

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 49(21):257-275, 2009

www.mz.usp.br/publicacoes
www.revistasusp.sibi.usp.br
www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

OSTEOLOGIA CRANIANA DE NYCTIBIIDAE (AVES, CAPRIMULGIFORMES)

THIAGO VERNASCHI VIEIRA DA COSTA¹
REGINALDO JOSÉ DONATELLI²

ABSTRACT

The Potoos form an exclusively neotropical family of nocturnal birds distributed throughout Central and South America, except Chile, and reaching their highest diversity in the Amazon region. The seven currently recognized species are certainly among the most poorly known birds of this region. They are characterized by a distinctive mimicry of vegetal trunks, where they remain almost motionless during daytime. For this reason, their nocturnal and cryptic habits make them exceedingly difficult to study. Published accounts on behavior and natural history of the family are scarce and contributions regarding its anatomy are rare. Here we sample six of the seven currently recognized species of Nyctibiidae, including Nyctibius grandis, N. aethereus, N. griseus, N. jamaicensis, N. leucopterus and N. bracteatus, in order to conduct a detailed and illustrated description of the skull and jaw osteology. High interspecific variation in skull osteology was observed in the family. Species of this family possess a highly modified skull, adapted to their life habits, which shelters their well developed eyes and permits a large mouth opening. The bones that form the palate structure exhibit a dorsoventral flattening, particularly in the pterigoid and parasphenoid bones, with the palatine bone being a broadly developed, wing-shaped structure. In the maxilar region, near the jugal arch, there is a "tooth-like" projection, unique among birds, which may assist in the retention of prey upon capture. The vomer bone is highly variable within the family, showing varying numbers of rostral projections among species. The broad occipital region exhibits large spacing between the quadrate bones, which are vertically disposed and possess a reduced processus orbitalis. The mandible, which is flexible and elastic, has an extremely short symphyseal region and sindesmotomic joints in both mandibular rami. As a family, potoos possess a highly specialized skull which provides insight into the relationship between the form of the structures and the feeding habits of the species. Furthermore, the large interspecific variation in skull morphology emphasizes the needs for taxonomic revision within the family, which at present is lumped into a single genus.

KEYWORDS: Osteology; Skull; Potoos; Nyctibiidae, Caprimulgiformes.

1. Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências de Botucatu, CEP 18618-100, Rubião Júnior, Botucatu, São Paulo, Brasil. Endereço atual: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Coleções Zoológicas, Coleção de Aves, Caixa Postal 478, Manaus, Amazonas, Brasil. E-mail: thiagobio@hotmail.com

2. Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Departamento de Ciências Biológicas, Campus de Bauru, Caixa Postal 473, CEP 17001-970, Bauru, São Paulo, Brasil. E-mail: rjdonat@yahoo.com.br

INTRODUÇÃO

A família Nyctibiidae (urutaus ou mães-da-lua) pertence à ordem Caprimulgiformes, a qual é tradicionalmente composta ainda pelas famílias Steatornithidae, Caprimulgidae, Aegothelidae e Podargidae. A família é composta por sete espécies incluídas em um único gênero *Nyctibius* Vieillot, 1816: *N. grandis* (Gmelin, 1789), *N. aethereus* (Wied, 1920), *N. griseus* (Gmelin, 1789), *jamaicensis* (Gmelin, 1789), *N. maculosus* Rigway, 1912, *N. leucopterus* (Wied, 1921) e *N. bracteatus* Gould, 1846, distribuídas desde o México até a América do Sul, exceto Chile, e alcançando sua maior diversidade na região amazônica (Cohn-Haft, 1999). O mais antigo fóssil atribuído aos Nyctibiidae, *Euronyctibius kurochkini* Mourer-Chauviré 1988, data do período entre o Eoceno Superior e o Oligoceno Superior da França, com idade aproximada de pelo menos 25 milhões de anos. São conhecidos também fósseis do gênero extinto *Paraprefica*, do Eoceno Médio da Alemanha (Mayr, 2001), e de *Nyctibius griseus* e *N. jamaicensis* do Pleistoceno do Brasil e da Jamaica, respectivamente (Brodkorb, 1971; Sick, 1997; Cleere & Nurney, 1998).

Os Nyctibiidae são aves de hábitos noturnos caracterizadas por uma distintiva camuflagem em troncos vegetais, onde costumam permanecer imóveis durante o período diurno. Essa camuflagem se deve ao padrão críptico de coloração da plumagem, em tons de cinza e marrom semelhante ao tronco ou galho onde pousam, e ao comportamento de levantar a cabeça dirigindo o bico verticalmente para cima, com os olhos quase ou totalmente fechados, e encostar a cauda ao longo do tronco, simulando uma continuação deste (Sick, 1997). Por conta dos hábitos noturnos e comportamentos crípticos, o estudo de seus hábitos de vida se torna excessivamente difícil (Mariaux & Braun, 1996; Cohn-Haft, 1999). Logo, estudos específicos sobre comportamento e história natural de Nyctibiidae são bastante escassos. Os exemplos mais claros de quão incipiente é o conhecimento da história natural dessas espécies são as recentes redescobertas de *N. leucopterus*, uma espécie considerada extinta desde o século XIX recentemente registrada na Amazônia (Cohn-Haft, 1993) e reencontrada na Mata Atlântica (Whitney *et al.*, 2003), além das constantes extensões na distribuição conhecida de algumas espécies (*p. ex.* Cleere & Ingels, 2002; Claessens *et al.*, 2005; Pelletier *et al.*, 2006; Ingels *et al.*, 2008).

A exemplo da escassez de informações sobre história natural e biologia das espécies de Nyctibiidae, raros são os trabalhos publicados sobre a anatomia desta família. Livezey & Zusi (2001, 2007) enfatizam

a necessidade de se realizar estudos detalhados sobre as estruturas do crânio e seus órgãos associados nas aves, uma vez que essa diversidade morfológica é uma importante fonte de caracteres utilizada em análises filogenéticas. A literatura referente à anatomia de Nyctibiidae se resume basicamente aos trabalhos de Huxley (1867), Beddard (1898), Wetmore (1918), Cracraft (1968, 1981), Borrero (1974), Mayr (2001, 2002, 2005), Mayr & Manegold (2002), Johansson (2002), Mayr *et al.* (2003), Iwaniuk *et al.* (2006) e Livezey & Zusi (2006). No entanto, nenhum dos trabalhos descreve com detalhes ou ilustra a anatomia das espécies. Este trabalho tem como objetivos descrever detalhadamente a osteologia craniana e mandibular de seis das sete espécies atualmente reconhecidas de Nyctibiidae, procurando responder às seguintes perguntas: 1) Como está organizada a osteologia craniana em Nyctibiidae? 2) Há consideráveis variações na anatomia do crânio entre as espécies?

MATERIAL E MÉTODOS

O material de estudo faz parte das coleções dos seguintes museus e instituições: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, Brasil (MPEG); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, SP, Brasil (MZUSP); Museu de História Natural de Taubaté, SP, Brasil (MHNT); Museum of Natural Science, Louisiana State University, Baton Rouge, EUA (LSUMZ); Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, EUA (MVZ); Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, EUA (UMMZ); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA (USNM).

O estudo foi realizado em 16 indivíduos pertencentes a seis espécies das sete atualmente reconhecidas por Monroe & Sibley (1993), Cohn-Haft (1999) e pelo South American Classification Committee – SACC (Remsen *et al.* 2009). Foram analisados os crânios e mandíbulas das seguintes espécies, com indicação da sigla, o número da coleção na qual o exemplar está depositado e a procedência, quando houver esta última informação: *Nyctibius griseus* MPEG A3795; MHNT 118, macho, rio Araguaia, MT, Brasil; MHNT 682, macho, rio Araguaia, MT, Brasil; LSUMZ 63174, sexo indet., Ucayali Dept., Rio Curanja, Peru; LSUMZ 86464, sexo indet., Madre de Dios Dept., Pampas de Heath, Peru; MVZ 123819, sexo indet., Juan Mina, NE Gamboa, Canal Zone, Panama; MVZ 126575, sexo indet., 5 km N Villavieja, Huila, Colombia; *Nyctibius grandis* MPEG 952, sexo indet., Taperinha, Pará, Brasil; MPEG A7702; MZUSP, sexo indet., Estado de

São Paulo; UMMZ 208494, sexo indet., Suriname; LSUMZ 109337, sexo indet., Loreto Dept., Quebrada Papaya, Peru; *Nyctibius aethereus* USNM 621717, macho, Guyana, North Side Acari Mountains; *Nyctibius leucopterus* LSUMZ 165791, sexo indet., Amazonas, Manaus, Faz. Esteio, Brasil; *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792, sexo indet., Amazonas, Manaus, Faz. Esteio, Brasil; *Nyctibius jamaicensis* MVZ 85696, sexo indet., Lake Olomega, Dept. San Miguel, El Salvador.

Os crânios foram descritos com o auxílio de um microscópio estereoscópico ZEISS SV11 (ocular 10x e objetivas variando entre 0,8-5,0x), e os espécimes estudados nos museus foram observados com auxílio de microscópios estereoscópicos disponíveis nas instituições. Os crânios e mandíbulas foram fotografados e desenhados em pranchas em vistas dorsal, ventral, lateral, caudal e rostrolateral no caso dos crânios, e em vista dorsal no caso das mandíbulas, seguidos de legenda com indicação dos ossos e estruturas. O osso quadrado foi somente desenhado do exemplar no qual pôde ser desarticulado (*N. grandis* LSUMZ 109337). A nomenclatura osteológica seguiu a *Nomina Anatomica Avium* (Baumel & Witmer, 1993) e, considerando-se que a maioria dos ossos cranianos são pares e que existe simetria bilateral, optou-se pela descrição osteológica no singular. Quando não havia nomenclatura existente para determinadas estruturas, convencionou-se a utilização de letras, como também utilizado por Höfling (1995) e Donatelli (1992, 1996, 1997), sendo utilizada a letra inicial de determinada região em que é descrita uma estrutura, como por exemplo crista M é a crista existente na região do osso maxilar, ou a letra inicial do tipo de acidente ósseo, por exemplo crista C1. A nomenclatura osteológica foi citada somente a primeira vez em latim com seu correspondente em português, como proposto por Posso & Donatelli (2007), quando tal estrutura ou região óssea é descrita no texto, e devido à fusão dos ossos nas aves, foram utilizadas as delimitações das regiões ósseas do crânio propostas por Jollie (1957).

RESULTADOS

1. *Ossa cranii*

Na região do osso frontal (*os frontale*, F – Figs. 1-4), em sua porção rostroventrolateral, dorsalmente ao osso ectetmóide, observa-se uma proeminência característica com forma globosa (PrF, Figs. 5-8; 13-16). Caudalmente a esta proeminência, na porção ventrocaudal da região frontal, observa-se uma fossa. Em *Nyctibius leucopterus*, essa proeminência encontra-

se mais próxima do osso ectetmóide, no entanto sem contactá-lo. Em *N. bracteatus*, tal proeminência encontra-se mais caudalmente, dorsorrostralmente à região do osso mesetmóide no septo interorbital.

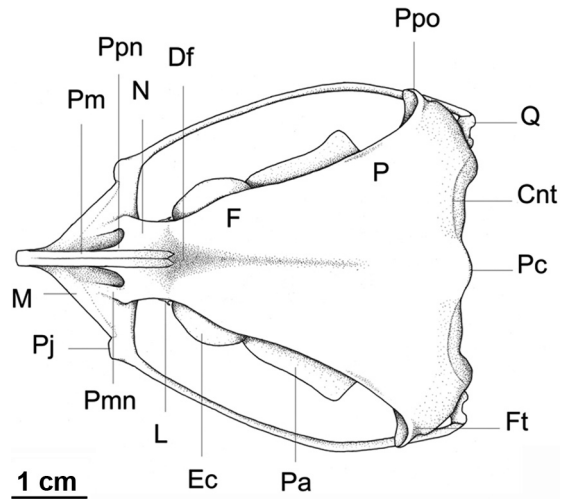


FIGURA 1: Vista dorsal do crânio de *Nyctibius griseus* LSUMZ 63174. Legenda: Cnt = Crista nucal transversa; Df = Depressão frontal; Ec = Ectetmóide; F = Frontal; Ft = Fossa temporal; L = Lacrimal; M = Maxilar; N = Nasal; P = Parietal; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Pj = Projeção do Jugal; Pm = Pré-maxilar; Pmn = Processo maxilar do nasal; Ppn = Processo pré-maxilar do nasal; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado.

