UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ZOOLOGIA

DIEGO MATIUSSI PREVIATTO

OSTEOLOGIA CRANIANA DA FAMÍLIA ANHIMIDAE (AVES: ANSERIFORMES)

BOTUCATU
2012

Diego Matiussi Previatto

OSTEOLOGIA CRANIANA DA FAMÍLIA ANHIMIDAE (AVES: ANSERIFORMES).

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, na área de Zoologia, sob a orientação do Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli.

Botucatu

2012

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ***ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE***

Previatto, Diego Matiussi.
Osteologia craniana da família Anhimidae (Aves: Anseriformes) / Diego Matiussi Previatto. – Botucatu : [s.n.], 2012

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Reginaldo José Donatelli
Capes: 20402007

1. Ave . 2. Ossos – Anatomia. 3. Crânio – Anatomia.

Palavras-chave: Anatomia; Anhimídeos; Aves; Crânio; Osteologia.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Reginaldo José Donatelli pela orientação, confiança, paciência, oportunidade e ensinamentos durante a minha pós-graduação.

Ao Prof. Dr. Sérgio Roberto Posso pela co-orientação, amizade, paciência, ajuda e dedicação (muitas vezes fora do horário de trabalho). Pelos valorosos ensinamentos e conselhos fornecidos tanto na graduação quanto na pós-graduação (principalmente sobre evolução, que me fez ter uma nova visão sobre a biologia e a vida). E pelos vários momentos felizes compartilhados durante esse tempo, seja nas aulas, jogando tênis ou tomando uma "cervejinha".

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Pró-Reitoria da Universidade Estadual Paulista "Prof. Julio de Mesquita Filho", pelo auxílio financeiro para a participação no Congresso Brasileiro de Ornitologia, realizado em Cuiabá.

Aos membros da Secretaria da Pós-Graduação, pois sempre que precisei de ajuda e esclarecimento sobre o programa eles sempre estavam disponíveis para me auxiliar.

Ao Dr. Alexandre Aleixo, curador do Museu de História Natural de Taubaté, pela confiança depositada quando emprestou grande parte dos espécimes de material osteológico analisados nesse estudo.

Ao Dr. Guilherme Renzo Rocha Brito, curador do Museu Nacional do Rio de Janeiro, pelo empréstimo de espécimes de material osteológico e por ter intermediado e ajudado na minha visita ao Laboratório de Ornitologia da Universidade de São Paulo, para analisar o extenso material osteológico de aves anseriformes presente naquela instituição.

À Prfa. Dra. Elizabeth Hofling, pela confiança, por permitir que eu utilizasse o Laboratório de Ornitologia da Universidade de São Paulo e pelo empréstimo de parte do material osteológico analisado nessa dissertação.

Ao Prof. Dr. Luiz Fábio Silveira, curador da coleção ornitológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, por permitir minha visita ao museu e pelo empréstimo de material osteológico utilizado nesse trabalho.

Ao Dr. Herculano Alvarenga, curador do Museu de História Natural de Taubaté, por permitir minha visita ao museu e por ter me emprestado material para análise osteológica.

Ao Me. Rafael Migotto e a James P. Dean por terem me enviado ótimas fotos de crânios de Anseriformes.

Aos meus queridos colegas do Laboratório de Ecologia, Sistemática e Conservação das Aves Neotropicais da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, que convivi durante boa parte da minha graduação e do meu curso de mestrado, em especial Msc. Alessandra Santos, Msc. Fernanda Andrade Bueno, João Paulo Alencar, Rodrigo Satoro Mizobe e Erison Carlos dos Santos Monteiro, pelas inúmeras, divertidas e importantes saídas de campo e por termos realizado muitas discussões sobre diversos assuntos dentro da biologia que só acrescentaram para minha formação profissional e pessoal.

Aos meus grandes amigos, em especial Caio Paganelli Silveira, Gilberto Marques Arsioli, Paulo José Camargo, Matheus Pirollo, Felipe Brito, Pedro Brito Segateli, Lucas Toledo, André Casare Levorato e Allan Casare Levorato, pelos diversos momentos de felicidade proporcionados durante grande parte da minha vida.

Aos meus amados pais, Sérgio Previatto e Cleide Matiussi Previatto e minha amada irmã Mariana Matiussi Previatto, por todo carinho, amor, paciência e confiança dedicados durante toda minha vida e por terem apoiado e respeitado minha escolha em me graduar no curso de Ciências Biológicas e fazer Pós-Graduação em Zoologia.

SUMÁRIO

I – RESUMO 06

II – INTRODUÇÃO 07

A - Habitat, Distribuição Geográfica e Alimentação 07

B – Características morfológicas 07

C – Revisão taxonômica do grupo 08

D – Importância deste estudo 10

III – OBJETIVOS 12

IV – MATERIAL E MÉTODOS 13

A – Material 13

B – Métodos 13

V – RESULTADOS 16

A – Descrição da osteologia craniana de Anhimidae 16

B – Diferenças interespecíficas encontradas em Anhimidae 28

C – Estado de caracteres exclusivos da família Anhimidae 29

D – Figuras cranianas dos membros da família Anhimidae 30

E - Figuras cranianas dos membros das famílias Anseranatidae e Anatidae 42

F - Figuras cranianas dos membros da família Cracidae 53

VI – DISCUSSÃO 66

A – Aspectos evolutivos da osteologia craniana dos Anseriformes 66

B – Aspectos morfofuncionais da osteologia craniana de Anhimidae 76

VII – CONCLUSÕES 86

VIII – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 87

IV – APÊNDICE 96

I - RESUMO

As aves Anhimidae (Ordem: Anseriformes) são constituídas por três espécies (*Anhima cornuta*, *Chauna chavaria* e *C. torquata*) endêmicas da América do Sul; seu esqueleto dotado de extrema pneumatização juntamente com a ausência do processo uncinado nas costelas, caracterizam bem esse grupo. Estudos detalhados voltados para anatomia craniana dessa família são escassos. Sendo assim, a osteologia craniana das três espécies da família Anhimidae foi descrita e comparada para verificar se existem variações interespecíficas nos crânios dessas aves e discutir os aspectos morfofuncionais desse grupo; além disso, o crânio dessas espécies foi comparado com o crânio de algumas espécies das famílias Cracidae, Anseranatidae e Anatidae com o intuito de listar um conjunto de caracteres exclusivos dos anhimídeos e discutir como alguns caracteres cranianos evoluíram nessas famílias. Foram identificadas 23 diferenças interespecíficas encontradas no crânio dos membros da família Anhimidae, sendo que a maioria delas diferencia o gênero *Chauna* de *Anhima.* Os caracteres que mais caracterizam os anhimídeos são o processo pós-orbital; a aponeurose ossificada do músculo adutor externo; o processo jugal; a fossa coanal do palatino; o processo ótico do quadrado; a fossa medial da mandíbula; e o processo retroarticular da mandíbula. Ainda, o estudo dos caracteres cranianos mostrou maior semelhança entre os anhimídeos e os demais Anseriformes, que quando comparados com os Galiformes, justificando sua posição dentro dos Anseriformes. E concluiu-se que a região esquamosal foi a que mais sofreu modificações compensando o baixo desenvolvimento de suas fossas e a ausência do processo esquamosal; além disso, a mandíbula se destacou como a região mais desenvolvida do crânio com seus longos processos e amplas fossas. Desta forma, o grande desenvolvimento dessas estruturas se mostrou fundamental para prevenir desarticulações, resistir a pressões e ancorar grandes músculos que possibilitam os anhimídeos cortarem os itens vegetais para se alimentarem.

Palavras-chave: Anatomia, crânio, anhimídeos, aves e osteologia.

II – INTRODUÇÃO

A – Habitat, Distribuição Geográfica e Alimentação

As aves Anhimidae (Ordem: Anseriformes) são endêmicas da América do Sul. No Brasil esta família é representada por duas espécies *Anhima cornuta* e *Chauna torquata*, sendo que existe mais uma espécie restrita ao noroeste da América do Sul, *Chauna chavaria.* *Anhima cornuta* é encontrada em quase toda a Amazônia, chegando até o interior do Ceará, Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso, São Paulo e Paraná; no restante da América do Sul é encontrada na Bolívia, Colômbia, Equador, Peru, Venezuela e Guianas. *C. torquata* por sua vez ocorre na Bolívia, sul e centro-oeste do Brasil e norte da Argentina. Já *C. chavaria* ocorre apenas no norte da Colômbia e noroeste da Venezuela (Carboneras, 1992; Sick, 1997).

O habitat característico das anhumas e tachãs (Anhimidae) incluem extensas áreas abertas, as quais geralmente são inundadas, formando pântanos e brejos, onde estas aves geralmente são avistadas em bandos, porém podem ocorrer em ambientes mais secos, como é o caso de *C. torquata* (Carboneras, 1992). São comuns onde a avifauna aquática é rica, principalmente em locais distantes da civilização, e no caso da *A. cornuta*, emigram quando secam certos braços de rios e lagos que habitam durante as chuvas (Sick, 1997).

Essas aves podem nadar, porém utilizam esse recurso apenas ocasionalmente e devagar, exceto os mais jovens que o fazem com facilidade; além disso, voam muito bem, mas são principalmente habitantes do solo (Carboneras, 1992).

A dieta dessas aves consiste basicamente de material vegetal como folhas, flores, sementes e raízes de plantas aquáticas. *C. chavaria* é exclusivamente vegetariana, porém *A. cornuta* e *C. torquata* em época reprodutiva se utilizam de pequenas quantidades de artrópodes (Carboneras, 1992).

B – Características morfológicas

Possuem cabeça pequena em relação ao resto do corpo e bico semelhante ao dos galináceos. Tal bico não possui lamelas como nos patos, apenas um vestígio do que um dia pode ter sido uma; e sua língua é córnea e adaptada para comer plantas aquáticas. Suas pernas são robustas e longas com dedos enormes desprovidos de membranas

natatórias. As asas são grandes e largas, além disso, possuem um sistema de ossos pneumáticos muito desenvolvidos, tornando essas aves mais leves (Sick, 1997).

Suas penas crescem igualmente por todo o corpo sem separação de regiões e a pele das anhumas e tachãs é esponjosa, além de ser provida de um sistema de lacunas comunicantes com os sacos aéreos e pulmões, o qual se estende até os dedos. Como mecanismos de defesa, no encontro das asas, possuem dois esporões que são armas importantes para proteger o ninho ou para disputas intraespecíficas por território; além disso, são as únicas aves nas quais faltam os *processi uncinati*, projeções nas costelas que contribuem para a firmeza do tórax em outras aves (Carboneras, 1992; Sick, 1997).

São consideradas aves de grande porte com tamanho médio variando de 70-85 cm, e peso entre 3,5 a 5 kg. Sua vocalização é alta se tornando uma das mais características vocalizações do Pantanal da América do Sul. Os pares de aves são territorialistas em época reprodutiva e seus ninhos são construídos tanto pela fêmea quanto pelo macho, utilizando gravetos e vegetações próximas ao ninho, sempre perto da água. As fêmeas colocam de dois a sete ovos e os filhotes nascem precocemente (Sick, 1997; Fowler & Cubas, 2001).

A. cornuta é identificada principalmente devido ao peculiar apêndice frontal (corno) implantado no crânio e sua plumagem mais escura. Quanto à *C. torquata* e *C. chavaria*, elas possuem o pescoço contornado por uma gola negra realçada por uma segunda de penugem branca, sendo a porção negra maior e deslocando a porção branca para cima, na segunda do que na primeira (Sick, 1997).

C – Revisão taxonômica do grupo

Um dos estudos pioneiros sobre classificação dos anhimídeos foi realizado por Nitzsch (1840), que estudou a pterilose na ordem Anseriformes. Ele percebeu que os anhimídeos (Anseriformes: Anhimidae) diferiam dos anatídeos (Anseriformes: Anatidae) por possuírem as penas distribuídas uniformemente por todo o corpo.

Mais tarde, Parker (1863) observou que o crânio da *C. chavaria* (Anseriformes: Anhimidae) era parecido ao dos patos e que o osso esterno dos anhimídeos é “igual ao de um Anserinae (Anseriformes: Anatidae e Anseranatidae)”. Parker considerou a pele dos esporões das asas de *Plectropterus gambensis* (Anseriformes: Anatidae) como uma

forma intermediária entre aquela dos gansos (por exemplo: *Anser*) e aquela dos anhimídeos.

Baseado em caracteres cranianos, Huxley (1867) colocou os Anseriformes e os anhimídeos dentro de Chenomorphae o qual ele acreditava estar relacionado com os flamingos (Phoenicopteriformes: Phoenicopteridae) e as garças (Ciconiformes: Ardeidae). Porém ele acreditava que os anhimídeos eram parentes distantes das aves da família Cracidae (Galiformes).

Sundevall (1872) classificou os anhimídeos na "Família Palamedeina" próxima a "Ordem Grallatores" com as garças, cegonhas (Ciconiformes: Ciconiidae) e maçaricos (Caradriformes: Scolopacidae). Esse mesmo autor nomeou os anhimídeos como "Uma forma singular de ave! Verdadeiramente gralatorial (forma aquática com longas pernas), mas evidentemente separado de todas as outras aves". Seguindo a descrição de seus caracteres, ele percebeu que as aves Anhimidae parecem diferir igualmente dos demais Grallatores e de todas as outras aves. Em sua classificação, Sundevall (1872) se baseou em similaridades e diferenças morfológicas dentro das aves, e colocou os anhimídeos e o restante dos anseriformes em ordens separadas.

Garrod (1873, 1874) afirmou que os anhimídeos são relacionados com os Galiformes e os ralídeos (Gruiformes: Rallidae), e em seu estudo com pterilose, anatomia visceral, osteologia e miologia de Anhimidae, Garrod (1876) encontrou similaridade com as garças e as ratitas (aves que não voam: Apterygiformes, Casuariiformes, Struthioniformes, Rheiformes e Tinamiformes).

Em um importante estudo sobre classificação dos Anseriformes, Furbringer (1888) classificou os anhimídeos na ordem Hippolectryornithes, subordem Palamedeiformes, família Palamedeidae.

Shufeldt (1901) comparou o esqueleto de *Anhima cornuta* ao de *Coscoroba coscoroba* (Anseriformes: Anatidae) e ao de *Meleagris gallopavo* (Galliformes, Phasianidae) e concluiu que os anhimídeos se assemelham a essas duas espécies na maioria dos caracteres estudados. Porém mesmo com tais semelhanças, o autor classificou os anhimídeos em um grupo separado e concluiu que os anhimídeos devessem ser colocados próximos aos Anseres.

Baseado na morfologia do osso do quadrado, Friant (1947) concluiu que os anhimídeos são um grupo sobrevivente de ancestrais que antecederam os flamingos e os Anseriformes.

Posteriormente Mayr e Amadom (1951) inseriram as famílias Anhimidae e Anatidae na ordem Anseres. Verheyen (1953, 1955) baseando-se em osteologia, incluiu os anhimídeos na ordem Anhimiformes e os considerou mais proximamente relacionados com as *Anseranas* (Anseriformes: Anseranatidae).

Utilizando uma nova metodologia, Sibley e Ahlquist (1972) compararam os padrões de eletroforese de gel de amido da proteína da clara de ovos de *C. torquata* (Anseriformes: Anhimidae) e 89 espécies de anatídeos com muitos outros grupos de aves. O padrão de *Chauna* mostrou similaridade com ambos anseriformes e Ardeidae.

Olson & Feduccia (1980) observaram que a existência de lamelas córneas rudimentares no bico de *A. cornuta* e *C. torquata* (Anseriformes: Anhimidae) confirmava a próxima relação com os anatídeos, porém tais autores sugeriram serem os anhimídeos um grupo derivado, o qual abandonou a técnica de filtragem, em relação aos anatídeos.

Livezey (1997) analisou 123 caracteres morfológicos de aves da ordem Anseriformes e de outras ordens e concluiu que os Galliformes são um grupo irmão de Anseriformes; os anhimídeos são proximamente relacionados aos Anseres; e as *Anseranas* pertencem a um grupo mais próximo dos modernos Anseriformes que de Anhimidae.

Estudos mais recentes como os de Sorenson *et. al*. (2003), Bourdon (2005), Livezey & Zusi (2006, 2007) e Pereira & Baker (2009) consideram as aves Anhimidae grupo basal com características plesiomórficas dentro da ordem Anseriformes, sendo considerado grupo-irmão dos anseres (Anseranatidae e Anatidae). Porém, novos estudos feitos por Eo *et al.* (2009), baseado em uma análise de trabalhos sobre filogenia de Galloanserae do ano de 1971 até 2006, revelaram ser o grupo Anhimidae mais proximamente relacionados aos Anseranatidae; e a família Anatidae mais basal, sendo grupo irmão de Anhimidae/Anseranatidae. Entretanto, a maioria dos recentes trabalhos está de acordo em considerar os anhimídeos um grupo basal dentro da ordem Anseriformes.

D – Importância deste estudo

De acordo com Livezey & Zusi (2001), a diversidade morfológica é uma excelente fonte de caracteres utilizada para a construção de árvores filogenéticas, porém

o crânio das aves poderia ser uma fonte ainda mais segura na análise cladística se novos caracteres e evidências anatômicas de homologias forem encontradas.

Pascotto *et al*. (2006) afirma que nas aves, o crânio é a região do esqueleto que mais apresenta variações morfológicas entre as famílias e ordens, refletindo nos mais variados hábitos alimentares – embora muitas dessas particularidades estejam restritas à ranfoteca. Portanto, estudos caracterizando a região craniana, principalmente os ossos e músculos relacionados às maxilas, tão bem como a forma do bico, refletiriam os hábitos alimentares dessas aves.

Além disso, nos seres vivos existe correspondência entre a estrutura da anatomia e a função relacionada aos seus movimentos. E esse princípio de forma vinculada com a função, é baseado em fundamentos evolutivos, pois são as pressões adaptativas exercidas nas musculaturas das aves que induzem a conformação óssea (Witmer, 1995).

Também é importante lembrar que o estudo da anatomia das aves é necessário, porque possibilita maior compreensão dos mecanismos relacionados à vida desses animais, como o vôo e a alimentação. E visando entender conjuntamente estes aspectos, é necessário abordar tanto a anatomia descritiva quanto a funcional (Gasc *et al*. 1973, *apud* Donatelli, 1996). Sendo assim, se direcionarmos nossos estudos para apreensão do alimento pelo bico, podem-se observar seus movimentos através de uma análise da musculatura que movimenta as maxilas (Donatelli, 1992).

Em relação aos estudos anatômicos desse grupo, podemos destacar os de Beddard (1886 e 1894), Shufeldt (1904), Rumboll (1975), Zusi & Livezey (2000) e Manzanares (2007); mas nenhum desses autores estudou de maneira detalhado a anatomia craniana dos anhimídeos, além disso, muitas vezes era utilizada apenas uma espécie da família para que um trabalho fosse desenvolvido.

III – OBJETIVOS

1- Descrever detalhadamente o conjunto de ossos cranianos dos membros da família Anhimidae;

2- Verificar se existem variações interespecíficas no crânio dos membros da família Anhimidae;

3- Listar um conjunto de caracteres exclusivos desta família, que posteriormente servirão para uma análise cladística;

4- Discutir os aspectos evolutivos do crânio dos anhimídeos;

5- Discutir os aspectos morfofuncionais da região craniana, principalmente os relacionados às maxilas.

IV – MATERIAL E MÉTODOS

A - Material

Todo o material estudado faz parte das coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Museu de História Natural de Taubaté (MHNT), Smithsonian Institution, Washington – USA (USNM) e Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (AZ).

A osteologia craniana e da mandíbula foi estudada com base em 16 espécimes pertencentes a 3 espécies agrupadas em 2 gêneros da família Anhimidae (Anseriformes); 16 espécimes pertencentes a 4 espécies agrupadas em 3 gêneros da família Anatidae (Anseriformes); 2 espécimes pertencentes a 1 espécie agrupado em 1 gênero da família Anseranatidae (Anseriformes) e 8 espécimes pertencentes a 4 espécies agrupados em 4 gêneros da família Cracidae (Galliformes). A relação de táxons estudados segue a baixo:

Anseriformes: Anhimidae: *Anhima cornuta* Linnaeus, 1766: MZUSP: 88487; MPEG: MG528 (macho); MG806 (fêmea); MG1221 (fêmea); MG1256 (macho); MG1257 (macho); MG1567 (fêmea); MG1911 (fêmea); MG1913 (macho); MHNT: 1937 (fêmea); *Chauna chavaria* Linnaeus, 1766 USNM: 347738 (macho); 346634 (fêmea); *C. torquata* Oken, 1816: MNRJ: MNA727; MHNT: 389; 1955; AZ: AZ37.

Anseranatidae: *Anseranas semipalmata* Latham, 1798: AZ: 760 (fêmea); 1098 (fêmea).

Anatidae: *Amazonetta brasiliensis* Gmelin, 1789*:* AZ: 615; 1411; 1630; *Cairina moschata* Linnaeus, 1758: AZ: 763 (fêmea); *Dendrocygna bicolor* Vieillot, 1816: AZ: 614; 1634; *D. viduata* Linnaeus, 1766: AZ: 567; 568; 569; 612; 617; 618; 619; 620; 1386; 1631.

Galiformes: Cracidae: *Aburria cujubi* Pelzeln, 1858: MG: 1323 (fêmea); 1557 (macho); *Crax fasciolata,* Spix, 1825: MG: 457 (macho); 689 (fêmea); *Ortalis motmot* Linnaeus, 1766: MG: 699 (fêmea); 700 (macho); *Penelope pileata* Wagler, 1830: MG: 912 (macho); 923 (macho).

B - Métodos

A osteologia craniana foi descrita e estudada comparativamente. Os crânios foram descritos e fotografados com o auxílio de um estereomicroscópio *ZEISS* (ocular 10x e objetivas variando entre 1,6x e 4x). Foi utilizado paquímetro de 300 mm para mensuração dos ossos, suas projeções, fossas e aberturas. Para calcular o ângulo de inclinação entre a maxila superior e o arco jugal, foi utilizado um Transferidor de 180º. As medidas apresentadas são os resultados das médias dos espécimes estudados. Por fim, utilizou-se máquina digital para fotografar os crânios dos espécimes estudados nos museus em diferentes vistas. Especialmente a espécie *C. chavaria* foi descrita com base em fotos enviadas pelo Smithsonian Instiution (USNM), e por isso a descrição de alguns poucos caracteres da região orbital não pôde ser feita.

Para que fosse possível definir um determinado componente ósseo, foi necessário utilizar o termo região, devido à fusão de ossos em aves adultas, como proposto por Höfling & Gasc (1984), e seguido por Donatelli (1996) e Donatelli & Marceliano (2007).

No item Resultados são apresentadas imagens fotografadas em diferentes vistas (dorsal, lateral, ventral, caudal e perspectiva) do crânio de todas as espécies de Anhimidae e das espécies mais representativas de Cracidae, Anseranatidae e Anatidae. As estruturas ósseas descritas e estudadas são identificadas nas imagens e são seguidas por legendas, com o intuito de facilitar a localização, observações e comparações. No texto, para cada estrutura craniana descrita, estão apontados os números das figuras que eles estão mais bem representados.

Após as descrições da osteologia craniana dos espécimes estudados, foi verificado se existem variações específicas no crânio dos membros da família Anhimidae. E depois, os caracteres estudados dos anhimídeos foram comparados com o dos outros Anseriformes e Galiformes, para identificar os caracteres exclusivos dos anhimídeos; e com o auxílio dos trabalhos presentes na literatura foi discutido como alguns caracteres evoluíram nessas famílias. Os caracteres discutidos foram aqueles que são mais estudados na literatura.

Na análise sobre os aspectos evolutivos, foram utilizados apenas aqueles caracteres que variavam entre as famílias estudadas, porém os que apresentaram vários estados de caracteres dentro das famílias e espécies foram desconsiderados. Além disso, para agrupar as famílias, foi utilizado o termo homologia primária como proposto por

de Pina (1991), em que a hipótese é criada com base em similaridades dos caracteres analisados.

Depois, foram utilizados os dados da anatomia descritiva junto com os da literatura para realizar uma análise das principais estruturas cinéticas da caixa craniana e das maxilas dos anhimídeos para discutir qual a função dessas estruturas nas aves Anhimidae, e como elas estão adaptadas aos itens alimentares que essas aves utilizam.

A nomenclatura (terminologia) para a descrição da osteologia craniana seguiu basicamente a proposta pela *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al*., 1993). Para os caracteres cranianos que não haviam sido nomeados pela *Nomina Anatomica Avium* utilizou-se números e nomes das regiões ósseas para melhor exemplificar a estrutura analisada. Todavia para algumas estruturas, utilizou-se o método proposto por Posso & Donatelli (2005), bem como novas nomenclaturas sugeridas por estes autores com base em espécimes jovens.

Com o objetivo de evitar a criação de diferentes nomes para cada estrutura anatômica, a *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et. al.,* 1993) nomeia as estruturas em latim. No entanto essa ação dificulta o entendimento de estudos anatômicos descritos em língua portuguesa. Com o intuito de reduzir este problema, a nomenclatura osteológica está traduzida para a língua Portuguesa. Todavia sempre que a estrutura óssea, nomeada pela *Nomina Anatomica Avium,* é descrita pela primeira vez no texto, é apresentado seu correspondente em latim.

O sistema binomial adotado para a denominação das espécies é apresentado, no item resultados, com seu primeiro nome (designação para gênero) abreviado, com o objetivo de evitar a repetição desnecessária dos nomes genéricos, *i.e., Anhima cornuta* está representado pela abreviatura *A. cornuta*.

A nomenclatura e a classificação dos táxons seguiram a Lista Brasileira de Registros Ornitológicos (CBRO, 2011), exceto para *C. chavaria* e *A. semipalmata* o qual foram nomeados de acordo com Carboneras (1992).

V – RESULTADOS

A – Descrição da osteologia craniana de Anhimidae

Ossa crani

A região do osso frontal (F) (Fig. 1, 2 e 3) é a maior porção do teto craniano e corresponde a cerca de 4/5 da caixa craniana, em média, nos membros da família Anhimidae. Tal região está delimitada em sua porção dorsal pela maxila superior por meio da conspícua e bem definida *zona flexoria craniofacialis* (ZFC) (Fig. 1, 2 e 3). Na porção rostral da região do osso frontal é possível observar em *Anhima cornuta* uma depressão rostral rasa e pouco ampla (DR) (Fig. 1); já em *Chauna chavaria* e *C. torquata*, observa-se a porção rostral da região frontal com formato convexo, limitando-se diretamente com a sutura nasofrontal, não sendo possível a visualização da depressão frontal. Ainda, na região do osso frontal, em *C. torquata* existe uma depressão medial rasa e pouco ampla (DM) (*depressio frontalis*) (Fig. 3) o qual não atinge a sutura nasofrontal. Tal depressão não foi observada em *A. cornuta* e *C. chavaria*. Na porção caudal da depressão rostral, *A. cornuta* possui uma projeção 1 (Pj1) (Fig. 4), disposta como um corno com cerca de 1/3 do comprimento da maxila superior; existe também uma capa de um tecido mais fino e flexível, o qual se encaixa na projeção 1, com o tamanho cerca de 4 vezes o comprimento da projeção 1. É importante lembrar que em alguns espécimes como em *A. cornuta* (MG806), a projeção 1 é constituída por tecido ósseo. A distância do diâmetro interorbital da região do osso frontal é bem ampla em *C. torquata* e *C. chavaria* (4/5 o comprimento da caixa craniana) quando comparado a *A. cornuta* (cerca de 3/4 o comprimento da caixa craniana). Na porção rostrolateral da região do osso frontal, esta região está delimitada pelo osso lacrimal através da conspícua sutura lacrimofrontal (*suturae lacrimofrontalis*) (SLF) (Fig. 1 e 2) observada nas três espécies. Laterocaudalmente, a região do osso frontal está delimitada pela região do osso esquamosal por meio da porção dorsal do processo pós-orbital, sem suturas evidentes. As três espécies apresentam em sua porção lateral da região frontal uma curvatura convexa, sendo tal região mais ampla no gênero *Chauna* que em *Anhima.*

A região do osso parietal (P) (Figs. 1, 2 e 3) ocupa uma pequena porção do teto craniano, com cerca de 1/5 deste nos membros da família Anhimidae. Em sua porção caudal, a região parietal delimita-se com a região do osso occipital pela crista nucal transversa (*crista nuchalis transversa)* (CNT) (Fig. 12, 13 e 14) e a crista nucal sagital (*crista nuchalis sagitalis)* (CNS) (Fig. 12, 13 e 14). Tais cristas são proeminentes na

família Anhimidae, sendo que a crista nucal transversa é um pouco menos conspícua em *C. torquata*. Em geral os espécimes estudados da família Anhimidae apresentaram uma rasa depressão caudal (DC1) (Fig. 12) na porção medial da região do osso parietal.

Na região occipital, o forâmen magno (*foramen magnum)* (FoMa) (Fig. 12, 13 e 14) possui formato oval e está delimitado dorsalmente pela região supra-occipital, lateralmente pela região exoccipital e ventralmente pela região basioccipital. Em *C. torquata*, o forâmen magno apresenta-se com formato mais circular, quando comparado as demais espécies estudadas.

Na região do osso supra-occipital (SO) (Fig. 12 e 14), medialmente a região supra-occipital apresenta uma elevação óssea convexa, a proeminência cerebelar (*proeminentia cerebelaris)* (PrC) (Fig. 12, 13 e 14). Tal elevação óssea apresenta-se pronunciada em todas as espécies da família Anhimidae estudadas. Ainda na porção lateral dessa região é possível verificar o forâmen da veia occipital externa (*foramen venum occipitales externae)* (FoVOE) (Fig. 12); tal forâmen apresenta um diâmetro pequeno, sendo mais conspícuo em *A. cornuta* do que em *C. chavaria* e *C. torquata.*

A região do osso exoccipital (EX) (Fig. 12 e 14) apresenta o processo paraoccipital (*proc. paraoccipitalis)* (PrPA) (Fig. 8, 9, 10 e 14), que possui ápice arredondado nas três espécies estudadas. Ainda na região exoccipital, a fossa parabasal (*fossa parabasalis)* (FPB) (Fig. 8, 9 e 10), apresenta-se bastante profunda; nessa fossa é possível verificar quatro aberturas: da veia carótida (*ostium canalis carotice)* (OCC) (Fig. 8, 9 e 10), das aberturas a mais rostral, estando próxima da região basioccipital; do nervo oftálmico externo (*ostium canalis ophthalmic externi)* (Oce) (Fig. 8, 9 e 10), situada lateralmente, sendo a abertura com o maior calibre da fossa parabasal; forâmen do nervo vago (*foramen nervus vagi)* (FNv) (Fig. 9 e 10), situado mediocaudalmente, é a abertura com menor calibre na fossa parabasal. Ainda na região exoccipital, medialmente a fossa parabasal, é possível verificar o canal do nervo hipoglosso (*canalis nervus hypoglossi)* (CNH) (Fig. 8, 9 e 10) lateroventralmente ao forâmen magno, tendo uma abertura com um tamanho pequeno.

A região do osso basioccipital (B) (Fig. 8) limita-se rostralmente com a região basisfenóide por meio de dois tubérculos, ambos proeminentes: o tubérculo basal medial (*tuberculum basilare*) (TbM) (Fig. 8 e 10), limitado medialmente pela fossa subcondilar e o tubérculo basal lateral (TbL) (Fig. 11), maior que o primeiro e limitado laterocaudalmente pela fossa parabasal. Em geral, nas espécies estudadas, o tubérculo lateral é um pouco mais desenvolvido que o tubérculo medial. Na porção caudal da

região basioccipital é possível observar o proeminente côndilo occipital (*condylus occipitalis)* (CoC) (Fig. 8, 10, 11, 12, 13 e 14), com sua conspícua *incisura mediana condyli* (ImC) (Fig. 11, 12 e 13), localizada em sua porção caudal. Tal côndilo se apresenta bem desenvolvido com formato de meia lua, sendo mais desenvolvido nas espécies de *Chauna*, tanto em relação ao tamanho como em relação ao desenvolvimento da *incisura mediana condyli.* Nessa região é possível verificar a fossa subcondilar (*fossa subcondilares)* (Fsb) (Fig. 8, 9, 10 e 11) ampla e profunda, principalmente nas espécies de *Chauna* (circundando rostralmente o côndilo occipital).

A região basisfenóide (Ba) (Fig. 10), apresenta o processo lateral paraesfenóidal (*proc. lateralis parasphenoidalis*) (PrLP) (Fig. 11), com ápice arredondado, nas três espécies estudadas. A região basiesfenóide possui a porção medial rebaixada (aspecto côncavo) em doze dos quinze espécimes das três espécies estudadas; tal região, em sua porção caudal, ainda encontra-se fusionada com a região basioccipital sem quaisquer suturas.

A região do osso paraesfenóide (OP) (Fig. 11) é laminar e sua porção rostral possui um grande declive projetando-se parcialmente, através da pouco pronunciada projeção paraesfenóide (PjP) (Fig. 10 e 11), sendo mais desenvolvida em *C. torquata*; no espécime de *C. torquata* (MNA-727) apresenta ápice bifurcado, cobrindo pequena parte da porção caudal do rostro paraesfenóide; nos espécimes de *C. torquata* tal projeção apresenta maior distância do rostro paraesfenóide (maior altura) quanto comparado com *A. cornuta* e *C. chavaria.* Em geral *C. chavaria* apresentaram essa região semelhante ao encontrado em *A. cornuta* se assemelhando mais com uma crista.

