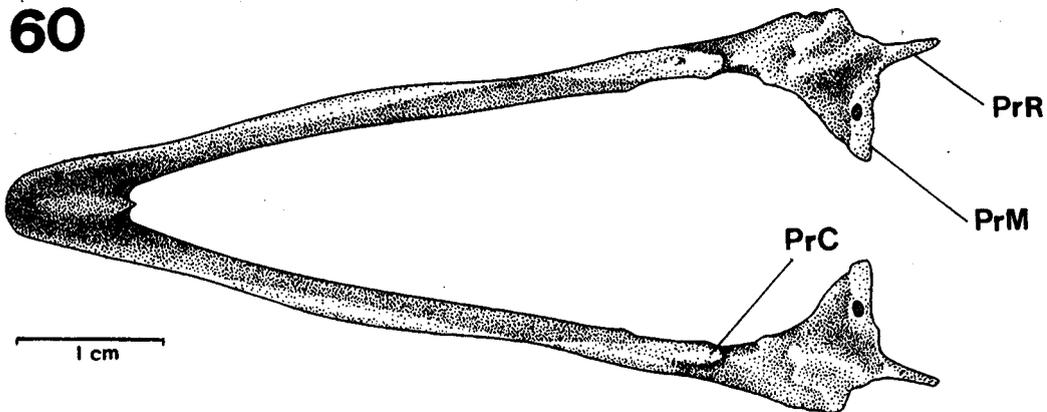


Figura 61. Vista dorsal das mandíbulade *Nothocrax urumutum*.

Col - cótilo lateral; **CoM** - cótilo medial; **CrI** - crista intercotilar; **PrC** - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PsR** - processo retroarticular; **Psi** - região sinfisiária.

Figura 62. Vista dorsal da mandíbula de *Mitu mitu*.

PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

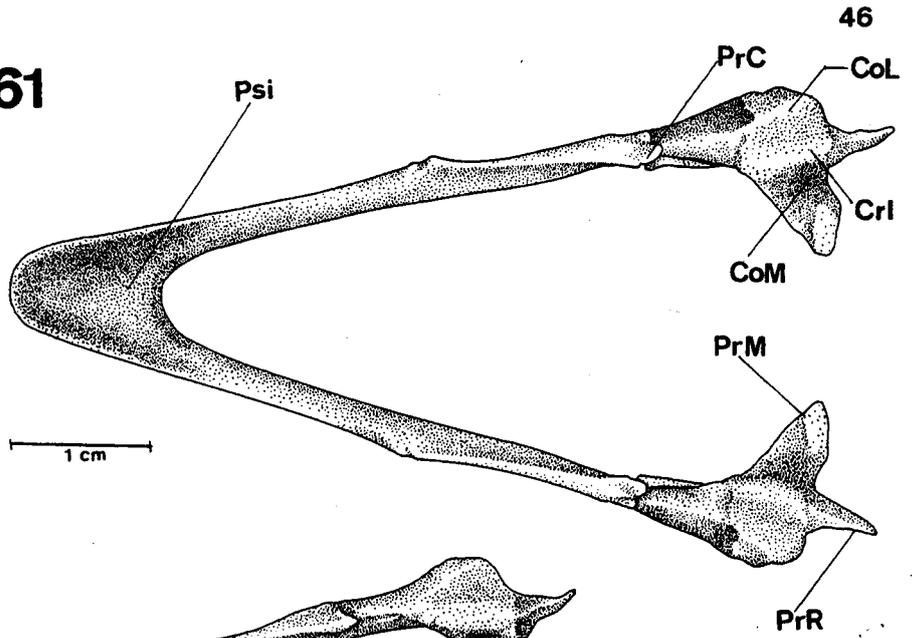
Figura 63. Vista dorsal da mandíbula de *Crax alector*.

PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrR** - processo retroarticular.

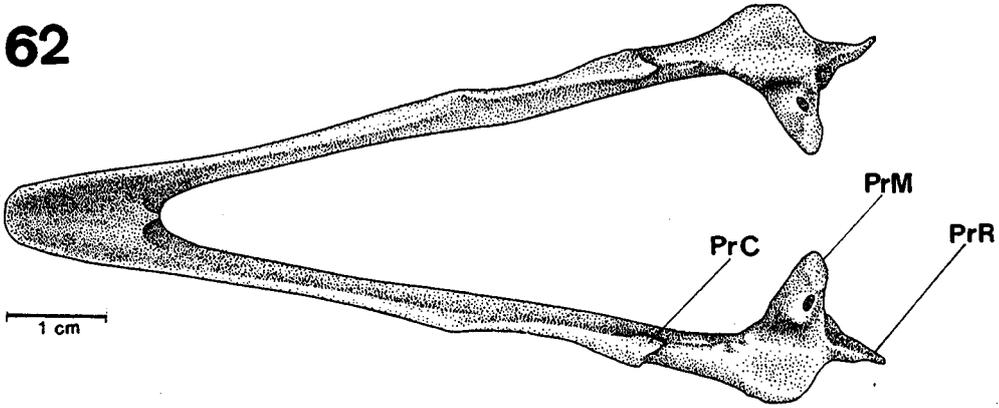
Figura 64. Vista dorsal da mandíbula de *Tauraco erythrolophus*.

PrM - processo medial.

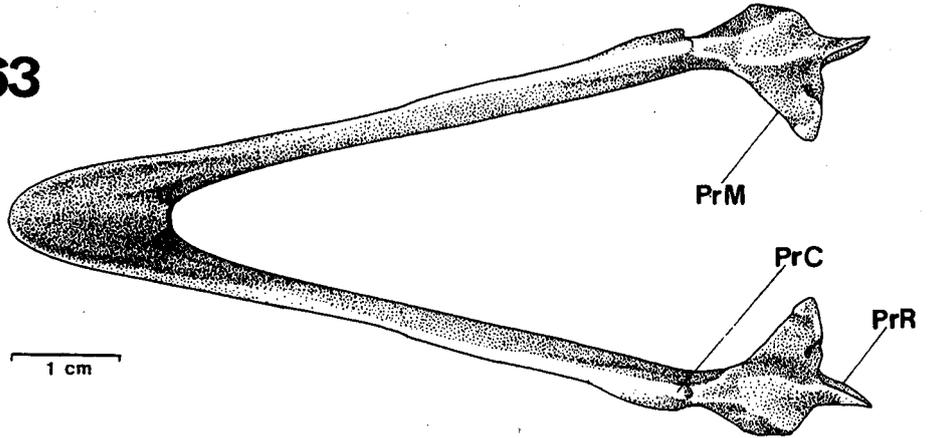
61



62



63



64

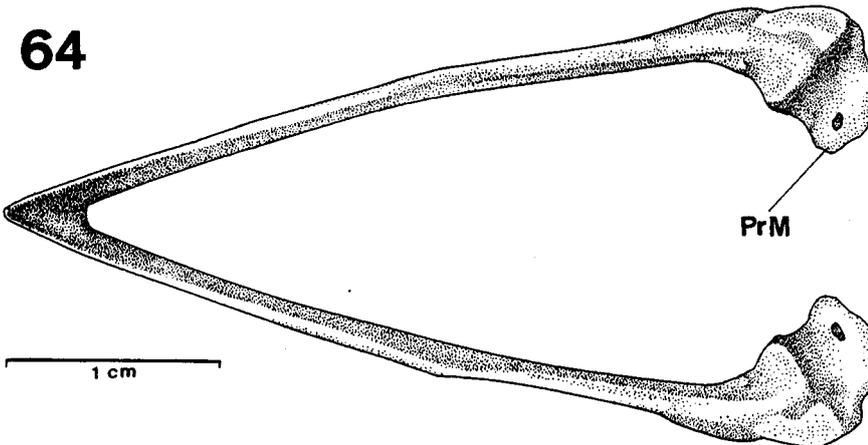


Figura 65. Vista dorsal das mandíbulas *Coccyzus americanus*.

Col - cótilo lateral; **CoM** - cótilo medial; **CrI** - crista intercotilar; **PrC** - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **Psi** - região sinfisiária.

Figura 66. Vista dorsal da mandíbula de *Piaya cayana*.

PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **Psi** - região sinfisiária.

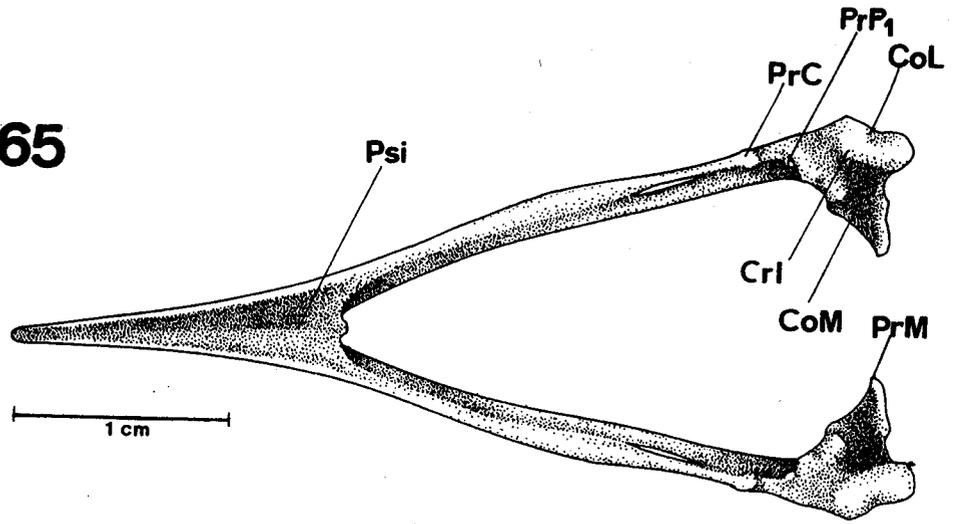
Figura 67. Vista dorsal da mandíbula de *Crotophaga ani*.

PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **Psi** - região sinfisiária.

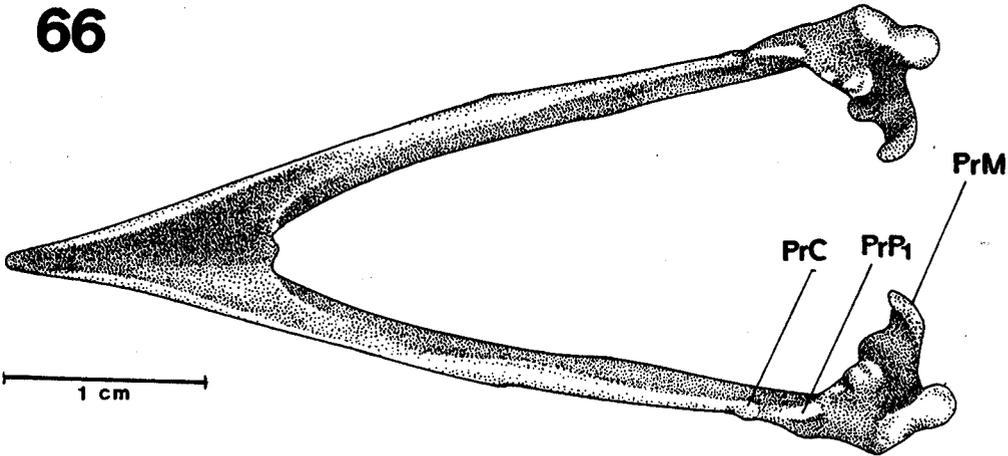
Figura 68. Vista dorsal da mandíbula de *Guira guira*.

PrC - processo coronóide; **PrM** - processo medial; **PrP1** - processo P1; **Psi** - região sinfisiária.

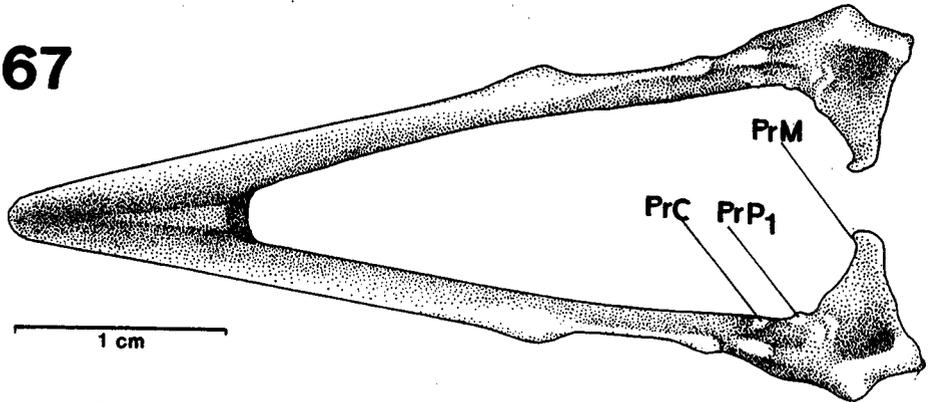
65



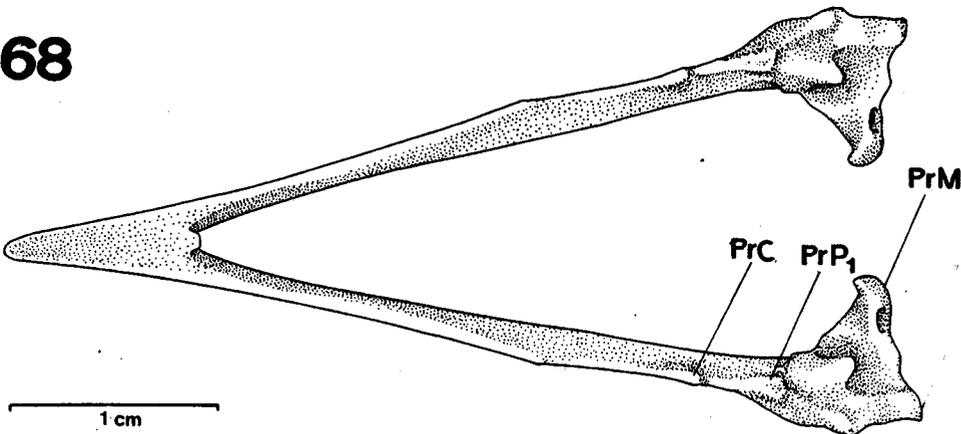
66



67



68



3.2. MUSCULATURA

Descrição da musculatura que movimenta as maxilas de *O. hoazin*, comparada com a das espécies e Cracidae, Musophagidae e Cuculidae aqui estudadas (Figs. 69 - 82).

3.2.1. Sistema Adutor Mandibular Externo

3.2.1. 1. *M. adductor mandibulae externus rostralis*

3.2.1.1.1. *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis (a m e r t)*

Origina-se por fibras carnosas na região laterocaudal do crânio, na fossa temporal (Fig. 69). As fibras musculares orientam-se rostralmente e se inserem na face medial da bem desenvolvida aponevrose I (Fig. 76). Esta, por sua vez, afila-se rostralmente em uma lâmina achatada e se insere no processo coronóide da mandíbula. De forma geral, trata-se de um músculo muito bem desenvolvido, assim como sua aponevrose.

Comparação.

Observou-se que o *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis* (Figs. 69 - 75) é bem desenvolvido em todas as espécies analisadas e que ocorre uma variação no número de feixes musculares que o compõe: (1) somente *O. hoazin* e *C. americanus* apresentam um feixe muscular com origem carnosa e inserção por meio de aponevrose; (2) *P. cujubi*, *T. leucotis* e *M. violacea* apresentam dois feixes musculares com origens por meio de fibras carnosas e inserções por meio das aponevroses I e II; e (3) *C. alector* e *G. guira* possuem três feixes musculares, porém apresentam as origens dispostas diferentemente; *C. alector* apresenta o primeiro feixe muscular com origem por meio da aponevrose 1 e os outros dois feixes com origens carnosas, enquanto que *G. guira* apresenta o primeiro e o segundo feixes com origens carnosas e o terceiro com origem por meio da aponevrose 2. Quanto à inserção dos três feixes musculares, em *C. alector* e *G. guira* é por meio das aponevroses I, II e III.

O desenvolvimento da aponevrose I de inserção do *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis* em *O. hoazin* é maior quando comparado às demais espécies.

Observou-se que a espécie que mais se assemelha a *O. hoazin* em relação à origem e à inserção desse músculo é *C. americanus*; devendo-se

ressaltar, entretanto, que em *C. americanus* as fibras carnosas prendem-se na face lateral da aponevrose I, a qual é delgada e pouco desenvolvida.