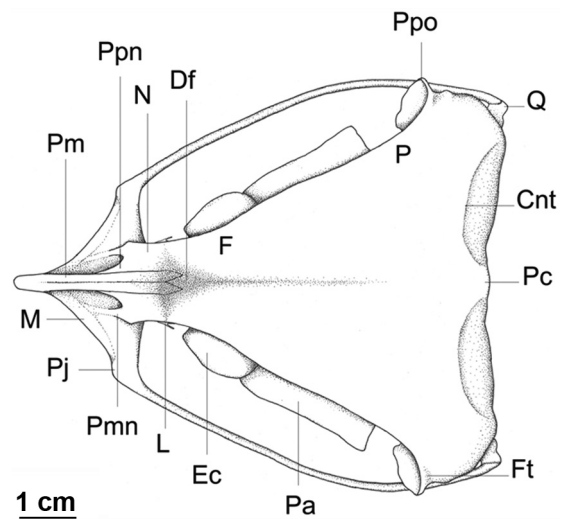


FIGURA 2: Vista dorsal do crânio de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494. Legenda: Cnt = Crista nucal transversa; Df = Depressão frontal; Ec = Ectetmóide; F = Frontal; Ft = Fossa temporal; L = Lacrimal; M = Maxilar; N = Nasal; P = Parietal; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Pj = Projeção do Jugal; Pm = Pré-maxilar; Pmn = Processo maxilar do nasal; Ppn = Processo pré-maxilar do nasal; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado.

O osso lacrimal (*os lacrimale*, L – Figs. 1, 2, 5-7, 13-15) é um osso extremamente reduzido em *Nyctibiidae*, articulando-se rostromedialmente com a região do osso nasal e caudomedialmente com a região do osso frontal. É um osso alongado e estreito (relação

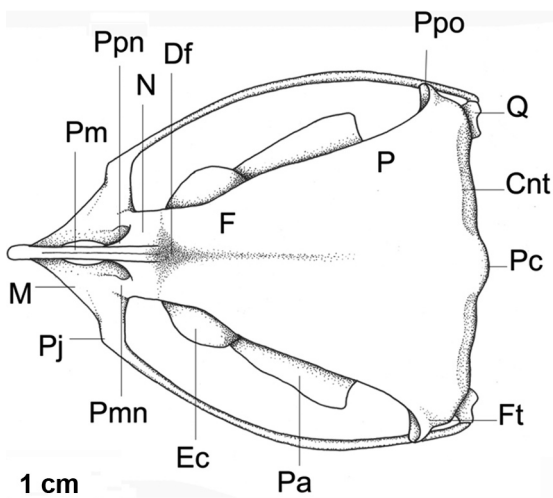


FIGURA 3: Vista dorsal do crânio de *Nyctibius leucopterus* LSUMZ 165791. Legenda: Cnt = Crista nucal transversa; Ec = Ectetmóide; F = Frontal; Ft = Fossa temporal; M = Maxilar; N = Nasal; P = Parietal; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Pj = Projeção do Jugal; Pm = Pré-maxilar; Pmn = Processo maxilar do nasal; Ppn = Processo pré-maxilar do nasal; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado.

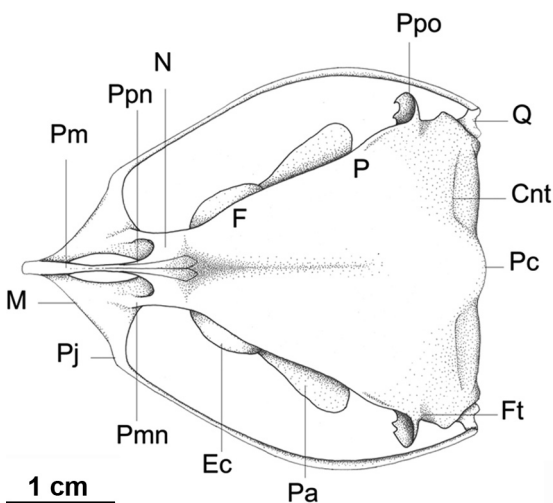


FIGURA 4: Vista dorsal do crânio de *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792. Legenda: Cnt = Crista nucal transversa; Ec = Ectetmóide; F = Frontal; Ft = Fossa temporal; M = Maxilar; N = Nasal; P = Parietal; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Pj = Projeção do Jugal; Pm = Pré-maxilar; Pmn = Processo maxilar do nasal; Ppn = Processo pré-maxilar do nasal; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado.

aproximada de comprimento-largura de 4 x 1). Apresenta rostralmente um processo ventral, direcionado ventrocaudalmente, talvez um vestígio do processo orbital (*processus orbitalis*) como observado em outras aves. Tal processo afila-se ventralmente, exceto em *N. jamaicensis*, onde apresenta a mesma espessura em todo seu comprimento. Em *Nyctibius leucopterus* há apenas o osso sem processo, e no espécime de *N. bracteatus* estudado o osso está ausente ou totalmente fundido aos ossos nasal e frontal.

O ectetmóide (*os ectetmóide*, Ec – Figs. 1-16) apresenta uma forma globosa, expandida lateralmente e achatada ventralmente, e está restrito à porção ros-

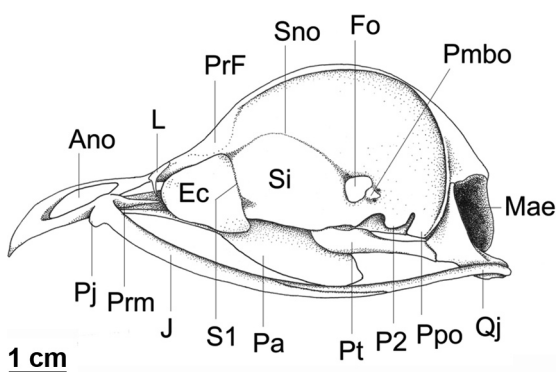


FIGURA 5: Vista lateral do crânio de *Nyctibius griseus* LSUMZ 86464. Legenda: Ano = Abertura nasal óssea; Ec = Ectetmóide; Fo = Forame óptico; J = Jugal; L = Lacrimal; Mae = Meato acústico externo; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; Pmbo = *Processus musculi bulbi oculii*; Ppo = Processo pós-orbital; Prm = Processo maxilopalatino; PrF = Proeminência do frontal; Pt = Pterigóide; P2 = Processo P2; Qj = Quadradojugal; SI = Septo interorbital; Sno = Sulco do nervo olfatório; S1 = Sulco S1.

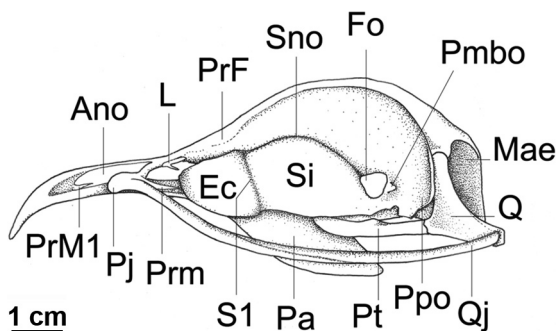


FIGURA 6: Vista lateral do crânio de *Nyctibius aethereus* USNM 621717. Legenda: Ano = Abertura nasal óssea; Ec = Ectetmóide; Fo = Forame óptico; L = Lacrimal; Mae = Meato acústico externo; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; Pmbo = *Processus musculi bulbi oculii*; Ppo = Processo pós-orbital; Prm = Processo maxilopalatino; PrM1 = Processo M1; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Qj = Quadradojugal; SI = Septo interorbital; Sno = Sulco do nervo olfatório; S1 = Sulco S1.

trotdorsal do palatino. Todavia, não atinge tal porção do osso palatino, embora próximo. Encontra-se fusionado em sua porção caudal com o septo interorbital exceto na região do sulco S1 (Figs. 5 e 6). Devido à configuração da órbita nesta família, o osso ectetmóide encontra-se mais rostralmente, ligeiramente fora da região orbital. Em *N. grandis* o ectetmóide é mais distante da órbita.

O septo interorbital em Nyctibiidae apresenta-se em parte fusionado ao mesetmóide de tal forma que se observa uma estrutura espessa, diferentemente do encontrado em outros grupos de aves, e em parte

distinto deste osso por meio do *sulcus nervi olfactorii* (Sno – Figs. 5-8). Tal sulco divide o septo interorbital em 2 porções descritas acima. A porção do septo que se encontra dorsalmente a esse sulco apresenta-se fusionada aos ossos frontal e nasal.

A região do osso mesetmóide é separada da região dorsocaudal do osso do ectetmóide pelo sulco S1 (Figs. 5-8); articula-se ventrorrostralmente ao osso palatino e ventrocaudalmente ao pterigóide (Figs. 5-12). O sulco S1 apresenta-se mais profundo em sua porção ventral em *N. griseus*, *N. jamaicensis*, *N. leucopterus* e *N. bracteatus*, sendo em *N. grandis* e *N. aethereus* mais raso em toda sua extensão.

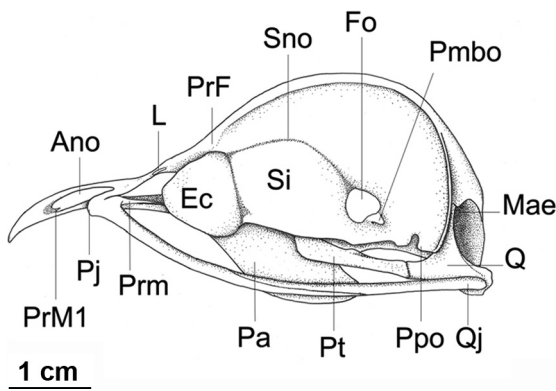


FIGURA 7: Vista lateral do crânio de *Nyctibius leucopterus* LSUMZ 165791. Legenda: Ano = Abertura nasal óssea; Ec = Ectetmóide; Fo = Forame óptico; L = Lacrimal; Mae = Meato acústico externo; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; Pmbo = *Processus muscoli bulbi oculii*; Ppo = Processo pós-orbital; Prm = Processo maxilopalatino; PrF = Proeminência do frontal; PrM1 = Processo M1; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Qj = Quadradojugal; SI = Septo interorbital; Sno = Sulco do nervo olfatório.

2. Os parasphenoidale, os basisphenoidale, os laterosphenoidale, os squamosum

A região do osso paraesfenóide (*os parasphenoidale*, Ps – Figs. 9-12) apresenta-se claramente achatada e é uma fusão do rostrum paraesfenóide (*rostrum parasphenoidale*) com o alaparaesfenóide (*ala parasphenoidalis*) apresentando uma forma triangular com o vértice direcionado rostralmente. O rostrum paraesfenóide limita-se caudalmente com a lâmina paraesfenóide (*lamina parasphenoidalis*) por meio da definida da crista CrC1 (Figs. 8-12). Apresenta uma evidente projeção rostral do paraesfenóide (PjR, Figs. 9-12). Tal projeção apresenta uma longa crista CrC1 que segue caudolateralmente no crânio, orientada à borda ventral do meato acústico externo. Em *N. bracteatus*, tanto a projeção quanto a crista não são evidentes. O rostrum paraesfenóide é largo e achatado dorsoventralmente, estreitando-se rostromedialmente; contata-se dorsomedialmente no palatino e dorsorostralmente no vômer. Observa-se em sua porção caudolateral o processo basiapterigóide, região de articulação com o osso pterigóide (*processus basiapterigoides*). A lâmina do paraesfenóide (*lamina parasphenoidalis*, Lp – Figs. 9-12) é formada pela fusão das regiões paraesfenóide e basisfenóide; situa-se caudalmente ao rostrum paraesfenóide e é limitado rostralmente pela crista basilar (CrB – Figs. 9-12), e caudalmente com o basioccipital. Medialmente nessa região há uma crista medial CrC2 (Figs. 8-12).

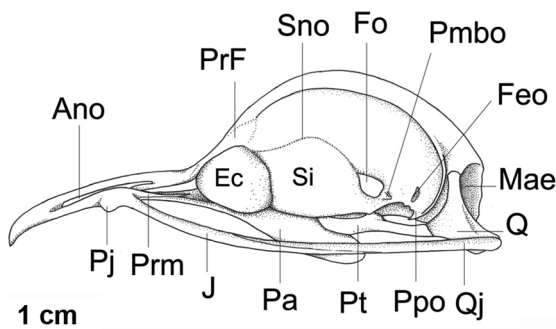


FIGURA 8: Vista lateral do crânio de *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792. Legenda: Ano = Abertura nasal óssea; Ec = Ectetmóide; Feo = Fenestra ovalada; Fo = Forame óptico; J = Jugal; Mae = Meato acústico externo; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; Pmbo = *Processus muscoli bulbi oculii*; Ppo = Processo pós-orbital; Prm = Processo maxilopalatino; PrF = Proeminência do frontal; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Qj = Quadradojugal; SI = Septo interorbital; Sno = Sulco do nervo olfatório.