O rostro paraesfenóide (RP) (Fig. 8, 9 e 10) apresenta em sua porção caudoventral (*basis rostri parasphenoidale)* a depressão do rostro paraesfenóide 1 (*tuba aditiva communis)* (Dr1) (Fig. 8), em formato oval, ampla e rasa, e seus conspícuos forâmenes laterais (*canalis orbitalis)* (FoRp) (Fig. 11), com o sulco rostral (SRFo) (Fig. 8 e 9) bastante saliente em todos os espécimes aqui analisados. Em *C. chavaria* e *C. torquata* os forâmenes laterais e seu sulco se encontraram mais conspícuos do que em *A. cornuta*. Rostralmente à depressão do rostro paraesfenóide 1 é possível verificar uma projeção rostral (PjR) (Fig. 9), pequena com ápice pontiagudo, observada em todos as espécies estudados. Em sua porção rostral o rostro paraesfenóide emite uma lâmina dorsal (Ld1) (Fig. 5), delgada e ampla, que se fusiona dorsalmente com o septo interorbital e rostrodorsalmente com a região do osso mesetmóide. O rostro paraesfenóide ainda articula-se ventralmente com o palatino (*facies articularis*

palatina), através de sua lâmina dorsal; e em sua extremidade rostral articula-se com o vômer na *facies articularis vomeralis*; o rostro paraesfenóide também se articula com o pterigóide (*facies articularis pterygoidea)* por meio do processo basipterigóide (*proc. basipterygoideus*) (PrBP) (Fig. 8, 9 e 11) com formato oval e superfície plana; este processo dá suporte ao processo dorsal do pterigóide, e apresenta desenvolvimento similar nas três espécies estudadas.

O osso ectetmóide (E) (Fig. 4, 6 e 7) está representado por uma fina lâmina óssea na porção rostromedial da órbita. Em *A. cornnuta* é possível observar a porção ventral do ectetmóide (*facies orbitalis)* com uma projeção ventral do ectetmóide (PjVE) (Fig. 5), fina e longa, que se apresenta próxima ao osso lacrimal, mas não tendo contato com este. O ectetmóide fusiona-se dorsalmente com a região do osso frontal e caudalmente com o septo interorbital e região do osso mesetmóide. Em *C. torquata* e *C. chavaria* o ectetmóide se encontrou restrito a porção dorsorostral da órbita, devido a esses espécimes perderam a projeção ventral quando seus crânios estavam sendo preparados para estudos osteológicos.

O lacrimal (L) (Fig. 4, 6 e 7) possui duas porções: a primeira é o processo supra-orbital (*proc. supraorbitalis)* (PrSO) (Fig. 4, 5 e 6), que se apresentou mais curto em *C. chavaria* e *C. torquata* quando comparado com *A. cornuta*. Todavia nas espécies de *Chauna* esse processo está mais projetado para a lateral e mais arredondado do que em *Anhima*; já a segunda porção é o processo orbital do lacrimal (*proc. orbitalis)* (PrO) (Fig. 4, 5 e 6), que se projeta ventralmente, sendo longo, com mais da metade da distância de sua origem no crânio até o arco jugal, sendo mais largo na porção basal, se afilando a medida que se aproxima da extremidade. O processo orbital do lacrimal é mais comprido e delgado que o processo supra-orbital. Em especial o espécime de *A. cornuta* (1937 – MHNT) (Fig. 5) apresentou o processo orbital curvado ventrorostralmente; na porção basal desse processo é possível observar uma pequena projeção orbital 1 (PjO1) (Fig. 5 e 6), mais proeminente em *A. cornuta* do que em *C. chavaria;* em *C. torquata* não foi possível a observação dessa projeção. A fenestra anterorbital (*fenestra antorbitalis)* (FeA) (Fig. 4), se apresentou ampla e com forma triangular.

A região esquamosal (S) (Fig. 5, 6 e 16) é delimitada ventrocaudalmente pelo meato acústico externo (*meatus acusticus externus)* (MAE) (Fig. 5, 6 e 7), com formato circular nas três espécies estudadas. A porção ventral da região esquamosal projeta-se rostroventralmente, circundando parte do meato acústico externo, para formar o

processo suprameático (*proc. suprameaticus)* (PrSM) (Fig. 4, 6 e 7); este processo apresenta-se largo em sua base, afilando-se a medida que se aproxima da extremidade, terminando com ápice pontiagudo. O processo suprameático articula-se ainda com a face dorsal do capítulo esquamosal do processo ótico do osso quadrado. O processo suprameático apresenta desenvolvimento semelhante nas três espécies estudadas. A fossa temporal (*fossa temporalis*) (FT) (Fig. 6 e 7) foi encontrada apenas em *C. torquata* e *C. chavaria*, sendo mais desenvolvida na primeira; ela está situada ventrocaudalmente em relação ao processo pós-orbital e dorsalmente à cótila esquamosal; tal fossa ocupa uma pequena área, situada ventrocaudalmente ao processo pós-orbital, apresentando-se rasa, mas em sua porção rostral esta se encontra mais profunda. A fossa temporal está delimitada dorsocaudalmente pela crista temporal superior (CrTS) (Fig. 7), um pouco mais conspícua em *C. torquata* do que em *C. chavaria*. A ampla fossa subtemporal (*fossa subtemporalis)* (FST) (Fig. 5, 6, 12, 13 e 14), apresenta-se maior em sentido dorsoventral que rostrocaudalmente, mas é rasa e estende-se da região lateral do crânio até a caudal. Na fossa sub-temporal é possível observar duas cristas: a crista sub-temporal dorsal (CStd) (Fig. 4, 12 e 13) pouco conspícua, sendo um pouco mais proeminente em *A. cornuta* e *C. chavaria* se limitando dorsalmente com a região parietal; e a crista subtemporal ventral (CStV) (Fig. 12, 13 e 14) apresentando-se bastante saliente, nas três espécies da família Anhimidae, e delimitando-se caudalmente com a região exoccipital. Em *C. torquata* essa fossa se apresentou mais ampla quando comparada com *C. chavaria* e *A. cornuta*.

O processo pós-orbital (*proc. postorbitalis)* (PrPO) (Fig. 4, 6 e 7) apresenta-se projetado rostroventralmente com metade da distância de sua origem no crânio até o arco jugal; tal processo possui base alargada, afilando-se a medida que se aproxima da extremidade, onde é possível verificar a aponeurose do músculo adutor externo (ApPO) (Fig. 4) o qual se encontra ossificada. Nas três espécies foi possível observar a aponeurose ossificada, sendo em *A. cornuta* mais proeminente do que em *C. torquata* e *C. chavaria*. Em *A. cornuta*, o processo pós-orbital se apresentou mais comprido que largo; já no gênero *Chauna* foi observado tal processo mais largo do que comprido. Ressalta-se que não foi possível observar o processo esquamosal em nenhuma espécie estudada.

Orbita

A porção caudal da órbita é formada pela fusão de vários ossos, principalmente o osso frontal, o lateroesfenóide (La) (Fig. 15, 16 e 17) e o orbitoesfenóide (Ob) (Fig. 15 e 16). Na *area muscularis aspera,* região de origens de alguns músculos que movimentam os maxilares, é possível observar a fossa ventromedial 1 (FVm1) (Fig. 15 e 17). Em *C. torquata* tal fossa apresentou-se um pouco menos ampla e menos profunda quando comparada com *A. cornuta*. Nas espécies estudadas foi possível observar quatro pequenas aberturas na fossa ventromedial 1, sem diferenças visíveis. A porção laterocaudal da órbita apresenta-se afundada no crânio, tal região está delimitada dorsalmente por meio da crista dorsal do lateroesfenóide (CdL) (Fig. 15 e 17) bastante proeminente nas espécies estudadas; essa crista apresenta uma projeção medial, praticamente em forma de tubérculo (PjLt) (Fig. 15). Ventralmente a crista dorsal do lateroesfenóide forma-se uma fossa lateroesfenoidal 1 (FLt1) (Fig. 15 e 17) que é rasa e maior no sentido lateromedial que dorsoventralmente. Ela se limita ventralmente com o rostro paraesfenóide e dorsalmente se delimita pela crista dorsal do lateroesfenóide. O forâmen do nervo maxilomandibular (*foramen nervun maxillomandibularis)* (FoNM) (Fig. 15 e 17) é conspícuo (um pouco maior em *A. cornuta* do que em *C. torquata* e *C. chavaria*) e se encontra na porção lateral da região do lateroesfenóide.

Na *paries medialis orbitae,* observa-se o septo interorbital (*septum interorbitale)* (SIO) (Fig. 5, 6 e 7), delgado em formato de lâmina. Na região mediocaudal, observa-se o forâmen óptico (*foramen opticum)* (FoOp) (Fig. 4, 7, 15 e 17) (com tamanho semelhante nos espécimes estudados) delimitado rostrodorsalmente pelo septo interorbital e caudalmente pela região do orbitoesfenóide; tal forâmen comunica a órbita com o interior da caixa craniana e possui uma grande abertura. Na porção rostrodorsal do septo interorbital, é possível identificar o forâmen orbitonasal medial (*foramen orbitonasale mediale)* (FoOM) (Fig. 4, 6 e 7), conspícuo nos espécimes estudados, com seu sulco do nervo olfatório característico (SNO) (Fig. 5 e 7), este mais saliente nas espécies de *Chauna* do que em *A. cornuta*. Não foi possível identificar nem o fontículo orbitocranial (*fonticuli orbitocraniales)* nem o fontículo interorbital (*fonticuli interorbitales)* na região do septo interorbital em nenhum das espécies estudadas. Possivelmente devido ao maior grau de ossificação dessas espécies.

Facies

Ossa maxillae

A maxila superior (*ossa maxillae)* (MA) (Fig. 1, 2, 3, 5, 7, 9 e 16) é longa, correspondendo à cerca de metade do comprimento do crânio; a maxila superior se encontra larga na base afilando-se à medida que se aproxima da extremidade, porém, mesmo com a presença da ranfoteca, ela termina com ápice arredondado. Ela apresenta um ângulo de curvatura ventral de 150º em relação ao arco jugal; já sua extremidade rostral apresenta curvatura ventral de aproximadamente 140º em relação ao restante da maxila superior (sem a presença da ranfoteca) nos espécimes estudados. Na região do osso nasal, a abertura nasal externa (*apertura nasi ossea)* (N) (Fig. 1, 2, 3, 4 e 6) abrange quase toda a superfície lateral da maxila superior, sendo maior no sentido rostrocaudal que dorsoventralmente. O tamanho dessa abertura corresponde a menos da metade da maxila superior e somente a porção rostral, onde existe a curvatura do bico, encontra-se oclusa. De acordo com a classificação de Zusi (1984), a narina é do tipo holorrina, onde existe somente uma zona de articulação na base da maxila superior e a abertura nasal não alcança a sutura nasofrontal. As três espécies estudadas apresentaram a face dorsocaudal da pila supranasal (*pila supranasalis)* (PSN) (Fig. 1, 2 e 3) levemente separada da barra dorsal nasal (BDN) (Fig. 1, 2, 3, 4 e 7), seguindo paralela a esta, sendo possível ver uma sutura na porção medial da pila supra nasal. A barra nasal lateral (BDL) (Fig. 2, 7 e 16) apresenta desenvolvimento semelhante nas três espécies estudadas.

Na região do osso maxilar, na porção laterocaudal da maxila superior, observa-se o processo jugal (*proc. jugalis)* (PrJ) (Fig. 4, 7 e 9), bastante afilado nas espécies estudadas e se situando ventrolateralmente em relação à extremidade final do arco jugal. Os processos maxilopalatinos (*processum maxillopalatinum)* (PrMP) (Fig. 8, 9 e 10), encontram-se alargados na base, onde estão fusionados medialmente, e afilados na extremidade, tais processos em sua porção medial emitem uma lâmina dorsal fina e estreita. Nas espécies estudadas existe uma pequena projeção na lâmina dorsal do processo maxilopalatino designada aqui como projeção maxilopalatino (PjPM) (Fig. 5 e 6) que se aproxima da projeção do processo orbital do lacrimal. Tal projeção é maior nas espécies de *Chauna* do que em *Anhima*. O processo maxilopalatino afila-se tanto dorsoventralmente quanto lateromedialmente, e se separa à medida que se aproxima da

extremidade terminando de modo bifurcado com ápice pontiagudo. Na região onde as duas porções do processo maxilopalatino estão fusionadas, existe uma sutura conspícua.

Palati

O osso palatino (Pa) (Fig. 5, 6 e 16) se apresenta como uma lâmina diagonalmente projetada, com sua porção dorsocaudal em contato com o vômer. O palatino fusiona-se rostralmente à maxila superior, na *zona flexoria palatina,* por meio do processo maxilar (PrM) (Fig. 8 e 10); tal processo é longo e encontra-se alargado lateromedialmente no local onde está fusionado com a maxila superior, obtendo um aspecto "achatado" (afila-se dorsoventralmente); à medida que segue caudalmente, esse processo estreita-se lateromedialmente e se estende dorsoventralmente. O processo maxilar do palatino expande-se lateralmente formando a crista lateral (*crista lateralis*) (CL) (Fig. 8, 9 e 10), pouco pronunciada, sendo mais projetada lateralmente em *A. cornuta* que em *C. torquata* e *C. chavaria*; em sua porção caudoventral, o palatino termina praticamente perpendicular e forma o ângulo caudolateral (*angulus caudolateralis)* (ACL) (Fig. 9 e 10), bem pronunciado em todos os espécimes estudados.

Ainda na região do osso palatino, medialmente existe a crista ventral (*crista ventralis)* (CV) (Fig. 8, 9 e 10) que se projeta ventromedialmente e apresenta-se mais pronunciada que a crista lateral. A crista ventral é mais desenvolvida em *Chauna* que em *Anhima*. A fossa ventral do palatino (*fossa ventralis)* (FVP) (Fig. 8, 9, 10 e 11), apresenta-se rasa e é maior no sentido rostrocaudal que lateromedialmente. A fossa ventral do palatino é um pouco mais ampla e profunda nas espécies do gênero *Chauna* do que em *Anhima*. Caudalmente a fossa ventral do palatino, é possível observar a fossa coanal do palatino (*fossa choanalis*) (FvcP) (Fig. 9 e 10), mais profunda que a primeira, sendo um pouco mais profunda em *A. cornuta* quando comparada a *C. chavaria* e *C. torquata*. Na porção dorsal do osso palatino observa-se a lamela coanal (*lamela choanalis)* (LC) (Fig. 8 e 10) pronunciada dorsolateralmente com desenvolvimento similar nos espécimes estudados. Na porção dorsal do palatino, entre a lamela coanal e a crista lateral, observa-se a fossa dorsal do palatino (FdPa) (Fig. 4, 6 e 7) ampla, porém rasa. Nas duas espécies do gênero *Chauna* a fossa ventral do palatino encontra-se mais profunda que em *Anhima*. Já em relação à fossa dorsal do palatino essa se encontra um pouco mais profunda em *A. cornuta* do que em *C. chavaria e C. torquata*. As fossas,

ventral e dorsal, são locais de origem dos músculos do sistema pterigóideo. Na extremidade caudal do palatino observa-se os processos pterigóideos do palatino (*proc. pterygoideum)* (PrPT) (Fig. 5) que são levemente pronunciados caudoventralmente com ápice estreito porém arredondado; tais processos ainda servem de suporte para os processos palatinos do pterigóideo.

O vômer (V) (Fig. 8, 9, 10 e 11) apresenta-se como uma fina lâmina disposta horizontalmente, sendo afilada lateromedialmente e situado entre as duas lâminas do palatino. Em *C. torquata* e *C. chavaria* o processo ventral do vômer (PVv) (Fig. 11), é longo, afilado e disposto ventrocaudalmente, com aspecto de foice; foi constatado que quando preservado, o vômer dos espécimes estudados alcançou a porção medial dos processos maxilopalatinos.

O pterigóide (PT) (Fig. 8, 9 e 10) é relativamente curto; em sua porção medial tal osso é delgado (lateromedialmente), porém se alarga em sua porção dorsal principalmente devido a presença do desenvolvido e achatado processo dorsal do pterigóide (*proc. dorsalis)* (PrDP) (Fig. 7, 8, 9 e 17); tal processo tem formato oval com sua superfície plana. Dentre as espécies analisadas a que possui o processo dorsal maior foi *A. cornuta*. Na *facies articularis quadrática* o pterigóide possui uma pequena cótila caudal o qual se articula com o côndilo pterigóideo do quadrado. Rostralmente, o pterigóide se articula com o palatino por meio do estreito e achatado dorsoventralmente processo palatino do pterigóide (*facies articularis palatina*) (PPaP) (Fig. 4, 7 e 9), o qual se projeta rostrodorsalmente, com desenvolvimento similar nas três espécies estudadas.

O arco jugal (J) (Fig. 4, 6, 7, 9 e 16) se delimita caudalmente, através do côndilo quadradojugal (*condylus quadratojugalis)* (CQJ) (Fig. 11) com a estreita e profunda cótila quadradojugal do côndilo lateral do osso quadrado; não houve diferenças no desenvolvimento desse côndilo entre as três espécies estudadas. Ainda na porção caudal do arco jugal, rostralmente ao côndilo quadradojugal, quando o arco jugal está desarticulado do osso quadrado, é possível observar a cótila ventral do jugal (CvJ) (Fig. 11) relativamente larga e rasa o qual serve como superfície de encaixe para o côndilo lateral do osso quadrado. Rostralmente o arco jugal possui o processo maxilar do jugal (PMJ) (Fig. 9 e 10) achatado dorsoventralmente, o qual se fusiona a porção dorsal do processo jugal da maxila. Caudalmente ao processo maxilar do jugal em sua porção dorsal, este osso apresenta o processo dorsal do jugal (PDJ) (Fig. 4 e 7) que se

apresentou pequeno e afilado em todos os espécimes analisados; além disso, tal processo estabelece contato com o osso lacrimal por meio do ligamento lacrimo-jugal.

O osso quadrado (*os quadratum)* (Q) (Fig. 5 e 6) apresenta sua porção central, denominada corpo do osso quadrado; o processo ótico do quadrado (*proc. oticus*) (PrTQ) (Fig. 4, 6 e 7) estende-se dorsocaudalmente a partir de sua porção central e segue até sua superfície de articulação na região esquamosal, onde se divide e apresenta duas superfícies de articulação: 1) capítulo esquamosal (*capitulum squamosum)* o qual se articula com a porção rostrodorsal do processo suprameático por meio da cótila esquamosal; e 2) capítulo ótico (*capitulum oticum)* menor e mais fino, esse capítulo está disposto ventromedialmente em relação ao primeiro e se articula com a região dorsal do meato acústico externo por meio da cótila ótica; tal cótila apresenta-se mais desenvolvida que a cótila esquamosal. Ainda no processo ótico, rostralmente em relação aos dois côndilos supracitados, é possível observar o côndilo dorsal do processo ótico (CDQ) (Fig. 4, 6 e 7) com tamanho semelhante ao capítulo esquamosal e desenvolvimento similar em todos os espécimes estudados.

O processo orbital (*proc. orbitalis*) (PrOQ) (Fig. 6, 7, 15, 16 e 17) é curto, largo na base e afilado na extremidade. Tal processo possui desenvolvimento similar nas três espécies da família Anhimidae e está disposto rostrodorsalmente em direção ao septo interorbital, mas não o alcança; em sua porção dorsolateral possui o tubérculo 1 (T1Q) (Fig. 15 e 17) pouco saliente; tubérculo este que serve de local de origem para fibras do músculo *pseudotemporalis profundos*.

O processo mandibular do quadrado (PrMQ) (Fig. 4, 6 e 7) se localiza na porção ventral do corpo do quadrado é mais largo na extremidade, devido a presença de seus quatro côndilos: (lateral, medial, caudal e pterigóideo) (*condylus lateralis, medialis, caudalis* e *pterygoideus)*. O côndilo lateral (ClPM) (Fig. 8, 9 e 10) é o maior dos quatro e o mais arredondado; tal côndilo em sua porção ventral articula-se com a mandíbula e na porção laterodorsal articula-se com o arco jugal; este côndilo é maior em *Chauna* que *Anhima.* O côndilo medial (CmPM) (Fig. 8, 9 e 10), disposto medialmente em relação ao primeiro, é menor e mais achatado que o primeiro e se articula com a cótila lateral da mandíbula. Em *A. cornuta* tal côndilo atinge seu maior desenvolvimento. O côndilo pterigóideo (CpPM) (Fig. 8), localizado dorsalmente em relação ao côndilo medial e sendo o mais reduzido dos quatro, se articula com o pterigóide por meio da cótila caudal do pterigóide. O côndilo caudal (CcPM) (Fig. 8, 9 e 10) se encontra achatado dorsoventralmente e possui sua extremidade dorsal mais estreita que a ventral. Entre os

côndilos lateral e caudal, observa-se a cótila quadradojugal (*cotyla quadratojugalis)* estreita e pouco profunda, local de articulação com o arco jugal. Entre os côndilos lateral, medial e caudal observa-se o sulco intercondilar (*sulcus intercondylaris)* (SIC) (Fig. 10) amplo e pouco profundo; esse sulco apresenta-se similar nas três espécies estudadas.

Ossa mandibulae

O comprimento da mandíbula é quase quatro vezes a distância entre os ramos mandibulares (*ramus mandibulae)* em *A. cornuta*; três vezes em *C. torquata*; e em *C. chavaria* o comprimento da mandíbula possui aproximadamente quatro vezes a distância entre os ramos mandibulares. Os ramos mandibulares por sua vez, são amplos dorsoventralmente, mas estreitos lateromedialmente e levemente pronunciados lateralmente em sua porção mediana.

A mandíbula é dividida em três partes: parte sinfisial (*par synphysialis)* (PSi) (Fig. 18, 19 e 20), parte intermediária (*pars intermedia)* (PI) (Fig. 18, 19 e 20) e parte caudal (*pars caudalis)* (PC) (Fig. 18, 19 e 20).

A parte sinfisial é a menor das três, possuindo cerca de 1/5 do tamanho da mandíbula em *C. torquata*; pouco menos de 1/6 do tamanho da mandíbula em *C. chavaria* e pouco menos de 1/6 do tamanho da mandíbula em *A. cornuta*. Tal região é o local de encontro dos ramos mandibulares possuindo uma leve curvatura ventral principalmente em sua porção dorsal, terminando com ápice arredondado.

A parte intermediária, a maior das três e com metade do comprimento da mandíbula, em média nas espécies estudadas, apresenta leve curvatura ventral em sua porção dorsal à medida que se aproxima da parte rostral da mandíbula; rostralmente em relação aos dois processos coronóides é possível observar o ângulo mandibular (*angulus mandibulae)* (AM) (Fig. 21 e 22) semelhante nas três espécies. A fossa medial da mandíbula (*fossa aditus canalis mandibulae)* (FMm) (Fig. 21, 22 e 23) é ampla e rasa; tal fossa está delimitada dorsalmente pela saliente crista dorsomedial (CrDm) (Fig. 21 e 23). Na porção laterocaudal da região intermediária é possível observar a fossa lateral (*fossa lateralis)* (FLM) (Fig. 21, 22 e 23) que é pequena e rasa nas três espécies da família Anhimidae e encontra-se delimitada por suas duas cristas: a crista dorsolateral (CDMm) (Fig. 21, 22 e 23) bastante proeminente e delimitando a porção dorsal da fossa lateral; tal crista se limita com o processo coronóide 1 em sua porção caudodorsal; já a crista ventrolateral (CVMm) (Fig. 21, 22 e 23) encontra-se pouco saliente

(principalmente em *A. cornuta*) e delimita caudoventralmente a fossa lateral. Não foi possível observar o tubérculo pseudotemporal (*tuberculum pseudotemporalis)* e não foi observada nenhuma fenestra na mandíbula das espécies estudadas.

A parte caudal com cerca de 1/4 do tamanho da mandíbula nos espécimes de *C. torquata*, possui em sua face dorsorostral os processos coronóide 1 e 2 (*proc. coronoideum)* (PrC1) (Fig. 20, 21 e 23) e (PrC2) (Fig. 21, 22 e 23). O processo coronóide 1 está disposto rostralmente em relação ao segundo, apresentando-se maior que este e com ápice pontiagudo em *C. torquata*; já o processo coronóide 2 possui ápice agudo em *Chauna* e arredondado em *Anhima*. Em geral tanto o processo coronóide 1 quanto o 2 apresentaram-se maior nos indivíduos de *C. chavaria* e *C. torquata* que em *A. cornuta*; em *C. chavaria* o processo coronóide 1 se mostrou com o mesmo desenvolvimento que o processo coronóide 2.

É na face dorsal da parte caudal da mandíbula que ocorre maior articulação com o crânio. Nessa região pode-se notar a fossa articular quadrática (*fossa articularis quadratica)* (FAQ) (Fig. 18, 19 e 20) é ampla e se encontra delimitada lateralmente pela cótila lateral (*cotyla lateralis)* (CoL) (Fig. 18, 19 e 20) e medialmente pela cótila medial (*cotyla medialis)* (CoM) (Fig. 18, 19 e 20), sendo a cótila medial maior e mais profunda que a lateral em *C. torquata* e *C. chavaria*; em *A. cornuta* a cótila medial é menor porem mais profunda do que a cótila lateral. Entre as cótilas lateral e medial é possível observar o proeminente tubérculo intercotilar (*tuberculum intercotylaris)* (TIC) (Fig. 18, 19 e 20) o qual está delimitado rostralmente pelo processo coronóide 2; tal tubérculo apresenta desenvolvimento semelhante em todos os espécimes estudados. Ainda na região caudal, observa-se o processo lateral (*proc. lateralis mandibulae)* (PrLt) (Fig. 18, 19 e 20) largo, curto e delimitado dorsalmente pela crista dorsal do processo lateral (CrLt) (Fig. 18) o qual é pouco conspícua em todos os espécimes analisados. Em sua porção medial observa-se o longo processo medial da mandíbula (*proc. medialis mandibulae)* (PrMM) (Fig. 18, 19 e 20) projetado dorsomedialmente em direção ao crânio; tal processo é um pouco mais largo na base do que em sua extremidade, o qual encontra-se com ápice irregular nas espécies estudadas. Em *Chauna* esse processo apresenta sua extremidade curvada medialmente ao contrário de *Anhima* que apresenta o processo medial da mandíbula praticamente reto. Na extremidade caudal da mandíbula observa-se o processo retroarticular (*proc. retroarticularis)* (PrRA) (Fig. 18, 19, 20 e 21) longo e com formato de "foice", apresenta-se estreito lateromedialmente e largo dorsoventralmente, exceto em sua extremidade caudal, o qual se apresenta

bastante afilado e direcionado dorsalmente. Nesse processo, em sua porção laterodorsal, observa-se uma fossa lateral (FL1) (Fig. 21, 22 e 23) pequena e rasa, delimitada dorsalmente pelo tubérculo lateral 1 (TL1) (Fig. 21). Por fim, na face ventrocaudal da parte caudal da mandíbula encontra-se a fossa caudal (*fossa caudalis)* (FOC) (Fig. 21 e 22) ampla e rasa, delimitada pelas cristas 1 dorsal (CrD1) (Fig. 21 e 23) e 2 ventral (CrV1) (Fig. 21 e 23), ambas pouco proeminente.

B – Diferenças interespecíficas encontradas em Anhimidae

A depressão rostral (Fig. 1) e a projeção 1 (Fig. 1) só foram observadas em *A. cornuta*; já a depressão medial só foi registrada em *C. torquata* (Fig. 3); a fossa temporal somente foi observada nas espécies de *Chauna* (Fig.6 e 7). A fossa subtemporal (Fig. 5, 6, 12, 13 e 14) é mais ampla e a projeção paraesfenóide (Fig. 10 e 11) se mostrou mais pronunciada em *C. torquata* que em *A. cornuta* e *C. chavaria*.

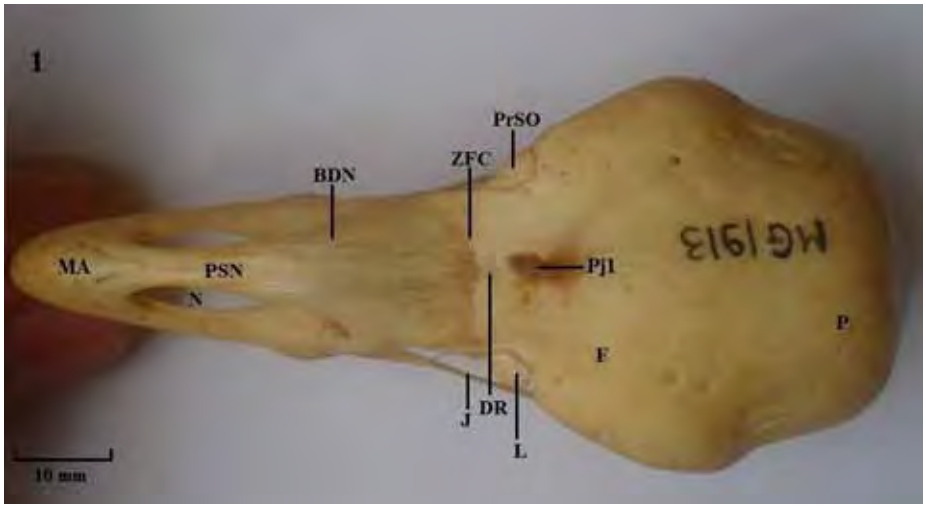
A projeção orbital 1 (Fig. 5 e 6) do processo orbital do lacrimal, assim como a crista lateral do palatino (Fig. 8, 9 e 10) se mostraram mais pronunciadas em *A. cornuta* que em *C. torquata* e *C. chavaria*; o processo pós-orbital (Fig. 4, 6 e 7) se apresentou mais comprido em *A. cornuta* que nas demais espécies, assim como sua aponeurose ossificada (Fig. 4); a fossa dorsal (Fig. 4, 6 e 7) e coanal do palatino (Fig. 9 e 10) são mais profundas em *A. cornuta* que nas outras espécies; o processo dorsal do pterigóide (Fig. 7, 8, 9 e 17), o côndilo medial do processo mandibular do quadrado (Fig. 8, 9 e 10), e a parte sinfisial da mandíbula (Fig. 18, 19 e 20) são maiores em *A. cornuta* que no nas espécies de *Chauna*.

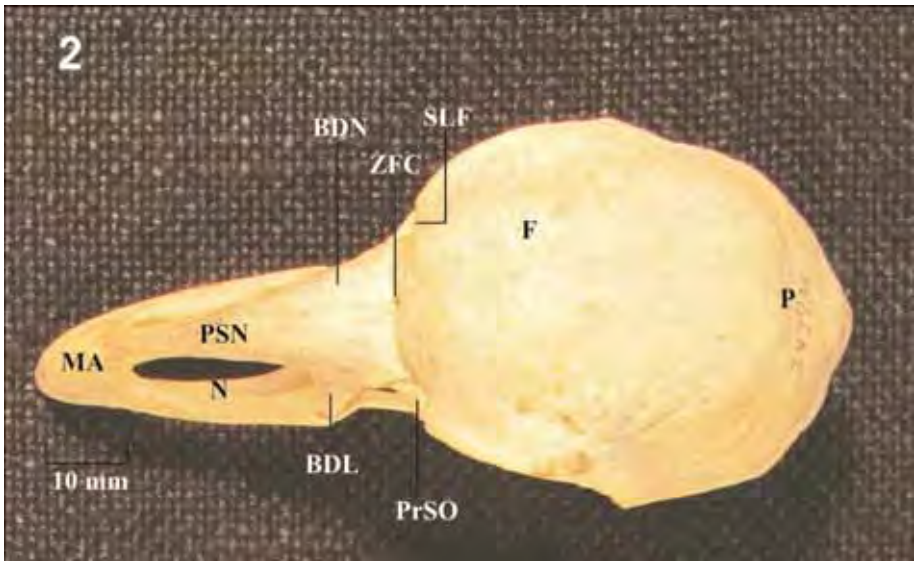
Os foramens laterais (Fig. 11) e o sulco rostral do rostro paraesfenóide (Fig. 8 e 9) se apresentaram mais conspícuos em *C. chavaria* e *C. torquata* que em *A. cornuta*; a crista ventral do palatino (Fig. 8, 9 e 10) e a projeção maxilopalatino (Fig. 5 e 6) são mais pronunciadas em *Chauna* que em *A. cornuta*; o côndilo lateral do processo mandibular do quadrado (Fig. 8, 9 e 10) e os processos coronóides 1 e 2 (Fig. 21, 22 e 23) são relativamente maiores em *C. chavaria* e *C. torquata* que em *A. cornuta*. O processo supra-orbital do lacrimal (Fig. 1, 2, 4, 5, 6 e 7) se apresentou mais curto e projetado lateralmente em *Chauna* que em *A. cornuta*; e o processo medial da mandíbula (Fig. 18, 19 e 20) apresenta sua extremidade curvada medialmente em *Chauna* ao contrário de *Anhima* que não apresenta tal curvatura.

