

# Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni) 1. Gêneros *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes*<sup>1</sup>

Reginaldo José Donatelli

Departamento de Ciências Biológicas/FC/UNESP, C. P. 473, 17033-360, Bauru, SP. E-mail: rjdonat@azul.bauru.unesp.br

Recebido em 20 de dezembro de 1996; aceito em 07 de abril de 1997

**ABSTRACT.** Jaw apparatus of the Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni) 1. Genera *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* and *Dendrocolaptes*. Five species were initially considered in order to study the phylogenetic relationships and evolution of Dendrocolaptidae, through an analysis of the jaw apparatus: *Glyphorhynchus spirurus*, *Campylorhamphus procurvoides*, *Dendrocincla fuliginosa*, *Xiphorhynchus guttatus* and *Dendrocolaptes certhia*. Five specimens preserved in 70% alcohol v/v and a complete skeleton of *Glyphorhynchus spirurus* were obtained from Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará, Brazil. Seven bone structures which could be considered as systematic characters: ectethmoid bony projection, squamosal process, prepalatine bar, ventral palatine crest, transpalatine process, rostral extension of the pterygoid and pseudocoronoid process. The jaw musculature is composed of 18 muscles. The *adductor mandibulae externus caudalis medialis*, *adductor mandibulae posterior* and *pseudotemporalis superficialis* were poorly developed in these woodcreepers. The *protractor quadratus* system has two different muscles, unlike other groups of birds which have just one. The greatest structural variation was found in the muscles of the pterygoid system. *Glyphorhynchus spirurus* was different from other species in relation to bone and muscle structures studied; *Xiphorhynchus guttatus* and *Dendrocolaptes certhia* showed some common features in bone and muscle structures. An intermediate condition existed for the other species studied. However, these similarities and/or differences do not point toward any relationships among the taxa. The remaining genera of the family are to be the subject of future studies, in order to establish an assumption of the phylogenetic relationship associated with group evolution. This analysis is essential in order to avoid *ad hoc* assumptions, based on the degree of similarity or difference among the taxa involved.

**KEY WORDS:** Cranial osteology, dendrocolaptidae, jaw musculature, *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus*, *Dendrocolaptes*.

**RESUMO.** Em uma primeira etapa no estudo das relações filogenéticas e da evolução dos Dendrocolaptidae, por meio da análise da osteologia e miologia cranianas, cinco espécies foram consideradas: *Glyphorhynchus spirurus*, *Campylorhamphus procurvoides*, *Dendrocincla fuliginosa*, *Xiphorhynchus guttatus* e *Dendrocolaptes certhia*. Os resultados indicam que há sete estruturas ósseas do crânio que podem ser consideradas em uma futura discussão filogenética: processo ósseo do ectetmóide, processo esquamosal, barra pré-palatina, crista palatina ventral, processo transpalatino, expansão rostral do pterigóide e processo pseudocoronóide. Dezoito músculos compõem a musculatura que movimenta as maxilas. Os músculos *adductor mandibulae externus caudalis medialis*, *adductor mandibulae posterior* e *pseudotemporalis superficialis* mostraram-se pouco desenvolvidos nesses arapuçes. O sistema protractor do quadrado apresentou dois músculos distintos, *M. protractor pterygoidei* e *M. Protractor quadrati*. A maior variação estrutural foi encontrada nos músculos do sistema pterigóideo. *Glyphorhynchus spirurus* mostrou-se distinta das demais espécies em relação às estruturas osteológicas e miológicas analisadas; *Xiphorhynchus guttatus* e *Dendrocolaptes certhia* mostraram algumas similaridades em comum em relação as mesmas características. Uma condição intermediária foi encontrada nas demais espécies, isto é, ora apresentaram similaridades, ora diferenças em relação a essas duas espécies. Todavia, essas similaridades e/ou diferenças não indicam qualquer grau de parentesco entre esses táxons. Para tanto, torna-se necessário o estudo dos demais gêneros da família, etapa básica para se analisar a filogenia e a evolução dessas aves. Esta análise é essencial a fim de que sejam evitadas hipóteses *ad hoc* baseadas no grau de similaridade e/ou diferenças entre os táxons envolvidos.

**PALAVRAS-CHAVE:** Dendrocolaptidae, osteologia craniana, musculatura maxilar, *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus*, *Dendrocolaptes*.

Os Dendrocolaptidae pertencem à Ordem Passeriformes, Subordem Tyranni e Superfamília Furnarioidea que engloba também os Furnariidae, Formicariidae e Rhinocryptidae, todos endêmicos da região Neotropical. A estrutura da siringe do tipo traqueal separa os Furnarioidea de todos os demais Passeriformes (Sick 1993).

Segundo Morony *et al.* (1975) a família compreende 52 espécies distribuídas em 13 gêneros; Sibley e Monroe (1990) e Sibley e Ahlquist (1990) listam 49 espécies em 13 gêneros. Mais recentemente, Monroe e Sibley (1993) destacam 48 espécies distribuídas em 13 gêneros.

Tão divergente quanto o número de espécies é a posição sistemática da família. Garrod (1877) incluiu os Dendrocolaptidae na Subordem Tracheophonae, composta por cinco famílias, das quais as mais relacionadas seriam Dendrocolaptidae e Furnariidae. Sclater (1890) considera os Dendrocolaptidae subdivididos em cinco subfamílias (Furnariinae, Synallaxinae, Philydorinae, Sclerurinae e Dendrocolaptinae) sendo que os Dendrocolaptinae, Furnariinae e Philydorinae foram consideradas as mais relacionadas, fato este que se opõe diretamente à proposta de Garrod (1877). Ihering (1915) corrobora a proposta de Sclater (1890) e critica a proposta de Ridgway (1911 *apud* Ihering 1915) que aproximava os Dendrocolaptidae e os Furnariidae baseando-se no tipo de narina. Mais recentemente, Feduccia (1973) baseando-se em caracteres morfológicos e padrões eletroforéticos da hemoglobina dos Dendrocolaptidae e Furnariidae, chegou a conclusão que ambos são grupos-irmãos, sendo os Dendrocolaptidae mais especializados. Vaurie (1980) acentua as diferenças entre esses dois grupos. De acordo com Sick (1993) houve muitas propostas de reunir os dois grupos em uma única família, fato este que é utilizado atualmente por Sibley e Ahlquist (1990), Sibley e Monroe (1990) e Monroe e Sibley (1993). Pode-se observar o grau de divergência entre os vários autores em relação a posição sistemática dos arapaçus.

Este trabalho tem por objetivo descrever a osteologia e a miologia cranianas de cinco gêneros de arapaçus, a saber: *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes*.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os seguintes espécimens utilizados neste trabalho são provenientes do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará: *Dendrocolaptes certhia* (MPEG A5214), *Dendrocincla fuliginosa* (MPEG A5597), *Xiphorhynchus guttatus* (MPEG A3635), *Glyphorhynchus spirurus* [(MPEG A3640) (MPEG esqueleto completo)] e *Campylorhamphus procurvoides* (MPEG A597).

A osteologia craniana e da mandíbula assim como a musculatura que movimenta as maxilas foram estudadas comparativamente, descritas e desenhadas com o auxílio de um estereomicroscópio Leica MS3 (64 aumentos). *Dendrocolaptes certhia* foi utilizada como referencial para

a comparação das diversas estruturas anatômicas; *Campylorhamphus procurvoides* foi utilizada como referencial da musculatura que movimenta as maxilas.

A nomenclatura utilizada para a descrição da osteologia do crânio, mandíbula demais estruturas associadas seguiu a *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.* 1993). Para a descrição da musculatura relacionada ao movimento das maxilas foi utilizada a nomenclatura proposta por Richards e Bock (1973). Em casos onde não foi possível utilizar-se de um desses referenciais, foram usadas letras para evitar a criação desnecessária de nomes.

A numeração das aponeuroses seguiu o método utilizado por Höfling e Gasc (1984), ou seja, as aponeuroses de origem são designadas por algarismos arábicos enquanto que aquelas de inserção são representadas por algarismos romanos. A tabela 1 relaciona as aponeuroses de cada sistema muscular com as espécies estudadas.

## RESULTADOS

### A. OSTEOLOGIA

A fusão dos ossos do esqueleto das aves durante seu desenvolvimento dificulta o estudo individual de cada um de seus componentes. Por essa razão, para a descrição e análise dos componentes ósseos do crânio e da mandíbula dos arapaçus, serão consideradas as regiões ósseas sob a denominação geral de *Ossa Cranii*, *Ossa Faciei* e *Ossa Mandibula*.

#### 1. *Ossa Cranii*

##### 1.1. Regiões frontal, parietal e esquamosal.

A região frontal (F - figuras 1-5) articula-se rostralmente com a região nasal por meio da sutura fronto-nasal (SFN - figuras 1-5). Em sua porção rostral observa-se uma proeminência óssea côncava em todas as espécies e que se torna achatada em direção à região parietal. Lateralmente, a região frontal funde-se com a região lacrimal (L - figuras 1-10). Dorsocaudalmente a região frontal continua-se com a região parietal (P - figuras 1-10) e laterocaudalmente o mesmo ocorre com o processo pós-orbital (PrPO - figuras 6-10). Ventralmente, funde-se ao septo interorbital e ao ectotmóide. O diâmetro interorbital varia entre as espécies, sendo maior em *C. procurvoides* (figura 5) e menor em *G. spirurus* (figura 4).

A região parietal (P - figuras 1-10) limita-se ventrolateralmente com a região esquamosal por meio da crista temporal superior (CrTS - figuras 6-10); laterocaudalmente contata-se com a região exoccipital por meio da crista occipital (CrO - figuras 6-10) e em sua porção caudomediana com a região supraoccipital (SO - figuras 1-5).

A região parietal mostra-se expandida lateralmente cerca de duas vezes o diâmetro interorbital em *C. procurvoides* (figura 5); cerca de duas vezes e meia em *D. fuliginosa* (figura 2) e *X. guttatus* (figura 3); cerca de três vezes em *G. spirurus* (figura 4) e três vezes e meia em *D.*

*certhia* (figura 1). Essas medidas relativas indicam não somente o grau de expansão da região parietal sobre a frontal, mas fornecem também a dimensão da caixa craniana nas diversas espécies.

O processo pós-orbital (PrPO - figuras 6-10) é formado pela fusão dos ossos frontal, parietal, esquamosal e possivelmente do orbitosfenóide. Este processo é bastante curto - atinge cerca de 25% da distância entre sua origem no crânio e a barra jugal - em todas as espécies. Apresenta-se achatado em sua base em *D. certhia* (figura 6) e *G. spirurus* (figura 9); em *X. guttatus* (figura 8) e *D. fuliginosa* (figura 7) o mesmo é fino. Já em *C. procurvoldes* o mesmo é inconspícuo.

A região esquamosal (E - figuras 6-10) é delimitada dorsalmente pela crista temporal superior (CrTS - figuras 6-10) e ventrolateralmente pela crista occipital (CrO - figuras 6-10). A fossa temporal (FT - figuras 6-10) é bastante desenvolvida e estende-se até a região caudomediana da caixa craniana. Apresenta-se mais longa do que larga em todas as espécies.

A região esquamosal delimita-se rostrolateralmente com a região orbitosfenóide por meio do processo esquamosal (PrE - figuras 6-10) e rostródorsalmente com a região frontal por meio do processo pós-orbital (PrPO - figuras 6-10). O processo supra-meático não foi observado nas espécies em estudo.

O processo esquamosal (PrE - figuras 6-10) apresenta-se com uma forma pontiaguda voltada ventrolateralmente para a órbita; em sua porção mediana forma um sulco que desaparece em sentido rostrocaudal. Em *D. fuliginosa* (figura 7) o mesmo inexistente e em *G. spirurus* (figura 9) o sulco é pouco conspícuo. Nas demais espécies onde o processo esquamosal é bem desenvolvido e apresenta um sulco, pode-se definir as faces ventral, dorsal, lateral e medial, ao contrário do que foi observado em outros grupos de aves. Trata-se da região de origem das fibras carnosas e das aponeuroses dos músculos *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* e *adductor mandibulae externus ventralis*. A maior distância entre o processo pós-orbital e o esquamosal é observada em *X. guttatus* (figura 8) e *C. procurvoldes* (figura 10).

### 1.2. Regiões orbitosfenóide, septo interorbital e ectetmóide.

A região orbitosfenóide situa-se na porção caudal da órbita; limita-se rostromedialmente com o septo interorbital (SI - figuras 6-10) onde se pode observar uma intumescência característica em todas as espécies. Ventralmente observa-se o forâmen de passagem do nervo trigêmeo. Dorsolateralmente constata-se uma forte depressão em *X. guttatus*.