Na região do osso lateroesfenóide (*os laterosphenoidales*), em sua porção caudolateral, há a formação de uma lâmina que participa da formação do processo pós-orbital, expandindo-se lateralmente e possibilitando um aumento lateral da órbita. Nessa lâmina, em sua porção ventral, observam-se dois processos, um medial (P2) e um lateral (P3). O processo lateral P2 se mostra mais desenvolvido em relação a P3. Medialmente aos

processos P2 e P3, nota-se um conspícuo processo P4, mais desenvolvido em *N. grandis*. Em *N. grandis*, os processos P2 e P3 apresentam-se menos conspícuos. Em *N. bracteatus* observa-se dois processos mais estreitos e pontiagudos, direcionados ventromedialmente. Ainda nesta espécie, observa-se uma fenestra ovalada (Feo – Figs. 8 e 12), provavelmente da fusão do processo P4 à região lateral do laterosfenóide.

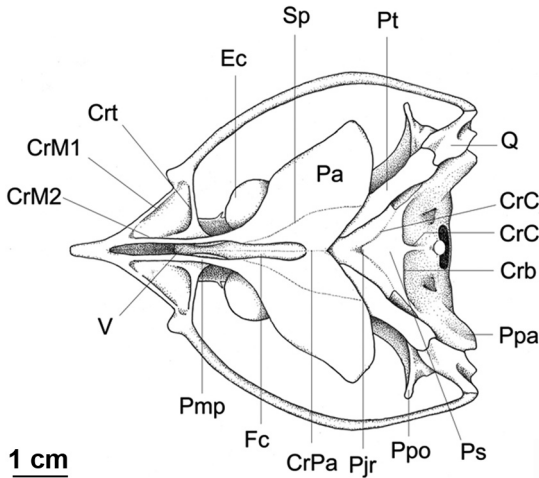


FIGURA 9: Vista ventral do crânio de *Nyctibius jamaicensis* MVZ 85696. Legenda: Crb = Crista basilar transversa; CrC1 = Crista C1; CrC2 = Crista C2; CrM2 = Crista M2; CrM1 = Crista M1; CrPa = Crista palatina; Crt = Crista transversa; Ec = Ectetmóide; Fc = Fossa coanal; Pa = Palatino; Pjr = Projeção do rostroparaesfenóide; Pmp = Processo maxilar do palatino; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Ps = Paraesfenóide; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Sp = Sulco da artéria palatina; V = Vômer.

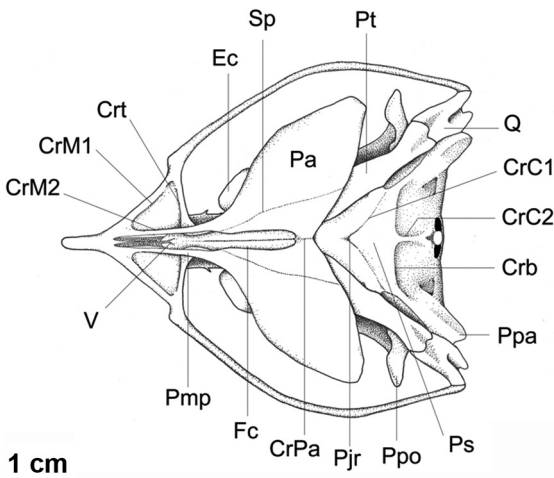


FIGURA 10: Vista ventral do crânio de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494. Legenda: Crb = Crista basilar transversa; CrC1 = Crista C1; CrC2 = Crista C2; CrM2 = Crista M2; CrM1 = Crista M1; CrPa = Sutura longitudinal interpalatina; Crt = Crista transversa; Ec = Ectetmóide; Fc = Fossa coanal; Pa = Palatino; Pjr = Projeção do rostroparaesfenóide; Pmp = Processo maxilar do palatino; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Ps = Paraesfenóide; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Sp = Sulco da artéria palatina; V = Vômer.

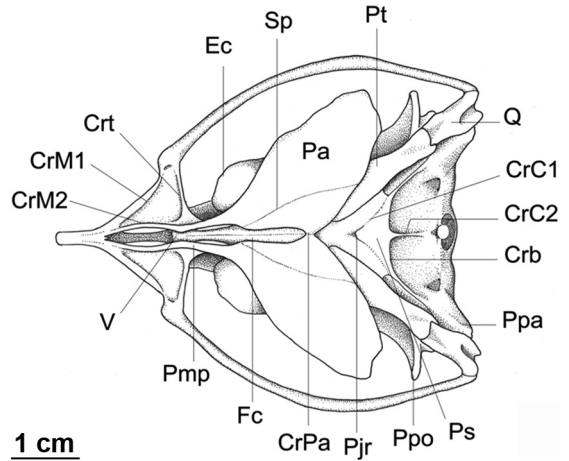


FIGURA 11: Vista ventral do crânio de *Nyctibius leucopterus* LSUMZ 165791. Legenda: Crb = Crista basilar transversa; CrC1 = Crista C1; CrC2 = Crista C2; CrM2 = Crista M2; CrM1 = Crista M1; CrPa = Sutura longitudinal interpalatina; Crt = Crista transversa; Ec = Ectetmóide; Fc = Fossa coanal; Pa = Palatino; Pjr = Projeção do rostroparaesfenóide; Pmp = Processo maxilar do palatino; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Ps = Paraesfenóide; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Sp = Sulco da artéria palatina; V = Vômer.

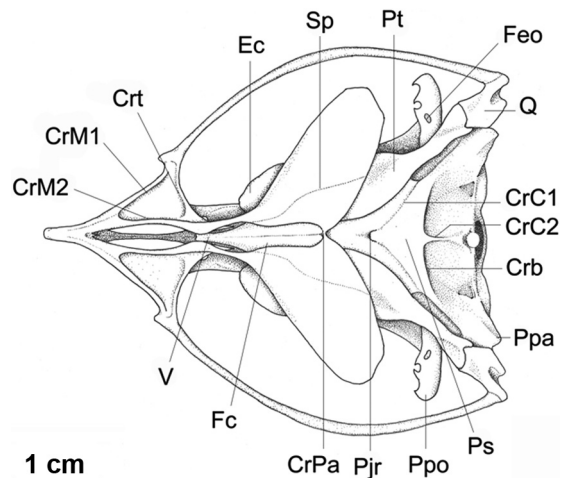


FIGURA 12: Vista ventral do crânio de *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792. Legenda: Crb = Crista basilar transversa; CrC1 = Crista C1; CrC2 = Crista C2; CrM2 = Crista M2; CrM1 = Crista M1; CrPa = Sutura longitudinal interpalatina; Crt = Crista transversa; Ec = Ectetmóide; Fc = Fossa coanal; Feo = Fenestra ovalada; Pa = Palatino; Pjr = Projeção do rostroparaesfenóide; Pmp = Processo maxilar do palatino; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Ps = Paraesfenóide; Pt = Pterigóide; Q = Quadrado; Sp = Sulco da artéria palatina; V = Vômer.

Caudoventromedialmente na órbita se observa o forâmên óptico (FO – Figs. 5-8), e lateralmente a ele nota-se o bem desenvolvido *processus musculi bulbi oculii* (Figs. 5-8). Dorsocaudalmente a esse processo observam-se o *foramen nervi maxillomandibularis* e o *foramen nervi ophthalmici*.

A região do osso esquamosal (*os squamosum*) restringe-se à porção caudolateral do crânio. Está em parte fusionada com a região do osso lateroesfenóide. Contata-se medialmente ao parietal por meio da crista temporal e caudalmente à *crista nuchalis transversa*. A borda dorsal do meato acústico externo (*meatus acusticus externus*, MAE – Figs. 5-8) talvez seja formada pela fusão do esquamosal com o parietal. O esquamosal participa da formação do processo pós-orbital dorsalmente (Ppo – Figs. 1-8)

Observa-se uma curta e profunda fossa temporal (*fossa temporalis*, FT – Figs. 1-4) com uma crista temporal (*crista temporalis*) dorsal, que se limita com a região parietal. A fossa temporal dispõe-se perpendicularmente no crânio, delimitando altura maior que seu comprimento. A fossa apresenta-se profunda, exceto em sua porção mais ventral, na região de fusão com o lateroesfenóide. Em *N. bracteatus*, a crista apresenta-se mais desenvolvida e a fossa mais profunda e larga. Ventralmente à fossa, observa-se a *cotylo quadratica squamosi*, região de articulação com o *capitulum squamosi* do osso quadrado.

Parece ter havido uma tendência ao encurtamento dorsolateral e rostrocaudal do crânio, de tal forma que a fossa temporal ficou restrita laterocaudalmente entre o osso lateroesfenóide e a região occipital. Por conta disso, a fossa resultante é curta e profunda.

3. Os basioccipitale, os exoccipitale, os supraoccipitale

A região occipital, composta pelas regiões dos ossos basioccipital, exoccipital e supraoccipital fusionados e formando a parede caudal do crânio, apresenta-se muito larga em Nyctibiidae. A região supraoccipital é limitada dorsalmente pelos ossos parietais na região da crista nuchal transversa (*crista nuchalis transversa*, CrNT – Figs. 1-4, 17 e 18); ventrolateralmente pela região exoccipital e ventromedialmente pelo forame magno (*foramen magnum*, Fm – Figs. 17 e 18). Em sua porção mediana, observa-se a proeminência cerebelar (*proeminentia cerebellaris*, Pc – Figs. 1-4, 17 e 18). Nessa região, dorsolateralmente ao forame magno, observa-se o *foramen veni occipitalis* (Fvo – Figs. 17 e 18) e seu sulco bastante conspicuo.

A região exoccipital fusiona-se em sua porção medial à região supraoccipital, ventralmente à região

basioccipital e é limitado medialmente pelo forame magno. Na margem caudal do meato acústico externo (MAE – Figs. 5-8), observa-se o processo paroccipital (*Processus paroccipitalis*, Ppa – Figs. 17 e 18), projetado ventrolateralmente. Lateralmente nesta região observa-se a fossa parabasal (*fossa parabasalis*, Fpa – Figs. 17 e 18), onde se abrem os canais de nervos cranianos, as artérias carótidas cerebrais e as oftálmicas externas. Na porção lateral da fossa, observa-se o *ostium canalis carotici* e o *ostium canalis ophthalmici externi*. Medialmente a estes dois óstios, observa-se o *foramen nervi vagi*. Em *N. bracteatus* a fossa parabasal é mais rasa, e em *Nyctibius grandis* o *ostium c. carotici* localiza-se mais medialmente ao *ostium c. ophth. ext.* Nessa mesma região do crânio, lateralmente ao côndilo occipital, nota-se o *canalis nervi hypoglossi*.

4. Ossa faciei: os nasale, os premaxillare, os maxillare

A maxila superior é formada pela fusão dos ossos nasal (*os nasale*, Figs. 1-4, 13-16), pré-maxilar (*os premaxillare*, Figs. 1-4) e maxilar (*os maxillare*, Figs. 1-4, 13-16) e representa cerca de 40% do comprimento total do crânio em *N. griseus*, *N. grandis*, *N. jamaicensis*, *N. aethereus* e *Nyctibius leucopterus* e 45 % em *N. bracteatus*.

O nasal encontra-se fusionado caudalmente com o osso frontal e emite rostralmente dois ramos, um medial e um lateral, os processos pré-maxilar e maxilar, respectivamente. Ambos se afilam rostralmente, sendo que o processo premaxilar articula-se com o osso premaxilar por meio de uma sutura para formar a porção caudal da *pila supranasalis* (Figs. 1-4) da abertura nasal óssea, e o processo maxilar fusiona-se com o osso maxilar. O ramo medial atinge cerca de 50% da abertura nasal em *N. griseus* e *N. jamaicensis*, sendo que em *Nyctibius leucopterus* e *N. bracteatus* atinge cerca de 1/3 (33%) da pila supranasal e em *N. grandis* e *N. aethereus* apresenta-se mais alongado, ultrapassando a região mediana da abertura nasal. Em *N. leucopterus* e *N. bracteatus*, o processo maxilar é mais curto que nas demais espécies.

O osso premaxilar (*os premaxillare*, Pm – Figs. 1-4) é estreito, fusiona-se caudalmente com o osso frontal e contata-se lateralmente com o nasal. Juntamente com o processo premaxilar do osso nasal, forma a parte caudal da pila supranasal. Fusiona-se rostralmente com o osso maxilar na região de curvatura do bico. Ventralmente apresenta uma crista mediana na região de contato entre os dois ossos.

