Osteologia e miologia cranianas de *Momotus momota* (Coraciiformes: Momotidae)

Otávio Aparecido Flausino Jr.1, Reginaldo José Donatelli2 e Marcia Cristina Pascotto3

¹Depto. de Ciências Biológicas, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Cep 14040-901.

²Depto. de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências, UNESP, Bauru, Caixa Postal 473, Cep 17001-970. E-mail: rjdonat@techno.com.br.

³Pós-graduação em Ciências Biológicas, Depto. Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, Cep 18610-000. E-mail: mcpascot@hotmail.com.

Recebido em 20 de maio de 1999; aceito em 6 de setembro de 1999

ABSTRACT. Jaw apparatus of *Momotus momota* (Coraciiformes: Momotidae). The motmots are Neotropical forest Coraciiformes birds that spread southward from Central America, with *Momotus momota* the best known brazilian motmot. The jaw apparatus of *Momotus momota* was studied and compared with those described in the literature for several species, mainly from the order Coraciiformes and Piciformes. The cranial osteological outstanding characteristics are: the postorbital process is one of the longest among the Coraciiformes; the lateral condyle of the quadrate is laterorostrally disposed; the palatal region is unusual among other Coraciiformes. Considering the jaw musculature the muscles from the adductor mandibular system and the *M. pterygoideus ventralis* are the most developed ones. Moreover, there are some cranial muscle similarities with the Todidae and Alcedinidae and, in certain respects, with the Galbulidae.

KEY-WORDS: Coraciiformes, Momotidae, Momotus, jaw apparatus.

RESUMO. Os Momotidae são Coraciiformes Neotropicais que se irradiam a partir da América Central sendo Momotus momota o seu representante de maior dispersão geográfica. A osteologia e a miologia cranianas de Momotus momota foram estudadas e comparadas com outras espécies de Coraciiformes e Piciformes. As características da osteologia craniana dessa espécie que merecem destaque são: o processo pós-orbital apresenta-se como um dos mais compridos dentre os Coraciiformes; o côndilo lateral do quadrado encontra-se dirigido laterorostralmente ao invés de lateralmente; a região do palato mostrou-se significantemente distinta dos demais Coraciiformes. Dentre os músculos que movimentam as maxilas destaca-se o grande desenvolvimento dos músculos do sistema adutor mandibular e do M. pterygoideus ventralis. Mais ainda, foram observadas similaridades estruturais entre os componentes musculares de Momotus momota com representantes dos Todidae, dos Alcedinidae e, de certa forma, também com os Galbulidae.

PALAVRAS-CHAVE: Coraciiformes, Momotidae, Momotus, osteologia, miologia, anatomia craniana.

Momotus momota (Coraciiformes, Momotidae) (Linnaeus, 1766) é a maior representante da família Momotidae na América do Sul podendo ser encontrada a partir do norte da Venezuela até o Pará, áreas florestadas do Nordeste brasileiro para o sul até oeste de São Paulo; habita ainda toda a costa dos Andes nas zonas subtropicais da Colômbia, Equador e Peru. A subespécie M. m. argenticinctus é isolada de todos os outros representantes do gênero pelos Andes, pois habita uma pequena faixa litorânea do Pacífico no Equador (Chapman 1923, Schauensee 1982).

Skutch (1964) registrou para *M. momota* grande plasticidade quanto à ocupação de diferentes nichos, podendo ser encontrada tanto nas altas montanhas da América Central como nos cerradões do Brasil ou nas matas úmidas equatoriais. Sick (1997) registrou que os momotídeos, de um modo geral, são encontrados em matas primárias ou secundárias, matas ciliares secas e abertas, periferia de matas tipicamente úmidas, assim como plantações de café e desfiladeiros florestados.

São raros os trabalhos sobre a anatomia descritiva das

espécies de Momotidae. Em sua maioria, os trabalhos que tratam da morfologia estão relacionados com a sistemática e filogenia da família, considerando apenas alguns aspectos de sua anatomia (Murie 1872, Garrod 1878, Gardner 1925, Verheyen 1955, Sibley e Ahlquist 1972, 1986, Feduccia 1977, Burton 1984, Forshaw 1987). A maioria dos trabalhos sobre *M. momota* tratam principalmente de sua biologia comportamental e distribuição (Chapman 1923, Skutch 1964, Raitt e Orejuela 1976, Larcombe 1991, Lindholm 1991). Em seu trabalho sobre a osteologia e miologia cranianas de Galbulidae, Donatelli (1992) apresenta um breve histórico dos trabalhos mais recentes sobre a cinética e anatomia craniana de Aves.

O estudo da anatomia das Aves é de grande importância sob vários aspectos porque possibilita uma maior compreensão dos mecanismos relacionados à vida desses animais, tais como o vôo e a alimentação. Entretanto, para que possamos compreendê-los, é necessário abordar aspectos tanto da anatomia descritiva quanto da funcional (Gasc *et al.* 1973). Desta forma, se voltarmos nosso estudo para a apreensão do alimento pelo bico, podemos, através de uma

análise da musculatura que movimenta as maxilas, observar os seus possíveis movimentos (Donatelli 1992).

O presente trabalho tem por objetivos a descrição da anatomia osteológica craniana e da musculatura que movimenta as maxilas de *M. momota*, considerando-se a seguinte questão: Como está organizada a osteologia craniana e a musculatura que movimenta as maxilas em *M. momota*?

MATERIAL E MÉTODOS

Momotus momota foi utilizada como representante da família para o presente estudo. Três exemplares foram utilizados para a dissecção da osteologia e miologia cranianas, sendo dois provenientes do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG - 967 e 1427) e um exemplar obtido por meio de coleta [depositado no Laboratório de Vertebrados da UNESP, campus de Bauru (LV - 14A) como exemplar testemunho e proveniente do município de Três Lagoas, MT]. Primeiramente a musculatura que movimenta as maxilas, assim como as aponeuroses associadas, foram descritas e desenhadas com o auxílio de um estereomicroscópio Wild Leika M3b. Em seguida, procedeu-se da mesma forma para o estudo da osteologia craniana. Os desenhos foram feitos em pranchas contendo as vistas dorsal, lateral, ventral e caudal do crânio e da mandíbula, bem como desenhos da musculatura que movimenta as maxilas.

Para a descrição da musculatura relacionada ao movimento das maxilas foi usada a nomenclatura proposta por Lakjer (1926) e para a osteologia seguiu-se a Nomina Anatomica Avium (Baumel et al. 1993). A numeração das aponeuroses seguiu o método proposto por Höfling e Gasc (1984), sendo que as aponeuroses de origem são designadas por algarismos arábicos enquanto aquelas de inserção por algarismos romanos. Quando não houve nenhuma correspondência dos caracteres foram utilizadas letras, como proposto por Donatelli (1992).

Para que fosse possível definir um determinado componente ósseo, foi utilizado o termo região devido à fusão dos ossos cranianos em aves adultas, como proposto por Höfling e Gasc (1984) e Donatelli (1992, 1996); esses autores basearam-se nos trabalhos de embriologia de Parker (1869, 1875), Lakjer (1926), De Beer (1937) e Jollie (1957).

RESULTADOS

OSTEOLOGIA

Crânio. A região do osso frontal (os frontale) (figura 1:F) articula-se com a região nasal rostralmente através da sutura nasofrontal (figuras 1, 2: SNF). Na porção rostromediana do osso frontal observa-se uma depressão pouco pronunciada. Laterorostralmente o osso frontal funde-se à região lacrimal (os lacrimale) (figuras 1, 2: L), não apresentando sutura que defina o limite desses dois ossos.

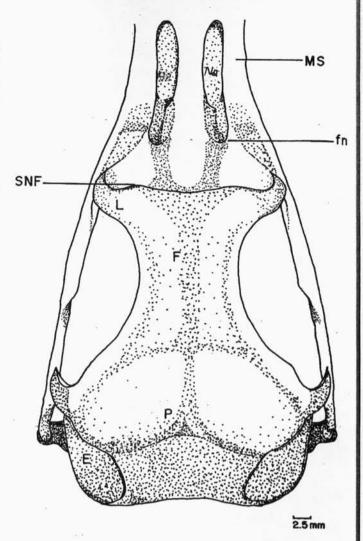


Figura 1. Vista dorsal do crânio de *M. momota*: E – região esquamosal; F – região frontal; fn – forame pós-nasal; L – região lacrimal; MS – maxila superior; Na – narina; P – região parietal; SNF – sutura nasofrontal.

Rostralmente, a região do lacrimal articula-se com o osso nasal (os nasale) através da sutura nasolacrimal, a qual é contínua com a nasofrontal, que nesta região orienta-se ventralmente e acompanha a região lacrimal que se expande também lateroventralmente. A região lacrimal apresenta ainda uma discreta curvatura em direção caudal, limitando-se à porção mais laterodorsal da região do osso nasal.

Ainda em sua porção ventral, a região do frontal fundese com a região ectetmoidal (os ectethmoidale) (figura 2: ET) e com o septo interorbital (septum interorbitale), respectivamente; estes dois últimos não apresentam nenhuma ligação com os ossos nasal ou lacrimal. Em sua porção dorsocaudal a região frontal se funde à região parietal (os parietale) (figuras 1, 2: P) e laterocaudalmente estende-se pelo processo pós-orbital (proc. postorbitalis) (figura 2: PrP).