O septo interorbital (SI - figuras 6-10) funde-se laterorostralmente com a região ectetmóide (ET - figuras 6-10) e rostródorsalmente com a face ventral da região frontal; ventromedialmente continua-se com os ossos palatino (PA - figuras 11-15), pterigóide (PT - figuras 11-15) e paraesfenóide (PAR - figuras 11-15).

A região ectetmóide (ET - figuras 6-10) apresenta-se

fundida dorsolateralmente com a região frontal, de onde se pode destacar um único forâmen, o forâmen do ectetmóide. Esta região apresenta-se com várias formas nas diversas espécies estudadas; todavia, todas apresentam um processo ósseo (PrET - figuras 6-10) bem desenvolvido, que se estende ventrolateralmente e atinge a face dorsal da barra jugal, sem contudo haver fusão. Este processo mostra-se bastante largo em *D. certhia* (figura 6) e *X. guttatus* (figura 8) e *C. procurvoldes* (figura 10). Em *X. guttatus* e em *D. fuliginosa* (figura 7) o mesmo apresenta-se na forma de um cone invertido.

### 1.3. Regiões occipital, basioccipital, basisfenóide e paraesfenóide.

A região occipital compreende as regiões dos ossos exoccipitais (EX - figuras 6-15), supraoccipital (SO - figuras 1-5) e basioccipital (BA - 11-15) fundidos.

A região exoccipital (EX - figuras 6-15) limita-se dorsolateralmente com a região esquamosal (E - figuras 6-10) por meio da crista occipital (CrO - figuras 6-10) que se estende em uma ampla porção laterocaudal no crânio; delimita-se ventrolateralmente com a *cavitas timpanica* por meio da *ala timpanica*.

A região supraoccipital (SO - figuras 6-15) apresenta uma intumescência bem desenvolvida, característica em todas as espécies analisadas.

Na região basioccipital (BA - figuras 11-15) destaca-se o côndilo occipital (CO - figuras 11-15) e a fossa subcondilar (Fsc - figuras 11-15) que se mostra melhor desenvolvida em *X. guttatus*. Entre esta região e a basisfenóide (BA - figuras 11-15) pode-se observar um par de cristas basioccipitais em todas as espécies exceto *G. spirurus*. Não foram observados processos basioccipitais.

A região basisfenóide (BS - figuras 11-15) é bastante ampla e o processo basitemporal inexistente nas espécies de arapaçus estudadas.

A região paraesfenóide (PAR - figuras 11-15) articula-se rostrolateralmente com o pterigóide e rostralmente com o palatino; dorsalmente funde-se ao septo interorbital e com a região orbitosfenóide.

## 2. Ossa Faciei

### 2.1. Ossa maxillae et palati

A maxila superior (MS - figuras 1-10) apresenta cerca da metade do comprimento total do crânio em *D. fuliginosa* e em *G. spirurus*; já em *D. certhia* e em *X. guttatus* a mesma tem cerca de 60% deste comprimento e em *C. procurvoldes*, a mesma tem cerca de 80% do comprimento total do crânio. Observa-se também que esta última espécie apresenta um rostro ósseo bastante longo em relação à caixa craniana mais a porção orbital; apresenta ainda a maxila superior bem estreita que se curva abruptamente, rostroventralmente, a partir da base.

De forma geral a abertura externa das narinas (NA - figuras 1-10) ocupa aproximadamente 25% do comprimento da maxila superior em todas as espécies, exceto em *X. guttatus* onde a mesma não atinge 20% deste comprimento. A região do osso nasal apresenta uma barra lateral

disposta lateralmente à abertura externa da narina; esta articula-se ventrolateralmente com a porção rostral da barra jugal e com a porção laterocaudal da maxila superior. A barra lateral é inconspícua em *G. spirurus* e *C. procurvoides* e apresenta-se longa e inclinada nas demais espécies.

O palatino (PA - figuras 6-10) é um osso que se estende do pterigóide (PT - figuras 6-10) caudalmente à porção ventrocaudal da maxila superior. Sua expansão dorsal forma o corpo do palatino que se articula dorsalmente com o septo interorbital. A lâmina palatina estende-se ventrolateralmente a partir do corpo do palatino.

O palatino apresenta em sua porção mediana a fossa medial palatina (FM - figuras 11-15) delimitada pelas cristas palatinas ventrais (CrPV - figuras 11-15) o que forma uma fenda estreita na maioria das espécies exceto em *G. spirurus* (figura 14) onde a mesma é alargada.

Em todas as espécies estudadas nota-se que as cristas palatinas laterais (CrPL - figuras 11-15) encontram-se caudalmente na região de articulação com o pterigóide; não há processo mediopalatino. A crista palatina lateral (figuras 11-15) é estreita e está ligada laterocaudalmente ao corpo do palatino; ventrolateralmente continua-se com a barra pré-palatina, formando o processo transpalatino (PrTPA - figuras 11-15). A crista lateral palatina e o processo transpalatino são estreitos em todas as espécies aqui analisadas, exceto em *C. procurvoides*. O processo transpalatino é curto em todas as espécies, isto é, atinge menos de 20% da distância desde o seu ponto de origem até a região basitemporal.

O pterigóide (PT - figuras 6-15) forma uma expansão rostral bem desenvolvida em todas as espécies; esta articula-se com a porção ventral do septo interorbital e com a porção caudomedial do palatino. Em sua porção dorsocaudal observa-se um processo dorsal, ligeiramente curvo dorsocaudalmente. Neste insere-se a aponeurose do músculo *protractor pterygoidei*, sendo bem desenvolvido em todas as espécies exceto *G. spirurus*. A porção caudal do pterigóide articula-se com o côndilo pterigóideo do quadrado. Não foi observado o processo retrator do pterigóide em sua porção rostroventral.

### 2.2. Quadratum

O osso quadrado situa-se na junção entre a caixa craniana, região palatina e mandíbula, desempenhando assim um papel central em todos os movimentos cinéticos do crânio. O quadrado apresenta uma estrutura central denominada *corpus quadrati* que se interliga com os processos ótico, orbital e mandibular.

O processo ótico (PrOtQ - figuras 6-10) articula-se dorsocaudalmente com a região esquamosal por meio do processo esquamosal (PrE - figuras 6-10). Apresenta-se bastante alargado e plano na maioria das espécies exceto em *G. spirurus* (figura 9) onde o mesmo é estreito.

O processo orbital do quadrado (PrOrQ - figuras 6-10) projeta-se rostrodorsomedialmente na órbita a partir do *corpus quadrati*. Em *X. guttatus* (figura 8) e em *D. certhia* (figura 6) apresenta sua porção distal abaulada e achatada

semelhante à "cabeça de um machado", porém mais curta nesta última espécie. Em *D. fuliginosa* (figura 7) o mesmo é curto - não atinge 25% do comprimento correspondente ao pterigóide que se situa medialmente - e em *G. spirurus* (figura 9) é estreito e alongado, isto é, atinge cerca da metade desse comprimento. Já em *C. procurvoides* a porção distal deste processo é subdividida em uma parte rostral e uma caudal (figura 10). Em *X. guttatus* (figura 8) o processo orbital do quadrado ocupa uma posição bem oblíqua na órbita muito próximo da região orbitoesfenóide.

O processo mandibular do quadrado estende-se ventralmente a partir do *corpus quadrati* e articula-se com a região dorso-caudal da mandíbula por meio de três côndilos: medial, lateral e caudal. O primeiro (CoMQ - figuras 11-15) é o mais desenvolvido e forma uma estrutura arredondada e bulbosa ("knob-like") em todas as espécies (figuras 11-13; 15), exceto em *G. spirurus* (figura 14). Nesta última, os côndilos medial e lateral apresentam-se igualmente desenvolvidos. O côndilo lateral (CoLQ - figuras 11-15) continua-se com o côndilo caudal (CoCQ - figuras 11-15); ambos apresentam uma estrutura achatada ao contrário do côndilo medial. O quadrado apresenta em sua porção de articulação com o pterigóide um pequeno côndilo pterigóideo.

A barra jugal (J - figuras 1-15) articula-se rostrolateralmente com a maxila superior (MS - figuras 1-10) e caudolateralmente com o côndilo lateral do quadrado. Sua articulação com a face laterocaudal da maxila superior é caudal a articulação da barra pré-palatina com a maxila superior em todas as espécies (figuras 11-15).

### 3. Ossa Mandibula

A mandíbula apresenta-se curvada ventralmente somente em *C. procurvoides* acompanhando a maxila superior. Pode-se subdividi-la em parte sínfisiária, que apresenta a sínfise mandibular; em parte intermediária, que abriga geralmente a fenda rostral, observada somente em *D. fuliginosa*; e a parte caudal, que é a principal região de inserção dos músculos que se originam no crânio. Todavia, nem sempre se pode caracterizar os limites entre essas partes, principalmente entre essas duas últimas regiões.

A sínfise mandibular (Si - figura 16) ocupa cerca de 40% do comprimento total da mandíbula em *D. fuliginosa*, *D. certhia* e *G. spirurus*; em *X. guttatus* (figura 16) ocupa a metade desse comprimento e em *C. procurvoides* cerca de 70% do comprimento total da mandíbula.

Na região dorsal da mandíbula pode-se distinguir o processo pseudocoronóide (Prpsc - figura 17), local de inserção do tendão comum dos vários componentes do músculo *adductor mandibulae externus rostralis*. O processo pseudocoronóide apresenta-se pouco conspícuo entre as espécies de arapaçus. Dorsocaudalmente pode-se observar a fossa articular quadrática (FarQ - figura 18), região de articulação quadrado/mandíbula. Rostralmente na mesma região situa-se a crista intercotilar (CrI - figura 18), local de inserção do ligamento quadratomandibular.

Na face lateral da mandíbula pode-se observar uma

ligeira depressão (d - figura 17) por onde se insere parte das fibras carnosas do músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*.

Na face medial da mandíbula destaca-se o processo medial da mandíbula (PrM - figuras 19 e 20), bastante curto em todas as espécies; sua porção dorsocaudal é achatada. Não foi observado o processo retroarticular ou o tubérculo pseudotemporal, exceto em *D. fuliginosa* onde este último mostra-se pouco desenvolvido. A fossa caudal é pouco profunda.

De uma forma geral, a porção caudal da mandíbula é muito pouco desenvolvida se comparada com outros grupos de aves.

## B. MUSCULATURA

### 1. Sistema Adutor Mandibular Externo

Este sistema compõe-se de três músculos: músculo *adductor mandibulae externus rostralis*, músculo *adductor mandibulae externus ventralis* e músculo *adductor mandibulae externus caudalis*.

#### 1.1. Músculo *adductor mandibulae externus rostralis*

Este músculo pode ser subdividido em três partes distintas de acordo com as origens e inserções de suas fibras carnosas e aponeuroses: *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*, *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* e *adductor mandibulae externus rostralis medialis*.

##### 1.1.1. Músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis* (amert)

Esta porção do músculo *adductor mandibulae externus rostralis* situa-se entre as porções *lateralis* e *medialis* do mesmo músculo e dorsalmente aos demais músculos do sistema adutor mandibular externo.

Origina-se por meio de fibras carnosas na região laterodorsocaudal do crânio, região da fossa temporal, onde ocupa toda a sua superfície. As fibras carnosas orientam-se rostrolateralmente inserindo-se perpendicularmente em uma bem desenvolvida aponeurose I, fato este que confere ao músculo um aspecto bipenado. Na porção dorsorostral da fossa temporal originam-se feixes carnosos distintos dos anteriores e que se orientam em sentido rostrolateral, inserindo-se lateralmente na aponeurose II. As aponeuroses I e II estão inseridas na face dorsal da mandíbula, ou seja, processo pseudocoronóide.

Em *D. fuliginosa* as fibras carnosas que se inserem na aponeurose I não são simétricas, isto é, a porção dorsal é maior do que a ventral de forma que esta aponeurose encontra-se deslocada mais ventralmente. Em *G. spirurus* observa-se um menor desenvolvimento dos componentes musculares se comparado aos demais arapaçus estudados. Em *X. guttatus* observou-se que o componente originado na porção dorsorostral da fossa temporal não está ligado à aponeurose II mas às fibras musculares que se inserem na aponeurose I. Desta forma, essa porção originada mais rostralmente é parte integrante das fibras originadas em toda fossa temporal.

Basicamente, trata-se de um músculo bem desenvolvido com muitas fibras musculares curtas que se inserem na aponeurose I. Em *C. procurvoides*, as fibras musculares apresentam-se estreitas e acompanham a forma da fossa temporal; é mais estreita que aquela observada em *D. certhia* e *D. fuliginosa*; as fibras musculares quase que se encontram na região caudal do crânio devido a fossas temporais serem também estreitas e alongadas. A estrutura, todavia, é basicamente igual nos demais arapaçus.