3.2.1.1.2. *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis (a m e r m) pars superficialis*

Este músculo apresenta dois feixes. Um deles origina-se por meio de fibras carnosas na região rostral da fossa temporal, na crista temporal rostral; dirige-se rostroventralmente e dispõe-se medialmente ao músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*. O outro componente, com origem por meio da aponevrose 3 (Fig. 77), situa-se medialmente ao primeiro feixe; as fibras musculares originam-se na face lateral desta aponevrose e dirigem-se rostralmente, inserindo-se na face medial da delgada aponevrose IV (Fig. 76); esta última insere-se conjuntamente com a aponevrose I no processo coronóide da mandíbula.

pars profundus

Trata-se de um músculo bem desenvolvido. Origina-se por meio da aponevrose 4 (Fig. 76) na face dorsal da região distal do processo esquelomosal; as fibras musculares originam-se medialmente a esta aponevrose, orientam-se rostralmente e se inserem na face medial da delgada aponevrose V (Fig. 76) que, por sua vez, se insere junto com as aponevroses I e IV no processo coronóide da mandíbula.

Comparação.

Foi observado que nas demais espécies estudadas, este músculo apresenta um só feixe muscular, com origem por meio de fibras carnosas e inserção pela aponevrose IV. Em *M. violacea*, *P. cujubi* este músculo não foi observado.

Dentre as espécies analisadas não foi observada qualquer semelhança com *O. hoazin*, em relação a este músculo.

3.2.1.1.3. *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis (a m e r l)*

Origina-se por meio da bem desenvolvida aponevrose 5 (Fig. 78) na região dorsolateral do processo esquelomosal. As fibras musculares originam-se na face lateral desta aponevrose 5 e orientam-se rostrolateralmente em relação às fibras musculares do *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis*. O mesmo insere-se tanto por fibras carnosas quanto por aponevrose em locais distintos na mandíbula: (1) rostralmente às aponevroses

I, IV e V por meio da aponevrose VI (Fig. 78); e (2) também por fibras carnosas na face lateral da mandíbula, medialmente às fibras musculares do *M. adductor mandibulae externus ventralis* (*a m e v* - Fig. 69).

Comparação.

Em *O. hoazin*, nas espécies de Musophagidae e Cuculidae estudadas, este músculo possui um só feixe muscular originado pela bem desenvolvida aponevrose 5. A inserção, entretanto, apresenta-se diferente: (1) em *O. hoazin* e *T. leucotis* é em parte por meio da aponevrose VI e parte por fibras carnosas; e (2) em *M. violacea*, *C. americanus* e *G. guira* a inserção é por meio de fibras carnosas.

Dentre os Cracidae, este músculo possui dois feixes com origens e inserções dispostas diferentemente: (1) em *P. cujubi* os dois feixes musculares originam-se pelas aponevroses 5 e 6, com a inserção do primeiro feixe por meio da aponevrose VI e do segundo feixe por fibras carnosas; e (2) em *C. alector* o primeiro feixe tem a origem por meio da bem desenvolvida aponevrose 5, e o segundo feixe tem a origem por meio de fibras carnosas, enquanto que a inserção do primeiro feixe ocorre em parte por fibras carnosas e em parte pela aponevrose VI; já o segundo feixe apresenta suas fibras inseridas na aponevrose VI do primeiro feixe.

Dentre as espécies analisadas não há qualquer semelhança com *O. hoazin*, em relação a este músculo.

3.2.1.2. *M. adductor mandibulae externus ventralis* (*a m e v*)

Origina-se por meio da bem desenvolvida aponevrose 7 (Fig. 79) na região rostroventral do processo esquamosal. As fibras musculares originam-se na face lateral desta aponevrose e dispõem-se lateralmente em relação a uma parte das fibras musculares do *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis*, e ocupam toda a face lateral da mandíbula em sua inserção (*a m e v* - Fig. 69).

Comparação.

Este músculo só foi observado em *O. hoazin* e *C. americanus*, apresentando, entretanto, origens e inserções dispostas diferentemente: (1) em *O. hoazin* a origem é por meio da bem desenvolvida aponevrose 7 e a inserção é carnosas; e (2) em *C. americanus* a origem é carnosas e a inserção é pela aponevrose VII.

3.2.1.3. *M. adductor mandibulae externus caudalis (a m e c)*

3.2.1.3.1. *M. adductor mandibulae externus caudalis lateralis (a m e c l)*

Músculo muito desenvolvido, origina-se na região da crista orbitoesfenóide por meio de fibras carnosas dispostas ventralmente às fibras do *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis*. As fibras orientam-se rostralmente e inserem-se lateralmente na delgada aponevrose VIII (Fig. 77), a qual, por sua vez, insere-se no processo PrP1 da mandíbula. Este músculo é medial aos músculos *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* e *adductor mandibulae externus ventralis*.

Comparação.

Dentre as espécies analisadas, este músculo só foi observado em *O. hoazin*, *C. alector* e *M. violacea*, apresentando sua origem e inserção dispostas diferentemente: (1) em *O. hoazin* a origem é carnosa e a inserção é pela aponevrose VIII; (2) em *C. alector* a origem é por uma bem desenvolvida aponevrose 8 e a inserção é carnosa; e (3) em *M. violacea*, tanto a origem como a inserção são carnosas.

3.2.1.3.2. *M. adductor mandibulae externus caudalis medialis (a m e c m)*

Localiza-se ventralmente ao músculo anterior, originando-se por fibras carnosas na região proximal do processo ótico do quadrado. Estas fibras orientam-se rostralmente e: (1) inserem-se em parte na face medial da aponevrose IX (Fig. 78), que por sua vez, se insere na face medial da mandíbula próximo ao processo coronóide; e (2) em parte as fibras carnosas inserem-se na região dorsocaudal da mandíbula, rostralmente às aponevroses I, IV e V (Figs. 76).

Comparação.

Este músculo só foi observado em *O. hoazin*.

3.2.2. Sistema Adutor Mandibular Interno

3.2.2.1. *M. adductor mandibulae posterior (a m p)*

Origina-se por fibras carnosas na região proximal do processo orbital do quadrado; as fibras dirigem-se rostralmente à mandíbula e inserem-se por meio de fibras carnosas na região dorsal da mandíbula, caudalmente às aponevroses I, IV e V.

Comparação.

Nas espécies analisadas, este músculo apresenta um só feixe muscular com origem carnosa, exceto em *C. alector*, que apresenta dois feixes musculares com origem em parte carnosa e em parte por aponevrose (ap. 8). Quanto à inserção deste músculo, observou-se que em todas as espécies analisadas, é por meio de fibras carnosas. Em *M. violacea* este músculo não foi observado.

3.2.2.2. *M. pseudotemporalis superficialis* (psd s)

Músculo muito desenvolvido (Fig. 69), origina-se por fibras carnosas em duas porções no crânio: em parte na fossa F2 e em parte na região caudal do orbitoesfenóide. Esta última porção é mais desenvolvida e ocupa toda a região caudal do orbitoesfenóide. As fibras musculares de ambas porções unem-se rostralmente e inserem-se medialmente na grande aponevrose X (Fig. 79), que tem forma de leque. Esta aponevrose afila-se à medida em que se dirige rostralmente e se insere na face medial da mandíbula no tubérculo *pseudotemporalis*.

Comparação.

Entre as espécies analisadas, observou-se que este músculo apresenta a origem carnosa e a inserção pela aponevrose X, com exceção da espécie *C. alector*, que apresenta a origem por meio da aponevrose 10 e a inserção por meio de fibras carnosas.

3.2.2.3. *M. pseudotemporalis profundus* (psd p)

Este músculo possui duas partes: uma superficial (Fig. 69) e uma profunda. A porção superficial origina-se na região distal do processo orbital do quadrado por meio da aponevrose 11 (Fig. 78). As fibras musculares originam-se medialmente a esta aponevrose e dirigem-se rostroventralmente à mandíbula, onde se inserem em sua face medial.

A porção profunda origina-se por fibras carnosas ventralmente à porção superficial e insere-se, também por fibras carnosas, conjuntamente na face medial da mandíbula, recobrando a *fenestra mandibulae*, caudalmente à porção superficial.

Comparação.

Foram observados também dois feixes de origem em *C. alector* e *Guiraguira*, sendo que em *C. alector* a origem do primeiro feixe é carnosa e a do

segundo feixe é por meio da aponevrose 12; em *Guira guira* a origem dos dois feixes se dá por meio das aponevroses 11 e 12.

Observou-se um feixe de origem por meio da aponevrose 11 nas espécies *P. cujubi*, *T. leucotis*, *M. violacea* e *C. americanus*.

Quanto à inserção, em todas as espécies analisadas, observou-se que é por meio de fibras carnosas.

3.2.3. Sistema Protractor do Quadrado e do Pterigóide.

3.2.3.1. *M. protractor quadrati* (pr q)

Origina-se por fibras carnosas na região caudoventral do orbitoesfenóide, ventralmente ao *M. pseudotemporalis superciliares*. As fibras musculares dirigem-se obliquamente na órbita inserindo-se na face medial do processo orbital do quadrado. Trata-se de um músculo curto e pouco desenvolvido em relação ao *M. protractor pterygoidei*.

Comparação.

Nas espécies analisadas observou-se que este músculo apresenta um só feixe muscular com origem carnosa. A inserção também é carnosa, exceto na espécie *C. alector*, onde se observou que é em parte por meio da aponevrose XI e em parte por fibras carnosas.

3.2.3.2. *M. protractor pterygoidei* (pr pter)

Origina-se por meio de fibras carnosas no septo interorbital, ventralmente ao forâmen óptico. As fibras orientam-se ventrocaudalmente e inserem-se na superfície dorsal do pterigóide. Não há qualquer aponevrose de inserção.

Comparação.

Este músculo só foi observado em *O. hoazin*.

3.2.4. Sistema Pterigóideo

3.2.4.1. *M. pterigoideus ventralis medialis* (pt v m)

Este músculo é composto por duas partes: a primeira porção está relacionada a bem desenvolvida aponevrose 13, a qual tem origem na fossa ventral; as fibras musculares bem desenvolvidas originam-se na face dorsal desta aponevrose, dirigem-se caudalmente à mandíbula e se inserem na face dorsal da aponevrose XII que, por sua vez, se insere na região distal do processo medial da mandíbula (Fig. 80).

A segunda parte origina-se por fibras carnosas na região caudoventral do palatino próximo à articulação palatinopterigóide. As fibras musculares inserem-se na face dorsal da curta aponevrose XIII que, por sua vez, se dirige caudalmente e se insere no processo medial da mandíbula, lateralmente à aponevrose XII (Fig. 80).

Comparação.

Dentre as espécies analisadas, observou-se uma variação significativa em relação ao número de feixes musculares que compõem o *M. pterygoideus ventralis medialis*, assim como quanto a sua origem e sua inserção. Assim, pode-se mencionar as seguintes condições:

a) um feixe muscular - *C. americanus*, com origem por meio da aponevrose 13.

b) dois feixes musculares - *O. hoazin*, *C. alector* e *M. violacea*. Observa-se que *O. hoazin* e *M. violacea* apresentam a origem do primeiro feixe por meio da aponevrose 13 e a do segundo feixe por meio de fibras carnosas; em *C. alector* a origem dos dois feixes dá-se por meio das aponevroses 13 e 14.

c) três feixes musculares - *P. kujubi* e *T. leucotis*, sendo que *P. kujubi* apresenta as origens dos dois primeiros feixes por meio das aponevroses 12 e 14, e a do terceiro feixe dá-se por fibras carnosas; *T. leucotis* apresenta as origens dos três feixes por meio das aponevroses 13, 14 e 15.

d) cinco feixes musculares - *G. guira* apresenta os cinco feixes com origens por meio das aponevroses 13, 14, 15, 16 e 17, respectivamente.

Em relação à inserção deste músculo, observou-se que em *O. hoazin*, *P. kujubi*, *T. leucotis*, *M. violaceae* e *C. americanus* dá-se por meio de aponevrose, acompanhando o número de feixes de origem; em *C. alector* há uma inserção carnosa relacionada ao primeiro feixe, e uma por meio da aponevrose XIII, com relação ao segundo feixe. Já em *G. guira*, observa-se que há quatro aponevroses (XII, XIII, XIV e XV) de inserção, relacionadas aos quatro primeiros feixes musculares, e que o quinto feixe muscular apresenta a inserção por meio de fibras carnosas.

Dentre as espécies analisadas, a que mais apresenta semelhança com *O. hoazin* em relação à origem e à inserção deste músculo é *M. violaceae*, embora deva-se salientar que em *M. violaceae* a origem da aponevrose 13 situe-se na região rostral do palatino; em *O. hoazin* esta aponevrose origina-se na fossa ventral.

3.2.4.2. *M. pterygoideus ventralis lateralis* (pt v l)

Origina-se pela bem desenvolvida aponevrose 18 na região ventral do palatino, próximo à crista palatina lateral; as fibras musculares originam-se na face dorsal desta aponevrose e dirigem-se à região caudal da mandíbula, onde se prendem em duas porções: (1) uma parte das fibras musculares insere-se dorsalmente na aponevrose XVI (Fig. 80) que, por sua vez, se insere no processo medial da mandíbula lateralmente à aponevrose XIII (Fig. 80); e (2) a outra parte das fibras musculares insere-se na face laterocaudal da mandíbula (Fig. 69).

Comparação.

Constatou-se que este músculo apresenta um só feixe muscular com origem por meio da aponevrose 18, nas espécies *O. hoazin*, *P. cujubi*, *T. leucotis*, *M. violaceae* e *C. americanus*. Em *C. alector* e *G. guira* é composto por dois feixes musculares com origens por meio das aponevroses 18 e 19.

Quanto à inserção deste músculo em *T. leucotis*, *M. violaceae*, *C. americanus* e *G. guira* a inserção é por meio de fibras carnosas; em *C. alector* a inserção do primeiro feixe dá-se por meio da aponevrose XVI e a do segundo feixe por fibras carnosas; em *P. cujubi* a única inserção é pela aponevrose XVI.

Não há qualquer semelhança entre *O. hoazin* e as demais espécies analisadas (Tabela 3).

3.2.4.3. *M. pterygoideus dorsalis lateralis* (pt d l)

Trata-se de um músculo pouco desenvolvido e originado por fibras musculares na região dorsal do palatino; estas fibras dirigem-se ventro caudalmente à mandíbula e inserem-se dorsalmente na aponevrose XVII, que se insere, por sua vez, na região caudomedial da mandíbula (Fig. 81), ventralmente às fibras musculares do *M. pterygoideus ventralis lateralis*.

Comparação.

Observa-se que dentre as espécies estudadas, o *M. pterygoideus dorsalis lateralis* apresenta variações no número de feixes musculares, na sua origem e inserção.

Em *O. hoazin*, *T. leucotis* e *M. violaceae* este músculo apresenta um só feixe muscular, com a origem por meio de fibras carnosas nas três espécies; entretanto, observa-se que em *O. hoazin* a inserção é por meio da aponevrose XVII; em *T. leucotis* e *M. violaceae* a inserção é, em parte, pela aponevrose XVII e, em parte, por fibras carnosas.

Em *Guira guira* este músculo possui dois feixes, ambos com origens carnosas; a inserção do primeiro feixe dá-se, em parte, por fibras carnosas que se unem às fibras do segundo feixe do *M. pterygoideus ventralis lateralis* e, em parte, insere-se na face dorsal da aponevrose XVII; esta, por sua vez, insere-se na região medial da mandíbula próximo ao tubérculo pseudotemporal. A inserção do segundo feixe muscular dá-se pela aponevrose XVIII.

Em *C. alector*, o *M. pterygoideus dorsalis lateralis* possui três feixes musculares, sendo que a origem do primeiro feixe é por meio da aponevrose 19 e as origens do segundo e terceiro feixes são por meio de fibras carnosas. Quanto à inserção, observa-se a seguinte situação: a inserção do primeiro feixe é por meio de fibras carnosas; a do segundo feixe é por meio da aponevrose XVII; a do terceiro feixe se dá, em parte, por fibras carnosas e, em parte, pela aponevrose XVIII.

Em *P. cujubi* e em *C. americanus* este músculo não foi observado.

Pode-se constatar que *T. leucotis* e *M. violaceae* são espécies que apresentam semelhanças com *O. hoazin* em relação ao número de feixes e à sua origem. No entanto, estas espécies diferem quanto à inserção deste músculo (Tabela 3). Observa-se também que em *O. hoazin*, este músculo é menos desenvolvido do que nas espécies citadas.

3.2.4.4. *M. pterygoideus dorsalis medialis* (pt d m)

Este músculo apresenta duas porções. A porção superficial origina-se por fibras carnosas na região dorsal do palatino, medialmente às fibras do *M. pterygoideus dorsalis lateralis*. As fibras carnosas inserem-se na face dorsal da aponevrose XIX que, por sua vez, se insere na região proximal do processo medial da mandíbula (Fig. 81), ventromedialmente à aponevrose XVII do *M. pterygoideus dorsalis lateralis*.