O processo pós-orbital é limitado rostralmente pelo bordo lateroventral da região lateroesfenoidal (os laterosphenoidale) e caudalmente pela crista temporal superior (figura 2: CTS); este processo estende-se ventralmente em direção ligeiramente oblíqua à barra jugal

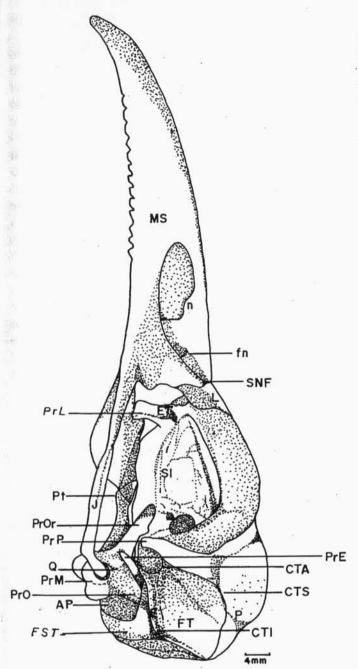


Figura 2. Vista lateral do crânio de *M. momota*: AP – ala paraesfenoidal; CTA – crista temporal anterior; CTI – crista temporal inferior; CTS – crista temporal superior; ET – região ectetmoidal; fn – forame pósnasal; FT – fossa temporal; FST – fossa subtemporal; J – barra jugal; L – região lacrimal; MS – maxila superior; n – projeção N da narina; P – região parietal; PrE – processo esquamosal; PrL – processo lateral do ectetmoidal; PrM – processo mandibular do quadrado; PrOr – processo orbital do quadrado; PrO – processo ótico do quadrado; PrP – processo pós-orbital; Pt – osso pterigóide; Q – osso quadrado; SI – septo interorbital; SNF – sutura nasofrontal.

(arcus jugalis) (figuras 2, 3: J), sendo que sua porção livre volta-se perpendicularmente à barra jugal. Este apresenta uma forma laminar, sendo longo e estreito, e seu tamanho é praticamente a metade da distância entre a sua origem e a barra jugal.

A região parietal (os parietale) (figuras 1, 2: P) limita-se laterocaudalmente com a crista temporal superior e em sua porção mediana posterior funde-se à região supraoccipital (os supraoccipitale) (figura 4: So). Não há contato entre as regiões parietal e exocciptal (os exoccipitale) (figura 4:Ex). Lateralmente, a região parietal excede cerca de uma vez a expansão lateral da região frontal, proporcionando um aspecto triangular à caixa craniana. A crista temporal superior, que limita a região acima descrita da região esquamosal (os squamosum) (figuras 1, 2: E), é bastante conspícua em sua porção rostral, sendo menos evidente caudalmente.

A fossa temporal (fossa temporalis) (figura 2: FT) também é delimitada dorsolateralmente pela crista temporal superior, ventrolateralmente pela crista temporal inferior (figura 2: CTI) e rostralmente pela crista temporal anterior (figura 2: CTA). Caudalmente, a fossa temporal prolongase por mais da metade do comprimento da região caudal do crânio, onde a crista temporal inferior une-se à crista nuchalis transversa. Esta fossa apresenta-se profunda, principalmente em sua porção rostroventral onde contata-se a face dorsocaudal do processo esquamosal (figuras 2, 4: PrE).

A região esquamosal apresenta ainda em sua porção ventral a fossa subtemporal (fossa subtemporalis) (figura 2: FST), formando uma pequena área triangular, com a crista temporal inferior dorsalmente, com a crista nuchalis transversa caudalmente e com a ala paraesfenoidal (ala parasphenoidalis) ventralmente (figura 2: AP).

O processo esquamosal apresenta-se bem desenvolvido, projetando-se rostroventralmente a partir da porção ventral da região esquamosal em direção à barra jugal, cujo ápice situa-se caudalmente em relação ao processo pós-orbital; todavia, é mais curto e fino do que este último, e dispõe de um aspecto triangular definindo as faces dorsal, lateral e medial. Tal processo articula-se ventralmente com o capitulum squamosum do proc. oticus quadrati (figura 2: PrO).

A região lateroesfenoidal (os laterosphenoidale) é caracterizada como a região que comporta o processo orbitoesfenoidal. A região lateroesfenoidal estende-se lateralmente a partir da porção caudal do septo interorbital (septum interorbitale) (figura 2:SI) e limita-se caudalmente com a ala paraesfenoidal e ventralmente com a região paraesfenoidal (os parasphenoidale) (figura 3: Par). Na base do paraesfenóide encontra-se o forame do nervo maxilomandibular (foramen n. maxillomandibularis). Observa-se uma intumescência característica na porção ventral da area muscularis aspera, rostralmente à crista temporal anterior e, ventralmente àquela, a abertura de um foramen n. ophthalmici, por onde passa um ramo do nervo trigêmeo.

O septo interorbital funde-se rostrolateralmente ao ectetmoidal. Dorsalmente no septo interorbital encontra-se o sulcus n. olfactorii, por onde passa o nervo olfatório (n. olfactorius). Ventralmente, o septo interorbital funde-se à face dorsal do rostrum parasphenoidale, que por sua vez

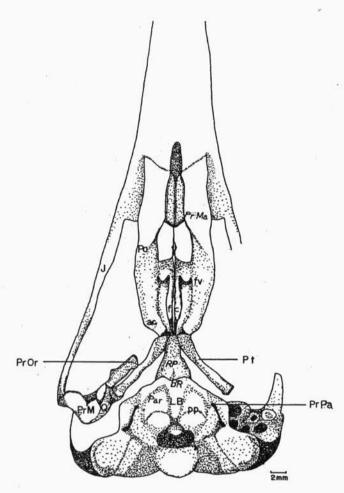


Figura 3. Vista ventral do crânio de *M. momota*: ac – ângulo caudolateral palatino; BR – *basis rostri parasphenoidalis*; fc – *fossa choanalis*; fv – *fossa ventralis*; J – barra jugal; LB – lâmina basiparaesfenoidal; Pa – palatino; Par – região paraesfenoidal; pp – *tuberculum basilare*; Pt – pterigóide; Q – osso quadrado; PrPa – *proc. lateralis parasphenoidalis*; PrM – processo mandibular do quadrado; PrMa – processo maxilar do palatino; PrOr – processo orbital do quadrado; RP – *rostrum parasphenoidale*; V – vômer.

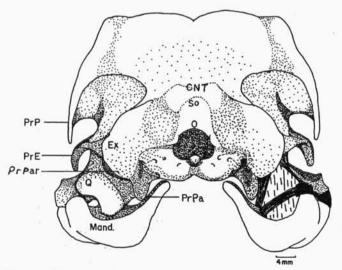


Figura 4. Vista caudal do crânio de *M. momota*: CNT – *crista nuchalis transversa*; Ex – região exoccipital; O – região occipital; PrE – processo esquamosal; PrPa – *proc. lateralis parasphenoidalis*; PrPar – *proc. paroccipitalis*; PrP – processo pós-orbital; Q – osso quadrado; So – região supraoccipital.

articula-se com o palatino e o pterigóide e rostralmente fundese ao *os mesethmoidale*.

A região ectetmoidal, fundida medialmente ao septo interorbital, apresenta um processo bem desenvolvido dirigido ventrolateralmente, denominado processo lateral ectetmoidal (figura 2: PrL). Dorsalmente a região ectetmoidal funde-se à região frontal em sua porção mediana e rostralmente ao os mesethmoidale.

A barra jugal (arcus jugalis) (figuras 2, 3: J), formada pela fusão dos ossos jugal (os jugale), quadradojugal (os quadratojugale) e proc. jugalis da maxila superior, fundese rostrolateralmente com a maxila superior e articula-se caudomedialmente, através do condylus quadraticus, com a cotyla quadratojugalis do condylus lateralis do proc. mandibularis os quadratum (figuras 2, 3: PrM).

O osso quadrado (os quadratum) (figuras 2, 3, 4, 11, 12: Q) apresenta um corpus ossis quadrati do qual se expandem os processos ótico (proc. oticum), orbital (proc. orbitalis) e mandibular (proc. mandibularis). O processo ótico (figuras 11, 12: PrO) articula-se dorsalmente com a região esquamosal. Este processo apresenta dois capítulos: o lateral (capitulum squamosum), que se articula com a porção ventral do processo esquamosal e o lateral (capitulum oticum) que se articula laterocaudalmente à borda lateral da cavidade timpânica. O processo orbital do quadrado (figuras 2, 3, 11, 12: PrOr) projeta-se dorsomedialmente apresentando a base bem desenvolvida e um discreto estreitamento em direção ao seu ápice, onde se forma uma lâmina arredondada. Dorsolateralmente, o processo orbital apresenta um tubérculo bem desenvolvido, o tubérculo po. Medialmente, na base do processo mandibular observa-se um condylus pterygoideus (figuras 11, 12: mp), local de articulação com o pterigóide.

O processo mandibular (proc. mandibularis) (figuras 3, 11, 12: PrM) articula-se com a região dorsocaudal da mandibula e apresenta quatro côndilos: o lateral, o medial, o caudal e o pterygoideus. O côndilo medial (condylus medialis) projeta-se mais ventralmente e a sua face de articulação apresenta forma oval. Entre este e o côndilo caudal (condylus caudalis) forma-se o sulcus intercondylaris. O côndilo lateral (condylus lateralis) é o mais evidente e se projeta ventrolateralmente; sua face articular volta-se rostrolateroventralmente. Lateralmente apresenta uma cotyla quadratojugalis a qual se articula com a barra jugal. O côndilo caudal é o menos desenvolvido dos quatro e apresenta uma pequena projeção caudal. Entre os côndilos lateral e caudal também pode ser observado um sulco característico.

A região do palato é composta pelos ossos palatino (os palatinum), pterigóide (os pterygoideum) e vômer. O os palatinum (figura 3: RP) articula-se caudalmente com o pterigóide (figura 3: Pt), rostrocaudalmente com a região do rostro paraesfenóide (figura 3: RP), rostrolateralmente fundese à maxila em sua porção ventral e o vômer (figura 3: V) articula-se com o rostro paraesfenóide e com a maxila superior. A porção rostral do proc. maxillaris os palatinum (figura 3: PrMa), que se articula com a maxila, possui uma forma laminar achatada; caudalmente, observa-se uma

depressão bastante pronunciada, a fossa ventralis (figura 3: fv), a qual é delimitada lateralmente pela crista lateral palatina e medialmente pela crista medial palatina. Devido à distância entre as cristas, a fossa ventralis mostra-se consideravelmente larga, apresentando grande área para origem dos músculos do sistema pterigóideo. Em sua porção caudolateral o osso palatino apresenta uma expansão lateral, o ângulo caudolateral palatino (angulus caudolateralis) (figura 3: ac), de aspecto arredondado e com uma abrupta diminuição da largura deste osso em sua articulação com o pterigóide. Entre as cristas mediais do palatino observa-se a estreita fossa choanalis (figura 3: fc).