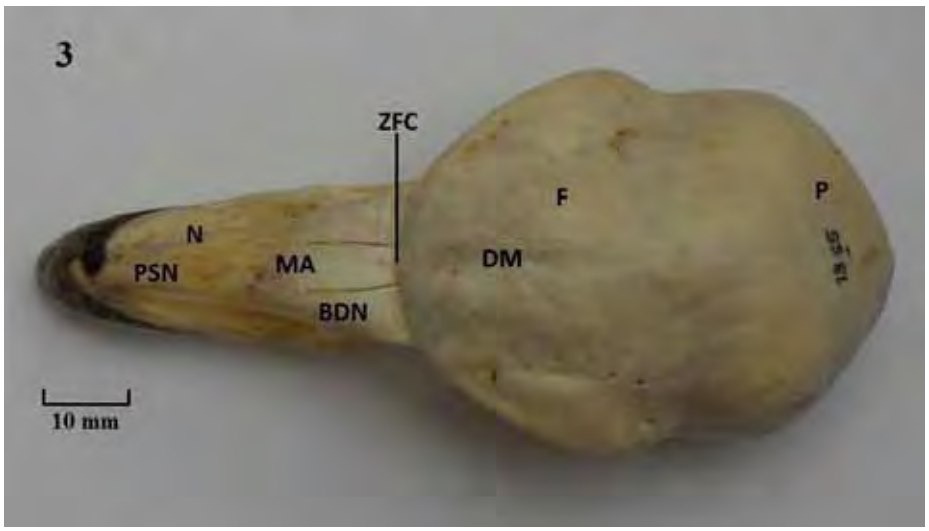
C – Estado de caracteres exclusivos da família Anhimidae

De todos os caracteres cranianos analisados, aqueles que apresentaram a forma ou o desenvolvimento exclusivo da família Anhimidae foram: a projeção paraesfenóidal; o sulco rostral; o processo basipterigóide; o processo pós-orbital; a aponeurose ossificada do músculo adutor externo; a fossa lateroesfenoidal 1; a fossa ventromedial 1; o processo supra-orbital do lacrimal; o processo maxilopalatino; o processo jugal; a fossa dorsal do palatino; a fossa ventral do palatino; a fossa coanal do palatino; o processo maxilar do jugal; o processo ótico do quadrado; a fossa medial da mandíbula; o processo lateral da mandíbula; o processo retroarticular da mandíbula; e a fossa lateral 1.

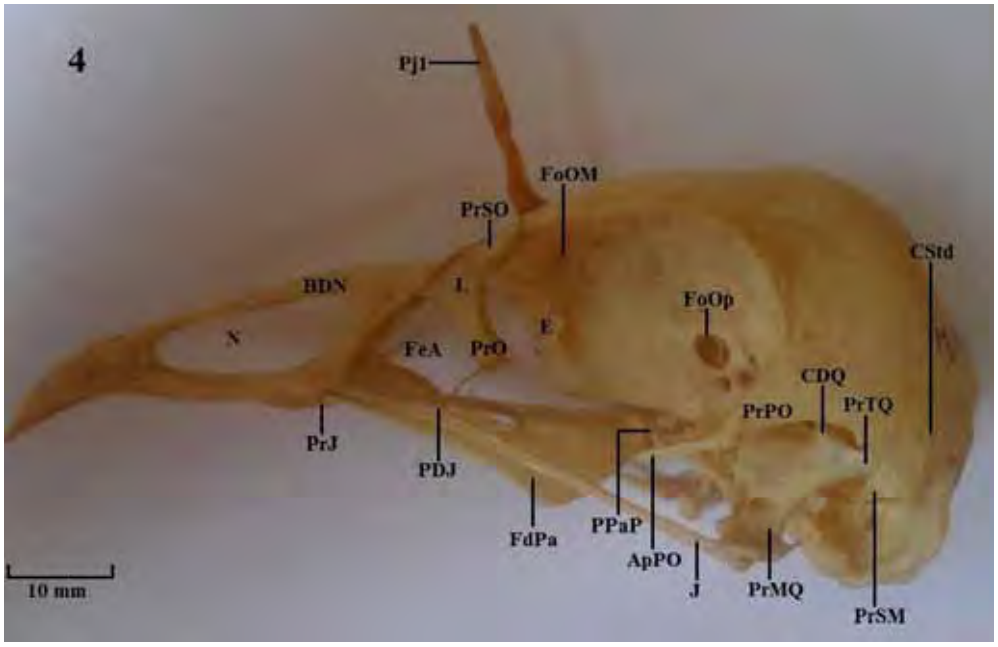
D - Figuras dos crânios dos membros da família Anhimidae.





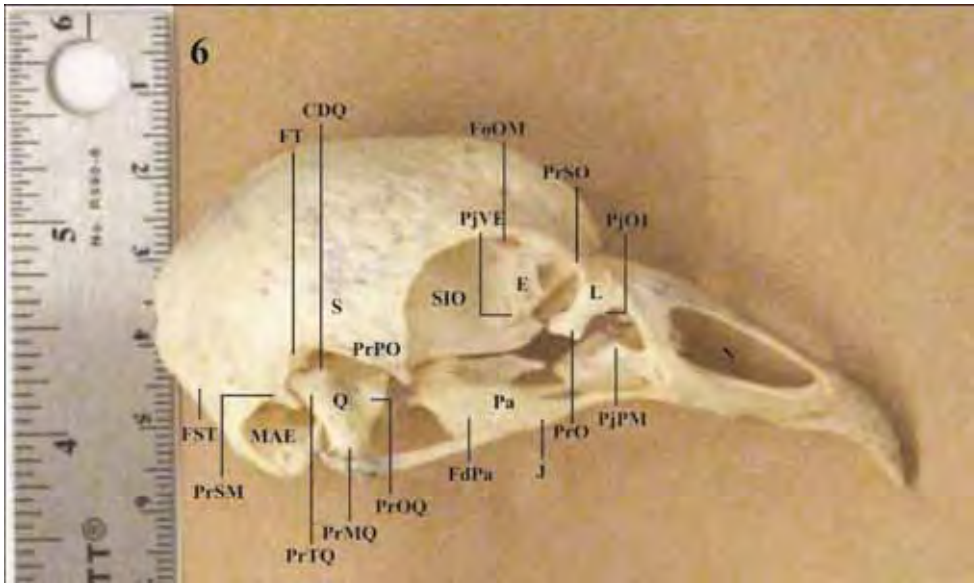


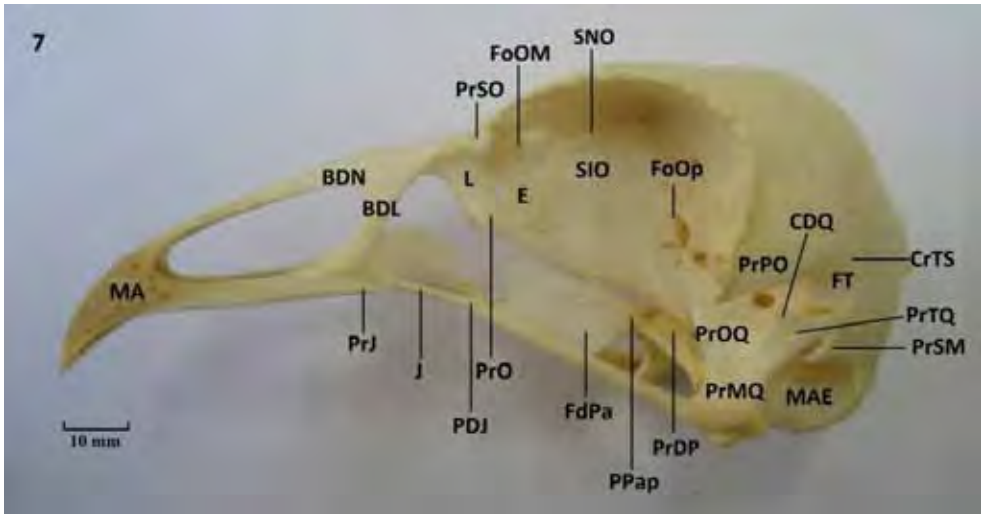
Vista dorsal do crânio: Figura 1: *Anhima cornuta*; **Figura 2:** *Chauna chavaria;* **Figura 3**: *C. torquata*; **BDN**: barra dorsal do nasal; **DM:** depressão medial; **DR:** depressão rostral; **F:** frontal; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **N:** abertura nasal externa; **P:** parietal; **PjO:** projeção 1; **PrSO:** processo supra-orbital; **PSN:** pila supranasal; **SLF:** sutura lacrimofrontal; **ZFC**: zona flexoria craniofacialis.



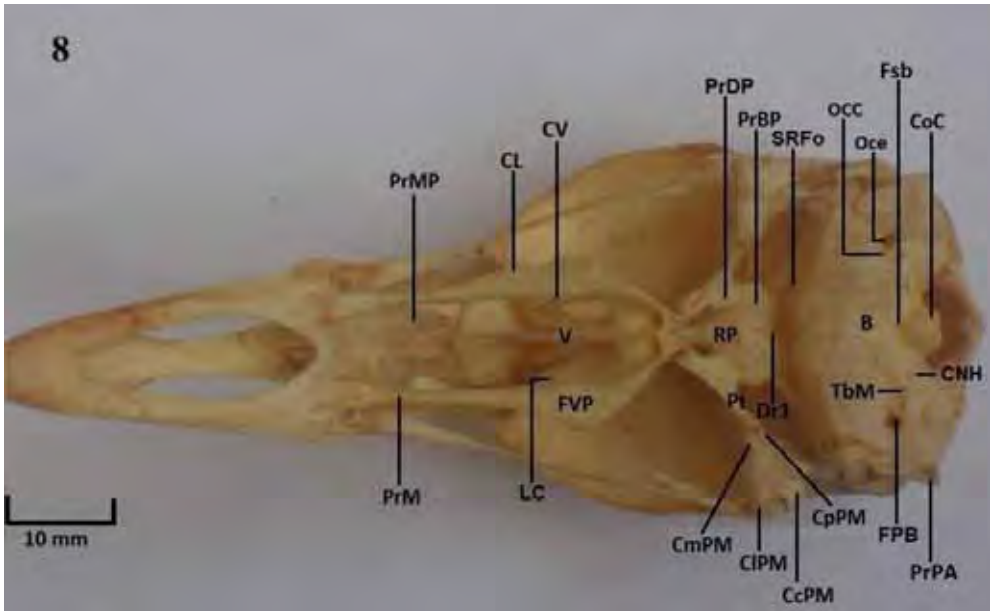


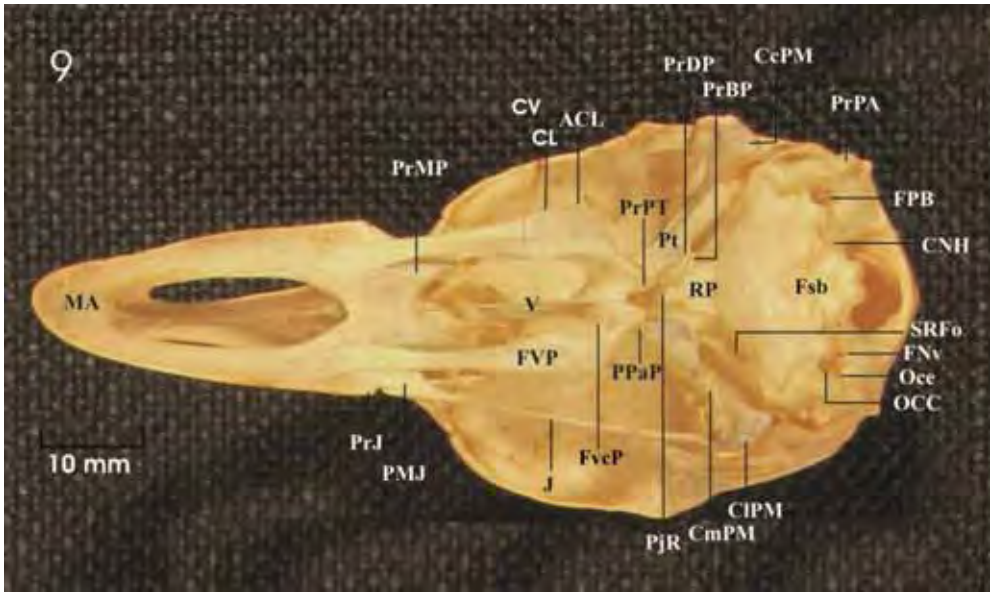
Vista lateral do crânio: Figura 4: *A. cornuta;* **Figura 5:** *A. cornuta.* **ApPO:** aponeurose ossificada do músculo adutor externo; **BDN:** barra dorsal nasal; **CDQ:** côndilo dorsal do quadrado; **CStD:** crista subtemporal dorsal; **E:** ectetmóide; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOM:** forâmen orbitonasal medial; **FoOp:** forâmen óptico; **FST:** fossa subtemporal; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **MAE:** meato acústico externo; **N:** abertura nasal externa; **Pa:** palatino; **PDJ:** processo dorsal do jugal; **Pj1:** projeção 1; **PjO1:** projeção orbital 1; **PjPM:** projeção maxilopalatino; **PjVE:** projeção ventral do ectetmóide; **PrMQ:** processo mandibular do quadrado; **PPaP:** processo palatino do pterigóide; **PrJ:** processo jugal; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrTQ:** processo ótico do quadrado; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PrSM:** processo suprameático; **Q:** quadrado; **S:** região esquamosal; **SIO:** septo interorbital; **SNO:** sulco do nervo olfatório.



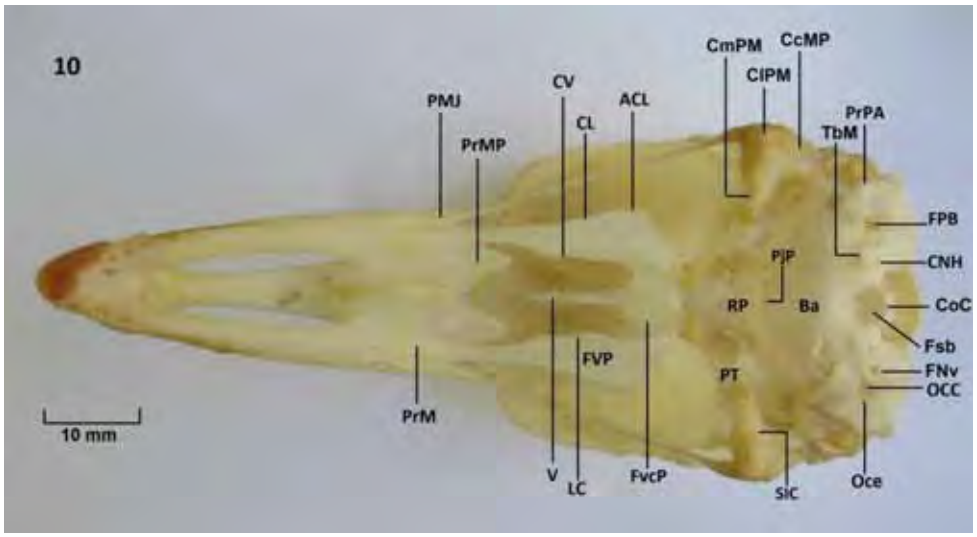


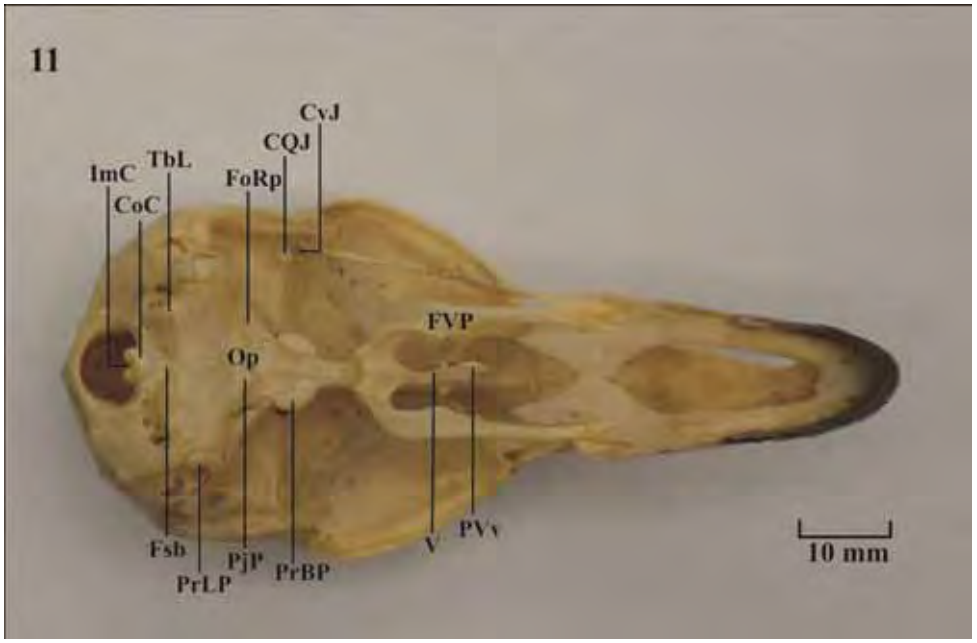
Vista lateral do crânio: Figura 6: *C. chavaria*; **Figura 7:** *C. torquata*. **BDN:** barra dorsal nasal; **BDL**: barra lateral do nasal; **CDQ:** côndilo dorsal do quadrado; **CrTS:** crista temporal superior; **E:** ectetmóide; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOM:** forâmen orbitonasal medial; **FoOp:** forâmen óptico; **FST:** fossa subtemporal; **FT**: fossa temporal; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **MAE:** meato acústico externo; **N:** abertura nasal externa; **Pa:** palatino; **PDJ:** processo dorsal do jugal; **PjO1:** projeção orbital 1; **PjPM:** projeção maxilopalatino; **PjVE:** projeção ventral do ectetmóide; **PrMQ:** processo mandibular do quadrado; **PPaP:** processo palatino do pterigóide; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **PrJ:** processo jugal; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **PrTQ:** processo ótico do quadrado; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital; **PrSM:** processo suprameático; **Q:** quadrado; **S:** região esquamosal; **SIO:** septo interorbital; **SNO:** sulco do nervo olfatório.



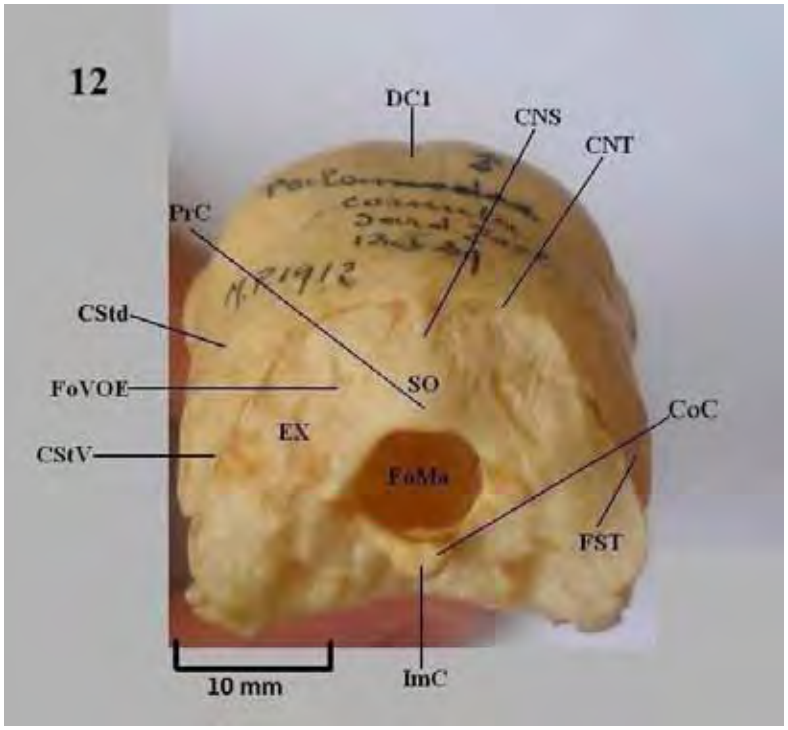


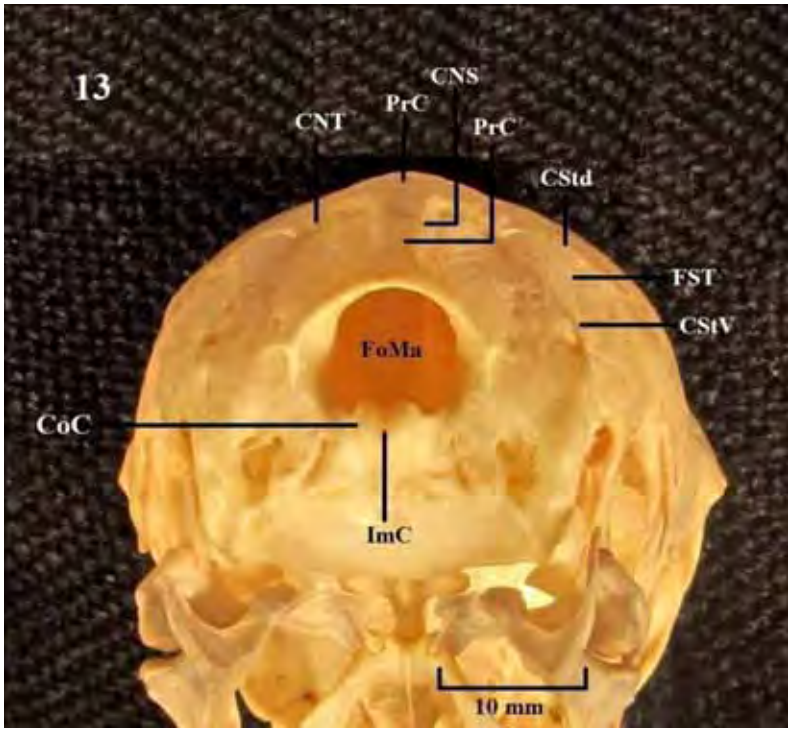
Vista ventral do crânio: Figura 8: *A. cornuta*, **Figura 9:** *C. chavaria.* **ACL:** ângulo caudolateral; **B:** região basioccipital; **CcPM:** côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; **CL:** crista lateral do palatino; **ClPM:** côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; **CmPM:** côndilo medial do processo mandibular do quadrado; **CNH:** canal do nervo hipoglosso; **CoC:** côndilo occipital; **CpPM:** côndilo pterigoideo do processo mandibular do quadrado; **CV:** crista ventral do palatino; **Dr1:** depressão do rostro paraesfenóide 1; **Fsb:** fossa subcondilar; **FNv:** forâmen do nervo vago; **FPB:** fossa parabasal; **FvcP:** fossa coanal do palatino; **FVP:** fossa ventral do palatino; **J:** arco jugal; **LC:** lamela coanal; **MA:** maxila superior; **OCC:** abertura da veia carótida; **Oce:** abertura do nervo oftálmico externo; **PjR:** projeção rostral; **PMJ:** processo maxilar do jugal; **PrBP:** processo basipterigóide; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **PrJ:** processo jugal; **PrM:** processo maxilar do palatino; **PrMP:** processo maxilopalatino; **PrPA:** processo paraoccipital; **PrPT:** processo pterigoideo do palatino; **Pt:** pterigóide; **RP:** rostro paraesfenóide; **SRFo:** sulco rostral; **TbM:** tubérculo basal medial.; **V:** vômer.



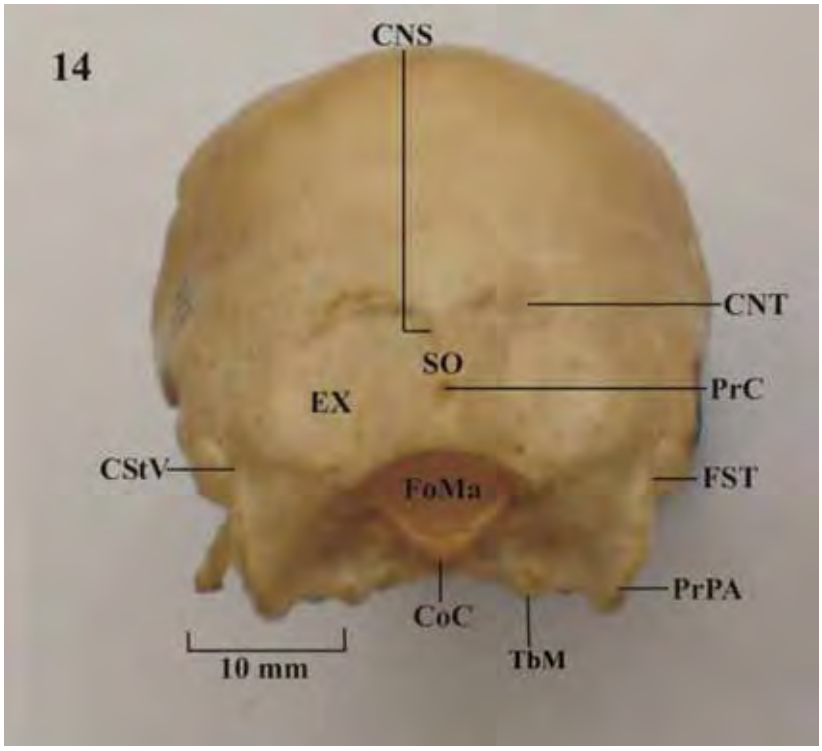


Vista ventral do crânio: Figura 10: *C. torquata;* **Figura 11:** *C. torquata*. **ACL:** ângulo caudolateral; **Ba:** região basisfenóide; **CcPM:** côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; **CL:** crista lateral do palatino; **ClPM:** côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; **CmPM:** côndilo medial do processo mandibular do quadrado;**CNH:** canal do nervo hipoglosso; **CQJ:** côndilo quadradojugal; **CoC:** côndilo occipital; **CV:** crista ventral do palatino; **CvJ:** cótila ventral do jugal; **Dr1:** depressão do rostro paraesfenóide 1; **Fsb:** fossa subcondilar; **FNv:** forâmen do nervo vago; **FoRp:** forâmen lateral do rostro; **FPB:** fossa parabasal; **FvcP:** fossa coanal do palatino; **FVP:** fossa ventral do palatino; **ImC:** Incisura mediana; **LC:** lamela coanal; **OCC:** abertura da veia carótida; **Oce:** abertura do nervo oftálmico externo; **Op**: região paraesfenóide**; PjP:** projeção paraesfenóidal; **PMJ:** processo maxilar do jugal; **PrBp:** processo basipterigóide; **PrLP:** processo lateral paraesfenóidal; **PrM:** processo maxilar do palatino; **PrMP:** processo maxilopalatino; **PrPA:** processo paraoccipital; **PT:** pterigóide; **PVv**: projeção ventral do vômer; **RP:** rostro paraesfenóide; **TbL:** tubérculo basal lateral; **TbM:** tubérculo basal medial; **V:** vômer.

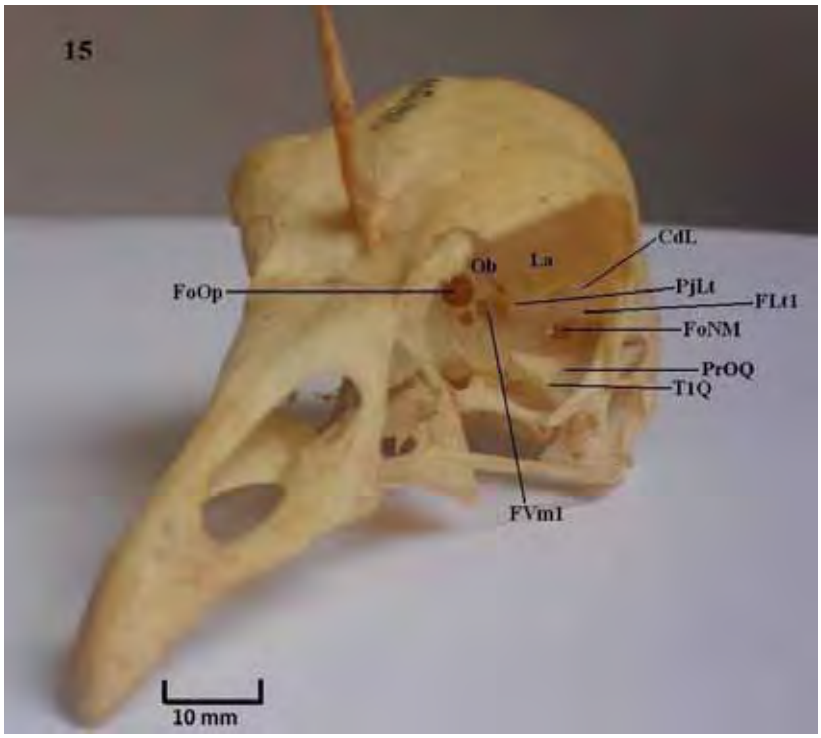


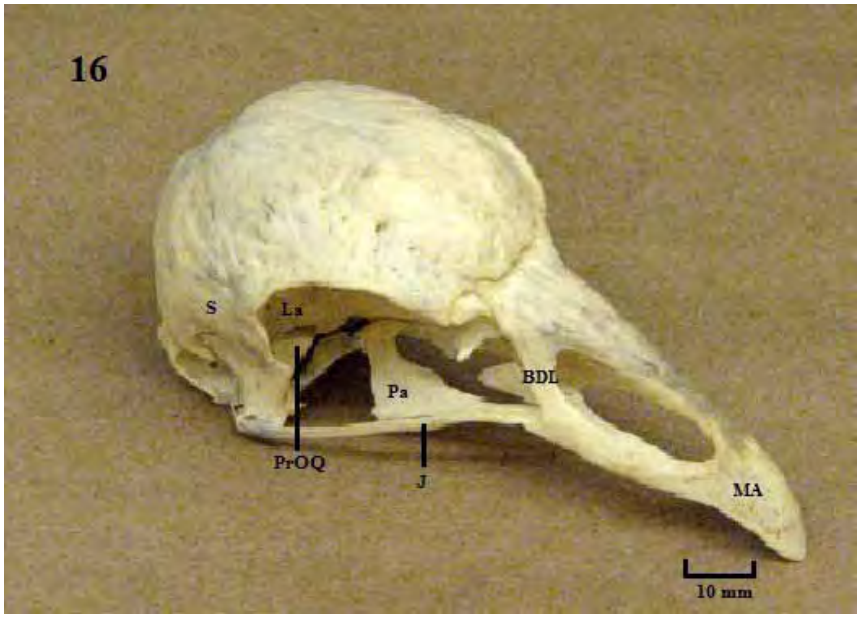


Vista caudal do crânio. Figura 12: *A. cornuta*; **Figura 13:** *C. chavaria*. **CNS:** crista nucal sagital; **CNT:** crista nucal transversa; **CoC:** côndilo occipital; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **CStV:** crista subtemporal ventral; **DC1:** depressão caudal 1; **EX:** região exoccipital; **FoMa:** forâmen magno; **FoVOE:** forâmen da veia occipital externa; **FST:** fossa subtemporal; **ImC:** incisura mediana; **PrC:** proeminência cerebelar*;* **SO**: região supra-occipital.

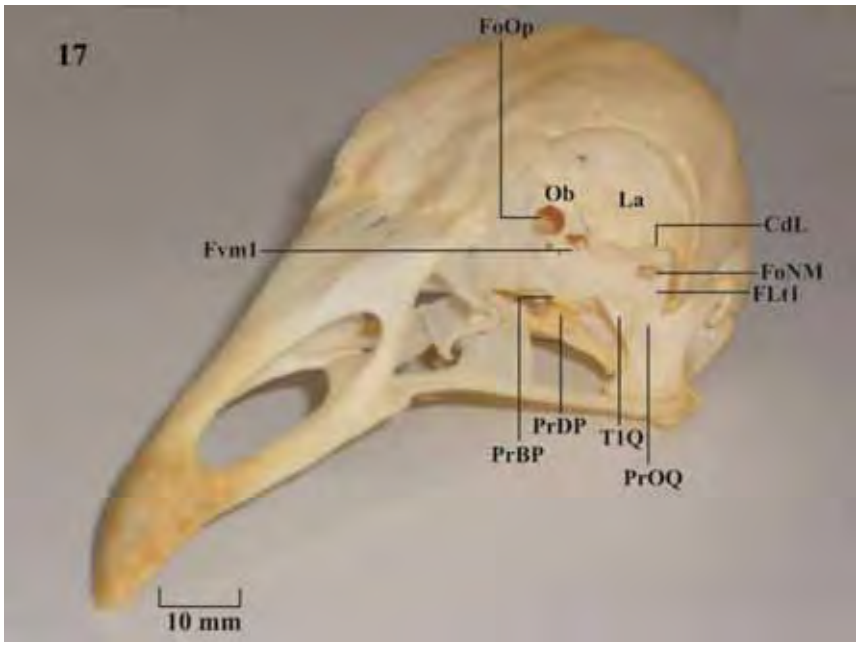


Vista caudal do crânio. Figura 14: *C. torquata.* **CNS:** crista nucal sagital; **CNT:** crista nucal transversa; **CoC:** côndilo occipital; **CStV:** crista subtemporal ventral; **EX:** região exoccipital; **FoMa:** forâmen magno; **FST:** fossa subtemporal; **PrC:** proeminência cerebelar*;* **PrPA:** processo paraoccipital; **SO**: região supra-occipital; **TbM:** tubérculo basal medial.