A porção profunda origina-se por fibras carnosas na região dorsocaudal do palatino, e rostródorsal do pterigóide em sua expansão rostral. As fibras dirigem-se perpendicularmente e inserem-se por meio da bem desenvolvida aponevrose XX, na face medial da mandíbula (Fig. 81), próximo da inserção da aponevrose X do *M. pseudotemporalis superficialis*.

Comparação.

Observa-se que em *P. cujubi*, *C. alector* e *C. americanus* o *M. pterygoideus dorsalis medialis* apresenta um só feixe muscular, com a origem e a inserção dispostas diferentemente. Em *P. cujubi* a origem dá-se por meio de aponevrose (20) e a inserção é carnosa; em *C. alector*, tanto a origem quanto a

inserção dão-se por meio de fibras carnosas; em *C. americanus* a origem é carnosa e a inserção ocorre por aponevrose (XIX).

Nos Musophagidae e em *Guira guira* este músculo não foi observado.

3.2.5. Sistema Depressor Mandibular

O músculo *depressor mandibulae* (dm) apresenta dois componentes: um superficial e um profundo.

3.2.5.1. *M. depressor mandibulae superficialis* (dm sup)

O componente superficial origina-se por meio de fibras carnosas na região do processo exoccipital; estas, por sua vez, dirigem-se lateroventralmente à mandíbula e inserem-se medialmente à aponevrose XXI que, por sua vez, se insere na região ventrocaudal da mandíbula (Fig. 82), próximo à crista lateral da mandíbula.

Comparação.

Constatou-se que este músculo possui um só feixe com origem carnosa e inserção por meio da aponevrose XXI nas espécies *O. hoazin*, *T. leucotis*, *M. violaceae*, *G. guira* e em *C. americanus*. Em *C. alector* este músculo apresenta dois feixes musculares com origens carnosas e inserção por meio das aponevroses XXI e XXII. Em *P. cujubi* apresenta quatro feixes com origens carnosas e inserção por meio das aponevroses XXI, XXII, XXIII e XXIV, as quais correspondem a cada feixe de origem.

As espécies de Musophagidae e Cuculidae analisadas são as que mais se assemelham com *O. hoazin* em relação ao componente superficial deste músculo quanto ao número de feixes, sua origem e inserção.

3.2.5.2. *M. depressor mandibulae profundus* (dm prof)

O componente profundo, origina-se por fibras carnosas lateralmente ao ligamento occiptomandibular que se dirigem à região caudal da mandíbula, onde se inserem também por meio de fibras carnosas em toda a superfície da fossa caudal.

Comparação.

Em todas as espécies analisadas, este músculo possui um só feixe com origem e inserção carnosas, como observado em *O. hoazin*.

Assim, de uma forma geral pode-se apresentar as particularidades de *O. hoazin*, quanto à musculatura que movimenta as maxilas em relação às demais espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae aqui estudadas.

- 1) O *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis* apresenta dois feixes musculares.
- 2) O *M. adductor mandibulae externus ventralis* apresenta a origem por meio de aponevrose e a inserção por meio de fibras carnosas.
- 3) O *M. adductor mandibulae externus caudalis lateralis* apresenta a origem por meio de fibras carnosas e a inserção por aponevrose.
- 4) O *M. adductor mandibulae externus caudalis medialis* só foi observado em *O. hoazin*.
- 5) O *M. protactor pterygoidei* só foi observado em *O. hoazin*.
- 6) Presença de dois feixes de origens carnosas no *M. perygoideus dorsalis ventralis*.

A Tabela 3, apresenta um resumo dos elementos da musculatura que movimentam as maxilas de *O. hoazin*, comparadas com os das demais espécies estudadas.

LEGENDA DA TABELA 3

- m.a.m.e.r.t.* = músculo adductor mandibulae externus rostralis temporalis
m.a.m.e.r.m. = músculo adductor mandibulae externus rostralis medialis
m.a.m.e.l. = músculo adductor mandibulae externus rostralis lateralis
m.a.m.e.v. = músculo adductor mandibulae externus ventralis
m.a.m.e.c. = músculo adductor mandibulae externus caudalis (l: lateralis; m: medialis)
m.a.m.p. = músculo adductor mandibulae posterior
m.psd.s. = músculo pseudotemporalis superficialis
m.psd.p. = músculo pseudotemporalis profundus
m.pr.qt. = músculo protractor quadrati
m.pr.pter. = músculo protractor pterygoidei
m.pter.ven.med. = músculo pterygoideus ventralis medialis
m.pter.ven.lat. = músculo pterygoideus ventralis lateralis
m.pter.dor.lat. = músculo pterygoideus dorsalis lateralis
m.pter.dor.med. = músculo pterygoideus dorsalis medialis
m.d.m. = músculo depressor mandibulae (sup.: superficialis; prof.: profundus)
ori. = origem
ins. = inserção
+ = músculo bem desenvolvido
* = aponevrose bem desenvolvida
car. = carnosa
ap. = aponevrose
- = sem componente, não observado
f. = feixe muscular

TABELA 3 - Musculatura que movimenta as maxilas de *Opisthocomus hoazin* (Opisthocomidae) comparadas com as espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae

Espécie/ Musculatura	Opisthocomidae			Cracidae		Musophagidae		Cuculidae	
	<i>O. hoazin</i>	<i>P. cujubi</i>	<i>C. alector</i>	<i>T. leucotis</i>	<i>M. violacea</i>	<i>C. americanus</i>	<i>G. guira</i>		
<i>m.a.m.e.r.l.</i>	1 feixe ori. car. +	2 feixes ori. car. (1° e 2° f)	3 feixes ori. ap. I (1° f) car. (2° f) car. (3° f)	2 feixes ori. car. (1° e 2° f)	2 feixes ori. car. (1° e 2° f+)	1 feixe ori. car.	3 feixes ori. car. (1° f + e 2° f) ap. 2 (3° f)		
	ins. ap. I *	ins. ap. I (1° f) ap. II (2° f)	ins. ap. I (1° f)* ap. II (2° f) ap. III (3° f)	ins. ap. I (1° f) ap. II (2° f)	ins. ap. I (1° f) ap. II (2° f)	ins. ap. I	ins. ap. I (1° f) ap. I (2° f) ap. III (3° f)		
<i>m.a.m.e.r.m.</i>	2 feixes ori. car. (1° f) ap. 3 (2° f)	-	1 feixe ori. car.	1 feixe ori. car.	-	1 feixe ori. car.	1 feixe ori. car.		
<i>pars. superficialis</i>	ins. ap. IV	-	ins. ap. IV	ins. ap. IV	-	ins. ap. IV	ins. ap. IV *		
<i>pars. profundus</i>	ori. ap. 4 ins. ap. V	-	-	-	-	-	-		
<i>m.a.m.e.r.l.</i>	1 feixe ori. ap. 5 *	2 feixes ori. ap. 5 * (1° f) ap. 6 * (2° f)	2 feixes ori. ap. 5 (1° f) car. (2° f)	1 feixe ori. ap. 5 *	1 feixe ori. ap. 5	1 feixe ori. ap. 5	1 feixe ori. ap. 5 *		
	ins. ap. VI car.	ins. ap. VI (1° f) car. (2° f)	ins. car. e ap. VI* (1° f) ap. VI* (2° f)	ins. ap. VI car.	ins. car.	ins. car.	ins. car.		
<i>m.a.m.e.v.</i>	1 feixe ori. ap. 7 * ins. car.	-	-	-	-	1 feixe ori. car. ins. ap. VII	-		

Continuação da Tabela 3

Espécies/ Musculatura	Opisthocomiidae			Cracidae		Musophagidae			Cuculidae	
	<i>O. hoazin</i>	<i>P. cujubi</i>	<i>C. alector</i>	<i>T. leucotis</i>	<i>M. violacea</i>	<i>C. americanus</i>	<i>G. guira</i>			
<i>m.a.m.e.c.l.</i>	1 feixe ori. car. + ins. ap. VIII	-	1 feixe ori. ap. 8 *	-	1 feixe ori. ins. car. car.	-	-			
<i>m.a.m.e.c.m.</i>	1 feixe ori. car.	-	-	-	-	-	-			
<i>m.a.m.p.</i>	ins. ap. IX e car. 1 feixe ori. car. ins. car.	1 feixe ori. ins. car. car.	2 feixes ori. car. (1° f) ap. 9 (2° f) ins. car. (1° e 2° f)	1 feixe ori. ins. car. car.	- - -	1 feixe ori. ins. car. car.	1 feixe ori. ins. car. car.			
<i>m.psd.s.</i>	1 feixe ori. car. + ins. ap. X *	1 feixe ori. ins. ap. X	1 feixe ori. ins. ap. 10 car. car.	1 feixe ori. ins. ap. X						
<i>m.psd.p.</i>	2 feixes ori. ap. 11 (1° f) car. (2° f)	1 feixe ori. ap. 11 *	2 feixes ori. car. (1° f) ap. 12 (2° f)*	1 feixe ori. ap. 11	1 feixe ori. ap. 11	1 feixe ori. ap. 11	2 feixes ori. ap. 11 (1° f) ap. 12 (2° f)			
<i>m.pr.qi.</i>	ins.car. (1° e 2° f) 1 feixe ori. car. ins. car.	ins. car. 1 feixe ori. ins. car. car.	ins.car. (1° e 2° f) 1 feixe ori. ins. ap. XI car. car.	ins. car. 1 feixe ori. ins. car. car.	ins. car. 1 feixe ori. ins. car. car.	ins. car. 1 feixe ori. ins. car. car.	ins. car. (1° e 2° f) 1 feixe ori. ins. car. car.			
<i>m.pr.pter.</i>	1 feixe ori. car. ins. car.	-	-	-	-	-	-			

Continuação da Tabela 3

Espécie/ Manuscritura	Opisthocomidae			Cracidae		Musophagidae		Cuculidae	
	<i>O. hoazin</i>	<i>P. cujubi</i>	<i>C. alector</i>	<i>T. leucotis</i>	<i>M. violacea</i>	<i>C. americanus</i>	<i>G. guira</i>		
<i>m. pter. ven. med.</i>	2 feixes ori. ap. 13* (1° f) car. + (2° f)	3 feixes ori. ap. 13 (1° f) ap. 14 (2° f) car. (3° f)	2 feixes ori. ap. 13 (1° f) ap. 14 (2° f)	3 feixes ori. ap. 13 (1° f) ap. 14 (2° f) ap. 15 (3° f)	2 feixes ori. ap. 13 (1° f) car. + (2° f)	1 feixe ori. ap. 13	5 feixes ori. ap. 13 (1° f) ap. 14 (2° f) ap. 15 (3° f) ap. 16 (4° f) ap. 17 (5° f)		
	ins. ap. XII (1° f) ap. XIII (2° f)	ins. ap. XII (1° f) ap. XIII (2° f) ap. XIV (3° f)	ins. car. (1° f) ap. XIII (2° f)	ins. ap. XII (1° f) ap. XIII (2° f) ap. XIV (3° f)	ins. ap. XII ap. XIII	ins. ap. XII	ins. ap. XII (1° f) ap. XIII (2° f) ap. XIV (3° f) ap. XV (4° f) car. (5° f)		
<i>m. pter. ven. lat.</i>	1 feixe ori. ap. 18 *	1 feixe ori. ap. 18 *	2 feixes ori. ap. 18 (1° f) ap. 19 (2° f)	1 feixe ori. ap. 18 *	1 feixe ori. ap. 18	1 feixe ori. ap. 18 *	2 feixes ori. ap. 18 (1° f) ap. 19 (2° f)		
	ins. ap. XVI	ins. ap. XVI	ins. ap. XVI (1° f) car. (2° f)	ins. car.	ins. car.	ins. car.	ins. car.		
<i>m. pter. dor. lat.</i>	1 feixe ori. car.	-	3 feixes ori. ap. 19 (1° f) car. (2° e 3° f)	1 feixe ori. car.	1 feixe ori. car.	-	2 feixes ori. car. (1° e 2° f)		
	ins. ap. XVII	-	ins. car. (1° f) ap. XVII (2° f) ap. XVIII car. (3° f)	ins. ap. XVII car.	ins. ap. XVII car.	-	ins. ap. XVII car. (1° f) ap. XVIII (2° f)		

Espécie/ Musculatura	Opisthocomidae			Cracidae		Musophagidae			Cuculidae	
	<i>O. hoazin</i>	<i>P. cujubi</i>	<i>C. alector</i>	<i>T. leucotis</i>	<i>M. violacea</i>	<i>C. americanus</i>	<i>G. guira</i>			
<i>m. pier.dor.med.</i>	2 feixes ori. car. (1º,2ºf) ins. ap.XIX(1ºf) ap.XX*(2ºf)	1 feixe ori. ap. 20 ins. car.	1 feixe ori. car. ins.	-	-	1 feixe ori. car. ins. ap. XIX	-			
<i>m. dm. sup.</i>	1 feixe ori. car. ins. ap. XXI	4 feixes ori. car.(1º,2º,3º e 4º f) ins. ap. XXI (1º f) ap. XXII(2º f) ap. XXIII(3º f) ap. XXIV (4º f)	2 feixes ori. car.(1º e2º f) ins. ap. XXI(1ºf) ap. XXII(2ºf)	1 feixe ori. car. ins. ap. XXI						
<i>m. dm. prof.</i>	1 feixe ori. car. ins. car.	1 feixe ori. car. ins. car.	1 feixe ori. car. ins.	1 feixe ori. car. ar.	1 feixe ori. car. ins. car.	1 feixe ori. car. ins. car.	1 feixe ori. car. ins. car.			

3.3. LIGAMENTOS

3.3.1. Ligamento pós-orbital (LPO - Fig. 69)

Trata-se de um ligamento delgado e longo. Origina-se na face lateral da região distal do processo pós-orbital e insere-se na face laterocaudal da mandíbula, rostralmente à sua articulação com o quadrado, dispondo-se rostralmente ao ligamento jugomandibular lateral.

3.3.2. Ligamento jugomandibular medial (LJMM - Fig. 69)

Origina-se na face laterocaudal da barra jugal, medialmente aos ligamentos pós-orbital e jugomandibular lateral; dirige-se caudalmente à mandíbula e insere-se na região dorsocaudal do processo medial da mandíbula.

3.3.3. Ligamento jugomandibular lateral (LJML - Fig. 69)

Trata-se de um ligamento curto. Origina-se na face laterocaudal da barra jugal rostralmente à sua articulação com o processo mandibular do quadrado; recobre partes distais dos ligamentos pós-orbital e jugomandibular medial e insere-se na região laterocaudal da mandíbula, rostralmente a inserção do ligamento pós-orbital.

3.3.4. Ligamento occipitomandibular (LOM - Fig. 76)

Trata-se de um ligamento bem desenvolvido, de formato laminar. Origina-se na face lateral da ala timpânica do exoccipital, recobrando-a em toda a sua extensão, e insere-se na face dorsocaudal da região proximal do processo medial da mandíbula.

Comparação.

O ligamento pós-orbital está presente em todas as espécies aqui analisadas. Observa-se, entretanto, que em *M. violacea* (LPO - Fig. 72) e em *T. leucotis* (LPO - Fig. 73) este ligamento é menos desenvolvido do que o das outras espécies. Em *Guira guira* (LPO - Fig. 75), a localização da inserção do ligamento pós-orbital é rostral à inserção do ligamento jugomandibular lateral, de maneira diferente do que ocorre em *O. hoazin* (LPO - Fig. 69).

O ligamento jugomandibular medial (LJMM - Fig, 69 - 75) encontra-se mais desenvolvido em *Guira guira* (LJMM - Fig. 75).

O ligamento jugomandibular lateral (LJML - Figs. 69; 72 - 75) só não foi observado nas espécies *P. cujubi* e *C. alector* ; nas demais espécies, este ligamento não apresenta diferenças significativas.

O ligamento occiptomandibular ocorre em todas as espécies aqui analisadas, mas não foram observadas diferenças significativas que possam ser mencionadas.

FIGURAS 69 - 82

Figura 69. *Opisthocomus hoazin*: vista lateral esquerda do crânio evidenciando a musculatura que movimenta as maxilas.