Em termos de tamanhos relativos, em uma escala decrescente de tamanho muscular, as fibras musculares mais desenvolvidas são aquelas de *D. certhia*, *D. fuliginosa*, *X. guttatus*, *C. procurvoides* e *G. spirurus*, respectivamente.

##### 1.1.2. Músculo *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* (amerl)

Trata-se da porção mais lateral do músculo *adductor mandibulae externus rostralis*. A origem é aponevrótica na região lateral do processo esquelético por meio da aponeurose I. As fibras carnosas originam-se da face lateral desta aponeurose e formam uma massa muscular bem desenvolvida; orientam-se rostrolateralmente passando medialmente à barra jugal e se inserem na face lateral da aponeurose III, inserida caudalmente às aponeuroses I e II, na face dorsal da mandíbula.

Em *X. guttatus* e em *G. spirurus* a inserção da aponeurose III é rostral às aponeuroses I e II, na face dorsolateral da mandíbula. Em termos de desenvolvimento observou-se que além de *C. procurvoides*, este músculo é também desenvolvido em *D. certhia* e *G. spirurus*. Em *D. fuliginosa* o mesmo apresentou-se inconspícuo. *X. guttatus* apresenta uma condição intermediária.

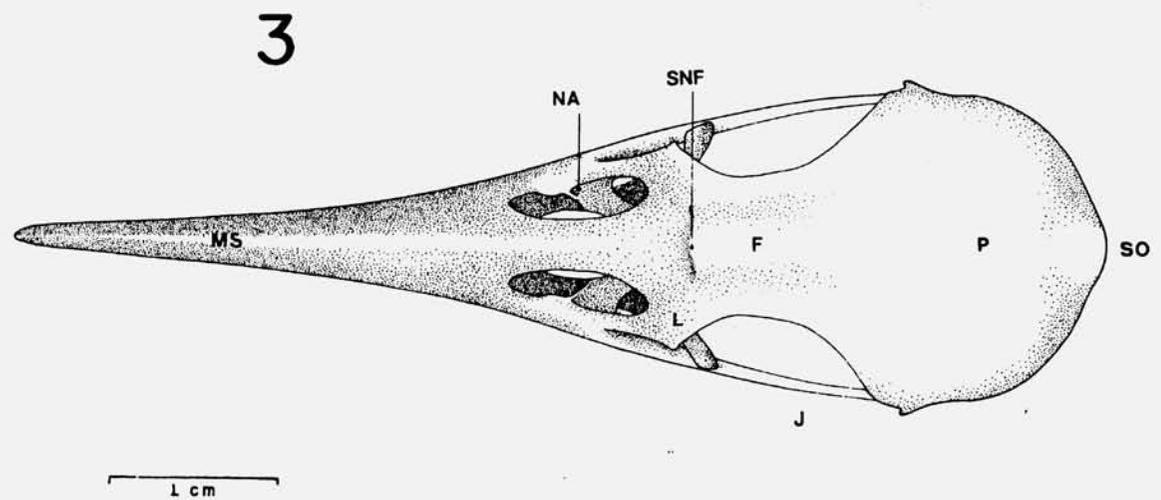
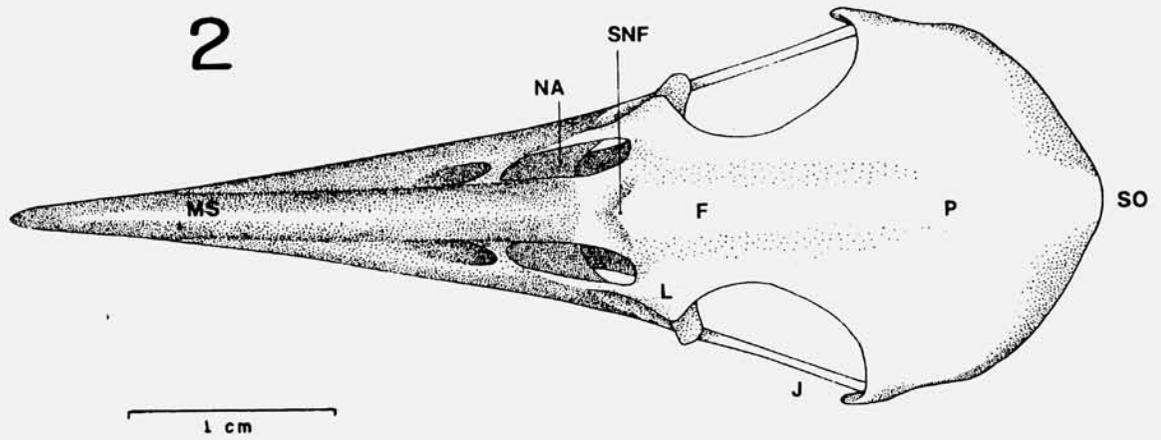
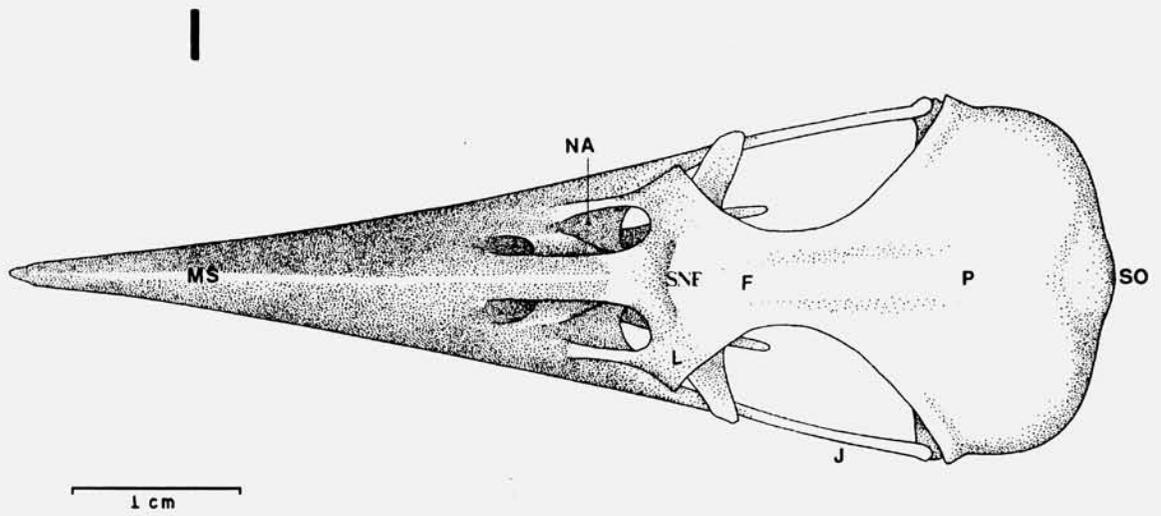
##### 1.1.3. Músculo *adductor mandibulae externus rostralis medialis* (amerl)

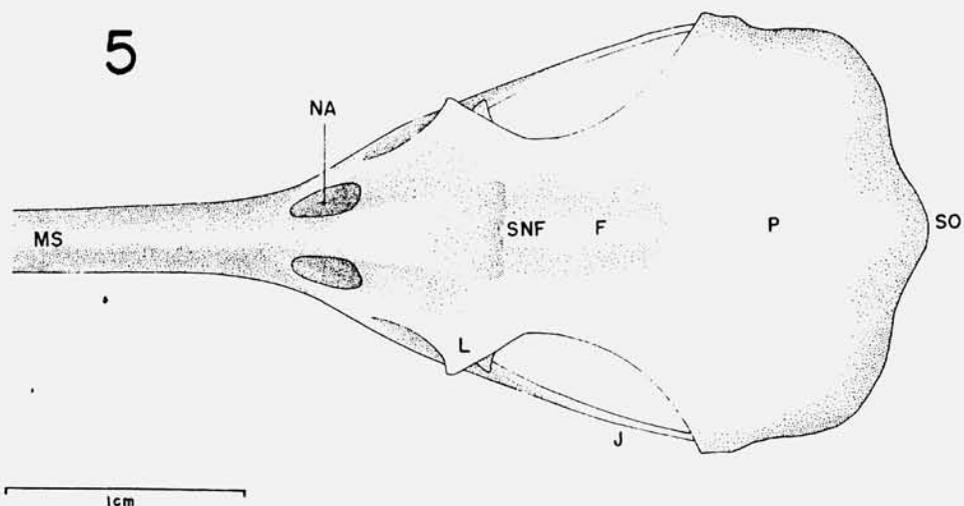
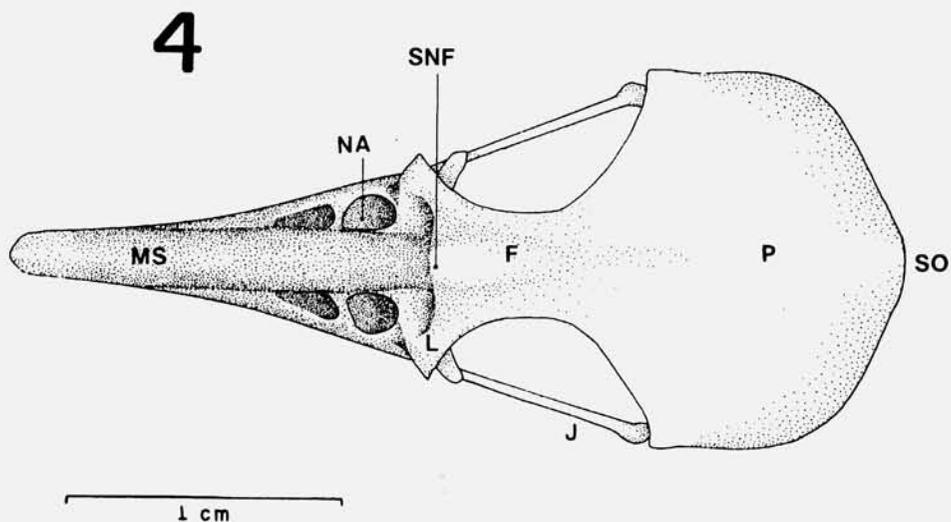
Este componente do músculo *adductor mandibulae externus rostralis* é a porção mais medial dos demais componentes desse músculo; situa-se lateralmente aos músculos do sistema mandibular interno.

Origina-se por meio de fibras carnosas na região orbitosfenóide medialmente ao processo pós-orbital, bem como da divisa da região orbitosfenóide/fossa temporal. As fibras carnosas orientam-se ventralmente para a mandíbula e se inserem na face lateral da aponeurose IV, inserida na face dorsal da mandíbula, caudal à aponeurose III. O músculo origina-se na porção dorsal da órbita.

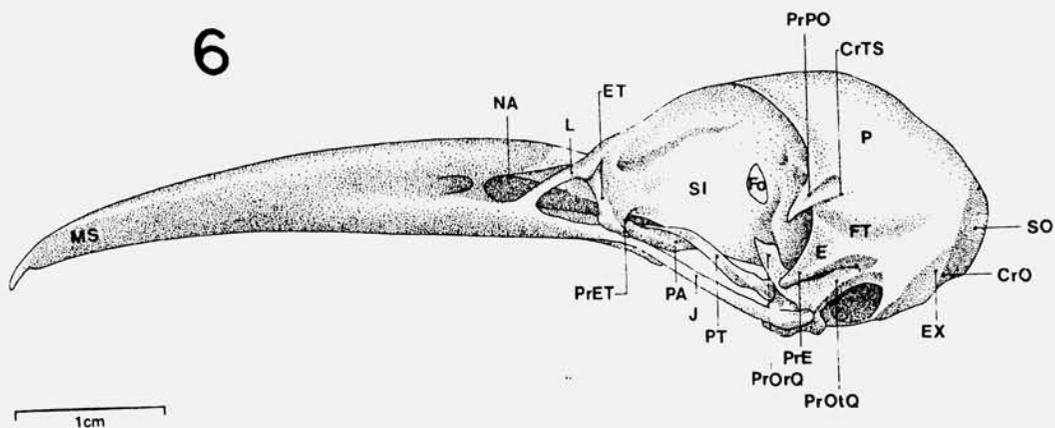
A porção profunda origina-se da aponeurose 2 situada na região orbitosfenóide mais ventromedialmente em relação à porção superficial; as fibras carnosas originam-se lateral e medialmente nesta aponeurose e se inserem, por meio de fibras carnosas, na face medial da mandíbula, caudalmente à inserção do músculo *pseudotemporalis profundus*.