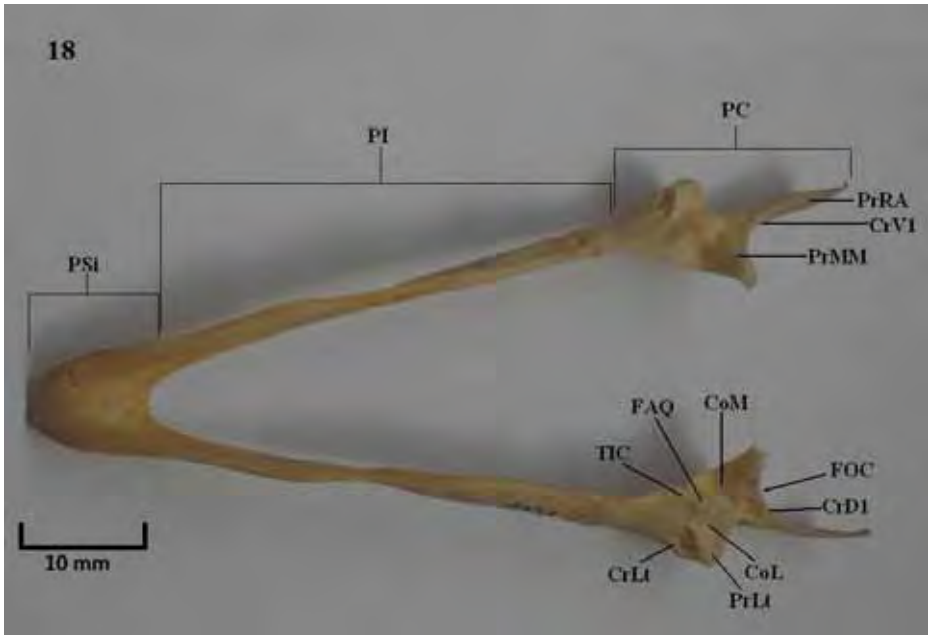


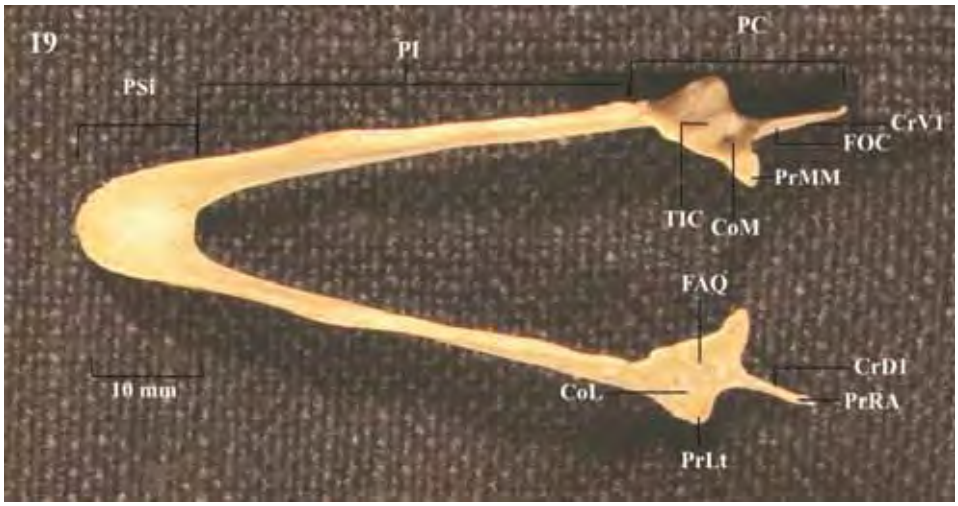


Vista perspectiva: Figura 15: *A. cornuta*; **Figura 16:** *C. chavaria*. **BDL:** barra lateral nasal; **CdL:** crista dorsal do lateroesfenóide; **FLt1:** fossa lateroesfenoidal 1; **FoNM:** forâmen do nervo maxilomandibular; **FoOp:** forâmen óptico; **FVm1:** fossa ventromedial 1; **La:** lateroesfenóide; **Ob**: orbitoesfenóide; **PjLt:** projeção óssea L; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **T1Q:** tubérculo 1.

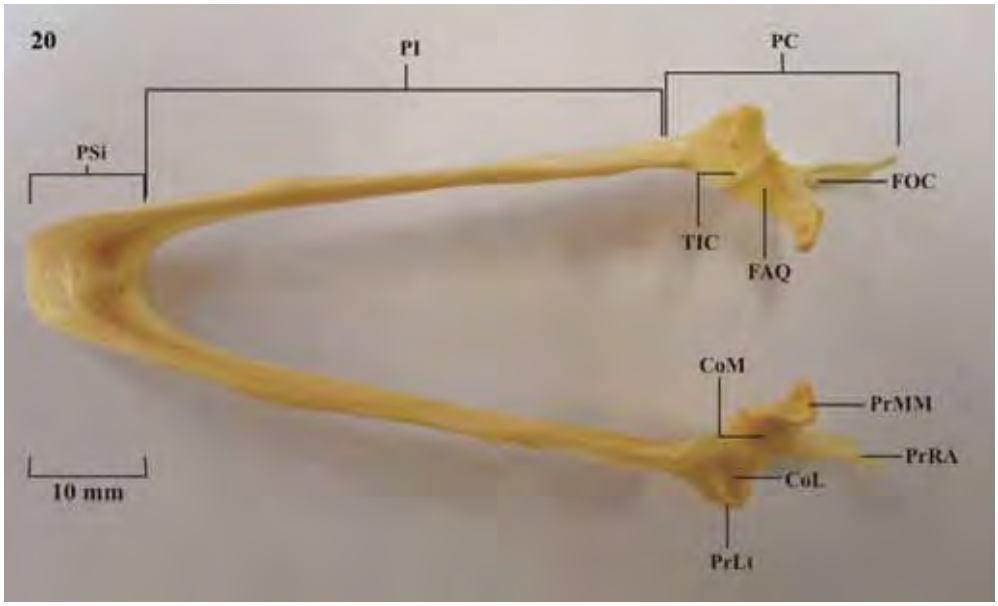


Vista perspectiva: Figura 17: *C. torquata*. **CdL:** crista dorsal do lateroesfenóide; **FLt1:** fossa lateroesfenoidal 1; **FoNM:** forâmen do nervo maxilomandibular; **FoOp:** forâmen óptico; **FVm1:** fossa ventromedial 1; **La:** lateroesfenóide; **Ob**: orbitoesfenóide; **PrBP:** processo basipterigóide; **PrDP**: processo dorsal do pterigóide; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **T1Q:** tubérculo 1.

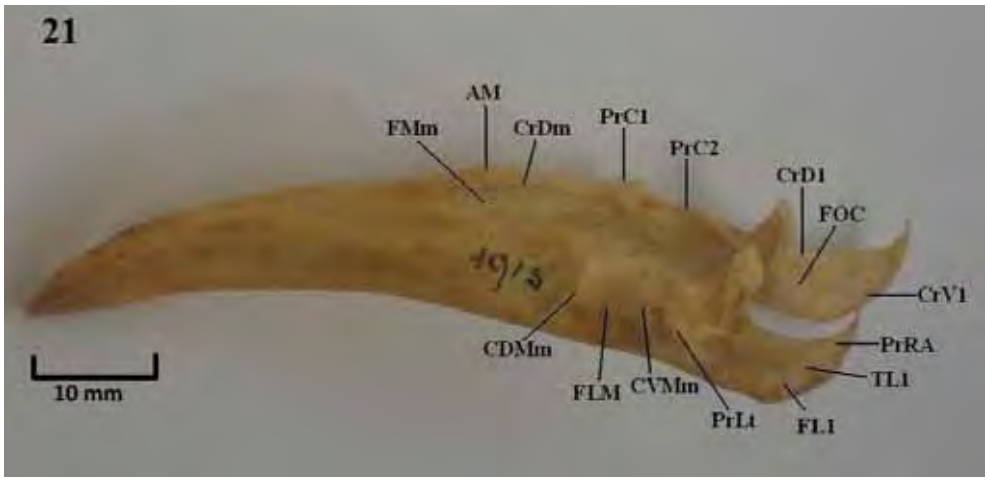


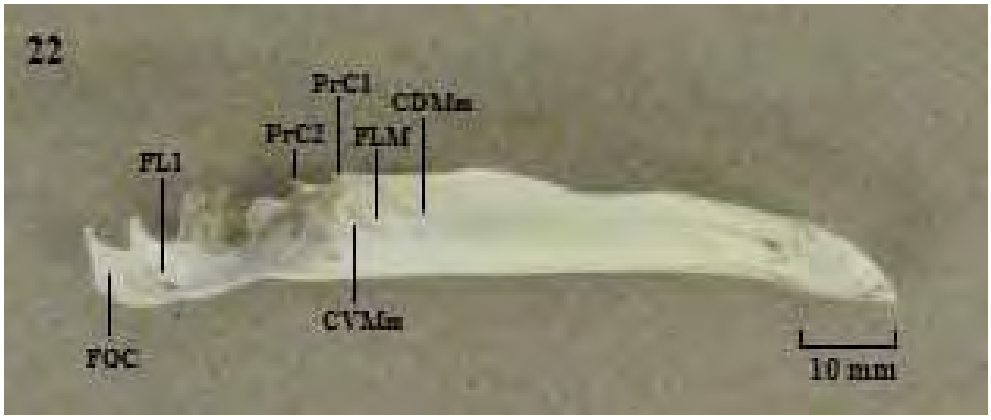


Vista dorsal da mandíbula. Figura 18: *A. cornuta*; **Figura 19:** *C. chavaria*. **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **CrD1:** crista dorsal 1; **CrLt:** crista dorsal do processo lateral; **CrV1:** crista ventral 1; **FAQ:** fossa articular quadrática; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PC:** parte caudal; **PI:** parte intermediária; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **PSi:** parte sinfisial; **TIC:** tubérculo intercotilar.



Vista dorsal da mandíbula. Figura 20: *C. torquata*. **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **FAQ:** fossa articular quadrática; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PC:** parte caudal; **PI:** parte intermediária; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **PSi:** parte sinfisial; **TIC:** tubérculo intercotilar.

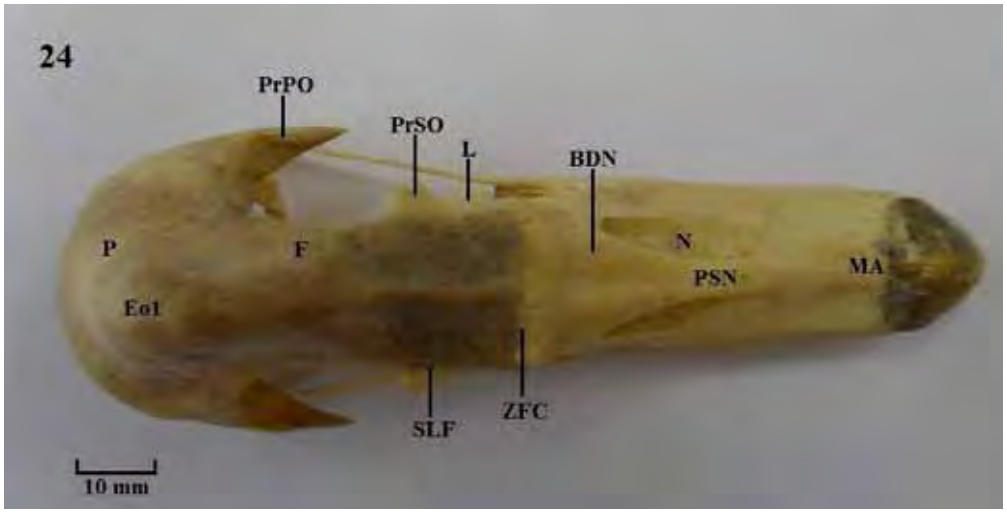


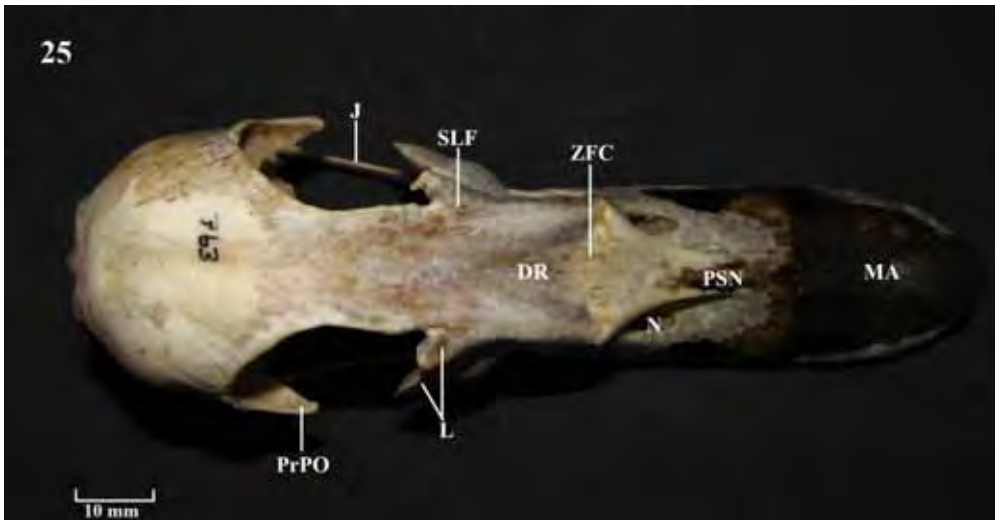


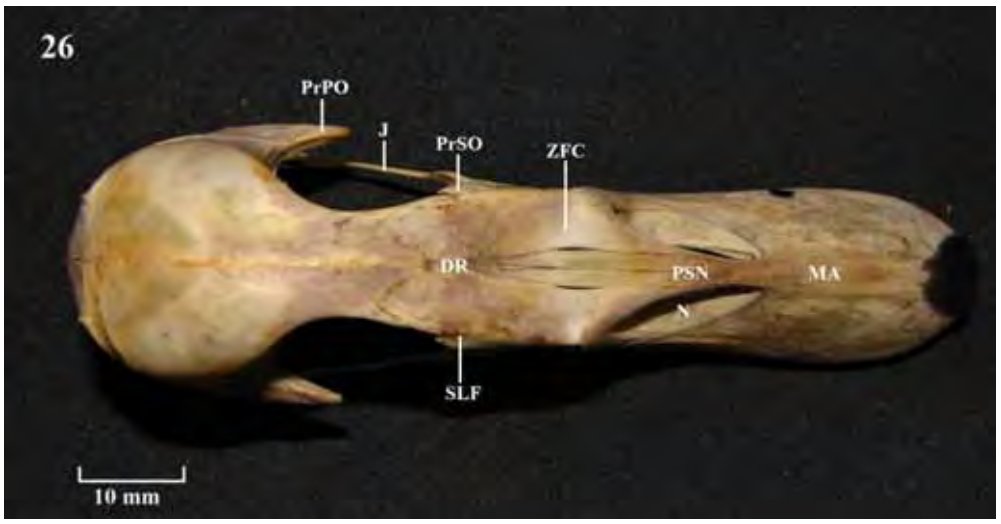


Vista lateral da mandíbula. Figura 21: *A. cornuta*; **Figura 22:** *C. chavaria;* **Figura 23:** *C. torquata*. **AM:** ângulo mandibular; **CDMm:** crista dorsolateral externa; **CrDm:** crista dorsomedial; **CrD1:** crista dorsal 1; **CrV1:** crista ventral 1; **CVMm:** crista ventrolateral externa; **FLM:** fossa lateral da mandíbula; **FL1:** fossa lateral 1; **FMm:** fossa medial da mandíbula; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PrC1:** processo coronóide 1; **PrC2:** processo coronóide 2; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **TL1:** tubérculo lateral 1.

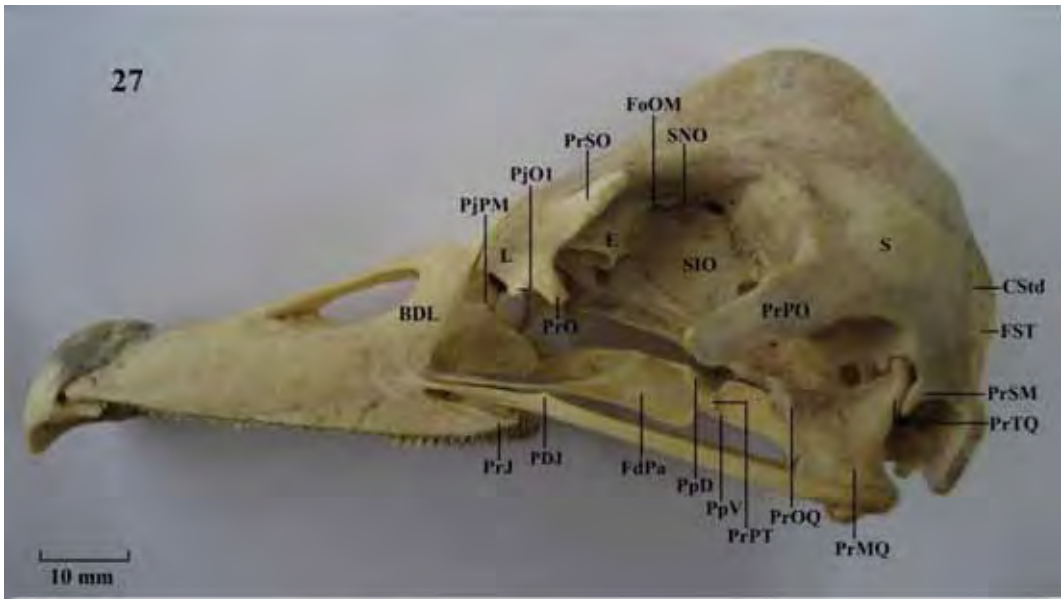
E - Figuras cranianas dos membros das famílias Anseranatidae e Anatidae.

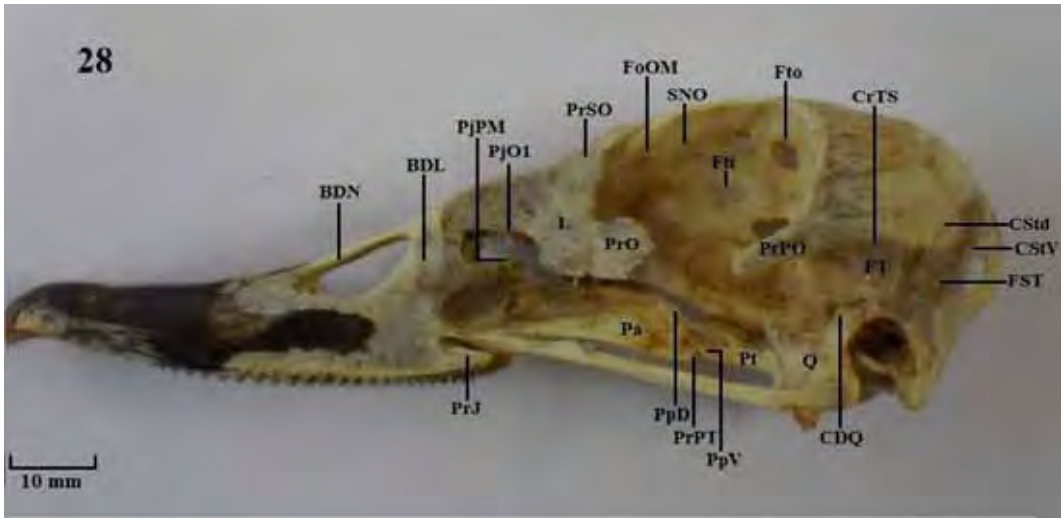




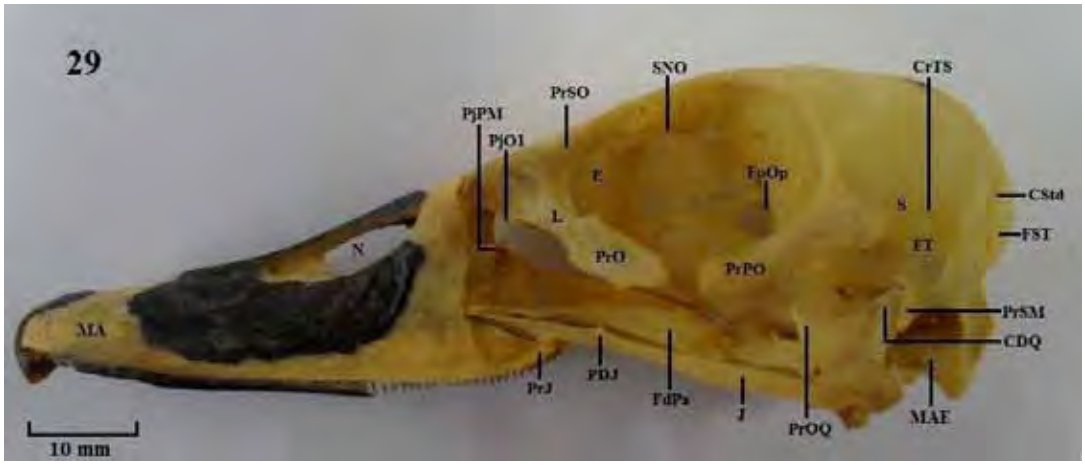


Vista dorsal do crânio. Figura 24: *Anserana semipalmata*; **Figura 25:** *Cairina moschata;* **Figura 26:** *Dendrocygna bicolor.* **BDN**: barra dorsal do nasal; **DR:** depressão rostral; **Eo1:** elevação óssea 1; **F:** frontal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **N:** abertura nasal externa; **P:** parietal; **PrPO:** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital; **PSN:** pila supranasal; **SLF:** sutura lacrimofrontal; **ZCF:** *zona flexoria craniofacialis*.

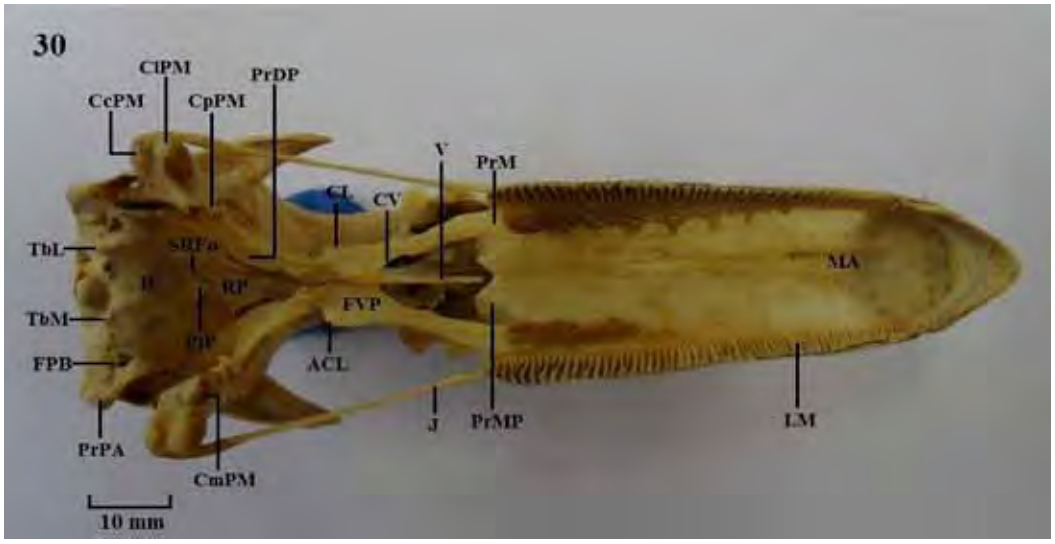


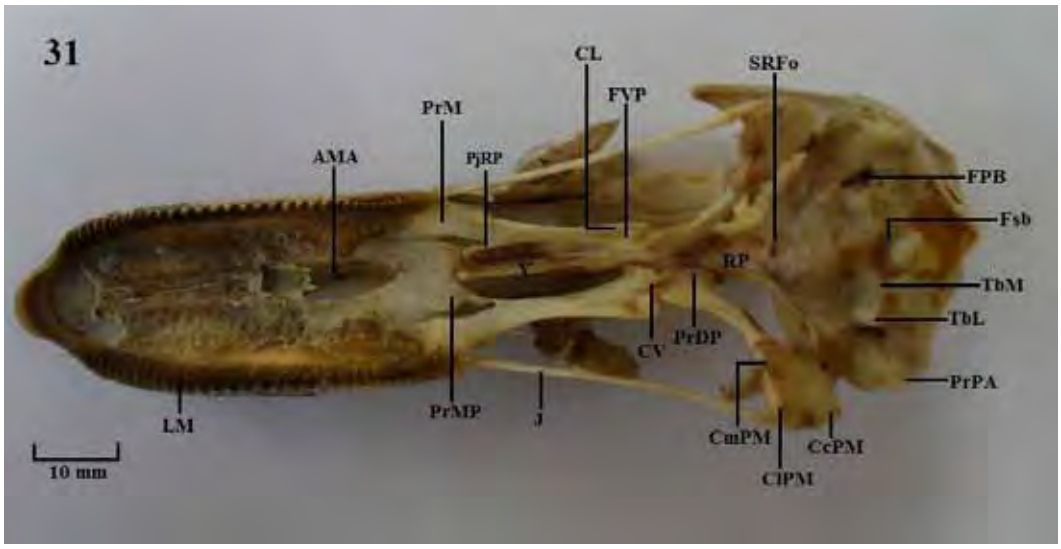


Vista lateral do crânio. Figura 27: *A. semipalmata*; **Figura 28:** *C. moschata*. **BDL**: barra lateral do nasal; **BDN:** barra dorsal do nasal; **CDQ:** côndilo dorsal do quadrado; **CrTS:** crista temporal superior; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **E:** ectetmóide; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOM:** forâmen orbitonasal medial; **FST:** fossa subtemporal; **FT**: fossa temporal; **L:** lacrimal; **Pa:** palatino; **PDJ:** processo dorsal do jugal; **PjO1:** projeção orbital 1; **PjPM:** projeção maxilopalatino; **PrMQ:** processo mandibular do quadrado; **PpD e PpV:** porções dorsal e ventral do processo palatino do pterigóide; **PrJ:** processo jugal; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PrSM:** processo suprameático; **Pt:** pterigóide; **Q:** quadrado; **S:** região esquamosal; **SIO:** septo interorbital; **SNO:** sulco do nervo olfatório.

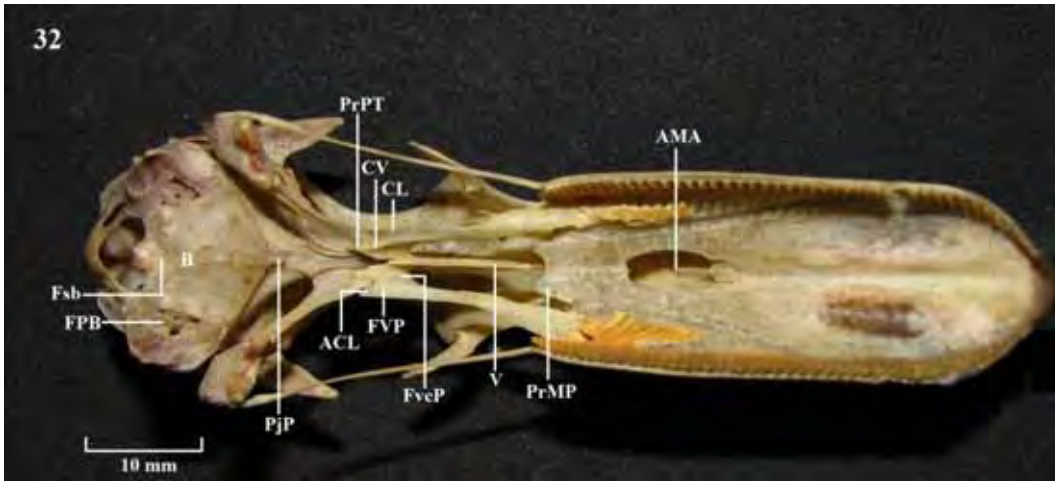


Vista lateral do crânio. Figura 29: *D. viduata.* **CDQ:** côndilo dorsal do quadrado; **CrTS:** crista temporal superior; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **E:** ectetmóide; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOp:** forâmen óptico; **FST:** fossa subtemporal; **FT**: fossa temporal; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **MAE:** meato acústico externo; **N:** abertura nasal externa; **PDJ:** processo dorsal do jugal; **PjO1:** projeção orbital 1; **PjPM:** projeção maxilopalatino; **PrJ:** processo jugal; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PrSM:** processo suprameático; **S:** região esquamosal; **SNO:** sulco do nervo olfatório.

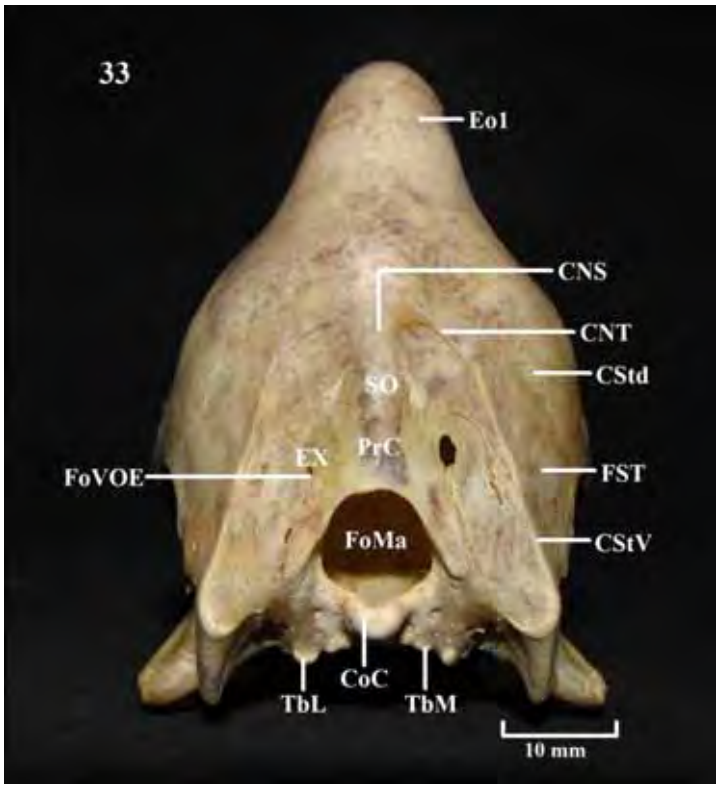




Vista ventral do crânio. Figura 30: *A. semipalmata;* **Figura 31:** *C. moschata.* **ACL:** ângulo caudolateral; **AMA:** abertura ventral da maxila superior; **B:** região basioccipital; **CcPM:** côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; **CL:** crista lateral do palatino; **ClPM:** côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; **CmPM:** côndilo medial do processo mandibular do quadrado; **CpPM:** côndilo pterigoideo do processo mandibular do quadrado; **CV:** crista ventral do palatino; **Fsb:** fossa subcondilar; **FPB:** fossa parabasal; **FVP:** fossa ventral do palatino; **J:** arco jugal; **LM:** lamelas filtradoras; **MA:** maxila superior; **PjP:** projeção paraesfenóidal; **PjRP:** projeção rostral do palatino; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **PrM:** processo maxilar do palatino; **PrMP:** processo maxilopalatino; **PrPA:** processo paraoccipital; **RP:** rostro paraesfenóide; **SRFo:** sulco rostral; **TbL:** tubérculo basal lateral; **TbM:** tubérculo basal medial; **V:** vômer.

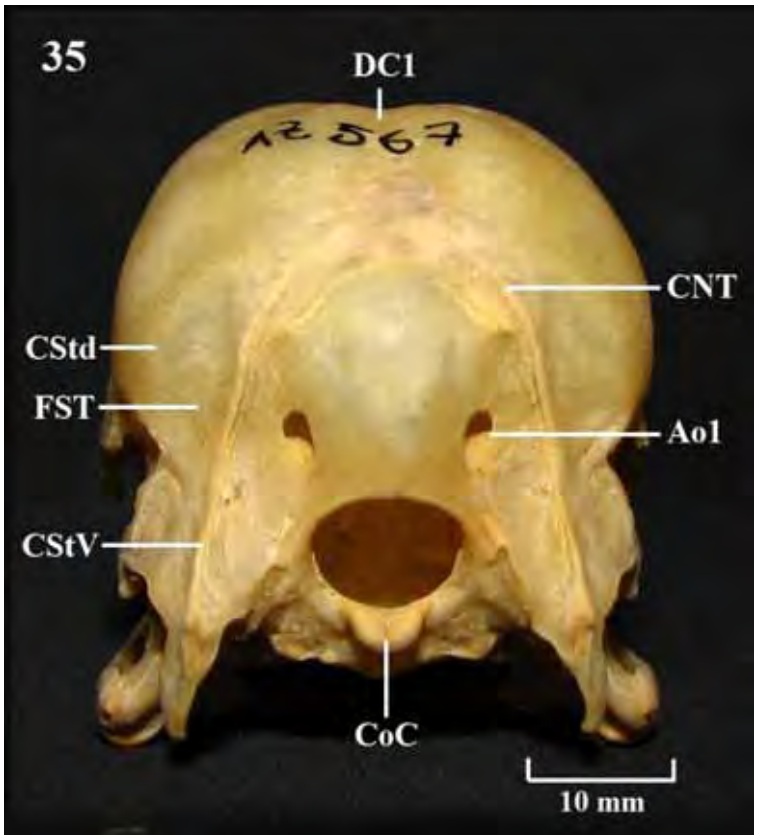


Vista ventral do crânio. Figura 32: *A. brasiliensis.* **ACL:** ângulo caudolateral; **AMA:** abertura ventral da maxila superior; **B:** região basioccipital; **CL:** crista lateral do palatino; **CV:** crista ventral do palatino; **Fsb:** fossa subcondilar; **FPB:** fossa parabasal; **FVP:** fossa ventral do palatino; **PjP:** projeção paraesfenóidal; **PrMP:** processo maxilopalatino; **PrPT:** processo pterigoideo do palatino; **TbL:** tubérculo basal lateral; **TbM:** tubérculo basal medial; **V:** vômer.