Na porção caudolateral da região do palato encontra-se o osso pterigóide (figuras 2, 3: Pt) que se articula rostroventralmente com o palatino e dorsorostralmente com o rostrum parasphenoidale. Na porção rostral do pterigóide observa-se a pars palatina espatulada em comparação com a porção caudal, esta de formato mais arredondado, apresentando uma leve curvatura dorsalmente (proc. quadraticus) e se articulando lateralmente com o condylus pterygoideus. Dorsocaudalmente, o pterigóide apresenta o tubérculo protractor pterigóide onde se insere a aponeurose X do M. protractor pterygoidei.

O vômer (figura 3: V), o qual se encontra fundido rostralmente com a região do osso nasal, é observável através da *fossa choanalis* do palatino como uma lâmina vertical truncada.

A região occipital (os occipitale) (figura 4: O) compreende as regiões dos ossos exoccipital (os exoccipitale), supraoccipital (os supraoccipitale) e basioccipital (os basioccipitale) fundidos. A região exoccipital (figura 4: Ex) limita-se dorsolateralmente com a região esquamosal, através da crista nuchalis transversa e dorsomedialmente com a região supraoccipital. Ventrolateralmente, a região exoccipital é delimitada pela ala paraesfenoidal, onde a borda caudoventral da região exoccipital é contínua até o proc. paroccipitalis (figura 4: PrPar) bem desenvolvido. Desta forma, em seu limite com a região basioccipital não se observa um processo exoccipital característico.

As regiões basiesfenóide e paraesfenóide são totalmente fundidas formando a lâmina basiparaesfenoidal (lamina parasphenoidalis) (figura 3: LB). A porção rostral do paraesfenóide, o rostrum parasphenoidale (figura 3: RP) é largo caudalmente afilando-se rostralmente. Articula-se com o osso pterigóide e palatino e dorsalmente existe uma lâmina que se funde ao septo interorbital e os mesethmoidale. Medialmente ao proc. lateralis parasphenoidalis (figuras 3, 4: PrPa) encontra-se a fossa parabasalis. Muitos canais para nervos cranianos (VII, IX, X, XI), cerebrais carótidos e os vasos oftálmicos externos se abrem nesta fossa. Na região basiesfenóide destaca-se o bem desenvolvido proc. lateralis parasphenoidalis (figuras 3, 4: PrPa), o qual é curto e largo e projeta-se no sentido ventrolateral.

Rostralmente ao proc. lateralis parasphenoidalis iniciase a basis rostri parasphenoidalis (figura 3: BR), a qual se apresenta mais pronunciada na região mediana da lamina parasphenoidalis. Medialmente à fossa parabasalis observam-se duas protuberâncias (tuberculum basilare) (figura 3: pp) características da região basiesfenóide, mas que não constituem processos. É possível analisar nestas protuberâncias a existência de ligamentos que unem as estruturas ósseas e musculares da Basis cranii.

A maxila superior (ossa maxillae) (figuras 1, 2: MS) é formada pela fusão dos ossos pré-maxilares (os premaxillare), maxilares (os maxillare) e nasais (os nasale). Em M. momota seu tamanho excede pouco mais da metade do comprimento total do crânio. Imediatamente rostral à abertura nasal óssea, a maxila superior apresenta sua maior curvatura, sendo que sua porção mais rostral, curva-se novamente, de tal forma que quando a mandíbula encontra-se fechada a maxila inferior é encoberta totalmente pela porção rostral da maxila superior.

A abertura óssea da narina (apertura nasi ossea) (figura 1: Na) ocupa cerca de 1/4 do comprimento total da maxila superior. Esta abertura é separada de uma cavidade caudal, o forame pós-nasal (figuras 1, 2: fn), localizado lateralmente à narina, através de uma lâmina óssea. O forame pós-nasal, foramina neurovascularia, não se comunica com a abertura nasal, sendo totalmente recoberto pelo tegumento e, conseqüentemente, pela ranfoteca. Rostralmente a este forame forma-se uma depressão nasal óssea, o canal neurovascular (canalis neurovascularis maxillae), que termina no bordo caudal da narina, por onde passam vasos e nervos que entram na maxila por este forame.

A cavidade nasal (cavum nasi) de M. momota mostra-se com a forma alongada e o ducto nasal segue paralelo ao eixo da maxila, abrindo-se na face caudal do osso nasal, assim como o canal neurovascular. As narinas são do tipo holorrino, as quais se abrem dorsalmente na maxila superior. Há na região laterocaudal da região do osso nasal uma pequena projeção N característica (figura 2: n), porém não constitui um processo.

Mandíbula. O ossos da mandíbula são usualmente seis e incluem todos os ossos conhecidos dos répteis, exceto o coronóide. Desta forma são encontrados o osso articular (os articulare), o angular (os angulare), o suprangular (os supraangulare), o dentário (os dentale), o esplenial (os spleniale) e o pré-articular (os prearticulare) totalmente fundidos.

Nos espécimes aqui analisados a pars symphysialis (figura 5: psy) ocupa pouco mais de 1/3 do comprimento total da mandíbula. Na porção caudal da sínfise mandibular encontrase a maior curvatura da mandíbula em relação à região articular.

A região do osso dentário (os dentale) é a principal porção de cada ramo mandibular. Funde-se caudodorsolateralmente com a região do osso suprangular e caudoventrolateralmente com a região do osso angular. Medialmente funde-se com as regiões dos ossos esplenial e pré-articular. A mandíbula de M. momota não apresenta o angulus mandibulae.

Na região dorsal da pars intermedia encontra-se o processo coronóide (proc. coronoideus) (figuras 6, 7: PrC)

pouco pronunciado. Neste processo insere-se o tendão comum do *M. adductor mandibulae externus superficialis*. Rostrolateralmente a este processo encontra-se uma pequena tuberosidade M (figura 7: m) onde se insere a aponeurose do *M. adductor mandibulae externus medialis*. Caudalmente ao processo coronóide no local de inserção das aponeuroses do *M. adductor mandibulae externus profundus*, forma-se outra pequena tuberosidade T (figura 7: t) pouco desenvolvida.

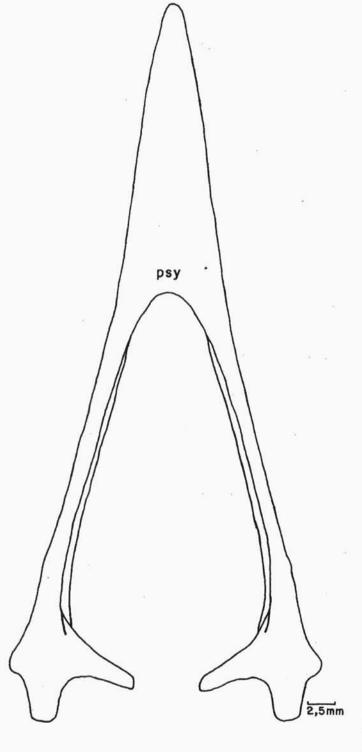


Figura 5. Vista dorsal da mandíbula representando a pars symphysialis: psy – pars symphysialis mandibulae.

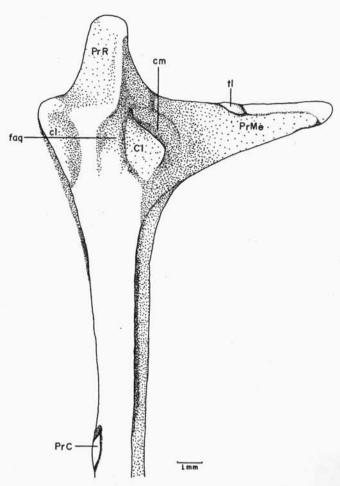


Figura 6. Vista dorsal do ramo mandibular direito de *M. momota*: CI-crista intercotylaris; cl-cótila lateral da mandibula; cm-cótila medial da mandibula; faq - fossa articular quadrática; PrC - processo coronóide; PrMe - processo medial da mandibula; PrR - processo retroarticular da mandibula.

Na face lateral (facies lateralis) da pars intermedia (figura 7: pi) existe uma fossa lateralis mandibulae (figura 7: FLM) onde se inserem as fibras musculares do M. adductor mandibulae externus lateralis. Esta fossa é mais pronunciada rostralmente e apresenta um canal condutor de vasos e do ramo intramandibular do nervo mandibular (nervus mandibularis).

Na região medial da pars intermedia encontra-se a fossa aditus canalis neurovascularis) (figura 8: facn) a qual está ligeiramente recoberta pela região pré-articular. Caudalmente observa-se a abertura medial da fenestra caudalis mandibulae (figura 8: fcm). Caudalmente a esta fenestra é possível identificar uma reduzida tuberosidade, em que se insere a aponeurose do M. pseudotemporalis superficialis, o tubérculo pseudotemporal (tuberculum pseudotemporale).

Na região articular, localizada caudalmente ao processo coronóide, distingue-se a *crista intercotylaris* (figura 6: CI), que separa rostralmente a *cotyla lateralis* da *cotyla medialis*. A cótila lateral (*cotyla lateralis*) (figuras 6, 7: cl) projeta-se mais rostrocaudalmente do que propriamente lateral e sua face articular é contínua com o processo retroarticular (*proc.*

retroarticularis) (figuras 6, 7: PrR) bem desenvolvido e orientado dorsocaudalmente. A cótila medial (cotyla medialis) (figuras 6, 8: cm) situa-se na face medial da crista intercotylaris sendo possível observar somente sua face de articulação, pois não se apresenta como uma estrutura bem

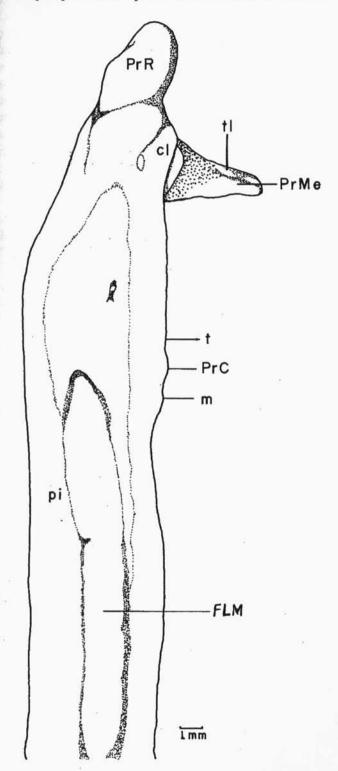


Figura 7. Vista lateral do ramo mandibular direito de *M. momota*: cl – cótila lateral da mandíbula; FLM – *fossa lateralis mandibulae*; m – tuberosidade M da mandíbula; pi – *pars intermedia*; PrC – processo coronóide; PrMe – processo medial da mandíbula; PrR – processo retroarticular da mandíbula; tl – tuberosidade L da mandíbula; t – tuberosidade T.