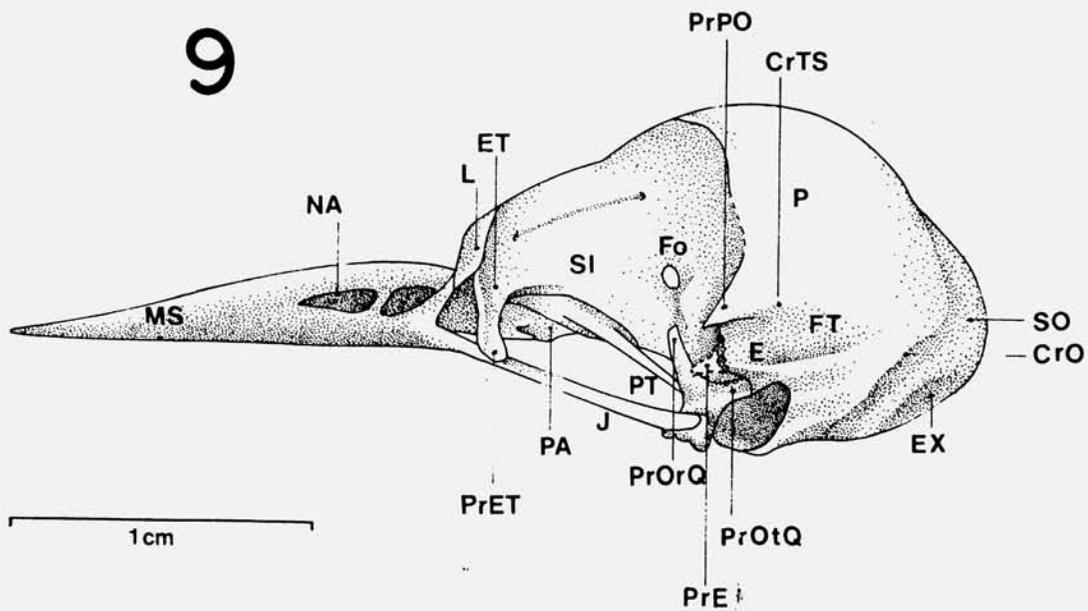
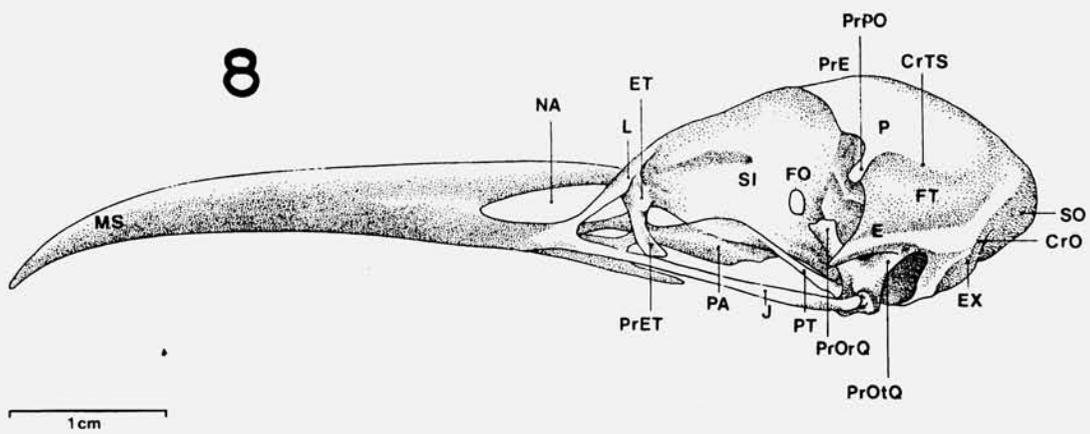
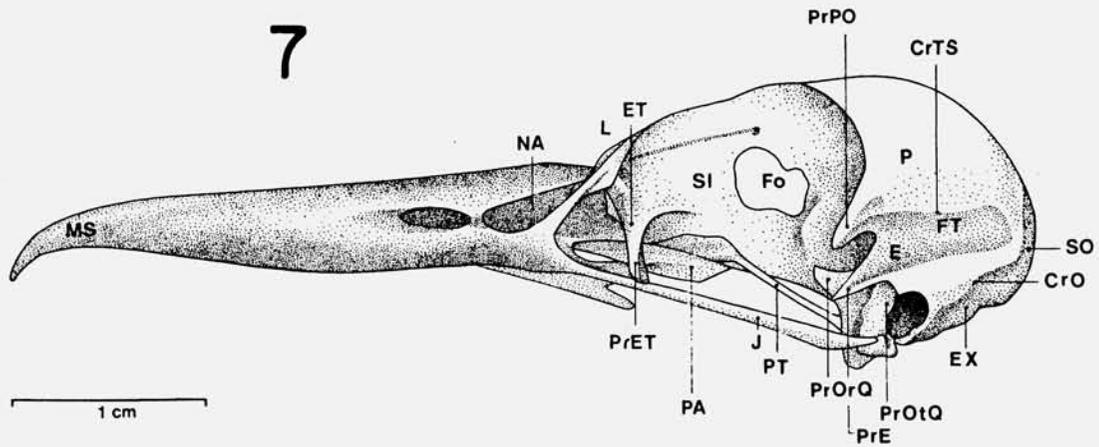
Em *D. fuliginosa* e em *D. certhia* existem fibras carnosas originando-se ventralmente ao componente superficial e inserindo-se lateralmente na aponeurose V; esta encontra-se inserida próximo do processo pseudocoronóide da mandíbula, dorsomedialmente. Em *X. guttatus* o mesmo é observado, sendo esta aponeurose mais desenvolvida

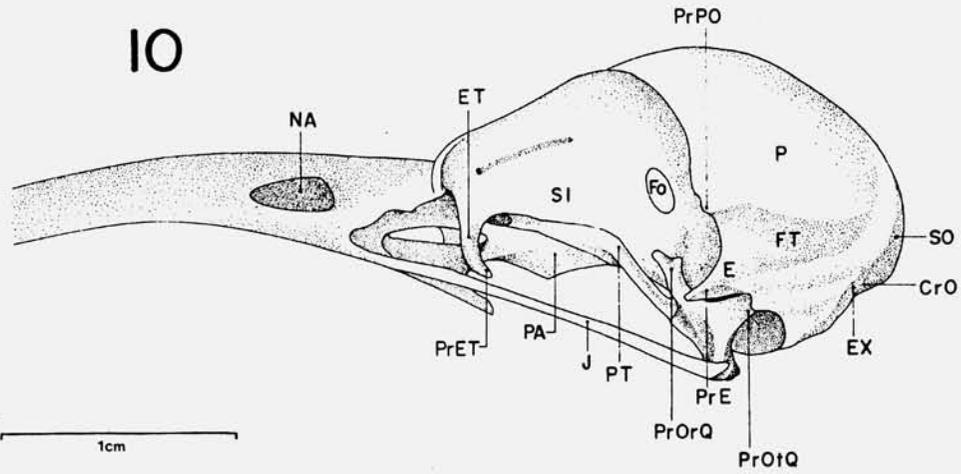




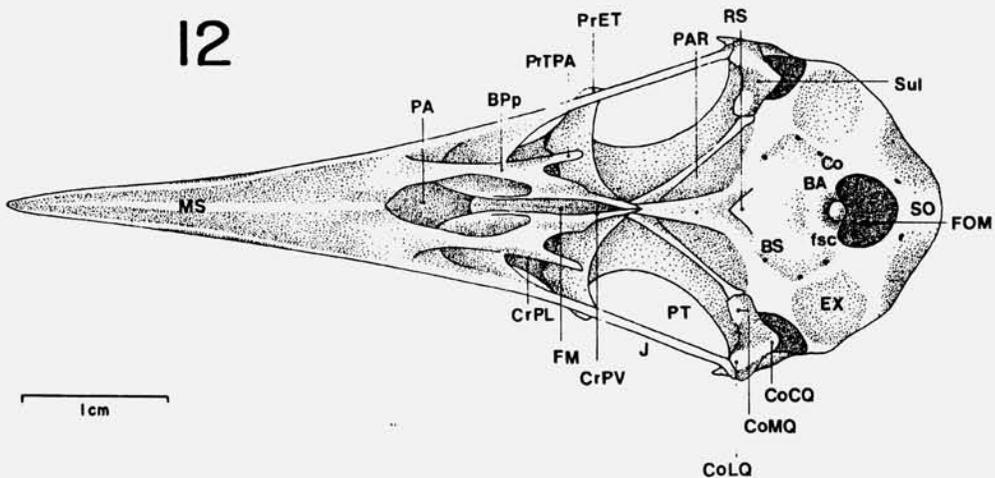
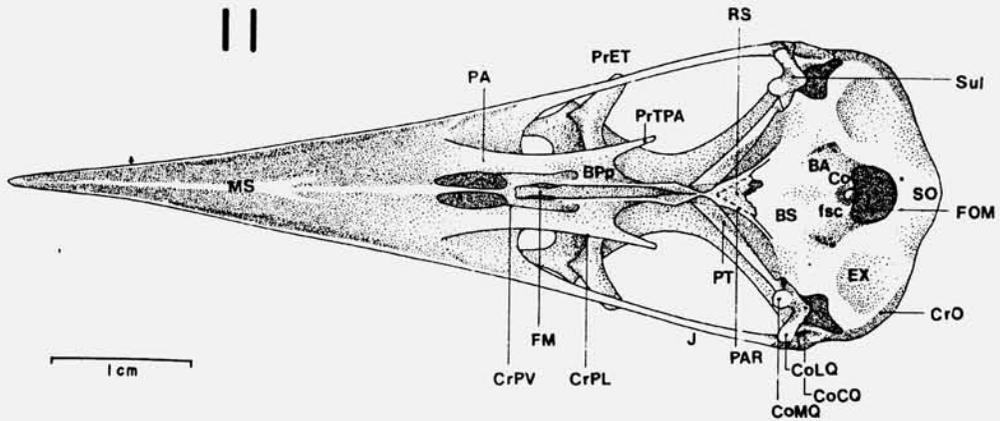
Figuras 1-5. Vista dorsal do crânio de *Dendrocolaptes certhia* (1), *Dendrocincla fuliginosa* (2), *Xiphorhynchus guttatus* (3), *Glyphorhynchus spirurus* (4) e *Campylorhamphus procurvoides* (5). F - frontal; J - jugal; L - lacrimal; MS - maxila superior; NA - narina; SNF - sutura fronto-nasal; SO - supraoccipital.

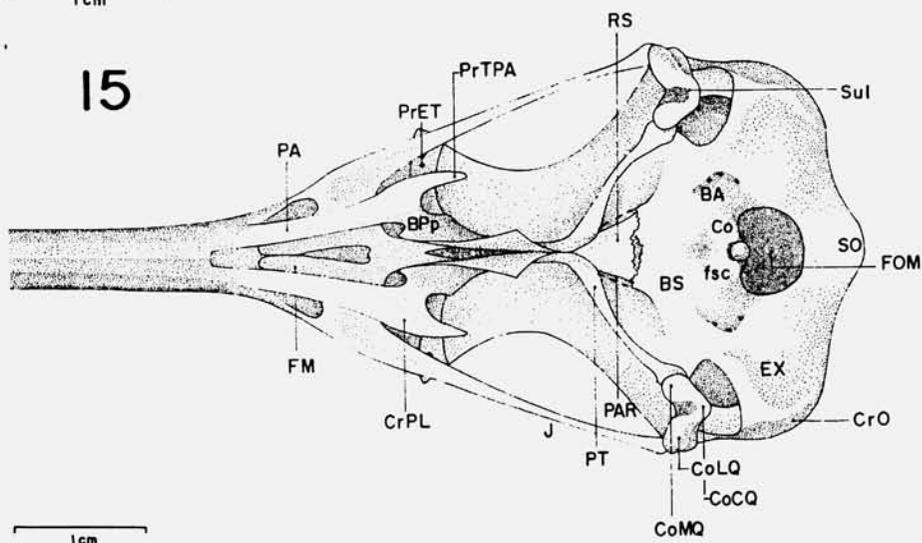
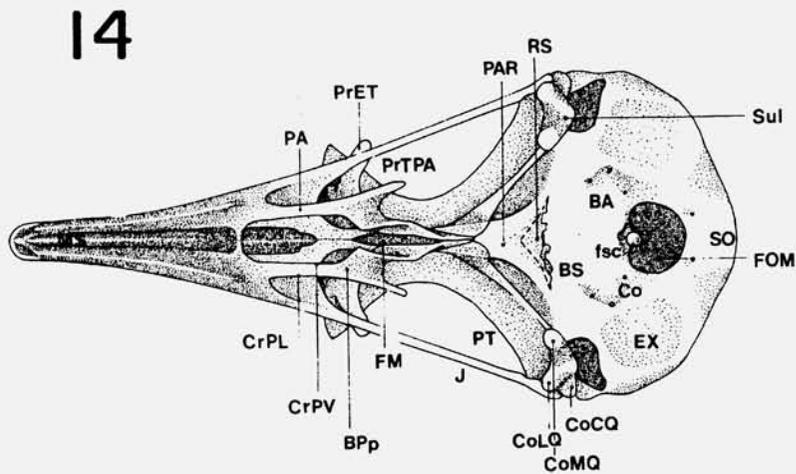
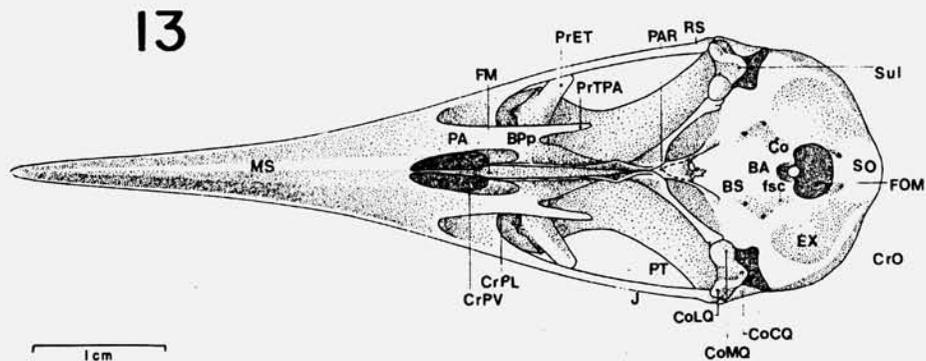