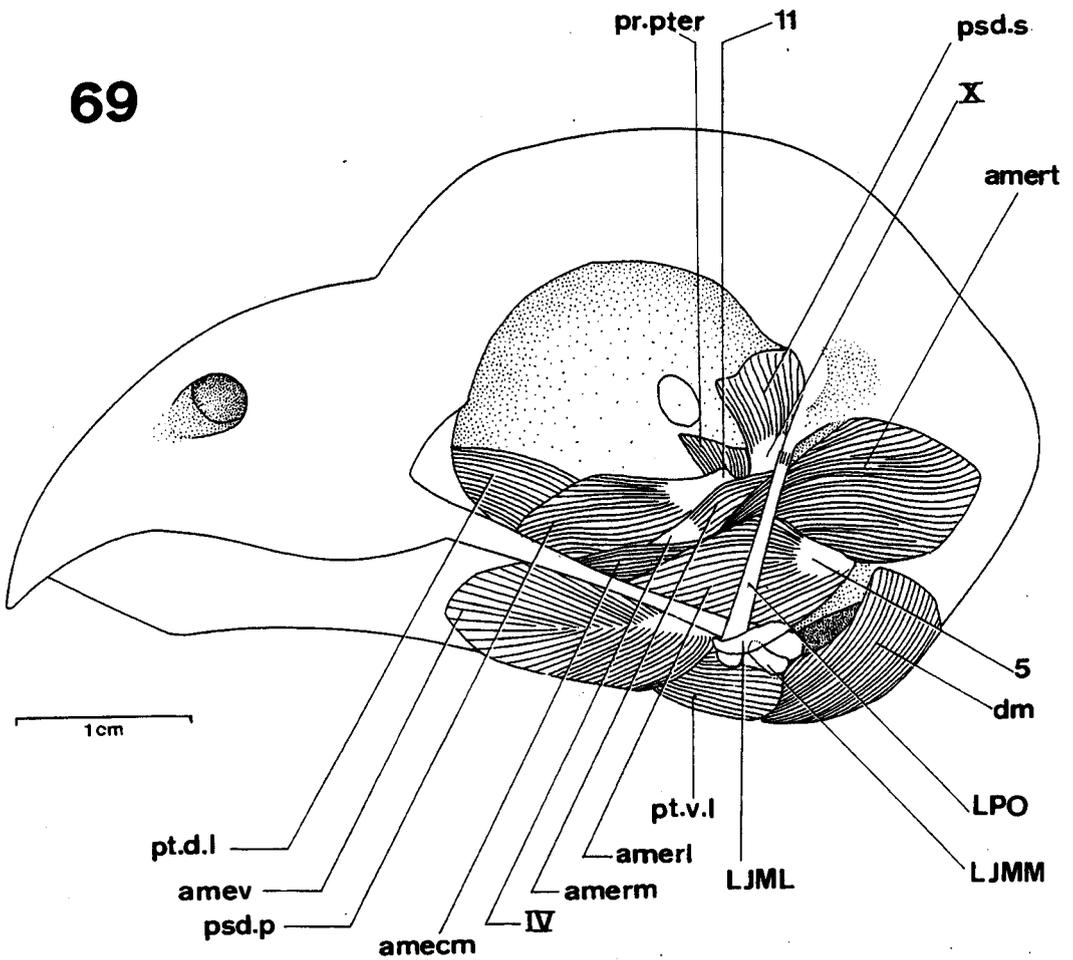
abreviações:

- a m e c m - *M. adductor mandibulae externus caudalis
medialis*
- a m e r l - *M. adductor mandibulae externus rostralis
lateralis*
- a m e r m - *M. adductor mandibulae externus rostralis
medialis*
- a m e r t - *M. adductor mandibulae externus rostralis
temporalis*
- a m e v - *M. adductor mandibulae externus ventralis*
- d m - *M. depressor mandibulae*
- pr pter - *M. protractor pterygoidei*
- p s d p - *M. pseudotemporalis profundus*
- p s d s - *M. pseudotemporalis superficialis*
- pt d l - *M. pterygoideus dorsalis lateralis*
- pt v l - *M. pterygoideus ventralis lateralis*

Ligamentos:

- LJML - ligamento jugomandibular lateral
- LJNM - ligamento jugomandibular medial
- LPO - ligamento pós-orbital

69



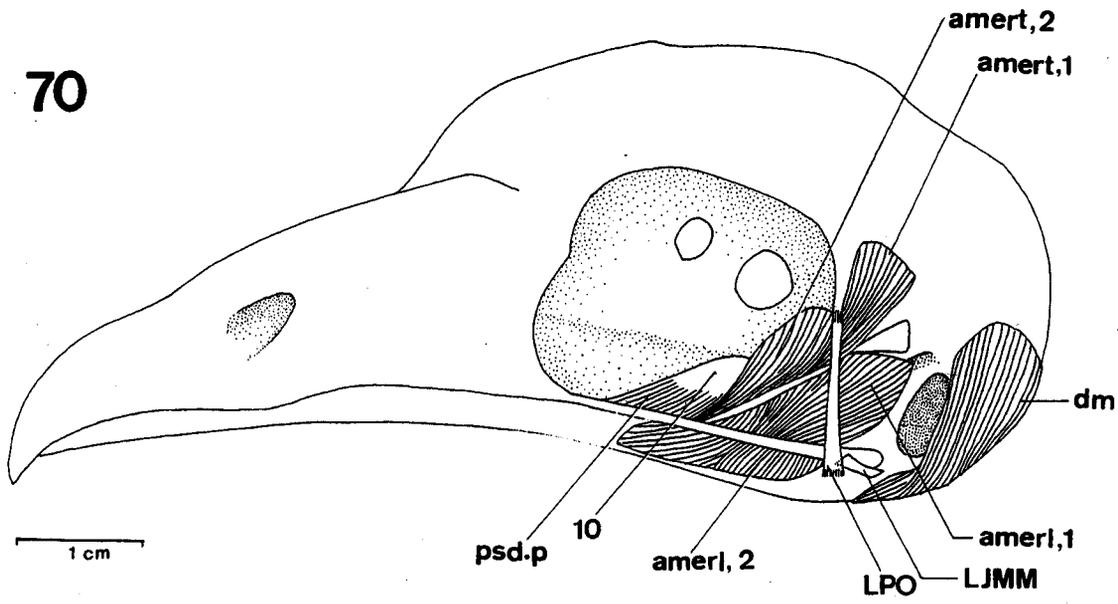
Figuras 70-72. Vista lateral esquerda do crânio de (70) *Pipile cujubi*, (71) *Crax alector* e (72) *Musophaga violacea*, evidenciando a musculatura que movimenta as maxilas.

- a m e c - *M. adductor mandibulae externus caudalis*
- a m e r 1.1 - *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis pars 1*
- a m e r 1.2 - *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis pars 2*
- a m e r t.1 - *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis pars 1*
- a m e r t.2 - *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis pars 2*
- a m e r t.3 - *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis pars 3*
- d m - *M. depressor mandibulae*
- pr q - *M. protractor pterygoidei*
- p s d p - *M. pseudotemporalis profundus*
- p s d s - *M. pseudotemporales superficialis*
- p t d l - *M. pterygoideus dorsalis lateralis*
- p t v l - *M. pterygoideus ventralis lateralis*

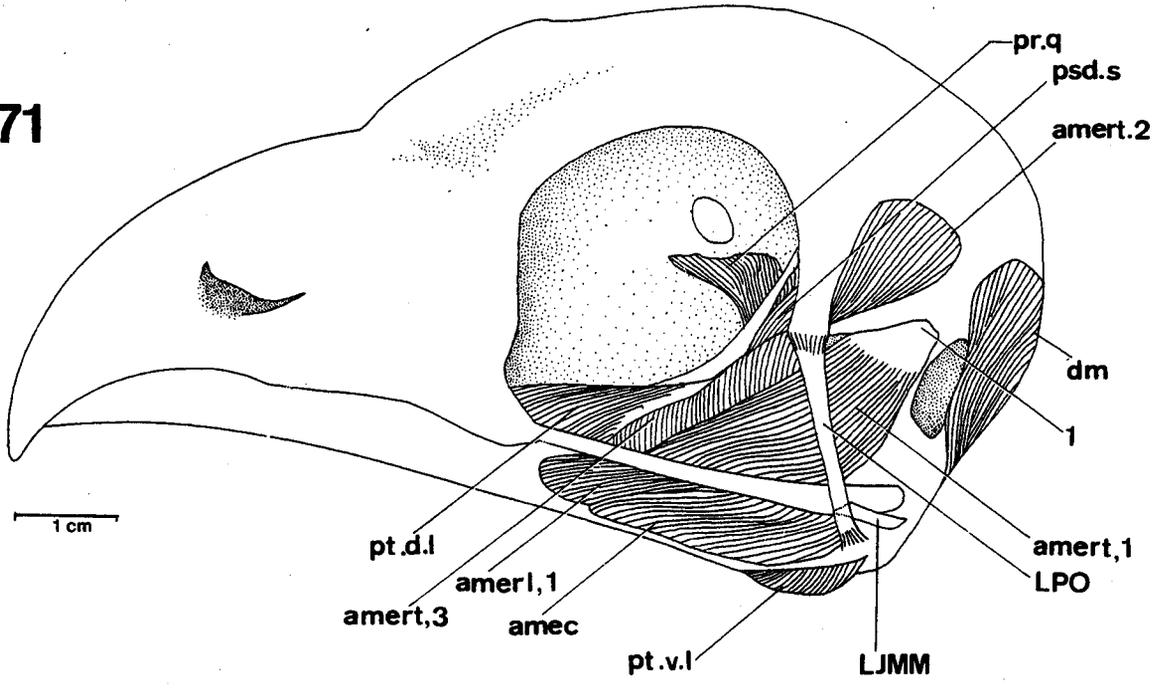
Ligamentos

- L J M L - ligamento jugomandibular lateral
- L J M M - ligamento jugomandibular medial
- L P O - ligamento pós-orbital

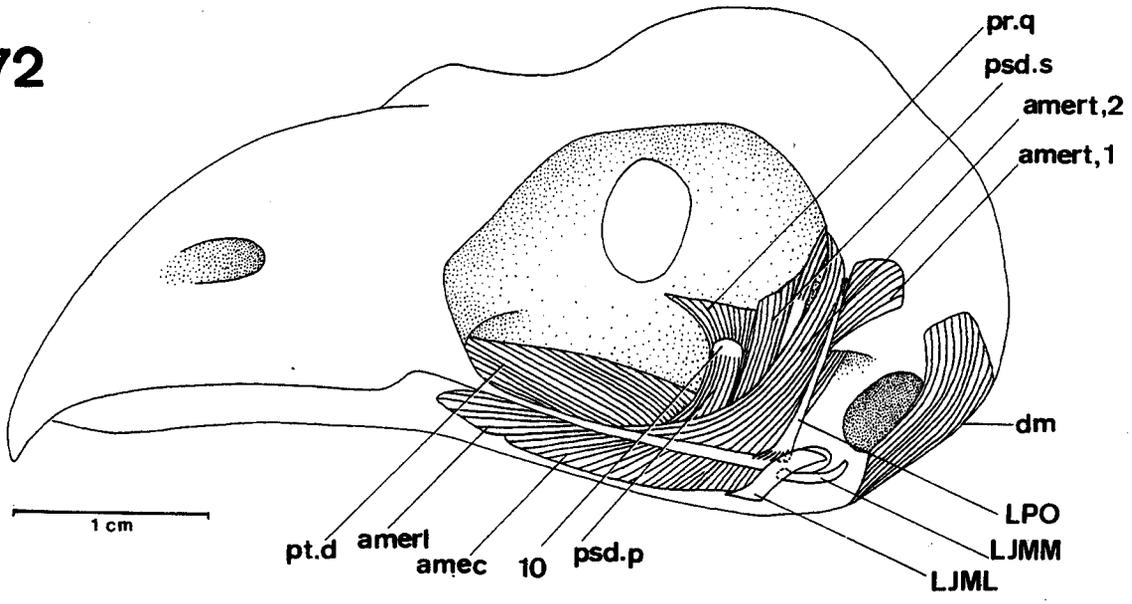
70



71



72



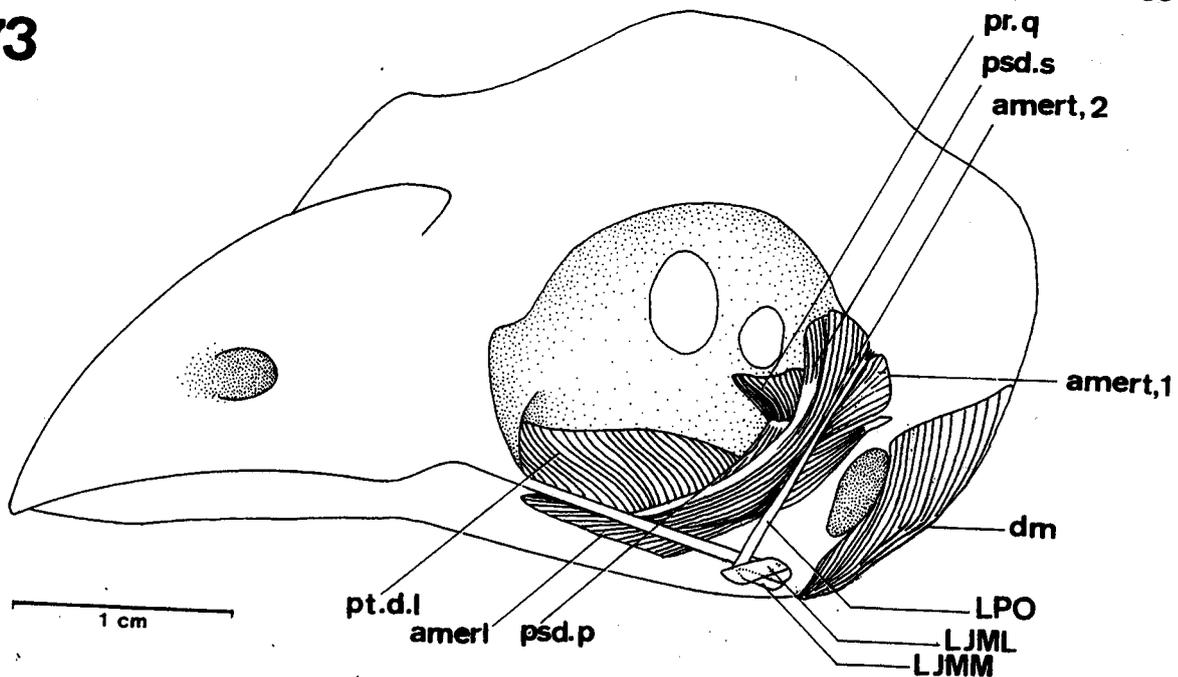
Figuras 73-75. Vista lateral esquerda do crânio de (73) *Tauraco leucotis*, (74) *Coccyzus americanus* e (75) *Guiraguira*, evidenciando a musculatura que movimenta as maxilas.