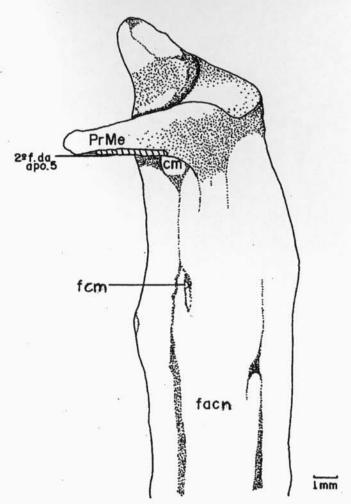


Figura 8. Vista medial do ramo mandibular direito de *M. momota*: cm – cótila medial da mandíbula; facn – fossa aditus canalis neurovascularis; fcm – fenestra caudalis mandibulae; PrMe - processo medial da mandíbula.

definida. Esta região localizada entre as cótilas é chamada de fossa articular quadrática (fossa articularis quadratica) (figura 6: faq), que em *M. momota* se apresenta bastante profunda.

Medialmente na região articular encontra-se o processo medial da mandíbula (proc. medialis mandibulae) (figuras 6 a 10: PrMe), orientado dorsocaudomedialmente. Este processo apresenta-se bem desenvolvido em sua base com um leve estreitamento em direção ao ápice. Em seu bordo mediocaudal existe uma tuberosidade L (figura 7: tl), onde se fixa o ligamento occipitomandibular (lig. occipitomandibulare).

O processo retroarticular (proc. retroarticularis) (figuras 6, 7, 9, 10: PrR) projeta-se dorsocaudalmente, sendo relativamente pronunciado. Lateralmente, a região angular apresenta uma tuberosidade na base do processo retroarticular, a tuberosidade R e rostroventralmente ao processo lateral observa-se a tuberosidade PO, onde se prende o ligamento pós-orbital (lig. postorbitale).

Na face caudal da mandíbula encontra-se a *fossa caudalis* (figuras 9, 10: Fc), situada entre os processos retroarticular e

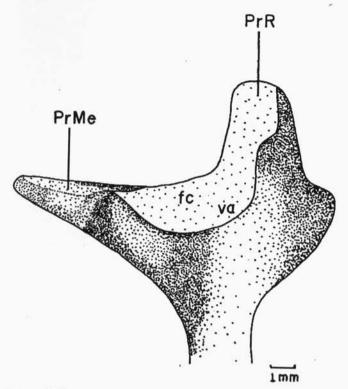


Figura 9. Vista ventral do ramo mandibular direito de *M. momota*: Fc – fossa caudalis; PrMe – processo medial da mandíbula; PrR – processo retroarticular da mandíbula; va – vértice do angular.

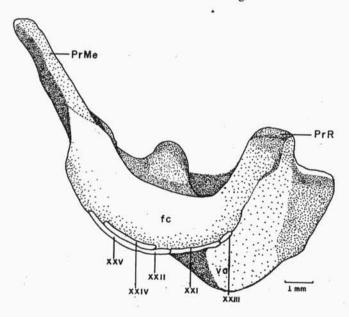


Figura 10. Vista caudal da mandíbula de M. momota, com a representação das aponeuroses de inserção (algarismos romanos) do M. depressor mandibulae: Fc – fossa caudalis; PrMe – processo medial da mandíbula; PrR – processo retroarticular da mandíbula; va – vértice do angular. XXI a XXV – aponeuroses do sistema depressor mandibular.

medial. Medialmente à ela observa-se a crista medial (*crista medialis*) bem pronunciada e, lateralmente, a crista lateral (*crista lateralis*), menos conspícua do que a anterior. Na junção destas duas cristas encontra-se o vértice do angular (figuras 9, 10: va). Nesta região encontram-se os pontos de inserção dos vários feixes e aponeuroses do *M. depressor mandibulae*.

MUSCULATURA (Tabela 1) SISTEMA ADUTOR MANDIBULAR Sistema Adutor Mandibular Externo.

M. adductor mandibulae externus superficialis (figura 13: aes). Este músculo é formado por três feixes musculares distintos. O feixe que mais se destaca, e também o mais desenvolvido, tem sua origem através de fibras carnosas na face lateroposterior do crânio, ocupando toda região da fossa temporal, desde a crista temporal superior até a crista occipital. As fibras dirigem-se rostroventralmente e se inserem em grande parte na face lateral da bem desenvolvida aponeurose I; esta por sua vez, se dirige rostroventralmente à face dorsal da mandíbula. Parte das fibras também se inserem medialmente à esta mesma aponeurose. Este tipo de inserção, nas duas faces da aponeurose, confere ao músculo um aspecto bipenado.

As fibras musculares do segundo feixe, menos desenvolvido do que o anterior, têm origem na face medial de uma pequena aponeurose 1 (figura 14), que se origina na porção rostrodorsal da fossa temporal, medialmente ao processo pós-orbital. Suas fibras orientam-se da mesma forma que as do feixe anterior e inserem-se na face medial de uma aponeurose II (figura 14), a qual se funde rostromedialmente com a aponeurose I.

O terceiro feixe deste músculo também é pouco

Tabela 1. Relação do número de feixes musculares (f.m.) pertencentes a cada músculo descrito em *M. momota* e suas respectivas aponeuroses de origem (algarismos arábicos) e aponeuroses de inserção (algarismos romanos).

| Músculo | N° de feixes | Origem | Inserção |
|----------|---------------|------------------|----------------------|
| aes | 1, 2, 3 | f.m., 1, f.m. | 1, 11, 111 |
| a e m | 1, 2 | 2, 3 | IV, f.m. |
| аер | 1, 2 | f.m., f.m. | v, vi |
| a m p | 1 | f.m. | VII, f.m. |
| pss | 1, 2 | f.m., f.m. | VIII, IX |
| psp | 1, 2, 3 | 4, f.m., f.m. | 5 feixes musculares |
| prp | 1 | f.m. | x |
| prq | 1, 2 | f.m. | XI, f.m |
| pvm | 1, 2, 3, 4, 5 | f.m., f.m., 5, 6 | XII, XIII, XIV, f.m. |
| pvl | 1, 2 | 7,8 | XVI, f.m. |
| odm | 1 | f.m. | XVII, XVIII |
| odl | 1 | f.m. | XVIII |
| ot. Ant. | 1, 2 | f.m., 9 | XIX, f.m. |
| ot. Pos. | 1 | f.m. | XX, f.m. |
| i.m.s. | 1, 2 | f.m., f.m. | XXI, XXII |
| l.m.m. | 1, 2, 3 | f.m., f.m., f.m. | XXIII, XXIV, XXV |
| l.m.p | 1 | f.m. | f.m. |

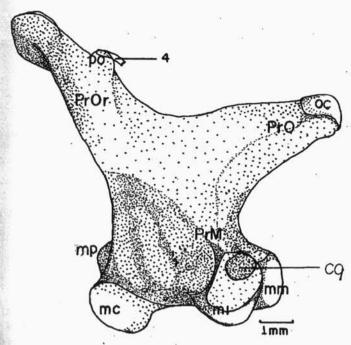


Figura 11. Vista lateral do osso quadrado esquerdo de *M. momota*: cq – cotyla quadratojugalis; mc – côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; ml – côndilo lateral do processo mandibular do quadrado; mm – côndilo medial do processo mandibular do quadrado; mp – côndilo pterygoideus; oc – capítulo ótico do processo ótico do quadrado; po – tubérculo "PO" do processo orbital do quadrado; PrM – processo mandibular do quadrado; PrO – processo ótico do quadrado; PrOr – processo orbital do quadrado; 4-aponeurose 4 do *M. pseudotemporalis profundus*.

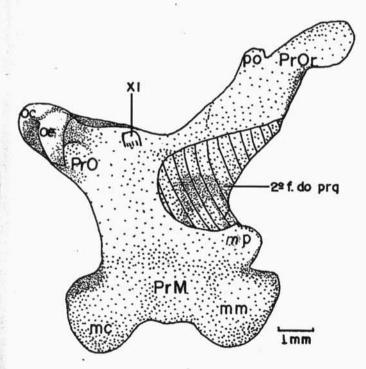


Figura 12. Vista medial do osso quadrado esquerdo de *M. momota*: mc – côndilo caudal do processo mandibular do quadrado; mm – côndilo medial do processo mandibular do quadrado; mp – côndilo *pterygoideus*; oc – capítulo ótico do processo ótico do quadrado; oe – capítulo esquamosal do processo ótico do quadrado; po – tubérculo "PO" do processo orbital do quadrado; PrM – processo mandibular do quadrado; PrO – processo ótico do quadrado; PrO – processo orbital do quadrado.

desenvolvido e sua origem por fibras carnosas se dá na crista anterior da fossa temporal. As fibras musculares se orientam lateroventralmente e se inserem na face lateral da aponeurose III (figura 14) que se funde na face mais rostral da aponeurose I.

Desta forma, a união das aponeuroses II e III com a aponeurose I (mais desenvolvida dentre as três) forma um tendão comum para os três feixes musculares, que se insere na face dorsal da mandíbula, no processo coronóide.