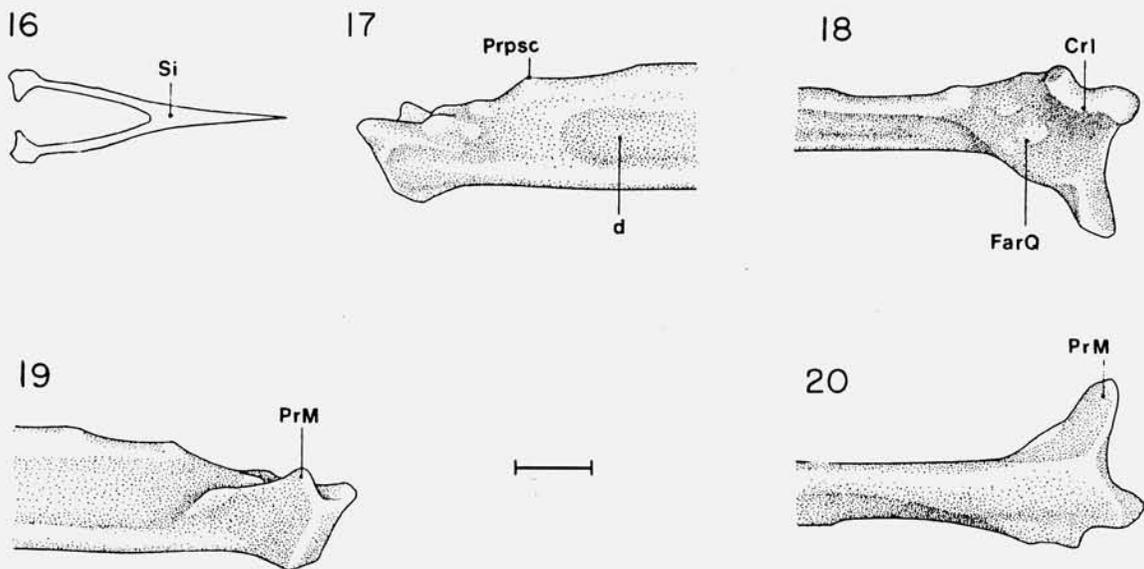


**Figuras 6-10.** Vista lateral do crânio de *Dendrocolaptes certhia* (6), *Dendrocincla fuliginosa* (7), *Xiphorhynchus guttatus* (8), *Glyphorhynchus spirurus* (9) e *Campylorhamphus procurvoides* (10). CrO - crista occipital; CrTS - crista temporal superior; E - região esquamosal; ET - ectetmóide; EX - região exoccipital; Fo - forâmen óptico; FT - fossa temporal; J - jugal; L - região do osso lacrimal; MS - maxila superior; NA - narina; P - região do osso parietal; PA - palatino; PrE - processo esquamosal; PrET - processo do ectetmóide; PrOrQ - processo orbital do quadrado; PrOtQ - processo ótico do quadrado; PrPO - processo pós-orbital; PT - pterigóide; SI - septo interorbital; SO - região supraoccipital.





**Figuras 11-15.** Vista ventral do crânio de *Dendrocolaptes certhia* (11), *Dendrocincla fuliginosa* (12), *Xiphorhynchus guttatus* (13), *Glyphorhynchus spirurus* (14) e *Campylorhamphus procurvoides* (15). BA - região basioccipital; BPP - barra pré-palatina; BS - região basisfenóide; Co - côndilo occipital; CoCQ - côndilo caudal do quadrado; CoLQ - côndilo lateral do quadrado; CoMQ - côndilo medial do quadrado; CrO - crista occipital; CrPL - crista palatina lateral; CrPV - crista palatina ventral; EX - região exoccipital; FM - fossa medialis; FOM - forâmen magno; fsc - fossa subcondilar; J - jugal; MS - maxila superior; PA - palatino; PAR - região do osso paraesfenóide; PrET - processo do ectotímóide; PrTPA - processo transpalatino; PT - pterigóide; RS - rostro-esfenóide; SO - região supraoccipital; Sui - Sulco interciliar.



**Figuras 16-20.** Representação da mandíbula de *X. guttatus*: Vista total dos ramos mandibulares (16); vista lateral (17); vista dorsal (18); vista medial (19); vista ventral (20). CrI - crista intercotilar; d - depressão lateral da mandíbula; FarQ - fossa articular quadrática; PrM - processo medial da mandíbula; Prpsc - processo pseudocoronóide; Si - sínfise mandibular;

quando comparada as outras espécies estudadas.

#### 1.2. Músculo *adductor mandibulae externus ventralis* (amev)

Situa-se na face rostrolateral da mandíbula recobrimdo a porção *lateralis* do músculo *adductor mandibulae externus rostralis* e em posição dorsorostral da porção *lateralis* do músculo *adductor mandibulae externus caudalis*.

Origina-se por meio de uma bem desenvolvida aponeurose 3 a partir da porção rostrodorsal do processo esquamosal; as fibras carnosas orientam-se rostrolateralmente e se inserem na face lateral da mandíbula, dorsalmente ao músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*. Esse músculo ocupa uma pequena parte na face lateral da mandíbula se comparado ao músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*.

Em *D. fuliginosa* a aponeurose origina-se na porção rostromedial do processo esquamosal; em *X. guttatus* a mesma ocupa toda a sua porção rostral sendo muito desenvolvida.

#### 1.3. Músculo *adductor mandibulae externus caudalis*

Pode-se subdividir esse músculo segundo seus dois componentes que apresentam locais distintos de origem e inserção:

##### 1.3.1. Músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis* (amecl)

Esse componente é o mais lateral, tanto em origem quanto em inserção, do músculo *adductor mandibulae externus caudalis*. Situa-se medialmente ao músculo *adductor mandibulae externus rostralis lateralis*,

ventrolateralmente à porção *medialis* do mesmo músculo e ventralmente à porção *temporalis* do músculo *adductor mandibulae externus rostralis lateralis*.

A origem é aponevrótica a partir da aponeurose 4 originada na face ventral da porção rostroventral do processo esquamosal; as fibras carnosas nascem lateralmente à essa aponeurose e dirigem-se ventrolateralmente para se inserir na face laterocaudal da mandíbula, caudalmente ao músculo *adductor mandibulae externus ventralis* e rostrodorsalmente ao músculo *pterygoideus ventralis lateralis*.

Em *D. certhia* e em *X. guttatus* a origem da aponeurose é na região rostrolateral do processo esquamosal.

##### 1.3.2. Músculo *adductor mandibulae externus caudalis medialis* (amecm)

Este componente do músculo *adductor mandibulae externus caudalis* situa-se ventromedialmente à porção *lateralis* do mesmo músculo.

Origina-se por meio de fibras carnosas na região dorsal do processo óptico do quadrado, ventralmente ao processo esquamosal e porção rostral da fossa temporal. Essas fibras orientam-se ventralmente e se inserem na mandíbula em dois pontos distintos; por meio de fibras carnosas e na face lateral da aponeurose VI, ambas inseridas na face dorsal da mandíbula, caudalmente à aponeurose IV do músculo *adductor mandibulae externus rostralis medialis*.

Trata-se de um músculo com fibras curtas e pouco desenvolvidas nas espécies de arapaçus aqui estudadas.

#### 2. Músculo *adductor mandibulae posterior*.

Situa-se rostroventromedialmente em relação aos

músculos do sistema adutor mandibular externo; ventrolateralmente ao músculo *pseudotemporalis superficialis* de forma que só pode ser observado após a remoção de todos esses músculos; e caudalmente ao músculo *pseudotemporalis profundus*, também originado no processo orbital do quadrado.

Trata-se de um músculo pouco desenvolvido e que ocupa um pequeno espaço dentre os componentes da musculatura que movimentam as maxilas.

Origina-se na região proximal, isto é, rostradorsolateral do processo orbital do quadrado; suas fibras carnosas orientam-se ventralmente para se inserir na região medial da mandíbula caudalmente à inserção das fibras musculares do músculo *pseudotemporalis profundus*.

Em *D. fuliginosa* e em *G. spirurus* a origem das fibras é rostroventral, abaixo das fibras de origem do músculo *pseudotemporalis profundus*. Em *X. guttatus* observou-se uma fina aponeurose VIII na região dorsomedial da mandíbula, caudalmente à inserção aponevrótica do músculo *pseudotemporalis profundus*.

### 3. Sistema Adutor Mandibular Interno

Existe uma separação nítida entre os músculos do sistema adutor mandibular externo e interno: trata-se dos ramos maxilar e mandibular do nervo trigêmeo que os separam. Há dois músculos pertencentes ao sistema mandibular interno.

#### 3.1. Músculo *pseudotemporalis superficialis* (psd s)

Localiza-se na região dorsocaudal do orbitosfenóide onde ocupa intumescência orbitosfenóide. Situa-se ventromedialmente à porção *medialis* do músculo *adductor mandibulae externus rostralis*, dependendo da espécie.

Origina-se por meio de fibras carnosas na região caudal do orbitosfenóide; estas orientam-se ventralmente e se inserem na face medial da aponeurose VIII que por sua vez está inserida na face medial da mandíbula, caudalmente à inserção do músculo *pseudotemporalis profundus*.

Em *D. fuliginosa* a origem é medial à porção *medialis* do músculo *adductor mandibulae externus rostralis* ou seja, em uma porção mais dorsal da órbita. Trata-se de um músculo diferenciado nesta espécie, sendo muito bem desenvolvido e sua aponeurose é mais desenvolvida em relação àquelas das demais espécies; é bastante ampla e afila-se ao orientar-se para a mandíbula onde está inserida.

De forma geral este músculo é pouco desenvolvido nas espécies de arapaçus analisadas.

#### 3.2. Músculo *pseudotemporalis profundus* (psd p)

Situa-se rostralmente ao músculo *adductor mandibulae posterior* no processo orbital do quadrado.

Origina-se na face medial da aponeurose 5 que ocupa todo o bordo distal do processo orbital do quadrado em sua porção dorsolaterorostral. As fibras musculares orientam-se ventralmente para se inserir na face medial da mandíbula, em uma ampla área, rostralmente à aponeurose VIII do músculo *pseudotemporalis superficialis*.

A porção profunda origina-se, por meio de fibras carnosas, ventralmente à superficial, na região ventrorostral

do mesmo processo. Estas se orientam ventralmente e inserem-se parte conjuntamente com as fibras da porção superficial e parte mais ventralmente.

Em *D. fuliginosa* este músculo apresenta-se muito pouco desenvolvido; origina-se apenas na porção bem distal do processo orbital do quadrado. A inserção é mais caudal na mandíbula, porém, rostral à inserção da aponeurose VIII do músculo *pseudotemporalis superficialis*. Em *D. certhia* e *X. guttatus* é muito bem desenvolvido, formando uma grande massa muscular.

### 4. Sistema Protractor do Pterigóide e do Quadrado

Este sistema compõe-se de dois músculos com origem e inserção distintas, muito embora há determinados autores que considerem um só músculo com partes distintas. O músculo *protractor quadrati* situa-se ao longo da região ventral do orbitosfenóide; o músculo *protractor pterygoidei* situa-se na região caudal do septo interorbital com a região orbitosfenóide.