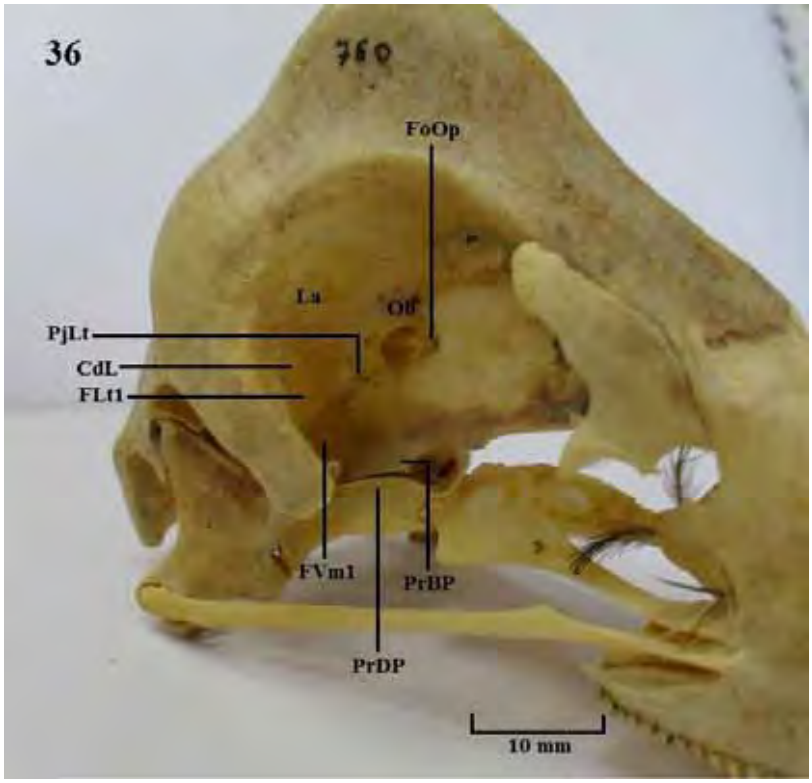


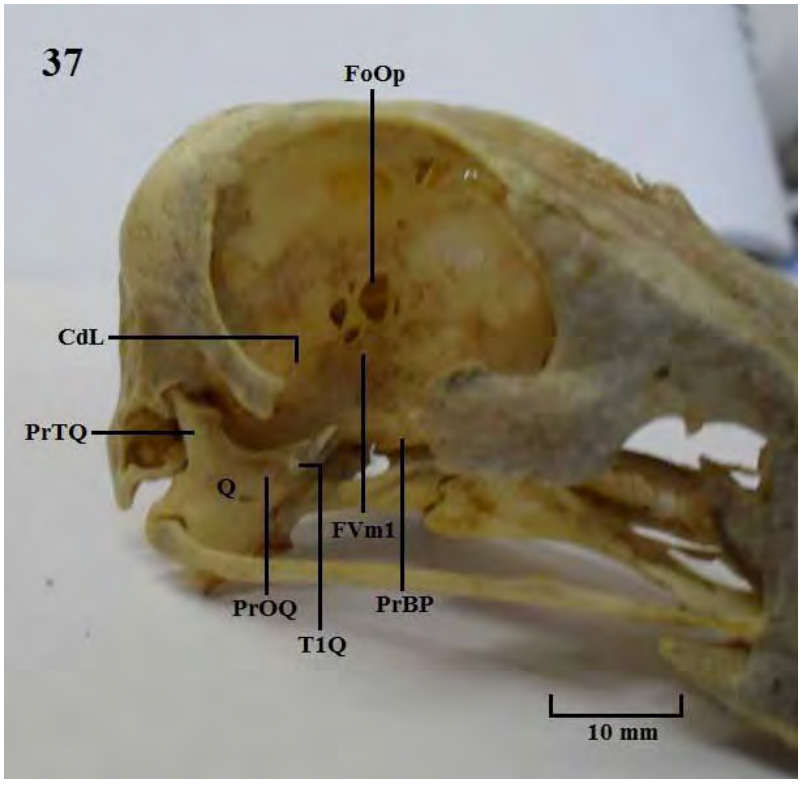


Vista caudal do crânio. Figura 33: *A. semipalmata;* **Figura 34:** *A. brasiliensis.* **Ao1:** abertura occipital 1; **CNS:** crista nucal sagital; **CNT:** crista nucal transversa; **CoC:** côndilo occipital; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **CStV:** crista subtemporal ventral; **DC1:** depressão caudal 1; **EX:** região exoccipital; **FoMa:** forâmen magno; **FoVOE:** forâmen da veia occipital externa; **FST:** fossa subtemporal; **ImC:** incisura mediana; **PrC:** proeminência cerebelar*;* **PrPA:** processo paraoccipital; **SO**: região supra-occipital; **TbL:** tubérculo basal lateral; **TbM:** tubérculo basal medial.

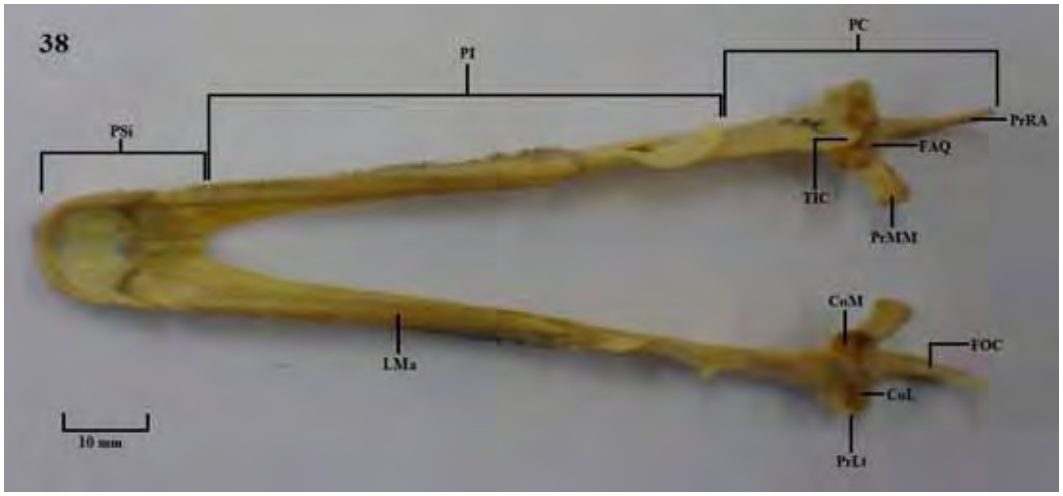


Vista caudal do crânio. Figura 35: *D. viduata*. **Ao1:** abertura occipital 1; **CNT:** crista nucal transversa; **CoC:** côndilo occipital; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **CStV:** crista subtemporal ventral; **DC1:** depressão caudal 1; **FST:** fossa subtemporal; **SO**: região supra-occipital;





Vista perspectiva do crânio. Figura 36: *A. semipalmata*; **Figura 37:** *C. moschata*. **CdL:** crista dorsal do lateroesfenóide; **FLt1:** fossa lateroesfenoidal 1; **FoOp:** forâmen óptico; **FVm1:** fossa ventromedial 1; **La:** lateroesfenóide; **Ob**: orbitoesfenóide; **PjLt:** projeção óssea L; **PrBP:** processo basipterigóide; **PrDP**: processo dorsal do pterigóide; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **PrTQ:** processo ótico do quadrado; **T1Q:** tubérculo 1.



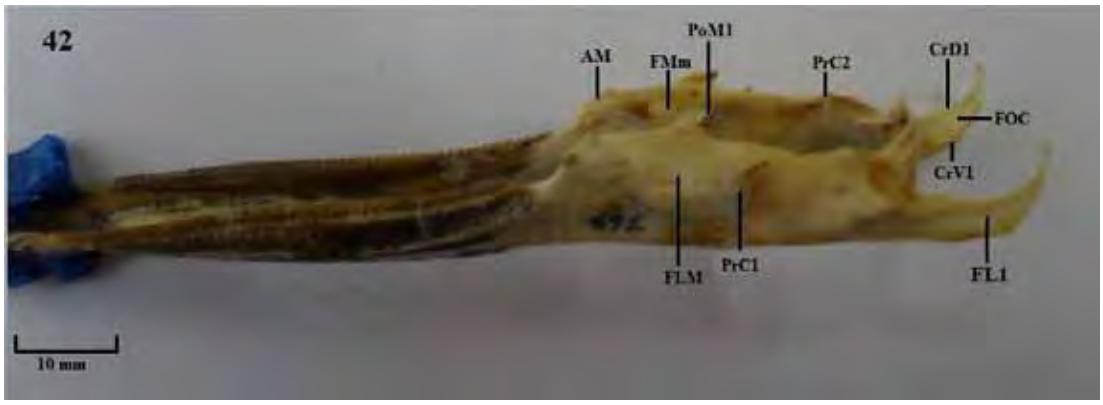


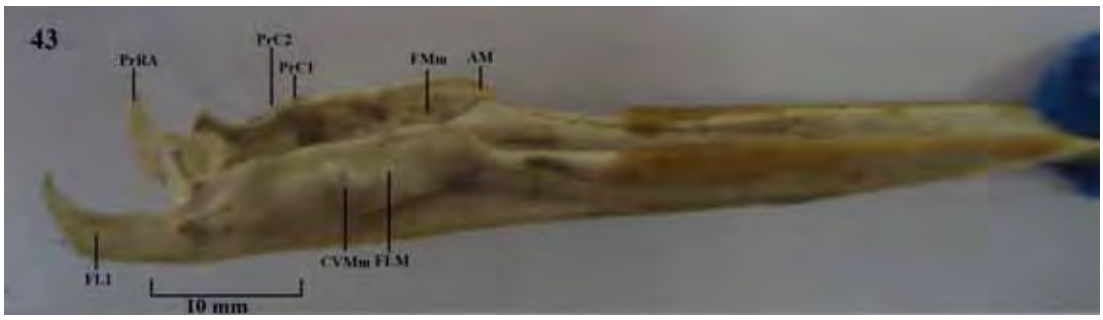
Vista dorsal da mandíbula. Figura 38: *A. semipalmata;* **Figura 39:** *D. bicolor*. **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **CrD1:** crista dorsal 1; **CrV1:** crista ventral 1; **FAQ:** fossa articular quadrática; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PC:** parte caudal; **PI:** parte intermediária; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **PSi:** parte sinfisial; **TIC:** tubérculo intercotilar.



Vista dorsal da mandíbula. Figura 40: *A. brasiliensis.* **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **FAQ:** fossa articular quadrática; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **TIC:** tubérculo intercotilar.

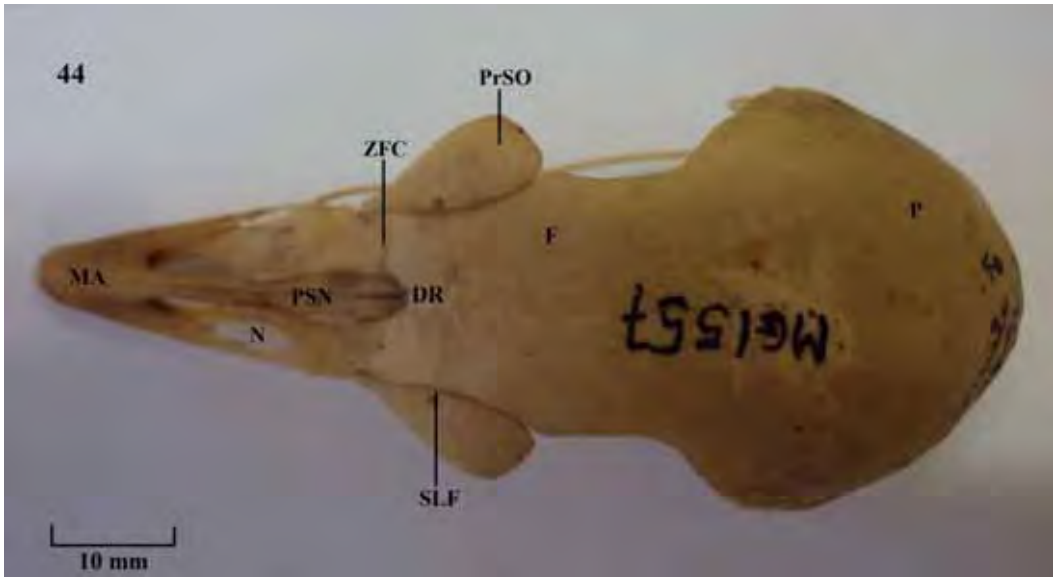






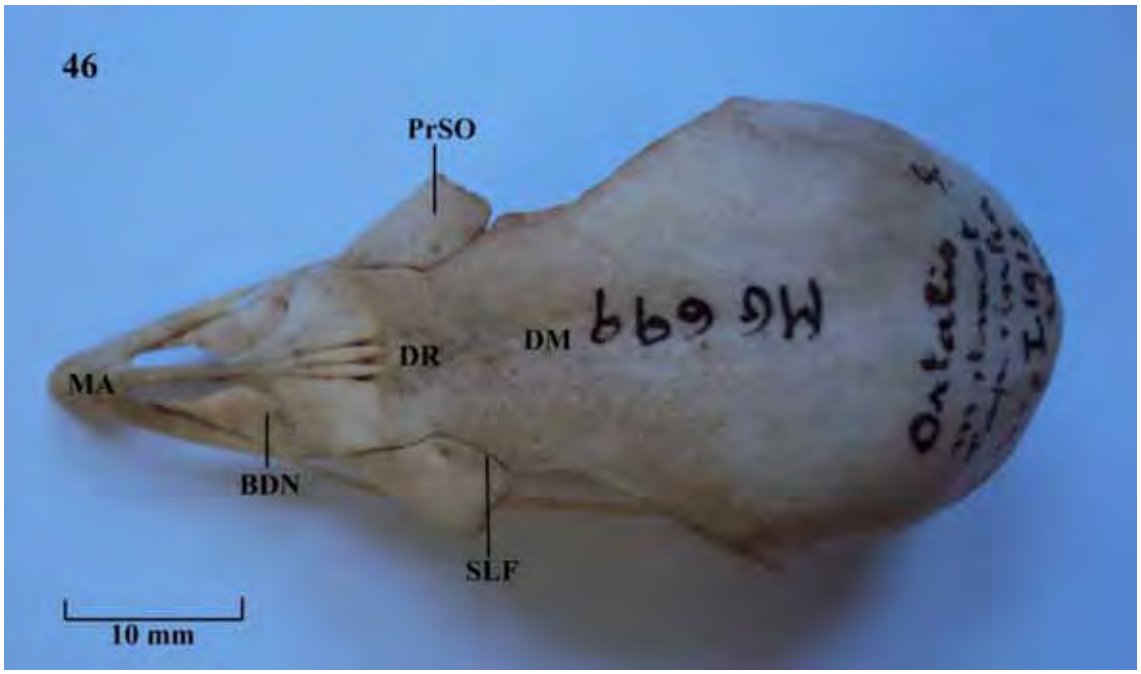
Vista lateral da mandíbula. Figura 41: *A. semipalmata*; **Figura 42:** *C. moschata*; **Figura 43:** *D. bicolor.* **AM:** ângulo mandibular; **CDMm:** crista dorsolateral externa; **CrD1:** crista dorsal 1; **CrV1:** crista ventral 1; **CVMm:** crista ventrolateral externa; **FLM:** fossa lateral da mandíbula; **FL1:** fossa lateral 1; **FMm:** fossa medial da mandíbula; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PrC1:** processo coronóide 1; **PrC2:** processo coronóide 2; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **TL1:** tubérculo lateral 1.

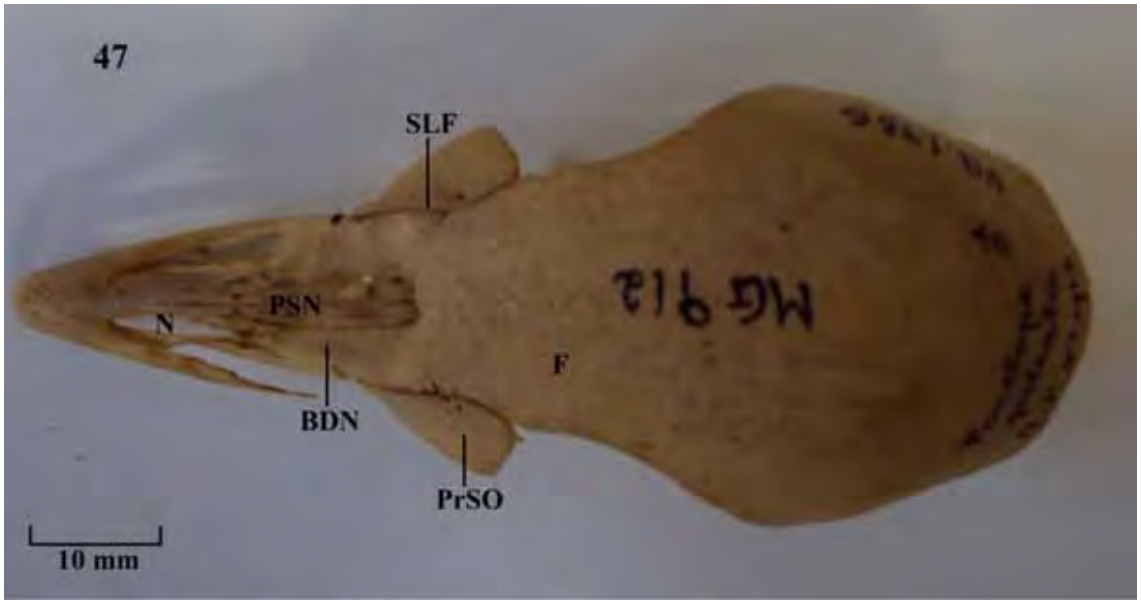
E - Figuras cranianas dos membros da família Cracidae



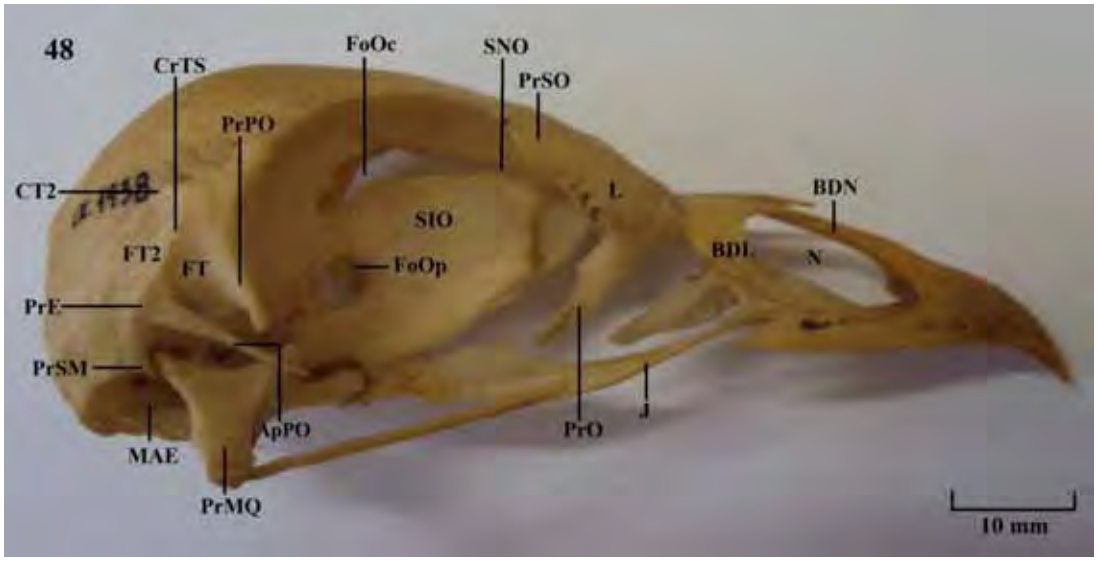


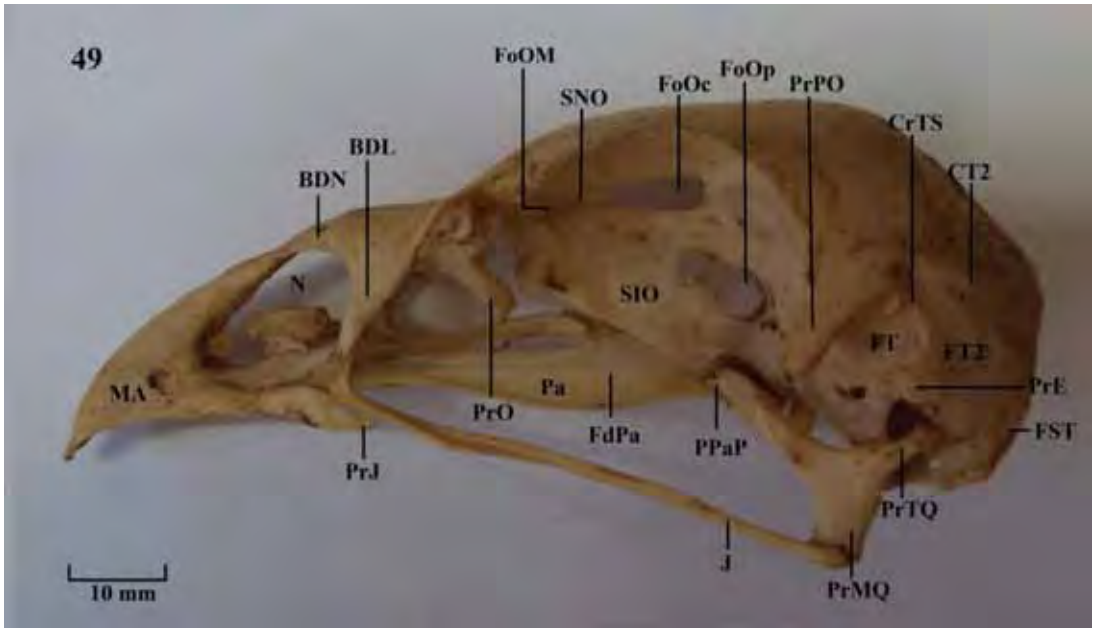
Vista dorsal do crânio: Figura 44: *Aburria cujubi*; **Figura 45:** *Crax fasciolata.* **BDN**: barra dorsal do nasal; **DR:** depressão rostral; **F:** frontal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **N:** abertura nasal externa; **P:** região parietal; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PSN:** pila supranasal; **SLF:** sutura lacrimofrontal; **ZFC:** *zona flexoria craniofacialis*.



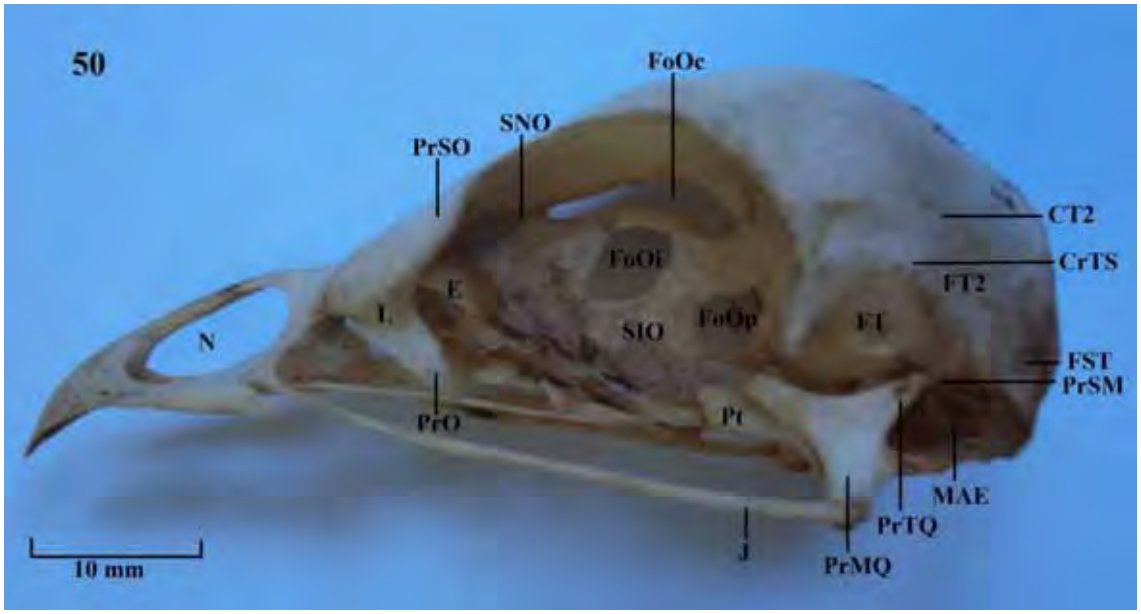


Vista dorsal do crânio: Figura 46: *Ortalis motmot*; **Figura 47:** *Penelepo pileata*. **BDN**: barra dorsal do nasal; **DM:** depressão medial; **DR:** depressão rostral; **F:** frontal; **MA:** maxila superior; **N:** abertura nasal externa; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PSN:** pila supranasal; **SLF:** sutura lacrimofrontal.

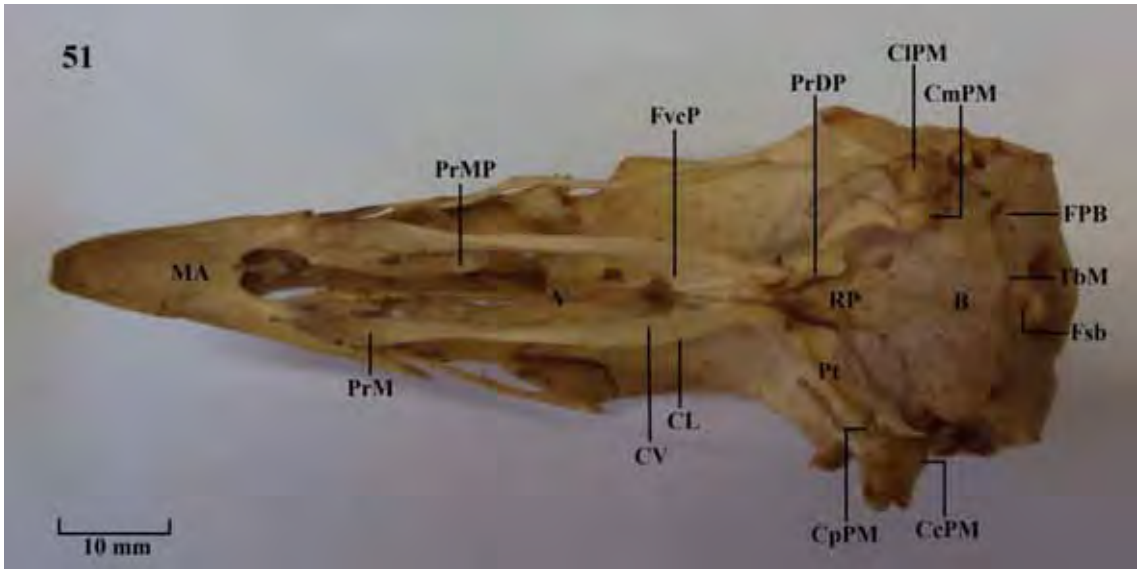




Vista lateral do crânio: Figura 48: *A. cujubi;* **Figura 49:** *C. fasciolata*. **ApPO:** aponeurose ossificada do músculo adutor externo; **BDN:** barra dorsal do nasal; **BDL**: barra lateral do nasal; **CT2:** crista temporal 2; **CrTS:** crista temporal superior; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOc:** fontículo orbitocranial; **FoOM:** forâmen orbitonasal medial; **FoOp:** forâmen óptico; **FST:** fossa subtemporal; **FT**: fossa temporal; **FT2:** fossa temporal 2; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MA:** maxila superior; **MAE:** meato acústico externo; **N:** abertura nasal externa; **Pa:** palatino; **PrMQ:** processo mandibular do quadrado; **PPaP:** processo palatino do pterigóide; **PrJ:** processo jugal; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrTQ:** processo ótico do quadrado; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital; **PrSM:** processo suprameático; **SIO:** septo interorbital; **SNO:** sulco do nervo olfatório.

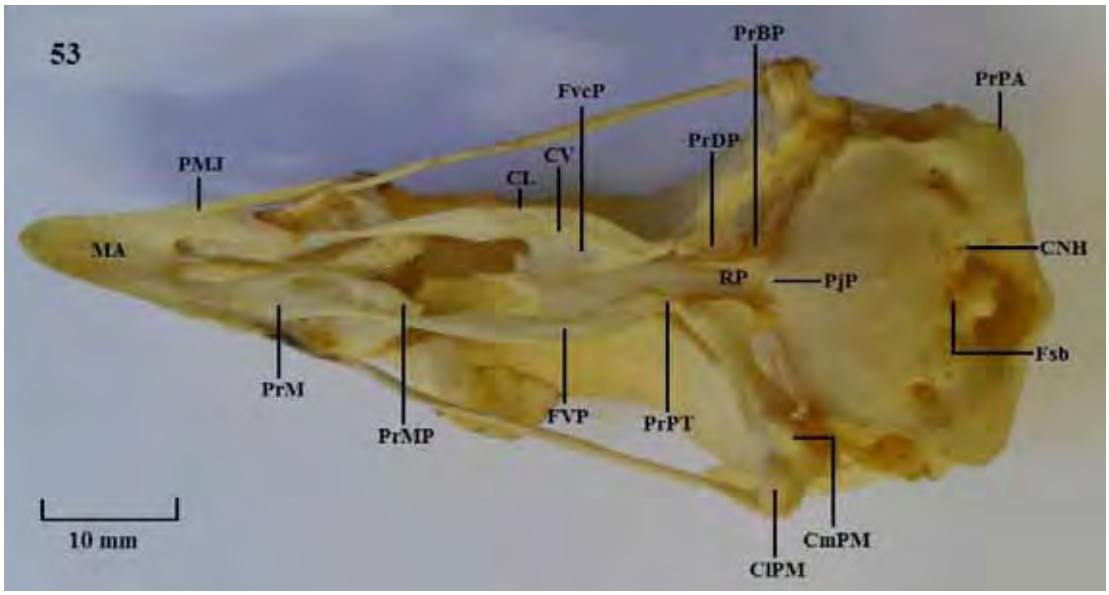


Vista lateral do crânio: Figura 50: *O. motmot*. **CT2:** crista temporal 2; **CrTS:** crista temporal superior; **E:** ectetmóide; **FoOc:** fontículo orbitocranial; **FoOi:** fontículo interorbital; **FoOp:** forâmen óptico; **FST:** fossa subtemporal; **FT**: fossa temporal; **FT2:** fossa temporal 2; **J:** arco jugal; **L:** lacrimal; **MAE:** meato acústico externo; **N:** abertura nasal externa; **PrMQ:** processo mandibular do quadrado; **PrO:** processo orbital do lacrimal; **PrPO;** processo pós-orbital; **PrSO:** processo supra-orbital do lacrimal; **PrSM:** processo suprameático; **Pt:** pterigóide; **SIO:** septo interorbital; **SNO:** sulco do nervo olfatório.



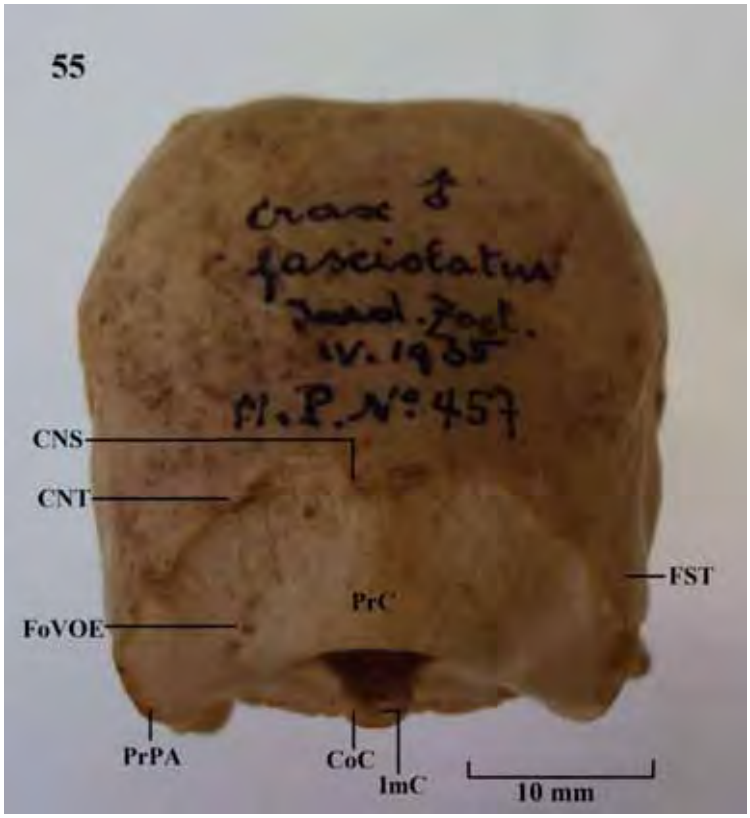


Vista ventral do crânio. Figura 51: *C. fasciolata*; **Figura 52:** *O. motomot.* **ACL:** ângulo caudolateral; **B:** região basioccipital; **CcPM:** côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; **ClPM:** côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; **CmPM:** côndilo medial do processo mandibular do quadrado; **CpPM:** côndilo pterigoideo do processo mandibular do quadrado; **CL:** crista lateral do palatino; **CoC:** côndilo occipital; **CV:** crista ventral do palatino; **Dr1:** depressão do rostro paraesfenóide 1; **Fsb:** fossa subcondilar; **FPB:** fossa parabasal; **FvcP:** fossa coanal do palatino; **FVP:** fossa ventral do palatino; **J:** arco jugal; **MA:** maxila superior; **Pa:** palatino; **PjP:** projeção paraesfenóidal; **PMJ:** processo maxilar do jugal; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **PrM:** processo maxilar do palatino; **PrMP:** processo maxilopalatino; **Pt:** pterigóide; **RP:** rostro paraesfenóide; **SRFo:** sulco rostral; **TbM:** tubérculo basal medial; **V:** vômer.



Vista ventral do crânio. Figura 53: *P. pileata.* **ClPM:** côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; **CmPM:** côndilo medial do processo mandibular do quadrado; **CNH:** canal do nervo hipoglosso; **CL:** crista lateral do palatino; **CV:** crista ventral do palatino; **Fsb:** fossa subcondilar; **FvcP:** fossa coanal do palatino; **FVP:** fossa ventral do palatino; **MA:** maxila superior; **PjP:** projeção paraesfenóidal; **PMJ:** processo maxilar do jugal; **PrBP:** processo basipterigóide; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **PrM:** processo maxilar do palatino; **PrMP:** processo maxilopalatino; **PrPA:** processo paraoccipital; **PrPT:** processo pterigoideo do palatino; **RP:** rostro paraesfenóide.