M. adductor mandibulae externus medialis (figura 13: aem). A porção mais superficial origina-se na face lateral da aponeurose 2 (figura 14), afilada na sua origem e mais larga rostralmente; esta, por sua vez, origina-se na região rostrodorsal do processo esquamosal. As fibras deste feixe orientam-se rostrolateralmente inserindo-se na face lateral da curta aponeurose IV (figura 14), a qual se insere na face dorsal da mandíbula rostralmente ao tendão comum das aponeuroses I/II/III.

Um segundo feixe localizado medialmente ao anterior, origina-se através da aponeurose 3 (figura 14) que, por sua vez, se origina na porção mais rostral do processo esquamosal; tal aponeurose apresenta-se estreita em sua origem e à medida que recebe as fibras musculares torna-se mais alargada e menos espessa, o que lhe dá o aspecto de um leque bem característico. Este feixe muscular insere-se através de fibras carnosas na face lateral da mandíbula, ocupando grande parte da face lateral da pars intermedia.

M. adductor mandibulae externus profundus. O feixe mais superficial deste músculo origina-se através de fibras carnosas na face dorsal do processo esquamosal. As fibras musculares inserem-se lateralmente na aponeurose V (figura 14), que se orienta obliquamente e se insere na face dorsal da mandíbula, caudalmente ao tendão comum das aponeuroses I/II/III.

O feixe profundo deste músculo origina-se também por fibras musculares na face ventral do processo esquamosal e se inserem na face lateral da pequena aponeurose VI (figura 14), a qual se insere caudalmente à aponeurose V, na face dorsal da mandíbula.

Sistema Adutor Mandibular Interno.

M. adductor mandibulae posterior. Trata-se de um músculo relativamente curto e pouco desenvolvido que se origina através de fibras carnosas no processo ótico do quadrado, orientando-se obliquamente à mandíbula e inserindo-se em duas partes distintas:

- parte destas fibras inserem-se na face lateral da pequena aponeurose VII (figura 14) que se insere na face dorsolaterocaudal da mandíbula, caudalmente à aponeurose VI;
- outra parte destas fibras inserem-se diretamente na face dorsocaudal da mandíbula, medialmente às fibras anteriores.

M. pseudotemporalis superficialis (figura 14: pss). A porção mais superficial deste músculo tem origem através de fibras carnosas na região dorsal do lateroesfenoidal, ocupando uma grande área de origem.

As fibras carnosas se orientam ventralmente e se inserem na face medial da bem desenvolvida aponeurose VIII. Um segundo feixe muscular, localizado ventromedialmente ao anterior, origina-se por fibras carnosas pouco desenvolvidas na porção ventral do orbitoesfenoidal. Estas fibras orientam-se obliquamente e se inserem na face lateral da aponeurose IX.

As aponeuroses VIII e IX se fundem antes de sua inserção, formando um tendão comum VIII/IX, o qual se insere na face medial da mandíbula, no tubérculo pseudotemporal.

M. pseudotemporalis profundus (figura 13: psp). Apresenta três feixes musculares distintos. O mais superficial origina-se através da aponeurose 4 (figura 11) na região de um tubérculo ósseo PO (figuras 11, 12: po) na porção distal do processo orbital do quadrado. Parte de suas fibras carnosas

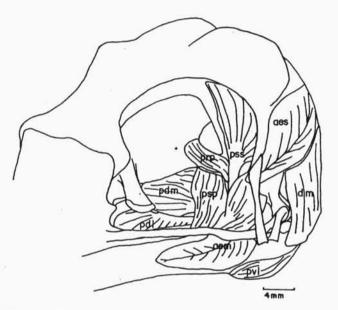


Figura 13. Vista lateral oblíqua do crânio de M. momota, evidenciando a musculatura que movimenta as maxilas: aem – adductor mandibulae externus medialis; aes – adductor mandibulae externus superficialis; dm – depressor mandibulae superficialis; prp – protractor pterygoideus; pss – pseudotemporalis superficialis; psp – pseudotemporalis profundus; pdl – pterygoideus dorsalis lateralis; pdm – pterygoideus dorsalis medialis; pvl – pterygoideus ventralis lateralis.

originam-se medialmente à esta aponeurose e se orientam lateroventralmente à mandíbula, onde se inserem diretamente na face medial da mandíbula, próximo da inserção da aponeurose I. A outra porção de fibras musculares (segundo feixe) se orienta caudolateroventralmente, inserindo-se caudalmente às fibras anteriores, na face dorsomedial da mandíbula.

O segundo feixe do *M. pseudotemporalis profundus* se origina por fibras carnosas na região mais distal do processo orbital do quadrado. As fibras carnosas orientam-se também lateroventralmente e se inserem em duas porções distintas: uma se insere rostralmente à inserção do feixe mais superficial descrito acima e a outra em direção à face dorsomedial da mandíbula, onde está inserida conjuntamente

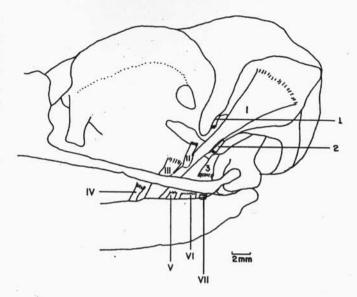


Figura 14. Vista lateral do crânio de *M. momota*, evidenciando as aponeuroses de origem (algarismos arábicos) e de inserção (algarismos romanos): 1 e I, II, III - aponeuroses do *M. adductor mandibulae externus superficialis*; 2, 3 e IV - aponeuroses do *M. adductor mandibulae externus medialis*; V e VI - aponeuroses do *M. adductor mandibulae externus profundus*; VII - aponeurose do *M. adductor mandibulae posterior*.

com as fibras musculares do 2º feixe, ocupando uma área de inserção entre os tendões I/II/III (figura 14) e VIII/IX.

Na região mediodistal do processo orbital do quadrado originam-se as fibras carnosas do quarto feixe muscular. Estas fibras carnosas orientam-se lateroventrocaudalmente à mandíbula e estão inseridas na face ventromedial da mandíbula, próximo à região caudal.

Sistema Protractor do Quadrado.

M. protractor pterygoidei (figura 13: prp). Origina-se através de fibras carnosas na região ventrocaudal do septo interorbital. Estas orientam-se ventrocaudalmente e se inserem lateralmente na aponeurose X (figura 15); esta, por sua vez, encontra-se inserida na face dorsocaudomedial do osso pterigóide, no tubérculo protractor pterigóide.

M. protractor quadrati. Um dos feixes deste músculo tem origem através de fibras carnosas na região ventromedial do lateroesfenoidal. Estas fibras se orientam ventrocaudalmente e se inserem lateralmente numa fina aponeurose XI (figura 12) inserida na região medial do corpo do quadrado. O feixe mais profundo origina-se através de fibras carnosas lateralmente ao anterior, apresentando-se bem menos desenvolvido. Trata-se de um músculo que apresenta uma curta trajetória até sua inserção carnosa na face medial do corpo do quadrado (figura 12).

Sistema Pterigóideo.

M. pterygoideus ventralis medialis (figura 15: pvm). Este músculo apresenta o maior número de feixes em relação aos outros músculos deste sistema. O feixe muscular originado na porção rostral da fossa ventralis do palatino através de

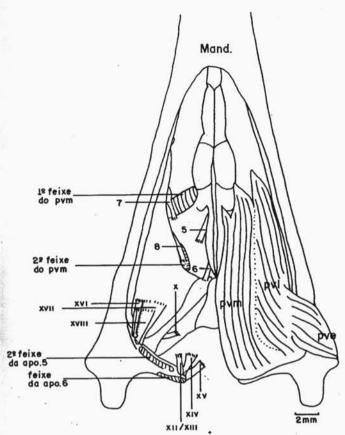


Figura 15. Vista ventral da região palatina e mandíbula de M. momota, com representação da musculatura do sistema pterigóideo e aponeuroses associadas: Mand — mandíbula; pvl — M. pterygoideus ventralis lateralis; pvm — pterygoideus ventralis medialis; 5, 6 — aponeuroses do M. pterygoideus ventralis medialis; 7, 8 — aponeuroses do M. pterygoideus lateralis; X— aponeurose do M. protractor pterygoideus; XII, XIII, XIV — aponeuroses do M. pterygoideus ventralis medialis; XVI — M. pterygoideus ventralis medialis; XVII e XVIII — aponeuroses do M. pterygoideus dorsalis medialis e também do M. pterygoideus dorsalis lateralis (somente a aponeurose XVIII compartilhada com o M. pterygoideus dorsalis medialis).

fibras musculares é o mais desenvolvido. As fibras deste feixe se orientam caudalmente (assim como as fibras dos outros feixes deste músculo) e se inserem na face ventral da aponeurose XII (figura 15). Dorsocaudalmente ao feixe descrito acima origina-se outro feixe muscular na porção caudal da *fossa ventralis*, menos desenvolvido que o anterior, que se insere na face ventral à aponeurose XIII; esta última se funde à aponeurose XII formando uma única aponeurose XII/XIII, que se insere no ápice do processo medial da mandíbula (figura 15).

Caudomedialmente na crista medial do palatino originase a aponeurose 5 (figura 15) da qual se originam dorsalmente fibras musculares bem desenvolvidas, as quais formam também um grande feixe do *pvm*. Parte destas fibras se inserem na aponeurose XIV (figura 15); esta, por sua vez, encontra-se inserida conjuntamente, mas sem fusão, com a aponeurose XII/XIII no ápice do processo medial da mandíbula, enquanto que outra parte das fibras musculares se inserem diretamente na porção rostromedial do processo medial (figura 15). Dorsolateralmente aos feixes anteriores origina-se um feixe muscular que se insere na face ventral da aponeurose XVI, relativamente estreita e pouco desenvolvida, inserida no processo medial da mandíbula, dorsalmente às aponeuroses anteriores.

Na região caudoventral do palatino origina-se a aponeurose 6 (figura 15), a partir da qual fibras musculares se originam dorsalmente e se inserem na face rostrovental do processo medial da mandíbula. Este feixe é também desenvolvido a exemplo do feixe originado na crista medial do palatino.