- a m e r l - *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis*
- a m e r m - *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis*
- a m e r t 1 - *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis, pars 1*
- a m e r t 2 - *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis, pars 2*
- d m - *M. depressor mandibulae*
- pr q - *M. protractor pterygoidei*
- ps d p - *M. pseudotemporalis profundus*
- psd s - *M. pseudotemporalis superficialis*
- pt d l - *M. pterygoideus dorsalis lateralis*

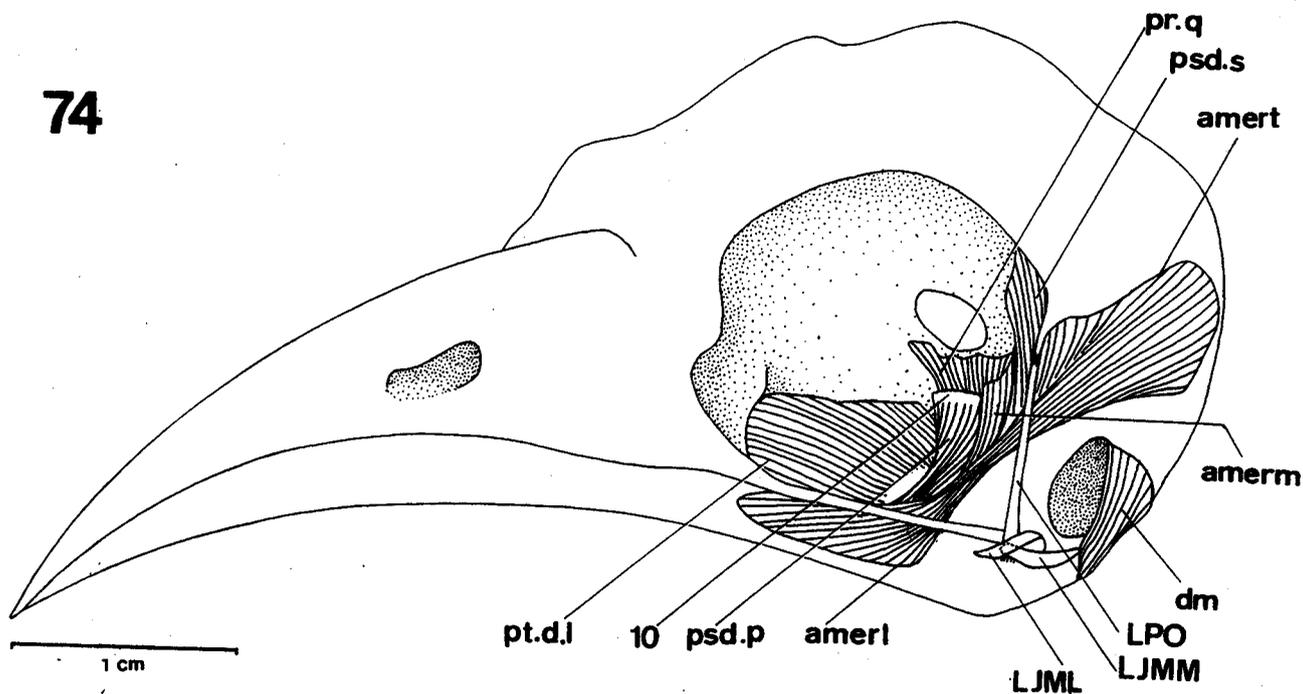
Ligamentos:

- L J M L - ligamento jugomandibular lateral
- L J M M - ligamento jugomandibular medial
- L P O - ligamento pós-orbital

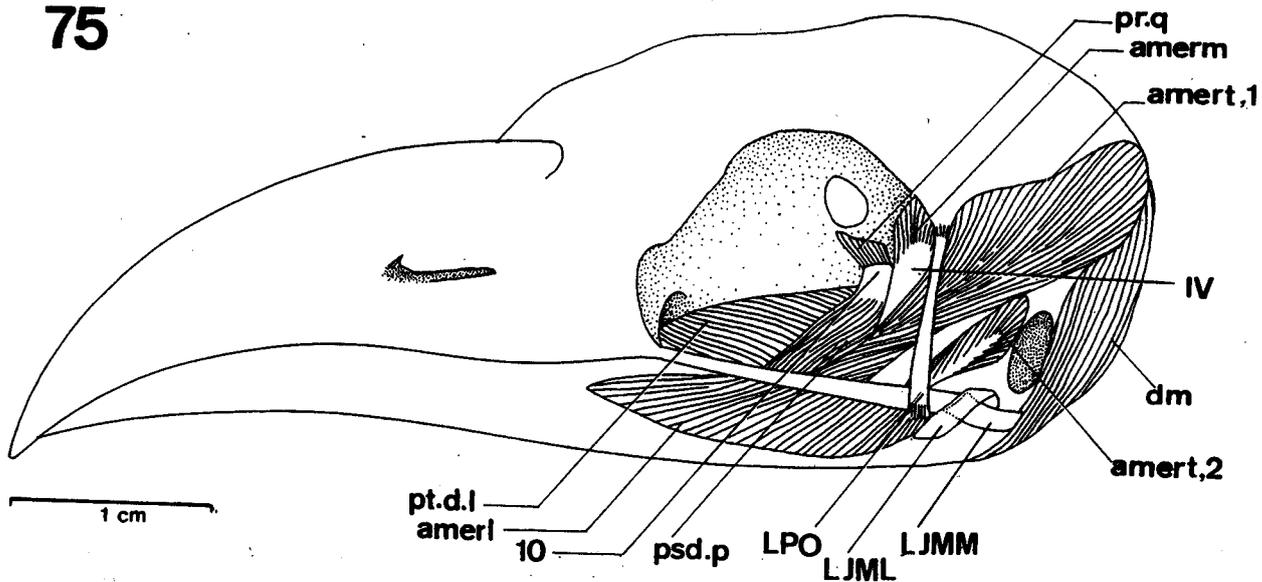
73



74



75



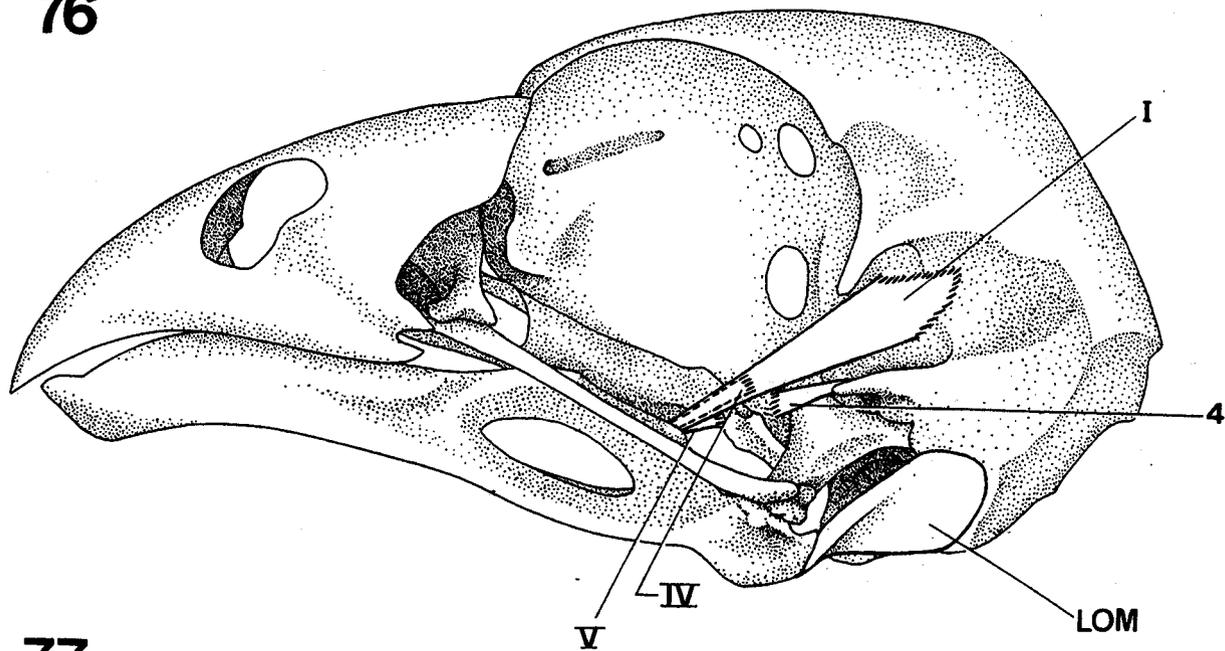
Figuras 76-78. Vista lateral esquerda do crânio de *Opisthocomus hoazin*, evidenciando as aponevroses do sistema muscular que movimentam as maxilas.

(76) I - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis temporalis*; IV - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis pars superficialis*; V - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis pars profundus*; 4. aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis pars profundus*.
LOM - ligamento occiptomandibular.

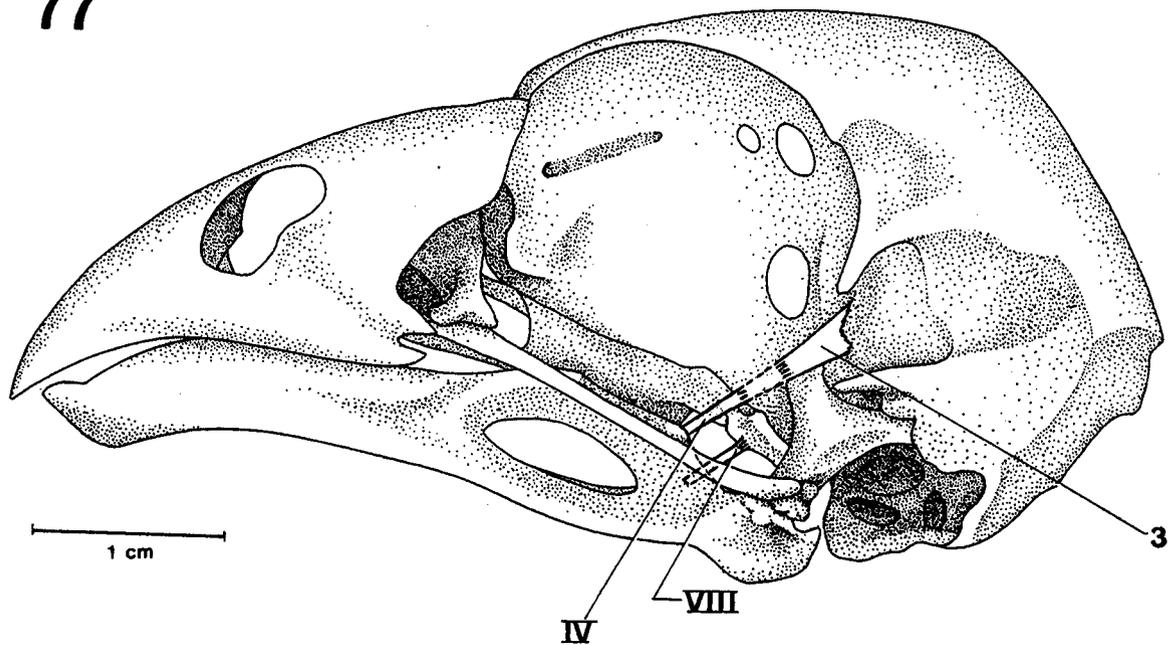
(77) IV - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis pars superficialis*; VIII - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus caudalis lateralis*; 3 - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis pars superficialis*.

(78) VI - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis*; IX - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus caudalis medialis*; 5 - aponevrose do *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis*; 11 - aponevrose do *M. pseudotemporalis profundus*.

76



77



78

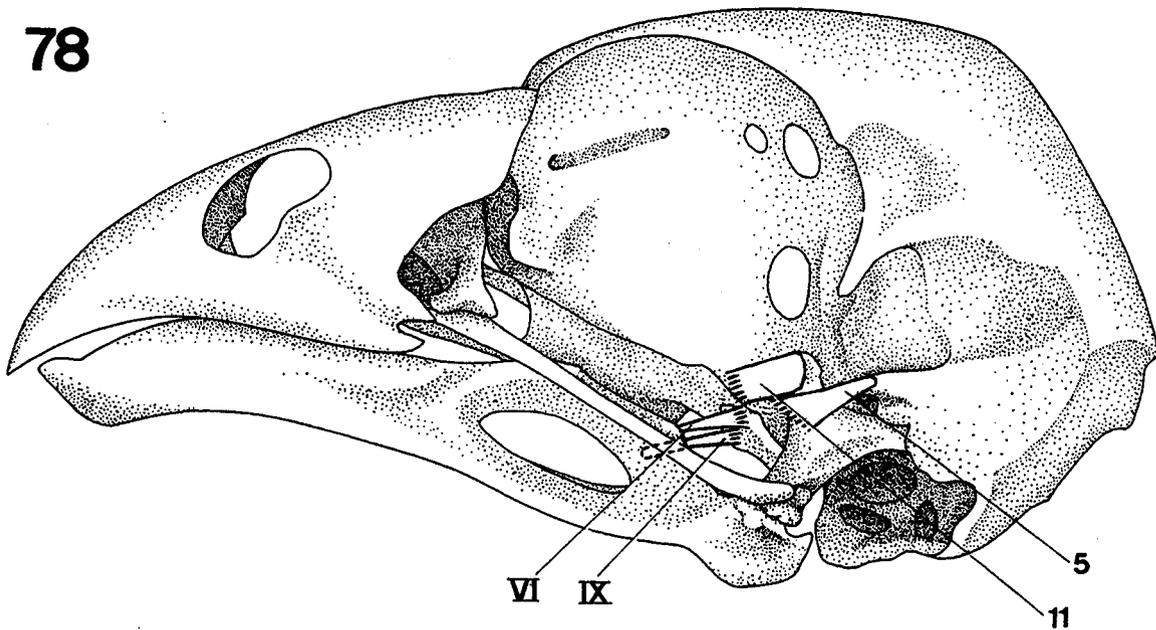


Figura 79. Vista lateral esquerda do crânio de *Opisthocomus hoazin*, evidenciando as aponevroses do sistema muscular que movimenta as maxilas.

X - aponevrose do *M. pseudotemporalis superficialis*

7 - aponevrose do *M. adductor mandibular externus ventralis*

Figuras 80 e 82. Vista ventrocaudal da mandíbula de *Opisthocomus hoazin*, evidenciando áreas de inserções das aponevroses dos músculos.

XII - *M. pterygoideus ventralis medialis* (1° feixe)

XIII - *M. pterygoideus ventralis medialis* (2° feixe)

XVI - *M. pterygoideus ventralis lateralis*

XXI - *M. depressor mandibulae superficialis*

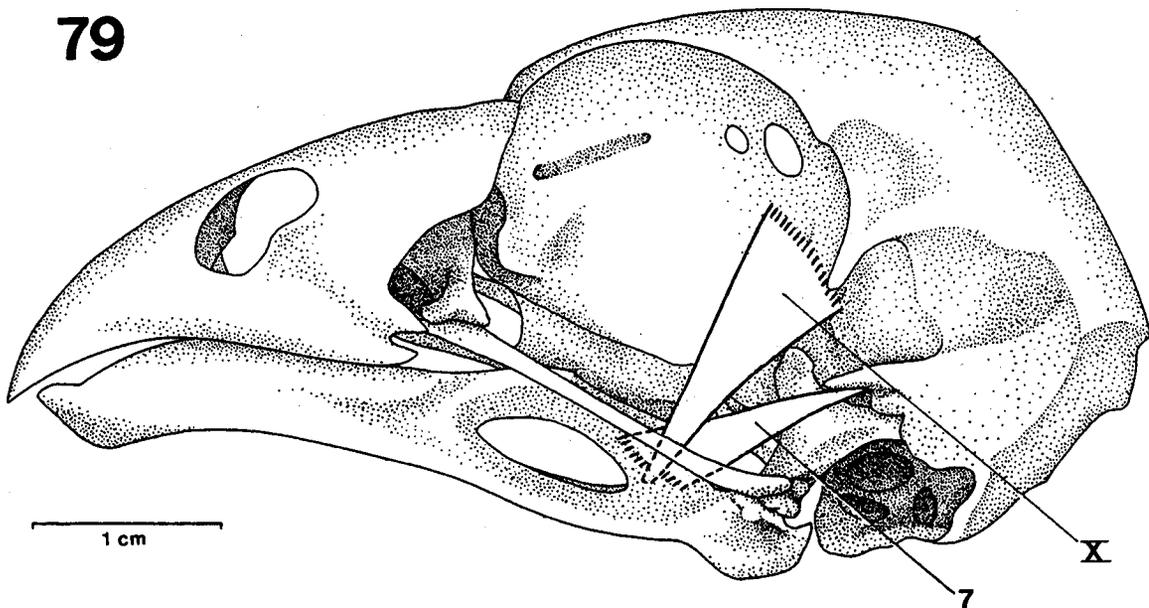
Figura 81. Vista caudomedial da mandíbula de *Opisthocomus hoazin*, evidenciando áreas de inserções das aponevroses dos músculos.

XVII - *M. pterygoideus dorsalis lateralis*

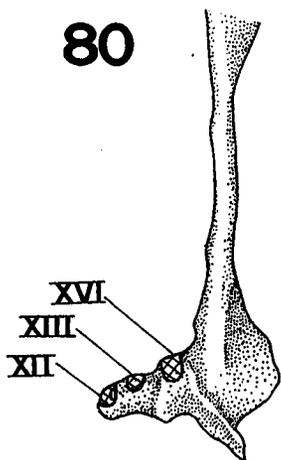
XIX - *M. pterygoideus dorsalis medialis* (1° feixe)

XX - *M. pterygoideus dorsalis medialis* (2° feixe)

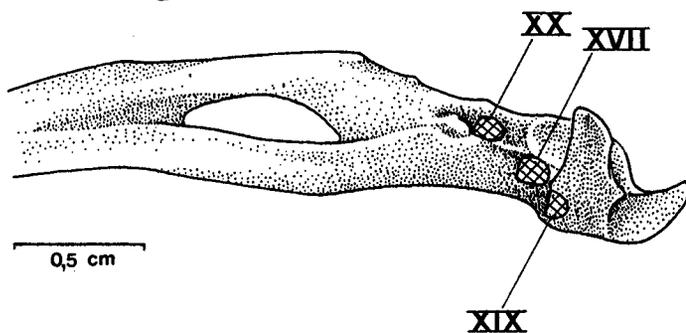
79



80



81



82



4. DISCUSSÃO

4. 1. Osteologia

Após analisar a morfologia das estruturas ósseas do crânio de *Opisthocomus hoazin*, comparadas com as das espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae examinadas no presente estudo, pode-se destacar algumas características de *O. hoazin* mais relevantes entre aquelas ressaltadas na literatura.