Em *N. leucopterus* e *N. bracteatus* o premaxilar se apresenta bastante estreito, sendo que nesta última esse estreitamento é mais acentuado.

O osso maxilar (*os maxillare*, M – Figs. 1-4) funde-se ventrocaudalmente ao palatino, por meio do processo maxilar do palatino (Pmp – Figs. 9-12); rostralmente ao osso premaxilar na região da curvatura do bico, que é curvo e com o ápice direcionado verticalmente para baixo; e com o jugal lateralmente. O osso maxilar apresenta duas grandes cristas distintas, uma lateral (CrM1 – Figs. 9-12) e uma medial (CrM2 – Figs. 9-12). A CrM1, em ângulo de 45° em relação à medial, funde-se ao osso jugal. A CrM2 funde-se ao processo maxilar do palatino (Figs. 9-12). Uma crista transversa (Crt, Figs. 9-12) se origina da

face caudomedial da maxila e funde-se ventralmente ao osso jugal. Assim, o osso maxilar em vista ventral é delimitado pelas cristas transversa Crt, CrM1 e CrM2 (Figs. 9-12), delimitando uma fossa triangular (Figs. 9-12). Em *N. bracteatus*, a crista Crt não apresenta-se completamente transversa, mas com sua porção medial levemente curvada caudalmente.

Os ramos do maxilar observados em vista ventral, não são fusionados entre si medialmente, observando-se uma fenestra entre eles. Em *N. bracteatus* a fenestra é mais larga, pois a região da CrM2 é mais curva lateralmente. Em *N. leucopterus* tal região também é curvada, porém com menor intensidade.

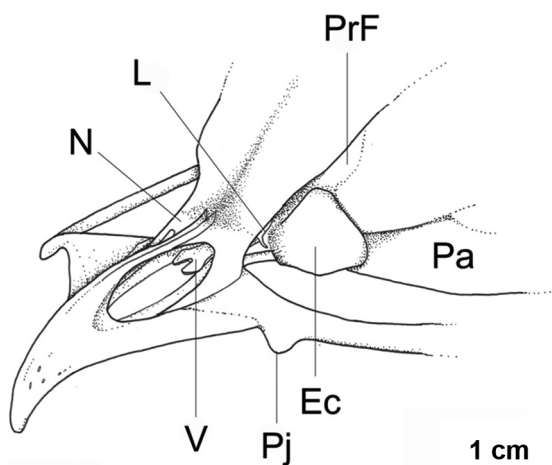


FIGURA 13: Vista rostrolateral de *Nyctibius griseus* LSUMZ 86464. Legenda: Ec = Ectetmóide; L = Lacrimal; N = Nasal; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; PrF = Proeminência do frontal; V = Vômer.

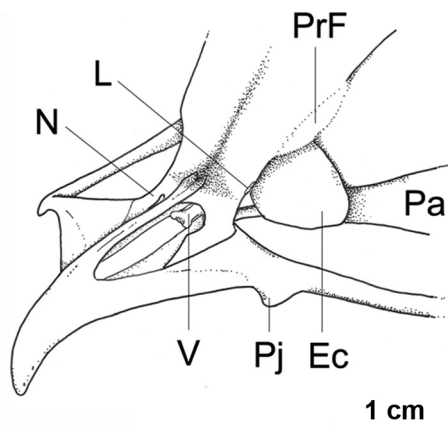


FIGURA 15: Vista rostrolateral de *Nyctibius leucopterus* LSUMZ 165791. Legenda: Ec = Ectetmóide; L = Lacrimal; N = Nasal; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; PrF = Proeminência do frontal; V = Vômer.

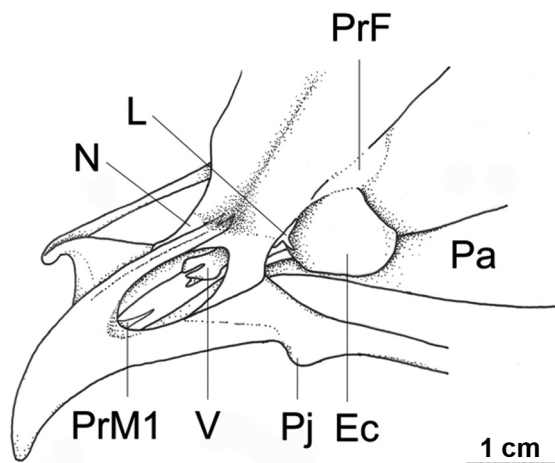


FIGURA 14: Vista rostrolateral de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494. Legenda: Ec = Ectetmóide; L = Lacrimal; N = Nasal; Pa = Palatino; Pj = Projeção do jugal; PrF = Proeminência do frontal; PrM1 = Processo M1; V = Vômer.

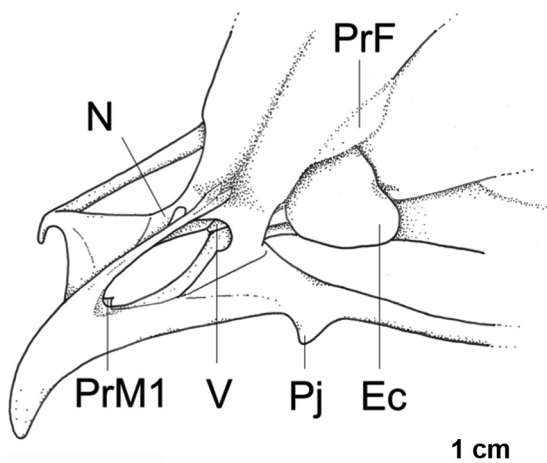


FIGURA 16: Vista rostrolateral de *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792. Legenda: Ec = Ectetmóide; N = Nasal; Pj = Projeção do jugal; PrF = Proeminência do frontal; PrM1 = Processo M1; V = Vômer.

Caudomedialmente no osso maxilar, observa-se o longo processo maxilopalatino (*Processus maxillopalatinus* – Prm – Figs. 5-8), o qual é achatado lateralmente, horizontalmente disposto e direcionado caudalmente. Tal processo é largo em sua porção mais rostral e afila-se caudalmente. Em *N. grandis* e *N. aethereus* há um desenvolvido processo (PrM1 – Figs. 6, 7, 14 e 16) situado na porção rostroventral da abertura nasal, direcionado caudalmente. Tal processo apresenta-se bastante curto em *Nyctibius leucopterus* e quase vestigial em *Nyctibius bracteatus*.

5. Os palatinum, os vomer, os pterygoideum, os jugale

O osso palatino (*os palatinum*, Pa – Figs. 1-16) em *Nyctibius* é bastante pronunciado lateralmente, apresentando a *pars lateralis* em forma de “asa” bastante característica. A expansão lateral do osso ocorre de forma gradativa rostrocaudalmente, atingindo, em sua porção caudal, uma largura maior que o comprimento do osso. Em *N. bracteatus*, a expansão lateral é direcionada mais lateralmente que nas outras espécies.

Articula-se rostralmente ao maxilar por meio do estreito processo maxilar do palatino (zona flexória palatina). Articula-se em sua região mediana caudal com o rostrum paraesfenóide por meio de uma ampla *facies articularis parasphenoidalis*. Medialmente, observa-se a *crista medialis* e, medialmente a esta, a fossa choanal (*Fossa choanalis*, Fc – Figs. 9-12). Tal fossa é delimitada pelas cristas palatinas mediais e se apresenta estreita sendo, que o vômer situa-se medialmente. Lateralmente no osso palatino observa-se a *crista lateralis* e caudalmente nota-se a *crista caudalis*. Apresentam também um pronunciado sulco da artéria palatina (*Sulcus arteria palatini*, Sp – Figs. 9-12) que se origina na região rostromedial e estende-se até a região caudomedial do palatino.

Em *Nyctibius grandis*, a região rostrolateral da *pars lateralis* em forma de “asa”, possui uma curvatura mais acentuada que nas demais espécies, formando um maior ângulo rostrolateral. Ainda nesta espécie, a curvatura medial na região onde, em outras aves, se encontra o processo rostral do palatino, é mais acentuada. *N. bracteatus* também apresenta tal curvatura.

A união dos dois ossos palatinos, caudalmente à fossa choanalis, forma uma sutura longitudinal interpalatina (CrPa – Figs. 9-12) na porção mediana caudal. Tal sutura é longa em *N. grandis*, curta em *N. leucopterus* e inconspícua em *N. bracteatus*. Em *N. aethereus*, *N. griseus* e *N. jamaicensis* apresenta uma condição intermediária.

O vômer (*os vomer* – V – Figs. 9-16) é largo caudalmente e estreita-se rostralmente. Fusiona-se ventrocaudalmente ao palatino e contata-se com o processo maxilar do palatino ventralmente. Dorsalmente, *N. griseus* e *N. jamaicensis* apresentam dois estreitos prolongamentos, achatados dorsoventralmente (Figs. 13). Em *Nyctibius leucopterus*, tais processos apresentam-se menos desenvolvidos (Fig. 15). Em *Nyctibius grandis* e *N. aethereus*, tais prolongamentos são mais desenvolvidos e próximos entre si e, ventralmente a eles, há um terceiro prolongamento (Fig. 14) estreito, achatado lateralmente e direcionado também rostralmente. Em *N. bracteatus*, o vômer apresenta-se mais curto, com sua porção rostral mais afilada, localizada no estreitamento do espaço entre os processos maxilares dos palatinos, não apresentando nenhum processo ou prolongamento (Fig. 16).

O pterigóide (*os pterygoideum*, Pt – Figs. 5-12, 17 e 18) apresenta uma forma achatada dorsoventralmente, articulando-se rostrodorsalmente com a região caudomedial dos palatinos por meio de uma ampla superfície articular (*facies articularis palatina*) rostroventrolateralmente com a região do rostrum paraesfenóide por uma larga região de articulação (*facies articularis parasphenoidales*); e caudalmente com o *condylus pterygoideus* do processo mandibular do osso quadrado pela ampla *facies articularis quadratica*. Em *N. bracteatus*, a metade rostral do osso pterigóide é bastante larga, apresentando uma largura de duas vezes a metade caudal do osso. Dorsolateralmente nesse osso, observa-se uma pronunciada crista que delimita uma fossa medialmente. Há também ventralmente uma crista que se origina ventrolateralmente e delimita uma pequena fossa próximo à região de articulação com o osso quadrado.

O arco jugal é formado pelos ossos quadrado jugal (*os quadratojugalis*, Qj – Figs. 1-8) e jugal (*os jugale*, J – Figs. 1-8), apresentando forma bastante arqueada em Nyctibiidae. Observa-se claramente a sutura entre os dois ossos ao longo da região mediana do arco. O quadrado-jugal articula-se caudalmente com a *cotyla quadratojugalis* do osso quadrado por meio do *condylus quadraticus*, e rostralmente com o jugal. Rostralmente o arco jugal fusiona-se com o osso maxilar. De particular importância é uma bem desenvolvida projeção Pj (Figs. 1-8, 13-16) na porção rostrolateral do jugal. Tal projeção encontra-se próximo à região de fusão com o osso maxilar.

6. Os quadratum

O osso quadrado (*os quadratum*, Q – Figs. 1-12; 17-19) apresenta forma alongada e está posicionado

verticalmente. Apresenta uma parte central, denominada corpo do quadrado (*corpus quadrati*, Cq, Fig. 19) possuindo três processos: processo ótico (*processus oticus*), processo mandibular (*processus mandibularis*) e processo orbital (*processus orbitalis*, PrOrQ – Fig. 19). O processo ótico estende-se dorsalmente e se bifurca em duas partes para articulação: os capítulos esquamosal (*capitulum squamosum*, Cs – Fig. 19) e ótico (*capitulum oticum*, Cot – Fig. 19). O bem desenvolvido capítulo esquamosal articula-se na *cotyla quadratica squamosi* do osso esquamosal na fossa temporal; e o capítulo ótico articula-se na *cotyla quadratica otici*. As cótilas são separadas entre si pela incisura intercapitular (*incisura intercapitularis*, In – Fig. 19), pouco profunda. O processo mandibular localiza-se ventralmente em relação ao corpo do quadrado, sendo

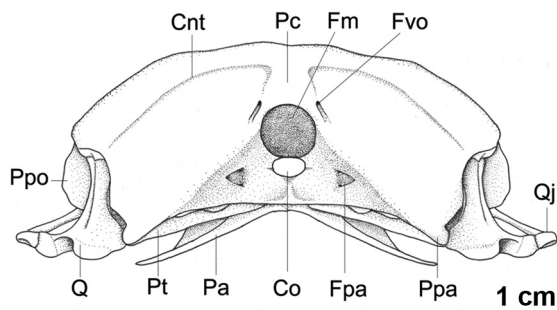


FIGURA 17: Vista caudal do crânio de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494. Legenda: Cnt = Crista nuczal transversa; Co = Cândilo occipital; Fm = Forame magno; Fpa = Fossa parabasal; Fvo = Forame da veia occipital; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado; Qj = Quadradojugal.

