

Osteologia craniana dos Tinamidae (Aves: Tinamiformes), com implicações sistemáticas

Cranial osteology in Tinamidae (Birds: Tinamiformes), with systematic considerations

Luís Fábio Silveira^I
Elizabeth Höfling^{II}

Resumo: A osteologia craniana de *Nothura maculosa* é descrita e comparada com representantes de outros sete gêneros de tinamídeos (Tinamidae). Foram utilizados crânios preparados em via seca e úmida, bem como exemplares diafanizados, para a descrição e para as comparações. O uso de aves jovens, que ainda apresentam as suturas cranianas visíveis, mostrou-se útil para determinar a contribuição de cada osso na formação da estrutura. Os resultados obtidos permitem reconhecer alguns caracteres comuns a todos os gêneros estudados, como a presença de uma única superfície articular para a porção dorsal do processo ótico do quadrado, a fusão incompleta da porção caudal do vômer e a presença de apenas uma superfície articular entre o quadrado e a caixa craniana. Foi possível reconhecer, também, dois grupos dentro da família: um formado pelos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus*, que pode ser caracterizado pela presença de ossículos supra-orbitais, por uma reduzida fossa coanal e pela presença de um desenvolvido tubérculo pseudotemporal, entre outros caracteres. O outro grupo, composto por representantes dos gêneros *Nothura*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*, pode ser distinguido por possuir, entre outros caracteres, um discreto processo pós-orbital, uma ampla fossa coanal e um tubérculo pseudotemporal discreto, além de não possuir ossículo supra-orbital.

Palavras-chave: Aves. Tinamidae. Crânio. Osteologia. Sistemática.

Abstract: The cranial osteology of *Nothura maculosa* is described and compared with species belonging to other seven genera of tinamous (Tinamidae). Dried, spirit preserved and stained specimens were used for the description and comparison. Young birds showing open sutures proved to be useful in determining the structural contribution of each bone. Results allow recognition of characters common to all genera, such as the presence of an articular surface in the dorsal portion of the otic process of the quadrate, the incomplete fusion of the caudal portion of the vomer and the presence of only one articular surface between the quadrate bone and the skull. We also recognize two groups in the family: one containing the birds belonging to the genera *Tinamus* and *Crypturellus*, which have a chain of supraorbital ossicles, a small choanal pit and a well-developed pseudotemporal tubercle, among other characters. A second group, including the birds belonging to the genera *Nothura*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* and *Tinamotis*, can be distinguished by a discrete postorbital process, a large choanal pit and a discrete pseudotemporal tubercle. Besides, this group does not possess a chain of supraorbital ossicles as in the first group.

Keywords: Birds. Tinamidae. Skull. Osteology. Systematics.

^I Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. Instituto de Biociências. São Paulo, Brasil (lfsilvei@usp.br).

^{II} Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia. Instituto de Biociências. São Paulo, Brasil (ehofling@ib.usp.br).



INTRODUÇÃO

A ordem Tinamiformes é constituída apenas pela família Tinamidae (9 gêneros, 47 espécies), distribuindo-se desde o noroeste do México até o sul da América do Sul (SIBLEY; AHLQUIST, 1990; CABOT, 1992). Os tinamídeos ocupam praticamente todos os ambientes terrestres existentes na América do Sul, sendo encontrados desde os desertos andinos, a mais de 5.300 m acima do nível do mar, onde vive a espécie *Tinamotis pentlandii* (CABOT, 1992), até a mata atlântica e ao nível do mar, onde vive o macuco, *Tinamus solitarius*. Eles são mais abundantes e diversificados na região amazônica, onde se concentra a maioria das espécies dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* (SIBLEY; AHLQUIST, 1990; SICK, 1997), abrangendo estes 26 das 47 espécies aceitas atualmente (SIBLEY; AHLQUIST, 1990; CABOT, 1992).

Trabalhos que versam especificamente sobre a anatomia dos Tinamidae e que usam estes dados para corroborar hipóteses sistemáticas são escassos, além de, segundo Villiers (1946), a maioria limitar-se a reproduzir os estudos de Parker (1862). Contudo, destacam-se os estudos de osteologia e de musculatura realizados por Alix (1874), que estudou *Nothura major* (= *Nothura maculosa major*), os realizados por Hudson *et al.* (1972), que analisaram a musculatura dos membros anteriores e posteriores de seis gêneros (*Tinamus*, *Crypturellus*, *Nothoprocta*, *Nothura*, *Eudromia* e *Tinamotis*); e o de Elzanowski (1987), que estudou a musculatura que movimenta as maxilas de representantes de sete (*Tinamus*, *Crypturellus*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Nothura*, *Eudromia* e *Tinamotis*) dos nove gêneros. Este trabalho é ainda o mais extenso com relação ao número de gêneros, de espécies e de espécimes realizado até o momento.

A sistemática da família apresenta várias hipóteses conflitantes, decorrentes do uso de diferentes conjuntos de caracteres, resumidos neste trabalho. Salvadori (1895) é o primeiro a definir caracteres

para a divisão de subfamílias, baseando-se na presença ou ausência do hálux (Tinaminae e Tinamotidinae respectivamente, com a última compreendendo somente os gêneros *Calopezus* [= *Eudromia*] e *Tinamotis*). Boettischer (1934) faz a primeira grande revisão das relações entre os gêneros existentes e propõe uma classificação baseada nos padrões de coloração, características do bico, narinas, tarsometatarsos, artelhos, cauda e distribuição geográfica, separando a família não em duas subfamílias, como fez Salvadori (1895), mas em três: Tinaminae (*Crypturellus*, *Tinamus* e *Nothocercus*), Rhynchotinae (*Rhynchotus*, *Nothura*, *Nothoprocta* e *Taoniscus*) e Eudromiinae (*Eudromia* e *Tinamotis*), mesma conclusão obtida por Eichler (1955, *apud* SIBLEY; AHLQUIST, 1990), que se baseou em análises de Mallophaga. Miranda-Ribeiro (1938) acredita, sem tomar conhecimento do trabalho de Boettischer (op. cit.), que a divisão das subfamílias proposta por Salvadori (1895) é inadequada, e divide a família Tinamidae em outras duas subfamílias, Tinaminae e Nothurinae, com base no grau de desenvolvimento da cauda e no tipo preferencial de hábitat, silvestre e campestre, respectivamente. As relações entre os gêneros são novamente analisadas por Ward (1957) que, através da análise dos Mallophaga (parasitos das penas das aves), reconhece os gêneros e as espécies mais aparentadas entre si. Jehl Jr. (1971), através do estudo da plumagem dos filhotes, verifica que estes podem ser divididos em dois grupos distintos: um formado pelas espécies florestais e outro pelas espécies campestres, enquadrando-se perfeitamente nas divisões de subfamília feitas por Miranda-Ribeiro (1938), mesmo com a inclusão dos gêneros não-brasileiros. A plumagem natal de *Taoniscus nanus*, analisada por Teixeira e Nacinovic (1990), concorda com a dos Nothurinae, de Miranda-Ribeiro (1938).

Utilizando os princípios da escola fenética de sistemática, Hudson *et al.* (1972) realizam um estudo numérico da musculatura dos membros anteriores e posteriores dos Tinamidae, utilizando



seis dos nove gêneros existentes, concluindo que os representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* são estreitamente relacionados. Os representantes dos gêneros *Nothura* e *Nothoprocta* são também muito próximos e relacionados com o grupo *Tinamus* + *Crypturellus*, enquanto os representantes dos gêneros *Eudromia* e *Tinamotis* formam um grupo à parte. Redins (1992) sugere, através do estudo da morfologia microscópica da glândula pineal de alguns tinamídeos brasileiros, que as espécies pertencentes aos gêneros *Crypturellus* e *Tinamus* podem ter alguma afinidade, o mesmo sendo válido para os representantes dos gêneros *Nothura* e *Rhynchotus*.

Blake (1977), utilizando a coloração das rêmiges primárias, separa a família em dois grupos distintos, sem nomear estes grupos e com a clara intenção de simplesmente facilitar a identificação das aves, já que os grupos criados não guardam necessariamente relações de parentesco. Elzanowski (1987) descreve a musculatura que movimenta as maxilas de representantes pertencentes a sete gêneros e conclui que as espécies da família Tinamidae podem ser divididas em três grupos, mas não faz nenhuma proposição sistemática, citando apenas que as espécies alocadas nos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* são estreitamente relacionadas, o mesmo sendo válido para *Tinamotis* e *Eudromia* e *Nothoprocta* e *Rhynchotus*, com as espécies do gênero *Nothura* sendo de difícil posicionamento sistemático, já que os representantes deste gênero possuem caracteres em comum com o segundo e o terceiro grupos.

Cabot (1992) realiza a última revisão da família, dividindo os Tinamidae em duas subfamílias: Tinaminae, caracterizados por serem florestais e por terem a abertura das narinas na metade rostral do bico; e Rhynchotinae, que são campestres e possuem a abertura das narinas na base do bico. Bock (1994), revendo a história dos nomes das famílias de aves, propõe uma nova classificação para as aves, não reconhecendo nenhuma subfamília entre os Tinamidae.

Percebe-se, desta maneira, que não há consenso entre os autores sobre a existência de subfamílias. Quando se assume a existência delas, também não existe concordância sobre os caracteres usados para fundamentar a divisão da família em subfamílias e em quantas delas a família pode ser dividida, sendo que alguns caracteres adotados como diagnósticos para uma subfamília podem ser encontrados em outra.

Dentro deste contexto, descreve-se o crânio de *Nothura maculosa*, comparando-o com espécimes pertencentes aos demais representantes da família Tinamidae. Esta comparação objetiva verificar se existem caracteres na osteologia craniana que suportam a proposição de subfamílias dentro da família Tinamidae, conforme sugerido na literatura (SALVADORI, 1895; BOETTISCHER, 1934; MIRANDA-RIBEIRO, 1938; WARD, 1957; JEHL JR., 1971; CABOT, 1992). Adicionalmente, são também identificados caracteres que podem ser usados em uma análise filogenética da família.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado com base em uma amostra de 74 crânios de Tinamidae, compreendendo indivíduos adultos e jovens, pertencentes a oito gêneros e 20 espécies, complementado pela análise de 16 crânios de filhotes diafanizados, pertencentes a quatro gêneros, e por mais sete crânios de indivíduos jovens conservados em etanol 70% v/v, pertencentes a quatro gêneros. Somente em representantes dos gêneros *Taoniscus* e *Nothoprocta* não foi possível analisar o crânio de indivíduos jovens.

O material utilizado faz parte das coleções do Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina (MACN), da coleção ornitológica do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (AZ) e da coleção do Museu de História Natural de Taubaté (MHNT). O material diafanizado e o conservado em etanol 70% v/v pertencem à



coleção ornitológica do Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo.

O material osteológico pertencente ao Departamento de Zoologia da Universidade de São Paulo foi preparado com o auxílio de larvas de *Dermestes* sp. (Coleoptera), segundo Alvarenga (1992). O material proveniente do Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' e do Museu de História Natural de Taubaté encontrava-se preparado. O quadrado das aves foi analisado após ser desarticulado da caixa craniana, realizado por procedimento manual, com execução após o crânio ter sido mergulhado em água por tempo suficiente para que este osso se desarticulasse, sem risco de danificar outras estruturas adjacentes.

Os filhotes conservados em etanol 70% v/v, bem como os que foram diafanizados, possuíam aproximadamente a mesma faixa etária (7 a 10 dias). Os primeiros foram inicialmente fixados em formol a 4% v/v e, posteriormente, preservados em etanol 70% v/v. Os filhotes foram diafanizados segundo a técnica de diafanização sugerida por Bohórquez e Oliveira (1994), com modificações, sendo posteriormente conservados em glicerina com cristais de timol. A idade destes indivíduos pôde ser estimada porque os ovos foram colocados em incubadeira artificial, sendo sacrificados entre sete e dez dias após o nascimento. Os filhotes de *Nothura maculosa* e *Rhynchotus rufescens* provenientes do Parque Nacional da Serra da Canastra tiveram as suas idades determinadas pela comparação da plumagem e do tamanho com os indivíduos nascidos em cativeiro.

Os crânios foram observados e desenhados com o uso do microscópio estereoscópio Wild M3 (9,6x - 60x), sendo ilustrados somente aqueles detalhes mais relevantes ao presente estudo. Para uma melhor visualização de determinadas estruturas, os filhotes (conservados em etanol e diafanizados) tiveram os seus globos oculares retirados.

A nomenclatura adotada para as espécies de Tinamidae segue a proposta de Sibley e Ahlquist (1990) e a dos componentes ósseos segue Baumel *et al.* (1993). Quando determinadas estruturas não estavam nomeadas neste autor, adotou-se a nomenclatura utilizada por Elzanowski (1987), evitando, desta maneira, a criação de novos nomes.

Devido ao anquilosamento observado em muitas áreas do crânio das aves optou-se por, em algumas ocasiões, referir-se a estas simplesmente como regiões, como realizado em outros trabalhos recentes nesta linha de pesquisa (HÖFLING, 1995; DONATELLI, 1997; MÉNDEZ, 1998). A extensa fusão de ossos na região craniana em indivíduos adultos freqüentemente dificulta ou impossibilita a identificação de cada osso. Contudo, muitos destes ossos podem ser prontamente identificados em indivíduos imaturos (BAUMEL *et al.*, 1993), o que justifica a utilização de filhotes, que ainda apresentam suturas que se prestam para a individualização de determinados componentes ósseos, podendo ser verificada a contribuição de cada osso para a formação de determinada estrutura.

Numa área do conhecimento onde a variação morfológica não é exceção, e sim uma regra (BERGER, 1956), torna-se necessário o uso de séries para tentar identificar um padrão e não realizar uma análise que pode ser falseada pela adição de mais um indivíduo. Outro problema referente a este tipo de análise é o uso de indivíduos provenientes de cativeiros. Alguns destes indivíduos podem apresentar, segundo Alvarenga (1992), alterações como ossificações patológicas ou artroses, o que pode comprometer os resultados. No caso específico dos Tinamidae, mantidos em muitos tipos de cativeiros, ainda existe o problema de fraturas causadas pelo vôo súbito da ave quando ameaçada. São freqüentes as alterações ósseas, principalmente na região craniana, devido às batidas das aves contra o teto dos seus viveiros. Dentro deste contexto optou-se sempre por analisar, quando possível, mais de um indivíduo de cada espécie, dando preferência aos que foram



coletados na natureza. Comparações foram feitas com indivíduos provenientes de diversos cativeiros para avaliar a extensão da variação encontrada e a viabilidade do uso deste material. Devido ao tamanho das amostras em algumas espécies (*Rhynchotus rufescens*), foram feitas comparações intra-específicas, inicialmente quanto ao sexo, depois entre os sexos e, finalmente, selecionando-se um indivíduo para as comparações intergenéricas.

O crânio de *Nothura maculosa* foi novamente descrito, usando-se também os exemplares diafanizados e os conservados em etanol. Esta descrição foi inicialmente comparada com os outros representantes do gênero *Nothura* estudados e, posteriormente, com os representantes dos outros sete gêneros. Estes gêneros só são citados quando suas estruturas osteológicas apresentam-se diferentes do que foi observado em *N. maculosa*. Comparam-se os resultados obtidos neste estudo aos já citados na literatura para *N. maculosa* e os outros gêneros da família.

A relação do material analisado é fornecida no Apêndice, com a indicação do número de indivíduos amostrados, sexo, coleção na qual o exemplar está depositado, número na coleção e procedência.

RESULTADOS

Ossa cranii: os frontale, os parietale, os lacrimale, os ectethmoidale, os mesethmoidale

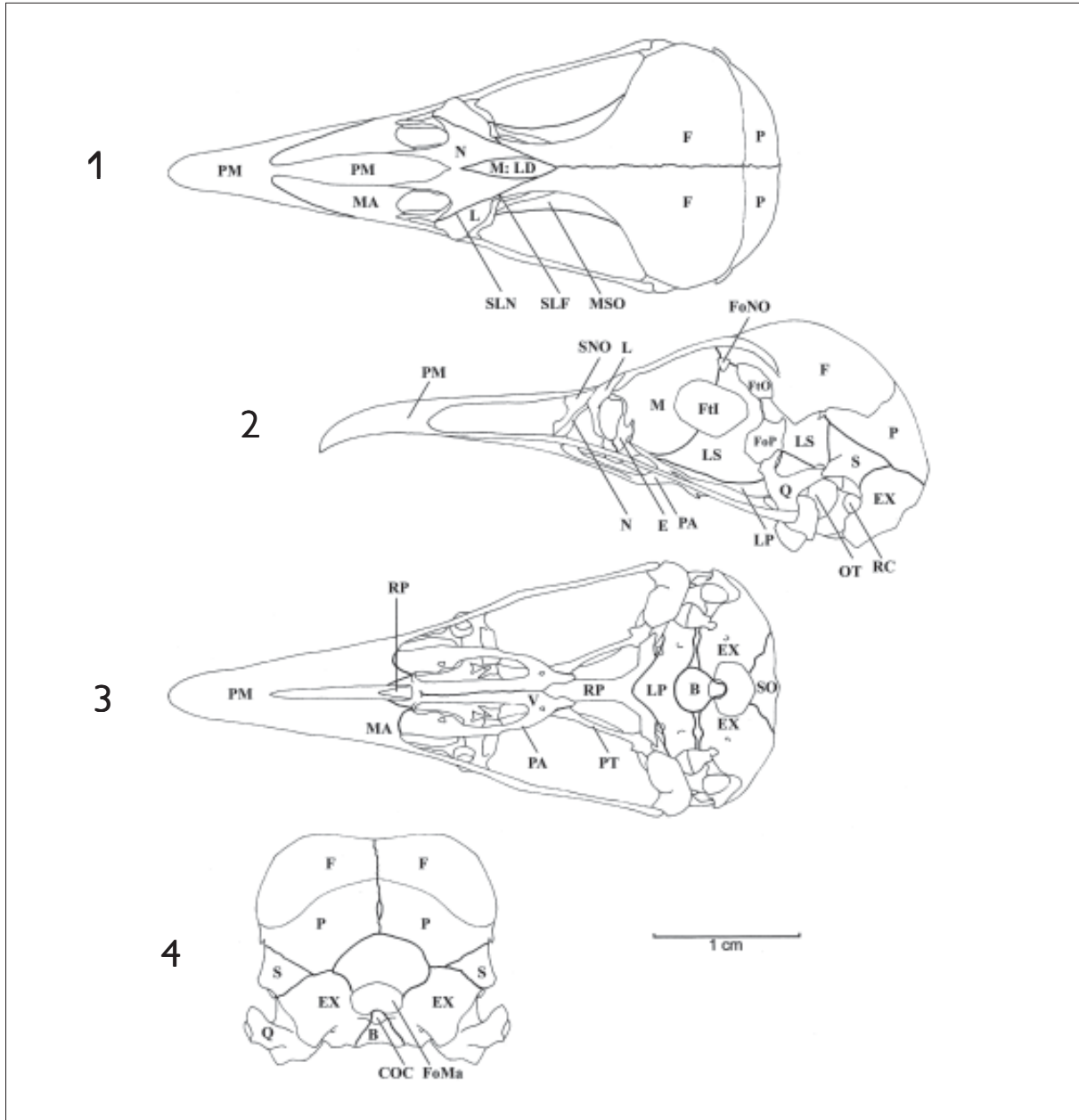
A região dos ossos frontais (*os frontale*) (F: Figuras 1, 2, 4, 5 e 31) articula-se rostralmente com os ossos nasais (*os nasale*) (N: Figuras 1 e 5) e rostroventralmente com a lâmina dorsal do mesetmóide (*os mesethmoidale - lamina dorsalis*) (M: LD: Figuras 1 e 11), que se exterioriza na região caudal dos nasais, impedindo-os de se articularem nesta porção; em exemplares adultos tanto esta lâmina quanto a articulação dos frontais com os nasais ficam completamente fusionadas, sendo indistinguíveis na região nasofrontal. Os frontais

apresentam um estreitamento conspícuo na sua porção média, devido ao grande espaço ocupado pelas órbitas. Os frontais fazem também o limite dorsocaudal das órbitas, articulando-se ventralmente com os lateroesfenóides. Os frontais ainda participam dos limites do forâmen do nervo olfatório (FoNO: Figuras 2, 13-15, 16-18, 19-21) e do fontículo orbitocranial (FtO: Figuras 2, 13, 17, 19-21), formando a parede dorsocaudal e ventral do primeiro e a parede dorsal e lateral do segundo, na região da sutura lateroesfenofrontal (SSF: Figura 13). Caudalmente os frontais articulam-se extensivamente com os parietais (*os parietale*) (P: Figuras 1, 2, 4, 5 e 31), formando a sutura frontoparietal (*sutura frontoparietalis*) (SFP: Figuras 5, 31 e 38), que persiste nos indivíduos adultos.