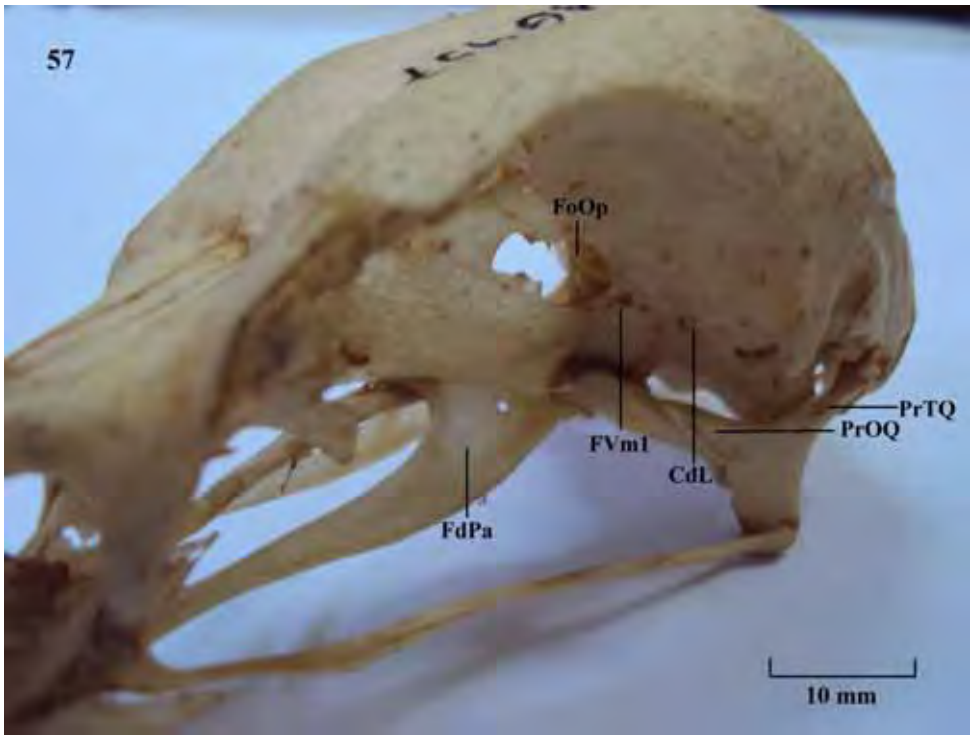


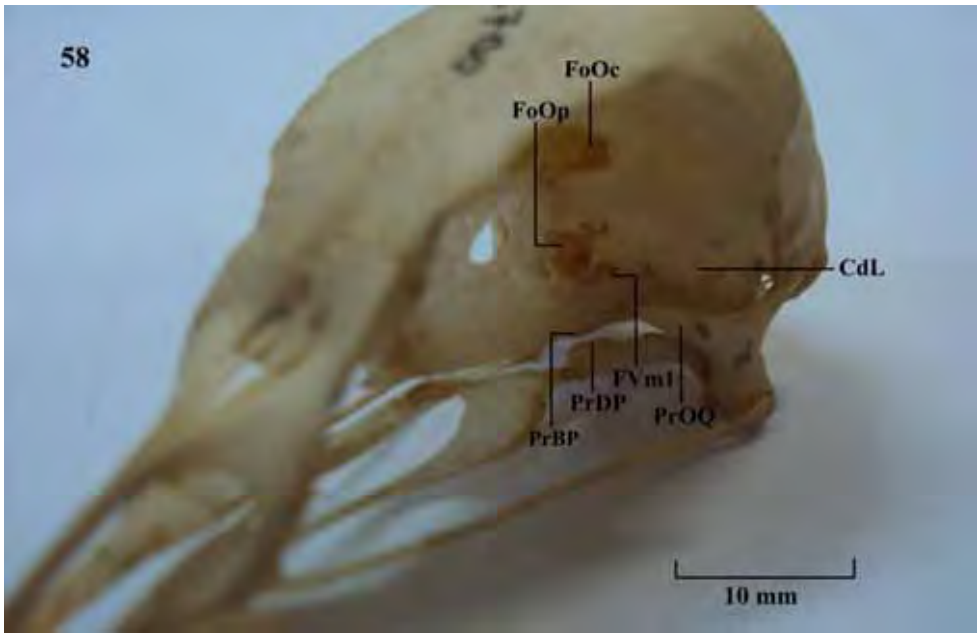


Vista caudal do crânio. Figura 54: *A. cujubi*; **Figura 55:** *C. fasciolata*. **CNS:** crista nucal sagital; **CNT:** crista nucal transversa; **CoC:** côndilo occipital; **FoVOE:** forâmen da veia occipital externa; **FST:** fossa subtemporal; **ImC:** incisura mediana; **PrC:** proeminência cerebelar*;* **PrPA:** processo paraoccipital.

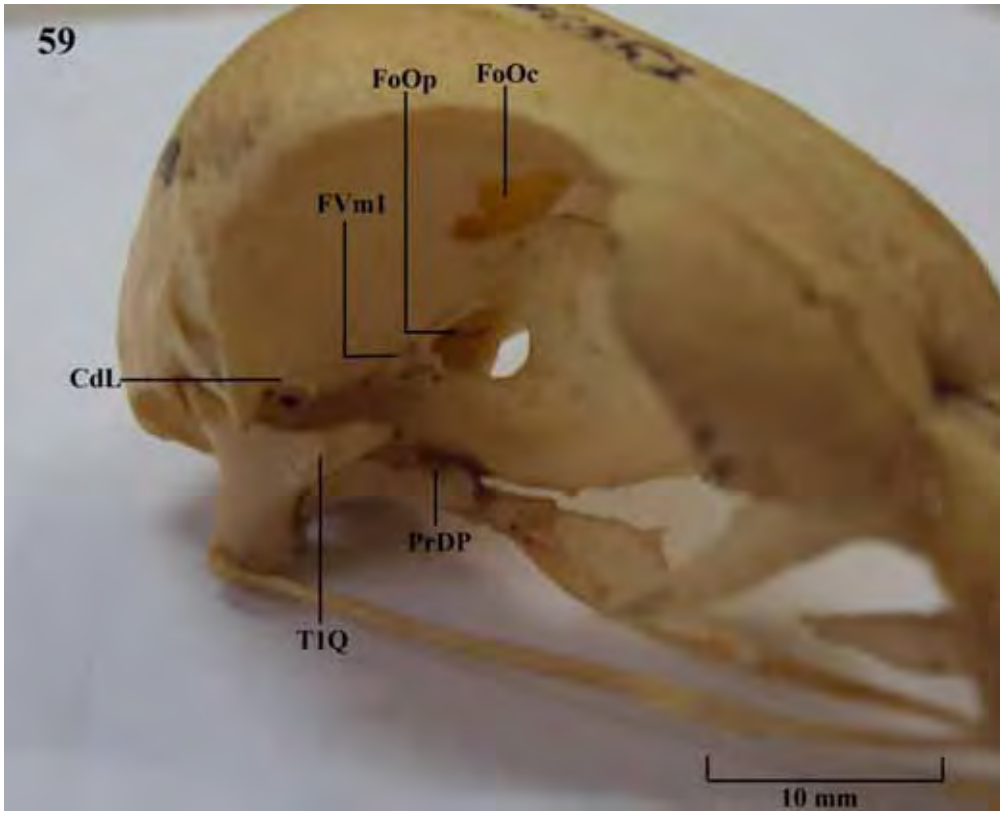


Vista caudal do crânio. Figura 56: *P. pileata.* **CNT:** crista nucal transversa; **CStd:** crista subtemporal dorsal; **FoMa:** forâmen magno; **FoVOE:** forâmen da veia occipital externa; **FST:** fossa subtemporal; **ImC:** incisura mediana; **PrC:** proeminência cerebelar*;* **PrPA:** processo paraoccipital.

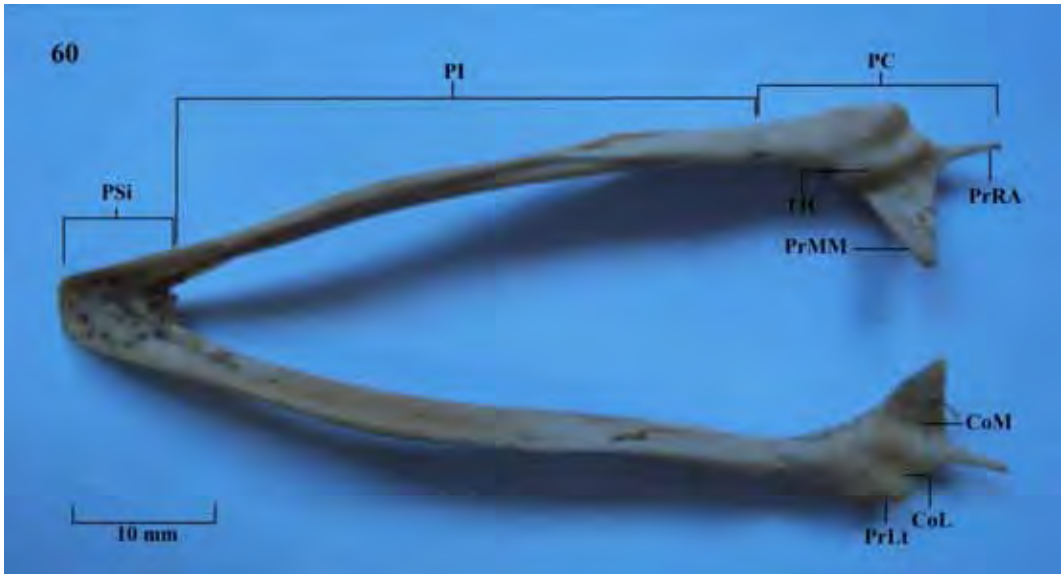


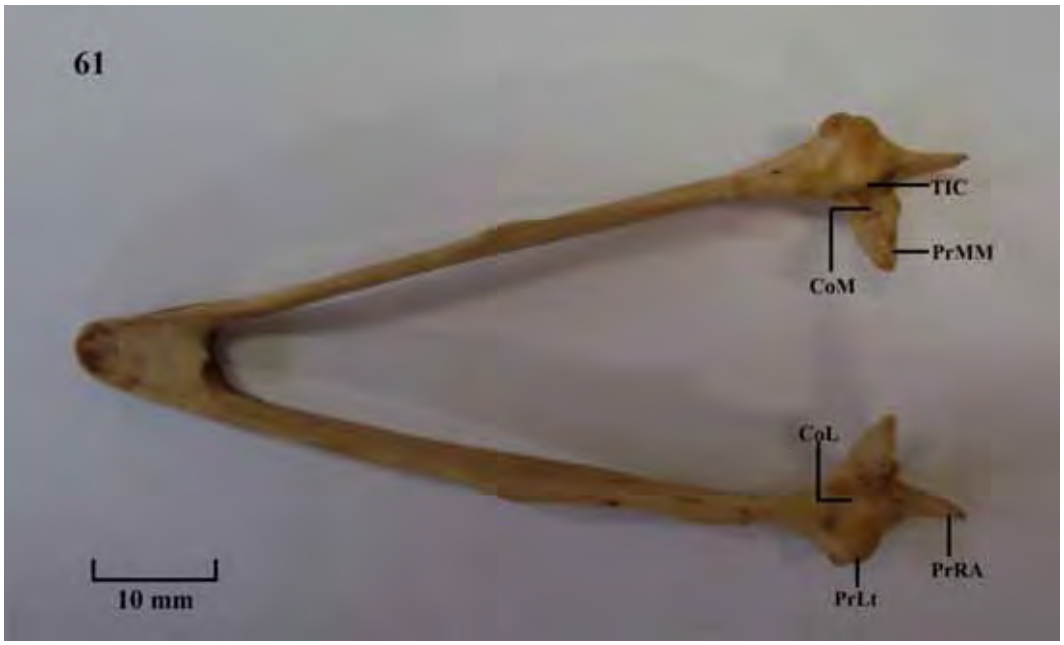


Vista perspectiva: Figura 57: *C. fasciolata*; **Figura 58:** *O. motmot*. **CdL:** crista dorsal do lateroesfenóide; **FdPa:** fossa dorsal do palatino; **FoOc:** fontículo orbitocranial; **FoOp:** forâmen óptico; **FVm1:** fossa ventromedial 1; **PrBP:** processo basipterigóide; **PrDP**: processo dorsal do pterigóide; **PrOQ:** processo orbital do quadrado; **PrTQ:** processo ótico do quadrado.

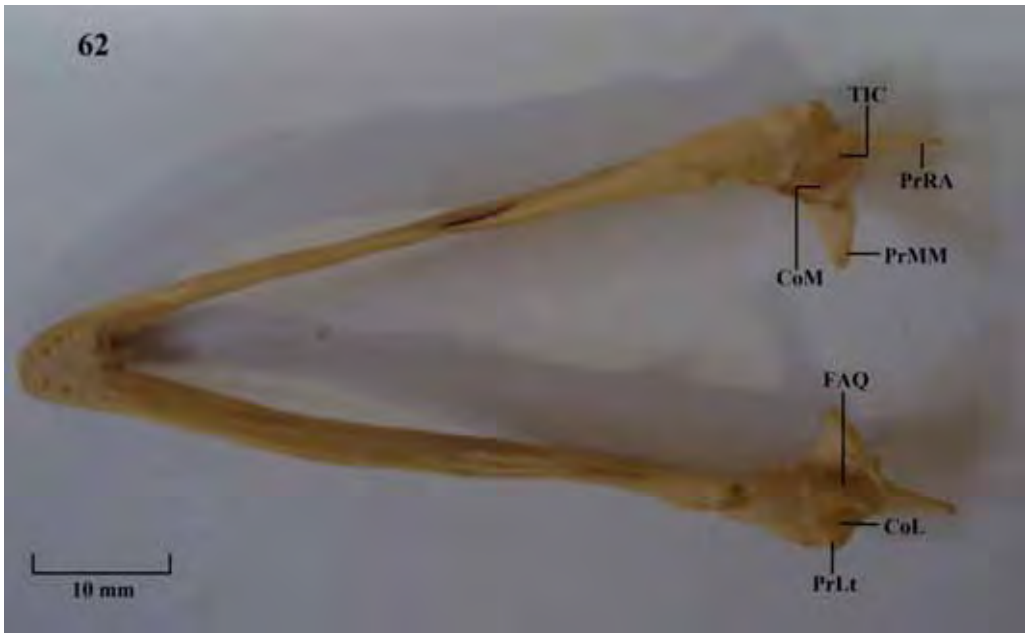


Vista perspectiva: Figura 59: *P. pileata*. **CdL:** crista dorsal do lateroesfenóide; **FoOc:** fontículo orbitocranial; **FoOp:** forâmen óptico; **FVm1:** fossa ventromedial 1; **PrDP:** processo dorsal do pterigóide; **T1Q:** tubérculo 1.

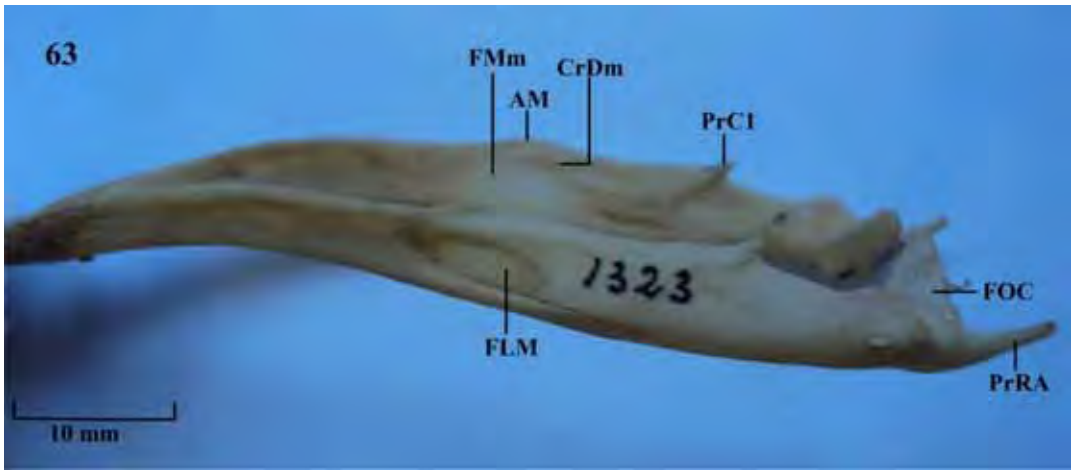


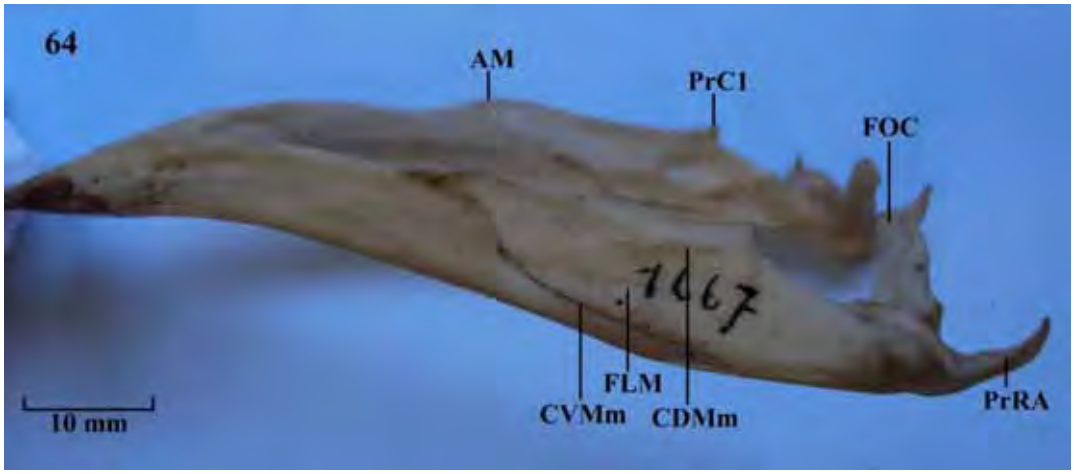


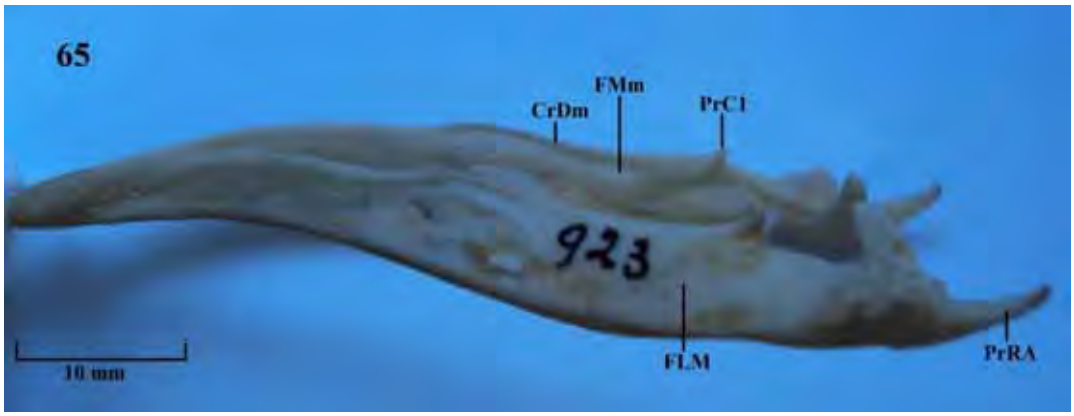
Vista dorsal da mandíbula. Figura 60: *A. cujubi*; **Figura 61:** *C. fasciolata*. **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **PC:** parte caudal; **PI:** parte intermediária; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **PSi:** parte sinfisial; **TIC:** tubérculo intercotilar.



Vista dorsal da mandíbula. Figura 62: *P. pileata*. **CoL:** cótila lateral; **CoM:** cótila medial; **PrLt:** processo lateral da mandíbula; **PrMM:** processo medial da mandíbula; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula; **TIC:** tubérculo intercotilar.







Vista lateral da mandíbula. Figura 63: *A. cujubi*; **Figura 64:** *C. fasciolata;* **Figura 65:** *P. pileata*. **AM:** ângulo mandibular; **CDMm:** crista dorsolateral externa; **CrDm:** crista dorsomedial; **CVMm:** crista ventrolateral externa; **FLM:** fossa lateral da mandíbula; **FMm:** fossa medial da mandíbula; **FOC:** fossa caudal da mandíbula; **PrC1:** processo coronóide 1; **PrRA:** processo retroarticular da mandíbula.

VI – DISCUSSÃO

A – Aspectos evolutivos da osteologia craniana dos Anseriformes

Em Anhimidae a *zona flexoria craniofacialis* (Fig. 1, 2 e 3) teve desenvolvimento semelhante à Anseranatidae (Fig. 24) e Anatidae (Fig. 25 e 26), sendo diferente de Cracidae (Fig. 44) onde tal região é pouco evidente. A *zona flexoria craniofacialis* possivelmente começou a se tornar mais conspícua nos ancestrais da família Anhimidae, e com o surgimento do novo padrão para essa região, essa nova característica se manteve nos membros das famílias mais derivadas da ordem Anseriformes. Essa região mais evidente nos Anseriformes pode estar relacionada com um maior cinetismo craniano dessa ordem em relação aos Galiformes, porém tanto os Anseriformes quanto os Galiformes analisados, apresentaram apenas uma zona de articulação na base da maxila superior e de acordo com Zusi (1984) o crânio dessas espécies deve ser designado como pró-cinético, pois a maxila superior se move uniformemente a partir da sua articulação com a caixa craniana. Elzanowski (1988) lembra que as suturas cranianas geralmente são obscuras ou perdidas por sinartrose em aves adultas; talvez em embriões de Galiformes a sutura na *zona flexoria craniofacialis* fosse mais evidente, e conforme a ave atingiu a idade adulta ela desapareceu; já em Anseriformes, tal sutura permaneceu saliente nos adultos, mantendo a característica das aves jovens.

Já em relação à sutura lacrimofrontal, a família Anhimidae (Fig. 2) apresentou o mesmo padrão de desenvolvimento observado em Cracidae (Fig. 44, 45, 46 e 47) e Anseranatidae (Fig. 24). Tal sutura manteve o estado plesiomórfico observado nos cracídeos, e esse padrão também permaneceu em Anseranatidae, se tornando menos evidente apenas na família Anatidae (Fig. 25 e 26).

A crista nucal sagital de Anhimidae (Fig. 12, 13 e 14) se apresentou semelhante a dos anseranatídeos (Fig. 33), diferindo de Cracidae (Fig. 55) e Anatidae (Fig. 34) que apresentaram essa crista menos conspícua.

A fossa parabasal de Anhimidae (Fig. 8, 9 e 10) se apresentou profunda e ampla sendo semelhante à observada em Anseranatidae (Fig. 30) e Anatidae (Fig. 31 e 32), e diferindo de Cracidae (Fig. 51, 52 e 53) por ser maior. E a projeção paraesfenóidal se mostrou arredondada em Anhimidae (Fig. 10 e 11), diferindo da forma aguda encontrada em Cracidae (52 e 53) e nos outros Anseriformes (Fig. 30 e 32).

No rostro paraesfenóide, em Anhimidae, a depressão rostral (Fig. 8) apresentou tamanho e profundidade semelhante à Anseranatidae, porém *A. cornuta* apresentou tal depressão similar aquela encontrada nos cracídeos (Fig. 52); esse é um caso típico de reversão evolutiva, na qual uma determinada característica apomórfica de um indivíduo retorna ao estado ancestral. Já o sulco rostral, se apresentou mais conspícuo em Anhimidae (Fig. 8 e 9), do que Anatidae (Fig. 31) e Anseranatidae (Fig. 30), que apresentaram tal sulco com desenvolvimento moderado e do que Cracidae (Fig. 52) que mostrou tal sulco pouco conspícuo. Ainda na família Anhimidae, o processo basipterigóide (Fig. 8, 9, 11 e 17) se mostrou mais semelhante ao encontrado em Anseranatidae (Fig. 36) e Anatidae (Fig. 37), diferindo apenas por ser um pouco mais amplo do que estes; já em Cracidae (Fig. 58) tal processo se apresentou maior e diagonalmente disposto. A descrição da osteologia mostrou que, provavelmente, tal processo se apresentou em um diferente estado, a partir do momento que surgiram os primeiros ancestrais das aves Anhimidae, e continuou se modificando em Anseranatidae e Anatidae. Weber (1993) (*apud.* Zusi & Livezey, 2006) afirmou que a presença do processo basipterigóide foi funcionalmente importante para a estabilidade dos ossos pterigóide e palatino na ausência de uma articulação entre esses dois ossos, e que, associado à aquisição evolutiva e ontogenética dessa articulação, o processo perdeu sua função e desapareceu nas aves mais derivadas. Porém, McDowell (1978) demonstrou que nas aves o processo basipterigóide não é homólogo com aquele dos répteis e concluiu que essa estrutura tem aparecido inúmeras vezes ao longo da linhagem evolutiva dos táxons. Estudos realizados, em embriões de patos (*Aythya spp.*) e galos (*Gallus gallus*), por Mayr & Gracke (2003) ajudaram a determinar que o processo basipterigóide não é homólogo em Anseriformes e Galiformes, resultado previamente corroborado por Olson & Feduccia (1980). Ou seja, esses processos em ambas as ordens não podem ser usados para fazer inferências sobre sistemática filogenética, pois possivelmente evoluíram independentemente nas duas ordens por meio de convergências adaptativas.

O processo esquamosal não existe em Anhimidae, assim como em Anseranatidae e Anatidae, tal processo que em Cracidae (Fig. 48 e 49) se encontra pouco desenvolvido, desapareceu nos Anseriformes. Já o processo pós-orbital de Anhimidae (Fig. 4, 6 e 7) se apresentou com um nível de desenvolvimento intermediário entre Cracidae (Fig. 48 e 49) e Anseranatidae/Anatidae (Fig. 27, 28 e 29), sendo menos desenvolvido em Cracidae e mais em Anseranatidae/Anatidae. Zusi &

Livezey (2000) argumentam que um dos motivos pelo qual esse processo se tornou mais desenvolvido em Anseriformes, foi devido à função de servir como origem para a "porção zigomática" do *musculus adductor mandibulae externus*, que na maioria dos táxons das aves, é independente do processo pós-orbital.

A aponeurose ossificada do músculo adutor externo possui um padrão distinto do observado nos Anseriformes e Galiformes estudados. Primeiramente em Cracidae (Fig. 48) ela é derivada do processo esquamosal, já em Anhimidae (Fig. 4) é possível perceber que ela se originou através do processo pós-orbital. Tal aponeurose ossificada não foi observada nos adultos de Anseranatidae e Anatidae. Porém Zusi & Livezey (2000) encontraram a aponeurose ossificada, derivada do processo pós-orbital, em alguns indivíduos jovens de anatídeos (*e.g. Anas platyrhynchos*), apresentando uma condição derivada com uma tendência ao desaparecimento da ossificação dessa aponeurose nas aves mais derivadas.

Observa-se que os táxons de Galiformes estudados apresentam claramente sua aponeurose ossificada derivada do processo esquamosal, porém o mesmo não é observado em Anseriformes, pois estes não possuem este processo. Olson & Feduccia (1980) argumentaram contra a próxima relação de parentesco entre Galiformes e Anseriformes, pois afirmaram que a extremidade do processo pós-orbital se fusiona com a do processo esquamosal em Galiformes, originando um forâmen, enquanto que em Anseriformes o processo esquamosal está ausente. Dzerzhinsky (1995) por outro lado afirma que em Anseriformes, a aponeurose ossificada derivada do processo esquamosal, se fusiona ao processo pós-orbital sobre toda a porção caudoventral para formar o "processo sphenotemporal" dos Anseriformes, ele ainda considerou ser este em Anseriformes, derivado da condição característica dos Galiformes, corroborando a relação próxima entre as duas ordens. Já Zusi & Livezey (2000) argumentam que o "processo sphenotemporal" não foi formado pela fusão dos processos esquamosal e pós-orbital, mas provavelmente foi formado por um recuo medial da "impressio AME coronoidea" (fossa localizada ventrocaudalmente ao processo pós-orbital) e pela extensão rostral da origem da "aponeurose zigomática" (aponeurose do *M. adductor mandibulae externus)* do processo pós-orbital. A hipótese de Zusi & Livezey (2000) não parece possível, pois no presente estudo a fossa temporal, nomeada por eles de impressio AME articular para Anseriformes e de impressio AME coronoidea para Galiformes, se manteve praticamente na mesma posição (ventrocaudalmente em relação

ao processo pós-orbital) nessas duas ordens analisadas, não apresentando diferenças na posição.

A fossa subtemporal dos anhimídeos (Fig. 5, 6, 12, 13 e 14) apresentou um padrão de desenvolvimento semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 27 e 33), diferindo de Anatidae (Fig. 28, 29, 34, e 35) por ser mais rasa e a de Cracidae (Fig. 49, 50, 55 e 56) por ser mais ampla e profunda. Nessa fossa, foi observado um padrão de desenvolvimento evolutivo crescente, já que nos Galiformes estudados ela se mostrou pouco desenvolvida, e a partir do surgimento dos ancestrais dos anhimídeos ela teve seu tamanho aumentado, permanecendo com esse formato em Anseranatidae, porém com a profundidade acentuada nos membros da família Anatidae. Tal fossa é local de origem do *M. depressor mandibulae,* e baseado na descrição da osteologia craniana dessas espécies, é possível concluir que tal músculo se encontra mais desenvolvido em Anseriformes do que em Galiformes, atingindo o ápice do desenvolvimento em Anatidae; e o maior desenvolvimento em Anatidae, pode estar relacionado com uma maior necessidade de potência para abaixar a mandíbula ou para elevar a maxila superior (Bock, 1964), porém para confirmar se esse músculo encontra-se mais desenvolvido em Anatidae é necessário um estudo miológico dos maxilares. Quanto às cristas subtemporais dos Anhimídeos, a dorsal (Fig. 12 e 13) se apresentou moderadamente conspícua, semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 33) e Anatidae (Fig. 34 e 35); já a ventral (Fig. 12, 13 e 14) se mostrou bastante conspícua, sendo semelhante apenas à Anatidae (Fig. 34 e 35). Ressalta-se a diferença observada em *C. torquata* que possui a crista subtemporal ventral menos desenvolvida que as outras duas espécies da família, tendo um desenvolvimento semelhante ao encontrado em Cracidae e Anseranatidae; trata-se de outro caso de reversão evolutiva.

O forâmen óptico de Anhimidae (Fig. 4, 7, 15 e 17) apresentou um desenvolvimento semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 36) e Anatidae (Fig. 29 e 37), sendo menos amplo em relação à Cracidae (Fig. 48, 49, 50, 57, 58 e 59). O forâmen orbitonasal medial dos anhimídeos (Fig. 4, 6 e 7) apresentou um formato semelhante aos anseranatídeos (Fig. 27); já os anatídeos (Fig. 28) mantiveram o mesmo formato dos cracídeos (Fig. 49). O sulco do nervo olfatório da família Anhimidae (Fig. 5 e 7) apresentou um desenvolvimento semelhante ao observado em Anatidae (Fig. 28 e 29), diferindo de Cracidae (Fig. 48, 49 e 50) e Anseranatidae (Fig. 27) que apresentaram esse sulco mais conspícuo. Já a crista dorsal do lateroesfenóide se apresentou bastante

conspícua em Anhimidae (Fig. 15 e 17); desenvolvimento semelhante dessa crista só foi observado em Anseranatidae (Fig. 36). Sendo que tanto em Cracidae (Fig. 57, 58 e 59) quanto em Anatidae (Fig. 37), a crista dorsal do lateroesfenóide mostrou um padrão menos desenvolvido. Tanto a fossa lateroesfenoidal 1 quanto a ventromedial 1 se apresentaram amplas e profundas em Anhimidae (Fig. 15 e 17), sendo um pouco mais rasa e estreita em Anseranatidae (Fig. 36) e Anatidae (Fig. 37). Nos táxons estudados dos membros de Galiformes não foi observada a fossa lateroesfenoidal 1 e a fossa ventromedial 1 (Fig. 57, 58 e 59) se mostrou pouco desenvolvida; essa região claramente mostra um maior desenvolvimento nas famílias de Anseriformes estudadas. Essas fossas abrigam os músculos *protactor pterygoidei et quadrati* e *pseudotemporalis superficialis*; músculos adutores da maxila superior e mandíbula que provavelmente são bastante desenvolvidos em Anhimidae devido ao tamanho das fossas, e moderadamente desenvolvidos em Anseranatidae e Anatidae, como corroborado por Zweers (1974) para anatídeos. O baixo desenvolvimento dessas fossas em Cracidae e o maior desenvolvimento delas em Anhimidae sugerem que elas: (1) ou tiveram um desenvolvimento intermediário em Anatidae e Anseranatidae para depois atingir o maior tamanho em Anhimidae, sendo esta família mais derivada dentro da ordem, como corroborado por Olson & Feduccia (1980); ou (2) adquiriram um maior desenvolvimento em Anhimidae e reverteram para um padrão próximo ao ancestral como verificado nos outros Anseriformes.

O processo orbital do lacrimal dos anhimídeos (Fig. 4, 5, 6 e 7) apresentou desenvolvimento semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 27); em Cracidae (Fig. 48, 49 e 50) tal processo se apresentou expandido medialmente enquanto em Anatidae (Fig. 28 e 29) esse processo se expandiu caudalmente para se fusionar com o processo pós-orbital em algumas espécies (*e.g*. *D. viduata*); além disso, tanto em Cracidae quanto em Anatidae esse processo se apresentou mais longo do que em Anhimidae e Anseranatidae. Na porção rostroventral desse processo observa-se a projeção orbital 1, com desenvolvimento semelhante tanto nos anhimídeos quanto nos anseranatídeos (Fig. 5 e 6) e anatídeos (Fig. 28 e 29).