Observou-se que a sutura nasofrontal em *O. hoazin* situa-se ao nível da região ectetmóide e caudalmente aos ossos lacrimais. Essa particularidade foi também valorizada por VERHEYEN (1956a) que comentou a semelhança estrutural dos crânios de *Opisthocomus* e Musophagidae, chamando atenção para a diferença entre os dois grupos na posição da articulação maxilocraniana (nasofrontal), considerando um caráter taxonômico muito importante. VERHEYEN (1956c), da mesma forma que no presente estudo, comentou que a articulação maxilocraniana em Galliformes é rígida; ela corresponde à demarcação entre os ossos pré-frontais e ao mediofrontal de um lado e os ossos nasais do outro; comentou, ainda, que o osso mediofrontal forma-se muito tardiamente (após a sindesmose, reunindo os pré-frontais aos nasais). LOWE (1943) observou algumas diferenças entre espécies de Musophagidae e Cuculidae e mencionou que em *Tauraco* (*T. corythaix*) a sutura nasofrontal é bem evidente. Já em Cuculidae (*Cuculus canorus*) existe uma tendência à formação de uma sinartrose.

É importante citar que a presença do osso lacrimal nas aves é muito discutida na literatura. É possível que o osso em questão nas aves seja homólogo ao pré-frontal, e não ao lacrimal dos répteis ancestrais. STRESEMANN (1934) e JOLLIE (1957) preferem designá-lo pré-frontal, enquanto HOWARD (1929), DE BEER (1937), BOCK (1964), CRACRAFT (1968), HÖFLING & GASC (1984), HÖFLING (1995), DONATELLI (1987, 1991, 1992 e 1996), ZUSI (1993) e outros preferem denominá-lo lacrimal. BAUMEL *et al.* (1979) citam o lacrimal como sinônimo do osso pré-frontal. No presente estudo utilizou-se a denominação lacrimal.

CRACRAFT (1968) verificou que embora o lacrimal geralmente articule-se com os ossos nasal e frontal em vários grupos de aves, este pode articular-

se somente com o nasal, como em Opisthocomidae, Threskiornithidae, Meleagridae e Eurypygidae, ou somente com o frontal como em Sulidae, Psittacidae e Pelecanidae. O referido autor subdivide o lacrimal em três porções distintas: (1) a cabeça do lacrimal, que se articula com o crânio, é geralmente a porção mais desenvolvida; (2) o processo descendente que se projeta ventralmente à cabeça do lacrimal em direção à barra jugal; e (3) a base ou pé do lacrimal, que corresponde a uma expansão da extremidade ventral do processo descendente; em algumas espécies apoia-se na barra jugal.

Em *O. hoazin* observou-se que a estrutura do lacrimal é particular. A cabeça do lacrimal encontra-se fundida ao nasal; o processo descendente é bifurcado apresentando o ramo lateral mais desenvolvido alcançando a barra jugal sem fundir-se à ela; tal porção parece corresponder à base ou pé do lacrimal, referida por CRACRAFT (*op. cit.*).

Da mesma forma VERHEYEN (1956a) ressaltou, em *O. hoazin*, a fusão dos lacrimais aos nasais, como também a articulação de sua extremidade distal com a barra jugal, participando, desta maneira, da *pars plana* incompleta formada pelos alietmóides e os ectetmóides fusionados.

Como constatado no presente estudo, PYCRAFT (1903) ressaltou que em Cuculidae os lacrimais não desenvolvem processos supra-orbitais; o referido autor (*op. cit.*) observou, ainda, que não há traços de fusão dos ossos frontal e nasal. Além disso, a forma do lacrimal e a sua relação com os ossos frontal e nasal apresentam variações, bem como o processo descendente do lacrimal; PYCRAFT (*op. cit.*) comentou ainda que *Geococcyx* é o Cuculidae que possui o maior desenvolvimento do lacrimal, apresentando o formato aproximadamente colunar, sendo sulcado e achatado rostrocaudalmente. O lacrimal em Musophagidae é semelhante àquele de Cuculidae, apresentando o processo descendente muito desenvolvido.

Da mesma forma LOWE (1943) observou que os lacrimais em *Tauraco* (*T. corythaix*) são bem desenvolvidos e têm uma grande conexão com os frontais, enquanto que em Cuculidae (*Cuculus canorus*) a conexão está mais em contato com os nasais.

VERHEYEN (1956b) também observou que o lacrimal é bem desenvolvido, nas espécies de Cuculidae por ele analisadas.

VERHEYEN (1956c) observou que o lacrimal de Galliformes é muito desenvolvido, como também foi observado no presente estudo em espécies de Cracidae (Galliformes). O referido autor (*op. cit.*) comentou que a forma do lacrimal varia de uma espécie para outra (como é o caso entre os Numididae),

frequentemente também com a idade dos indivíduos pertencentes a uma mesma espécie, concluindo que o valor taxonômico das características do lacrimal é, portanto, muito precária.

A fossa temporal em *O. hoazin* é curta e pouco profunda, apresentando-se mais larga do que longa, divergindo neste aspecto das espécies de Cracidae, onde é curta e profunda. Já nas das espécies de *Tauraco*, é inconspícua e nas espécies de Cuculidae aqui examinadas apresentaram três condições: em *Coccyzus americanus* há uma única fossa temporal rasa; em *Crotophaga ani* e *Guira guira* há duas fossas temporais bem demarcadas e em *Piaya cayana* há duas fossas temporais imperfeitamente divididas.

Como foi comprovado no presente estudo, PYCRAFT (1903) observou que em Musophagidae as fossas temporais são pouco conspícuas e encontram-se restritas à face lateral do crânio; em certos gêneros de Cuculidae, a fossa temporal é marcada por profundas depressões temporais, as quais podem se encontrar na linha mediana, de modo que a separação se faz por uma incompleta e pouco evidente crista sagital (*Piaya cayana*), ou elas podem ser divididas por uma pequena crista mais ampla (no presente estudo denominou-se de crista transversal - CrTr), como em *Crotophaga ani* e *Guira guira*.

Oportunamente, DONATELLI (1991 e 1996) comentou que dentre os Piciformes, tanto em *Ramphastos* (HÖFLING & GASC, 1984) quanto em Galbulidae (DONATELLI, 1987 e 1992) a fossa temporal é bem desenvolvida. Por outro lado, em alguns grupos de aves, a fossa temporal é pouco desenvolvida, como observou RICHARDS & BOCK (1973) em *Loxops* (Drepanididae), em *Columba livia* (GENNIP, 1986) e em *Columbina squammata* ANDRELA & DONATELLI, 1995).

A região do palato compreende os ossos palatinos e os pterigóides. O palatino articula-se caudalmente com o pterigóide e com rostróparaesfenóide, como ocorre de maneira geral entre as aves Neognathae (HUXLEY, 1867; BELLAIRS & JENKIN, 1960). O pterigóide, por sua vez, articula-se laterocaudalmente com a face medial do quadrado. JOLLIE (1957) comentou que o osso palatino pode ser considerado composto, em consequência da fusão de um segmento do osso pterigóide com sua porção caudal, durante o desenvolvimento. Em aves Neognathae esse osso é comumente denominado pterigopalatino (BAUMEL *et al.* 1979).

Em *O. hoazin* não foi observada essa fusão, embora o pterigóide apresente uma expansão rostrolateral característica e sua conformação estrutural constitua uma importante diferença quando comparado ao de outras

espécies aqui examinadas. Além disso, o pterigóide de *O. hoazin* também não apresenta o processo basipterigóide, como ocorre em Cracidae. O pterigóide em *O. hoazin* articula-se principalmente com o palatino, ao contrário do que ocorre em Cracidae onde o mesmo apresenta quatro regiões de articulações, particularidade está também ressaltada por VERHEYEN (1956c). Em comparação com as espécies de Musophagidae e Cuculidae, o pterigóide de *O. hoazin* é mais curto e menos delgado.

O osso pterigóide é muito importante na transmissão dos movimentos do osso quadrado para o palatino e vice-versa (GENNIP, 1986). Na região do palato, originam-se e inserem-se músculos do sistema muscular que movimentam as maxilas, particularmente do sistema pterigóideo, e apresenta uma grande importância para a sistemática de aves. Vários autores como HUXLEY (1867), PARKER (1876), BELLAIRS & JENKIN (1960), entre outros, atribuíram definições para determinar os diferentes tipos de palatos e, desta maneira, reunir ou afastar grupos de aves. Oportunamente HÖFLING (1995) ressaltou que embora HUXLEY (*op. cit.*) tenha definido cinco tipos de palatos, utilizando-os para agrupar os diferentes táxons de aves, a tentativa não se mostrou eficiente, uma vez que grupos não relacionados filogeneticamente podem apresentar o mesmo padrão de palato.

O palato de *O. hoazin* é do tipo esquizognato (HUXLEY, 1867; VERHEYEN, 1956a; SIMONETTA, 1963). HUXLEY (*op. cit.*) definiu para o palato esquizognato, um vômer rostralmente pontiagudo. No entanto, o referido autor chamou atenção para o fato de que em *O. hoazin* o vômer é atípico, sendo longo e rostralmente bifurcado. De fato, o vômer de *O. hoazin* difere substancialmente de todas as espécies aqui analisadas.

Quanto aos palatinos, observou-se que o grande desenvolvimento dos bordos laterais dos palatinos em *O. hoazin* constitui uma diferença marcante em relação à conformação dos palatinos das demais espécies aqui analisadas. SIMONETTA (*op. cit.*) ressaltou que essa particularidade dos palatinos de *O. hoazin* não ocorre em típicos Galliformes. O referido (*op. cit.*) autor comentou, ainda, que a morfologia do crânio de *O. hoazin* é particular, mostrando pouca afinidade com os Galliformes.

Em relação à região basisfenóide, BOCK (1960) comenta que os Cracidae, Opisthocomidae, Musophagidae e Cuculidae não apresentam uma articulação secundária com a mandíbula, isto é, não possuem a articulação mandibuloesfenoidal ("medial brace"). A função desta articulação, segundo o referido autor (*op. cit.*), seria a de impedir a desarticulação da mandíbula com

a região articular do osso quadrado naquelas aves que a possuem, e que apresentam os côndilos articulares do osso quadrado pouco desenvolvidos.

Oportunamente, no trabalho de HÖFLING (1995), é ressaltado que a função atribuída à esta articulação fora reconsiderada por BOCK & MORIOKA (1971), que associaram a sua existência à redução da intensidade da força aplicada ao osso quadrado, durante o movimento de depressão da mandíbula.

Todavia, o osso quadrado desempenha uma função importantíssima na cinética craniana; todas as suas articulações são do tipo diartrose. O mecanismo básico de protração da maxila superior inicia-se com a contração dos músculos protratores do quadrado, *m. protractor quadrati* e *m. protractor pterygoidei*. Como este último só está presente em *O. hoazin*, certamente o *m. protractor quadrati* desempenha também a função do *m. protractor pterygoidei* nas demais espécies estudadas. Mesmo assim, observou-se que o *m. protractor quadrati* apresenta um desenvolvimento apenas relativo em todas as espécies analisadas. Isto talvez possa sugerir uma função secundária nessas aves, no sentido de protrair a maxila superior. Ao contrário, a ação de retração da maxila superior pelo outro músculo originado no osso quadrado, o *m. pseudotemporalis profundus*, deva ser valorizada nessas espécies, pois este músculo é bem desenvolvido de uma forma geral. Manter os maxilares em contato pode ser entendido como primário nessas espécies e, provavelmente, somente em *O. hoazin* possa ter um movimento de protração mais intenso, já que esta espécie possui dois músculos protratores do quadrado, e também pela maneira peculiar da sua alimentação folívora, que sugere movimentos mais intensos dos maxilares.

Observou-se, entretanto, que a estrutura morfológica do osso quadrado de *O. hoazin* não apresenta um padrão marcante que possa ser utilizado para uma aproximação com as espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae aqui analisadas. As semelhanças e diferenças estruturais encontram-se na Tabela 1.

Os ossos que compõem a mandíbula nas aves são seis e incluem todos os ossos conhecidos dos répteis, exceto o coronóide (JOLLIE, 1957). São eles: articular, angular, suprangular, dental, esplenial e pré-articular, e encontram-se totalmente fundidos na ave adulta. O osso coronóide dos répteis tornou-se apenas um pequeno processo nas aves - o processo coronóide.

De acordo com BOCK (1960), o processo medial da mandíbula, aliado ao processo basitemporal lateral, desempenha uma função de prevenir a desarticulação da mandíbula no momento de sua depressão. Este autor (*op. cit.*) denominou de "suporte medial" (medial brace) esta estrutura conjunta que

auxilia na articulação mandibular. Assim, em tese, as espécies que possuem ambas estruturas bem desenvolvidas levariam vantagens em relação às demais, no sentido de prevenir desarticulação da mandíbula. Pelo que já foi observado neste estudo, a grande maioria das espécies possui um processo medial bem desenvolvido e um processo basitemporal lateral relativamente desenvolvido. No caso de *O. hoazin*, por exemplo, o suporte medial (BOCK, *op. cit.*) teria atuação primária, no sentido de prevenir essa desarticulação. Todavia, o mesmo autor (*op. cit.*) afirma que nesta espécie toda essa estrutura não previne a desarticulação. Esta constatação é antagônica à própria definição do suporte medial, sendo altamente controversa a sua função. Seria necessário um estudo biofísico para realmente constatar a função preterida por BOCK (1960).

Além do mais, o processo medial é uma estrutura de suma importância por ser o local de inserção de aponevroses e da musculatura do sistema pterigóideo, forte retrator da maxila superior, como função primária (RICHARDS & BOCK, 1973). Um processo medial pouco desenvolvido pode sugerir movimentos limitados dos maxilares, como ocorre nos Musophagidae analisados.

O desenvolvimento e a forma do processo retroarticular da mandíbula estão relacionados ao *m. depressor mandibulae* (BOCK, 1964). Todavia, um bom desenvolvimento deste processo não implica necessariamente que a mandíbula é deprimida com mais força ou mais rapidamente (RICHARDS & BOCK, 1973). O processo retroarticular bem desenvolvido, aliado ao *m. depressor mandibulae* podem, ambos, ser utilizados como elevadores da maxila superior. Assim, as ações deste e de outros músculos que se inserem na mandíbula, como também os ligamentos, são fortes integrantes da cinética da maxila superior (BOCK, 1964). O referido autor conclui que a mandíbula deve ser incluída em todas as considerações do mecanismo cinético, fato este corroborado por ZUSI (1967).

As semelhanças e diferenças estruturais da mandíbula de *O. hoazin* com as das demais espécies aqui analisadas encontram-se na Tabela 2. Observou-se, entretanto, que a mandíbula de *O. hoazin* apresenta o processo medial muito desenvolvido, como também ocorre em espécies de Cracidae e Cuculidae; já em Musophagidae, o processo medial é vestigial. Quanto ao processo retroarticular, só foi observado em *O. hoazin* e em espécies de Cracidae examinadas. Uma característica estrutural distinta da mandíbula de *O. hoazin* daquela das demais espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae, é uma superfície plana em sua região intermediária.

4. 2. Musculatura

No presente estudo observou-se que a musculatura que movimenta as maxilas em *O. hoazin* caracteriza-se por apresentar 17 músculos, subdivididos em cinco sistemas musculares: (1) sistema adutor mandibular externo, (2) sistema adutor mandibular interno, (3) sistema protractor do quadrado e do pterigóide, (4) sistema pterigóideo e (5) sistema depressor mandibular.

As diferenças encontradas entre *O. hoazin* e as demais espécies de aves aqui estudadas não se refletem apenas na estrutura (forma do músculo em questão, número de feixes, forma das aponevroses), mas em muitos casos em relação ao local de origem e inserção, devido às diferenças estruturais observadas na osteologia craniana (Tabela 3). Talvez estas diferenças estejam associadas : (1) à complexidade estrutural da musculatura de cada um dos grupos de aves consideradas (Cracidae, Musophagidae e Cuculidae); e (2) à diferenciação da osteologia craniana destes grupos e *O. hoazin*, considerando-se as particularidades osteológicas de cada grupo.

Dentro deste contexto, e em relação à musculatura que movimenta as maxilas descrita para *O. hoazin*, observam-se muitas diferenças se comparadas a outros grupos de aves, seja em estrutura ou posição de origem e inserção. Assim, há divergências de sinônimos usados por diferentes autores para a descrição de um mesmo músculo (DONATELLI, 1992 e 1996) e mesmo de diferentes sistemas musculares utilizados por um mesmo autor (BURTON, 1974a e 1984).

Em termos gerais, não foram encontrados na literatura trabalhos específicos sobre a musculatura craniana de *O. hoazin*, exceto o de BARNIKOL (1953). Todavia, este autor (*op. cit.*) utilizou uma nomenclatura que não corresponde às origens e inserções musculares de cada componente aqui estudado, bem como não descreve com detalhes a posição relativa de cada músculo no crânio.