Nos representantes do gênero *Tinamus*, o fontículo orbitocranial tem todos os seus limites formados exclusivamente pelo frontal (Figura 14). Este fontículo é extremamente reduzido, sendo praticamente ocluso nas espécies de *Tinamus* analisadas. O frontal também participa da formação da fossa temporal, contribuindo para o seu limite rostradorsal e forma, juntamente com os ossículos supra-orbitais (OSO) (ver *ossa accessoria cranii*), a porção dorsal do processo pós-orbital (PrPO). Os frontais apresentam, na sua porção lateral, uma escavação onde se localiza a glândula nasal (*fossa glandulae nasalis*) (FGN: Figuras 6 e 7), limitada lateralmente pelos ossículos supra-orbitais. No local em que o frontal funde-se ao lacrimal, encontra-se um forâmen por onde passa o duto da glândula nasal (FoGN: Figuras 6 e 7), limitado lateralmente pelos ossículos supra-orbitais, medial e caudalmente pelo frontal e rostralmente pelo lacrimal.

Nas espécies do gênero *Crypturellus* estudadas, o fontículo orbitocranial é muito reduzido e possui os seus limites formados pelos ossos lateroesfenóide e frontal (Figuras 15 e 16). A sutura lateroesfenofrontal, que delimita os ossos frontal e lateroesfenóide, só é observada em exemplares jovens, desaparecendo nos adultos. O frontal também participa da formação





Figuras 1-4. (1) *Nothura maculosa* (AZ 163): vista dorsal esquemática do crânio diafanizado. (2) *Nothura maculosa* (AZ 163): vista lateral esquemática do crânio diafanizado. (3) *Nothura maculosa* (AZ 163): vista ventral esquemática do crânio diafanizado. (4) *Nothura maculosa* (AZ 163): vista caudal esquemática do crânio diafanizado. **B** - basioccipital; **COC** - côndilo occipital; **EX** - exoccipital; **F** - frontal; **FoMa** - foiâmen magno; **FoNO** - foiâmen do nervo olfatório; **FoP** - forâmen do nervo óptico; **FtI** - fontículo interorbital; **FtO** - fontículo orbitocranial, **L** - lacrimal; **LP** - lâmina do paraesfenóide; **LS** - lateroesfenóide; **M** - mesetmóide; **MA** - maxilar; **M:LD** - mesetmóide: lâmina dorsal; **MSO** - membrana supra-orbital; **N** - nasal; **OT** - óstio timpânico; **P** - parietal; **PA** - palatino; **PM** - premaxilar; **PT** - pterigóide; **Q** - quadrado; **RC** - *recessus columellae*; **RP** - rostro paraesfenoidal; **S** - esquamosal; **SLF** - sutura lacrimofrontal; **SLN** - sutura lacrimonasal; **SNO** - septo nasal; **SO** - supra-occipital; **V** - vômer.



da fossa temporal, mas não é percebida a contribuição dos ossículos supra-orbitais para a formação do processo pós-orbital. Os representantes do gênero *Crypturellus*, diferentemente daqueles pertencentes ao gênero *Tinamus*, possuem uma grande área, caudal ao forâmen da glândula nasal, que não é ossificada (Figura 7), exceção feita somente a *C. cinereus*, que apresenta conformação semelhante ao observado nos representantes do gênero *Tinamus*.

Em *Rhynchotus rufescens* o frontal participa da formação da fossa temporal (Figura 17).

Nos representantes do gênero *Nothoprocta*, o fontículo orbitocranial é reduzido e formado pelos ossos lateroesfenóide e frontal (Figura 18). Já em *Eudromia elegans*, o frontal participa da formação do processo pós-orbital, mas não participa da fossa temporal (Figura 20).

Os parietais (*os parietale*) são um par de ossos situados caudalmente aos frontais, cujo formato, em vista lateral, lembra grosseiramente um triângulo no qual um dos vértices segue em direção à região orbital (P: Figuras 1, 2 e 4). Os parietais articulam-se entre si na sua porção média, enquanto caudoventralmente eles articulam-se com o supra-occipital, os exoccipitais e os esquamosais, na sua porção mais lateral. Estas articulações só podem ser vistas em exemplares jovens, sendo fusionadas nos adultos (Figuras 5 e 31). O parietal, na sua porção rostral, une-se ao lateroesfenóide, contribuindo, com pequenas porções, para a formação do processo pós-orbital e da fossa temporal (Figuras 2, 13-15, 16-18, 20 e 21).

Em *Taoniscus nanus* o parietal, provavelmente, não participa da formação do processo pós-orbital, que é extremamente reduzido (Figura 19).

Os lacrimais (*os lacrimale*) são um par de ossos localizados rostrolateralmente aos frontais (L: Figuras 1, 2 e 5). Eles delimitam a borda caudal da fenestra anterorbital (*fenestra antorbitalis*) (FeA: Figura 13) e contribuem para os limites da borda rostral das órbitas. Observa-se, em exemplares jovens, uma

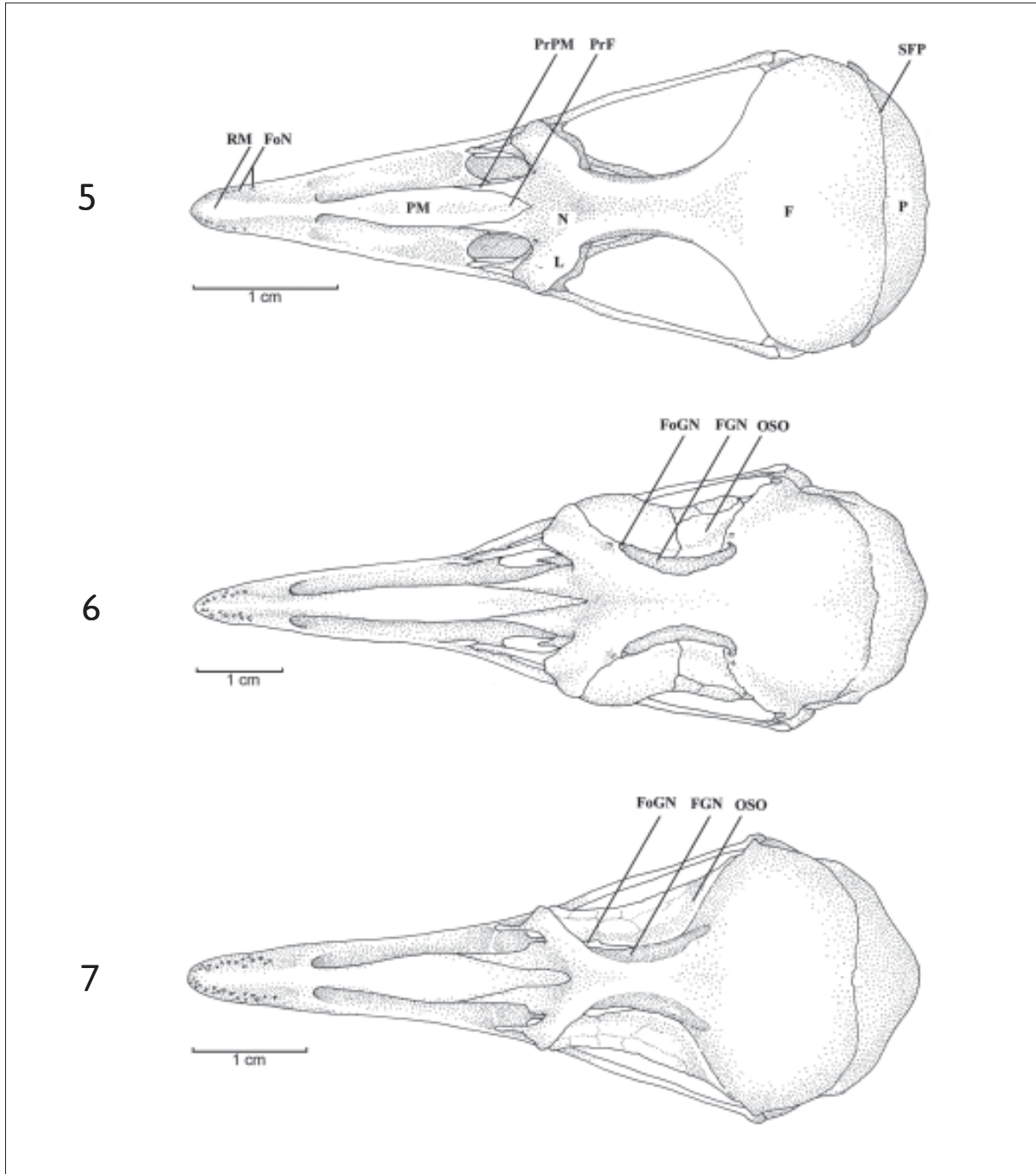
extensa articulação do lacrimal, na sua porção rostral e na sua borda dorsomedial, com o nasal por meio da sutura lacrimonasal (*sutura lacrimonasalis*) (SLN: Figuras 1 e 11). A articulação do lacrimal com o frontal é muito reduzida, feita por meio de um pequeno processo da borda dorsocaudal do lacrimal, que se estende lateralmente ao nasal em direção ao frontal, formando a sutura lacrimofrontal (*sutura lacrimofrontalis*) (SLF: Figuras 1 e 11). Estas duas regiões constituem-se na face articular frontonasal do lacrimal (*facies articularis frontonasalis*), que não é identificável nos exemplares adultos (Figura 5).

Nos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* o lacrimal também se articula, em toda a sua porção dorsocaudal, com os ossículos supra-orbitais (OSO: Figuras 6 e 7).

Duas regiões são prontamente determinadas nos lacrimais: um processo supra-orbital (*processus supraorbitalis*) (PrSO: Figura 13) e um processo orbital (*processus orbitalis*) (PrO: Figura 13), delimitados pela incisura do ducto nasolacrimal (*incisura ductus nasolacrimalis*) (IDNL: Figura 13), por onde este passa (*ductus nasolacrimalis*). Este ducto está localizado na face lateral dos lacrimais, na sua região média, sendo notado através de um estreitamento dorsoventral dos lacrimais. Dorsalmente a este ducto encontra-se o já citado processo supra-orbital, que se une ao nasal e ao frontal na região da face articular frontonasal. O processo supra-orbital possui um formato irregular e sua borda caudal tem uma incisura, por onde penetra o ducto da glândula nasal (IDGN: Figura 13). Este ducto escava a superfície ventral do processo supra-orbital e forma o sulco da glândula nasal (*sulcus glandulae nasalis*, ELZANOWSKI, 1987), que leva ao forâmen orbitonasal lateral, cuja borda lateral é formada exclusivamente pelo lacrimal.

Em *Rhynchotus rufescens* e nos representantes do gênero *Nothoprocta* não se observa uma incisura do ducto nasolacrimal, e sim um forâmen (FDNL: Figuras 17 e 18), prontamente indetectado nos exemplares adultos e mesmo nos indivíduos





Figuras 5-7. (5) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista dorsal do crânio. (6) *Tinamus tao* (AZ 135): vista dorsal do crânio. (7) *Crypturellus undulatus* (AZ 143): vista dorsal do crânio. **F** - frontal; **FGN** - fossa da glândula nasal; **FoN** - forâmenes neurovasculares; **FoGN** - forâmen da glândula nasal; **L** - lacrimal; **N** - nasal; **OSO** - ossículos supra-orbitais; **P** - parietal; **PM** - premaxilar; **PrF** - processo frontal; **PrPM** - processo premaxilar; **RM** - rostrum maxilar; **SFP** - sutura frontoparietal.



diafanizados. Contudo, a presença deste forâmen continua servindo de limite entre os processos supra-orbital e orbital do lacrimal.

Em *Tinamotis ingoufi* não se observa uma incisura do ducto nasolacrimal, mas um ligeiro estreitamento do processo supra-orbital do lacrimal (Figura 21). O limite entre o processo supra-orbital e o processo orbital do lacrimal não pôde ser definido como nos representantes dos outros gêneros.

Ventral ao ducto nasolacrimal encontra-se o processo orbital do lacrimal, que se apresenta afilado, unindo-se ventromedialmente com a borda lateral do ectetmóide (*os ectethmoidale*) (E: Figura 2) e com a sua borda ventrolateral apoiando-se sobre o jugal (*os jugale*) (J: Figura 13). Uma pequena parte do processo supra-orbital e todo o processo orbital do lacrimal fazem o limite caudal da fenestra anterorbital.

Os ectetmóides (E: Figura 2) originam-se a partir de uma expansão lateral da região rostral do mesetmóide (*os mesethmoidale*) (M), sendo perpendiculares ao septo interorbital (*septum interorbitalis*) (SIO: Figura 13). O ectetmóide contribui para a formação da parede rostral da órbita, separando-a da cavidade nasal; dorsalmente, o ectetmóide une-se à superfície ventral do processo supra-orbital do lacrimal, enquanto sua porção lateral sofre um estreitamento dorsoventral para fundir-se à porção medial do processo orbital do lacrimal. O ectetmóide forma dois forâmenes: um lateral (*foramen orbitonasale laterale*) (FoOL: Figuras 13 e 14), grande e de forma arredondada, limitado dorsal e lateralmente pelo lacrimal e ventromedialmente pelo próprio ectetmóide; o segundo, o forâmen orbitonasal medial (*foramen orbitonasale mediale*) (FoOM: Figuras 13 e 14), é relativamente reduzido e assemelha-se a uma fenda, localizado dorsalmente ao forâmen orbitonasal lateral e perpendicular ao septo interorbital. Este forâmen possui o mesmo limite dorsal do forâmen orbitonasal lateral, com o seu limite lateral e ventral formado pelo próprio ectetmóide e com o limite medial

sendo feito pelo septo interorbital. Existe uma fenda, de formato bastante irregular, ventral e contínua ao forâmen orbitonasal medial (*fissura ethmoidalis*, ELZANOWSKI, 1987) (FE: Figuras 13, 15 e 16), limitada pela própria parede ventral do ectetmóide.

Não se observa a *fissura ethmoidalis* contígua ao forâmen orbitonasal medial nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Rhynchotus* e *Nothoprocta* (Figuras 14, 17 e 18).

O mesetmóide (*os mesethmoidale*) (M: Figura 2) forma, rostralmente, a parede óssea do septo interorbital, conectando-se, na sua porção rostral, com o septo nasal (*septum nasi osseum*) (SNO: Figuras 2 e 13). O mesetmóide articula-se dorsalmente com a face ventral do frontal através da lâmina dorsal do mesetmóide (*lamina dorsalis*) (M: LD). Em indivíduos jovens (Figuras 1 e 11) nota-se uma exteriorização da porção rostral da lâmina dorsal do mesetmóide, que se situa entre a porção caudal dos nasais, ficando evidente que esta lâmina impede os nasais de articularem-se extensivamente entre si, o que não é visível em adultos, cujas suturas nesta região desaparecem. O mesetmóide forma também a porção rostral do fontículo interorbital (*fonticuli interorbitales*) (FtI: Figuras 2, 13 e 15) e do forâmen do nervo olfatório (*foramen nervus olfactorii*) (FoNO: Figuras 2, 13-15, 16-18, 19-21), sendo limitado caudal e ventralmente pelo lateroesfenóide (*os laterosphenoidale*) (LS: Figura 2). Na porção dorsal do mesetmóide, ventral à sua lâmina dorsal, encontra-se o sulco do nervo olfatório (*sulcus nervus olfactorii*) (SNF: Figuras 13 e 14), uma escavação paralela ao eixo rostrocaudal do septo interorbital, que segue por toda a sua extensão, terminando no forâmen orbitonasal medial.

Nos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* estudados não se observa a ossificação da metade caudal do sulco do nervo olfatório, verificando-se, desta forma, um grande espaço entre o mesetmóide e o frontal, que termina, caudalmente, no forâmen do nervo olfatório (Figuras 14, 15 e 16).



Os parasphenoidale, os basisphenoidale, os laterosphenoidale, os squamosum

O paraesfenóide possui duas regiões distinguíveis nos exemplares diafanizados: a lâmina do paraesfenóide (*lamina parasphenoidalis*) (LP: Figura 3) e o rostrum paraesfenoidal (*rostrum parasphenoidale*) (RP: Figura 3). A lâmina do paraesfenóide recobre totalmente o basiesfenóide (BAUMEL *et al.*, 1993). Nos crânios dos indivíduos adultos não se nota qualquer tipo de sutura, mas é perceptível uma discreta elevação da lâmina do paraesfenóide sobre o rostrum paraesfenoidal (Figura 22), podendo ser utilizada como limite entre estas regiões. Esta elevação ocorre porque a porção caudal do rostrum paraesfenoidal é recoberta pela lâmina do paraesfenóide. A região da lâmina do paraesfenóide é mais adequadamente denominada de lâmina basiparasfenoidal (*lamina basiparasphenoidalis*), devido à sua origem no centro de ossificação do basiparasfenóide (ELZANOWSKI, 1987), mas tal denominação não é recomendada, embora também considerada correta por Baumel *et al.* (1993).

A lâmina do paraesfenóide articula-se mediocaudalmente com o basioccipital (*os basioccipitales*) (B: Figura 3) e caudolateralmente com os exoccipitais (*os exoccipitales*) (EX: Figuras 3 e 4), sendo tais regiões completamente fusionadas nos adultos. O paraesfenóide também contribui, na sua porção lateral (*ala parasphenoidalis*) (APS: Figura 22), para a formação da borda ventral do meato acústico externo (*meatus acusticus externus*) (MAE: Figura 14) e as bordas rostrolaterais e rostromediais da fossa parabasal (*fossa parabasalis*) (FPB: Figura 22); destas estruturas também participam, caudalmente, os exoccipitais, através do processo paraoccipital (*processus paraoccipitalis*) (PrPA: Figuras 23 e 31).

O paraesfenóide forma, ainda, a parede rostroventral do meato acústico externo, contíguo, nesta região, com o processo ótico do quadrado, o que contribui para alargar a borda rostral deste meato (Figura 22). O limite rostradorsal do paraesfenóide é feito com o lateroesfenóide. O paraesfenóide também forma

parte da parede ventral do forâmen do nervo óptico (*foramen opticum*) (FoP Figuras 2, 13-15).

O meato acústico externo é limitado dorsalmente pelo processo zigomático do esquamosal e caudalmente pelo exoccipital, através do seu processo paraoccipital. No interior do meato acústico são observados três orifícios: um dorsal (*recessus tympanicus dorsalis*) (RTD: Figura 13), onde se localizam as cótilas quadrática e esquamosal; e dois ventrais, sendo um rostral (*ostium tympanicum*) (OT: Figuras 2 e 13), onde se localiza a tuba auditiva, e um caudal (*recessus columellae*) (RC: Figuras 2 e 13), onde se localiza a columela. A tuba auditiva, diferentemente do observado para a maioria das aves, não possui seus ramos direito e esquerdo confluentes, desembocando separadamente na base de cada processo basipterigóide, no óstio do canal faringotimpânico (*ostium canalis pharyngotympanici*, ELZANOWSKI, 1987) (OCP: Figuras 22-24, 25, 29 e 30). Esta abertura é rostral ao óstio do canal carotídeo cranial (*ostium canalis carotici*) (OCC: Figuras 22, 23, 26-28), que se localiza na fossa parabasal, limitada rostralmente pelo canal carotídeo cranial.

Em *Rhynchotus rufescens* observa-se um processo da lâmina do paraesfenóide (PrLP: Figura 26) sobre o óstio do canal faringotimpânico, recobrando-o, condição verificada apenas neste gênero. Nos representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta* e *Tinamotis*, nota-se também que o canal carotídeo cranial é separado do restante da fossa parabasal por uma região globular dos exoccipitais (RG: Figuras 26, 27 e 30), que divide a diminuta fossa parabasal.

A borda lateral da *ala parasphenoidalis* apresenta uma crista (CAP: Figuras 22 e 23) que se eleva a partir do óstio do canal carotídeo cranial (*ostium canalis carotici*) (OCC) até a sua articulação com o exoccipital, onde se localiza o hiato subtimpânico (*hiatus subtympanicus*) (HST: Figura 22).



Não se observa esta crista nos representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta* e *Tinamotis*, notando-se somente uma região globular formada pelos exoccipitais (Figuras 26, 27 e 30).