Em relação ao processo supra-orbital do lacrimal, este é mais estreito e mais curto nas aves Anhimidae (Fig. 1, 2, 4, 5, 6 e 7) do que nos cracídeos (Fig. 44, 45, 46 e 47, 48 e 50), e semelhante ao dos anseranatídeos (Fig. 27) e anatídeos (Fig. 28 e 29), porém sendo menor que estes. Cracraft (1968) verificou que por meio da seleção natural

o tamanho do lacrimal pode ser aumentado para aumentar a proteção dos olhos. Ou seja, é possível perceber que nos cracídeos (aves mais basais quando comparado com os Anseriformes) este processo é muito amplo, provavelmente devido a uma maior necessidade de proteção dos olhos; essa necessidade possivelmente diminuiu em Anseriformes, já que em Anseranatidae e Anatidae, o tamanho desse processo reduziu atingindo um menor tamanho ainda em Anhimidae.

Em Anhimidae, a maxila superior (Fig. 1, 2, 4, 7) apresentou um formato semelhante ao observado nos Galiformes (Fig. 44, 45, 46, 49), assim como a abertura nasal que se mostrou bem ampla, ao contrário do verificado em Anseranatidae (Fig. 24) e Anatidae (Fig. 25, 26 e 29). Ainda em Anhimidae, a barra dorsal e lateral do nasal (Fig. 1, 2, 3, 4 e 7) também apresentaram um padrão mais semelhante ao observado em Cracidae (Fig. 45, 46, 47, 48 e 49) que em Anatidae (Fig. 28) e Anseranatidae. Não foram observadas as lamelas filtradoras no bico dos anhimídeos, assim como em cracídeos; tais resultados discordam dos resultados observados por Olson & Feduccia (1980), que encontraram lamelas rudimentares na família Anhimidae. Essa diferença da maxila superior entre os membros das famílias Anhimidae e Cracidae com os membros das famílias Anseranatidae/Anatidae possivelmente não está relacionada ao fato dessas espécies apresentarem itens alimentares diferentes, pois a alimentação dos anhimídeos é praticamente exclusiva de itens vegetais; a dos cracídeos, principalmente baseada em frutos e grãos, e a dos anatídeos é bastante diversificada, mas boa parte dela é constituída de itens vegetais; ainda é importante lembrar que em época reprodutiva os membros dessas famílias utilizam alimentos ricos em proteínas, como os artrópodes Sick (1997). Sabendo que a forma e o tamanho do bico das aves, que é constituído pela maxila superior e mandíbula, são características plásticas na evolução das aves, por estar especificamente adaptada aos diferentes itens alimentares que estes animais consomem (Zusi, 1981; Pascotto *et. al.* 2006), essa afirmação não pode ser totalmente corroborada no presente trabalho. Apesar da semelhança entre os itens alimentares nas famílias de Anseriformes e Galiformes, o formato do bico dos membros da família Anhimidae permaneceu semelhante ao grupo mais ancestral, os cracídeos, caracterizando uma plesiomorfia. Possivelmente o ambiente preferencialmente aquático onde os anatídeos e os anseranatídeos forrageiam diferentemente do ambiente pantanoso dos anhimídeos e mais seco dos cracídeos, pode ter selecionado essas aves a adquirirem

maxilas mais específicas, *e.g.* achatada dorsoventral e com lamelas córneas filtradoras; se tornando, desta forma, diferente das aves Anhimidae e Galiformes.

Os processos maxilopalatinos dos anhimídeos (Fig. 8, 9 e 10) se apresentaram com um tamanho intermediário entre os Galiformes (mais longo) (Fig. 51, 52 e 53) e o restante dos Anseriformes (mais curtos) (Fig. 30, 31 e 32). Na porção dorsal desse processo, é possível observar a projeção maxilopalatino presente nos membros da família Anhimidae (Fig. 5 e 6), Anseranatidae (Fig. 27) e Anatidae (Fig. 28 e 29), mas ausente em cracídeos. O processo jugal dos anhimídeos (4 e 7) se mostrou menor quando comparado com as demais famílias estudadas (Fig. 27, 28, 29 e 49).

No osso palatino, o ângulo caudolateral das aves Anhimidae (Fig. 9 e 10) se apresentou razoavelmente pronunciado semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 30), porém com um padrão intermediário entre Cracidae (Fig. 52) e Anatidae (Fig. 32). Já o processo maxilar do palatino dos anhimídeos (Fig. 8 e 10) se apresentou mais semelhante ao dos cracídeos (Fig. 51, 52 e 53), que o dos Anseranatidae (Fig. 30) e Anatidae (Fig. 31).

Na família Anhimidae, as fossas dorsal e ventral do palatino (Fig. 4, 6, 7, 8, 9, 10 e 11) se apresentaram mais amplas quando comparada com Cracidae (Fig. 49 e 53) e Anseranatidae/Anatidae (Fig. 27, 29, 30, 31 e 32), porém no caso da fossa ventral ela se apresentou um pouco maior em Anseranatidae e Anatidae quando comparada com os cracídeos; além disso, a fossa coanal do palatino se apresentou mais profunda em Anhimidae (Fig. 9 e 10) quando comparada com Cracidae (Fig. 51, 52 e 53), Anseranatidae e Anatidae (Fig. 32), e com um tamanho intermediário entre Cracidae (maior) e Anatidae e Anseranatidae (menor). As cristas ventral e lateral do palatino apresentaram-se pouco salientes na família Anhimidae (Fig. 8, 9 e 10), semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 30) e em cracídeos (Fig. 51 e 53) que apresentaram essas cristas inconspícuas. Porém, *Anhima cornuta* apresentou essas cristas um pouco mais salientes, similar ao observado em Anatidae (Fig. 31 e 32). Talvez, esse maior desenvolvimento dessas cristas em *A. cornuta* pode ter sido uma convergência adaptativa para aumentar a área de origem dos músculos do sistema pterigóideo.

O processo pterigóide do palatino das aves Anhimidae (Fig. 5) se mostrou semelhante aquele de Cracidae (Fig. 53) e Anseranatidae (Fig. 27), diferindo de Anatidae (Fig. 28) que apresentou esse processo com ápice bifurcado.

No osso jugal o processo dorsal do jugal foi observado apenas em Anhimidae (Fig. 4 e 7), Anseranatidae (Fig. 27) e Anatidae (Fig. 29). O processo maxilar do jugal dos anhimídeos (Fig. 9 e 10) se apresentou semelhante à Anseranatidae e Anatidae, porém sendo um pouco mais amplo que estes. Já no osso pterigóide, o processo dorsal do pterigóide dos anhimídeos (Fig. 7, 8 e 9) se apresentou mais semelhante aqueles observados em Cracidae (Fig. 51, 53 e 58) e Anseranatidae (Fig. 30 e 36), que em Anatidae (Fig. 31) que apresentou este pequeno. O processo palatino do pterigóide da família Anhimidae (Fig. 4, 7 e 9) se apresentou semelhante ao dos cracídeos (Fig. 49) e diferiu dos anseranatídeos (Fig. 27) e dos anatídeos (Fig. 28) por se apresentar menos pronunciado.

No osso quadrado, o processo orbital se mostrou com ápice agudo e tamanho moderado em Anhimidae (Fig. 6, 7, 15, 16 e 17), semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 27) e Anatidae (Fig. 29 e 37); já em Cracidae (Fig. 57 e 58) esse processo se mostrou mais longo e com ápice arredondado. Na porção dorsal desse processo, o tubérculo 1 mostrou um desenvolvimento semelhante em Anhimidae (Fig. 15 e 17) e Cracidae (Fig. 59). Esse processo é o local de origem do *M. pseudotemporalis profundus*, e seu grande comprimento pode estar relacionado com um maior tamanho desse músculo em Galiformes, com sua conseqüente diminuição nos Anseriformes. Porém, a diminuição desse músculo, nos Anseriformes pode ter sido compensada por um maior grau de pinulação e manutenção da força (Hildebrand & Goslow, 2006).

Já no processo ótico do quadrado, foi observado o côndilo dorsal do quadrado, em todos os membros da família Anhimidae (Fig. 4, 6 e 7). Nos táxons das outras famílias estudadas, tal côndilo só foi observado em *Dendrocygna viduata* e *Cairina moschata* (Fig. 28 e 29). Além disso, em Anhimidae o processo ótico do quadrado (Fig. 4, 6 e 7) se mostrou mais semelhantes aqueles dos anseranatídeos (Fig. 27) e anatídeos (Fig. 37), com espessura maior do que aquela verificada nos membros da família Cracidae (Fig. 49, 50 e 57); porém, sendo em Anhimidae um pouco mais espesso quando comparado com Anseranatidae e Anatidae.

Em geral a mandíbula dos anhimídeos se assemelhou mais aquela dos cracídeos, do que a dos anseranatídeos e anatídeos, principalmente devido à ausência de lamelas filtradoras e ao formato mais vertical dos ramos mandibulares, principalmente na porção rostral da mandíbula. O ângulo mandibular de Anhimidae (Fig. 21 e 23) se mostrou

pouco pronunciado, igualmente ao observado nos membros da família Cracidae (Fig. 63 e 64). Já em Anseranatidae (Fig. 41) e Anatidae (Fig. 42 e 43) um padrão bastante pronunciado pôde ser observado. Do mesmo modo como verificado para a maxila superior, a porção rostral da mandíbula das aves Anhimidae se assemelhou mais com seus possíveis ancestrais Cracidae que com seus parentes mais derivados, os anseranatídeos e os anatídeos. Essa maior semelhança da mandíbula das aves Anhimidae com os cracídeos, e diferenças em relação aos outros Anseriformes (Anseranatidae e Anatidae) ocorreu da mesma maneira como observado para a maxila superior; não devido a diferenças nos itens alimentares, mas principalmente devido aos diferentes ambientes em que essas aves forrageiam, selecionando o bico (maxila superior e porção rostral da mandíbula) a continuar com o padrão ancestral, em vez de adquirir um formato diferenciado (devido ao hábito filtrador/coletor em água) como observado em seus parentes mais derivados da ordem Anseriformes.

A fossa lateral da mandíbula dos anhimídeos (Fig. 21, 22 e 23) se apresentou ampla e bem delimitada, semelhante ao observado em Anseranatidae (Fig. 41). Na família Cracidae (Fig. 63, 64 e 65), apenas *Crax fasciolata* apresentou tal fossa com um desenvolvimento semelhante aos membros da família Anhimidae. Já a fossa medial da mandíbula se apresentou ampla em Anhimidae (Fig. 21 e 23), sendo que tal fossa se mostrou estreita em Cracidae (Fig. 63 e 65) e moderadamente ampla em Anseranatidae (Fig. 41) e Anatidae (Fig 42 e 43). A similaridade destas fossas possivelmente está relacionada ao maior desenvolvimento dos músculos que elas abrigam (*M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis* e *pseudotemporalis profundus*) nas aves Anseriformes quando comparado com os cracídeos.

As cótilas medial e lateral da mandíbula dos anhimídeos (Fig. 18, 19 e 20) se apresentaram pouco profundas, quando comparados com as cótilas dos anseranatídeos (Fig. 38) e anatídeos (Fig. 39 e 40). Já em Cracidae (Fig. 60, 61 e 62), tais cótilas apresentaram desenvolvimento semelhante à Anhimidae.

Apenas em Anhimidae (Fig. 21, 22 e 23) e Anatidae (Fig. 42 e 43) foi possível observar os dois processos coronóides; em Cracidae (Fig. 63, 64 e 65) só foi observado um e em Anseranatidae, tais processos não foram observados.

O processo lateral da mandíbula mostrou uma semelhança maior entre Anhimidae (Fig. 18, 19 e 20), Anseranatidae (Fig. 38) e Anatidae (Fig. 39 e 40) que quando comparado com Cracidae (Fig. 60, 61 e 62), pois nos cracídeos tal processo se

mostrou mais curto. Porém em Anhimidae esse processo se mostrou um pouco mais curto quando comparado com Anseranatidae e Anatidae. Este processo é local de ligação dos ligamentos pós-orbital e lacrimo-mandibular; o seu maior desenvolvimento em anseriformes, principalmente em Anseranatidae e Anatidae, pode estar relacionado com uma maior necessidade de estabilidade dos movimentos de deslocamento da mandíbula em relação ao quadrado e a caixa craniana, já que esses ligamentos têm essa função (Zweers, 1974); já em Cracidae esse processo se mostrou menos pronunciado, e consequentemente proporcionando menor área de ligação para o ligamento pós-orbital. O ambiente aquático possivelmente selecionou um processo lateral da mandíbula mais robusto para fornecer uma maior área de ligação para tais ligamentos e consequentemente garantir a estabilidade do aparato mandibular. O processo retroarticular se apresentou longo em Anhimidae (Fig. 18, 19, 20 e 21), Anseranatidae (Fig. 38 e 41) e Anatidae (Fig. 39, 40 e 43), diferindo do verificado em Cracidae (Fig. 60, 61, 62, 63, 64 e 65) que se mostrou mais curto. Porém tal processo se mostrou mais alto em Anhimidae quando comparado com Anatidae e Anseranatidae. E a fossa lateral 1 foi observada apenas em Anhimidae (Fig. 21, 22 e 23), Anatidae (Fig. 42 e 43) e Anseranatidae, sendo maior em Anhimidae. O maior desenvolvimento desse processo possivelmente está associado com o maior desenvolvimento do *M. depressor mandibulae* (Bock, 1964) e o grande desenvolvimento desse músculo pode ter sido selecionado principalmente para garantir uma maior capacidade de elevação da maxila superior em Anseriformes, aves preferencialmente aquáticas e que recebem maior pressão para a abertura de suas maxilas dentro da água, que em Galiformes, que são aves que vivem em ambientes terrestres e não sofrem a mesma pressão do ambiente. Por outro lado, o processo medial da mandíbula, das aves Anhimidae (Fig. 18, 19 e 20), se apresentou largo, igualmente ao observado em cracídeos (Fig. 60, 61 e 62); já em Anseranatidae (Fig. 38) e Anatidae (Fig. 39 e 40), tal processo se mostrou um pouco mais estreito. Sabe-se que esse processo é local de inserção principalmente dos músculos do sistema pterigóideo (Bock, 1960), e seu maior desenvolvimento certamente está relacionado com um maior desenvolvimento desses músculos nos anhimídeos e nos cracídeos, em relação aos Anseriformes mais derivados, que provavelmente tiveram um menor desenvolvimento para esse músculo devido às exigências do hábito filtrador; porém para se confirmar tal afirmação, uma análise da musculatura ligada às maxilas, dessas aves, deveria ser feita.

A análise dos caracteres estudados mostrou que quarenta (40) caracteres agrupam Anhimidae como uma família derivada com maior semelhança entre as famílias Anatidae e Anseranatidae que quando comparados com Cracidae, portanto dentro da ordem Anseriformes como verificado em outros trabalhos (Livezey, 1997; Mayr & Clarke, 2003; Livezey & Zusi, 2007). Apenas dezessete (17) caracteres colocaram os anhimídeos com características basais semelhantes aos cracídeos, porém uma parte considerável desses caracteres (6) está relacionada com o bico (maxila superior e porção rostral da mandíbula), o que pode ser resultado de uma adaptação ao modo de forrageamento do animal, já que o bico é uma característica plástica na evolução das aves, por estar especificamente adaptada aos diferentes itens alimentares que estes animais consomem (Zusi, 1981; Pascotto *et. al.,* 2006). Dezenove (19) caracteres (provavelmente autopomórficos) colocam Anhimidae dentro dos Anseriformes, porém sendo grupo irmão do conjunto Anseranatidae/Anatidae; resultado esse corroborado pela maioria dos recentes trabalhos sobre filogenia de Anseriformes (Livezey, 1997; Sorenson *et. al.,* 2003; Livezey & Zusi, 2007). Ainda, nove (9) caracteres agrupam Anhimidae, Anseranatidae e Anatidae em uma politomia. Oito (8) caracteres agrupam Anhimidae juntamente com Anseranatidae, excluindo Anatidae; e quatro (4) caracteres agrupam Anhimidae com Anatidae, excluindo Anseranatidae. E por fim, cinco (5) caracteres agrupam Anhimidae juntamente com Cracidae e Anseranatidae. Ressalta-se a importância de um estudo filogenético com uma maior quantidade de táxons analisados para determinar se as homologias primárias estudadas são autapomorfias, sinapomrfias ou plesiomorfias.

B – Aspectos morfofuncionais da osteologia craniana de Anhimidae

Não foi possível saber o sexo de todos os espécimes estudados, porém naqueles que foi possível identificar machos e fêmeas, como é o caso de *A. cornuta*, percebeu-se que não houve diferenças no tamanho das estruturas ósseas entre os sexos.

Uma das mais excêntricas e enigmáticas características presente na família Anhimidae, é a projeção 1, disposta como um corno e localizada na porção medial da região do osso frontal no crânio de *A. cornuta*. Apesar de tal projeção já ter sido observada em alguns estudos (Carboneras, 1992; Sick, 1997) sua função ainda não é bem compreendida. No presente estudo foi verificado que a porção mais rígida desse corno é menor e é envolvida por uma capa protetora de um material mais flexível.

Como a presença de tal estrutura está presente tanto nas fêmeas quanto nos machos, em tamanhos similares como verificado no presente trabalho, provavelmente não possui a função de atrativo sexual. Além disso, de acordo com Sick (1997) quando os adultos se alimentam, a projeção 1 encosta no chão atrapalhando o animal durante a alimentação. Talvez pelo tamanho, essa projeção poderia servir para amedrontar predadores por parecer uma estrutura de defesa.

Em seu estudo com o suporte medial da mandíbula, Bock (1960) observou que em Anhimidae o processo lateral paraesfenóidal encontra-se presente; o qual foi corroborado no presente trabalho em que é possível observar um desenvolvido processo lateral paraesfenóidal em todos os membros da família Anhimidae. Bock (1960) ainda afirma que o tubérculo basal medial e basal lateral poderia ser o processo medial da placa basitemporal. Nas espécies estudadas, o tubérculo lateral é um pouco mais desenvolvido que o tubérculo medial, mas devido ao pequeno comprimento, não parece que tal tubérculo possa ser um importante suporte medial para a mandíbula. Esses tubérculos mostraram um padrão de desenvolvimento semelhante nos anatídeos e anseranatídeos analisados, constatando um aspecto funcional semelhante para a ordem, em relação a essa estrutura. Já nos cracídeos esses tubérculos se mostraram pouco conspícuos; Marceliano *et. al.* (2007a) não encontraram nenhum dos dois tubérculos em *Penelope superciliaris*, o qual afirmou ser praticamente plana essa região.

No presente trabalho, o processo basipterigóide dos anhimídeos se mostrou achatado e bastante desenvolvido. Bock (1964) explica que tal processo nos ancestrais tetrápodes estava relacionado com os movimentos do palato e com a cinese craniana, porém nas aves modernas parece que a única função dessa estrutura é limitar o conjunto de movimentos do osso pterigóide e o grau de cinese craniana. Marceliano *et. al.* (2007a) em seu estudo com Cracidae nomeou esse processo como "*facies articularis pterygoidea*" o qual tem formato de depressão e está em contato com o pterigóide. No presente trabalho os crânios de cracídeos analisados apresentaram claramente o achatado processo basipterigóide, só que diferente dos anhimídeos, tal processo estava disposto diagonalmente em relação ao rostro paraesfenóide, e não ventralmente igual os das aves Anhimidae.

Quando se discute o termo "osso lacrimal" é possível observar conflitos na literatura, já que em alguns trabalhos é utilizado o termo pré-frontal. Shufeldt (1909), Cracraft (1968), Posso & Donatelli (2007) afirmam que esse termo deve ser denominado lacrimal devido ao fato desse osso alojar o ducto lacrimal; porém Jollie

(1957) justifica o uso de pré-frontal por este osso ser equivalente àquele encontrado em répteis. Nesse trabalho usaremos o termo lacrimal por ser o usualmente mais empregado. Aqui, o osso lacrimal dos anhimídeos se mostrou desenvolvido, principalmente em relação ao processo orbital que se apresentou longo. Cracraft (1968) argumenta que a seleção natural tende a aumentar o tamanho do lacrimal para fornecer maior área de superfície para o ligamento do tecido conectivo ou para aumentar a proteção do olho; e quando o tamanho do osso é suficiente para entrar em contato com o arco jugal, uma nova seleção agiria fornecendo suporte para o arco jugal resistir à ruptura e para sua estabilização durante a cinese craniana. Nas aves Anhimidae, o processo orbital, apesar de longo, não se estende o suficiente para tocar o arco jugal, e consequentemente não fornece suporte cinético para essa estrutura. Nos anatídeos Zweers (1974) verificou que o ligamento lacrimo-mandibular e o ligamento lacrimo-jugal controlam o movimento ventrocaudal do côndilo lateral do quadrado ao longo do processo lateral da mandíbula, e restringem o deslocamento do arco jugal nas direções dorsal, ventral e caudal, respectivamente. Pelo desenvolvimento do processo orbital do lacrimal em anhimídeos, parece que servir como área de ligação para robustos ligamentos, possa ser sua principal função nessas aves.

Semelhante ao constatado para o osso lacrimal, Cracraft (1968) afirma que a seleção natural tenderia a aumentar o tamanho do ectetmóide, ao ponto de tocar o palatino e fornecer suporte para este, além de proteger a área nasal e orbital e aumentar a superfície óssea para o ligamento da membrana protetora periorbital. No presente estudo o osso ectetmóide se mostrou pouco desenvolvido. *A. cornuta* foi a única espécie da família em que foi possível observar a projeção ventral do ectetmóide, e essa apresentou tal estrutura bastante reduzida, praticamente vestigial. A análise dos outros anseriformes e alguns galiformes constatou que um ectetmóide bem desenvolvido não é típico dos Galloanserae, aves consideradas basais dentro desta classe. Possivelmente essa disposição se deve aos hábitos alimentares dessas espécies, pois habitam preferencialmente ambientes aquáticos consumindo principalmente alimentos vegetais e sementes; ao contrário do observado para outras aves, principalmente àquelas que buscam seu alimento no ar, como é o caso de muitos Passeriformes e a maioria dos Caprimulgiformes, os quais apresentam o osso ectetmóide bastante desenvolvido para fornecer proteção para o olho e suporte para o palatino, como constatado por Cracraft (1968) e corroborado em trabalhos subseqüentes sobre anatomia craniana de

Passeriformes e Caprimulgiformes (Richards & Bock, 1973; Donatelli & Marceliano, 2007; Costa & Donatelli, 2009).

Na região esquamosal, a fossa temporal foi encontrada apenas no gênero *Chauna*, sendo pequena e rasa. Tal fossa serve como local de origem para o músculo *adductor mandibulae externus rostralis temporalis*, como confirmado por Zusi & Livezey (2000) para Anhimidae e em outros grupos de aves (Bock, 1964; Buhler, 1981). Porém, a ausência dessa fossa em *A. cornuta* sugere que parte desse músculo pode ter se deslocado rostralmente para se originar no longo processo pós-orbital, que se apresentou desenvolvido em todos os anhimídeos; ou esse músculo pode ser pouco desenvolvido nessa espécie. No entanto, para confirmação dessa hipótese é necessário uma análise da musculatura associada às maxilas. Zusi & Livezey (2000) em seu estudo com Anseriformes e Galiformes, nomearam essa fossa como *impressio adductor mandibulae externus coronoidea*, e afirmaram que a maioria dos Anseriformes não possui essa fossa, como constatado no presente estudo. Nos cracídeos observados nesse trabalho foi verificado duas fossas temporais uma situada na porção dorsocaudal da região esquamosal (fossa temporal 2) e uma situada rostroventralmente à primeira (fossa temporal). Marceliano *et. al.* (2007a) também observaram essas duas fossas em Cracidae. Tais resultados podem estar relacionados com um maior desenvolvimento dos músculos do sistema adutor externo em Galiformes quando comparados com Anseriformes.

O processo esquamosal não foi verificado em nenhuma espécie da família Anhimidae, porém de acordo com Zusi & Livezey (2000) a ausência do processo esquamosal não necessariamente significa mudança no músculo adutor mandibular externo; ou seja, esse músculo pode se originar no longo processo pós-orbital ou em outras áreas da região esquamosal, como por exemplo, na fossa temporal e não ter sua função, como elevador da mandíbula, alterada.

O processo pós-orbital se mostrou desenvolvido com metade da distância de sua origem no crânio até o arco jugal, e apresentou a aponeurose do músculo adutor mandibular externo ossificada. Bock (1964) e Zusi (1967) explicam que na maioria das aves, o processo pós-orbital fornece suporte dorsal para o ligamento pós-orbital, sendo uma estrutura importante sobre vários aspectos na cinese craniana. Já Zusi & Livezey (2000) argumentam que um dos motivos pelo qual esse processo se tornou mais longo em Anseriformes, foi devido à função de servir como origem para a "porção zigomática" do *musculus adductor mandibulae externus*, que na maioria dos táxons das

aves, é independente do processo pós-orbital. O formato do processo pós-orbital nos anhimídeos aqui estudados, além de fornecer grande área de origem para o *M. adductor mandibulae externus* e servir desta forma como uma alavanca desse músculo para auxiliar a elevação da mandíbula, ainda apresenta grande área para ligação do ligamento pós-orbital para auxiliar na prevenção da desarticulação ventral da mandíbula em relação ao crânio (Zweers, 1974). A análise dos crânios de anatídeos mostrou que seu processo pós-orbital não apresentou nenhuma aponeurose ossificada, porém tal processo se mostrou muito longo, a ponto de encontrar o processo orbital do lacrimal em alguns espécimes do gênero *Dendrocygna*; como corroborado por Raikow (1971) em seu estudo sobre Anatidae.

Na região orbital, a fossa ventromedial 1 se apresentou bastante ampla e profunda, tal fossa é o provável local de origem dos músculos *pterygoideus retractor* e *protactor pterygoidei et quadrati*. O primeiro com a função de auxiliar a depressão da maxila superior, ao puxar o sistema palato/pterigóide para trás; e pela elevação da mandíbula, através da contração desses músculos; e o segundo responsável por girar o quadrado para que este empurre o palato e a barra jugal para frente proporcionando a elevação da maxila superior (Buhler, 1981). O grande tamanho da fossa ventromedial 1 possibilita afirmar que ela abriga grandes músculos, que podem estar relacionados com uma maior potência na elevação e depressão da maxila superior. Por se tratar de um animal que se alimenta principalmente de itens vegetais, muitas vezes uma boa quantidade de força é importante para arrancar partes desse alimento, como é o caso de *C. torquata* que come as plantas do gênero *Brachiaria* em ambientes mais secos (Sick, 1997) e necessita de força para destacar seu alimento.

Nas aves a cinese craniana basicamente se limita a capacidade de mover a maxila superior em relação ao crânio. Tais movimentos ocorrem nas partes ósseas onde existem zonas de articulação, e estas são claramente reconhecidas na maxila superior como uma região constituída de ossos mais estreitos e flexíveis (Zusi, 1984). De acordo com Bock (1964) a pró-cinese é a forma mais comum e mais básica dentro das aves modernas, na qual a maxila superior pode se mover de maneira uniforme; além disso, nas aves pró-cinéticas a zona de articulação entre o crânio e a maxila superior ocorre na *zona flexoria craniofacialis* (Gussekloo & Bout, 2005). Na descrição das aves Anhimidae, não foi observado nenhuma região de articulação ao longo da maxila superior, exceto a observada na *zona flexoria craniofacialis*, proporcionando um movimento uniforme em relação ao crânio; portanto tais espécies foram diagnosticadas

como pró-cinéticas. Além disso, de acordo com Zweers (1974) a união entre a maxila superior e o osso frontal é constituída por duas porções, uma medial e uma lateral. A porção medial consiste de um osso plano e flexível que está inserida na maxila superior; tal união pode resistir a consideráveis pressões enquanto permite o movimento dessa região. A porção lateral dessa união é mais resistente e é formada pelo processo *dorsalis maxillaris*, o processo *frontalis* e o processo *ventralis frontalis* (processos estes que se encontram totalmente fusionados nos adultos de anhimídeos, não sendo possível a visualização individual dessas estruturas). Essa união não limita os movimentos da maxila superior quando ela abre, mas os movimentos ventrais da maxila superior são retidos devido ao proc. *dorsalis maxillaris* se inserir dentro da cavidade do proc. *rostralis frontalis* e do proc. *ventralis frontalis*, que é a continuação do osso frontal dentro da maxila.

Em seu estudo sobre cinese craniana das aves, Bock (1964) afirmou que a maior função do osso palatino na cinese craniana é transmitir força e direção dos movimentos dos músculos da mandíbula para a maxila superior sendo que o tamanho e o formato do palato estão aparentemente correlacionados com o desenvolvimento, a potência da maxila superior e com a força dos músculos. Zusi & Livezey (2006) ainda lembram que a disposição do palatino em relação à maxila superior está relacionada com a passagem respiratória, resultando na fossa coanal; e como o palatino está disposto ventralmente a desprotegida porção ventral da órbita, juntamente com o osso pterigóide ele pode proteger o olho durante a caça de presas, principalmente nas espécies forrageadoras aéreas (Cracraft, 1968; McLelland, 1979). Além disso, a fossa ventral e dorsal do palatino é local de origem dos músculos do sistema pterigóideo os quais ligam a região palatina às regiões laterocaudal, caudomedial e medial da mandíbula (Bock, 1964; Bulher, 1981). No presente trabalho, tanto a fossa dorsal quanto a ventral do palatino apresentaram-se rasa e ampla nas espécies da família Anhimidae, igualmente ao observado por Zusi & Livezey (2006) para Anseriformes. Entretanto, importância deve ser atribuída à fossa coanal do palatino, pois ela é mais profunda que as anteriores e possivelmente abriga um desenvolvido músculo do sistema pterigóide, que é responsável tanto pela depressão da maxila superior quanto pela elevação da mandíbula (Bulher, 1981); porém para saber qual é esse músculo, uma futura análise da musculatura que movimenta as maxilas deve ser feita. Já em relação ao seu tamanho, o osso palatino dos anhimídeos, não se mostrou amplo o suficiente para servir de proteção para os olhos como verificado nas aves Nyctibiidae (Costa & Donatelli, 2009).

O osso pterigóide possui um importante papel no aparato mandibular ao transmitir o movimento do osso quadrado ao palatino e vice-versa (Gennip, 1986). No presente estudo, o osso pterigóide dos anhimídeos se mostrou robusto; além disso, o processo palatino do pterigóide se mostrou relativamente longo. Em seu estudo sobre anatomia funcional de *Anas platyrhynchos* Zweers (1974) argumenta que a união estabelecida entre o processo pterigóideo do palatino e o processo palatino do pterigóide permite a transmissão de elevadas forças nas direções rostral e caudal, no entanto a mobilidade do pterigóide é retida em relação ao palatino. É interessante ressaltar, que dos táxons estudados, os que apresentaram tanto o processo pterigóide do palatino quanto o processo palatino do pterigóide mais longo foram os anseranatídeos e os anatídeos. Então de acordo com Zweers (1974), essa disposição provavelmente é responsável por garantir maior resistência à união entre o osso pterigóide e palatino, principalmente quando a ave mergulha a cabeça para buscar alimento, resistindo então à pressão exercida pela água na maxila superior e para transmitir as forças produzidas pelos músculos mandibulares e enviadas para o palatino. Por outro lado, os processos encontrados nessa região de articulação no crânio dos anhimídeos apresentaram um padrão intermediário entre as aves da família Cracidae, que possuem tais processos mais curtos, e as aves Anseranatidae/Anatidae que mostraram esse processo mais longo. Esse padrão pode estar relacionado aos diferentes ambientes que essas famílias utilizam, e as necessidades específicas de resistência de articulação entre o osso pterigóide e palatino, exigidas por cada ambiente. Os cracídeos utilizam um ambiente mais seco para se alimentar e possuem os processos pterigóideo do palatino e palatino do pterigóide mais curtos, e isso possivelmente está relacionado a uma menor pressão exercida na união desses dois processos. Já os anseranatídeos e anatídeos, que se alimentam em ambientes aquáticos como rios e lagos, por sua vez possuem esses processos mais longos para resistir à maior pressão exercida pela água. O que é observado nos anhimídeos, que preferencialmente habitam ambientes úmidos, mas também se alimentam em locais mais secos, é exatamente um tamanho intermediário para tais processos; e isso provavelmente se deve a uma menor pressão exercida nessa região do que àquela verificada para os outros Anseriformes.

Em Anhimidae o processo dorsal do pterigóide está disposto como uma grande placa oval que está situada rostralmente na porção dorsomedial do pterigóide; esse processo se apóia no processo basipterigóide (situado no rostro paraesfenóide, e com tamanho e formato semelhante ao processo dorsal do pterigóide) onde um pode deslizar

sobre o outro; e de acordo com Zweers (1974) essa união resiste a muita pressão sobre essa região e não somente está restrito a limitar os movimentos do osso pterigóide na cinese craniana como afirmado por Bock (1964). Portanto, provavelmente as aves Anhimidae possuem uma grande resistência às pressões de contato entre a caixa craniana e o osso pterigóide, devido ao grande desenvolvido do processo dorsal do pterigóide e processo basipterigóide que estão apoiados um sobre o outro.