M. pterygoideus ventralis lateralis (figuras 13, 15: pvl). Na porção mais rostral da crista lateral palatina originase uma grande aponeurose 7 (figura 15) da qual se originam dorsalmente fibras musculares que se dirigem caudalmente inserindo-se na face dorsal da aponeurose XVI (figura 15); esta última, se insere na face caudomedial da mandíbula, ventralmente às aponeuroses XVII e XVIII, abaixo descritas. Caudalmente, a partir da mesma crista, origina-se a aponeurose 8 da qual as fibras musculares se originam dorsalmente e se orientam em direção caudal à mandíbula, inserindo-se na face laterocaudal da mesma.

M. pterygoideus dorsalis medialis (figura 13: pdm). Origina-se através de fibras carnosas na região dorsorostromedial do palatino, medialmente. As fibras se orientam caudalmente à mandíbula e se inserem na face medial da fina aponeurose XVII (figuras 15, 16); esta por sua vez, apresenta uma forma de leque bem característica e se insere dorsalmente à aponeurose XVIII (figuras 15, 16) na mesma região da mandíbula.

M. pterygoideus dorsalis lateralis (figura 13: pdl). Tratase de um músculo pouco desenvolvido em relação aos anteriores, por ser formado por apenas um feixe muscular que se origina diretamente na região dorsorostrolateral do palatino. As fibras orientam-se caudalmente à mandíbula e se inserem na face medial da aponeurose XVIII (figuras 15, 16), inserida no ângulo formado entre as regiões pré-articular e articular na face dorsocaudomedial da mandíbula.

M. pterygoideus anterior. O feixe lateral deste músculo se origina diretamente em toda extensão da face rostrolateral do osso pterigóide. As fibras orientam-se em direção à mandíbula e se inserem na face medial da fina aponeurose XIX (figura 16) que se insere na face dorsolateral do processo medial na região de articulação com o osso quadrado. Medialmente às fibras acima descritas originam-se, na face medial da aponeurose 9, fibras carnosas curtas que se inserem medialmente em relação à aponeurose XIX.

M. pterygoideus posterior. Este músculo origina-se na face caudomedial do osso pterigóide através de fibras carnosas; inserem-se em parte na face dorsomedial do processo medial da mandíbula e, em parte, na face dorsal de uma fina aponeurose XX (figura 16) inserida no ápice do processo medial da mandíbula.

SISTEMA DEPRESSOR MANDIBULAR

M. depressor mandibulae superficialis (figura 13: dm). O feixe mais superficial deste músculo é bem desenvolvido em

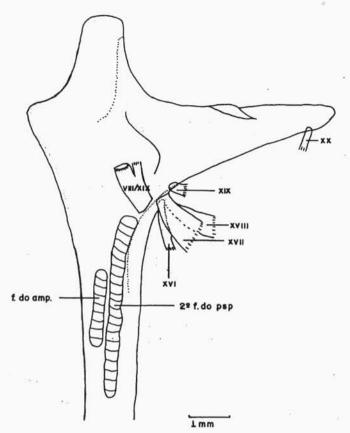


Figura 16. Vista dorsal do ramo mandibular direito de M. momota, com representação das aponeuroses e inserções musculares nesta região: amp – adductor mandibulae posterior; f. do amp – feixe do M. adductor mandibulae posterior; psp – pseudotemporalis profundus; 2° f. do psp – segundo feixe do M. pseudotemporalis profundus; VIII e IX – M. pseudotemporalis superficialis; XVI – M. pterygoideus ventralis lateralis; XVII – aponeurose do M. pterygoideus dorsalis medialis; XVIII – aponeurose do M. pterygoideus dorsalis medialis + lateralis; XIX – aponeurose do M. pterygoideus anterior; XX – aponeurose do M. pterygoideus posterior.

relação aos abaixo descritos. Origina-se por fibras carnosas na face laterocaudal da região exoccipital do crânio. A orientação das fibras musculares é ventrocaudal à mandíbula e sua inserção se dá numa curta aponeurose XXI (figura 10), inserida no vértice do angular. O segundo feixe muscular deste componente origina-se também por fibras carnosas medialmente ao anterior; é menos desenvolvido e apresenta a mesma orientação; insere-se medialmente numa aponeurose XXII (figura 10), a qual se insere próximo ao vértice do angular da mandíbula, lateralmente ao feixe anterior.

M. depressor mandibulae medialis. Constitui-se de três feixes musculares distintos. O mais superficial deles origina-se ventromedialmente ao músculo anterior, na face caudal da região exoccipital, através de fibras carnosas pouco desenvolvidas, cuja orientação é ventromedial às anteriores e se inserem na face medial de uma curta aponeurose XXIII (figura 10), a qual por sua vez, se insere na crista medial da mandíbula próximo ao vértice do angular, lateralmente à aponeurose XXI.

O segundo feixe tem origem carnosa medial ao anterior, apresentando-se menos desenvolvido do que o feixe superficial deste mesmo músculo. Sua orientação é a mesma dos outros depressores mandibulares, mas sua inserção se dá na face medial de uma curta aponeurose XXIV (figura 10) inserida próximo à crista medial da mandíbula, dorsalmente à aponeurose XXII e XXV.

O feixe profundo deste músculo apresenta a mesma disposição, estrutura e orientação do primeiro feixe, mas a inserção se dá na face medial da aponeurose XXV (figura 10); esta contudo, se insere conjuntamente com a aponeurose XXII na crista medial da mandíbula.

M. depressor mandibulae profundus. Este músculo é constituído por apenas um grande feixe muscular que tem sua origem lateralmente ao ligamento occipitomandibular, através de fibras carnosas, as quais se inserem diretamente em toda fossa caudal da mandíbula.

DISCUSSÃO

Osteologia. Dentre as características osteológicas analisadas as que apresentam maior variação quanto à forma, dentre as espécies analisadas e comparadas por Burton (1984), são as seguintes: o osso lacrimal, o processo pósorbital, o processo orbital do quadrado, os côndilos do quadrado e as estruturas do palato.

Em M. momota a região dos maxilares projeta-se caudalmente até fundir-se na região laterodorsal com o lacrimal, relativamente reduzido. Nos outros Coraciiformes analisados por Burton (1984) somente a região do nasal projeta-se caudalmente na sua região dorsal, onde se funde com o lacrimal, exceto em Todus todus (Todidae), o que mais se assemelha a Momotus. Outras famílias de Coraciiformes também apresentam o osso lacrimal bem desenvolvido através do proc. orbitalis que se dirige ventralmente e, em algumas espécies, articulando-se com o jugal. Este último osso apresenta-se em Momotus semelhante ao dos Alcedinidae, como observado por Murie (1872), assim como sua articulação com o côndilo lateral do quadrado; esta condição assemelha-se também à observada em Todus todus.

O processo pós-orbital parece possuir seu maior desenvolvimento dentro dos Coraciiformes em *Momotus*, juntamente com *Coracias benghalensis*, *Eurystomus orientalis* (Coraciidae), *Monasa atra* (Bucconidae) e *Leptosomus discolor* (Leptosomatidae); no entanto, nestas espécies o processo se direciona mais ventralmente, chegando a atingir em algumas delas a altura da barra jugal. Já em *Galbula* (Galbulidae) este processo também é bastante extenso, assemelhando-se mais a *Momotus* do que aos outros Coraciiformes (Donatelli 1992).

Bock (1960) citou que nos Momotidae a disposição dos côndilos do quadrado se compara ao observado nos Coraciidae; segundo a descrição de Burton (1984), os Momotidae se assemelham também em relação a este caráter aos Meropidae, diferentemente dos Alcedinidae e Todidae, os quais possuem o côndilo medial direcionado mais lateralmente do que ventralmente. O côndilo lateral, direcionado laterorostralmente em *Momotus*, é similar ao de

Alcedo atthis, Halcyon concreta (Alcedinidae), Nyctiornis amycta (Meropidae) e C. benghalensis (Coraciidae). Já a forma e direcionamento do côndilo caudal do quadrado influenciam no movimento da mandíbula de modo a indicar a direção na qual o osso articular desliza no quadrado durante a abdução da maxila inferior (Bock 1960).

A região do palato mostrou-se significativamente distinta entre a espécie estudada e os demais Coraciiformes (Burton 1984). Observou-se que em sua porção caudolateral o palatino apresenta uma expansão lateral, a lamela caudolateral palatina, de aspecto arredondado e com uma abrupta diminuição da largura deste osso em sua articulação com o pterigóide. Todavia, em Todidae, Meropidae e Alcedinidae a lamela caudolateral palatina forma um processo pontiagudo (Burton, 1984). Donatelli (1992, 1996), estudando Galbulidae e Picidae, não observou esta estrutura pontiaguda. Por outro lado, Donatelli (1997) constatou um processo transpalatino em arapaçus (Dendrocolaptidae), projetando-se caudalmente a partir dos bordos laterais do palatino.

Burton (1984) observou que a fusão do vômer com os maxilopalatinos em M. momota parece ser incompleta. Nos espécimes analisados neste trabalho também foi observado que a área de fusão entre os dois ossos é restrita a um pequeno septo da região anterior do vômer. O tipo de palato observado em M. momota caracteriza o cranio como desmognato (Beddard 1898, Lowe 1948), definido por Huxley (1867) a partir da presença de um osso vomeriano muito reduzido ou inexistente, delgado e afilado rostralmente. Acrescenta ainda que os processos maxilopalatinos são unidos rostralmente, próximo à região maxilar; a porção caudal do palatino e rostral do pterigóide se articula diretamente com a região paraesfenoidal. Embora Huxley (1867) tenha utilizado o tipo de palato para agrupar os táxons de Aves, a tentativa mostrouse inadequada, uma vez que os grupos não relacionados filogeneticamente podem mostrar o mesmo padrão de palato.

O proc. lateralis parasphenoidalis é curto e largo projetando-se em sentido ventrolateral. Em M. momota não foi observada uma articulação secundária com a mandíbula, formada pelo processo basiesfenoidal lateral como cita Bock (1960), que observou em algumas aves este tipo de articulação com a mandíbula.