#### 4.1. Músculo *protractor quadrati* (pr qt)

Muito pouco desenvolvido, origina-se por meio de fibras carnosas na região ventral do orbitosfenóide ventromedialmente aos feixes do músculo *pseudotemporalis superficialis*. Há poucas fibras originando-se nesta região; orientando-se ventralmente para se inserir, também, por meio de fibras carnosas, na face medial do processo orbital do quadrado, próximo da porção caudomedial do pterigóide.

Em *D. certhia* a origem está mais deslocada medialmente, muito próxima do músculo *protractor pterygoidei*, em posição oblíqua na órbita, como normalmente ocorre com o referido músculo.

#### 4.2. Músculo *protractor pterygoidei* (pr pt)

Origina-se por meio de fibras carnosas na região caudal do septo interorbital e ventralmente ao forâmen óptico; as fibras carnosas orientam-se ventrocaudalmente na órbita e estão inseridas na face medial da aponeurose IX; esta, por sua vez, encontra-se inserida na face dorsocaudal do pterigóide.

Em *D. certhia* este músculo é muito bem desenvolvido e apresenta duas porções: a primeira conforme a descrição acima; a segunda originando-se ventralmente e inserida por meio de fibras carnosas na face dorsal do pterigóide imediatamente rostral ao local de inserção da primeira porção. Trata-se de um caso único dentre as espécies de arapaçus estudadas.

### 5. Sistema Pterigóideo

O sistema pterigóideo compõe-se de músculos adutores mandibulares e músculos retratores da maxila superior. A origem está sempre ligada ao palatino ou ao pterigóide; a inserção está relacionada às porções caudomedial ou laterocaudal da mandíbula e ao processo medial da mandíbula, exceto por um componente cuja inserção se dá entre as regiões basisfenóide/paraesfenóide do crânio. O sistema pterigóideo apresenta cinco músculos que ainda podem ser subdivididos de acordo com seus componentes:

### 5.1. Músculo *pterygoideus ventralis medialis* (pter ven med)

De uma forma geral observa-se que nos arapaçus este músculo está mais deslocado lateralmente em sua porção de origem no palatino se comparado a outros grupos de aves já estudados.

Origina-se na superfície ventrocaudal do palatino por meio de uma fina aponeurose 6; as fibras carnosas nascem na face dorsal desta aponeurose e orientam-se caudalmente à mandíbula onde se inserem separadamente em duas aponeuroses: parte das fibras inserem-se dorsalmente na aponeurose X e parte na aponeurose XI; ambas, todavia, inserem-se em dois pontos distintos no processo medial da mandíbula em sua porção rostromedial.

Em *D. fuliginosa* foram observados dois feixes com as seguintes porções de origem e inserção: o primeiro feixe nasce na região ventrocaudomedial do palatino, por meio da aponeurose 6, e se insere no processo medial da mandíbula por meio de fibras carnosas; o segundo origina-se dorsolateralmente ao primeiro, por meio de fibras carnosas e insere-se na aponeurose XI, inserida no processo medial da mandíbula em sua porção rostromedial. Em *G. spirurus* observaram-se também dois feixes, sendo que o primeiro origina-se na face ventral palatina por meio da aponeurose 6 onde ocupa toda sua extensão; o segundo feixe origina-se dorsolateralmente e se insere na aponeurose XI. Em *D. certhia* foram observados dois feixes sem aponeuroses de origem ou de inserção; as fibras carnosas inserem-se diretamente no processo medial da mandíbula, ventralmente às inserções do músculo *pterygoideus dorsalis lateralis*. Em *X. guttatus* observa-se um feixe bem desenvolvido com a aponeurose 6 de origem e aponeurose XI de inserção. A origem situa-se na face ventrocaudal do palatino.

### 5.2. Músculo *pterygoideus ventralis lateralis* (pter ven lat)

Localiza-se na região ventrolateral do palatino lateralmente ao músculo *pterygoideus ventralis medialis*.

Origina-se por meio da aponeurose 7 situada na face ventrolateral do processo transpalatino; as fibras carnosas originam-se dorsalmente a esta aponeurose e se orientam caudalmente à região medial da mandíbula; parte dessas fibras inserem-se na região laterocaudal da mandíbula, caudalmente à inserção do músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*; parte une-se às fibras musculares do músculo *pterygoideus dorsalis lateralis* e se inserem por meio de fibras carnosas no processo medial da mandíbula, dorsalmente à inserção carnosa do músculo *pterygoideus ventralis medialis*.

Em *G. spirurus* não há inserção carnosa na face laterocaudal da mandíbula; em *D. certhia* a mesma é pouco pronunciada. Já em *X. guttatus* a aponeurose 7, assim como o próprio músculo, são extremamente desenvolvidos, sendo que a inserção na face laterocaudal da mandíbula ocupa uma grande área nesta região.

### 5.3. Músculo *pterygoideus dorsalis lateralis* (pter dor lat)

Este componente do sistema pterigóideo localiza-se na

região dorsal do palatino, bem como em seu processo transpalatino.

Origina-se por meio de fibras carnosas na face dorsolateral do palatino; estas dirigem-se ventrocaudalmente à mandíbula e estão inseridas em parte ventralmente na aponeurose XII e parte une-se às fibras carnosas do músculo *pterygoideus ventralis lateralis*. A aponeurose XII insere-se no processo medial da mandíbula próximo de sua face laterocaudal e lateralmente aos feixes musculares do músculo *pterygoideus ventralis lateralis*. Há ainda uma porção carnosa inserindo-se na aponeurose XIII no processo medial da mandíbula lateralmente às aponeuroses X e XI do músculo *pterygoideus ventralis medialis*.

Em *D. certhia* há um componente originando-se no processo transpalatino, por meio de fibras carnosas, e inserindo-se na aponeurose XIV; esta, por sua vez, encontra-se inserida dorsomedialmente em relação à aponeurose XII.

### 5.4. Músculo *pterygoideus dorsalis medialis* (pter dor med)

Formado por dois componentes que se originam, respectivamente, na face dorsal do palatino, medialmente às fibras do músculo *pterygoideus dorsalis lateralis*.

O primeiro componente insere-se ventralmente na aponeurose XV, inserida no processo medial da mandíbula, medialmente à aponeurose XII do músculo *pterygoideus dorsalis lateralis*.

O segundo apresenta-se menos desenvolvido em relação ao primeiro componente, insere-se ventralmente na aponeurose XVI; esta, por sua vez, encontra-se inserida na face dorsomediocaudal do processo medial da mandíbula.

A segunda porção desse músculo é pouco desenvolvida; suas fibras mostram-se curtas mas a aponeurose é longa e bem desenvolvida. O primeiro componente é melhor desenvolvido em todas as espécies.

### 5.5. Músculo *pterygoideus retractor* (pter retr)

Trata-se de um componente menos desenvolvido se comparado aos demais do sistema pterigóideo. Localiza-se entre os componentes dorsais e ventrais do sistema pterigóideo de forma que pode ser observado dorsalmente em vista oblíqua na órbita. Pode-se subdividi-lo em uma porção dorsal e uma porção ventral (ambas as partes, entretanto, formam um único músculo associado).

A porção ventral origina-se por meio de fibras carnosas na região ventrocaudal do palatino medialmente ao processo transpalatino e dorsalmente ao primeiro componente do músculo *pterygoideus ventralis medialis*. As fibras orientam-se caudoventralmente e se inserem na face dorsal da aponeurose XVII, inserida na região basitemporal, lateralmente ao rostroesfenóide.

A porção dorsal origina-se também por meio de fibras carnosas na região dorsocaudal palatina e dorsocaudal do pterigóide. As fibras das duas porções inserem-se dorsalmente nas aponeuroses XVIII e XIX, respectivamente; estas encontram-se inseridas na região basitemporal, medialmente à inserção da aponeurose XVII.

Não foram observadas as três aponeuroses de inserção em *G. spirurus* e em *D. fuliginosa*. Nessas duas espécies há somente duas aponeuroses, uma correspondente ao componente ventral e outra ao componente dorsal.

#### 6. Músculo *depressor mandibulae* (dm)

Este músculo situa-se na região occipital do crânio e estende-se à região caudal da mandíbula e de seu processo medial. É facilmente observado em vista lateral. O músculo *depressor mandibulae* compõe-se de três partes: superficial, intermediária e profunda.

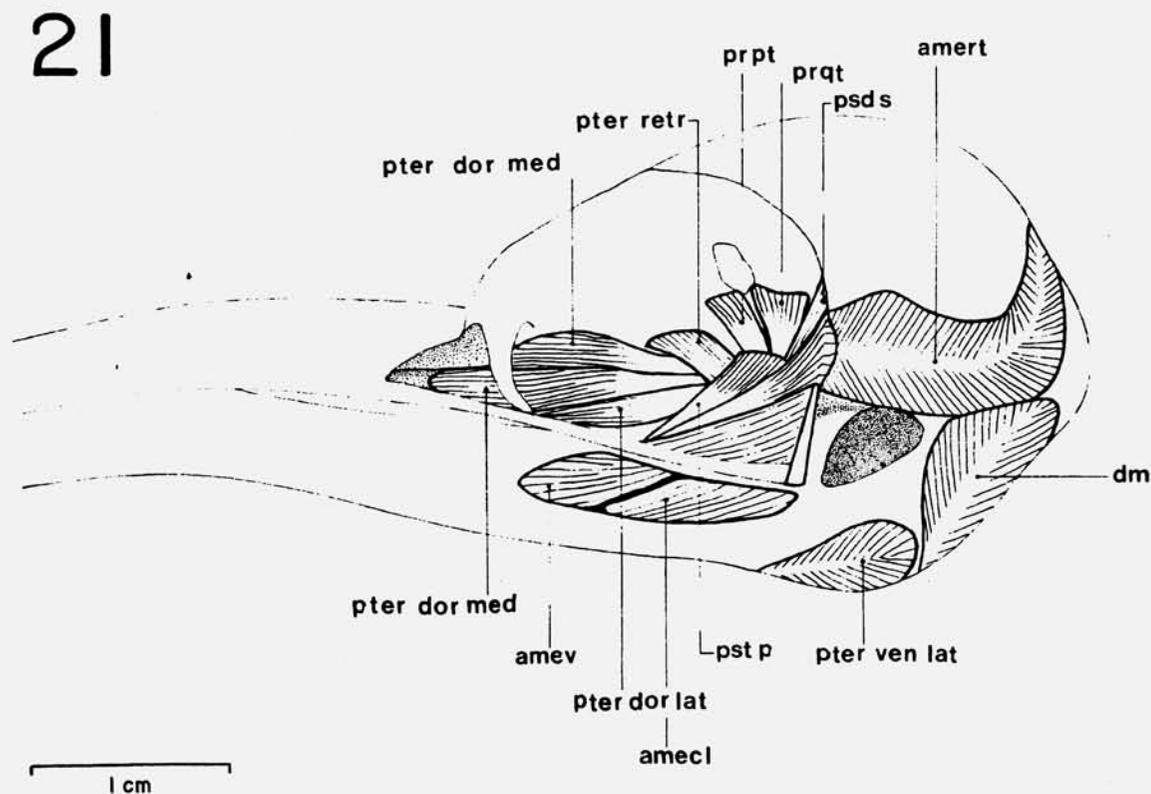
A porção superficial origina-se por meio de fibras carnosas na região exoccipital do crânio. As fibras dirigem-se ventrocaudalmente à mandíbula e se inserem na face lateral da aponeurose XX, inserida no

vértice do angular.

A porção intermediária, também originada por fibras carnosas, nasce ventralmente à precedente na região exoccipital. Dirigem-se à porção caudal da mandíbula e se inserem na face lateral da aponeurose XXI, inserida na fossa caudal da mandíbula, próximo do vértice do angular. Esta porção é mais lateral em relação à porção profunda de forma que ao se retirar a porção superficial pode-se observar essas duas porções.

A porção profunda origina-se na face ventral do ligamento occipito-mandibular e se insere também por fibras carnosas em toda a região da fossa caudal da mandíbula.

O desenvolvimento deste músculo é similar em todas as espécies exceto em *G. spirurus* onde o mesmo é pouco desenvolvido.



**Figura 21.** Vista lateral do crânio de *Campylorhamphus procurvoides* evidenciando a musculatura que movimenta as maxilas. Músculos: amecl: adductor mandibulae externus caudalis lateralis; amert: adductor mandibulae externus rostralis temporalis; amev: adductor mandibulae externus ventralis; dm: depressor mandibulae; pr qt: protractor quadrati; pr pt: protractor pterygoidei; pst p: pseudotemporalis profundus; psd s: pseudotemporalis superficialis; pter dor lat: pterygoideus dorsalis lateralis; pter dor med: pterygoideus dorsalis medialis; pter retr: pterygoideus retractor; pter ven lat: pterygoideus ventralis lateralis.