O rostro paraesfenoidal possui, em cada lado da sua porção caudal, um processo ósseo curto e de formato retangular, situado e orientado lateralmente, perpendicular à lâmina basiparaesfenoidal, denominado de processo basipterigóide (*processus basipterygoideus*) (PrBP: Figura 22), que se articula, no seu ápice, com o terço caudal do pterigóide.

A porção rostral do rostro paraesfenoidal estende-se até a fenestra palatina (*fenestra palatina*) (FeP: Figura 22), com seu ápice aparecendo discretamente entre as margens mediais. O rostro paraesfenoidal limita-se dorsalmente com a lâmina do lateroesfenóide, ventralmente com o vômer, a partir de cerca da sua metade, e caudalmente com a lâmina do paraesfenóide, que se superpõe à sua porção caudal.

Os lateroesfenóides (*os laterosphenoidale*) (LS: Figura 2) são ossos de formato irregular, limitados rostromedialmente pelo mesetmóide, no septo interorbital, e dorsalmente pelos frontais. Os lateroesfenóides formam a parede ventrocaudal das órbitas, articulando-se lateralmente com as porções laterais dos esquamosais e dos parietais e são limitados ventralmente pelo paraesfenóide. Na região lateral do lateroesfenóide existe uma pequena incisura pela qual o processo ótico do quadrado penetra no meato acústico, formada na região lateral do lateroesfenóide – a incisura pré-timpânica (*incisura praetympanica*, Elzanowski 1987) (IPT: Figura 13). O lateroesfenóide também delimita dorsalmente o forâmen do nervo maxilomandibular (*foramen nervus maxillomandibularis*) (FoNM: Figura 14) e este forâmen é limitado ventralmente pelo paraesfenóide. O lateroesfenóide também forma a parede caudal do septo interorbital, a borda ventral do forâmen do nervo olfatório, as bordas rostral e ventral do fontículo orbitocranial e as bordas dorsal, medial e lateral do forâmen do nervo óptico; limites

que, contudo, só podem ser observados em exemplares jovens (Figura 2), sendo completamente fusionados em adultos. Na articulação do frontal com o lateroesfenóide existe a sutura lateroesfenofrontal (*sutura laterospheno-frontalis*) (SSF: Figura 13), que pode persistir em alguns indivíduos adultos. Essa sutura é contígua à sutura frontoparietal (*sutura frontoparietalis*) (SFP: Figuras 5, 31 e 38). O processo pós-orbital situa-se ventralmente ao ponto de união destas duas suturas.

Nos representantes do gênero *Tinamus* o lateroesfenóide não participa das bordas do fontículo orbitocranial, totalmente formado pelo frontal (Figura 14). Como os frontais e os ossículos supra-orbitais também participam da formação do processo pós-orbital nas espécies deste gênero, o limite representado pelas suturas lateroesfenofrontal e frontoparietal, para a localização deste processo, não se aplica.

Em *Eudromia elegans* e nos representantes do gênero *Crypturellus* estudados, o frontal também contribui para a formação do processo pós-orbital e o limite representado pelo encontro das suturas lateroesfenofrontal e frontoparietal não se aplica como limite dorsal deste processo (Figuras 15, 16 e 20).

Na região ventrolateral do lateroesfenóide observa-se uma discreta elevação de formato globular, a área muscular áspera (*area muscularis aspera*) (AMA: Figura 14). Na borda mediolateral da órbita é encontrado o processo pós-orbital (*processus postorbitalis*) (PrPO: Figuras 13-15, 16-18, 31, 33, 34, 35 e 36), que é extremamente reduzido e dirigido lateroventralmente, recebendo a contribuição de pequenas porções do lateroesfenóide e do parietal. O processo pós-orbital faz o limite dorsal da fossa temporal.

Em *Tinamus solitarius* e *T. tao* o processo pós-orbital é evidente (Figura 14), recebendo contribuições do frontal e dos ossículos supra-orbitais, que formam a sua porção dorsal; o parietal também contribui, bem como o lateroesfenóide, para formar a maior parte deste processo.



Nos representantes do gênero *Crypturellus* o processo pós-orbital também é evidente (Figuras 15, 16, 33 e 34), sendo formado pelos ossos frontal, lateroesfenóide e parietal. A contribuição de cada osso, porém, varia entre as espécies do gênero que foram analisadas. Enquanto em *C. cinereus* (Figura 16), *C. soui*, *C. obsoletus*, *C. strigulosus* e *C. tataupa* pode-se notar uma grande contribuição do frontal, em *C. undulatus* (Figura 15) e *C. parvirostris* esta contribuição é reduzida a uma pequena projeção dorsal sobre o processo, neste caso formado principalmente pelo parietal e pelo lateroesfenóide.

Em *Rhynchotus rufescens* o processo pós-orbital é reduzido e formado pelo lateroesfenóide (Figuras 17 e 35), recebendo uma discreta contribuição do parietal. Neste gênero tal processo não serve como limite dorsal da fossa temporal.

Em *Taoniscus nanus* o processo pós-orbital é extremamente reduzido (Figura 19), sendo apenas uma discreta elevação formada, muito provavelmente, somente pelo lateroesfenóide. Não se observa uma fossa temporal como nos representantes dos outros gêneros, mas somente uma ligeira depressão ventral ao processo pós-orbital e dorsal ao processo zigomático.

Em *Eudromia elegans* o processo pós-orbital é reduzido (Figura 20), formado principalmente pelo lateroesfenóide, e recebe, ainda, pequenas contribuições do frontal e do parietal, representando o limite dorsal da fossa temporal.

Em *Tinamotis ingoufi* o processo pós-orbital é reduzido a uma discreta elevação, formada pelo parietal e por pequenas contribuições do lateroesfenóide (Figura 21). Como em *Taoniscus nanus*, a fossa temporal é apenas uma ligeira depressão ventral ao processo pós-orbital e dorsal ao processo zigomático.

A fossa temporal (*fossa temporalis*) (FT: Figuras 13-15, 16-18, 19-21, 31-34, 35, 36, 38 e 39) é limitada dorsalmente pelo processo pós-orbital e

ventralmente por uma pequena crista, situada dorsalmente ao processo zigomático (crista dorsal da fossa dorsal ao processo zigomático = *crista temporalis*, ELZANOWSKI, 1987) (CDZ: Figura 13). A fossa temporal é formada principalmente pelo esquamosal (*os squamosum*) (S: Figura 2), recebendo uma pequena contribuição do lateroesfenóide e do parietal. É uma estrutura bastante discreta, rasa e que não se estende caudalmente, ficando limitada entre o processo pós-orbital e a crista dorsal do processo zigomático.

Nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Crypturellus* e *Rhynchotus* a fossa temporal é limitada dorsalmente pelo frontal e ventralmente pelo processo zigomático (Figuras 14-17). Os ossos frontal, parietal, lateroesfenóide e esquamosal participam da formação da fossa temporal nos representantes destes gêneros, sendo tal estrutura bastante larga e extensa, ultrapassando o processo zigomático, porém rasa, como observado nos representantes do gênero *Nothura*. Em todos os representantes do gênero *Crypturellus* estudados, contudo, a área de origem muscular, na fossa temporal, é maior (Figuras 15 e 16) do que observado nos exemplares pertencentes aos gêneros *Tinamus* e *Rhynchotus*.

Em *Taoniscus nanus* e *Tinamotis ingoufi* identifica-se, como fossa temporal, apenas uma ligeira depressão ventral ao processo pós-orbital e dorsal ao processo zigomático, sendo extremamente rasa e inconspícua (Figuras 19 e 21).

Em *Eudromia elegans* a fossa temporal possui como limite dorsal o processo pós-orbital e como limite ventral o processo zigomático. A fossa temporal é conspícua, sendo mais profunda que nos outros gêneros (Figura 20).

O esquamosal é um osso de forma retangular, que se une rostralmente ao lateroesfenóide, dorsalmente ao parietal e caudalmente ao exoccipital (Figura 2); e forma, ventralmente, a borda dorsal do meato acústico externo (Figura 14). Quatro estruturas são



prontamente distinguíveis e formadas pelo esquamosal: o processo zigomático (*processus zygomaticus*) (PrZ: Figuras 13-15, 16-18, 19-21), a fossa dorsal ao processo zigomático (FDZ: Figuras 13, 17 e 21), o processo suprêmeático (*processus suprêmeaticus*) (PrSM: Figuras 14, 17 e 18) e a região cotilar, composta pela cótila esquamosal (*cotila quadratica squamosi*) e cótila ótica (*cotila quadratica otici*). Esta última também está associada à região esquamosal, porém, embriologicamente, ela se origina do osso ótico (*ossa otica*), principalmente do proótico (*os prooticum*) (BAUMEL *et al.*, 1993).

O processo zigomático (PrZ) é curto, recobre o terço distal do processo ótico do quadrado, tem o formato triangular, com o seu ápice disposto rostroventralmente e faz o limite dorsal do meato acústico externo, que se limita dorsalmente com a fossa dorsal ao processo zigomático e caudalmente com o processo suprêmeático (Figura 13).

Nos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* o processo zigomático tem forma quadrangular, recobre o terço distal do processo ótico do quadrado (Figuras 14-16) e tem como limite dorsal a fossa temporal.

Em *Rhynchotus rufescens* e nos representantes do gênero *Nothoprocta* o processo zigomático cobre cerca da metade do processo ótico do quadrado (Figuras 17 e 18). O processo zigomático tem um formato triangular e é, em *R. rufescens*, fendido na sua porção caudoventral.

Em *Eudromia elegans* o processo zigomático cobre cerca da metade do processo ótico do quadrado, que possui um formato quadrangular (Figura 20).

O processo zigomático, em *Tinamotis ingoufi*, é curto, robusto, quadrangular e processo recobre somente o terço dorsal do processo ótico do quadrado (Figura 21).

Dorsalmente ao processo zigomático encontra-se a fossa dorsal ao processo zigomático (FDZ). Esta

fossa é conspícua, porém, rasa e curta, sendo do mesmo tamanho do processo zigomático e limitada dorsalmente pela sua crista dorsal, que faz o limite ventral da fossa temporal (Figura 13).

Não se observa a fossa dorsal ao processo zigomático nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Crypturellus*, *Taoniscus* e *Eudromia*, sendo que o limite ventral da fossa temporal é feito pelo processo zigomático (Figuras 14, 15, 16, 19 e 20).

Em *Rhynchotus rufescens* e nos representantes do gênero *Nothoprocta* a fossa dorsal ao processo zigomático é semelhante à observada em *Nothura maculosa*. Contudo, nestes dois gêneros, a crista dorsal desta fossa não é o limite ventral da fossa temporal (Figura 18).

O processo suprêmeático (PrSM) é uma conspícua projeção de forma arredondada, que faz o limite caudal do processo zigomático, contribuindo também para delimitar dorsalmente o meato acústico externo, sem fazer parte, porém, da cótila esquamosal (Figuras 14, 17 e 18).

Esta estrutura é bastante discreta nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Crypturellus*, *Eudromia* e *Tinamotis*, aparecendo como uma pequena elevação na porção caudal do processo zigomático (Figuras 14, 15, 16, 20 e 21).

A região cotilar é composta pelas cótilas esquamosal e ótica. A cótila esquamosal recebe o capítulo esquamosal do quadrado, sendo contígua à ótica, que recebe o capítulo ótico. Estas duas cótilas não são, de fato, bem separadas, não sendo visível uma distinção entre elas.

Os basioccipitale, os exoccipitale, os supraoccipitale

Estes ossos formam a parede caudoventral da caixa craniana, bem como os limites do forâmen magno (*foramen magnum*) (FoMa: Figuras 4, 22 e 31). Nos exemplares diafanizados torna-se extremamente fácil verificar os limites destes ossos e quais as suas contribuições para as estruturas associadas a eles.



O basioccipital (*os basioccipitale*) (B: Figuras 3 e 4) limita-se rostralmente com a porção média da lâmina do paraesfenóide, lateralmente com os exoccipitais e caudalmente faz o limite rostromedial do forâmen magno. O basioccipital é, dentre os ossos occipitais, o menor deles, com um formato piriforme. Três estruturas são detectadas no basioccipital: os tubérculos basilares (*tuberculum basilare*) (TB: Figura 22), a fossa subcondilar (*fossa subcondilaris*) (FS: Figura 22) e o côndilo occipital (*condylus occipitalis*) (COC: Figuras 4, 22 e 31). Os tubérculos basilares, bastante discretos, são um par de expansões noduliformes na superfície rostral do basioccipital. A fossa subcondilar situa-se na porção caudal do basioccipital, rostral ao côndilo occipital, circundando toda a sua extensão rostral. O côndilo occipital é formado principalmente pelo basioccipital, recebendo uma pequena contribuição lateral dos exoccipitais (Figuras 3 e 4).

Os exoccipitais (*os exoccipitale*) (EX: Figuras 2-4 e 31) são um par de ossos de forma bastante irregular, orientados no sentido dorsoventral, formando a maior parte da porção caudal da caixa craniana. Limitam-se dorsolateralmente com os esquamossais, dorsalmente com os parietais e dorsomedialmente com o supra-occipital. Sua porção lateral faz o limite caudal do meato acústico externo, enquanto sua porção medial limita lateralmente o forâmen magno. Ventrorostralmente articulam-se com a porção lateral da lâmina paraesfenoidal, lateralmente formam a borda caudoventral do meato acústico externo e medialmente articulam-se com o basioccipital. Limitando os occipitais (exo e supra-occipitais) dorsalmente, separando-os do parietal e do esquamossal, observa-se a crista nuchal transversa (*crista nuchalis transversa*) (CNT: Figuras 13-15, 16, 17, 19-21, 32 e 37), bastante discreta, principalmente na sua região lateral. Formando a parede caudal do meato acústico externo, o processo paraoccipital (*processus paraoccipitalis*) (PrPA: Figuras 23 e 31) apresenta-se como uma expansão da porção lateral do exoccipital, dirigida

lateroventralmente, e é bastante desenvolvido. Este processo também forma o limite caudal da fossa parabasal.

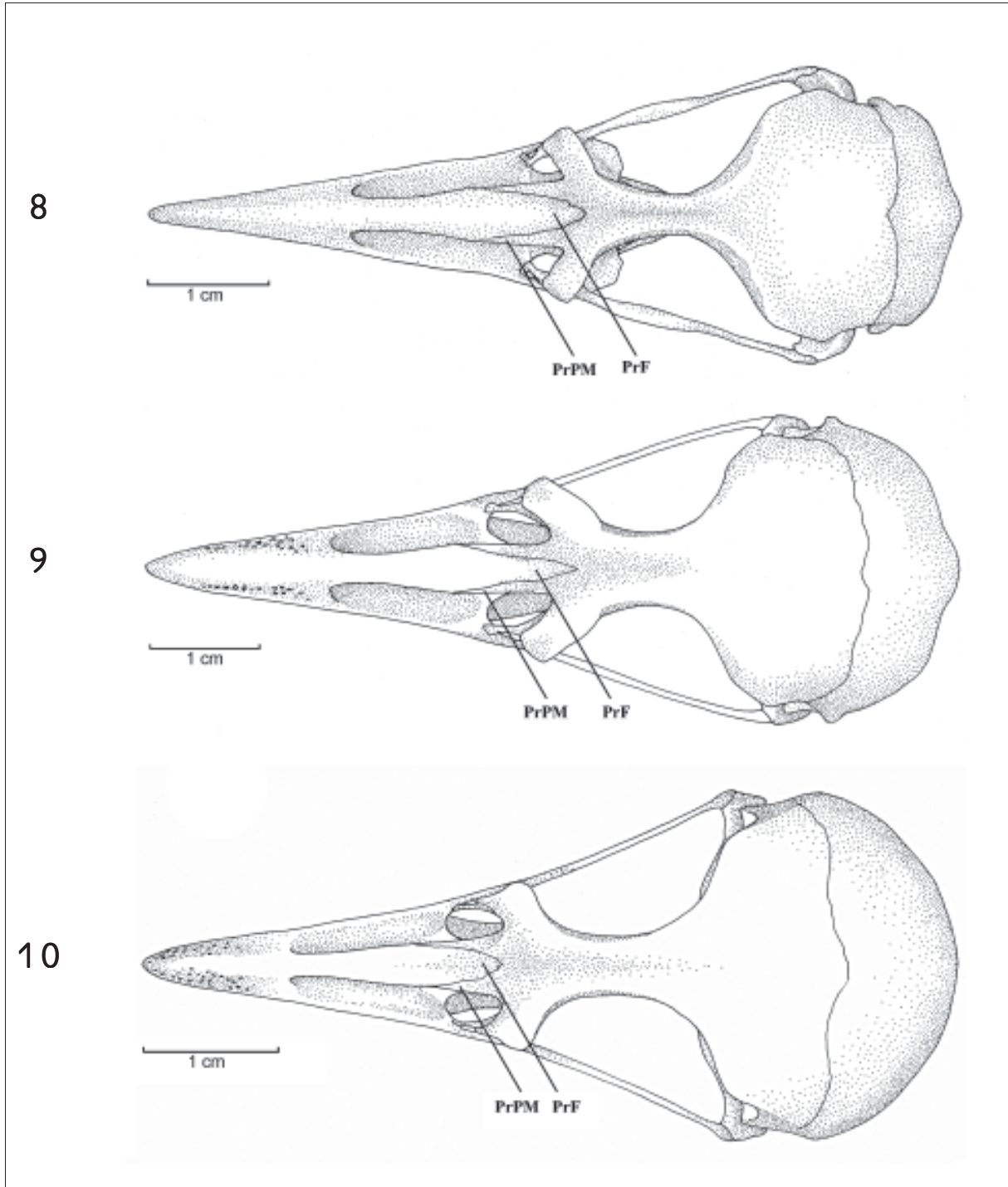
Nos representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta* e *Tinamotis*, os exoccipitais, na sua porção rostrolateral, formam uma região globular (RG: Figuras 26, 27 e 30), separando o canal carotídeo cranial do restante da fossa parabasal.

O supra-occipital (*os supraoccipitale*) (SO: Figuras 3 e 31) é um osso cujo formato, observado em exemplares jovens, lembra um trapézio com a parte mais larga orientada dorsalmente (Figura 4). Limita-se dorsalmente com os parietais, lateralmente com os exoccipitais, com a sua borda ventral formando a borda dorsal do forâmen magno. Na sua porção média eleva-se, discretamente, a crista nuchal sagital (*crista nuchalis sagittalis*) (CNS: Figura 13); lateralmente a ela observa-se um par de sulcos (*sulcus venae occipitalis externae*) (SVOE: Figuras 31 e 32) provenientes do forâmen da veia occipital externa (*foramen venae occipitalis externae*) (FVOE: Figuras 31 e 32), que se dirigem ventralmente, margeando o forâmen magno.

Ossa faciei: os nasale, os premaxillare, os maxillare

Os nasais (*os nasale*) (N) articulam-se rostralmente com o premaxilar (*os premaxillare*) (PM) através do seu processo premaxilar (*processus premaxillaris*) (PrPM: Figuras 5, 8-10 e 12), que se estende lateralmente ao osso premaxilar. Estes dois ossos formam a porção dorsal (*pila supranasalis*) (PSN: Figura 13) da abertura nasal óssea (*apertura nasalis ossea*). Os nasais também formam a borda rostral da fenestra anterorbital, através do processo maxilar (*processus maxillaris*) (PrM: Figuras 13-15), que se une dorsalmente aos lacrimais. Este processo é delgado e longo, dirigido ventrorostralmente, articulando-se, na sua porção caudal, com o processo nasal do maxilar (*processus nasalis*) (PrNM: Figuras 13, 14 e 16). Dorsocaudalmente os nasais fundem-se aos frontais e lateralmente aos lacrimais. Na porção





Figuras 8-10. (8) *Rhynchotus rufescens* (AZ 148): vista dorsal do crânio. (9) *Nothoprocta cinerascens* (MABR 1028): vista dorsal do crânio. (10) *Taoniscus nanus* (MHNT 1576): vista dorsal do crânio. **PrF** - processo frontal; **PrPM** - processo premaxilar.



caudal dos nasais, porém, evidencia-se a porção rostral da lâmina dorsal do mesetmóide (*os mesethmoidale - lamina dorsalis*) (M: LD).

Nos representantes do gênero *Tinamus* a articulação do processo maxilar do nasal com o processo nasal do maxilar possui orientação diferente. O primeiro processo articula-se com o processo nasal do maxilar na sua porção rostral, e não caudal, como observado nos representantes dos outros gêneros (Figura 14).