Além disso, BARNIKOL (*op. cit.*) descreveu o sistema adutor mandibular externo segundo as suas aponevroses e, ainda, utilizou espécies de Cuculidae e Musophagidae distintas das utilizadas no presente estudo para a comparação. Assim sendo, e muito embora não se possa comparar as descrições deste autor com aquelas do presente trabalho, este autor chegou a conclusão de que *O. hoazin* diferenciou-se de maneira expressiva dos Gallidae, Musophagidae, Rallidae e Cuculidae, de forma que esta espécie tem uma história evolutiva distinta daquela desses grupos. As suas conclusões

corroboram as de BANZHAF (1930), opondo-se àquelas de FÜRBRINGER (1888), que aproximou a cigana dos Galliformes.

A maioria dos trabalhos existentes refere-se a grupos diferentes de aves, nem sempre próximos de Opisthocomidae (RICHARDS & BOCK 1973; BURTON, 1974; HÖFLING & GASC, 1984; GENNIP, 1986; DONATELLI, 1987, 1991, 1992 e 1996; ANDRELA & DONATELLI, 1995), cujas diferenças são muito significativas.

BAUMEL *et al.* (1979) sugeriram um nome para cada componente muscular e apresentaram um histórico dos sinônimos utilizados. Todavia, nos trabalhos existentes sobre a musculatura que movimenta as maxilas, verificou-se que nem sempre o nome atribuído a um determinado músculo é o mesmo utilizado por vários autores. A variação na complexidade estrutural dessa musculatura nos diversos grupos de aves levou os autores a seguirem a nomenclatura utilizada por outros, como expressaram HÖFLING & GASC (1984), que seguiram a nomenclatura do trabalho de LAKJER (1926) e de GEORGE & BERGER (1966). Por outro lado, um mesmo autor, estudando grupos diversos de aves, empregou diferentes nomenclaturas, como é o caso BARNIKOL (1953), que seguiu os princípios dos sistemas de LAKJER (*op. cit.*), como também os de LUTHER (1909). Da mesma maneira, BURTON (1974a) utilizou a nomenclatura proposta por STARCK & BARNIKOL (1954) e LAKJER (1926), com modificações e, ainda, BURTON (1984) seguiu a nomenclatura proposta por RICHARDS & BOCK (1973).

STARCK & BARNIKOL (1954) e BURTON (1984) descreveram o sistema da musculatura que movimenta as maxilas baseando-se no número de aponevroses, principalmente dos sistemas adutor mandibular externo e pterigóideo.

DONATELLI (1992 e 1996) discutiu a dificuldade encontrada pelos autores em descrever e nomear a musculatura que movimenta as maxilas, nos diversos grupos de aves, observando até 19 sinônimos para um mesmo músculo.

Por outro lado, o que está bem claro na literatura e citado por vários autores como BOCK (1964), ZUSI (1962) e BÜHLER (1981), é a função desempenhada por esses músculos, a qual se encontra muito mais determinada, descrita e concordante entre os diferentes pesquisadores. DONATELLI (1991, 1996) apresentou um resumo deste aspecto.

Como já mencionado anteriormente, para a descrição desta musculatura no presente estudo utilizou-se, com algumas modificações, a terminologia

proposta por RICHARDS & BOCK (1973), por ser a mais adequada ao grupo de aves estudado.

Para o sistema adutor mandibular externo observam-se inúmeras diferenças estruturais entre *O. hoazin* e vários grupos de aves, de forma que esta espécie é única em muitos aspectos.

O *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis* apresenta uma *pars superficialis* e uma *pars profundus*, enquanto que nenhuma das espécies aqui analisadas apresentou a última porção. BURTON (1974a), ZWEERS (1974), GENNIP (1986) e DONATELLI (1996) também só descreveram uma porção para este músculo do sistema adutor mandibular externo.

Dentre as espécies analisadas observa-se que *P. cujubi* e *M. violacea* nem apresentaram este músculo, assim como também não foi encontrado nas espécies de aves estudadas por BAMS (1956), ZUSI (1962), MERZ (1963) e HÖFLING & GASC (1984).

Certos músculos não foram observados em algumas das espécies aqui analisadas em comparação a *O. hoazin*, que são os seguintes: o *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis* não foi observado em *P. cujubi* (Cracidae) e *M. violacea* (Musophagidae). Possivelmente, o músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis* e o músculo *adductor externus rostralis lateralis* devem desempenhar a função de adução da mandíbula, já que todos os músculos do sistema adutor mandibular têm a mesma função (RICHARDS & BOCK, 1973).

A particularidade quanto à ausência ou inobservância de determinados músculos já fora constatada por DONATELLI (1996) no estudo de Picidae, no qual observou que o *M. adductor mandibulae externus rostralis medialis* e *rostralis lateralis* estavam presentes em poucos grupos de aves analisados. O mesmo foi observado por BURTON (1984) em relação a determinados músculos, quando do seu estudo da musculatura que movimenta as maxilas das Ordens Coraciiformes e Piciformes. DONATELLI (*op. cit.*) observou que os músculos *adductor mandibulae externus rostralis medialis* e *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* não estavam presentes em muitos grupos de aves (apresentando resumidamente em sua tabela 1), sendo uma particularidade dos pica-paus das regiões Neotropical e Afrotropical.

Já o *M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis* apresenta diferenças estruturais como em *P. cujubi* e *C. alector*, que apresentam dois feixes, contra um observado também para as espécies aqui analisadas. BURTON (1974a; 1984), ZUSI (1984) e DONATELLI (1996) observaram também um só feixe nas espécies por eles analisadas. Outros autores não

consideraram a existência deste componente do sistema adutor mandibular externo (STARCK & BARNIKOL, 1954; BAMS, 1956; ZUSI, 1962; MERZ, 1963; HÖFLING & GASC, 1984 e GENNIP, 1986).

O *M. adductor mandibulae externus ventralis*, por seu turno, além de *O. hoazin*, só foi observado em *C. americanus* dentre as espécies aqui analisadas. Em contra partida, o mesmo é descrito como tendo mais de uma porção em Accipitridae, Cathartidae e Strigidae (STARCK & BARNIKOL, 1954), e em Charadriiformes (BURTON, 1974a). ZUSI (1962), estudando *Rhynchops nigra*, MERZ (1963) os Columbidae, ZWEERS (1974) os Anatidae e DONATELLI (1996) os Picidae, só observaram uma porção.

O *M. adductor mandibulae externus caudalis* mostrou-se claramente distinto entre *O. hoazin* e as demais espécies aqui estudadas; encontra-se subdividido em duas porções, *lateralis* e *medialis*, as quais só encontraram equivalência em Drepanididae (RICHARDS & BOCK, 1973) e em Picidae (DONATELLI, 1996).

Por outro lado, o *M. adductor mandibulae posterior* encontra-se pouco diferenciado, tanto em *O. hoazin* como nas espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae aqui analisadas, como em *Podiceps cristatus* (BAMS (1956), *Rhynchops nigra* (ZUSI, 1962), em Columbidae (MERZ, 1963), Charadriiformes (BURTON, 1974a), em *Anas platyrhynchos* (ZWEERS, 1974), em *Ramphastos tucanus* (HÖFLING & GASC, 1984) e em Coraciiformes e Piciformes, como observou BURTON (1984).

Os músculos do sistema adutor mandibular interno mostraram poucas variações entre *O. hoazin* e as espécies de Cracidae e Cuculidae analisadas; há diferenças estruturais entre *O. hoazin* e *P. cujubi*, *T. leucotis*, *M. violacea* e *C. americanus*. A presença da aponevrose de inserção do *M. pseudotemporalis superficialis* é constante nos grupos aqui estudados, exceto em *C. alector* (Cracidae), e também na grande maioria dos grupos de aves analisados por outros autores (ZUSI, 1962; MERZ, 1963; BURTON, 1974a e 1984; ZWEERS, 1974; HÖFLING & GASC, 1984; ZUSI, 1984; GENNIP, 1986 e DONATELLI, 1992 e 1996).

LAKJER (1926) e BEECHER (1951) mesmo considerando sistemas musculares distintos daqueles apresentados aqui para o estudo de *O. hoazin*, observaram a constância de uma aponevrose associada ao músculo *pseudotemporalis superficialis*.

Por outro lado, o *M. pseudotemporalis profundus* é mais conservador nos vários grupos de aves, e as diferenças relacionam-se principalmente à

forma e posição do mesmo (ZUSI, 1962; HÖFLING & GASC, 1984 e GENNIP, 1986).

De uma forma geral, o desenvolvimento dos músculos adutores mandibulares (externos ou internos) é relativamente maior em *O. hoazin*, quando comparado a outros grupos de aves (ZUSI, 1962; ZUSI & STORER, 1969; HÖFLING & GASC, 1984; BURTON, 1984; DONATELLI, 1992 e 1996). Todavia, é menos desenvolvido em relação aos Psittacidae (BURTON, 1974b) e em Musophagidae aqui estudados.

O *M. protractor quadrati* foi descrito como uma só porção em *Podiceps cristatus* (BAMS, 1956), em Charadriiformes (BURTON, 1974a), em *Ramphastos tucanus* (HÖFLING & GASC, 1984) e em *Columba livia* (GENNIP, 1986), entre outros.

BURTON (1984) considerou o sistema protractor do quadrado em dois músculos, decompondo-o em *protractor 1* e *protractor 2*. No presente estudo foi constatada a presença de dois músculos nesse sistema, mas com origens e inserções distintas daquelas observadas por BURTON (*op. cit.*) e com as mesmas posições no crânio, como observou RICHARDS & BOCK (1973) e DONATELLI (1996). Curiosamente, entre as aves observadas neste trabalho, somente *O. hoazin* apresentou as duas porções, fato também observado em *Loxops* (Drepanididae) por RICHARDS & BOCK (*op. cit.*), e em Picidae por DONATELLI (*op. cit.*); as demais aves não possuem o *M. protractor pterygoidei*, outro importante músculo protractor da maxila superior.

Já o sistema pterigóideo apresentou inúmeras diferenças estruturais dentre as espécies analisadas neste trabalho (Tabela 3). O mesmo observaram outros autores que estudaram um mesmo grupo de aves, como é o caso em Columbidae (ROOTH, 1953; MERZ, 1963; GENNIP, 1986 e ANDRELA & DONATELLI, 1995), ou grupos distintos de aves, como STARCK & BARNIKOL (1954) com Falconiformes, BURTON (1974a) com Charadriiformes e BURTON (1984) com Coraciiformes e Piciformes. Mesmo dentro de um grupo único, como em Galbulidae (DONATELLI, 1992) ou Picidae (DONATELLI, 1996) há inúmeras diferenças entre os componentes deste sistema. Provavelmente este fato esteja associado à enorme complexidade deste sistema nos diversos grupos de aves (BURTON, 1984).

Em relação ao sistema depressor mandibular, observou-se um padrão geral estrutural tanto para *O. hoazin* como para as outras espécies aqui analisadas, ou com padrão conservador, como constatou BURTON (*op. cit.*). Todavia, as espécies de Cracidae examinadas no presente estudo, mostraram

maior desenvolvimento estrutural e maior complexidade, particularmente em *P. kujubi*.

Quanto aos ligamentos, o único trabalho encontrado que menciona os ligamentos cranianos de *O. hoazin* é o de BARNIKOL (1953), onde aparece uma ilustração (sem descrições) dos três ligamentos superficiais, porém com uma nomenclatura distinta da utilizada no presente estudo. Observou-se que o referido autor (*op. cit.*) denominou o ligamento pós-orbital de *squamosomandibulare*; o ligamento jugomandibular lateral de *jugomandibulare externus* e o ligamento jugomandibular medial de *jugomandibulare*. Como já mencionado anteriormente, para a descrição dos ligamentos utilizou-se a nomenclatura proposta por BAUMEL *et. al.* (1979), por ser mais empregada por vários autores.

5. CONCLUSÕES

Após a análise dos caracteres osteológicos e miológicos cranianos de *Opisthocomus hoazin*, comparados com os de 15 espécies representantes das famílias Cracidae, Musophagidae e Cuculidae, e a complementação com dados da literatura, pode-se destacar alguns aspectos.

Os resultados deste estudo indicam que *O. hoazin* difere de maneira significativa das espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae, em relação aos caracteres osteológicos cranianos aqui analisados.

Através da análise da musculatura que movimenta as maxilas, no presente estudo, pode-se observar que existem poucas semelhanças entre *O. hoazin* e as espécies de Cracidae, Musophagidae e Cuculidae.

As semelhanças dos caracteres osteológicos e miológicos cranianos, principalmente com relação a espécie *G. guira*, são insuficientes no momento para se estabelecer uma relação entre *O. hoazin* e este Cuculidae Neotropical.

Embora *O. hoazin* tenha sido objeto de muitos estudos sob vários aspectos, tanto anatômicos quanto comportamentais, com a finalidade de estabelecer parentesco com outros grupos de aves, entre os quais os analisados neste estudo, ainda há necessidade de maiores investigações comparativas do esqueleto e da musculatura pós-cranianos de *O. hoazin* e dos demais grupos relacionados.

Os dados anatômicos obtidos neste estudo ainda não são suficientes para apontar o grupo mais próximo da espécie *O. hoazin*. Portanto, é conveniente no momento posicioná-la em sua Ordem monotípica, Opisthocomiformes, como sugeriram vários autores.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRELA, S. ; DONATELLI, R. J. 1995. Osteologia e miologia de *Columbina squammata* (Lesson, 1831) (Aves: Columbiformes). *Naturalia*, São Paulo, v. 20, p.107-23.
- BAMS, R. A. 1956. On de relation between the attachment of the jaw muscles on the surface of the skull in *Podiceps cristatus* L., with some notes on mechanical properties of this part of the head. *Proc. K. Akad. Wet.*, Amsterdam, v. 59, n. 1/2, p. 82-101.
- BANG, B. G. 1971. Functional anatomy of the olfactory system in 23 orders of birds. *Acta Anat.*, Basel, v. 79, p. 1-76. Supplement 58.
- BANZHAF, W. 1930. Die Vorderextremität von *Opisthocomus cristatus* (Vieillot). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, Berlin, v.16, p.113-233.
- BARNIKOL, H. A. 1953. Vergleichend anatomische und taxonomisch phylogenetische Studien am Kopf der Opisthocomiformes, Musophagidae, Galli, Columbæ und Cuculi. Ein Beitrag zum *Opisthocomus*-problem. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.Oekol. Geogr. Tiere*, Berlin, v. 81, p. 487-526.
- BAUMEL, J.J.; KING, A.S.; LUCAS, A.M.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. eds., 1979. *Nomina anatomica avium*. London: Academic Press. 638 p.
- BEDDARD, F. E. 1889. Contributions to the anatomy of the hoatzin, *Opisthocomus cristatus* with particular reference to the structure of the wing in the young. *Ibis*, London, v. 1, p. 283-93.
- BEEBE, W. 1909. A contribution to the ecology of the adult hoatzin. *Zoologica*, New York, v.1, p. 45-66.
- _____. 1916. Nestling hoatzins at home. *Zool. Soc. Bull.*, New York, v. 19, n. 5, p. 1393-99.
- BEECHER, W. J. 1951. Adaptations for food-getting in the American Blackbirds. *Auk*, Washington, v. 68, n. 1, p. 51-86.

- BELLAIRS.; JENKIN, C. R. 1960. The skeleton of birds. In: MARSHALL, A. J. ed. *Biology and comparative physiology of birds*. New York: Academic Press. v. 1, p. 241-300.
- BERLEPSCH, H. 1884. On a collection of bird - skins from the Orinoco, Venezuela. *Ibis*, London, v.2, p. 431-41.
- BOCK, W. J. 1960. Secondary articulation of avian mandible. *Auk*, Washington, v. 77, n. 1, p.19-55.
- _____. 1964. Kinetics of the avian skull. *J. Morphol.*, Philadelphia, v. 114, n. 1, p. 1-52.
- _____. 1992. Methodology in avian macrosystematics. In: Monk J. F. ed. *Bulletin of British Ornithologist' Club. Centenary Supplement 112A*. p. 53-72
- _____; MORIOKA, H. 1971. Morphology and evolution of the ecthethmoid mandibular articulation in the Meliphagidae (Aves). *J. Morphol.*, Philadelphia, v. 135, n. 1, p. 13-50.
- BRIGHAM, E. M. 1885. Singular development of *Opisthocomus*. *Ibis*, London, v. 3, p. 118-9.
- BÜHLER, P. 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: KING, A. S.; McLLELAND, J., eds. *Form and function in birds*. London: Academic Press. v. 2.
- BURTON. P. J. K. 1974a. *Feeding and the feeding apparatus in waders: a study of anatomy and adaptation in the Charadrii*. London: Bristish Museum (Natural History). 150 p.
- _____. 1974b. Jaw and tongue features in Psittaciformes and other orders with special reference to the anatomy of the Toothbilled Pigeon (*Didunculus strigirostris*). *J. Zool. Res.*, London, v. 174, p. 255-76.
- _____. 1984. Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, London, v. 47, p. 331-443.