TABELA 1 - Aponevroses da musculatura que movimenta as maxilas evidenciada nas espécies de arapaçus estudadas neste trabalho. Músculos: *amecl*: *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*; *amecm*: *adductor mandibulae externus caudalis medialis*; *amerl*: *adductor mandibulae externus rostralis lateralis*; *amerm*: *adductor mandibulae externus rostralis medialis*; *amert*: *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*; *amev*: *adductor mandibulae externus ventralis*; *amp*: *adductor mandibulae posterior*; *dm*: *depressor mandibulae*; *pr pt*: *protractor pterygoidei*; *psd p*: *pseudotemporalis profundus*; *psd s*: *pseudotemporalis superficialis*; *pter dor lat*: *pterygoideus dorsalis lateralis*; *pter dor med*: *pterygoideus dorsalis medialis*; *pter retr*: *pterygoideus retractor*; *pter ven lat*: *pterygoideus ventralis lateralis*; *pter ven med*: *pterygoideus ventralis medialis*

Músculos	Espécies				
	<i>C. procurvoides</i>	<i>D. fuliginosa</i>	<i>X. guttatus</i>	<i>D. certhia</i>	<i>G. spirurus</i>
<i>amert</i>	I,II	I,II	I,II	I,II	I
<i>amerl</i>	1, III caudal	1, III caudal	1,III rostral	1, III caudal	1,III rostral
<i>amerm</i>	2,IV	2,IV/V	2, IV/V	2, IV/V	2, IV
<i>amev</i>	3, rostródorsal	3, rostromedial	3, rostral	3, rostródorsal	3, rostródorsal
<i>amecl</i>	4, rostroventral	4, rostroventral	4, rostralateral	4, rostralateral	4, rostroventral
<i>amecm</i>	VI	VI	VI	VI	VI
<i>amp</i>			VII		
<i>psd s</i>	VIII	VIII	VIII	VIII	VIII
<i>psd p</i>	5	5	5	5	5
<i>pr pt</i>	IX, uma porção	IX, uma porção	IX, uma porção	IX, duas porções	IX, uma porção
<i>pter ven med</i>	6, X/XI 1 feixe	6, XI 2 feixes	6, XI 1 feixe	2 feixes	6, XI 2 feixes
<i>pter ven lat</i>	7	7	7	7	7
<i>pter dor lat</i>	XII/XIII	XII/XIII	XII/XIII	XII/XIII/XIV	XII/XIII
<i>pter dor med</i>	XV/XVI	XV/XVI	XV/XVI	XV/XVI	XV/XVI
<i>pter retr</i>	XVII/XVIII/XIX	XVII/XVIII	XVII/XVIII/XIX	XVII/XVIII/XIX	XVII/XVIII
<i>dm</i>	XX/XXI	XX/XXI	XX/XXI	XX/XXI	XX/XXI

## DISCUSSÃO

### A. OSTEOLOGIA

Após a análise das estruturas ósseas do crânio das cinco espécies de arapaçus considerados neste trabalho, podem ser destacadas sete características presentes em todas as espécies - mesmo que em algumas a estrutura em questão seja pouco desenvolvida: processo ósseo do ectetmóide, processo esquamosal, cristas palatinas ventrais, barra pré-palatina, processo transpalatino, expansão rostral do pterigóide e processo pseudocoronóide.

O processo ósseo do ectetmóide pode também ser observado em muitos grupos de aves e sob várias formas (Richards e Bock 1973, Burton 1984, Donatelli 1992, 1996, Höfling 1995). Tal processo estende-se sobre a barra jugal mas não há fusão. A forma e o desenvolvimento do processo são muito similares aos observados por Donatelli (1996) em seu estudo com Picidae; todavia é bem distinta de outros grupos de Piciformes (Burton 1984, Donatelli 1992).

Além de ser bem desenvolvido entre os arapaçus, o processo esquamosal é também conspícuo em Picidae

(Donatelli 1996) e em outros Piciformes (Burton 1984). O processo esquamosal é o local de origem dos músculos do sistema adutor mandibular externo e, portanto, muito importante na função da musculatura que movimenta as maxilas (Bühler 1981). Donatelli (1992) não observou desenvolvimento neste processo em Galbulidae ou em Bucconidae.

As cristas palatinas ventrais encontram-se na região de articulação com o pterigóide em todos os arapaçus. Esta observação é distinta daquela observada por outros autores, tanto no estudo de aves não-Passeriformes quanto no de aves Passeriformes (Rooth 1953, Merz 1963, Richards e Bock 1973, Burton 1984; Höfling e Gasc 1984, Gennip 1986, Andreia e Donatelli 1995, Höfling 1995, Donatelli 1996).

A barra pré-palatina e o processo transpalatino foram descritos por Richards e Bock (1973) em *Loxops virens* (Drepanididae). Trata-se de um grupo de aves Passeriformes Oscines, distante filogeneticamente dos arapaçus (Sibley *et al.* 1990), embora pertencentes à mesma Ordem (Raikow 1982). Pode-se considerar estas estruturas como tendo surgido independentemente nos dois grupos em questão

(Dendrocolaptidae e Drepanididae), mas por se tratar de dois grupos pertencentes à mesma Ordem, pode-se inferir que seja uma condição de paralelismo e não de convergência *sensu* Wiley (1981). Uma vez consideradas como tendo evoluído independentemente, estas estruturas podem ser consideradas como sinapomorfias dos arapaçus - considerando-se principalmente que ambas não estão presentes nos grupos de Piciformes (Burton 1984) ou demais Suboscines (Raikow 1982). Ambas são importantes locais de origem das aponeuroses e fibras carnosas dos músculos do sistema pterigóideo.

A expansão rostral do pterigóide parece estar também presente nos Indicatoridae, tal como observou Burton (1984). Esta expansão, além do próprio pterigóide, é o local de origem do músculo *ptyergoideus dorsalis medialis*, outro importante músculo retrator da maxila superior (Bühler 1981). Todavia, Burton (1984) apenas cita a sua presença em Picinae e Picumninae (Picidae), além dos Indicatoridae. Donatelli (1996) observou também esta estrutura em Jynginae e propôs o termo "expansão rostral do pterigóide" por não estar descrita na literatura (Baumel *et al.* 1993). Observou-se que dentre os arapaçus esta estrutura está muito bem desenvolvida em todos os exemplares estudados. Desta forma, esta não é uma estrutura única dos Dendrocolaptidae mas também dos Indicatoridae e Picidae.

O processo pseudocoronóide é o local de inserção das aponeuroses I e II do músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*. Este processo é pouco conspícuo dentre as espécies de arapaçus estudados. Richards e Bock (1973), estudando os Drepanididae, e Donatelli (1996), estudando os Picidae, descreveram o processo pseudocoronóide 1 bem desenvolvido na maioria dos espécimens por eles observados. Mais ainda, eles descreveram o processo pseudocoronóide 2, o qual é ausente nos arapaçus. As aponeuroses dos demais músculos do sistema adutor mandibular externo não se inserem nesse processo, mas rostral ou caudalmente a ele na face dorsal da mandíbula. Há casos, entretanto, em que o mesmo encontra-se na face lateral da mandíbula ao invés de dorsalmente localizada (Zweers 1974).

Em termos gerais observou-se a ausência do processo suprêmeico, processo basioccipital e processo basitemporal observado em outros grupos de aves (Richards e Bock 1973, Burton 1984, Höfling e Gasc 1984, Höfling 1995, Donatelli 1996).

Dentre as estruturas ósseas do crânio de arapaçus observou-se que *G. spirurus* difere significativamente das demais espécies estudadas, a saber: ausência de cristas basioccipitais, barra lateral das narinas inconspícua, *fossa medialis* alongada, processo dorsal do pterigóide pouco desenvolvido, processo ótico do quadrado estreito, processo orbital do quadrado estreito e côndilo medial do quadrado com igual tamanho em relação ao côndilo lateral do quadrado. As demais espécies apresentam condições intermediárias ou mais desenvolvidas em relação às essas estruturas. Muito embora *G. spirurus* tenha sido diferenciado por estas estruturas osteológicas, existem similaridades com as outras espécies em relação ao

alimento digerido (Schubart *et al.* 1965). Todavia, são necessários mais dados sobre a dieta alimentar dos arapaçus como um todo para que se possa inferir sobre as relações forma/função. Quando segue formigas de correição, assemelha-se à *Deconychura stictiolaema*, *X. guttatus* e *X. pardalosos* (Oniki 1971, 1972); e ainda, apresenta basicamente o mesmo comportamento de forrageio de *D. fuliginosa*, *D. certhia* e *X. erythropygus* os quais forrageiam até 15 - 20 m do solo (Slud 1960).

*Campylorhamphus procurvoides* destaca-se dos demais arapaçus estudados, por ter a maxila superior curvada ventralmente; as fossas temporais são estreitas e alongadas de forma que quase se encontram na face caudal do crânio. A sínfise mandibular é percentualmente menor em relação às demais espécies.

Por meio deste estudo das estruturas anatômicas cranianas pode-se observar muitas semelhanças com os Picidae, particularmente Picinae (Donatelli 1996). Entende-se que estas semelhanças sejam de caráter adaptativo e não de parentesco. Assim sendo, admite-se que estas similaridades estruturais são condições de evolução independente, pois tratam-se de dois grupos com ancestrais distintos (Cracraft 1981, Swierczewsky e Raikow 1981, Raikow 1982, Sibley e Ahlquist 1990).

## B. MUSCULATURA

Existem nos arapaçus dezoito músculos que compõem a musculatura que movimenta as maxilas. O grau de desenvolvimento desses músculos pode ser expresso pela organização e desenvolvimento de suas fibras carnosas e aponeuroses. Neste aspecto particular, há uma grande variação no desenvolvimento dentre as espécies estudadas mas não na forma dos músculos. De uma forma geral, as espécies maiores apresentam um maior desenvolvimento muscular em relação as menores: *D. certhia* (26 cm) apresenta maior desenvolvimento das fibras musculares e aponeuroses em relação à *G. spirurus* (14 cm). Essas observações gerais concordam com Raikow (1993) que estudou a musculatura dos membros posteriores neste grupo: o autor não observou variações nos componentes musculares mas, em relação à forma, tamanho e arranjo das fibras.

De uma forma geral, os músculos adutores mandibulares apresentam o mesmo desenvolvimento relativo aos Picidae (Donatelli 1996) e conseqüentemente um menor desenvolvimento em relação aos demais grupos de aves (Zusi 1962, Zusi e Storer 1969, Burton 1984, Höfling e Gasc 1984, Donatelli, 1992). Encontram-se, porém, mais desenvolvidos em relação aos Columbidae (Rooth 1953, Merz 1963, Gennip 1986, Andreia e Donatelli 1995).

Dentre as espécies de arapaçus analisadas em relação aos músculos que compõem o sistema adutor mandibular externo destacam-se: (1) o músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis* que se apresenta mais desenvolvido em *D. certhia*; (2) o músculo *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* que se mostra mais desenvolvido em *D. certhia* e *C. procurvoides*. Já os músculos *adductor mandibulae externus caudalis medialis*, *adductor*

*mandibulae posterior e pseudotemporalis superficialis* são pouco desenvolvidos nos arapaçus estudados, tal como foi observado em outros grupos de aves (Burton 1984, Höfling e Gasc 1984, Donatelli 1992). Há ainda diferenças entre a origem das aponeuroses 3 e 4, respectivamente, do músculo *adductor mandibulae externus ventralis* e do músculo *adductor mandibulae externus caudalis lateralis*: em relação ao primeiro músculo, a origem da aponeurose 3 é rostradorsal em três espécies (*C. procurvoides*, *D. certhia* e *G. spirurus*); é rostromedial em *D. fuliginosa* e rostral em *X. guttatus*; em relação ao segundo músculo, a aponeurose 4 origina-se rostroventralmente em *C. procurvoides*, *D. fuliginosa* e *G. spirurus*; é rostralateral em *X. guttatus* e *D. certhia*. Estas diferenças não permitem estabelecer qualquer padrão para uma discussão evolutiva, pois tem-se claramente um mosaico de caracteres. Não obstante essas diferenciações, as funções desempenhadas por esses músculos são as mesmas em todos esses arapaçus.