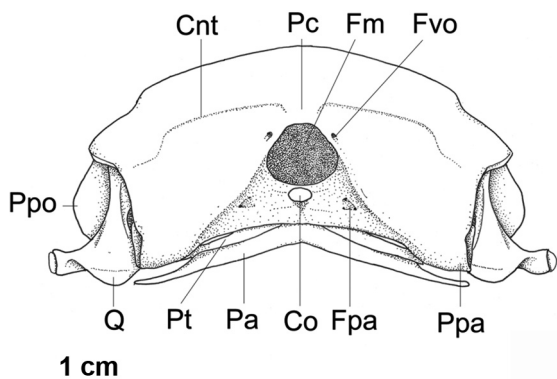


FIGURA 18: Vista caudal do crânio de *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165791. Legenda: Cnt = Crista nuczal transversa; Co = Cândilo occipital; Fm = Forame magno; Fpa = Fossa parabasal; Fvo = Forame da veia occipital; Pa = Palatino; Pc = Proeminência cerebelar; Ppa = Processo paroccipital; Ppo = Processo pós-orbital; Q = Quadrado.

responsável pela articulação com a mandíbula, onde se observam os côndilos lateral (*condylus lateralis*, Col – Fig. 19) e medial (*condylus medialis*, Com – Fig. 19). No côndilo lateral, observa-se a cótila quadradojugal (*cotyla quadratojugalis*, Cqj – Fig. 19), onde há articulação com o *condylus quadraticus* do osso quadradojugal. Entre os côndilos observa-se o sulco intercondilar (*sulcus intercondilaris*, Sui – Fig. 19), local de articulação com o côndilo medial da mandíbula. O côndilo medial do quadrado apresenta-se alongado em relação ao lateral, e é a região de articulação com a fossa articular quadrática (Faq) da mandíbula. Rostromedialmente no corpo do quadrado, há uma crista CrQ que se contata com a margem rostral do meato acústico externo. Medialmente à crista há uma depressão, longa e rasa. Já o processo orbital apresenta-se bastante reduzido, quase vestigial.

Rostromedialmente observa-se o *condylus pterygoideus* uma superfície de articulação achatada dorsoventralmente onde há articulação com o osso pterigóide, por meio da *facies articularis quadratica*.

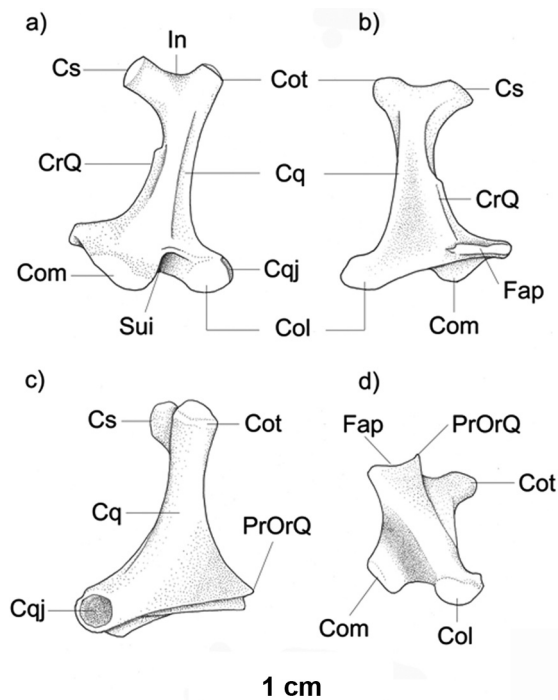


FIGURA 19: Osso quadrado direito de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494 em vistas a) caudal; b) rostral; c) lateral; e d) ventral. Legenda: Col = Côndilo lateral do quadrado; Com = Côndilo medial; Cot = Capítulo ótico; Cq = Corpo do quadrado; Cqj = Cótila quadradojugal; CrQ = Crista do quadrado; Cs = Cótila esquamosal; Fap = Face articular pterigóide; In = Incisura intercapitular; PrOrQ = Processo orbital do quadrado; Sui = Sulco intercondilar.

7. *Ossa Mandibulae*

A mandíbula em Nyctibiidae é bastante elástica, com ramos mandibulares estreitos e curvos lateralmente, acompanhando a mesma forma observada no arco jugal. Cada ramo da mandíbula é subdividido em três regiões: sinfisiária, intermediária e caudal. A região sinfisiária (*pars symphysialis*, Psi, Fig. 20) é a porção rostral que une os dois ramos da mandíbula, formando o *rostrum mandibulae*. É uma região bastante curta em todas as espécies de *Nyctibius*, representando apenas cerca de 3% do comprimento total da mandíbula. Essa região é direcionada diagonalmente para baixo e apresenta uma concavidade dorsal mediana rasa. Em *N. bracteatus*, a região sinfisiária é menos direcionada ventralmente, apresentando uma menor curvatura ventral.

A região intermediária (*Pars intermedia*, Pi – Fig. 20) é achatada lateromedialmente em sua porção

rostral, na região dos ossos dental e esplenial, e achatada dorsoventralmente na sua porção caudal, na região dos ossos pré-articular e articular. Entre essas duas porções observa-se uma articulação sindesmótica.

Na face dorsocaudal da região caudal observa-se o processo medial da mandíbula (PrmM), sendo este com orientação medial, largo e curto. Na região mediana da face dorsal deste processo destaca-se o forame pneumático (*foramen pneumaticum articulare*, Fpa – Fig. 21) bastante conspícuo. Rostrolateralmente ao processo medial da mandíbula observa-se o côndilo medial (CmM – Fig. 21), bastante desenvolvido e de forma arredondada. Entre PrmM e CmM, observa-se a Fossa articular quadrática (Faq – Fig. 21). Tal fossa apresenta-se profunda, sendo essa região de articulação com o côndilo medial do processo mandibular do osso quadrado. Rostralmente ao côndilo medial, na face medial do ramo mandibular, nota-se o forame do ramo mandibular do nervo trigêmio (Fnt – Fig. 21) e seu sulco bastante conspícuo.

Na face dorsocaudal da mandíbula, observa-se uma crista e, ventralmente a esta, na face caudal da mandíbula, observa-se uma superfície pós-articular, a fossa caudal (*fossa caudalis*), rasa, longa e estreita, sendo delimitada ventralmente por outra crista. Lateralmente nessa região da mandíbula, observa-se o processo lateral da mandíbula (PrLM – Fig. 21), onde nota-se uma superfície articular com o côndilo lateral do osso quadrado.

As variações mais importantes observadas entre as espécies de Nyctibiidae encontram-se na Tabela 1.

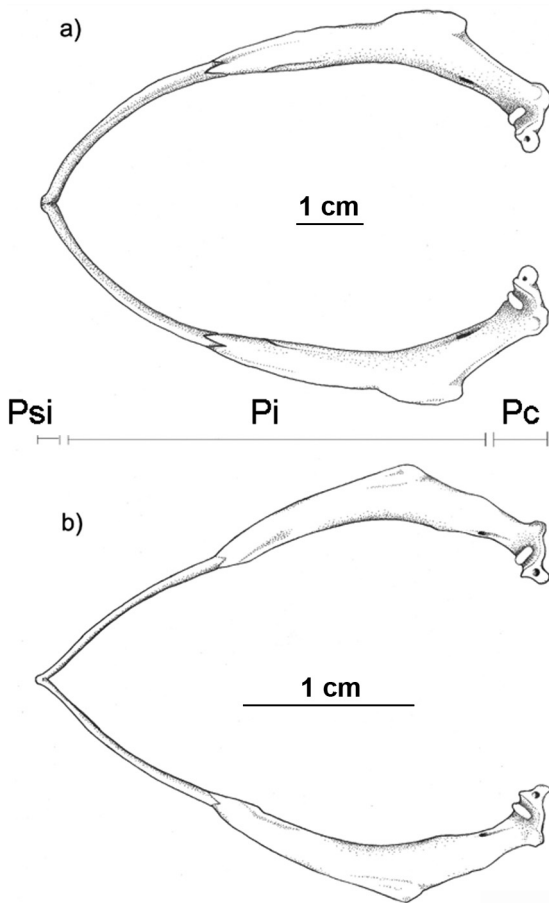


FIGURA 20: Vista dorsal da mandíbula de: a) *Nyctibius grandis* UMMZ 208494; e b) *Nyctibius bracteatus* LSUMZ 165792. Legenda: Pc = Parte caudal da mandíbula; Pi = Parte intermediária da mandíbula; Psi = Parte sinfisiária da mandíbula.

DISCUSSÃO

Trabalhos anatômicos envolvendo membros da ordem Caprimulgiformes são bastante escassos, e particularmente da família Nyctibiidae os estudos restringem-se aos realizados por Huxley (1867), Beddard (1898), Wetmore (1918), Cracraft (1968; 1981), Mayr (2001; 2002; 2005), Mayr & Manegold (2002), Johansson (2002) e Iwaniuk *et al.* (2006). No entanto, nestes trabalhos os autores utilizam apenas uma espécie da família para as descrições e se limitam a apenas algumas regiões do crânio, não realizando uma descrição detalhada da osteologia, por conta principalmente da ausência de material osteológico das espécies em museus, como observado também por Cohn-Haft (1999).

Com base nos espécimes estudados no presente trabalho, foi possível observar que os ossos cranianos e os acidentes ósseos associados em Nyctibiidae se apresentam bastante especializados, sendo observado um

TABELA 1: Principais variações na osteologia craniana entre as espécies de Nyctibiidae.

Caracteres	<i>N. grandis</i>	<i>N. aethereus</i>	<i>N. griseus</i>	<i>N. jamaicensis</i>	<i>N. leucopterus</i>	<i>N. bracteatus</i>
Processo ventral do osso lacrimal	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente	Osso ausente
Sulco S1 do mesetmóide	Raso	Raso	Profundo	Profundo	Profundo	Profundo
Proporção da maxila superior para o comprimento total do crânio	40%	40%	40%	40%	40%	45%
Proporção do ramo medial do osso nasal na pila supranasal	> 50%	> 50%	ca. 50%	ca. 50%	ca. 33%	ca. 33%
Crista CrM2 da maxila	Reta	Reta	Reta	Reta	Curva lateralmente	Curva lateralmente
Processos rostrais do Vômer	Dois processos dorsais e um ventral	Dois processos dorsais e um ventral	Dois processos rostrais	Dois processos rostrais	Dois processos rostrais curtos	Nenhum processo
Pila supranasal	Larga	Larga	Larga	Larga	Estreita	Estreita
Crista transversa do maxilar (Crt)	Transversa	Transversa	Transversa	Transversa	Transversa	Curva
Sutura interpalatina (CrPa)	Longa	Média	Média	Média	Curta	Curta
Processo PrM1 na maxila	Presente e longo	Presente e longo	Ausente	Ausente	Presente e curto	Presente e curto
Região sinfisária da mandíbula	Bastante curva ventralmente	Bastante curva ventralmente	Bastante curva ventralmente	Bastante curva ventralmente	Bastante curva ventralmente	Levemente curva ventralmente

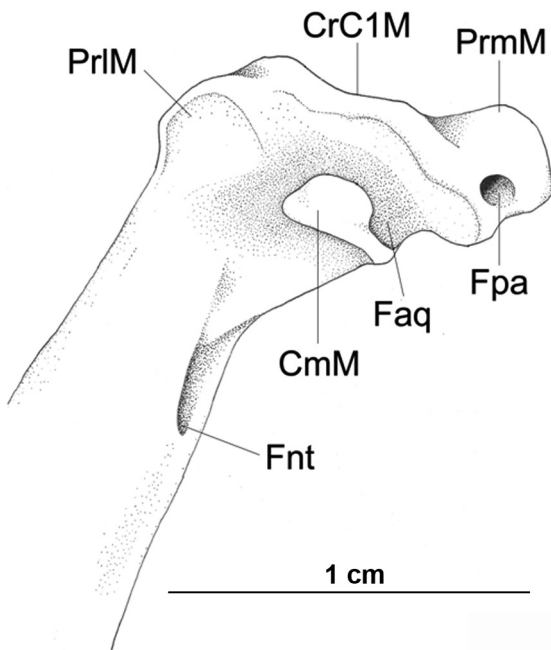


FIGURA 21: Vista dorsal da região caudal da mandíbula de *Nyctibius grandis* UMMZ 208494. Legenda: PrIM = Processo lateral da mandíbula; CrC1M = Crista CI da mandíbula; PrmM = Processo medial da mandíbula; Fpa = Forame pneumático da mandíbula; Faq = Fossa articular quadrática; CmM = Côndilo medial da mandíbula; Fnt = Forame do nervo trigêmeo.

característico achatamento dorsoventral do crânio e dos ossos que o compõem, devido possivelmente à singular forma de vida e hábitos das espécies. Além disso, embora não tenham sido utilizadas séries de todas as espécies devido à falta de material osteológico desse grupo em museus, foi possível observar importantes variações na anatomia craniana entre as espécies. Os Nyctibiidae apresentam um crânio procinético típico, onde a maxila superior em si é inflexível, apenas movimentando-se em relação a uma zona flexória craniofacial (Zusi, 1984). Nesse caso, a maxila superior pode ser definida como uma estrutura rígida onde a única região de flexão existente ocorre na região nasal-frontal, a qual conecta a maxila superior à caixa craniana (Bock, 1966).