Quanto à forma e curvatura da mandíbula, *M. momota* apresenta maior similaridade com *A. atthis* e *N. amycta*. Burton (1984) registrou um processo retroarticular somente para Phoeniculidae e Upupidae, sendo que para os Momotidae não faz menção a esta estrutura; todavia, nos espécimes analisados, o processo retroarticular mostrou-se relativamente bem desenvolvido. Olson (1976), estudando um fóssil de *Protornis*, observou um processo medial longo e fino a partir do processo retroarticular, assim como em Todidae e Momotidae, famílias das quais é provavelmente um ancestral. Comparando ainda a sínfise mandibular robusta, achatada e de certa forma espatulada de *Protornis* observou que não se comparava a nenhuma outra ave não-Passeriforme, exceto com os Todidae e Momotidae; no entanto, estas características correspondem mais à sínfise

de *Electron platyrhynchum* e *Hylomanes momotula* do que aquela de *M. momota*, menos desenvolvida e mais próxima daquela existente em *Todus* (obs. pess.).

Musculatura. A força necessária para movimentar as maxilas é conseguida através da ação de sete músculos, dos quais alguns possuem um complexo arranjo de partes separadas (Bock 1964, Bülher 1981). A intensidade e direção da força exercida por cada músculo depende de seus ligamentos, massa, estrutura interna (incluindo a direção das fibras), posicionamento exato dos elementos ósseos que movimentam as maxilas, tipo da contração muscular, interação com outros músculos e alguns outros fatores (Bock 1964).

O fechamento da mandíbula envolve tanto músculos que agem somente sobre a mandíbula, como músculos que agem simultaneamente sobre ambas as maxilas (Bock 1964). O sistema aductor mandibular compõe-se de um grupo de músculos externos e um de músculos internos, que agem conjuntamente e têm a ação primária de elevar a mandíbula no sentido de fechar o bico (Bülher 1981). Os músculos adductor mandibulae externus superficialis, medialis e profundus representam o grupo externo. Estes músculos, de uma forma geral, se originam nas regiões lateroesfenoidal e na face lateral da caixa craniana, inserindo-se na porção intermediária da mandíbula, de forma que ligam a região da fossa temporal e a face caudal do processo orbital do quadrado à mandíbula (Bock 1964, Donatelli 1992). O sistema aductor interno liga a região lateroesfenoidal, o corpo e o processo orbital do quadrado à mandíbula, enquanto o sistema pterigóideo liga a região palatina às regiões laterocaudal, caudomedial e medial da mandíbula (Bock 1964, Bülher 1981).

A abertura do bico é realizada pela ação de três músculos: depressor mandibulae, protractor quadrati e protractor pterygoidei (Bock 1964); contudo, este último músculo é considerado por alguns autores como parte do M. protractor quadrati et pterygoidei (ver Donatelli 1996). O sistema depressor mandibular tem como ação principal abaixar a mandíbula de forma a possibilitar a abertura do bico; em algumas aves, pode também causar uma pequena elevação da maxila superior (Bülher 1981). Este sistema liga a região laterocaudal do crânio às regiões laterocaudal e caudal da mandíbula. O sistema protractor do quadrado tem como ação principal a protração da maxila superior. As fibras inseridas na face medial do processo orbital do quadrado, tornam possível o movimento de rotação do quadrado, puxando o osso palatino e a barra jugal para frente, o que permite a elevação da maxila superior. O sistema protractor do quadrado liga a região lateroesfenoidal e do septo interorbital à face medial do processo orbital do quadrado e ao pterigóide, respectivamente.

Lakjer (1926) descreveu este sistema como sendo constituído por três partes, as quais denominou superficialis, medialis e profundus. Esta divisão foi usada posteriormente por um grande número de autores em trabalhos sobre a musculatura relacionada ao movimento das maxilas, principalmente para os grupos de Charadrii, por Bams (1956),

Merz (1963), Höfling e Gasc (1984), Gennip (1986) e Donatelli (1992).

De uma forma geral, os músculos do sistema aductor mandibular de *M. momota* são bem desenvolvidos (exceto o *M. adductor mandibulae posterior*) se comparados com os de espécies de outros grupos; conquanto, alguns são menos desenvolvidos e participam de forma menos efetiva na cinética dos elementos ósseos e musculares que movimentam as maxilas (ver Beecher 1953, Zusi 1962, 1969, Richards e Bock 1973).

Dentre os Coraciiformes, quanto à organização dos músculos adutores externos, foi observada uma grande variação na estrutura, forma e orientação dos músculos. Momotus momota apresenta maior similaridade com os Alcedinidae e Meropidae em relação ao M. adductor mandibulae externus superficialis, diferindo dos Todidae quanto ao tamanho do músculo e aponeuroses associados. Burton (1984) observou que o M. adductor mandibulae externus rostralis lateralis, que corresponde aqui ao segundo feixe do M. adductor mandibulae externus superficialis, encontra seu maior desenvolvimento em M. momota e Todus viridis, sendo vestigial em N. amycta. Não foi detectado nenhum correspondente para a pars caudalis do M. adductor mandibulae externus observado por Burton (1984) em todos os Coraciiformes. Ainda para M. momota, Burton (1984) cita que uma das aponeuroses do M. a. m. e. caudalis se une ao tendão do M. a. m. e. superficialis e uma outra aponeurose com o M. a. m. e. medialis; no entanto, isto não foi observado no presente trabalho. Da mesma forma, o lobo pós-orbital do M. adductor mandibulae externus rostralis não apresenta correspondente no indivíduo aqui analisado. Höfling e Gasc (1984) e Donatelli (1992), respectivamente, também não descreveram estes músculos em Ramphastidae e Galbulidae. Em Picidae, Donatelli (1996) observou que o M. a. m. e. caudalis (o qual parece corresponder ao M. adductor mandibulae externus profundus em M. momota) apresenta o ponto de inserção diferente nos Picidae por não haver um processo esquamosal bem desenvolvido, originando-se desta forma no processo ótico do quadrado, o qual se encontra mais exposto. Para as famílias de Coraciiformes, Burton (1984) observou maior desenvolvimento do M. a. m. e. caudalis para Meropidae, sendo que para Todidae, Alcedinidae e Momotidae este músculo mostrou-se reduzido.

Constatou-se para o M. a. m. e. medialis e profundus que não existe uma similaridade entre os grupos mais próximos à M. momota; mas, há correspondência com Galbula (Galbulidae) e Indicator (Indicatoridae), ambos Piciformes. Zusi (1962) e Burton (1984) concordaram quanto a existência de muitas diferenças na estrutura dos adutores externos e na organização das aponeuroses dentro das espécies analisadas. As aponeuroses podem ser dispostas somente na porção terminal do músculo ou o músculo pode se originar diretamente a partir de uma aponeurose e se inserir através de fibras carnosas na mandíbula, ou ainda a aponeurose pode estar ausente. Burton (1984) observou que em Rostratula

(Rostratulidae) as estruturas deste músculo eram significantemente diferentes das encontradas nas espécies da subordem Charadrii. Donatelli (1992), estudando Galbulidae, observou o mesmo somente em *Brachygalba lugubris* e *Jacamerops aurea*. Comparando a estrutura do sistema adutor externo de *M. momota* com a de outros Coraciiformes, observou-se que a organização das aponeuroses associadas varia significantemente entre as espécies.

É pertinente discutir o M. adductor mandibulae posterior juntamente com o pseudotemporalis profundus devido à estreita relação entre estes músculos, tanto funcionalmente quanto morfologicamente. Em M. momota foram observados três feixes musculares distintos compondo o M. pseudotemporalis profundus, sendo que um deles tem origem aponeurótica que se dá no tubérculo dorsal do processo orbital do quadrado. Devido ao seu grande desenvolvimento, este músculo recobre completamente o M. adductor posterior. Dentre as espécies analisadas na literatura, as de Todidae são as que mais se assemelham quanto ao tamanho do músculo, apesar de não possuir nenhuma aponeurose de origem. Entretanto, os Coraciidae e Meropidae também apresentam grande desenvolvimento deste músculo em relação aos outros Coraciiformes; entretanto, em Meropidae o tamanho do M. pseudotemporalis profundus não é suficiente para encobrir o M. adductor posterior. Em Alcedinidae o M. adductor posterior é bem desenvolvido mas, devido à redução do processo orbital do quadrado, sua inserção é praticamente limitada ao corpo do quadrado. Dentre os Piciformes, os Galbulidae e os Picidae são os que mais se assemelham ao padrão observado para o M. pseudotemporalis profundus nos indivíduos aqui analisados; contudo, seu tamanho é reduzido em Galbulidae de forma que é possível observar o M. adductor posterior lateralmente, o que não é possível em Picidae. Por sua vez, os Ramphastidae (Höfling e Gasc 1984) apresentam maior similaridade quanto ao número de feixes, mas diferem, sobremaneira, quanto à organização estrutural destes músculos no que se refere à sua associação com as aponeuroses.

O M. pseudotemporalis superficialis, em relação aos outros músculos do sistema adutor interno, é o que apresenta um padrão mais homogêneo dentre as espécies comparadas da literatura. Desta forma, este músculo é muito semelhante entre os Momotidae, os Todidae, os Meropidae e os Coraciidae, sendo que apresenta seu maior desenvolvimento em Momotidae, desenvolvimento intermediário em Meropidae e Coraciidae e menor desenvolvimento em Todidae. Em Momotus observa-se estrutura bipenada no feixe mais profundo, assim como em Baryphthengus (Momotidae), enquanto a estrutura simples observada em Electron (Momotidae) apresenta-se da mesma forma que em Todidae, Meropidae e Coraciidae (Burton 1984).

De uma forma geral os músculos deste sistema constituem os adutores ventrais da mandíbula e depressores da região rostral. A função primária destes músculos é a retração do palatino, em relação à mandíbula (não necessariamente ao crânio) e, consequentemente, a depressão da maxila superior. A contração unilateral deste músculo auxilia no cruzamento lateral das pontas do bico, em direção contrária ao da contração, assim como os adutores externos. Este movimento das pontas do bico é possível considerando que o côndilo medial do quadrado pode desenvolver certo movimento para frente e para trás e executa movimento de pivô na superfície dorsal da borda internomandibular. A maior parte da força para retração do palatino em relação à mandíbula e conseqüente depressão do rostro é proveniente da contração das porções laterais de ambos os músculos pterigóideos. A participação do *M. pter. dors. med.* na adução da mandíbula e depressão da maxila superior é dúbia, devido a sua posição e pontos de origem e inserção (Richards e Bock 1973).