Do sistema adutor mandibular interno observou-se que o músculo *pseudotemporalis superficialis* é pouco desenvolvido se comparado a outros grupos de aves, particularmente dentre os Piciformes (Burton 1984, Höfling e Gasc 1984, Donatelli 1992). Infelizmente, não há referências para comparação com os Passeiformes Sub-oscines, grupo ao qual pertencem os arapaçus (Dendrocolaptidae). Em relação a outros grupos de aves, as diferenças são ainda maiores (Bams 1956, Zusi 1962, Zusi e Storer 1969, Richards e Bock 1973, Gennip 1986). Por outro lado, o músculo *pseudotemporalis profundus* tem seu desenvolvimento similar àquele encontrado em muitos outros grupos de aves (Zusi 1962, Zusi e Storer 1969, Burton 1984, Höfling e Gasc 1984, Donatelli 1996). Este músculo, ao contrário do que observam Rooth (1953) e Merz (1963) estudando Colombidae, varia muito pouco nas espécies de arapaçus aqui tratadas.

A razão pela qual muitos autores consideram o músculo *protractor quadrati* e o músculo *protractor pterygoidei* como um só músculo, músculo *protractor quadrati et pterygoidei*, está relacionada à proximidade quanto à origem das fibras carnosas, respectivamente, porção ventral do orbitosfenóide e porção caudal do septo interorbital (Bams 1956, Burton 1984, Gennip 1986). Burton (1984) subdividiu o músculo *protractor quadrati et pterygoidei* em duas porções distintas conforme suas origens: músculo *protractor 1*, originado na porção caudal do septo interorbital e músculo *protractor 2*, na porção ventromedial da órbita. No caso dos arapaçus observa-se uma condição similar àquela encontrada nos Picidae (Donatelli 1996), exceto que o músculo *protractor pterygoidei* não tem sua origem na porção mais rostral do septo interorbital mas, encontra-se em sua porção mais caudal. Outros autores também consideram como sendo dois músculos distintos em vários grupos de aves (Hofer 1950, Starck e Barnithol 1954, Merz 1963, Zusi e Storer 1969, Richards e Bock 1973, Burton 1974, Zweers 1974, Donatelli 1996).

De uma forma geral, o sistema pterigóideo é aquele que apresenta a maior variação estrutural, não somente entre os

diferentes grupos de aves mas também dentro de um mesmo grupo (Rooth 1953, Merz 1963, Gennip 1986, Burton 1984, Donatelli 1992, 1996). O mesmo pode ser observado nos arapaçus estudados, inclusive com um componente muscular não encontrado em outros grupos de aves, o músculo *pterygoideus retractor* (Zusi 1962, Merz 1963, Zusi e Storer 1969, Höfling e Gasc 1984, Donatelli, 1992, 1996). Trata-se, na verdade, de um componente com menor desenvolvimento em relação aos demais deste sistema. Apesar disso, há diferenças entre os arapaçus aqui tratados: para a maioria existem três aponeuroses de inserção (XVII, XVIII e XIX) enquanto que em dois deles (ver tabela 1), observou-se apenas duas. Esta pequena distinção, aparentemente sem valor, reflete um padrão evolutivo do grupo, já que as aponeuroses são importantes estruturas no mecanismo de contração muscular e evitam distensões ou ruptura das fibras musculares (Bock 1964). Dentre os grupos de aves, somente Richards e Bock (1973) descrevem este músculo para o sistema pterigóideo. Segundo esses autores este músculo é o único capaz de retrair a maxila superior, os palatinos e os pterigóides e ainda mantém o bico da ave em posição fechada. Estas características são muito importantes para os arapaçus pois são aves que exploram fendas na madeira, arrancam ou quebram lascas de cascas de árvores quando forrageiam.

Por outro lado, a estrutura muscular mais diferenciada dentre os arapaçus é aquela encontrada no músculo *pterygoideus ventralis medialis*: há dois feixes em *D. fuliginosa*, *D. certhia* e *G. spirurus*; um só em *C. procurvoides* e *X. guttatus*. Duas aponeuroses só foram observadas em *C. procurvoides* enquanto não há qualquer aponeurose em *D. certhia*. Nas demais espécies há apenas uma aponeurose. Já o músculo *pterygoideus dorsalis lateralis* apresenta uma aponeurose a mais (XIV) em *D. certhia*; há, ainda para esta espécie, duas porções carnosas no músculo *protractor pterygoidei*.

O único músculo responsável pela depressão da mandíbula é bastante conservador, não somente entre os arapaçus aqui tratados, mas também em outros grupos de aves (Burton 1984). Sua função associada à cinética craniana foi muito bem analisada e discutida por Zusi (1967).

*Glyphorhynchus spirurus* distingue-se das demais espécies por não apresentar a aponeurose II do músculo *adductor mandibular externus rostralis temporalis*, enquanto *X. guttatus* é a única espécie que apresenta a aponeurose VII do músculo *adductor mandibulae posterior*. O músculo *protractor quadrati* não apresenta qualquer aponeurose de inserção, fato este que concorda com o mesmo músculo em outros grupos de aves (Höfling e Gasc 1984, Donatelli 1992) e discorda quanto a maioria dos grupos (Richards e Bock 1973, Burton 1984, Gennip 1986, Donatelli 1996).

Raikow (1993) observou que em cerca de 10% dos músculos das extremidades posteriores observados em arapaçus apresentam variação entre as espécies por ele analisadas. Este autor separou os "padrões de diferenciação" em cinco grupos, a saber: (1) variações de ocorrência; (2)

variações nos componentes; (3) variações estruturais; (4) variações de inserção e (5) variações espaciais. O músculo com maior variação, considerando-se todos esses aspectos seria o músculo *flexor crucis lateralis*, o correspondente ao músculo *pterygoideus ventralis medialis* em nossa análise.

Em termos gerais observou-se que parece haver muito menos variações ou diferenciações na musculatura que movimenta as maxilas do que na musculatura dos membros posteriores descritos por Raikow (1993). Esta constatação reflete que os Dendrocolaptidae são um grupo bem caracterizado em termos estruturais, ao mesmo tempo em que são uma fonte importante para o estudo da filogenia do grupo.

Apesar das diferenças encontradas na estrutura osteológica e miológica do crânio dos arapaçus, pode-se afirmar que é igualmente difícil de se estabelecer uma relação entre alimento, hábitat e forrageio e a função dessas modificações estruturais. Esta conclusão é distinta daquela de Richards e Bock (1973) e Donatelli (1996) que relacionaram a anatomia ao comportamento alimentar, ou relação forma/função. Em outras palavras, as diferenças estruturais não refletem, pelo menos neste nível de conhecimento e pesquisa, em diferenças no comportamento alimentar.

#### AGRADECIMENTOS

Quero expressar os meus sinceros agradecimentos ao Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, Pará, em nome do Dr. Fernando Costa Novaes e Maria Luiza V. Marceliano pelo empréstimo do material (sem o qual este trabalho não poderia ter sido realizado), pela organização no pronto atendimento de minha solicitação de empréstimo e pela atenção dispensada durante todo o tempo em que os espécimens ficaram sob minha responsabilidade. Agradeço também a Elizabeth Höfling e José Maria Cardoso da Silva pela leitura crítica e pelas inúmeras sugestões ao manuscrito. Por fim, gostaria de agradecer à FAPESP (processo n. 92/0434-2) pelo suporte financeiro necessário à realização deste trabalho.

#### REFERÊNCIAS

- Andrela, S. e R. J. Donatelli (1995) Osteologia e miologia cranianas de *Colombina squammata* (Lesson, 1831) (Aves: Columbiformes). *Naturalia* 20:107-123.
- Bans, R.A. (1956) On the relation between the attachment of the jaw muscles on the surface of the skull in *Podiceps cristatus* L., with some notes on the mechanical properties of this part of the head. *Proc. K. Akad. Vet.* 59:82-101.
- Baumel, J. J., A. S. King, A. M. Lucas, J. E. Breazile, E. H. E. Evans (eds.) (1993) *Nomina Anatomica Avium*. 2nd ed., London: Academic Press.
- Bock, W. J. (1964) Kinetics of the avian skull. *J. Morphol.* 114:1-52.
- Bühler, P. (1981) Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: A. S. King and J. McLleland (eds.), *Form and Function in Birds*. London: Academic Press.
- Burton, P. J. K. (1984) Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool.* 47:331-443.
- Cracraft, J. (1981) Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *Auk* 98: 681-714.
- Donatelli, R. J. (1992) Cranial osteology and myology of the jaw apparatus in the Galbulidae (Aves Piciformes). *Arquivos Zool.* 32:1-32.
- (1996) The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotropical woodpeckers (Aves: Piciformes). *Arquivos Zool.* 33:1-70.
- Feduccia, J. A. (1973) Evolutionary trends in the neotropical ovenbirds and woodhewers. *Orn. Monogr.* 13:1-69.
- Garrod, A. H. (1877) Notes on the anatomy of Passerine birds - Part II. *Proc. Zool. Soc.* 1877:447-453.
- Gennip, E. M. S. J. van (1986) The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus of the Pigeon (*Columba livia* L.). *Neth. J. Zool.* 36:1-46.
- Hofer, H. (1950) Zur morphologie der keifermuskulatur der Vögel. *Zool. Jahrb. Anat. Ont. Tiere* 70 (1):427-600.
- Höfling, E. e J. P. Gasc (1984) Biomécanique du crâne et du bec chez Ramphastos (Aves, Ramphastidae). *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.* 130:125-147.
- (1995) Anatomia do Crânio e da Cintura escapular dos Ramphastidae (Aves: Piciformes) e de alguns grupos próximos, com implicações sistemáticas. Tese de Livre-Docente. São Paulo: Depto. de Zoologia, Instituto de Biociências, USP.
- Ihering, H. von (1915) The classification of the family Dendrocolaptidae. *Auk* 32:145-153.
- Merz, R. L. (1963) Jaw musculature of the Mourning and White-winged Doves. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* 12:521-551.
- Monroe, B. L. Jr. e C. G. Sibley (1993) *A world checklist of birds*. New Haven and London: Yale Univ. Press.
- Morony, J. J. Jr., W. J. Bock, e J. Jr. Farrand (1975) *Reference list of the birds of the world*. New York: Am. Mus. of Nat. History, Dept. Ornithology.
- Oniki, Y. (1971) Wandering interspecific flocks in relation to ant-following birds at Belem, Brazil. *Condor* 73:372-374.
- (1972) Studies of the guild of ant-following birds at Belem, Brazil. *Acta Amazonica* 2:59-79.
- Raikow, R.J. (1982) Monophyly of the Passeriformes: Test of a phylogenetic hypothesis. *Auk* 99:431-445.
- (1993) Structure and variation in the hindlimb musculature of the woodcreepers (Aves: Passeriformes: Dendrocolaptidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 107:353-99.
- Richards, L. P. e W. J. Bock (1973) Functional anatomy and adaptative evolution of the feeding apparatus in the Hawaiian Honeycreeper genus *Loxops* (Drepanididae). *Orn. Monogr.* 15:1-173.
- Rooth, J. (1953) On the correlation between the jaw

- muscles and the structure of the skull in *Columba palumbus palumbus* L. *Proc. K. Ned. Acad. Wet.* 56: 251-264.
- Schubart, D., A. C. Aguirre e H. Sick (1965) Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arquivos Zool.* 12:95-249.
- Sclater, P. L. (1890) *Catalogue of birds in the British Museum*. London: Brit. Mus. of Nat. History. Vol. 15.
- Sibley, G. C. e J. E. Ahlquist (1990) *Phylogeny and classification of birds*. New Haven and London: Yale University Press. e B.L. Monroe (1990) *Distribution and taxonomy of birds of the world*. New Haven and London: Yale Univ. Press.
- Sick, H. (1993) *Birds in Brazil: a natural history*. New Jersey: Princeton Univ. Press.
- Slud, P. (1960) The birds of Finca "la Selva", Costa Rica: a tropical wet forest locality. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 121:49-148.
- Starck, D. e A. Branikol 1954 Beiträge zur morphologie der Trigemini-muskulatur der Vögel. *Morph. Jahrb.* 94:1-64.
- Swierczewsky, E.V. e R. J. Raikow (1981) Hinn limb morphology, phylogeny and classification of the Piciformes. *Auk* 98:466-80.
- Vaurie, C. (1980) Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves: Passeriformes). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 166:1-357.
- Wiley, E.O. (1981) *Phylogenetics. The theory and practise of phylogenetic systematics*. New York: John Wiley and Sons.
- Zusi, R.L. (1962) *Structural adaptations of the head and neck in the Black-skimmer *Rhynchops nigra**. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club. Publication n.3.
- \_\_\_ (1967) The role of the depressor mandible muscle in kinesis of the avian skull. *Proc. U. S. Nat. Hist.* 123:1-28.
- \_\_\_ e R.W. Storer (1969) Osteology and myology of the head and neck of the Pied-billed Grebes (*Podilymbus*). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 139:1-49.
- Zweers, G. A. (1974) Structure, movement and myography of the feeding apparatus of the Mallard (*Anas platyrhynchos* L.). A study in functional anatomy. *Neth. J. Zool.* 24:323-467.