O premaxilar (*os premaxillare*) articula-se caudodorsalmente com os nasais através do seu processo frontal (*processus frontalis*) (PrF: Figuras 5, 8-10 e 12). Ventralmente ao processo frontal encontra-se o septo nasal ósseo (*septum nasi osseum*) (SNO: Figuras 2 e 13), que ocupa menos da metade da extensão da narina. O rostrum maxilar (*rostrum maxillae*) (RM: Figuras 5 e 22) é extensivamente perfurado por pequenos forâmenes neurovasculares (*foramina neurovascularia*) (FoN), tanto dorsal quanto ventralmente (Figuras 5 e 22). Na sua porção ventral o premaxilar também contribui para a formação da porção ventral da abertura nasal óssea, unindo-se caudalmente com o maxilar (*os maxillare*) (MA: Figuras 1, 3 e 22). Estruturas como o processo palatino ou o processo maxilar do premaxilar não puderam ser individualizadas nem mesmo nos exemplares diafanizados, devido à ausência de suturas que pudessem indicar os seus limites. Entre os premaxilares encontra-se a fenestra palatina (*fenestra palatina*) (FeP: Figura 22), que é longa, estreita e cujo limite caudal é formado pelo vômer, que se bifurca e se funde rostralmente ao par de ossos premaxilares. No espaço formado pela fenestra palatina aparece o ápice do rostrum paraesfenoidal (Figura 22).

O osso maxilar (*os maxillare*) (MA: Figuras 1, 3 e 22) une-se na sua porção rostral e medial com o premaxilar. A sua porção caudal funde-se aos palatinos (*os palatinum*) (PA: Figuras 3 e 22) e lateralmente ao jugal (*os jugale*) (J), através do

processo jugal (*processus jugalis*) (PrJ: Figura 22). O osso maxilar forma a borda ventral da fenestra anterorbital, através da sua articulação com o nasal, feita através do processo nasal do maxilar (*processus nasalis*) (PrNM: Figuras 13, 14 e 16), que é uma expansão dorsal, de formato triangular, que se une ao processo maxilar do nasal, na sua porção caudal.

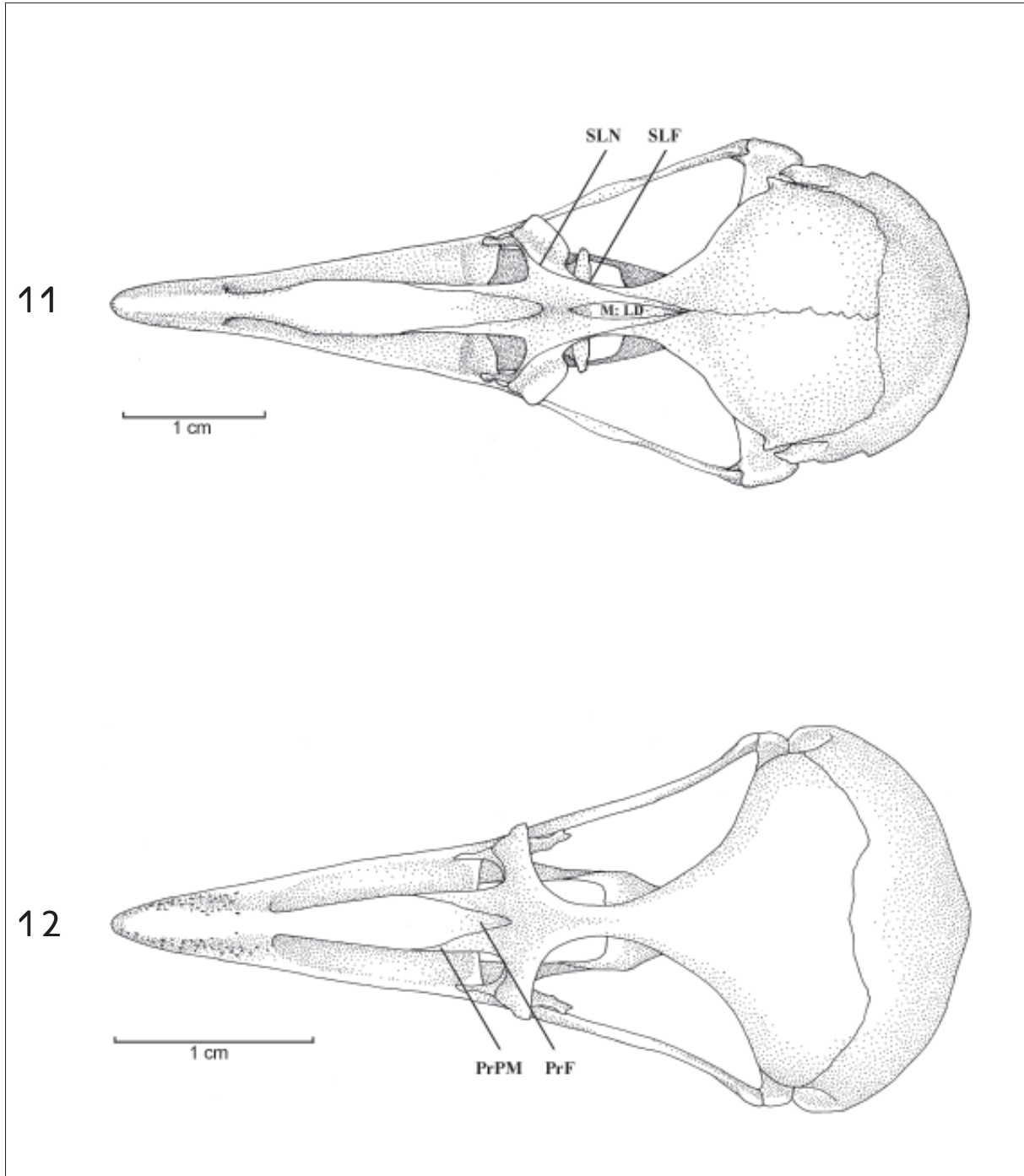
Em *Tinamus solitarius* e *T. tao* a expansão dorsal do processo nasal do maxilar une-se à porção rostral do processo maxilar do nasal (Figura 14).

Os palatinum, vomer, os pterygoideum, os jugale

Os palatinos (*os palatinum*) (PA: Figuras 2, 3 e 22) são fundidos rostralmente aos maxilares, através do processo maxilar do palatino (*processus maxillaris*). Caudomedialmente anquilosam-se ao vômer e caudolateralmente à porção rostral do pterigóide. O processo caudal do palatino (*processus caudalis*) (PrCP: Figuras 22, 24, 25-27, 29 e 30) situa-se caudomedialmente ao ponto de articulação entre vômer, pterigóide e palatino. O palatino apresenta-se como uma lâmina plana, paralela ao vômer, situado medialmente. Contudo, a partir da sua metade, nota-se uma torção dorsomedial do palatino, fazendo que sua porção caudal anquiloze-se ao vômer e ao pterigóide. A lamela coanal do palatino (*lamella choanalis*) (LC: Figuras 22 e 23) forma as paredes laterais e dorsais da extensa fossa coanal (*fossa choanalis*) (FC: Figura 22), e a sua parede medial é formada pelo vômer. Não se observa a fossa ventral, bem como as estruturas associadas a ela, como as cristas ventrais. Observam-se somente as cristas laterais (*crista lateralis*) (CL: Figuras 22 e 23), com um discreto ângulo caudolateral (*angulus caudolateralis*) (ACL: Figuras 22 e 23).

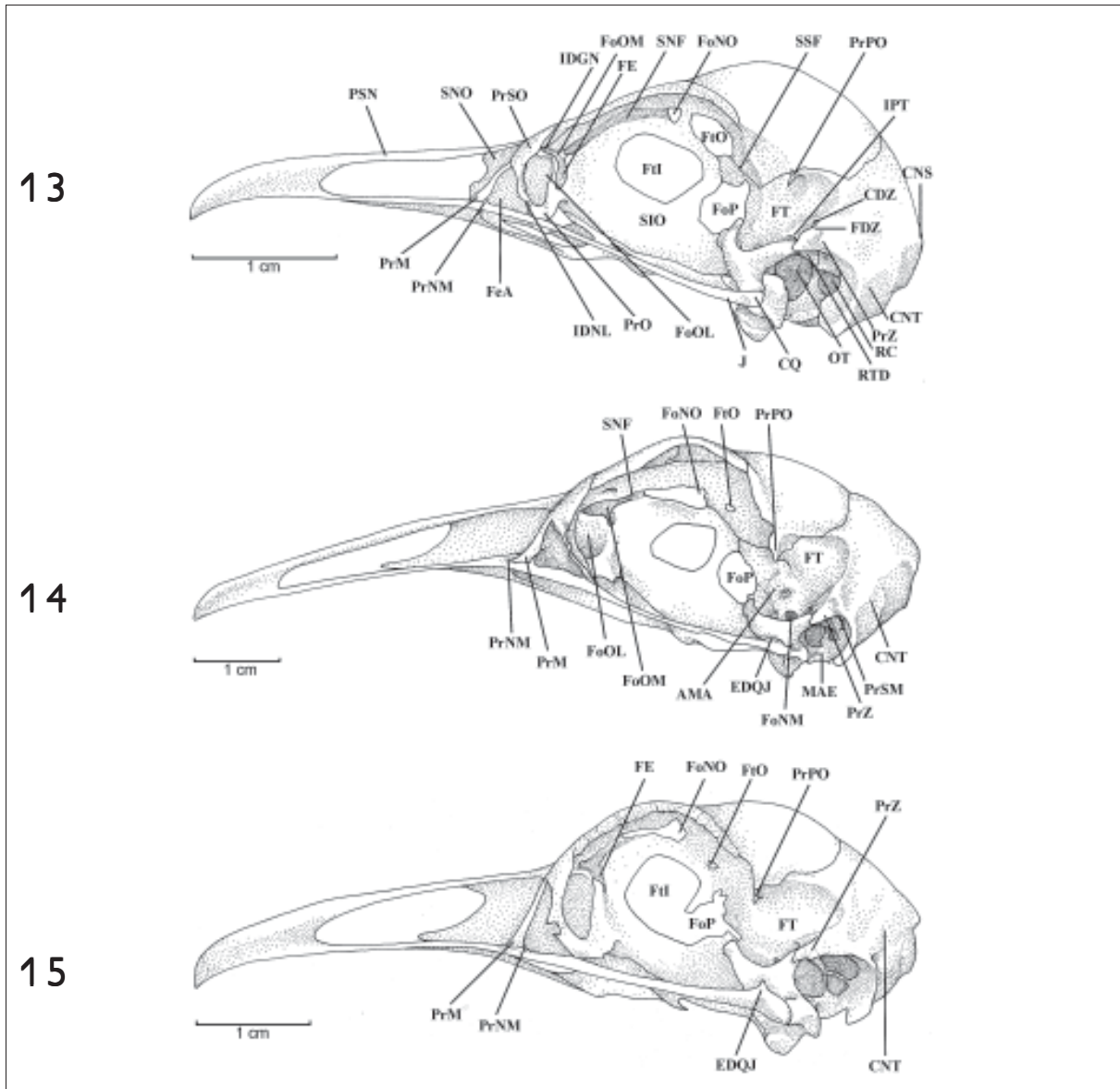
Em *Tinamus solitarius* e *T. tao* não se observa o conspicuo processo caudal do palatino, notando-se apenas uma discreta projeção caudomedial na região de contato entre palatino, vômer e pterigóide (Figura 23). Não é possível notar, também, uma ampla fossa coanal (Figuras 14 e 23).





Figuras 11 e 12. (11) *Eudromia elegans* (MHNT 391): vista dorsal do crânio. (12) *Tinamotis ingoufi* (MACN 142): vista dorsal do crânio. **M: LD** - mesetmóide: lâmina dorsal; **PrF** - processo frontal; **PrPM** - processo premaxilar; **SLF** - sutura lacrimofrontal; **SLN** - sutura lacrimonasal.





Figuras 13-15. (13) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista lateral do crânio. (14) *Tinamus tao* (AZ 135): vista lateral do crânio. (15) *Crypturellus undulatus* (AZ 143): vista lateral do crânio. **AMA** - área muscular áspera; **CDZ** - crista dorsal à fossa dorsal ao processo zigomático; **CNS** - crista nucal sagital; **CNT** - crista nucal transversa; **CQ** - côndilo quadrático; **EDQJ** - expansão dorsal do quadradojugal; **FDZ** - fossa dorsal ao processo zigomático; **FE** - *fissura ethmoidalis*; **FeA** - fenestra anterorbital; **FoNM** - forâmen do nervo maxilomandibular; **FoOL** - forâmen orbitonasal lateral; **FoOM** - forâmen orbitonasal medial; **FoNO** - forâmen do nervo olfatório; **FoP** - forâmen do nervo óptico; **FT** - fossa temporal; **FtI** - fontículo interorbital; **FtO** - fontículo orbitocranial; **IDGN** - incisura do ducto da glândula nasal; **IDNL** - incisura do ducto nasolacrimal; **IPT** - incisura pré-timpânica; **J** - Jugal; **MAE** - meato acústico externo; **OT** - óstio timpânico; **PrM** - processo maxilar; **PrNM** - processo nasal do maxilar; **PrO** - processo orbital do lacrimal; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrSM** - processo suprameático; **PSN** - porção dorsal da abertura nasal óssea (*pila supranasalis*); **PrSO** - processo supra-orbital do lacrimal; **PrZ** - processo zigomático; **RC** - *recessus columellae*; **RTD** - recesso timpânico dorsal; **SIO** - septo interorbital; **SNF** - sulco do nervo olfatório; **SNO** - septo nasal; **SSF** - sutura lateroesfenofrontal.



Nos representantes do gênero *Crypturellus* o processo caudal do palatino é conspicuo, semelhante ao observado em *Nothura maculosa*. Contudo, a fossa coanal é reduzida, bastante similar ao observado nos representantes do gênero *Tinamus* estudados (Figuras 15, 16, 24 e 25).

Em *Nothoprocta cinerascens*, *N. pentlandii* e em *Tinamotis ingoufi* o processo caudal do palatino é discreto (Figuras 27 e 30), já em *Taoniscus nanus* não é observado (Figura 28).

O vômer (*vomer*) (V: Figuras 3 e 22) é bifurcado nas suas porções rostral e caudal, anquilosando-se rostralmente com a região premaxilar e maxilar e, caudalmente, com o pterigóide e o palatino, impedindo os mesmos de articularem-se com o rostro paraesfenoidal, conformação que, juntamente com a presença do processo basipterigóide, caracteriza estas aves como integrantes do grupo denominado de paleognatas (*sensu* Pycraft 1900). O vômer expande-se dorsolateralmente, formando um sulco medial por onde passa o rostro paraesfenoidal. Forma a borda medial da fossa coanal e, na sua porção caudomediana, apresenta uma pequena fissura, resultado da fusão incompleta da parte caudal destes ossos.

Os pterigóides (*os pterigoideum*) (PT: Figuras 3, 22 e 23) anquilosam-se rostralmente com o vômer e lateralmente com o palatino. Caudolateralmente articulam-se com o quadrado e caudomedialmente com os processos basipterigóides. Apresentam-se como uma longa e fina barra, com sua porção caudal mais robusta. O processo basipterigóide divide um grande espaço delimitado pelo pterigóide, lateralmente, e pelo rostro paraesfenoidal, medialmente, o espaço esfenopterigoidal (*spatium sphenopterygoideum rostrale et caudale*) (ELZANOWSKI, 1987) (SSR e SSC: Figuras 22 e 23). O pterigóide apresenta, caudomedialmente, uma face articular para o processo basipterigóide e, caudalmente, um sulco que se articula com o quadrado.

O arco jugal (formado pelo processo jugal do maxilar, jugal e quadradojugal) (J) apresenta-se como uma barra delgada que liga o quadrado ao maxilar. Na sua porção rostral une-se ao processo orbital do lacrimal, enquanto caudalmente o quadradojugal, através do côndilo quadrático (*condylus quadraticus*) (CQ: Figura 13), articula-se com o quadrado pela cótila quadradojugal (*cotyla quadratojugalis*).

Nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Crypturellus*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis* estudados observa-se, rostralmente ao côndilo quadrático do quadradojugal, uma expansão dorsal em forma de triângulo (EDQ): Figuras 14, 15, 16, 18, 19-21).

Observa-se, nos representantes dos gêneros *Crypturellus*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta* e *Eudromia*, uma expansão ventral do côndilo quadrático do quadradojugal (EVCCQ), dividindo a superfície articular do côndilo lateral do quadrado em duas, com o quadradojugal participando da articulação com a mandíbula (Figuras 24, 25-27 e 29).

Os quadratum

É possível distinguir três processos no quadrado (*corpus ossis quadrati*), sendo um dorsal, o processo ótico (*processus otici*) (PrOQ); um medial, o processo orbital (*processus orbitalis*) (PrORQ); e um ventral, o processo mandibular (*processus mandibularis*) (PrMQ) (Figura 40).

O quadrado articula-se com a caixa craniana através do processo ótico, que também participa da formação da parede rostral do meato acústico externo e chega à caixa craniana através da incisura pré-timpânica. Observa-se uma superfície articular na porção dorsal do processo ótico, composta pelos capítulos esquamosal e ótico, entre os quais não se observa uma incisura intercapitular, sendo contíguos. Pode-se notar apenas que a região do capítulo esquamosal é mais desenvolvida que a do capítulo ótico, que se apresenta afilado. Este local de articulação entre o quadrado e a caixa craniana é melhor denominado de face prooticoesquamosal



(*facies prooticosquamosalis*) (ELZANOWSKI, 1987) (FPS: Figura 41), justamente por não apresentar a incisura intercapitular, que limita estas duas estruturas.

O processo orbital possui um formato retangular, dirigindo-se medialmente. Este processo é muito destacado, curvando-se em direção à parede caudal da órbita, sendo paralelo a ela. É bastante longo e achatado, chegando quase a tocar na borda ventral do forâmen do nervo óptico. Na sua base, o processo orbital sofre uma pequena constrição dorsoventral, sobre a qual passa o nervo maxilomandibular. No ápice do processo orbital observa-se uma expansão dorsal. Na face ventral da base do processo orbital nota-se uma pequena superfície articular, onde parte do pterigóide entra em contato. O processo orbital não é visível através do espaço esfenopterigoidal rostral devido à sua curvatura e direcionamento (paralelo) com relação à parede caudal da órbita (Figuras 13, 22, 26, 27, 28-30).

Nos exemplares pertencentes aos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* o processo orbital não possui a mesma extensão observada em *Nothura maculosa* e não é paralelo à parede caudal da órbita. Nos representantes destes gêneros o terço rostral do processo orbital é visível através do espaço esfenopterigoidal rostral, já que este processo não é paralelo à parede caudal da órbita (Figuras 23, 24 e 25).

Em *Rhynchotus rufescens* e nos representantes do gênero *Nothoprocta* o processo orbital do quadrado é curto e bastante robusto, não sendo perceptível através do espaço esfenopterigoidal rostral. Observa-se, também, à maneira de *N. maculosa*, uma expansão dorsal no ápice do processo orbital (Figuras 17 e 18).

Em *Eudromia elegans* o processo orbital é curto e robusto, sem nota de qualquer tipo de expansão em seu ápice (Figura 20), não sendo este processo perceptível através do espaço esfenopterigoidal rostral.