O osso quadrado tem um importante papel na cinese craniana das aves, pois conecta alguns de seus mais importantes elementos, como a caixa craniana, a mandíbula, a barra jugal e o pterigóide, além de servir como local de origem e inserção de vários músculos (Gennip, 1986). Não obstante, a articulação entre a mandíbula e a caixa craniana é intermediada pelo quadrado, o qual tem fundamental papel na cinese craniana, já que origina a força que será transmitida pelo osso pterigóide e o palatino à maxila superior (Zusi, 1984). Nos anhimídeos estudados, os três processos do quadrado se mostraram desenvolvidos e robustos. O tubérculo 1 do processo orbital do quadrado é bem saliente e provavelmente serve como local de origem para o músculo *pseudotemporalis profundus*, como observado em Anatidae (Zweers, 1974), família proximamente relacionada filogeneticamente com os anhimídeos, e em outros grupos de aves (Burton, 1984; Marceliano *et. al.,* 2007b). Já no processo ótico do quadrado, o peculiar côndilo dorsal do quadrado se mostrou muito proeminente, sendo provável local de origem do músculo *adductor mandibulae externus caudalis*, como constatado em (Zweers, 1974; Donatelli, 1996; Marceliano *et. al*., 2007b). Esses músculos são responsáveis principalmente pela elevação da mandíbula e pela retração do palato (Zusi & Livezey, 2006), e longos processos tendem a abrigar músculos desenvolvidos.

O processo mandibular do quadrado é o mais amplo dos três processos e seu côndilo mais proeminente é o lateral. Tais resultados são corroborados por Bock (1960) que analisando algumas aves Anhimidae, observou que o côndilo lateral do processo mandibular do quadrado é o maior e o mais ventral desse processo. Porém encontramos resultados diferentes aos de Bock (1960), pois ele observou que o côndilo caudal do quadrado "pareceu estar ausente", e o medial "foi o menor"; enquanto nesse trabalho a presença do côndilo caudal do processo mandibular está muito clara e o menor dos quatro côndilos é o pterigóideo e não o medial. Zweers (1974) por outro lado, encontrou apenas dois côndilos para esse processo em *A. platyrhynchos*; porém ele também constatou que o côndilo lateral é o maior. Bock (1960) também percebeu que a disposição dos côndilos do quadrado das espécies da família Anhimidae fornece pouca

proteção para a mandíbula, embora ela possa ser suficiente para evitar a desarticulação da mandíbula. No presente trabalho o desenvolvimento dos côndilos do quadrado e a profundidade do sulco intercondilar juntamente com a profundidade das cótilas da fossa articular quadrática, parecem fornecer uma boa proteção para impedir as desarticulações da mandíbula quando essa ave se alimenta de material vegetal.

Merecem destaque as fossas medial e lateral da mandíbula. A primeira é maior e possivelmente é local de inserção do músculo *pseudotemporalis profundus,* como observado em alguns trabalhos na literatura utilizando outras ordens de aves (Burton, 1984; Marceliano *et. al.,* 2007b). Já a segunda é um pouco menor e é provável local de inserção do músculo *adductor mandibulae externus rostralis lateralis* como verificado por Zweers (1974), o qual nomeou esse músculo como "*M. adductor mandibulae externus pars rostromedialis*". Esses músculos são responsáveis principalmente pela elevação da mandíbula e também pela depressão da maxila superior como é o caso do *M. pseudotemporalis profundus* (Buhler, 1981), e principalmente devido ao grande tamanho da fossa medial da mandíbula, essas aves devem apresentar grande potência na elevação da mandíbula; sendo importante principalmente para agarrar os alimentos vegetais.

Nos anhimídeos, a fossa articular quadrática se apresentou ampla e profunda, sendo que a cótila medial se mostrou mais profunda do que a lateral. Essa disposição da fossa articular de acordo com Bock (1960) pode conferir maior resistência a desarticulações da mandíbula, pois juntamente com os côndilos do processo mandibular do quadrado, que se apresentaram proeminentes, o encaixe entre essas duas regiões confere maior segurança para os movimentos da mandíbula, evitando possíveis desarticulações dessa região quando a ave está se alimentando.

Em todas as aves a função do processo medial da mandíbula é fornecer maior área de ligação para o músculo depressor da mandíbula e do sistema pterigóideo. Além disso, o comprimento e a forma do processo medial da mandíbula estão grandemente correlacionados com a força desses músculos (Bock, 1960). A análise dos táxons estudados mostrou que o processo medial da mandíbula dos anhimídeos é tão comprido e largo quanto àquele dos cracídeos, porém é mais largo quando comparado com Anseranatidae e Anatidae. Essa disposição fornece maior área de inserção para os músculos da mandíbula acima citados, quando comparado com as anseranas e os patos, e tendo como consequência maior força para abaixar a maxila superior e elevar a mandíbula através da contração desses músculos (Buhler, 1981).

Os anhimídeos apresentaram um longo e alto processo retroarticular da mandíbula, com uma pequena fossa lateral 1. Bock (1964) afirma que o tamanho e a forma do processo retroarticular da mandíbula está relacionado com o desenvolvimento do *M. depressor mandibulae*, porém, seu longo tamanho não necessariamente significa que a mandíbula se abaixa com maior potência, pois a força de um grande músculo depressor mandibular pode ser utilizada principalmente para elevar a maxila superior. Além disso, o processo retroarticular da mandíbula talvez sirva de apoio para a mandíbula para fornecer maior firmeza na articulação crânio-quadrado-mandíbula (Bock, 1960). Em Anhimidae parece que a principal função desse processo deva ser servir de local de inserção para o músculo *depressor mandibulae*, pois além de ser alto, tal processo é bastante estreito e possui grandes áreas para inserção muscular, como é o caso da fossa lateral 1. Tanto o processo medial da mandíbula quanto o processo retroarticular da mandíbula apresentaram um grande desenvolvimento, o que reflete em uma maior potência dos músculos que se inserem nesse processo, e consequentemente maior força para essas aves cortarem o material vegetal que elas se alimentam.

VII – CONCLUSÕES

Ao todo foram identificadas 23 diferenças interespecíficas encontradas no crânio dos membros da família Anhimidae, sendo que a maioria delas diferencia o gênero *Chauna de Anhima*, como é o caso da depressão rostral e a projeção 1 que só foram encontradas em *Anhima* e a fossa temporal que somente foi observada em *Chauna*; A fossa subtemporal e a projeção paraesfenóide são duas das poucas estruturas que diferenciam *C. chavaria* de *C. torquata*.

Foram listados 19 estados de caracteres exclusivos da família Anhimidae quando comparada com espécies das famílias Cracidae, Anseranatidae e Anatidae, como verificados no item C dos resultados e no item A da discussão. Dentre as características que mais identificam os anhimídeos estão o processo pós-orbital; a aponeurose ossificada do músculo adutor externo; o processo jugal; a fossa coanal do palatino; o processo ótico do quadrado; a fossa medial da mandíbula; e o processo retroarticular da mandíbula.

A maioria dos caracteres cranianos analisados mostrou maior semelhança entre os anhimídeos e os demais Anseriformes, que quando comparados com os Galiformes, justificando sua posição dentro dos Anseriformes. No entanto, muitos caracteres das aves Anhimidae apresentaram semelhanças com os dos Galiformes, explicando o porquê da posição basal dessa família dentro de sua ordem. Deve ressaltar que estudos filogenéticos desse grupo utilizando maior quantidade de táxons e caracteres são necessários para corroborar tais afirmações.

No estudo da osteologia craniana dos anhimídeos, a região esquamosal apresentou um desenvolvido processo pós-orbital compensando o baixo desenvolvimento de suas fossas e a ausência do processo esquamosal. O osso pterigóide, o quadrado e o rostro paraesfenóide tiveram amplos processos. E a região que mais se apresentou desenvolvida foi a mandíbula, com suas amplas fossas e seus longos processos. O grande desenvolvimento dessas estruturas se mostra necessário para prevenir desarticulações, resistir a pressões e ancorar grandes músculos que possibilitam as aves Anhimidae cortarem os itens vegetais da qual se alimentam.

O estudo da anatomia craniana nessas aves mostrou ser uma ferramenta útil para entender alguns aspectos funcionais, principalmente relacionados à sua alimentação; e para diferenciar as espécies. Ainda tal trabalho será importante para futuras análises filogenéticas.

VIII – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BAUMEL, J.J.; KING, A.S.; LUCAS, A.M.; BREAZILE, E.H.; EVANS, E.; BERGE, J.C.V. (Eds.) Handbook of avian anatomy: *Nomina Anatômica Avium*. 2^{n} Ed. *Cambridge: Nuttall Ornithological Club*. (Publication n.23). (1993).

BEDDARD, F.E. On some points in the anatomy of *Chauna chavaria*. *Proceedings of the Zoological Society of London*. Pag.178-181. (1886).

BEDDARD, F.E. On the anatomy of *Palamedea cornuta. Proceedings of the Zoological Society of London. Pag.* 536- 557. (1894).

BOCK, W.J. (1960) Secondary articulation of avian mandibulae. *Auk*, Washington, v. 77, n. 1, p. 19-55.

BOCK, W. J. Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology*, 114: 1-42. (1964).

BOCK, W.J.; SHEAR, C.H.R. A Staining Method for Gross Dissection of Vertebrate Muscles. *Anatomischer Anzeiger*, 130: 222- 227. (1972).

BOURDON, E. Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). Naturwissenschaften 92: 586–591. (2005).

BULHER, P.L. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. *In:* A.S.E.King e J. Melellaneds. *Form and function in birds.* p. 439-465. (1981).

BURTON, P.J.K. Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciformes and Piciformes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.* 47(6): 331-443. (1984).

CARBONERAS, C. Order Anseriformes; In:J. Del Hoyo, A. Elliott & Sargatal (eds.) Handbook of birds of the world, vol 1; *Lynx Edicions*, pp. 528-535. (1992).

CBRO (Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos). Lias das aves do Brasil. 10ª edição. Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos, São Paulo. (2011).

COSTA, T.V.V.; DONATELLI, R.J. Osteologia craniana de Nyctibiidae (Aves, Caprimulgiformes). *Papéis avulsos de Zoologia*. Vol. 49(21): 257-275. (2009).

CRACRAFT, J. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. Amer. Midi. Naturalist, 80: 316-359. (1968).

DONATELLI, R.J. Cranial osteology and myology of the jaw apparatus in the Galbulidea (Aves, Piciformes). *Arq. Zool*. 32:1-32. (1992).

DONATELLI, R.J. The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotopical Woodpeckers (Ave: Piciformes). *Arq. Zool.* 33: 1-70. (1996).

DONATELLI, R.J.; MARCELIANO, M.L.V. Osteologia e miologia cranianas de *Megaxenops parnaguae* (Furnariidae: Philydorinae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, Belém, v.2, n.1, p. 183-215. (2007).

DZERZHINSKY, R.YA. Evidence for the common ancestry of Galliformes and Anseriformes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 325-336. (1995).

ELZANOWSKI, A. Ontogeny and evolution of the ratites. In: H. Ouellet (ed.), Acta XIX Congressus Internationąlis ornithologici, 2037-2046, University of ottawa Press, Ottawa. (1988).

EO, S.H; BININDA-EDMONDS; O.R.P; CARROL, J.P. A phylogenetic supertree of the fowls (Galloanserae, Aves). *Zoologica Scripta*, 38, 5, pp 465-481. (2009).

FOWLER, M.E.; CUBAS, Z.S. Biology, medicine, and surgery of south american wild animals. *Lowa State University Press*. (2001).

FRIANT, M. La position systemátique des Anhimae group aviaire sud-américain. *Comptes Rendus de l' Academie des Sciences* 224: 592-593. (1947).

FURBRINGER, M. Untersuchungen zur Morphologie and Systematic der Vogel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stutz – and Bewegungsorgane. *Amsterdam: T. J. Van Holkema*. (1888).

GARROD, A.H. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification, part 1. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 626-644. (1873).

GARROD, A.H. On certain muscles of the thigh of birds and on their value in classification, part 2. *Proceedings of the Zoological Society of London:* 111-123. (1874).

GARROD, A.H. On the anatomy of *Chauna derbiana*, and on the systematic position of the screamers (Palamedeidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*: 189-200. (1876).

GASC, J. P.; LECURO, S.R.; SABAN, R. Recherchers fonctionelles en anatomie. *Quest. Medical* 23:2489-2500. (1973).

GENNIP, E. M. S. J. van. The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus on the pigeon (Patagioenas livia L.). Neth. J. Zool., Wageningen, v. 36, n. 1, p. 1-46. (1986).

GLENNY, F.H. Modification of pattern in the aortic arch system of birds and their phylogenetic significance. *Proceeding of the United States National Museum* 104**:** 525-621. (1955).

GUSSEKLOO, S.W.S.; BOUT, R.G. Cranial kinesis in palaeognathous birds. The Journal of Experimental Biology 208, 3409-3419. (2005).

HAGEY, L.R.; SCHTEINGART, C.D.; TON-NU, H.T.; ROSSI, S.S.; ODELL, D.; HOFMANN, A.F. Beta-phocacholic acid in bile; biochemical evidence that the flamingo is related to an ancient goose. *Condor* 92: 593-597. (1990).

HLDEBRAND, M., GOSLOW, G. Análise da estrutura dos Vertebrados. *Atheneu Editora São Paulo Ltda*. (2006).

HOFLING, E.; GASC, J.P. Biomécanique Du crane et Du bec chez *Ramphastos* (Aves: Ramphastidae). *Genenbaurs Morph. Jahrb.* 130:125-147. (1984).

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. *Proceedings of the Zoological Society of London* : 415-472. (1867).

JOLLIE, M. The skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *J. Morphol*., New York, v. 100, n. 4, p. 389-436. (1957).

KORZUN, L. P.; ERARD, C.; GASC, J. P.; DZERZHINSKY, F. J. Biomechanical features of the bill and and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing. *Ostrich - Journal of African Ornithology.* V. 74, nº 1-2, 1, pp. 48-57(10). (2003).

LIVEZEY, B.C. A phylogenetic analyses of Recent anseriform genera using morphological characters. *Auk* 105**:** 681-698. (1986).

LIVEZEY, B.C. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, - the fossil *Presbyornis*, and interordinal relationships of waterfowl. *Zoolofical Journal of the Linnean Society.* 121: 361- 428. (1997).

LIVEZEY, B.C.; ZUSI, R.L. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology*, 51 (2): 179-205. (2001).

LIVEZEY, B.C.; ZUSI, R.L. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. Methods and characters. *Bull Carnegie Mus. Nat. Hist.* 37:1–544. (2006).

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

MANZANARES, M.A. Adaptaciones musculares relacionadas a áreas corporales que participan activamente em El vuelo de *Anhima cornuta* (Aves: Anseriformes, Anhimidae). *Rev. Peru. Biol*. 14(1): 145-150. (2007).

MARCELIANO, M.L.V.; POSSO, S.R.; DONATELLI, R.J. Osteologia craniana de *Penelope superciliaris* Temminck, 1815 (Galiformes: Cracidae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi*. Ciências Naturais, Belém, v.2, n.1, p. 55-67. (2007a).

MARCELIANO, M.L.V.; DONATELLI, R.J.; POSSO, S.R. Osteologia e miologia cranianas de *Eurypyga helias* (Pallas, 1781) (Gruiformes: Eurypygidae) comparada com outros Gruiformes. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi*. Ciências Naturais, Belém, v.2, n.1, p. 69-86. (2007b).

MAYR, E.; AMADON, D. A classification of recent birds. *American Museum Novitales* 1496: 1-42. (1951).

MAYR, G.; CLARKE, J. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19: 527–553. (2003).

MCDOWELL, S. Homology mapping of the primitive archosaurian reptile palate on the palate of birds. Evolutionary Theory 4: 81-94. (1978).

MCLELLAND, J. Digestive system. In Form and Function in Birds, 1: 69–181. (A.S. King and J. McLelland, eds.). *Academic Press*, London, United Kingdom. (1979).

NITZSCH, C. L. System der Pterylographie. *Halle: Eduard Anton*. (1840).

OLSON, S.L.; FEDUCCIA, A. *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae). *Smithsonian Contrib. Zool*. 323:1-24. (1980).

PARKER, W.K. On the systematic position of the crested screamer (*Palamedea chavaria*). *Proceedings of the Zoological Society of London*: 511-518. (1863).

PASCOTTO, M.C.; HOFLING, E.; DONATELLI, R.J. Osteologia craniana de Coraciformes (Aves). *Revista Brasileira de Zoologia* 23 (3): 841-864. (2006).

PEREIRA, S.L.; BAKER, A.J. Waterfowl and gamefowl (Galloanserae). Pp 415-418. *The Timetree of Life* S. B. Hedges and S. Kumar, Eds. (2009).

DE PINNA, M.G.G.; Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394. (1991).

POSSO, S.R.; DONATELLI, R.J. Skull and mandible formation in the cuckoo (Aves: Cuculidae): contribution to the nomenclature in avian osteology and systematics. *Eur. J. Morphol.,* vol. 4-5, p. 163-172. (2005).

POSSO, S.R. & DONATELLI, R.J. Osteologia craniana e considerações sistemáticas em Coccyzinae (Cuculidae). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Naturais, Belém*, v. 2, n. 1, p. 87-116. (2007).

RAIKOW, R.J. The osteology and taxonomic position of the White-backed Duck, Thalassornis leuconotus. Wilson Bull. 83: 270-277. (1971).

RAIKOW, R.J. Old birds and new ideas: perspectives and controversy in paleornithology. *Wilson Bulletin* 93: 407-412. (1981).

RICHARDS, L.P. e BOCK, W.J. (1973) Functional anatomy and adaptative evolution of the feeding apparatus in the Sawaiian honeycreeper genus *Loxops* (Drepanidae). *Ornithol. Monogr.* 15:1-73.

RUMBOLL, M. A. E. Espolones metacarpales del Chajá (*Chauna torquata*). *Hornero* 11: 316-317. (1975).

SHUFELDT, R.W. On the osteology and systematic position of the screamers (*Palamedea: Chauna*). *American Naturalist* 35: 455-461. (1901).

SHUFELDT, R.W. An arrangement of the families and the higher groups of birds. *American Naturalis* 38: 833-857. (1904).

SHUFELDT, R. W. Osteology of birds. *N. Y. State Mus. Bull*. n. 130, p. 1-381, (1909).

SIBLEY, C.G.; AHLQUIST, J.E. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Bull*. 39: 1-276. (1972).

SIBLEY, C.G.; AHLQUIST, J.E. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. *New- Haven: Yale University Press*. (1990).

SICK, H. Ornitologia Brasileira. *Rio de Janeiro: Nova fronteira.* (1997).

SORENSON, M.D.; O'NEAL, E.; GARCIA-MORENO, J.; MINDELL, D.P. More taxa, more characters: the hoatzin problem is still unresolved. *Molecular Biology and Evolution* 20: 1484-1499. (2003).

SUNDEVALL, C. J. Methodi naturalis avium disponendarum tentamen / Försök till Fogelklassens naturenliga Uppställning. *Samson & Wallin*, Stockholm. (1872).

VERHEYEN, R. Bijdrage tot de osteologie em de systematiek der Anseriformes, *Gerfaut* 43: 373-456. (1953).

VERHEYEN, R. La systemátique des Ansériformes basée sur l'osteólogie comparée. *Bulletin de Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 31**:** (35): 1-18, (36): 1-16, (37):1-22 (38): 1-16. (1955).

WEBER, E. Zur Evolution basicranialer Gelenke bei Vögeln, insbesondere bei Hühner- und Entenvögeln (Galloanseres). Zeithschrift für Zoologische Systematiks und Evolutionforschung, 31:300–317. (1993).

WITMER, L. M. The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossilis. In: J. Thomason, ed. Functional Morphology in Vertebrate Paleonthology. Pp. 19-33. *Cambridge University Press*. (1995).

ZUSI, R.L. The role of the depressor mandibulae muscle in kinesis of the avian skill. *Proceedings of the United States National Museum*, 123: 1-28. (1967).

ZUSI, R.L. A functional and evolutionary analysis of the Rhynchokinesis in birds. *Smithsonian contributions to zoology*. nº 395. (1984).

ZUSI, R.L. Patterns of diversity in the avian skull. p. 391- 437. *In*: A. S. KING & J. MCLELLAND (Eds). Form and Function in Birds. *London, Academic Press*, vol. 1, 566p. (1993).

ZUSI, R.L.; BENTS, G.D. Myoloy of the Purple-throated Carib (*Eulampis jugularis)* and other Hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Smithsonian contributions to zoology; nº* 385. (1984).

ZUSI, R.L.; LIVEZEY, B.C. Homology and phylogenetic implications of some enigmatic cranial features in galliform and anseriform birds. *Ann. Carnegian Mus*. 69, 157-193. (2000).

ZUSI, R.L; LIVEZEY, B.C. Variation in the os palatinum and its structural relation to the palatinum osseum of birds (Aves). *Annals of Carnegie Museum.*Vol.75, 137-180. (2006).

ZWEERS, G.A., Structure, movement and myography of the feeding apparatus of the mallard Ž *Anas platyrhynchos* L. Neth. J. Zool. 24, 323-467. (1974).

IX - APÊNDICE

A – QUADRO SINÓTICO DAS ESTRUTURAS CRANIANAS

Tabela 1 – Quadro sinótico das estruturas ósseas das regiões craniana e orbital.

	A. cujubi bi	*C. fasciol atus*	*O. motm ot*	*P. pileat a*	*A. cornut a*	*C. chava ria*	*C. torqua ta*	*A. semipal mata*	*C. mosch ata*	*A. brasilie nsis*	*D. bicolo r*	*D. viduata*
Aponeurose ossificada do músculo adutor externo	De	De	De	De	Dp	Dp	Dp	-	-	-	-	-
Abertura occipital 1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2	2	2
Zona flexoria craniofacialis	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Sutura lacrimofrontal	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1
Depressão medial	R/E	R/E	R/E	R/E	-	-	R/E	-	R/E	R/E	R/E	R/E
Depressão rostral	R/M	R/M	R/M	R/M	R/M	-	-	-	R/M	R/M	R/M	R/M
Depressão do rostro paraesfenóide 1	R/E	R/E	R/E	R/E	R/M	R/M	R/M	R/M	P/M	P/M	P/M	P/M
Depressão caudal 1	-	R/M	-	R/M	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E
Crista subtemporal dorsal	0	0	-	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Crista subtemporal ventral	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2
Crista temporal superior	2	2	1	2	-	0	1	-	1	0	0	2
Crista temporal 2	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Crista nucal sagital	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Crista nucal transversa	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1
Cristal dorsal do lateroesfenóide	0	1	0	1	2	?	2	2	1	1	1	1
Elevação óssea 1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Forâmen óptico	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Forâmen orbitonasal medial	2	2	2	2	1	1	1	1	2	2	2	2
Forâmen da veia occipital externa	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
Forâmen lateral do rostro	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1
Fossa subtemporal	R/E	R/E	R/E	R/E	R/A	R/A	R/A	R/A	P/M	P/M	P/M	P/M
Fossa temporal	R/M	P/M	P/M	R/M	-	R/M;	R/M;	-	R/M	R/M	P/A	P/A
Fossa temporal 2	R/A	R/A	R/M	R/M	-	-	-	-	-	-	-	-
Fossa subcondilar	P/M	R/M	R/M	P/M	P/A	R/M	R/M	P/A	P/A	P/A	P/A	P/A
Fossa ventromedial 1	R/E	R/E	R/E	R/E	P/M	?	P/M	R/A	R/A	R/A	R/A	R/A
Fossa lateroesfenoidal 1	-	-	-	-	P/A	?	P/A	R/A	R/M	R/M	R/M	R/M
Fossa parabasal	R/M	P/A	R/M	R/M	P/A	P/A	P/A	P/A	P/A	P/A	P/A	P/A
Fontículo orbitocranial	2; Er	2; Er	2; Er	2; Er	-	-	-	-	1	1	1	0
Fontículo interorbital	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Processo orbital do lacrimal	C>L; 2; Zp	C>L; 2; Zp	C>L; 2; Zp	C>L; 2; Zp	C>L; 1	C>L; 1	C>L; 1	C>L; 1	C<L; 2; Ec	C<L; 2; Ec	C>L; 2; Ec	C>L; 2; Ec
Processo supra-orbital	C>L; 2; Ar	C>L; 2; Ag	C>L; 2; Ag	C>L; 2; Ar	C>L; 0; Ar	C>L; 0; La	C>L; 0; La	C>L; 1; Ai	C>L; 1; Ai	C>L; 1; Ai	C>L; 1; Ai	C>L; 1; Ai
Processo pós-orbital	C>L; 0	C>L; 1	C>L; 0	C>L; 0	C>L; 1	C>L; 1	C>L; 1	C>L; 2	C>L; 2	C>L; 2	C>L; 2	C>L; 2
Processo suprameático	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L	Ag; C>L
Processo paraoccipital	Ar	Ar;	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar
Processo basipterigóide	Sp; 1; Dd	Sp; 2; Dd	Sp; 1; Dd	Sp; 1; Dd	Sp; 1	Sp; 1	Sp; 1	Sp; 2	Sp; 2	Sp; 2	Sp; 2	Sp; 2
Processo lateral paraesfenóidal	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar	Ar
Projeção paraesfenóidal	Ag	Ag	Ag	Ag	Ar	Ar	Ar	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag
Projeção 1	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
Projeção ventral do ectetmóide	-	C>L; 0	C>L; 0	C>L; 0	C>L; 1	C>L; 0	C>L; 0	-	-	-	-	-
Projeção orbital 1	-	-	-	-	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag
Projeção óssea L	Ag	-	Ag	Ag	Ag	?	Ag	Ag	Ag	Ag	Ag	-
Projeção rostral	-	-	-	-	Ag; 0	Ag; 1	Ag; 0	-	-	-	Ag; 0	Ag; 0
Abertura da veia carótida	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1
Abertura do nervo oftálmico externo	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Canal do nervo hipoglosso	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Forâmen do nervo vago	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sulco rostral	0	0	0	0	2	2	2	1	1	1	1	1
Sulco do nervo olfatório	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1
Tubérculos basais lateral (TbL) e medial (TbM)	TbL= TbM	TbL> TbM	-	TbL= TbM	TbL> TbM	TbL> TbM	TbL> TbM	TbL>TbM; Er	TbL> TbM; Er	TbL>TbM	TbL> TbM	TbL>TbM
Côndilo occipital	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1
Incisura mediana	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	1
Proeminência cerebelar	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx	Cx

Legenda: (-): ausente; **(?)**: não observado; **(>)**: maior; **(<)**: menor; **(=)**: semelhante; **0**: reduzido ou pouco desenvolvido; **1**: moderadamente desenvolvido; **2**: bem desenvolvido ou bem conspícuo; **C/L**: comprimento/largura; **P/M:** profunda e moderadamente ampla; **P/A**: profunda e ampla; **R/M**: rasa e mderadamente ampla; **R/E**: rasa e estreita; **R/A:** rasa e ampla; **Cx**: superfície convexa; **Sp:** oval com a superfície achatada; **Ar:** ápice arredondado; **Ag**: ápice agudo; **Ai:** ápice irregular; **La**: projetado lateralmente e arredondado; **Er:** expandido rostralmente; **Ec**: expandido caudalmente; **De**: derivado do proc. esquamosal; **Dp**: derivado do proc. pós-orbital; **Dd**: disposto diagonalmente; **Zp**: porção medial do processo orbital do lacrimal, projetada medialmente.

Tabela 2 – Quadro sinótico das estruturas ósseas da maxila superior, palato, arco jugal, quadrado e mandíbula.

	A. cujubibi	*C. fasciolatus*	*O. motmot*	*P. pileata*	*A. cornuta*	*C. chavaria*	*C. torquata*	*A. semipalmata*	*C. moschata*	*A. brasiliensis*	*D. bicolor*	*D. viduata*
Abertura nasal	Oa	Ao	Ao	Oa	Oa	Oa	Oa	Or	Or	Or	Or	Or
Ângulo caudolateral	Pp	Pp	Pp	Pp	Rp	Rp	Rp	Rp	Mp	Mp	Mp	Mp
Maxila superior	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Cd; Xd	Cd; Xd	Cd; Xd	Cd; Xd	Cd; Xd
Lamelas filtradoras	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	1
Barra dorsal do nasal	2	2	2	2	2	2	2	1; Ib	1; Ib	1; Ib	1; Ib	1; Ib
Barra lateral do nasal	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2
Crista lateral (CL) e ventral (CV) do palatino	-	-	-	-	2	1	1	1	2	2	2	2
Côndilo quadradojugal	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Côndilo dorsal do quadrado	0	0	0	0	2	2	2	-	1	0	0	0
Fossa dorsal do palatino	R/M	R/M	R/M	R/M	R/A	R/A	R/A	R/M	R/M	R/M	R/M	R/M
Fossa coanal do palatino	R/A	R/A	R/A	R/A	P/M	P/M	P/M	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E
Fossa ventral do palatino	R/E	R/E	R/E	R/E	R/A	R/A	R/A	R/M	P/M	R/M	R/M	R/M
Processo dorsal do jugal	-	-	-	-	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1
Processo dorsal do pterigóide	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1
Processo palatino do pterigóide	Pp	Mp	Pp	Pp	Pp	Pp	Pp	Mp	Mp	Mp	Mp	Mp
Processo jugal	2; Ag	2; Ag	2; Ag	2; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	2; Ag	2; Ag	2; Ag	2; Ag	2; Ag
Côndilos do Proc. mandibular do quadrado	Cl=Cm>Cc>Cp	Cl>Cm>Cc>Cp	Cl=Cm>Cc>Cp	Cl>Cm>Cc>Cp	Cl>Cm>Cc>Cp	Cl>Cm>Cc>Cp	Cl>Cm>Cc>Cp	Cc>Cl>Cm>Cp	Cc>Cl>Cm>Cp	Cc>Cl>Cm>Cp	Cc>Cl>Cm>Cp	Cc>Cl>Cm>Cp
Processo orbital do quadrado	2; Ar	2; Ar	2; Ar	2; Ar	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag
Processo ótico do quadrado	C>L	C>L	C>L	C>L	C<L	C<L	C<L	C<L	C>L	C>L	C<L	C<L
Processo maxilar do jugal	Estreito	Estreito	Estreito	Estreito	L+	L+	L+	Lr	Lr	Lr	Lr	Lr
Processo maxilar do palatino	Lr	L+	Lr	Lr	Lr	Lr	Lr	L+	L+	L+	L+	L+
Processo maxilopalatino	Ag; 2	Ag; 2	Ag; 2	Ag; 2	Ag; 1	Ag; 1	Ag; 1	Ar; 0	Ar; 0	Ar; 0	Ar; 0	Ar; 0
Processo	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 2	Ab; 1	Ab; 1	Ab; 1	Ab; 1

pterigoideo do palatino												
Projeção maxilopalatino	-	-	-	-	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	1; Ag	-	1; Ag	1; Ag
Tubérculo 1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2
Vômer	Longo	Longo	Longo	?	Longo	Curto	Curto	Longo	Longo	Longo	Longo	Longo
Ângulo mandibular	Pp	Pp	Pp	Pp	Pp	Pp	Pp	Mp	Mp	Mp	Mp	Mp
Porção rostral da mandíbula (sinfisial)	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Cv	Xd	Xd	Xd	Xd	Xd
Cótila lateral (CoL) e medial (CoM)	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2
Crista dorsolateral externa	1	1	0	0	2	2	2	2	0	1	0	0
Crista ventrolateral externa	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1
Crista dorsomedial	0	0	0	0	2	2	2	0	0	0	1	1
Fossa lateral 1	-	-	-	-	R/M	R/M	R/M	R/E	R/E	R/E	R/E	R/E
Fossa lateral da mandíbula	R/M	R/A	R/M	R/M	R/M	R/M	R/M	P/A	R/E	R/E	R/E	R/E
Fossa caudal da mandíbula	R/M	P/E	R/M	R/M	R/A	R/A	R/A	R/M	-	-	-	-
Fossa medial da mandíbula	R/E	R/M	R/E	R/E	R/A	R/A	R/A	R/M	R/M	R/M	R/M	R/M
Processo lateral da mandíbula	Ar;0	Ar; 0	Ar; 0	Ar; 0	Ar; 1	Ar; 1	Ar; 1	Ai; 0	Ar; 0	Ai; 0	Ai; 0	Ai; 0
Processo medial da mandíbula	Largo	Largo	Largo	Largo	Largo	Largo	Largo	Estreito	Estreito	Estreito	Estreito	Estreito
Processo retroarticular	1	1	1	1	2 , Alto	2 , Alto	2 , Alto	2	2	2	2	2
Processos coronóides 1(PrC1) e 2 (PrC2)	PrC1; 2	PrC1; 2	PrC1; 1	PrC1; 2	PrC1> PrC2; 2	PrC1< PrC2; 2	PrC1< PrC2; 2	0	PrC1> PrC2; 1	PrC1> PrC2; 1	PrC1>PrC2; 1	0
Tubérculo intercotilar	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1

Legenda: (-): ausente; **(?)**: não observado; **(>)**: maior; **(<)**: menor; **(=):** semelhante; **0**: reduzido ou pouco desenvolvido; **1**: moderadamente desenvolvido; **2**: bem desenvolvido ou bem conspícuo; **C/L**: comprimento/largura; **P/A**: profunda e ampla; **P/E:** profunda e estreita; **R/E**: rasa e estreita; **R/M**: rasa e moderadamente ampla; **R/A:** rasa e ampla; **Cx**: superfície convexa; **Sp:** oval com superfície achatada; **Ar:** ápice arredondado; **Ag**: ápice agudo; **Ab:** ápice bifurcado; **Ai:** ápice irregular; **Lr:** achatado rostralmente; **L+:** semelhante a Lr, porém mais largo; **Cd:** com a porção rostral curvada dorsalmente; **Cv**: com a porção rostral curvada ventralmente; **Xd**: achatada dorsoventralmente; **Oa**: oval e ampla; **Or**: oval e reduzida; **Is**: separada das barras dorsal e lateral do nasal; **Ib**: barra nasal sobrepõe a porção rostral da região frontal; **Pp:** pouco pronunciado; **Rp**: razoavelmente pronunciado; **Mp**: muito pronunciado; **Cc**: côndilo caudal do proc. mandibular; **Cl**: côndilo lateral do proc. mandibular; **Cm**: côndilo medial do proc. mandibular; **Cp:** côndilo pterigoideo do proc. mandibular.