- CHERRIE, G. K. 1916. A contribution of the ornithology of the Orinoco region. *Mus. Brooklyn Inst. Arts. Sci.*, New York, v. 2, n. 6, p. 133-374.
- CRACRAFT, J. 1968. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. *Am. Midl. Nat.*, New York, v. 80, n. 2, p. 316-59.
- _____. 1981. Toward phylogenetic classification of the recent birds of the world (Classe Aves). *Auk*, Washington, v. 98, n. 4, p. 681-714.
- DE BEER, G. R. 1937. *The development of the vertebrate skull*. Oxford, Clarendon Press. 552 p.
- DOMINGUEZ-BELLO, M. G.; MICHELANGELI, F.; RUIZ, M. C.; GARCIA, A.; RODRIGUEZ, E. 1994. Ecology of the foliforous Hoatzin (*Opisthocomus hoazin*) on the Venezuelan plains. *Auk*, Washinton, v. 111, n. 3, p. 643-51.
- DE QUEIROS, K; GOOD, D. A. 1988. The scleral ossicles of *Opisthocomus* and their phylogenetic significance. *Auk*, Washington, v. 105, p. 29-35.
- DONATELLI, R. J. 1987. *Osteologia e miologia cranianas de Galbulidae (Aves, Piciformes), com um enfoque filogenético*. São Paulo. 90p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- _____. 1991. *Anatomia craniana e aspectos evolutivos de Picidae (Aves, Piciformes) neotropicais e afrotropicais*. São Paulo. 125p. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- _____. 1992. Cranial osteology and myology of the jaw apparatus in Galbulidae. *Arq. Zool.*, São Paulo, v. 32, n. 1, p. 1-32.
- _____. 1996. The jaw apparatus of the neotropical and of the afrotropical woodpeckers (Aves: Piciformes). *Arq. Zool.*, São Paulo, v. 33. n. 1, p. 1-70.
- FISHER, H. I. 1940. The occurrence of vestigial claws on the wings of birds. *Am. Midl. Nat.*, Notre Dame, v. 23, p. 233-43.
- FÜRBRINGER, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz und Bewegungsorgane*. Amsterdam: T. J. van Holkema. 1751 p. 2 v.

- GARROD, A. H. 1873. On the value in classification of a peculiarity in the anterior margin of the nasal bones of certain birds. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, p. 33 - 8.
- _____. 1879. Notes on points in the anatomy of the hoatzin (*Opisthocomus cristatus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, n. 8, p. 109-14.
- GENNIP, E. M. S. J. van 1986. The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus of the Pigeon (*Columba livia* L.). *Neth. J. Zool.*, Wageningen, v. 36, n. 1, p. 1 - 46.
- GEORGE, J. C.; BERGER, A. J. 1966. *Avian Myology*. New York, London: Academic Press. 500 p.
- GOELDI, E. A. 1894. *Aves do Brasil*. Rio de Janeiro: Livraria Clássica de Aves. v. 1.
- _____. 1896. *Opisthocomus cristatus*: "a cigana" - resenha ornitológica. *Bol. Mus. Paraense*, Belém, n. 8, p. 167 - 84.
- GRAJAL, A. 1995. Structure and function of the digestive tract of the hoatzin (*Opisthocomus hoazin*): a folivorous bird with foregut fermentation. *Auk*. Washinton, v. 112, n. 1, p. 20-8.
- _____.; PARRA, R. 1995. Passage rates of digesta markers in the gut of the hoatzin, a folivorous bird with foregut fermentation. *Condor*, Los Angeles, v. 97, p. 675-83.
- _____.; STRAHL, S. D. 1991. A bird with the guts to eat leaves: bizarre in appearance and diet, the hoatzin may well be the world's oddest bird. *Nat. Hist.*, New York, n. 8, p. 48 - 54.
- _____.;_____.; PARRA, R.; DOMINGUEZ, M. G.; NEHER, A. 1989. Foregut fermentation in the hoatzin, a Neotropical leaf - eating bird. *Science*, New York, v. 245, p. 1236-8.
- GRIMMER, J. L. 1962. Strange little world of the hoatzin. *Natl. Geogr. Mag.*, Washington, n. 122, p. 390-401.

- HAVILAND, M. D. 1924. Notes on the hoatzin in British Guiana. *Ibis*, London, v. 6, n. 11, p. 477-80.
- HINCHLIFFE, J. R. 1984. "One, two, three" or "two, three, four": an embryologist's view of the homologies of the digits and carpus of modern birds. In: HECHT, M. K.; OSTROM, J. H.; VIOHL, G.; WELLNHOFER., P. eds. *The beginnings of birds*. Eichstätt: Freunde des Jura-Museums Eichstätt. p. 141-7. Apresentado The International *Archaeopteryx* Conference, Eichstätt, 1984.
- HÖFLING, E.; GASC, J.P. 1984. Biomécanique du crâne et du bec chez *Ramphastos* (Aves, Ramphastidae). 1 Description des éléments anatomiques. *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.*, Leipzig, v. 130, n. 1, p. 125 - 47.
- HÖFLING, E. 1995. *Anatomia do crânio e da cintura escapular dos Ramphastidae (Aves, Piciformes) e de alguns grupos próximos, com implicações sistemáticas*. São Paulo. 185p. Tese (Livre-Docência)-Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- HOLMAN, J. A. 1964. Osteology of gallinaceous birds. *Q. J. Fla. Acad. Sci.*, Orlando, v. 27, n. 3, p. 229-52.
- HOWARD, H. 1929. The avifauna of Emeryville shellmound. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, Berkeley, v. 32, n. 2, p. 301-94.
- HUXLEY, T. H. 1867. On the classification of birds and the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, n. 27, p. 415-72.
- _____. 1868. On the classification and distribution of the Alectomorphae and Heteromorphae. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, n. 20, p. 294-319.
- IHERING, H. von. 1900. Catálogo crítico comparativo de ninho e ovos de aves do Brasil. *Rev. Mus. Paul.*, São Paulo, v. 4, p. 191-300.
- JOLLIE, M. 1957. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *J. Morphol.*, Philadelphia, v. 100, n. 4, p. 389-436.

- LAKJER, T. 1926. *Studien über die Trigemiusversorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden*. Kopenhagen: C. A. Reitzel Buchlandlung. 154 p.
- L'HERMINIER, M. 1837. Anatomie comparée: recherches anatomiques sur quelques genres d'oiseaux rares ou encore peu connus sous le rapport de l'organisation profonde. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 5, n. 12, p. 433-41.
- LOWE, P. R. 1943. Some notes on the anatomical differences obtaining between the Cuculidae and the Musophagidae, with special reference to the specialization of the oesophagus in *Cuculus canorus* Linnaeus. *Ibis*, London, v. 85, p. 490-515.
- LUTHER, A. 1909. Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier. *Acta. Soc. Sci. Fenn.*, v. 36.
- MAYR, E.; AMADON, D. 1951. A classification of recent birds. *Am. Mus. Novit.*, New York, n. 1494, p. 1-42.
- McLELLAND, J. 1979. Digestive system. In: KING, A.S.; McLELLAND, J. eds. *Form and function in birds*. London: Academic Press. v. 1, p. 69-181.
- McKITRICK, M. C. 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, Ann Arbor, n. 179, p. 1-87.
- MERZ, R. L. 1963. Jaw musculature of the Mourning and White-winged Doves. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, Lawrence, v.12, p.521-51.
- MILLER, A. H. 1953. A fossil hoatzin from the Miocene of Colombia. *Auk*, Washinton, v. 70, n. 4, p. 484-9.
- MITCHELL, P. C. 1896. A contribution to the anatomy of the hoatzin (*Opisthocomus cristatus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, p. 618-28.
- MONROE Jr., B. L.; SIBLEY, C. G. 1993. *A world checklist of birds*. New Haven, Yale University Press. 393 p.
- MORONY Jr., J. J.; BOCK, W. J.; FARRAND Jr., J. 1975. *Reference list of the birds of the world*. New York: American Museum of Natural History. Department of Ornithology. 207 p.

- NEWTON, A. 1867. On some new or rare bird's eggs. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, n.11, p. 161-8.
- OLSON, S. L. 1985. The fossil record of birds. In: FARNER, D. S.; KING, J. R.; PARKES, K. C. eds. *Avian biology*. London: Academic Press. v. 8, p. 79-238.
- _____. 1992. A new family of primitive landbirds from the lower Eocene green river formation of Wyoming. In: CAMPBELL Jr, K. E.. ed. *Papers in avian paleontology Honoring Pierce Brodkob*. Los Angeles: Natural History Museum. p. 127-36. (Science Series. n. 36).
- PARKER, W. K. 1876. On the structure and development of the bird's skull. *Trans. Linn. Soc. Lond.*, London, p. 99-154.
- _____. 1891. On the morphology of a reptilian bird *Opisthocomus cristatus*. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, London, v. 13, n. 1, p. 43-85.
- PETERS, J. L. 1934. *Checklist of birds of the world*. Cambridge, Harvard University Press. v. 2.
- PERRIN, J. B. 1875. On the myology of *Ophisthocomus cristatus*. *Trans. Zool. Soc.*, London, v. 9, p. 353-70.
- PINTO, O. M. O. 1964. *Ornitologia Brasiliense: catálogo descritivo e ilustrado das aves do Brasil*. São Paulo: Depto. de Zoologia. Secretaria de Agricultura do Estado de São Paulo. v. 1, 182 p.
- _____. 1978. *Novo catálogo de aves do Brasil*. São Paulo, [s.n.]. Pt 1.
- PYCRAFT, W. P. 1903. Contributions to the osteology of birds. Pt VI. Cuculiformes. *Proc. Zool. Soc. London*. London, v. 1, p. 258-91.
- _____. 1895. On the pterylography of the hoatzin *Opisthocomus cristatus*. *Ibis*, London, v. 37, p. 345-73.
- QUELCH, J. J. 1890. On the habits of the hoatzin (*Opisthocomus cristatus*). *Ibis*, London, v. 2, p. 327-35.

- RAMO, C.; BUSTO, B. 1984. La Chenchena (*Opisthocomus hoazin*) algunos datos sobre su nidificación en Venezuela. *Biotropica*, St. Louis, v. 16, n. 4, p. 330-1.
- RICHARDS, L. P. ; BOCK, W. J. 1973. Functional anatomy and adaptative evolution of the feeding apparatus in the Hawaiian Honeycreeper genus *Loxops* (Drepanididae). *Ornithol. Monogr.*, Washington, v. 15, p. 1-173.
- ROOTH, J. 1953. On the correlation between the jaw muscles and the structure of the skull in *Columba palumbus palumbus*. *L. Proc. K. Ned Akad. Wet.*, Amsterdam, n. 56, p. 251-64.
- SCHUBART, D.; AGUIRRE, A.C.; SICK, H. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arq. Zool. Estado São Paulo*, São Paulo, v. 12, p. 95-249.
- SCLATER, P. L. 1881. *Opisthocomus hoazin*: six eggs exhibited, obtained at Obidos, Amazonas are essentially Rallinae in general character. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, London, p. 259.
- SHUFELDT, R. W. 1904 . An arrangement of the families and the higher groups of birds. *Am. Nat.*, Lancaster, v. 38, p. 833-67.
- _____. 1918. Notes on the osteology of the young of the hoatzin (*Opisthocomus cristatus*) and other points on its morphology. *J. Morphol.*, Philadelphia, v. 31, p. 599-606.
- SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. 1972. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.*, New Haven, v. 39, p. 1- 276.
- _____.; _____. 1973. The relationships of the hoatzin. *Auk*, Washington, v. 90, n. 1, p. 1-13.
- _____.; _____. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven: Yale University Press. 976 p.
- _____.; _____. MONROE Jr, B. L. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, Washington, v. 105, n. 3, p. 409-23.

- _____; MONROE Jr., B. L. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. New Haven: Yale University Press. 1111 p.
- SICK, H. 1985. *Ornitologia brasileira: uma introdução*. Brasília: Ed. Universidade de Brasília. 2 v.
- _____. 1993. *Birds in Brazil: a natural history*. Princeton: Princeton University Press. 703 p.
- SIMONETTA, A. M. 1963. Cinesi e morfologia del cranio negli uccelli non passeriformi - studio su varie tendenze evolutive. Part I. Estratto dall. *Arch. Zool. Ital*, Torino, v. 48, p. 50-135.
- SKUTCH, A.F. 1987. *Helpers at birds' nests*. Iowa: University of Iowa Press. 298 p.
- STARCK, D.; BARNIKOL, A. 1954. Beiträge zur Morphologie der Trigeminusmuskulatur der Vögel (besonders der Accipitres, Cathartidae, Striges und Anseres). *Morphol. Jahrb.*, Leipzig, v. 94, n. 1, p. 1-64.
- STRAHL, S. D. 1984. A bird stranger than fiction. *Anim. Kingdom*, London, v. 8, n. 5, p. 14-9.
- _____. 1988. The social organization and behaviour of the hoatzin *Opisthocomus hoazin* in central Venezuela. *Ibis*, London, v. 130, p. 483-502.
- _____.; SCHMITZ, A. 1990. Hoatzins: cooperative breeding in a folivorous neotropical bird. In: STACEY, P. B.; KOENIG, W. D. eds. *Cooperative breeding in birds: long - term studies of ecology and behavior*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 131-55.
- STRESEMANN, E. 1934. Sauropsida: Aves In: KRUMBACH, T. ed., *Handbuch der Zoologie*. Berlin: Walter de Gruyter. v. 7, pt. 2.
- _____. 1959. The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk*, Washington, v. 76, n. 3, p. 269-80.
- VANDERWERF, E. A.; STRAHL, S. D. 1990. Effects of unit size and territory defense on communal nest care in the hoatzin (*Opisthocomus hoazin*). *Auk*, Washington, v. 107, n. 3, p. 626-8.

- VERHEYEN, R. 1956a. Note systématique sur *Opisthocomus hoazin* (St. Müller). *Bull. Inst. R. Sci. Nat., Belg., Bruxelles*, n. 32, p.1-8.
- _____. 1956b. Contribution à l'anatomie et à la systématique des tauracos (Musophagi) et des coucous (Cuculiformes). *Bull. Inst. R. Sci. Nat., Belg., Bruxelles*, n. 23, p. 1-28.
- _____. 1956c. Contribution à l'anatomie et à la systématique des Galliformes. *Bull. Inst. R. Sci. Nat., Belg., Bruxelles*, n. 42, p. 1-24.
- _____. 1961. A new classification for the non-passerine birds of the world. *Bull. Inst. R. Sci. Nat., Belg., Bruxelles*, n. 27, p. 1-36.
- VUILLEUMINIER, F.; ANDORS, A. V. 1993. Avian biological relationships between Africa and South America In: GOLDBLATT, P. ed. *Biological relationships between Africa and South America*. New Haven: Yale University Press. 630 p.
- YOUNG, C. G. 1888. On the habits and anatomy of *Opisthocomus cristatus* *Notes Leyden. Mus., Leyden*, v. 10, p. 169-74.
- _____. 1928. A contribution to the ornithology of the coastland of British Guiana. *Ibis*, London, v. 12, n. 4, p. 748-81.
- ZUSI, R. L. 1962. *Structural adaptations of the head and neck in the Black-skimmer **Rhynchops nigra***. Cambridge: Nuttall Ornithological. Club. 101 p. (Publication, 3).
- _____. 1967. The role of depressor mandible muscle in kinesis of the avian skull. *Proc. U. S. Nat. Hist., Washington*, v. 123, p. 1-28.
- _____. 1984. A functional and evolutionary analysis of rhynchokinesis in birds. *Smithson. Contrib. Zool., Washington*, n. 395, p.1-40.
- _____. 1993. Patterns of diversity in the avian skull. In: HANKEN, J.; HALL, B. K. eds. *The skull*. Chicago, Chicago University Press. v. 2, p. 391-437.
- _____. ; STORER, R. W. 1969. Osteology and myology of the head and neck of the Pied-billed Grebes (*Podilymbus*). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., Michigan*, n.139, p. 1-49.

ZWEERS, G. A. 1974. Structure, movement and myograph of the feeding apparatus of the Mallard (*Anas platyrhynchos L.*): a study in functional anatomy. *Neth. J. Zool.*, Wageningen, v. 24, n. 4, p. 323-467.