Em *Tinamotis ingoufi* o processo orbital é longo e robusto, ultrapassando a região de articulação com o pterigóide. Não se observa nenhum tipo de

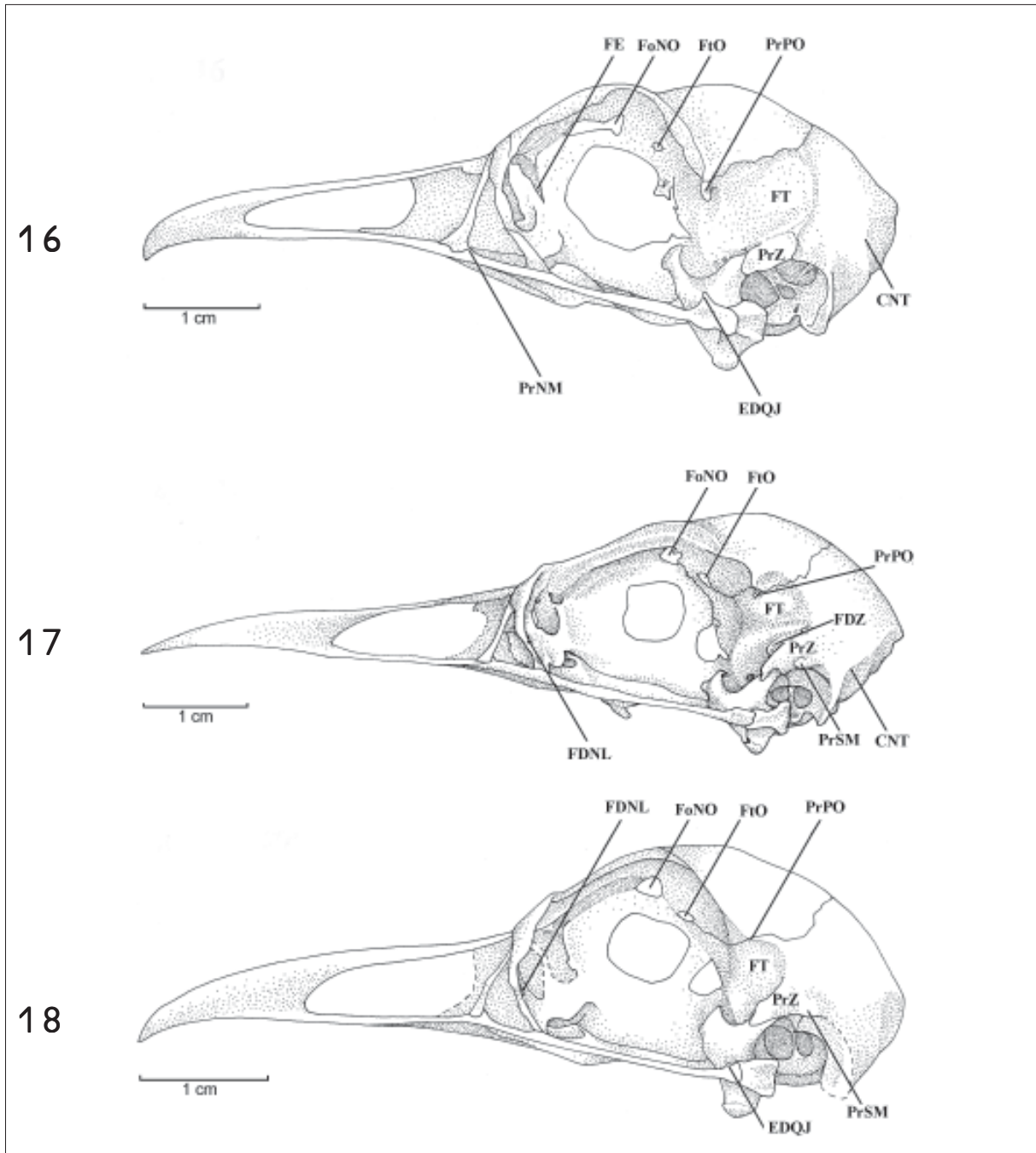
expansão no seu ápice (Figura 21), e este processo também não é perceptível através do espaço esfenopterigoidal rostral.

O processo mandibular articula-se com a mandíbula através de dois côndilos e com o pterigóide através do côndilo pterigóide (*condylus pterigoideus*) (CPT: Figura 40), que é dorsal ao côndilo medial (*condylus medialis*) (CDM), este o maior, mais robusto e ventral ao pequeno e discreto côndilo lateral (*condylus lateralis*) (CDL: Figura 23). Na sua porção rostródorsal o côndilo medial apresenta uma pequena projeção que faz o limite ventral do côndilo pterigóide. O côndilo medial possui a face articular com forma grosseiramente retangular, articulando-se com a cótila medial da mandíbula. Entre os côndilos medial e lateral encontra-se o profundo sulco intercondilar (*sulcus intercondylaris*) (SIC: Figura 22), que os separa. O côndilo lateral é discreto e possui a forma de uma meia-lua e, ao contrário do côndilo medial, sua superfície articular direciona-se paralelamente ao eixo rostrocaudal do crânio. Uma pequena expansão desta superfície articular impede que o quadradojugal, na região da cótila quadradojugal, articule-se com a cótila lateral da fossa articular quadrática da mandíbula. Caudodorsalmente a estes dois côndilos observa-se a crista timpânica (*crista tympanica*) (CT: Figura 31) do quadrado, uma conspícua elevação da porção caudal do quadrado que participa da formação da borda rostroventral do meato acústico externo.

Nos representantes do gênero *Crypturellus* o côndilo lateral do quadrado também é discreto. O quadradojugal possui uma expansão ventral que divide a superfície articular em duas, sendo a rostral bastante reduzida. Com isso, o quadradojugal toma parte da superfície articular do côndilo lateral do quadrado (Figuras 24 e 25).

O côndilo lateral do quadrado é desenvolvido nos representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta* e *Eudromia*, apresentando forma semelhante ao observado em *N. maculosa*. Contudo, à semelhança do observado nos indivíduos pertencentes ao gênero





Figuras 16-18. (16) *C. cinereus* (AZ 140): vista lateral do crânio. (17) *Rhynchotus rufescens* (AZ 148): vista lateral do crânio. (18) *Nothoprocta cinerascens* (MABR 1028): vista lateral do crânio. **CNT** - crista nugal transversa; **EDQJ** - expansão dorsal do quadradojugal; **FDZ** - fossa dorsal ao processo zigomático; **FDNL** - forâmen do duto nasolacrimal; **FE** - *fissura ethmoidalis*; **FoNO** - forâmen do nervo olfatório; **FT** - fossa temporal; **FtO** - fontículo orbitocranial; **PrNM** - processo nasal do maxilar; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrSM** - processo suprêmeático; **PrZ** - processo zigomático.



Crypturellus, existe uma expansão ventral do quadradojugal, que divide a superfície articular do côndilo lateral do quadrado em duas partes. Esta expansão ventral participa, conseqüentemente, da articulação com a mandíbula (Figuras 26, 27 e 29).

Ossa mandibulae

Três partes principais podem ser distinguidas na mandíbula de *Nothura maculosa*, sendo uma rostral, a porção sinfisial (*pars symphysialis*) (PSI), uma média, a porção intermediária (*pars intermedia*) (PI) e a porção caudal (*pars caudalis*) (PC) (Figura 42). A mandíbula das aves é composta usualmente por sete ossos em cada ramo mandibular (BAUMEL *et al.*, 1993). Três ossos (*os prearticulare*, *os coronoideum* e *os mentomandibulare*) não puderam ser identificados nem mesmo nos indivíduos diafanizados; embora seja provável que estes ossos estejam presentes, porém, fusionados muito precocemente durante o desenvolvimento ontogenético dos Tinamidae.

A porção sinfisial localiza-se onde os ramos mandibulares encontram-se unidos. É achatada dorsoventralmente, curta e também densamente perfurada, tanto dorsal quanto ventralmente, pelos foâmenes neurovasculares, que ocupam principalmente as laterais da região sinfisial. Na sua superfície ventral observa-se uma elevação medial que, conseqüentemente, forma dois sulcos laterais (SL: Figura 42). Esta elevação parece ser formada por um prolongamento dos espleniais, que se anquilosam rostralmente sobre a superfície ventral do dentário, principal componente da região sinfisial. Baumel *et al.* (1993) sugerem que um outro elemento, o osso mentomandibular (*os mentomandibulare*), pode participar da região sinfisial, o que não foi observado em exemplares diafanizados.

Em *Rhynchotus rufescens* e nos representantes do gênero *Nothoprocta* não se observa esta elevação medial, sendo a superfície ventral da região sinfisial totalmente plana (Figuras 43 e 44).

A porção intermediária pode ser limitada rostralmente a partir do local onde não se nota mais a sínfise mandibular, com seu limite caudal no ângulo

mandibular (*angulus mandibulae*). Esta região é a mais longa, sendo achatada lateralmente. Suas regiões laterais e dorsais são formadas pelo dentário (*os dentale*), enquanto as regiões medial e ventral, pelo esplenial (*os spleniale*) (BAUMEL *et al.*, 1993).

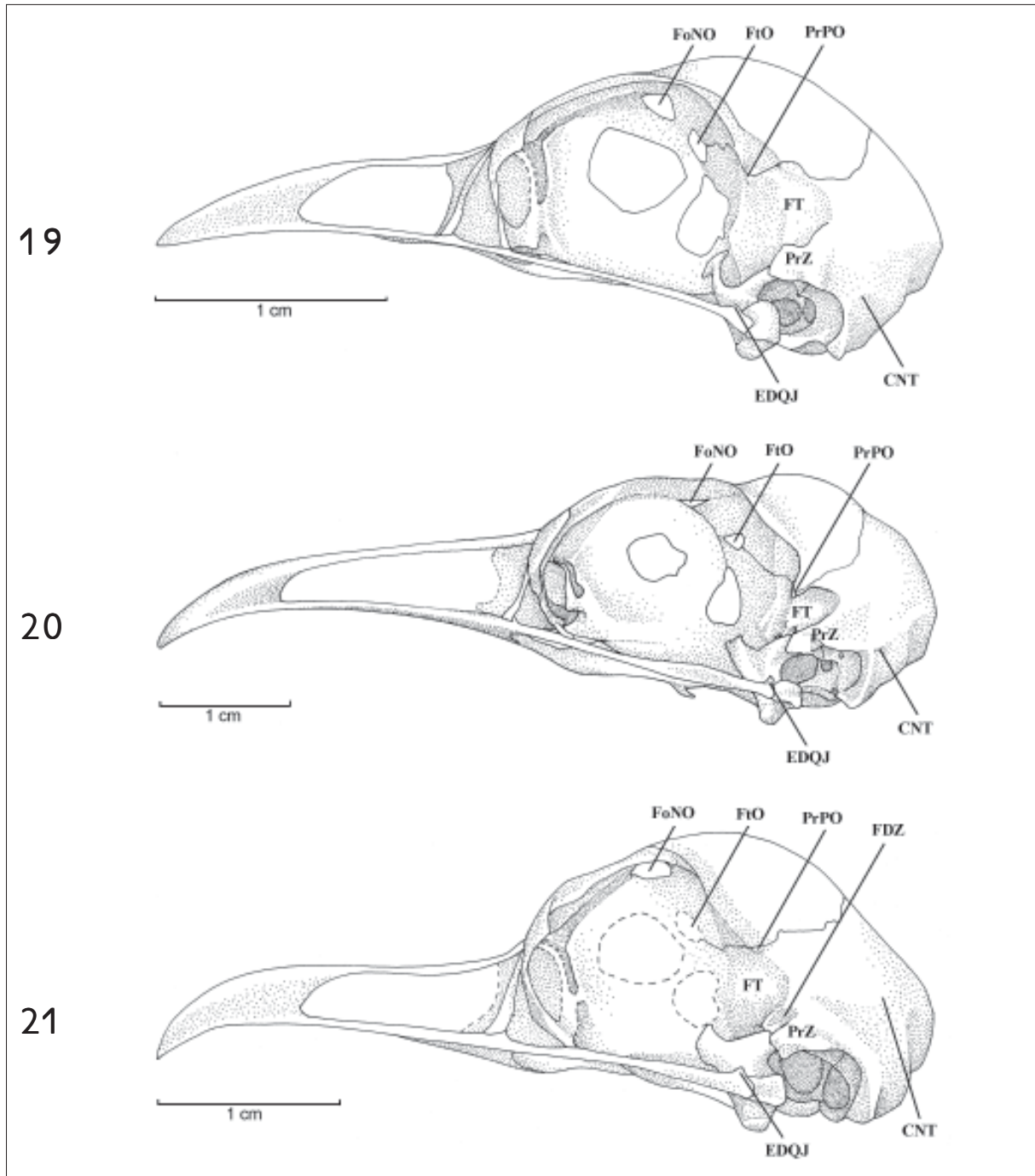
A porção caudal limita-se rostralmente na região do ângulo mandibular e caudalmente pela fossa caudal (*fossa caudalis*) (FOC: Figura 49). Duas estruturas destacam-se na região caudal: uma medial, a fossa *aditus* do canal mandibular (*fossa aditus canalis mandibulae*) (FACM), e uma caudal, a fossa articular quadrática (*fossa articularis quadratica*) (FAQ: Figura 45).

A fossa *aditus* do canal mandibular situa-se medialmente no ramo mandibular, ocupando cerca da metade da extensão da porção caudal, e é formada pelo supra-angular (*os supra-angulare*), recebendo ainda uma pequena contribuição do esplenial, que delimita a sua margem ventrorostral. Na borda ventral da fossa *aditus* destaca-se um diminuto tubérculo pseudotemporal (*tuberculum pseudotemporale*) (TP: Figura 45, 47 e 48), dirigido dorsalmente. Lateralmente à fossa *aditus* localiza-se a fenestra caudal da mandíbula (*fenestrae caudalis mandibulae*) (FeCM: Figura 46), extremamente reduzida. Dorsalmente a esta fenestra, caudal ao ângulo mandibular, observa-se o processo coronoide (*processus coronoideus*) (PrC: Figura 46), formado exclusivamente pelo supra-angular, representado apenas por uma discreta elevação.

Nos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus* a fossa *aditus* é discreta, observando-se um grande e conspícuo tubérculo pseudotemporal, que a divide em duas porções, uma rostral e uma caudal (Figuras 47 e 48).

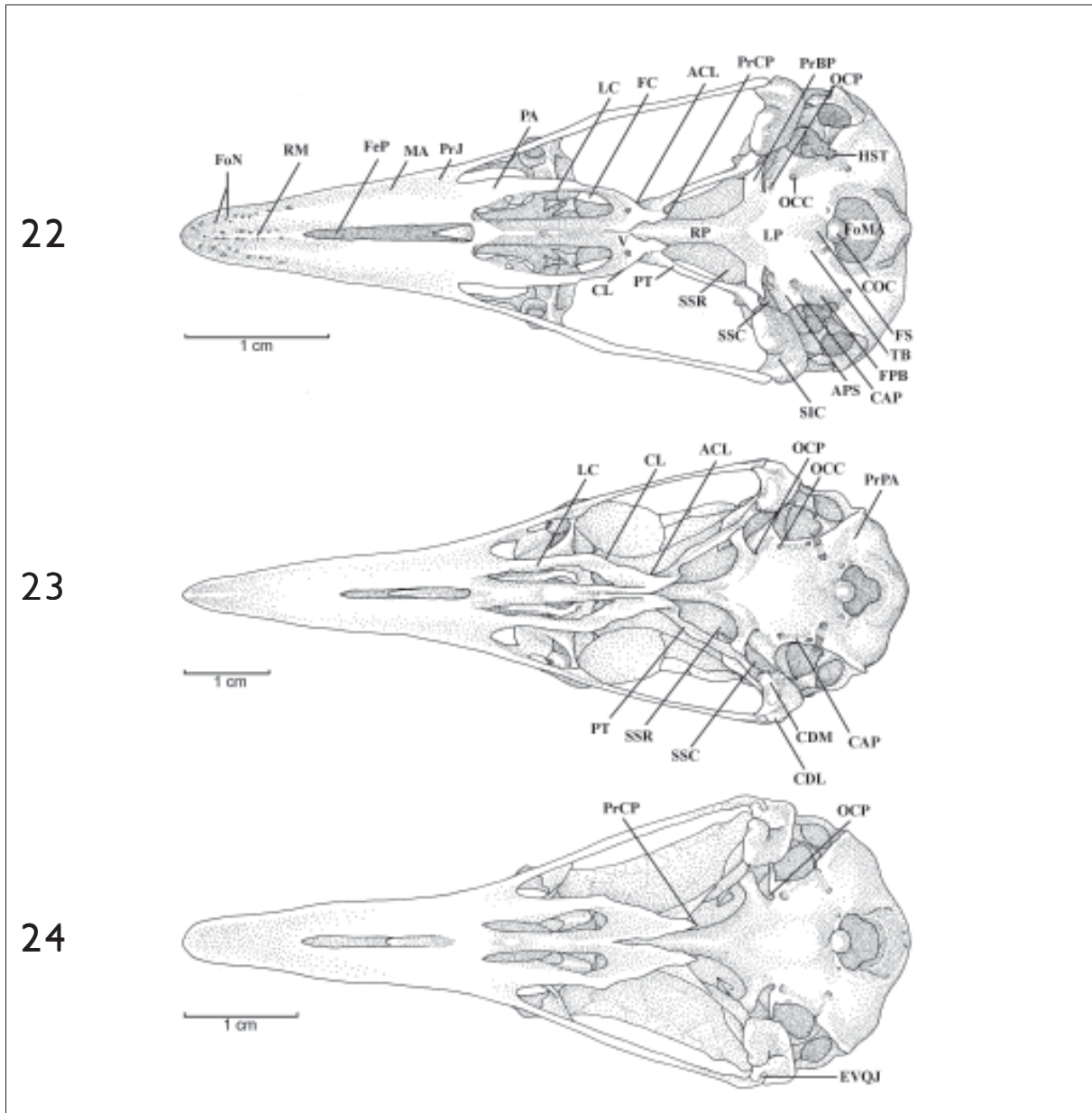
Não se observa a fenestra caudal da mandíbula nos representantes destes gêneros, nem nos representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*, e o tubérculo pseudotemporal é reduzido a uma discreta elevação, como observado em *N. maculosa*.





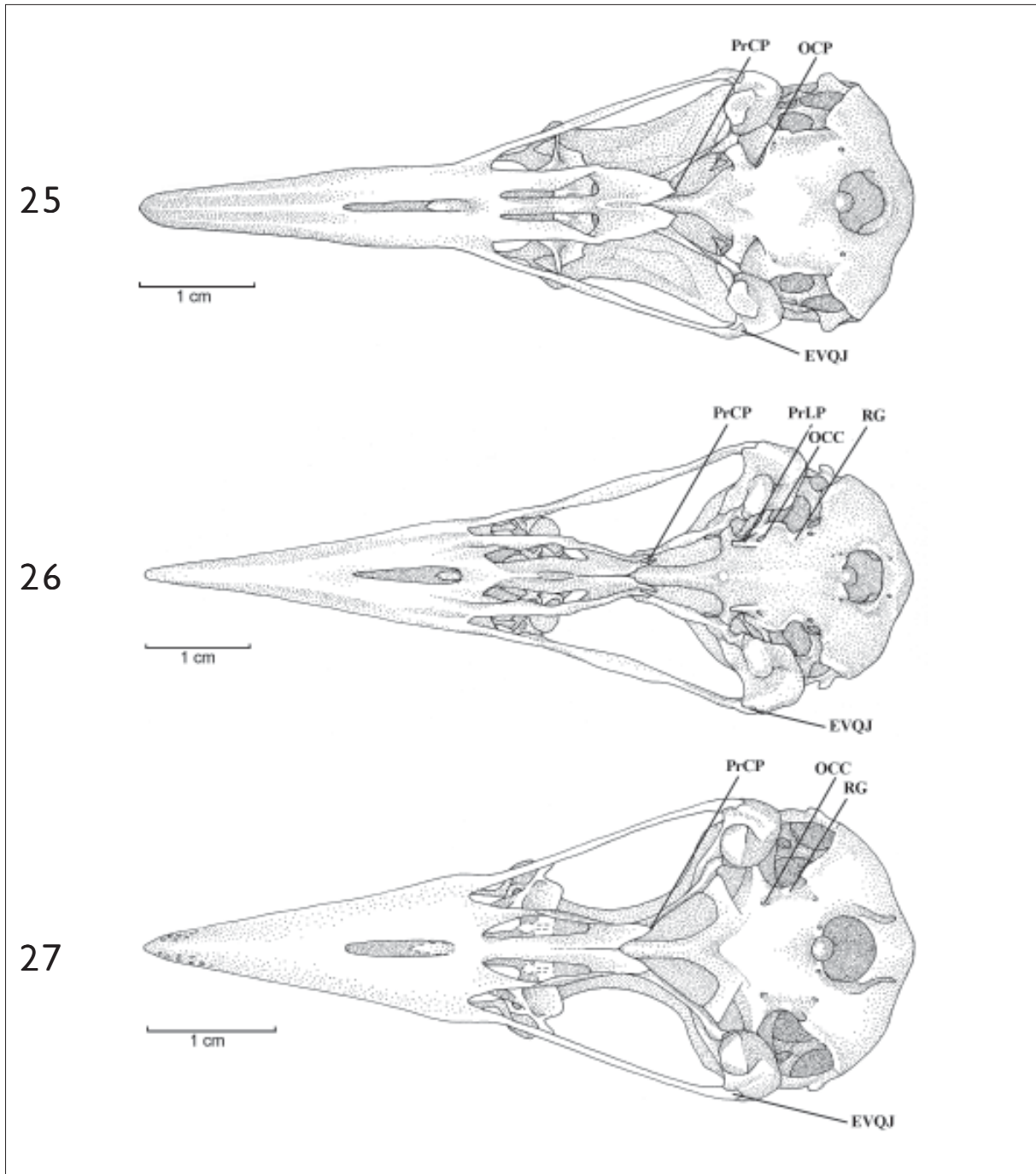
Figuras 19-21. (19) *Taoniscus nanus* (MHNT 1576): vista lateral do crânio. (20) *Eudromia elegans* (MHNT 391): vista lateral do crânio. (21) *Tinamotis ingoufi* (MACN 142): vista lateral do crânio. **CNT** - crista nugal transversa; **EDQJ** - expansão dorsal do quadradojugal; **FDZ** - fossa dorsal ao processo zigomático; **FoNO** - forâmên do nervo olfatório; **FT** - fossa temporal; **FtO** - fontículo orbitocranial; **PrPO** - processo pós-orbital; **PrZ** - processo zigomático.