O osso frontal em Nyctibiidae funde-se aos ossos nasal e premaxilar, não se observando uma sutura entre esse e os demais, assim como observado em algumas espécies da família Caprimulgidae, tais como *Podager nacunda*, *Lurocalis semitorquatus*, *Chordeiles acutipennis*, *C. minor*, *Nyctidromus albicollis*, *Caprimulgus parvulus*, *C. rufus*, *C. longirostris*, *Hydropsalis torquata* e *Macropsalis forcipata* (obs. pess.). Essa região de fusão entre o osso frontal e os ossos nasal e premaxilar é relativamente estreita, representando cerca de 20% da largura total do crânio.

Em muitas aves esse estreitamento na região rostral das órbitas está associado a uma maior amplitude de visão (Burton, 1984). Além desse estreitamento, a amplitude de visão na família se deve também em grande parte a outras características da região da órbita e do osso ectetmóide (mencionado abaixo), e também à excepcional redução do osso lacrimal, condição também observada por Cracraft (1968). Embora esse osso possa articular-se somente com o frontal ou o nasal em algumas aves, a condição mais tipicamente observada é a articulação com a borda lateral da sutura fronto-nasal, como o observado em Nyctibiidae. No caso específico de *Nyctibius bracteatus*, este osso não foi observado no espécime estudado. Cracraft (1968) argumenta que em muitos grupos o lacrimal pode estar fundido com o frontal e/ou nasal, e algumas vezes com o ectetmóide, em indivíduos adultos, sendo difícil determinar se foi perdido ou encontra-se fusionado a outro osso sem estudos embrionários. Cracraft (1968) cita ainda a existência de um processo ventral no lacrimal curvado caudalmente em Nyctibiidae. Este autor baseia-se, no entanto, em apenas uma espécie da família, não identificado-a no trabalho. Assim como observado por aquele autor, esse osso apresenta um curto processo ventral direcionado caudalmente e que termina imediatamente anterior ao ectetmóide, no entanto sem contatá-lo, em todos os Nyctibiidae exceto em *N. leucopterus* e *N. bracteatus*. No espécime de *N. leucopterus* estudado esse processo está ausente, e no espécime de *N. bracteatus* não foi observado o próprio osso lacrimal, como citado acima. No entanto, somente a análise de séries dessas duas espécies pode constatar se essas condições são realmente consistentes.

Em Caprimulgidae o osso lacrimal apresenta-se muito desenvolvido, diferentemente de Nyctibiidae (Cracraft, 1968; obs. pess.). Nessa família, há um prolongamento lateral que contata o maxilar e o jugal, o qual é descrito também por Cracraft (1968) e Bühler (1970). Tal condição é também observada no gênero fóssil de Nyctibiidae *Paraprefica* (Mayr, 2005), o que indica que a redução do lacrimal pode ser um caráter derivado para os Nyctibiidae atuais.

Na região temporal, a família Nyctibiidae apresenta uma curta e profunda fossa temporal. O encurtamento dorsolateral e rostrocaudal do crânio parecem contribuir para que a fossa temporal fique restrita laterocaudalmente entre a região caudal da órbita e a região occipital, resultando em uma fossa curta e profunda. No entanto, Mayr (2002) descreve para Nyctibiidae e Caprimulgidae a fossa temporal como sendo rasa, diferentemente do observado nesse trabalho para Nyctibiidae.

O osso ectetmóide é muito desenvolvido nos Nyctibiidae, apresentando uma forma globosa bastante característica, corroborando o descrito por Cracraft (1968). Esse autor discutiu a função do complexo lacrimal-ectetmóide para as aves, relacionando o desenvolvimento de tais estruturas às pressões seletivas que atuam sobre tais processos, particularmente relacionando aos hábitos alimentares das espécies. Como observado em outros grupos de aves, o ectetmóide se estende ventralmente em direção aos palatinos, mas geralmente com um espaço permanecendo entre esses ossos, dando suporte aos palatinos (Cracraft, 1968). Além disso, devido à sua forma e localização na região rostral da órbita, o ectetmóide pode também auxiliar no suporte dos grandes olhos rostralmente.

É observado em Nyctibiidae um considerável aumento no globo ocular, e conseqüentemente um aumento da órbita, como uma adaptação ao ambiente de pouca ou total ausência de luz. Muitos ossos e regiões ósseas do crânio têm conformações relacionadas diretamente com o formato da órbita, a qual é modificada e adaptada ao abrigo dos grandes olhos. Na região anterior da órbita, o osso ectetmóide parece dar suporte rostralmente aos olhos, uma vez que possui forma levemente côncava lateralmente. Já na porção caudal da órbita, o processo pós-orbital apresenta-se bastante desenvolvido, com uma forma laminar formada pelo osso lateroesfenóide e expandida lateralmente, o qual propicia um aumento lateral da órbita e dá sustentação aos olhos caudalmente. Tal expansão lateral da órbita, associada ao posicionamento do osso ectetmóide, ao estreitamento da região rostral do osso frontal e à redução do lacrimal possivelmente permite também uma grande amplitude de visão a essas espécies, como já mencionado acima, e possivelmente um aumento na visão binocular dessas aves. No entanto somente um estudo específico sobre esse aspecto nos Nyctibiidae poderia corroborar tal afirmação.

Mahecha & Oliveira (1998) descrevem um osso adicional na esclera de *Nyctibius griseus*, o qual parece desempenhar um papel na contração da membrana nictitante. No entanto, tal osso não foi possível observar nesse trabalho uma vez que os ossículos da esclera não se encontravam preservados no material estudado.

O septo interorbital apresenta-se bastante espesso, observando-se nessa região um processo caudalmente ao forame do nervo óptico, o *processus muscoli bulbi oculii*, assim como observado por Livezey & Zusi (2006). Mayr (2002) cita esse processo como inexistente em outros grupos de aves neognatas, sendo uma apomorfia para as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae.

Na região do rostro paraesfenóide nos Nyctibiidae observa-se um curto processo basipterigóide. Wetmore (1918) citou a presença desse processo em *Nyctibius griseus*, no entanto sem maiores detalhes. Segundo Bock (1964), a única função exercida pelo processo basipterigóide parece ser a limitação de movimentos do pterigóide, diminuindo a cinética craniana. No entanto, este autor argumenta ainda que esse processo possa ter perdido sua importância funcional na cinesia craniana, tendo adquirido outras funções dentro dos vários padrões existentes nos diversos táxons de Aves que o apresenta. Todavia, suas funções ainda permanecem obscuras (Bock, 1964). Beddard (1898) afirma que esse processo é bem desenvolvido em *Caprimulgus* e *Steatornis*, assim como Baumel & Witmer (1993), que cita o processo basipterigóide como bem desenvolvido em alguns Caprimulgiformes, contudo sem fornecer maiores detalhes sobre quais representantes da ordem apresentam essa condição. Já Cracraft (1981) afirma que o processo basipterigóide em Nyctibiidae apresenta uma condição compartilhada com as famílias Steatornithidae e Caprimulgidae, e Sibley & Ahlquist (1990) e Cleere & Nurney (1998) o descrevem como sendo pequeno nessas famílias.

O palato em Nyctibiidae é classificado como esquizognato por Huxley (1867) em seu trabalho clássico sobre o palato ósseo nas aves. O palato esquizognato caracteriza-se pelo fato de os processos maxilopalatinos não se tocarem medialmente (Bellairs & Jenkin, 1960), deixando uma grande fenda nesta região com o vómer localizado entre estes ossos. A família Caprimulgidae apresenta esse mesmo tipo de palato, com exceção do gênero *Chordeiles* onde o palato é desmognato assim como Steatornithidae, Podargidae e Aegothelidae (Huxley, 1867; Beddard, 1898; Bühler, 1970).

Característica marcante da família Nyctibiidae é o osso palatino bastante pronunciado lateralmente devido ao grande desenvolvimento da *pars lateralis*, condição verificada também por Huxley (1867), Beddard (1898) e Wetmore (1918). O osso palatino é uma área de inserção para vários músculos e ligamentos, sendo de grande importância na cinética craniana transmitindo força e direcionando os movimentos dos ossos quadrado e pterigóide para a maxila superior. Sua forma e espessura estão associadas também ao tamanho e força da maxila superior, bem como à resistência da musculatura (Bock, 1964, 1966). Além disso, conjuntamente com os ossos pterigóides, o músculo *pterygoideus* e o tegumento faríngeo, o grande desenvolvimento lateral dos palatinos serve como uma proteção do teto da boca e, conseqüentemente, da porção ventral dos olhos durante a alimentação (McLelland 1979;

Zusi & Livezey 2006), uma vez que exoesqueletos rígidos de grandes insetos poderiam perfurar a fina pele que reveste a boca e até atingir os olhos ventralmente (Cracraft, 1968). De uma forma geral, a forma dos palatinos em Nyctibiidae deve estar ligada a muitas pressões de seleção, incluindo aquelas relacionadas à conformação da maxila e da mandíbula, assim como do crânio como um todo (Zusi & Livezey, 2006).

As bem desenvolvidas *pars lateralis* dos palatinos apresentam orientação horizontal, sendo coplanares com as demais estruturas que compõem os palatinos em Nyctibiidae (*pars maxillaris* e *laminae ventralis* da fossa coanal), assim como em Caprimulgidae (Huxley, 1867; Bühler, 1970). Essa característica foi também observada em outras famílias supostamente próximas a Nyctibiidae (v. Mayr 2002; 2005), tais como Aegothelidae, Hemiprocnidae e Apodidae (Zusi & Livezey, 2006). Em Nyctibiidae nota-se ainda a ausência do processo rostral do osso palatino, diferentemente do observado em Caprimulgidae (obs. pess.), Aegothelidae e Apodidae (Livezey & Zusi 2006), o que pode significar que este processo foi perdido nos urutaus.

Em sua porção caudal, não observa-se nenhum processo na região de articulação com os ossos pterigóide, diferentemente de muitos outros grupos de aves (Zusi & Livezey, 2006). Ainda na sua porção caudal, observa-se uma sutura na região de contato entre os palatinos. Tal sutura é denominada nesse trabalho como sutura interpalatina, de acordo com Zusi & Livezey (2006), e apresenta comprimento variável nessa família, sendo longa em *N. grandis* e curta em *N. bracteatus*, apresentando as outras espécies um estágio intermediário. Alguns representantes da família Caprimulgidae (*p. ex. Podager nacunda*, *Lurocalis semitorquatus*, *Chordeiles acutipennis*, *C. minor*, *Nyctidromus albicollis*, *Caprimulgus parvulus*, *C. rufus*, *C. longirostris*, *Hydropsalis torquata* e *Macropsalis forcipata*) apresentam essa sutura bastante curta.

Ainda no palatino, em sua face ventral, observa-se o pronunciado sulco da artéria palatina (Sp), situada medialmente e percorrendo todo o comprimento da *pars lateralis* daquele osso, como apresentado também por Livezey & Zusi (2006). Tal sulco é observado também em Caprimulgidae, localizando-se, no entanto, em toda a margem lateral da face ventral do osso. Em Aegothelidae, este sulco também segue medialmente desde o processo rostral do palatino até a *pars lateralis* daquele osso (Livezey & Zusi, 2006), a qual é expandida lateralmente mas em menor grau se comparada a Nyctibiidae e Caprimulgidae.