Zusi (1962), Burton (1984), Höfling e Gasc (1984) e Donatelli (1992) observaram que a estrutura dos músculos do sistema pterigóideo tem um número muito grande de variações. Dentro da ordem Coraciiformes, ocorre principalmente na origem do M. pterygoideus lateralis (no presente trabalho: M. dorsalis lateralis e ventralis lateralis) em Alcedinidae, Phoeniculidae e Bucerotidae, bem como no desenvolvimento da porção retratora do palatino em Upupidae, Phoeniculidae e Bucerotidae. Dentre os Coraciiformes a única família que se assemelha a M. momota, em relação à estrutura deste músculo, são os Todidae; no entanto, não apresentam o venter extenus do M. pterygoideus ventralis lateralis.

O músculo protractor da maxila superior é frequentemente dividido em dois músculos distintos, o *M. protractor pterygoidei (sensu stricto)* que se insere no pterigóide e o *M. protractor quadrati* que se insere no quadrado (Richards e Bock 1973). Durante as dissecções foi observado que estes dois músculos se originam e se inserem em regiões bastante distintas e desta forma optou-se por descrevê-los separadamente; apesar disso, esses músculos agem simultaneamente.

Os Momotidae apresentam os músculos do sistema protractor do quadrado pouco desenvolvidos em relação ao volume de massa muscular comparado às outras famílias de Coraciiformes (Burton 1984). Momotus momota apresenta os dois músculos protratores do quadrado; todavia, Burton (1984) não observou claramente a distinção desses músculos em Baryphthengus. Não há na literatura qualquer indício sobre a inserção do M. protractor pterygoidei no tubérculo protractor pterigóide. Dentre os Coraciiformes, M. momota assemelha-se aos Todidae quanto a distinção deste músculo em duas partes; contudo, nesta última família ambas encontram-se mais desenvolvidas, assim como nos Meropidae e Coraciidae. Nos Alcedinidae este músculo é muito pouco desenvolvido, mas relativamente largo. Sua inserção se dá no corpo do quadrado, e não no processo orbital do quadrado, uma vez que este é ausente ou vestigial nos Alcedininae e Cerylinae.

Em relação aos músculos do sistema depressor mandibular, Burton (1984) afirmou que, de uma forma geral, para Coraciiformes e Piciformes, estes originam-se na região

exoccipital do crânio e se inserem na região caudal articular, incluindo, em alguns casos, a superfície caudal do processo medial da mandíbula; entretanto, em ambas situações a inserção se dá através de fibras carnosas. De acordo com este autor, com exceção de Upupidae e Phoeniculidae (Coraciiformes), as aponeuroses são pouco desenvolvidas; no entanto, Donatelli (1992, 1996) observou diferentemente que as aponeuroses são bem desenvolvidas no sistema depressor mandibular, da mesma forma como constatado em M. momota. Estas aponeuroses têm importante função no que diz respeito à inserção muscular na superfície caudal da mandíbula (Donatelli 1996). Höfling e Gasc (1984) observaram que em Ramphastos tucanus existem aponeuroses entre os feixes desse sistema e que estão inseridas na mesma região da mandíbula. Zusi (1962), estudando Rynchops nigra, observou inserções carnosas e aponeuróticas neste sistema, de tal forma que as aponeuroses participam ativamente do sistema depressor mandibular.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos Elizabeth Höfling e Sergio Roberto Posso pela leitura crítica do manuscrito. Agradecemos também José Fernando Pacheco, Fernando Costa Straube e Regina H. F. Macedo pela extensa e penosa revisão geral e leitura crítica do manuscrito. Gostaríamos de expressar a nossa gratidão a Jaqueline Martins pela elaboração dos desenhos com tinta nanquim, a João Augusto Piratelli pelo auxílio no trabalho de campo em Três Lagoas e a Mario de Vivo, Ricardo M. C. Castro e Lilian Casatti pelo apoio e incentivo durante a realização deste trabalho. Agradecemos ainda à FAPESP (processo 96/03815-8) pelo auxílio concedido a um dos autores, sem o qual este trabalho não poderia ter sido realizado.

REFERÊNCIAS

Bams, R. A. (1956) On the relation between the attachment of jaw muscles and surface of the skull in *Podiceps cristatus* L., with some notes on the mechanical properties of this part of the head. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen* (series C, I, II, III, IV parts).

Baumel, J., A. S. King, J. E. Breazile, H. E. Evans e J. C. V. Berge (eds.) (1993) *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2nd ed. Cambridge: Nuttal Ornithological Club. (Publication n.23).

Beddard, F. E. (1898) The structure and classification of birds. London: Longmans & Green.

Beecher, W. J. (1953) Feeding adaptations and systematics in the avian order Piciformes. *J. Wash. Acad. Sci.* 43:293-299.

Bock, W. J. (1960) Secondary articulation of the avian mandible. *Auk* 77:19-55.

____(1964) Kinetics of the avian skull. J. Morph. 114:1-42.

Bülher, P. L. (1981) Functional anatomy of the avian jaw apparatus, p. 439-465. *In:* A. S. E. King e J. Melelland

- (eds.) Form and function in birds. v.2. London: Academic Press.
- Burton, P. J. K. (1984) Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 47:331-443.
- Chapman, F. M. (1923) The distribution of the Motmots of the Genus *Momotus*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 48:27-59.
- De Beer, G. R. (1937) The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon Press.
- Donatelli, R. J. (1992) Cranial osteology and myology of the jaw apparatus in the Galbulidae (Aves, Piciformes). *Arq. Zool.* 32:1-32.
- (1996) The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotropical Woodpeckers (Aves: Piciformes). *Arq. Zool.* 33:1-70.
- (1997) Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni) 1.
 Gêneros Glyphorhynchus, Campylorhamphus, Dendrocincla, Xiphorhynchus e Dendrocolaptes. Ararajuba 5:19-37.
- Feduccia, A. (1977) A model for the evolution of perching birds. *Syst. Zool.* 26:19-31.
- Forshaw, J. M. (1987) Kingfishers and related birds: Todidae, Momotidae, Meropidae. London, Melbourne: Landsdowne Ed.
- Gardner, L. L. (1925) The adaptative modifications and taxonomic value of the tongue in birds. *Proc. U. S. Nat. Museum* 67:33.
- Garrod, A. H. (1878) On the systematic position of the Momotidae. Proc. Zool. Soc. 1878: 100-112.
- Gasc, J. P., S. Lecuru-Renous e R. Saban (1973) Recherches fonctionelles en anatomie. Quest. Medical 23:2489-2500.
- Höfling, E. e J.-P. Gasc (1984) Biomécanique du crâne et du bec chez Ramphastos (Ramphastidae, Aves). Gegenbaurs Morph. Jahrb. 130:125-47.
- Huxley, T. H. (1867) On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proc. Zool.* Soc. 27:415-472.
- Jollie, M. (1957) The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. J. Morphol. 100:389-436.
- Lakjer, T. (1926) Studien über die Trigeminusversorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Kopenhagen: C. A. Reitzel Buchlandlung.
- Larcombe, P. F. (1991) Breeding Blue-crowned Motmot at Kilverstone Wildlife Park. Avic. Mag. 97:38-40.
- Lindholm, J. H. (1991) The Blue-crowned Motmot. Watchbird 18:48-52.

- Lönnberg, E. (1927) Some speculations on the origin of the North American ornithic fauna. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Ban. 4:1-24.
- Lowe, P. R. (1948) What are the Coraciiformes? *Ibis* 90:572-582.
- Merz, R. L. (1963) Jaw musculature of the Mourning and White-winged Doves. *Univ. Kans. Publis. Mus. Nat. Hist*, 12:521-551:
- Murie, J. (1872) On the skeleton of *Todus*, with remarks as its allies. *Proc. Zool. Soc. London* 1872:664-680.
- Olson, S. L. (1976) Oligocene fossils bearing on the origins of the Todidae and the Momotidae (Aves: Coraciiformes). *Smithson. Contr. Paleobiol.* 27:111-119.
- Parker, W. K. (1869) On the structure and development of the Common Fowl (*Gallus domesticus*). *Philos. Trans. R. Soc.* 159:755-807.
- (1875) On the morphology of the skull in the woodpeckers (Picidae) and wrynecks (Jyngidae). Trans. Linn. Soc. Lond. 1:1-22.
- Raitt, R. J. e G. Orejuela (1976) Comparative ecology and behaviour of Turquoise-browed and Blue-crowned Motmots in the Yucatán Peninsula. *Dissertation Abstr. Int.* (B) 36:42-74.
- Richards, L. P. e W. J. Bock (1973) Functional anatomy and adaptative evolution of the feeding apparatus in the Hawaiian honeycreeper genus *Loxops* (Drepanidae). *Ornithol. Monogr.* 15:1-73.
- Schauensee, R. M. de (1982) *The birds of South America*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences.
- Sibley, C. G. e J. E. Ahlquist (1972) A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 39:1-276.
- _____ (1986) Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA. Scientific American. 254:68-78.
- Sick, H. (1997) *Ornitologia Brasileira*. Rio de Janeiro: Editora Nova Fronteira.
- Skutch, A. F. (1964) Life history of the Blue-Diademed Motmot *Momotus momota*. *Ibis* 16:321-332.
- Van Gennip, E. M. S. J. (1986) The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus of the Pigeon (*Columba livia L.*). *Neth. J. Zool.* 36:1-46.
- Verheyen, R. (1955) Analise du potentiel morphologique et considérations sur la systématic des Coraciiformes (Wetmore, 1934). Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 31:1-16.
- Zusi, R. L. (1962) Structural adaptations of the head and neck in the Black Skimmer *Rynchops nigra* Linnaeus. *Publ. Nuttal Orn. Club.* v.3.
- _____ (1969) Osteology and myology of the head and neck of the Pied-Billed Grebes (*Podilymbus*). *Misc. Publ. Mus. Zool.* 139:1-49.