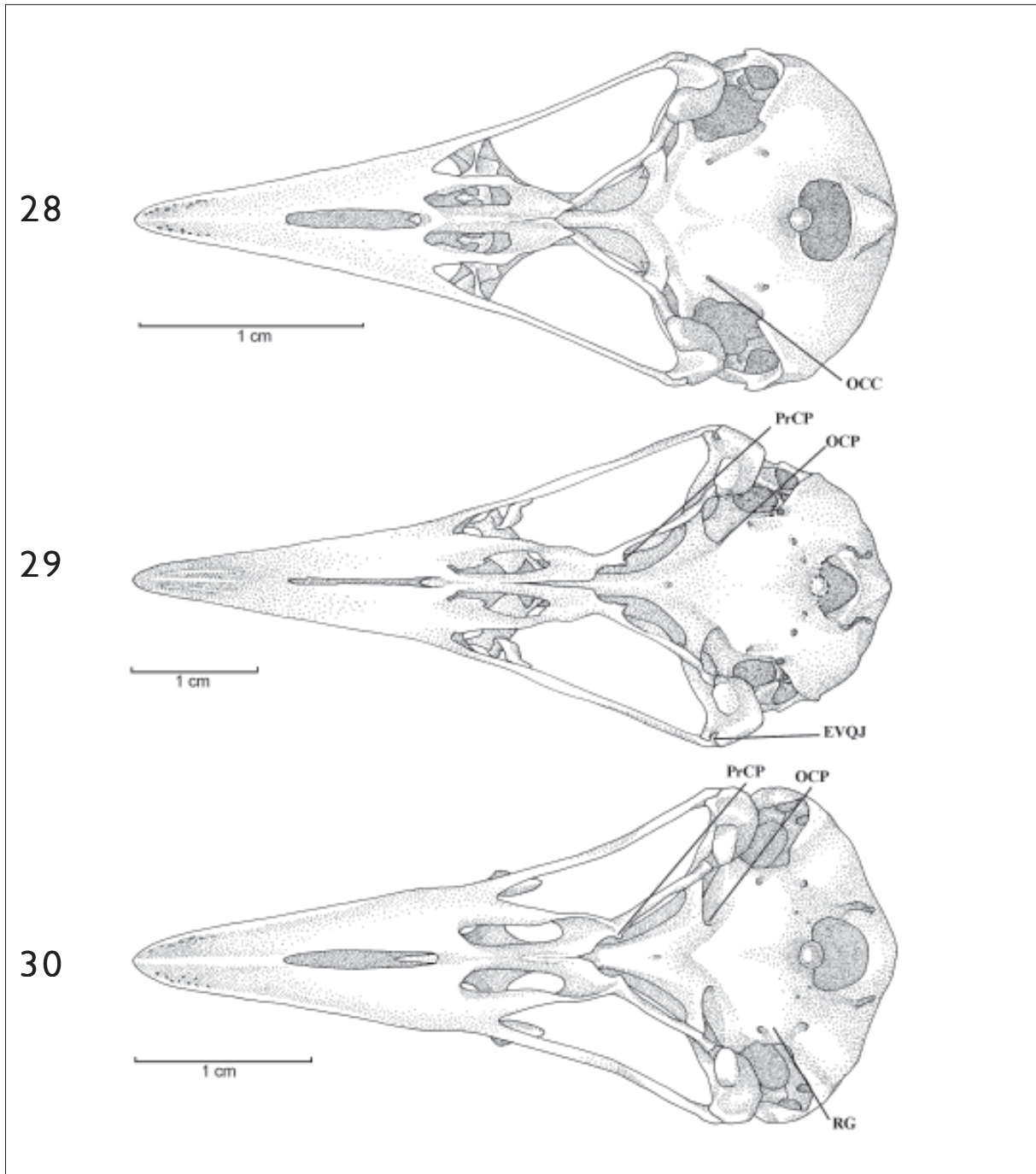
Figuras 22-24. (22) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista ventral do crânio. (23) *Tinamus tao* (AZ 135): vista ventral do crânio. (24) *Crypturellus undulatus* (AZ 143): vista ventral do crânio. **ACL** - ângulo caudolateral; **APS** - ala paraesfenoidal; **CAP** - crista da borda lateral da ala paraesfenoidal; **CDL** - côndilo lateral do quadrado; **CDM** - côndilo medial do quadrado; **CL** - crista lateral; **COC** - côndilo occipital; **EVQJ** - expansão ventral do quadradojugal; **FC** - fossa coanal; **FeP** - fenestra palatina; **FoMa** - forâmen magno; **FoN** - forâmenes neurovasculares; **FPB** - fossa parabasal; **FS** - fossa subcondilar; **HST** - hiato subtimpânico; **LC** - lamela coanal; **LP** - lâmina do paraesfenóide; **MA** - maxilar; **OCC** - óstio do canal carotídeo cranial; **OCP** - óstio do canal faringotimpânico; **PA** - palatino; **PrBP** - processo basipterigóide; **PrCP** - processo caudal do palatino; **PrJ** - processo jugal; **PrPA** - processo paraoccipital; **PT** - pterigóide; **RM** - rostro maxilar; **RP** - rostro paraesfenoidal; **SIC** - sulco intercondilar; **SSC** - espaço esfenopterigoidal caudal; **SSR** - espaço esfenopterigoidal rostral; **TB** - tubérculo basilar; **V** - vômer.





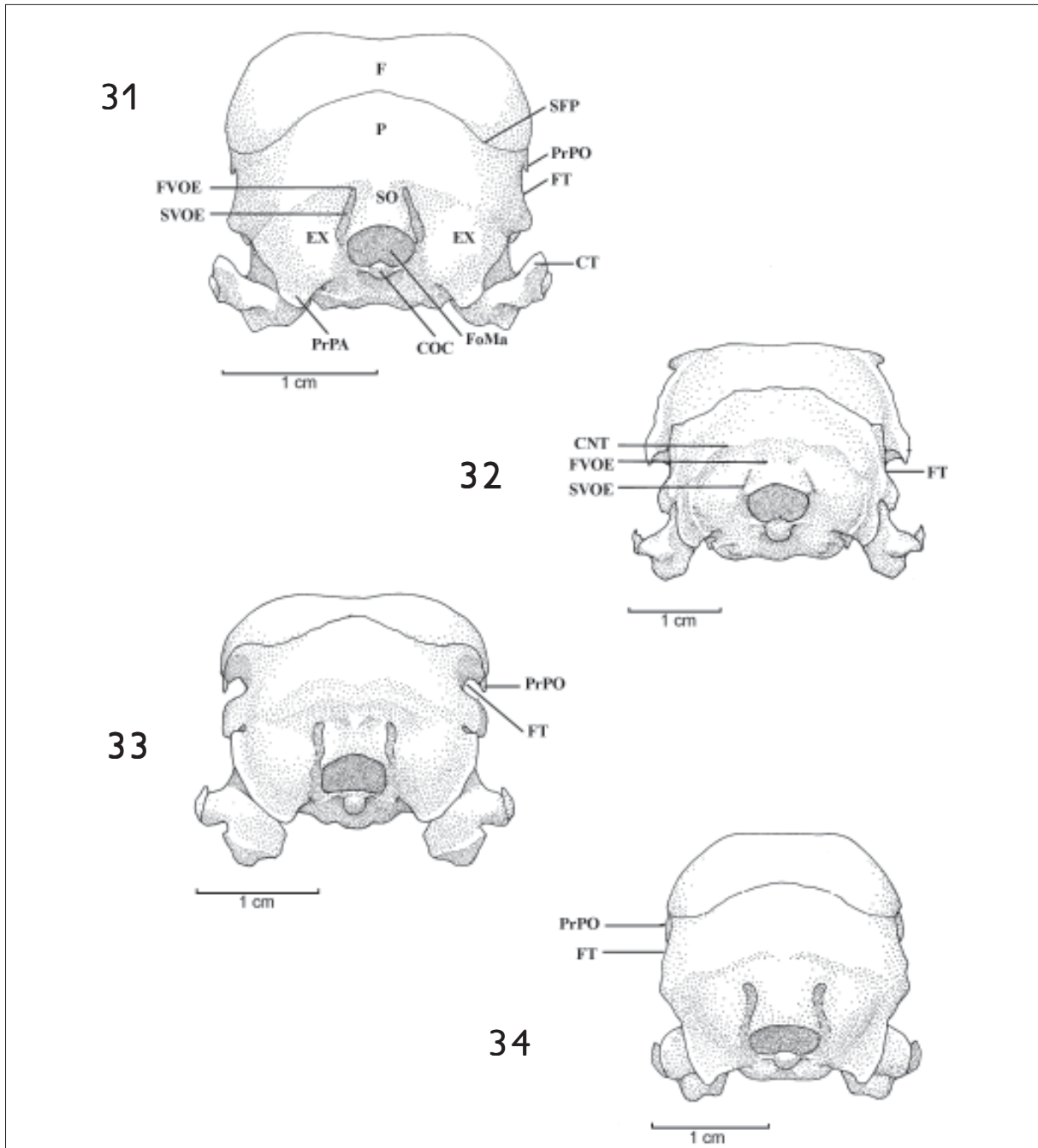
Figuras 25-27. (25) *C. tataupa* (MHNT 489): vista ventral do crânio. (26) *Rhynchotus rufescens* (AZ 148): vista ventral do crânio. (27) *Nothoprocta cinerascens* (MABR 1028): vista ventral do crânio. EVQJ - expansão ventral do quadradojugal; OCC - óstio do canal carotídeo cranial; OCP - óstio do canal faringotimpânico; PrCP - processo caudal do palatino; PrLP - processo da lâmina do paraesfenóide; RG - região globular dos exoccipitais.





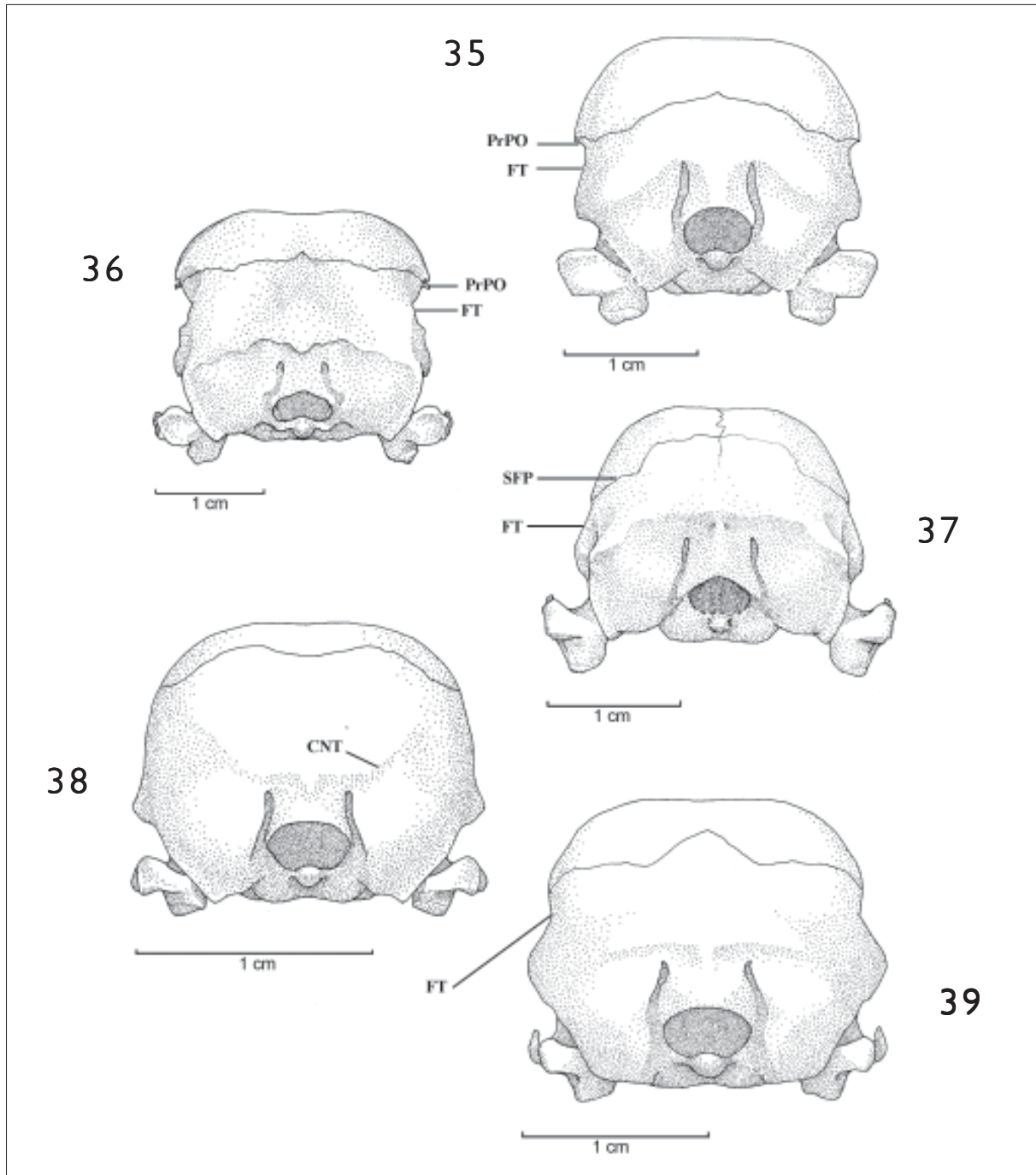
Figuras 28-30. (28) *Taoniscus nanus* (MHNT 1576): vista ventral do crânio. (29) *Eudromia elegans* (MHNT 391): vista ventral do crânio. (30) *Tinamotis ingoufi* (MACN 142): vista ventral do crânio. **EVQJ** - expansão ventral do quadradojugal; **OCC** - óstio do canal carotídeo cranial; **OCP** - óstio do canal faringotimpânico; **PrCP** - processo caudal do palatino; **RG** - região globular dos exocipitais.





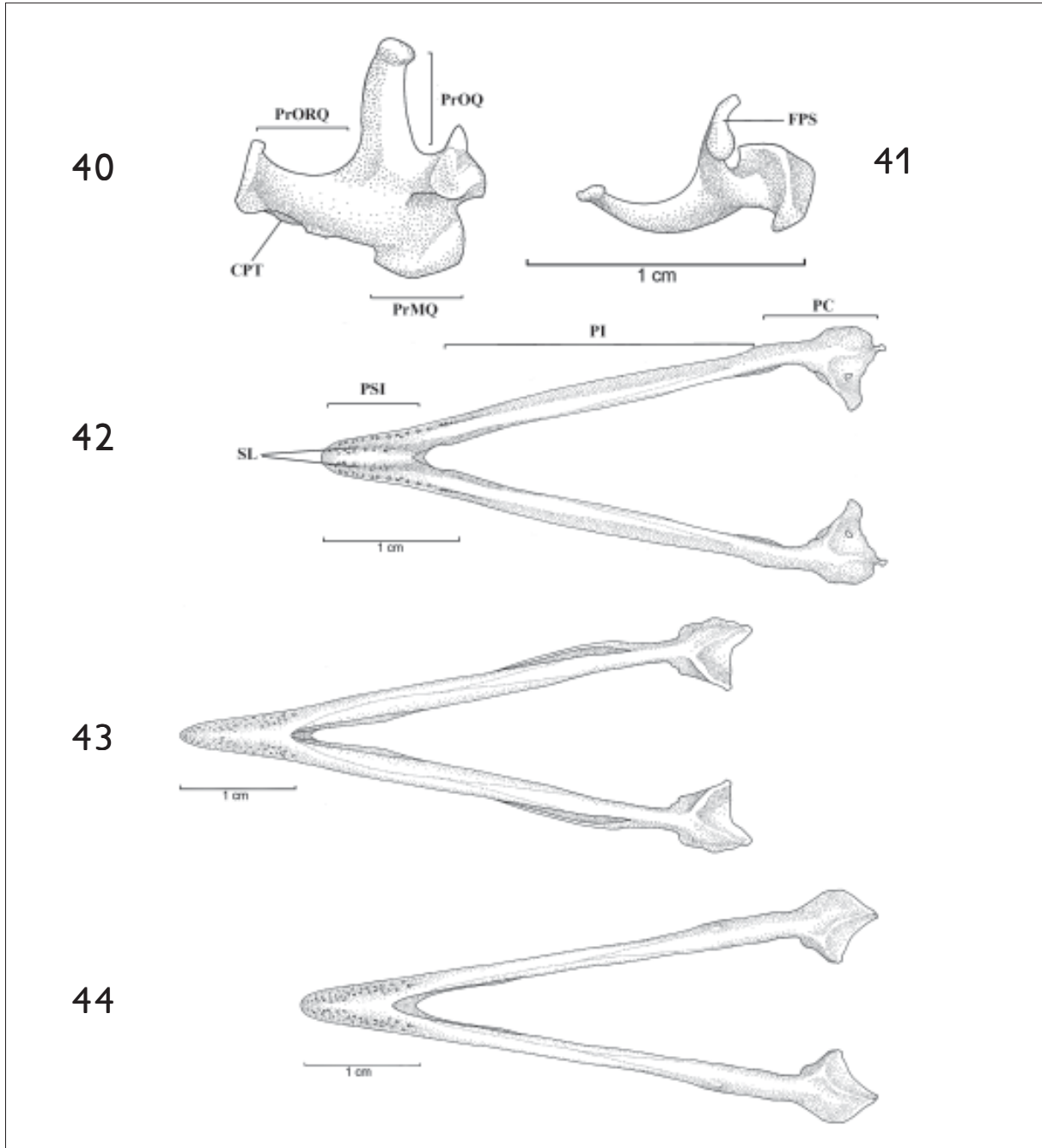
Figuras 31-34. (31) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista caudal do crânio. (32) *Tinamus tao* (AZ 135): vista caudal do crânio. (33) *Crypturellus undulatus* (AZ 143): vista caudal do crânio. (34) *C. tataupa* (MHNT 489): vista caudal do crânio. **CNT** - crista nugal transversa; **COC** - côndilo occipital; **CT** - crista timpânica; **EX** - exoccipital; **F** - frontal; **FoMa** - forâmen magno; **FVOE** - forâmen da veia occipital externa; **FT** - fossa temporal; **P** - parietal; **PrPA** - processo paraoccipital; **PrPO** - processo pós-orbital; **SFP** - sutura frontoparietal; **SO** - supra-occipital; **SVOE** - sulco da veia occipital externa.





Figuras 35-39. (35) *Rhynchotus rufescens* (AZ 148): vista caudal do crânio. (36) *Nothoprocta cinerascens* (MABR 1028): vista caudal do crânio. (37) *Taoniscus nanus* (MHNT 1576): vista caudal do crânio. (38) *Eudromia elegans* (MHNT 391): vista caudal do crânio. (39) *Tinamotis ingoufi* (MACN 142): vista caudal do crânio. **CNT** - crista nugal transversa; **FT** - fossa temporal; **PrPO** - processo pós-orbital; **SFP** - sutura frontoparietal.