Cowles (1967) examinou o palato de quatro espécies de Caprimulgidae (*Caprimulgus climacurus*, *C. ruficollis*, *C. europaeus* e *Macrodipteryx longipennis*),

e relacionou a grande vascularização da sua membrana com uma importante sensibilidade da região. Ao se alimentarem de insetos em vôo durante os períodos crepuscular e noturno, o palato altamente sensível pode ser facilmente estimulado pelo contato até de pequenos insetos, propiciando uma rápida reação dos músculos que fecham o bico (Jackson, 2003). Embora não estudada particularmente em Nyctibiidae, é possível que essa alta sensibilidade da região do palato descrita em Caprimulgidae também ocorra naquela família, devido principalmente à similaridade na conformação e vascularização do palato, dos hábitos alimentares e também à proximidade filogenética das duas famílias. Essa vascularização observada no palato de Nyctibiidae pode também auxiliar em uma presumível troca de calor dessa região com o ambiente. Em algumas situações de repouso sob sol quente, tem sido reportado que alguns urutaus mantêm o bico aberto, sem expor a mucosa interna diretamente ao sol, possivelmente como uma forma de perder calor (Cohn-Haft, 1999).

O vômer apresenta estrutura bastante variável entre as espécies de Nyctibiidae. Este osso apresenta rostralmente dois processos em *N. griseus* e *N. jamaicensis*. Em *N. leucopterus*, tais processos são bastante reduzidos, e são ausentes em *N. bracteatus*. Nesta última espécie, o vômer é rostralmente afilado, encaixado entre as porções mediais da crista transversa do maxilar. Em *N. grandis* e *N. aethereus*, o vômer apresenta os dois processos mais desenvolvidos e, além destes, um processo ventralmente a eles. Ainda nestas espécies, o vômer ultrapassa a linha da crista transversa do maxilar. Alguns autores (*p. ex.* Zusi, 1993) consideram o osso vômer uma estrutura sistematicamente importante, e as variações observadas nesse osso dentro da família, a exemplo de diversas outras características do crânio, se mostram bastantes informativas para uma futura análise filogenética da família. Beddard (1898) menciona que o gênero *Caprimulgus* apresenta o vômer arredondado rostralmente e sem nenhum processo. Tal condição é bastante semelhante ao observado em *Nyctibius bracteatus* e em muitos outros Caprimulgidae, tais como *Lurocalis semitorquatus*, *Chordeiles acutipennis*, *Podager nacunda*, *Nyctidromus albicollis*, *Hydropsalis torquata* e *Macropsalis forcipata* (obs. pess.).

O osso pterigóide localiza-se entre os ossos quadrado e palatino e desempenha importante papel no aparato mandibular ao transmitir o movimento do osso quadrado ao palatino e vice-versa (Gennip, 1986). Esse osso em Nyctibiidae apresenta-se muito achatado e bastante próximo da região paraesfenóide, inclusive contatando-a com toda sua metade rostral,

uma forma bastante característica e distinta de outros grupos de Aves. Alguns Caprimulgidae (*p. ex.* *Lurocalis semitorquatus*, *Chordeiles minor*, *C. acutipennis*, *Podager nacunda*, *Caprimulgus longirostris*, *C. rufus*, *C. parvulus*, *Nyctidromus albicollis*, *Hydropsalis torquata* e *Macropsalis forcipata*) apresentam esse osso também levemente achatado, mas em menor grau quando comparado a Nyctibiidae, além de estar um pouco mais distante da região paraesfenóide. Apresenta rostralmente o *pes pterigoidei*, uma expansão rostral sobre o palatino, encontrando-se justaposta entre esse osso e o rostrum paraesfenóide. Tais características, principalmente o fato de contatar a região paraesfenóide não somente por meio do processo basiapterigóide mas por uma larga superfície, parecem limitar a mobilidade do pterigóide durante a cinese craniana. No entanto, somente um estudo anátomo-funcional das estruturas do crânio em material fresco pode corroborar essa afirmativa.

O osso maxilar apresenta uma conspícua projeção rostrolateral, localizado próximo à região de fusão com o osso jugal. Tal projeção, a qual é observável até em uma análise externa das espécies em vida, é também descrita por Sibley & Ahlquist (1990), Cohn-Haft (1999) e Mayr (2002) como “dente”. Embora não se saiba a possível função de tal estrutura do maxilar, tem sido sugerido que ela pode desempenhar algum papel na alimentação dessas espécies, prevenindo que haja contato entre os membros das presas capturadas e os olhos da ave (Cohn-Haft, 1999), a exemplo da função sugerida para as resistentes vibrissas presentes na região maxilar dos Caprimulgidae (Jackson, 2003).

A narina em Nyctibiidae é do tipo holorrina, condição encontrada nas aves com crânio procinético (Bock, 1964, 1966; Zusi, 1984). Nessa família, o osso nasal apresenta dois ramos rostralmente, um medial que se funde ao premaxilar para formar parte da pila supranasal, e outro lateral que se funde ao osso maxilar. *Nyctibius bracteatus* apresenta a pila supranasal bastante estreita, uma condição observada também em Caprimulgidae (*p. ex.* espécies mencionadas acima), alguns Apodidae (*p. ex.* *Apus apus*, *Collocalia lynchi*, obs. pess.) e em Aegothelidae (Livezey & Zusi, 2006). *Nyctibius bracteatus* apresenta ainda um achatamento dorsoventral da abertura nasal, diferentemente das outras espécies da família e também muito similar ao observado em Caprimulgidae.

O arco jugal em Nyctibiidae apresenta-se bastante arqueado lateralmente ao crânio, assim como observaram Baumel & Witmer (1993) nesta família e também em Caprimulgidae. No entanto, nessa última família essa estrutura apresenta-se curva somente em sua parte rostral, próxima à articulação com o maxilar.

O arco jugal exerce importante função na transmissão de forças do osso quadrado à região caudoventral da maxila superior (Bühler, 1981) e, além disso, sua forma arqueada nessa família, juntamente com a forma dos ramos mandibulares, propicia um considerável aumento lateral da abertura bucal das espécies. De fato, outros fatores que estão relacionados à forma dessa estrutura são o grande desenvolvimento lateral dos palatinos, os quais se encontram no mesmo plano que os arcos jugais, e o alargamento da região occipital, a qual mantém os ossos quadrados distantes entre si. Os arcos jugais se articulam naqueles ossos e se fundem na região maxilar, a qual é bem mais estreita que a região occipital.

A larga região occipital observada em Nyctibiidae, mantendo os ossos quadrados distantes entre si, permite também uma maior distância entre os ramos mandibulares e, conseqüentemente, uma maior amplitude lateral da abertura bucal. Tal condição é também observada em Caprimulgidae (Bühler, 1970; obs. pess.). No entanto, muito embora a região occipital seja muito desenvolvida, o cérebro dessas espécies não é especialmente grande, sendo em *Nyctibiis bracteatus* não muito maior que em um beija-flor (Cohn-Haft, 1999). Na região exoccipital, observa-se um processo paroccipital bastante desenvolvido e projetado ventralmente, como observado por Mayr (2002), formando a margem caudal do meato acústico externo.

A articulação da mandíbula com a caixa craniana é realizada nas aves principalmente por meio do osso quadrado, o qual tem fundamental função na cinose craniana (Zusi, 1984; Proctor & Linch, 1993; Kardong, 1998), originando a força que será transmitida pelos ossos pterigóide e palatino à maxila superior. Em Nyctibiidae, o osso quadrado apresenta-se alongado, verticalmente posicionado, e com um processo orbital extremamente reduzido, quase vestigial. Tal fato é também observado por Cracraft (1981) e Mayr (2002), sendo uma condição bastante distinta de outros grupos de Aves. Segundo Bock (1964) e Bühler (1981), esse processo é local de origem do músculo *pseudotemporalis profundus* e importante região de inserção de músculos relacionados a movimentos de elevação da mandíbula. No entanto, o fato de o processo orbital do quadrado ser reduzido não significa necessariamente que alguns músculos estejam ausentes, como afirmam Pascotto *et al.* (2006) para outros grupos de aves. Segundo Burton (1984), em alguns grupos o processo orbital do quadrado pode funcionar também como um dispositivo para a interrupção da protração da maxila superior, evitando uma elevação excessiva, ao contatar a região laterosfenóide na

parede caudal da órbita. Este autor menciona ainda em alguns grupos a existência de uma intumescência naquela região, a qual antecipa o seu contato com o processo orbital do quadrado. Com relação à família Nyctibiidae, a condição é bastante diferente e o observado é um vestigial processo orbital do quadrado e nenhuma intumescência na região caudal da órbita, assim como em Caprimulgidae. Se as proposições de Burton (1984) sobre essa possível função para o processo orbital do quadrado estiverem corretas e se aplicarem a muitos grupos de aves, então o reduzido desenvolvimento do processo orbital do quadrado em Nyctibiidae poderia também estar relacionado à grande abertura bucal nessa família, a qual poderia então ser limitada pelo mecanismo descrito pelo autor. No entanto, algum estudo ainda se faz necessário sobre as possíveis funções do processo orbital do quadrado, tanto para confirmar se as proposições de Burton (1984) são válidas a um número maior de famílias, como para verificar se há relação entre a redução dessa estrutura em Nyctibiidae e uma função na cinose craniana.

A exemplo do observado na caixa craniana, a mandíbula de Nyctibiidae apresenta diversas características bastante peculiares e adaptadas à abertura bucal nessas espécies e muito importantes à sua flexibilidade e movimentação em duas dimensões. Além do movimento de depressão da mandíbula como um todo, observa-se uma flexibilidade lateromedial nos ramos mandibulares em Nyctibiidae, diretamente ligada ao estreptognatismo, que é o movimento lateral dos ramos mandibulares durante a abertura da cavidade bucal, fazendo com que esta se alargue lateralmente (Zusi, 1993). Tal articulação ocorre na região mediana da mandíbula entre os ossos dental e esplenial, a qual foi reportada para Nyctibiidae e Caprimulgidae primeiramente por Huxley (1867) e posteriormente descrita com mais detalhes em Caprimulgidae por Bellairs & Jenkins (1960) e Bühler (1970, 1981).

Bühler (1981) cita ainda para Caprimulgidae a existência de uma zona flexória transformada em sindesmose na região imediatamente caudal à sínfise mandibular, a qual permite a expansão lateral dos ramos mandibulares. Essa articulação, conjuntamente com a articulação sindesmótica da região intermediária, permite uma expansão lateral da mandíbula (Bühler, 1970; Zweers *et al.* 1994). É possível que esta última articulação esteja presente também em Nyctibiidae, mas não foi observada nesse trabalho devido ao fato de o material de estudo não ser fresco e não permitir movimentação dos ramos da mandíbula.

As articulações intramandibulares não são observadas nas demais famílias de Caprimulgiformes ou

em outras ordens próximas, o que sugere que seja uma sinapomorfia para as famílias Nyctibiidae e Caprimulgidae. Mayr (2005) cita como provável a existência dessas articulações também em *Paraprefica*, mesmo não sendo possível observá-las no registro fóssil. A existência das referidas articulações no gênero fóssil de Nyctibiidae mencionado seria mais razoável do que o surgimento dessa condição independentemente nessa família e em Caprimulgidae.

A porção caudal da mandíbula é reduzida, assim como observou Mayr (2002) em Nyctibiidae e Caprimulgidae. Na face lateral dessa região da mandíbula, observa-se o processo P2 da mandíbula, medialmente ao forame do ramo mandibular do nervo trigêmio. Este processo, Bühler (1970) cita em Caprimulgidae como sendo local de inserção do ligamento jugo-mandibular. Este mesmo autor descreve também o processo P1 da mandíbula (P1M) como local de inserção do músculo *pseudotemporalis*. A região rostral da mandíbula, denominada de *rostrum mandibulae* por Baumel & Witmer (1993), é formada pela união dos segmentos sinfisiais dos ramos mandibulares direito e esquerdo. Entretanto, esta região de anquilosamento é comumente chamada de sínfise mandibular (Baumel & Witmer, 1993). O comprimento da região sinfisária na família Nyctibiidae é extremamente reduzida, representando cerca de 3% do comprimento total da mandíbula. O reduzido comprimento do osso dentário em relação aos pós-dentários, também observado por Cracraft (1981) em Caprimulgidae, é bastante distinto de outros grupos de aves.