Figuras 40-44. (40) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista lateral do quadrado. (41) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista dorsal do quadrado. (42) *Tinamus tao* (AZ 135): vista dorsal esquemática da mandíbula. (43) *Rhynchotus rufescens* (AZ 148): vista ventral da porção sinfissal da mandíbula. (44) *Nothoprocta cinerascens* (MABR 1028): vista ventral da porção sinfissal da mandíbula. **CPT** - côndilo pterigóide; **FPS** - face prooticoesquamosal; **PC** - porção caudal; **PI** - porção intermediária; **PrMQ** - processo mandibular do quadrado; **PrOQ** - processo ótico do quadrado; **PrORQ** - processo orbital do quadrado; **PSI** - porção sinfissal; **SL** - sulcos laterais.



A fossa articular quadrática, formada pelo articular (*os articulare*), recebe os côndilos do quadrado, através da cótilas da fossa articular quadrática (*cotylae fossae articularis*). Duas cótilas são distinguíveis na fossa articular quadrática: a medial (*cotyla medialis*) (CoM) e a lateral (*cotyla lateralis*) (CoL) (Figura 49), que recebem, respectivamente, o côndilo medial e o lateral do quadrado. A cótila medial é bem desenvolvida, com forma retangular, ocupando quase totalmente a fossa articular quadrática. Medial a esta cótila encontra-se o processo medial mandibular (*processus medialis mandibulae*) (PrMM: Figura 49), uma lâmina cuja borda lateral faz parte da parede medial da cótila medial. Esta cótila é limitada caudalmente pela crista transversa da fossa (*crista transversa fossae*) (CTF: Figura 49), que, por sua vez, faz o limite rostral da fossa caudal (*fossa caudalis*) (FOC: Figura 49), esta mais pronunciada na sua porção medial. O limite lateral da cótila medial é feito pelo tubérculo intercotilar (*tuberculum intercotylare*) (TIC: Figura 49), de tamanho muito reduzido.

A cótila lateral, com forma de meia-lua, é muito reduzida e dorsal à cótila medial. Sua borda lateral é lisa, enquanto na sua borda caudal observa-se o processo retroarticular (*processus retroarticularis*) (PrRA: Figura 49), que é pequeno e serve como limite lateral para a crista transversa da fossa.

O processo retroarticular não é observado em *Eudromia elegans* (Figura 50) e *Tinamotis ingoufi*.

Ossa acessoria cranii

Não se observa em *Nothura maculosa* nenhuma estrutura óssea acessória. Contudo, lateralmente aos frontais, na região orbital, nota-se uma membrana (membrana supra-orbital, JOLLIE, 1957) (MSO: Figura 1) que não se ossifica nos adultos. Segundo Jollie (1957), trata-se de uma ossificação secundária, que ocorre mais tardiamente no desenvolvimento ontogenético, o que não é observado em adultos de *N. maculosa*.

Em *Tinamus tao* e *T. solitarius* é observável uma conspícua cadeia de ossículos (*ossa supraorbitalia*) (OSO: Figura 6 e 7), lateral ao frontal, na região orbital. Eles ocupam toda a parte dorsal da órbita, desde a porção dorsal do processo supra-orbital do lacrimal até o processo pós-orbital, integrando este. Entre o frontal e estes ossículos existe um sulco onde se encontra a glândula nasal. Os ossículos supra-orbitais são pequenas placas de forma variável que se ossificam a partir da membrana supra-orbital; em indivíduos mais velhos não é possível individualizar estas pequenas placas. É possível notar que tais placas, em filhotes diafanizados, variam bastante em número (18 a 26 placas), variação esta que pode ser ocasionada pela fusão de algumas pequenas placas com outras.

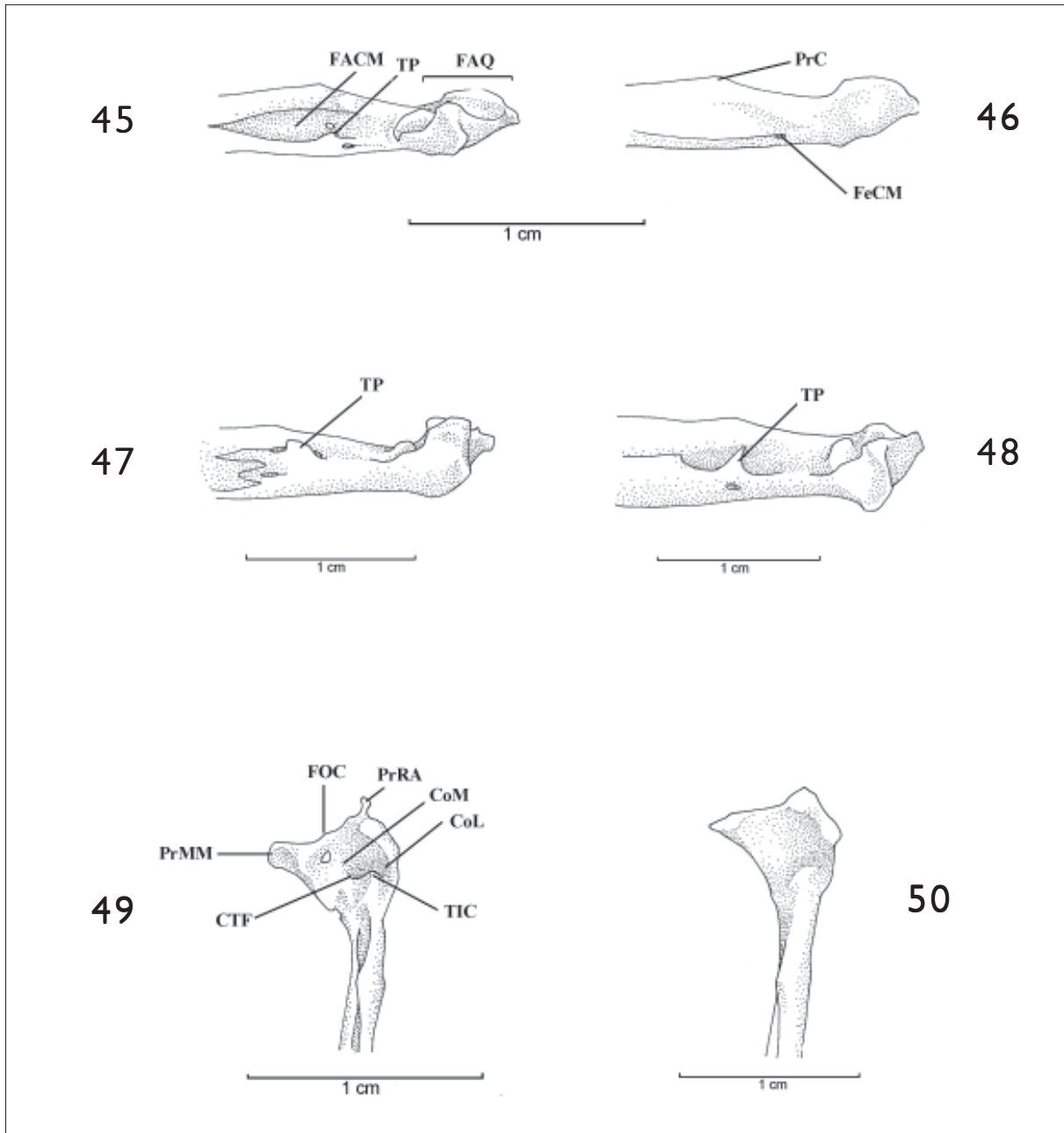
Observam-se os ossículos supra-orbitais (Figuras 6 e 7) nos representantes dos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus*, porém, neste último, eles não participam do processo pós-orbital. Entre eles e o frontal encontra-se o sulco onde se localiza a glândula nasal. Diferentemente do observado em *Tinamus tao* e *T. solitarius*, os representantes do gênero *Crypturellus* também possuem, caudal ao forâmen por onde penetra o duto da glândula nasal, uma grande área da fossa da glândula nasal que não é ossificada entre o frontal e os ossículos supra-orbitais, exceção feita somente à *C. cinereus*, que apresenta conformação semelhante ao observado nos indivíduos pertencentes ao gênero *Tinamus*.

Os representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*, à semelhança de *N. maculosa*, também não apresentam nenhuma estrutura óssea acessória.

DISCUSSÃO

Diversos autores contribuíram para o conhecimento da anatomia craniana dos tinamídeos. Estes estudos, em sua maioria, foram realizados com a intenção de comparar esta família com a do grupo denominando de ratitas (emas, avestruzes, casuares, emus, kiwis e





Figuras 45-50. (45) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista medial da porção caudal da mandíbula. (46) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista lateral da porção caudal da mandíbula. (47) *Tinamus tao* (AZ 135): vista medial da porção caudal da mandíbula. (48) *Crypturellus cinereus* (AZ 140): vista medial da porção caudal da mandíbula. (49) *Nothura maculosa* (MHNT 06): vista dorsal da porção caudal da mandíbula. (50) *Eudromia elegans* (MHNT 391): vista dorsal da porção caudal da mandíbula. **CoL** - cótila lateral; **CoM** - cótila medial; **CTF** - crista transversa da fossa; **FACM** - fossa *aditus* do canal mandibular; **FAQ** - fossa articular quadrática; **FeCM** - fenestra caudal da mandíbula; **FOC** - fossa caudal; **PrC** - processo coronóide; **PrMM** - processo medial da mandíbula; **PrRA** - processo retroarticular; **TIC** - tubérculo intercotilar; **TP** - tubérculo pseudotemporal.



as extintas moas e aves-elefante) e também com outros grupos de aves, na tentativa de produzir uma classificação que melhor refletisse as relações de parentesco. No entanto, poucos foram os estudos específicos sobre a anatomia craniana dos Tinamidae, a maioria versando sobre os gêneros *Tinamus*, *Nothura* e *Eudromia*. Tanto os estudos mais genéricos quanto os específicos sobre a anatomia craniana dos tinamídeos serão analisados cronológica e criticamente nesta seção, sendo comparados com os resultados obtidos no presente trabalho.

Parker (1862, 1864) é o primeiro autor que tenta, através da comparação das estruturas ósseas, posicionar os tinamídeos dentro da classe Aves, usando como base *Tinamus robustus* (= *Tinamus major robustus*). Esta descrição influencia grandemente os trabalhos posteriores, como os de Huxley (1867), Alix (1874), Lucas (1886) e Pycraft (1900). Em plena concordância com o presente trabalho, Parker (1862, 1864) observa, em *T. major*, alguns caracteres comuns a todos os gêneros de Tinamidae estudados, como a presença de dois óstios do canal faringotimpânico, ao invés de um só; um longo rostró paraesfenoidal, que emerge na fenestra palatina; septo interorbital formado pelo mesetmóide e lateroesfenóide; a presença dos forâmenes orbitonasais lateral e medial, com o nervo olfatório ocupando o forâmen orbitonasal medial; a fusão caudal do vômer com o pterigóide e o palatino, estes últimos não tocando o rostró paraesfenoidal; presença do processo basipterigóide e uma única face articular para o processo ótico do quadrado, concluindo que os tinamídeos são muito relacionados com a ema e a avestruz, o qual compartilha semelhanças também na ranfoteca.

Outros caracteres relacionados por Parker (1862, 1864) e que acabaram sendo generalizados para toda a família, só estão presentes nos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus*, como a presença de ossículos supra-orbitais e a presença de uma área não ossificada na porção caudal do mesetmóide, rostral ao forâmen do nervo olfatório. A presença

dos ossículos supra-orbitais integrando o grande processo pós-orbital, também notada por Parker (1862, 1864), só é observada nos representantes do gênero *Tinamus*.

Huxley (1867) agrupa as aves recentes de acordo com a presença ou ausência de quilha no esterno (Ratitas e Carinatas), descrevendo e classificando os diferentes tipos de palato das carinatas. Os tinamídeos são novamente representados apenas por *Tinamus major*; aparentemente Huxley (1867) não analisou pessoalmente esta família, baseando-se somente na descrição e no desenho constantes em Parker (1864). Todas as estruturas anotadas por Huxley (1867) concordam com o que foi observado no presente trabalho.

Alix (1874), baseando-se no trabalho de Parker (1864), realiza o mais extenso trabalho sobre a anatomia dos tinamídeos, descrevendo a osteologia e a miologia de *Nothura major* (= *Nothura maculosa major*). Observa alguns caracteres que não haviam sido descritos por Parker (1864) e que estão presentes somente no grupo formado por *Nothura*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*, como a ausência de ossículos supra-orbitais, ossificação completa da porção caudal do mesetmóide, rostral ao forâmen do nervo olfatório e a presença de um pequeno processo pós-orbital. Este mesmo autor nota também que existe, em *N. maculosa*, uma crista e uma fossa dorsais ao processo zigomático. Apesar de não identificar o vômer, confundindo-o com partes do rostró paraesfenoidal ou com o lateoesfenóide, desta maneira comprometendo todo o resultado relativo à descrição do palato, Alix (1874) descreve corretamente outras estruturas cranianas comuns a todos os gêneros de tinamídeos estudados no presente trabalho, como a presença de uma única face articular na região prooticoesquamosal, que recebe o ápice do processo ótico do quadrado e a presença de apenas duas cótilas na mandíbula, que recebem os dois côndilos do quadrado.



Lucas (1886) também descreve, sucintamente, o crânio de *Nothura maculosa*, baseando-se em Parker (1864) e sem tomar conhecimento dos resultados de Alix (1874). Embora, na sua descrição, ele concorde com os resultados de Parker (1864), aponta, como único caráter discordante dos obtidos por este último autor, a ausência de ossículos supra-orbitais, o que já havia sido observado por Alix (op. cit.) uma década antes.

Pycraft (1900) rejeita as divisões feitas por Huxley (1867) após estudar vários sistemas e órgãos dos grupos de ratitas e carinatas. Cria os termos Paleognathae e Neognathae, com base principalmente no arranjo dos ossos que compõem o palato, região que descreve cuidadosamente. Usou, em seus estudos, somente um crânio de *Eudromia elegans*, generalizando os resultados obtidos com esta espécie para toda a família. Alguns destes caracteres, contudo, não são observados em todos os gêneros, como a presença de um pequeno processo pós-orbital e a ausência de ossículos supra-orbitais, que não estão presentes nos gêneros *Tinamus* e *Crypturellus*. Outros caracteres, como a presença de uma fossa temporal conspícua e muito escavada só são encontrados em *Eudromia*. Compara extensivamente cada estrutura craniana encontrada nos Tinamidae (*Eudromia*) com as outras paleognatas e, com exceção das generalizações feitas para toda a família, as descrições concordam com o que foi observado em *Eudromia*.

Pycraft (1900) sumariza os seus resultados em uma chave dicotômica, na qual cita como caracteres diagnósticos para os tinamídeos a ausência de processo pós-orbital, um longo processo orbital do quadrado, o lacrimal não se articulando com o frontal, narinas do tipo esquizorrinas, septo interorbital perfurado e a porção rostral da lâmina do mesetmóide, que não é aparente entre a porção caudal dos nasais. Destes caracteres apontados como diagnósticos para Tinamidae, só o tipo das narinas e o septo interorbital perfurado são encontrados em todos os gêneros, mas a presença destes dois

caracteres não serve para diagnosticar esta família, já que estas estruturas são encontradas em muitas outras famílias de aves (BAUMEL *et al.*, 1993). Os outros caracteres apontados como diagnósticos não foram corretamente analisados (lacrimal não se articulando com o frontal) ou correspondem a somente um grupo de gêneros dentro da família (presença de um pequeno processo pós-orbital).

Os estudos específicos sobre a anatomia craniana de Tinamidae não são objeto de muita atenção a partir dos resultados de Alix (1874), já que a maior parte dos trabalhos é relativa às questões que envolvem o relacionamento desta família com o grupo das ratitas. Aparecem na literatura somente algumas descrições esporádicas, notadamente do palato, como a de Villiers (1946) e a de McDowell (1948), que redescrevem o palato de Tinamidae, e a de Verheyen (1960), que descreve brevemente o crânio de alguns gêneros de tinamídeos, todos eles procurando comparar os resultados com as ratitas. Os resultados obtidos por Villiers (1946) e por McDowell (1948) foram também confirmados no presente estudo, enquanto alguns caracteres observados por Verheyen (1960), como o tipo de narina (holorrina), a ausência do processo maxilar do nasal e o processo pós-orbital curto em *Crypturellus* foram descritos erroneamente, provavelmente por algum problema na preparação dos crânios. Os demais caracteres cranianos descritos por este autor para os representantes dos gêneros *Rhynchotus*, *Crypturellus*, *Eudromia* e *Nothoprocta*, concordam com os resultados aqui obtidos.

Cracraft (1974) realiza o primeiro estudo, em aves, com base nos princípios da sistemática filogenética. Na tentativa de solucionar o problema das relações de parentesco das aves paleognatas (ratitas e tinamídeos), trabalha principalmente com caracteres pós-cranianos, utilizando somente a descrição do palato existente na literatura para corroborar a monofilia das ratitas. Nas suas descrições, somente os representantes de dois gêneros (*Tinamus* e *Crypturellus*) são utilizados.



Houde (1988), ao descrever uma nova ordem de aves fósseis (Lithornithiformes), afirma que esta é distinta dos Tinamiformes principalmente por diferenças em caracteres pós-cranianos. Este mesmo autor compara as estruturas encontradas nos Lithornithiformes com as de Tinamidae, mas não cita o material analisado pertencente a esta última família. As semelhanças cranianas apontadas com os Tinamiformes são, em parte, mal esclarecidas, como “details of the postorbital process, zygomatic process, and tympanic cavity”, que não permitem uma análise mais aprofundada. Outros caracteres apontados como semelhantes entre os Lithornithidae e Tinamidae, como a presença conspícua de lacrimais e o processo caudal do palatino, também foram observados no presente estudo, embora este último somente em alguns gêneros.

Saiff (1988), numa série de trabalhos sobre a anatomia do ouvido médio das aves, descreve esta estrutura nos Tinamidae. Tal estudo, mais uma vez, objetivou determinar as relações filogenéticas entre os Tinamidae, as ratitas e as outras aves, produzindo uma descrição única dos tinamídeos. Observa alguns caracteres que não foram notados no presente estudo e nem por autores anteriores, como a presença de dois côndilos no processo ótico do quadrado, ressaltando-se que a presença de um único côndilo no quadrado é um caráter já descrito e figurado desde as primeiras descrições desta estrutura em tinamídeos (PARKER, 1864; PYCRAFT, 1900) e, provavelmente, sua observação não é pertinente. Outras estruturas descritas por este autor, como as variações observadas entre os diferentes gêneros quanto ao processo orbital do quadrado e a presença de duas cótilas na mandíbula, foram também observadas no presente estudo.

Lee *et al.* (1997) analisaram os estudos de filogenia das ratitas, comparando os resultados obtidos através das análises morfológicas e os de biologia molecular. Dos 58 caracteres morfológicos utilizados, somente sete são cranianos. Destes sete, um deles, o que trata do tamanho do processo zigomático sobre o

processo ótico do quadrado, está com a polarização incorreta, quando se refere que nos Tinamidae este processo cobre menos de um terço do processo orbital. É possível observar que, em *Rhynchotus*, *Eudromia* e *Nothoprocta*, o processo zigomático cobre metade, ou mais, do processo ótico do quadrado. Essa diferença de resultados pode ser creditada, mais uma vez, à generalização feita para toda a família, sem que se examinem mais exemplares de diversos gêneros.

De acordo com os resultados acima é possível notar que, quando a análise de caracteres é baseada em um número pequeno de gêneros, a ampliação destes resultados para toda a família é passível de imprecisões, tornando difíceis, muitas vezes, as comparações feitas entre os Tinamidae e as outras famílias de aves. Antes de analisar os Tinamidae com outras ordens ou famílias de aves deve-se procurar um conjunto de caracteres que sejam comuns a todos os gêneros.

Os ossos do crânio das aves adultas são extensivamente fusionados, não apresentando suturas visíveis (BAUMEL *et al.*, 1993), o que impossibilita sua individualização. Apenas na família Tinamidae a sutura frontoparietal persiste mesmo nos indivíduos adultos (ZUSI, 1993), fato confirmado em todos os indivíduos estudados.

A utilização de filhotes, principalmente aqueles que foram diafanizados, foi muito importante para verificar a contribuição de cada osso na formação de determinada estrutura. Desta forma, podem ser identificados caracteres homólogos entre os representantes dos diversos gêneros com uma maior segurança. Os estudos que usam exemplares nestas condições devem ser incentivados, na medida em que podem fornecer importantes subsídios para o estabelecimento de relações filogenéticas consistentes.

A utilização de indivíduos adultos (em alguns casos, de apenas um) e de poucos gêneros de uma determinada família pode levar a uma descrição deficiente e a uma polarização incorreta de caracteres,



que podem alterar o resultado de análises filogenéticas. Estas análises reduzidas, posteriormente generalizadas para todo o grupo, também podem apresentar caracteres diagnósticos que se revelam falsos apenas com a adição de mais um gênero.

As narinas dos Tinamidae são tipicamente esquizorrinas, com a borda caudal da narina óssea ultrapassando a porção caudal do processo nasal do premaxilar (ZUSI, 1983). A narina esquizorrina está geralmente associada às aves que apresentam rincocinetismo, sendo que nos Tinamidae esta forma de cinetismo é dividida em dois tipos: 'rincocinetismo central', cuja única zona de flexão está localizada na porção média da *pila supranasalis*, sendo característica também de ratitas; ou 'rincocinetismo extensivo', uma forma mais especializada de cinose craniana, em que a zona de flexão é encontrada em vários pontos ao longo da *pila supranasalis* (ZUSI, 1993). Alguns autores consideraram a narina dos Tinamidae como holorrinas (GADOW, 1892; VERHEYEN, 1960; SIBLEY; AHLQUIST, 1990), o que é um erro, provavelmente devido a problemas na preparação do material ou também à compilação de dados de outros autores sem uma análise mais aprofundada do material.

O mesetmóide é contíguo ao septo nasal ósseo, condição usualmente associada às aves rincocinéticas (ZUSI, 1983). A lâmina dorsal do mesetmóide, nos tinamídeos, exterioriza-se entre a porção caudal dos nasais, impedindo-os de se articularem nesta região. Esta estrutura é facilmente identificável em filhotes diafanizados e pode também estar presente em alguns jovens (*Eudromia elegans*, MHNT 391, Figura 11), sendo posteriormente fundida na região nasofrontal. A presença desta lâmina, exteriorizada entre os nasais, aparece também dentro do grupo das ratitas, como observado nos desenhos de *Rhea americana* (PARKER, 1864), *Apteryx oweni*, *Dromaeus novahollandie*, *Struthio camelus* (SIMONETTA, 1960), embora nestes não haja indicação da idade dos exemplares, aparecendo também em alguns Galliformes jovens (JOLLIE, 1957), o que pode ser mais um indicativo da

proximidade dos Tinamidae com as ratitas e os Galliformes.

Cracraft (1968) examina o complexo lacrimal-ectetmóide e afirma que a cabeça do lacrimal (= processo supra-orbital do lacrimal) é solidamente fusionado ao frontal, o que não foi observado em nenhuma das espécies estudadas; o que se observa é uma pequena projeção lateral do processo supra-orbital do lacrimal articulando-se com o frontal. Este mesmo autor afirma que o pé do lacrimal (= porção ventral do processo orbital do lacrimal) pode estar ausente em *Nothoprocta*, o que também não foi observado neste gênero. As únicas variações encontradas no lacrimal correspondem à região do duto nasolacrimal, que nos representantes dos gêneros *Tinamus*, *Crypturellus*, *Nothura*, *Eudromia* e *Taoniscus* apresentam-se como uma incisura para a passagem do citado duto, enquanto em *Rhynchotus rufescens* e *Nothoprocta* spp. ele apresenta-se como um forâmen e em *Tinamotis ingoufi* é apenas um estreitamento entre os processos supra-orbital e orbital do lacrimal.

O vômer apresenta-se fendido na sua porção caudal, embora Cracraft (1974) tenha afirmado que esta fusão imperfeita possa ser devida à idade, modo de preservação e até mesmo variação individual, sem citar os exemplares que suportariam suas afirmativas. Em todos os indivíduos analisados o vômer apresentou a sua porção caudal fendida, em extensões variáveis. Esta estrutura deve ser observada em um número maior de exemplares para que se confirmem ou não suas afirmações.

CONCLUSÕES

A descrição da osteologia craniana de *Nothura maculosa* e a sua comparação com representantes de oito dos nove gêneros de Tinamidae foi bastante útil na identificação dos seguintes caracteres comuns aos gêneros estudados: estreitamento da região média dos frontais, devido ao grande espaço ocupado pelas órbitas; participação dos parietais na



formação do processo pós-orbital, exceto, provavelmente, em *Taoniscus*; articulação do processo supra-orbital do lacrimal com o frontal muito reduzida; presença dos forâmenes orbitonasais lateral e medial, com o nervo olfatório ocupando o forâmen orbitonasal medial; óstio do canal faringotimpânico não confluyente; presença de única superfície articular para a porção dorsal do processo ótico do quadrado; crista nugal sagital discreta; crista nugal transversa discreta; fusão incompleta da porção caudal do vômer; presença dos espaços esfenopterigoidais rostral e caudal; articulação do pterigóide articula-se com a base do processo orbital do quadrado; ausência de incisura intercapitular no processo ótico do quadrado e, conseqüentemente, o processo ótico do quadrado possui só uma superfície articular com a caixa craniana; presença de dois côndilos no processo mandibular do quadrado; e presença de somente duas cótilas na porção caudal da mandíbula.

Os caracteres descritos para cada gênero foram comparados entre si, com o resultado de um número expressivo de caracteres comum a dois agrupamentos, sugerindo que, após uma análise filogenética, estes agrupamentos podem revelar-se monofiléticos. Um grande conjunto de caracteres foi comum ao grupo formado por *Tinamus* e *Crypturellus*, enquanto outro conjunto de caracteres foi comum ao grupo formado pelos gêneros *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Nothura*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*. Estes dois grandes grupos detectados concordam com as duas subfamílias (Tinaminae e Nothurinae, respectivamente) descritas por Miranda-Ribeiro (1938). A presença de um grande número de caracteres em comum aponta para a real existência destas subfamílias, mas a sua proposição deve possuir um suporte filogenético, contemplando também o gênero *Nothocercus*, não analisado. São caracteres comuns ao grupo *Tinamus* e *Crypturellus*: fontículo orbitocranial bastante reduzido; presença de ossículos supra-orbitais; articulação do lacrimal com os ossículos supra-orbitais;

porção caudal do mesetmóide não ossificada; processo pós-orbital grande e evidente; processo zigomático quadrangular, recobrimdo cerca de um terço do processo ótico do quadrado; ausência da fossa dorsal ao processo zigomático; fossa coanal reduzida; processo orbital do quadrado visível através do espaço esfenopterigoidal rostral; e tubérculo pseudotemporal conspícuo, dividindo a fossa *aditus* da mandíbula em duas porções.

São caracteres comuns ao grupo *Nothura*, *Rhynchotus*, *Nothoprocta*, *Taoniscus*, *Eudromia* e *Tinamotis*: processo pós-orbital discreto; fontículo orbitocranial conspícuo, ocupando uma grande área; ausência de ossículos supra-orbitais; porção dorsal do mesetmóide completamente ossificada; presença da fossa dorsal ao processo zigomático; ampla fossa coanal; ausência do processo orbital do quadrado no espaço esfenopterigoidal rostral; e tubérculo pseudotemporal discreto.

Os caracteres levantados para a família também podem contribuir significativamente para a elucidação das relações dos Tinamidae com as ratitas (emas, avestruzes, emus, casuares, kiwis), os Lithornithidae (*Lithornis*, *Paracathartes*, *Pseudocrypturus*) e as demais famílias de aves, especialmente os Galliformes.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Reginaldo J. Donatelli (Universidade Estadual Paulista, Campus de Bauru, SP) e ao Dr. Herculano M. F. Alvarenga (Taubaté, SP), por suas importantes críticas e sugestões a este manuscrito. Ao Prof. Dr. Germán B. Mahecha (Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG), que gentilmente forneceu parte do material diafanizado. A France M. Pedreira pelas ilustrações. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado de L. F. S., e ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq) pela bolsa de Produtividade em Pesquisa de E. H.



REFERÊNCIAS

- ALIX, E. Mémoire sur l'ostéologie et la myologie du *Nothura major*. **J. Zool.**, Paris, n. 3, p. 167-214; 252-282, 1874.
- ALVARENGA, H. Coleções osteológicas: perspectivas para a ornitologia no Brasil. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi**. Belém, v. 8, n. 1, p. 247-257, 1992.
- BAUMEL, J. J.; KING, A. S.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E.; BERGE, J. C. van den. (Eds.). **Handbook of avian anatomy**: nomina anatomica avium. 2.ed. Cambridge: Nutall Ornithological Club, 1993. 779 p. (Publication n. 23).
- BERGER, A. J. Anatomical variation and avian anatomy. **Condor**, Los Angeles, n. 58, p. 433-441, 1956.
- BLAKE, E. R. **Manual of Neotropical birds**. Chicago: Chicago University Press, 1977. v. 1. p. 12-80.
- BOETTICHER, H. von Beiträge zü einem phylogenetische begründeten, natürlichen System der Steisshuhner (Tinami) auf Grund einer taxonomisch verwertbarer Charaktere. **Jen. Zeitschr. Naturw.**, Jena, n. 69, p. 169-172, 1934.
- BOCK, W. J. History and nomenclature of avian family-group names. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, New York, v. 222, p. 1-281, 1994.
- BOHÓRQUEZ, G.; OLIVEIRA, C. A.. Técnica modificada de diafanização e coloração diferencial de cartilagem e osso em pequenos vertebrados. **R. Bras. Ci. Morfol.**, São Paulo, v. 11, n. 2, p. 204-207, 1994.
- CABOT, J. Order Tinamiformes. In: DEL HOYO, J., ELLIOT, A.; SARGATAL, J. (Eds.). **Handbook of the birds of the world. Ostrich to ducks**. Barcelona: Lynx Editions, 1992. v. 1. p. 111-138.
- CRACRAFT, J. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. **Am. Midl. Nat.**, New York, v. 80, n. 2, p. 316-359, 1968.
- CRACRAFT, J. Phylogeny and evolution of the ratite birds. **Ibis**, London, n. 116, p. 494-521, 1974.
- DONATELLI, R. J. Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes: Tyranni) 1. Gêneros *Glyphorhynchus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes*. **Ararajuba**, Belo Horizonte, v. 5, n. 1, p. 19-37, 1997.
- ELZANOWSKY, A. 1987. Cranial and eyelid muscles and ligaments of the tinamous (Aves: Tinamiformes). **Zool. Jb. Anat. Jena**, n. 116, p. 63-118.
- GADOW, H. On the classification of birds. **Proc. Zool. Soc. Lond.**, London, [v. n.] p. 229-256, 1892.
- HÖFLING, E. **Anatomia do crânio e da cintura escapular dos Ramphastidae (Aves: Piciformes) e de alguns grupos próximos, com implicações sistemáticas**. Tese (Livro-Docência). São Paulo: Universidade de São Paulo, 1995.
- HOUDE, P. Ostrich ancestors found in Northern Hemisphere suggest new hypothesis of ratite origins. **Nature**, London, n. 324, p. 563-565, 1986.
- HUDSON, G. E.; SCHREIWEIS, D. O.; WANG, S.-Y.; LANCASTER, D. A. A numerical study of the wing and leg muscles of Tinamous (Tinamidae). **Northwest Sci.**, Pullman, v. 46, n. 3, p. 207-255, 1972.
- HUXLEY, T. H. On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. **Proc. Zool. Soc. Lond.**, London, n. 27, p. 415-472, 1867.
- JEHL Jr., J. R.. The color patterns of downy young ratites and tinamous. **San Diego Soc. Nat. Hist. Trans.**, San Diego, v. 16, n. 13, p. 291-302, 1971.
- JOLLIE, M.. 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, 1957.
- LEE, K.; FEINSTEIN, J.; CRACRAFT, J. The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets. In: MINDELL, D. P. (Ed.). **Avian molecular evolution and systematics**, San Diego: Academic Press, 1997. 382 p.
- LUCAS, F. A. Notes on the osteology of the Spotted Tinamou (*Nothura maculosa*). **Proc. Unit. St. Nat. Mus.**, Washington, p. 157-158, 1886.
- McDOWELL, S. The bony palate in birds. Part I. The Palaeognathae. **Auk**, Washington, v. 65, n. 4, p. 520-549, 1948.
- MÉNDEZ, A. C. **Osteologia craniana de Alcedinidae Neotropicais (Aves: Coraciiformes)**. Dissertação (Mestrado). São Paulo: Universidade de São Paulo, 1998.
- MIRANDA-RIBEIRO, A.. Notas ornitológicas (XIII) Tinamidae (inhambús, jaós, taós, macucos, codornas, "perdizes", etc.). **R. Museu Paulista**, São Paulo, n. 23, p. 667-824, 1938.
- PARKER, W. K. On the osteology of *Pterocles*, *Syrhhaptes* and *Tinamus*. **Proc. Zool. Soc. Lond.**, London, n. 17, p. 253-260, 1862.
- PARKER, W. K. On the osteology of the gallinaceous birds and tinamous. **Trans. Zool. Soc. Lond.**, London, n. 5, p. 149-250, 1864.
- PYCRAFT, W. P. A. On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). **Trans. Zool. Soc. Lond.**, London, n. 15, p. 149-290, 1990.
- REDINS, C. A. O órgão pineal das aves. **B. Mus. Para. Emílio Goeldi. Série Zool.**, Belém, v. 8, n. 1, p. 19-32, 1992.
- SAIFF, E. The anatomy of the middle ear of the Tinamiformes (Aves: Tinamidae). **J. Morphol.**, New York, n. 196, p. 107-116, 1988.
- SALVADORI, T. **Catalogue of the Chenomorphae (Palamedeae, Phoenicopterii, Anseres), Crypturi and Ratitae in the collection of the British Museum**. London: Longmans & British Museum (Natural History), 1895. v. 27. p. 496-570.
- SIBLEY, C.; AHLQUIST, J. E. **Phylogeny and classification of birds**. Yale: New Haven, 1990. 1111 p.
- SICK, H. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997. 862 p.
- SIMONETTA, A. M. On the mechanical implications of the avian skull and their bearing on the evolution and classification of birds. **Quart. Rev. Biol.**, New York, v. 35: p. 204-220, 1960.
- TEIXEIRA, D. M.; NACINOVIC, J. B. A plumagem natal de *Taoniscus nanus*. **Ararajuba**, Rio de Janeiro, n. 1, p. 113-114, 1990.
- VERHEYEN, R. 1960. Les tinamous dans les systèmes ornithologiques. **Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.**, Bruxelles, v. 36, n. 1, p. 1-11, 1960.



Osteologia craniana dos Tinamidae (Aves: Tinamiformes), com implicações sistemáticas

VILLIERS, C. G. S. The relations of the vomer and palatoquadrate bar to the cranial rostrum in the Tinamou (*Crypturellus* species). **Ann. Univ. Stellenbosch**, Stellenbosch, v. 24, n. 2, p. 23-39, 1946.

WARD, R. A. A study of the host distributon and some relationships of Mallophaga parasitic on birds of the order Tinamiformes, part 1. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, New York, v. 50, n. 2, p. 335-353, 1957.

ZUSI, R. L. A functional and evolutionary analisys of rhynchokinesis in birds. **Smithson. Contrib. Zool.**, Washington, n. 395, p. 1-140, 1983.

ZUSI, R. L. Patterns of diversity in avian skull. In: HANKEN, J.; HALL, B. L. (Eds.). **The Skull**. Chicago: Chicago University Press, 1993. v. 2. p. 391-437.

Recebido: 25/02/2000
Aprovado: 11/03/2002



Apêndice. Material examinado.

Gênero *Tinamus*:

T. tao: 1 M (AZ 134, Vila Rica, MT), 2 F (AZ 135, Vila Rica, MT e MHNT 1265, Tapurah, MT);

T. solitarius: 3 M (AZ 136, cativoiro; MHNT 497 e MHNT 801, Ubatuba, SP), 5 F (AZ 137, AZ 138, AZ 139, cativoiro; MHNT 1016, Ubatuba, SP e MHNT 1022, Águas Claras, SC) e 3 de sexo indeterminado (MHNT 08, MHNT 961, MHNT 1318, cativoiro).

Gênero *Crypturellus*:

C. cinereus: 1 F (AZ 140, Vila Rica, MT);

C. soui: 1 M (AZ 141, Vila Rica, MT) e 2 F (AZ 142, Vila Rica, MT e MHNT 299, rio Caiapó, TO);

C. obsoletus: 1M (MHNT 1163, São Luiz do Paraitinga, SP), 3 F (MHNT 7, Ubatuba, SP; MHNT 1233, Parati, RJ e MHNT 832, São Caetano, SP) e 1 de sexo indeterminado (MHNT 1135, Parati, RJ);

C. undulatus: 4 M (MHNT 305, Rio Caiapó, TO; MHNT 408, Rio Crixás, GO; MHNT 613, Cocalinho, MT e AZ 143, Minaçu, GO) e 1 F (AZ 144, Minaçu, GO);

C. strigulosus: 1 M (AZ 145, Vila Rica, MT);

C. noctivagus: 1M (MHNT 1490, Sete Barras, SP), 1 F (MHNT 909 Sete Barras, SP) e 1 de sexo indeterminado (AZ 146, Parque Estadual do Rio Doce, MG);

C. variegatus: 1 F (MHNT 616, Maués, AM);

C. parvirostris: 1M (MHNT 773, Rio Crixá Mirim, GO), 6 F (AZ 147, Minaçu, GO; MHNT 638, Rio Caiapó, TO, MHNT 328, cativoiro; MHNT 641 e MHNT 673, Cocalinho, MT; MHNT 224, Vale do Paraíba, SP);

C. tataupa: 2 M (MHNT 375, Rio Teles Pires, MT e MHNT 1530, Taubaté, SP) e 2 F (MHNT 489, Redenção da Serra, SP e MHNT 610, Taubaté, SP).

Gênero *Rhynchotus*:

R. rufescens: 5 M (AZ 148, AZ 149, AZ 150, AZ 151, cativoiro; MHNT 689, Urutaí, BA), 7 F (AZ 152, AZ 153, AZ 154, cativoiro; MHNT 719, Guripi, TO, MHNT 1164, São Lucas, SP, MHNT 220 e MHNT 09, Sul da Bahia, BA) e 2 de sexo indeterminado (AZ 155, cativoiro; MHNT 212, Mato Grosso, MT).

Gênero *Nothoprocta*:

N. cinerascens: 1 de sexo indeterminado (MACN 1028, Três Lagos, AR);

N. pentlandii: 1 de sexo indeterminado (MACN 53514, Três Lagos, AR).

Gênero *Nothura*:

N. maculosa: 2 M (MHNT 1488, Quaraí, RS e MHNT 213, Taubaté, SP), 1 F (MHNT 06, Pindamonhangaba, SP) e 1 de sexo indeterminado (MHNT 247, Tremembé, SP);

N. boraquira: 1 F (MHNT 1017, Jucurutu, BA), 1 de sexo indeterminado (MHNT 253, Jucurutu, BA);

N. minor: 1 M (MHNT 1441, Taguatinga, DF).

Gênero *Taoniscus*:

T. nanus: 1 M (MHNT 1576, Taguatinga, DF) e 1 F (MHNT 1400, Taguatinga, DF).

Gênero *Eudromia*:

E. elegans: 3 F (MHNT 391, Rio Negro, AR; MHNT 345, Bajo Trapalcó, AR e HA 751, Santa Cruz, AR).

Gênero *Tinamotis*:

T. ingoufi: 1 M (MACN 142, Três Lagos, AR) e 1 F (MHNT 380, Santa Cruz, AR).

Os filhotes das seguintes espécies, conservados em etanol 70 % v/v, foram analisados: *Nothura maculosa*, dois indivíduos (AZ 156, Parque Nacional da Serra da Canastra, MG; AZ 157,



cativeiro); *Rhynchotus rufescens*, dois indivíduos (AZ 158, Parque Nacional da Serra da Canastra, MG; AZ 159, cativeiro); *Crypturellus parvirostris*, um indivíduo (AZ 160, cativeiro) e *Tinamus solitarius*, dois indivíduos (AZ 161, AZ 162, cativeiro). Foram também utilizados os seguintes exemplares diafanizados: *Nothura maculosa*, dois indivíduos (AZ 163, Quaraí, RS; AZ 164,

cativeiro); *Rhynchotus rufescens* 10 indivíduos (AZ 165, AZ 166, AZ 167, AZ 168, AZ 169, AZ 170, AZ 171, AZ 172, AZ 173, AZ 174, Quaraí, RS, AZ 175, cativeiro); *Crypturellus parvirostris*, um indivíduo (AZ 176, cativeiro), *Crypturellus obsoletus*, um indivíduo (AZ 177, cativeiro) e *Tinamus solitarius*, dois indivíduos (AZ 178 e AZ 179, cativeiro).