CONCLUSÕES

De forma geral, os Nyctibiidae apresentam um crânio bastante modificado e especializado, com características bastante peculiares e distintas do observado em outros grupos de aves. Embora muitas vezes a relação entre a forma de uma estrutura e sua função seja mera especulação, muitas das adaptações do crânio em Nyctibiidae são claramente relacionadas aos hábitos de vida e comportamento das espécies. As grandes modificações e adaptações no crânio dessas espécies parecem estar basicamente ligadas ao abrigo dos olhos bastante desenvolvidos e à grande abertura bucal. Além disso, embora não sejam utilizadas séries de algumas das espécies, a variação na osteologia craniana observada entre espécies pode ser utilizada como fonte de caracteres em uma análise filogenética da família. Algumas características parecem ser diagnósticas da família e não são observadas em outras famílias próximas, tais como expansão lateral do proces-

so pós-orbital, a presença de uma projeção na região entre o jugal e o maxilar, uma crista transversal na face ventral do maxilar, um ectetmóide globular, ausência do processo rostral do palatino, achatamento dorso-ventral do pterigóide e de toda região paraesfenóide, processos rostrais do vômer, arcos jugais bastante curvos e um vestigial processo orbital do quadrado.

Considerando que as sete espécies são incluídas em um único gênero, essa grande variação observada nos caracteres osteológicos, aliada também a caracteres de outra natureza tais como plumagem, comportamento e dados moleculares, pode ser ainda utilizada em uma revisão taxonômica da família. A variação observada na anatomia craniana, descrita aqui pela primeira vez detalhadamente, pode ser bastante útil para uma futura separação de algumas espécies em diferentes gêneros, como já sugerido na literatura (*p. ex.* Cohn-Haft, 1999). A condição bastante distinta, e aparentemente basal, de *Nyctibius bracteatus* sugere que esta espécie deva ser incluída em um gênero distinto das demais espécies. No entanto, optamos por não fazer nenhuma revisão taxonômica nesse momento antes de uma análise mais segura das relações filogenéticas das espécies, evitando assim a concepção de grupos artificiais dentro da família.

RESUMO

A família Nyctibiidae (urutaus) apresenta sete espécies incluídas em um único gênero Nyctibius, distribuídas por toda a região neotropical desde o México até a Argentina, alcançando sua maior diversidade na região amazônica. São aves de hábito noturno caracterizadas por um distintivo mimetismo em troncos vegetais, onde permanecem imóveis durante o período diurno. Devido seus hábitos noturnos e comportamentos crípticos, o estudo de seus hábitos de vida é excessivamente difícil, o que faz desse grupo um dos menos conhecidos da região tropical. Logo, informações sobre comportamento e história natural da família são muito escassas, e raras são as contribuições a respeito de sua anatomia. O objetivo do presente trabalho foi descrever detalhadamente a osteologia craniana de seis das sete espécies de Nyctibiidae reconhecidas, incluindo Nyctibius griseus, N. grandis, N. aethereus, N. jamaicensis, N. leucopterus e N. bracteatus. Observa-se uma grande variação na osteologia craniana dentro da família, a qual apresenta um crânio bastante modificado e adaptado aos seus hábitos de vida, basicamente no que se refere a abrigar os olhos extremamente desenvolvidos e a proporcionar uma grande abertura bucal. Os ossos que formam o teto da cavidade bucal apresentam um achatamento

dorso-ventral, particularmente nos ossos pterigóide e paraesfenóide, e o osso palatino é muito desenvolvido lateralmente. Na região de fusão da maxila com o arco jugal observa-se uma projeção, única entre as aves, a qual é vista até externamente com a ave em vida. O osso vômer tem grande variação dentro da família, apresentando um número variável de projeções rostrais entre as espécies. A região caudal do crânio é bastante larga, havendo grande distância entre os ossos quadrados, os quais são verticalmente posicionados e apresentam um reduzido processo orbital. A mandíbula, elástica e flexível, apresenta uma curta região sinfisiária e articulações sindesmóticas na região mediana dos ramos mandibulares. De forma geral, os Nyctibiidae apresentam um crânio bastante especializado, sendo possível muitas vezes estabelecer relação entre a forma das estruturas e os hábitos de vida das espécies. Mais ainda, a grande variação interespecífica no crânio observada ressalta a necessidade de uma revisão taxonômica das espécies, atualmente incluídas em um único gênero.

PALAVRAS-CHAVE: Osteologia; Crânio; Urutaus; Nyctibiidae; Caprimulgiformes.

AGRADECIMENTOS

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro ao primeiro autor; aos curadores das instituições pelo empréstimo de material de estudo e por permitir livre acesso às coleções osteológicas de sua responsabilidade, particularmente aos Drs. Maria Luiza Videira Marceliano (MPEG), Luis Fábio Silveira (MZUSP), Herculano Alvarenga (MHNT), Carla Cicero (MVZ), J.V. Remsen, Jr., e Steven Cardiff (LSUMNS) e Janet Hinshaw (UMMZ); Ao Toa Kyle (World Parrot Trust) pelas correções no abstract; e especialmente aos Profs. Drs. Sérgio R. Posso (UFMS), Márcia C. Pascotto (UFMT), Carlos A. Vicentini (UNESP) e dois revisores anônimos pelas sugestões e correções no manuscrito.

REFERÊNCIAS

- BAUMEL, J. & WITMER, L.M. 1993. Osteologia. In: Baumel, J.J.; King, A.S.; Breazile, J.E.; Evans, H.E. & Vanden Berge, J.C (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2nd ed. Nuttall Ornithological Club 23, Cambridge, 779 p.
- BEDDARD, F.E. [1898]. *The structure and classification of birds*. Longmans and Green, London, England.
- BELLAIRS, A.A. & JENKIN, C.R. 1960. The skeleton of birds. In: Marshall, J.A. *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York Academic Press, p. 241-300.
- BOCK, W.J. 1964. Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology*, 114:1-42.
- BOCK, W.J. 1966. An approach to the functional analysis of bill shape. *The Auk*, 83:10-51.
- BORRERO, J.I. 1974. Notes on the structure of the upper eyelid of potoos (*Nyctibius*). *The Condor*, 76:210-211.
- BRODKORB, P. 1971. Catalogue of fossil birds. Part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences*, 15:163-266.
- BÜHLER, P. 1970. Schädelmorphologie und Kiefermechanik der Caprimulgidae (Aves). *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, 66:337-399.
- BÜHLER, P. 1981. Functional anatomy of the avian jaw apparatus. In: King A.S. & McLleland, J. (Eds.), *Form and function in birds*. Academic Press, London, v. 2, p. 439-469.
- BURTON, P.J.K. 1984. Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bulletin of the British Museum of Natural History*, 47:331-443.
- CLAESSENS, O.; PELLETIER, V. & INGELS, J. 2005. First records of White-winged Potoo *Nyctibius leucopterus* for French Guiana. *Alauda*, 73(1):61-68.
- CLEERE, N. & INGELS, J. 2002. First record of the Rufous Potoo *Nyctibius bracteatus* and in-flight drinking by the Semi-collared Nighthawk *Lurocalis semitorquatus* in French Guyana. *Bulletin of the British Ornithological Club*, 122(2):154-155.
- CLEERE, N. & NURNEY, D. 1998. *Nightjars: A guide to nightjars and related nightbirds*. Pica Press, Sussex, 317 p.
- COHN-HAFT, M. 1993. Rediscovery of the White-winged Potoo (*Nyctibius leucopterus*). *The Auk*, 110(2):391-394.
- COHN-HAFT, M. 1999. Family Nyctibiidae (Potoos). In: del Hoyo, J. & Elliott, A. (Eds.), *Handbook of the Birds of the World*. Barn Owl to Hummingbirds, Lynx Editions, Barcelona, v.5, p. 288-301.
- COWLES, G.S. 1967. The palate of the Red-necked Nightjar *Caprimulgus ruficollis* with a description of a new feature. *Ibis*, 109:260-265.
- CRACRAFT, J. 1968. The lacrimal-ectethmoid bone complex in birds: a single character analysis. *American Midland Naturalist*, 80(2): 316-359.
- CRACRAFT, J. 1981. Toward a phylogenetic classification of the recent birds of the world (Class Aves). *The Auk*, 98:681-714.
- DONATELLI, R.J. 1992. Cranial osteology and myology of the jaw apparatus in the Galbulidae (Aves: Piciformes). *Arquivos de Zoologia*, 32(1):1-32.
- DONATELLI, R.J. 1996. The jaw apparatus of the Neotropical and of the Afrotropical woodpeckers (Aves: Piciformes). *Arquivos de Zoologia*, 33(1):1-72.
- DONATELLI, R.J. 1997. Osteologia e miologia cranianas de Dendrocolaptidae (Passeriformes, Tyranni). 1. Gêneros *Glyphorhynchus*, *Campylorhamphus*, *Dendrocincla*, *Xiphorhynchus* e *Dendrocolaptes. Ararajuba*, 5(1):19-37.
- GENNIP, E.V. 1986. The osteology, arthrology and myology of the jaw apparatus on the pigeon (*Patagioenas livia* L.). *Netherlands Journal of Zoology*, 36(1):1-46.
- HÖFLING, E. 1995. *Anatomia do crânio e da cintura escapular dos Ramphastidae (Aves: Piciformes) e de alguns grupos próximos com implicações sistemáticas*. (Tese de Livre-Docência), Universidade de São Paulo, São Paulo, 185 p.
- 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. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 415-472.

- INGELS, J.; CLEERE, N.; PELLETIER, V. & HÉQUET, V. 2008. Recent records and breeding of Rufous Potoo *Nyctibius bracteatus* in French Guyana. *Cotinga*, 29:144-148.
- IWANIUK, A.N.; HURD, P.L. & WYLIE, D.R.W. 2006. The comparative morphology of the cerebellum in Caprimulgiform birds: Evolutionary and functional implications. *Brain, Behavior and Evolution*, 67:53-68.
- JACKSON, H.D. 2003. A review of foraging and feeding behaviour, and associated anatomical adaptations, in Afrotropical nightjars. *Ostrich*, 74(3): 187-204.
- JOHANSSON, U.S. 2002. *Clades in the "higher land bird assemblage"*. (Ph.D. Dissertation). University of Stockholm, Sweden.
- JOLLIE, M. 1957. The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *Journal of Morphology*, 100(4):389-436.
- KARDONG, K.V. 1998. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. McGraw-Hill, New York, 747 pp.
- LIVEZEY, B.C. & ZUSI, R.L. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology*, 51:179-205.
- LIVEZEY, B.C. & ZUSI, R.L. 2006. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy: I. Methods and characters. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 37:1-544.
- LIVEZEY, B.C. & ZUSI, R.L. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149:1-95.
- MAHECHA, G.A.B. & OLIVEIRA, A. 1998. An additional bone in the sclera of the eyes of Owls and the Common Potoo (*Nyctibius griseus*) and its role in the contraction of the nictitating membrane. *Acta Anatomica*, 163(4):201-211.
- MARIAUX, J. & BRAUN, M.J. 1996. A molecular survey of the nightjars and allies (Caprimulgiformes) with special emphasis on the potoos (Nyctibiidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6(2):228-244.
- MAYR, G. & MANEGOLD, A. 2002. Eozäne Stammlinienvertebrer von Schwalmvögeln und Seglern aus der Grube Messel bei Darmstadt. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 41:21-35.
- MAYR, G. 2001. Comments on the osteology of *Masillapodargus longipes* Mayr 1999 and *Paraprefica major* Mayr 1999, Caprimulgiform birds from the Middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 2001(2):65-76.
- MAYR, G. 2002. Osteological evidence for parphyly of the avian order Caprimulgiformes (nightjars and allies). *Journal of Ornithology*, 143:82-97.
- MAYR, G. 2005. The Palaeogene Old World Potoo *Paraprefica* Mayr, 1999 (Aves, Nyctibiidae): its osteology and affinities to the new World Preficinae Olson, 1987. *Journal of Systematic Palaeontology*, 3(4):1-12.
- MAYR, G.; MANEGOLD, A & JOHANSSON, U. 2003. Monophyletic groups within "higher land birds" – comparison of morphological and molecular data. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41:233-248.
- McLELLAND, J. 1979. *Digestive system*. In: King, A.S. e McLelland, J. (Eds), *Form and function in birds*. Academic Press, London, 69-181.
- MONROE, B.L. & SIBLEY, C.G. 1993. *A World Checklist of Birds*. Yale University Press, New Haven, 393 p.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1988. Les Caprimulgiformes et les Coraciiformes de l'Éocène et de l'Oligocène des phosphorites du Quercy et description de deux genres nouveaux de Podargidae et Nyctibiidae. In: Oullet (Eds.), *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*, Ottawa, 1986, University of Ottawa Press, Ottawa, v. 2, p. 2047-2055.
- PASCOTTO, M.C.; HÖFLING, E. & DONATELLI, R.J. 2006. Osteologia craniana de Coraciiformes (Aves). *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3): 841-864.
- PELLETIER, V.; RENAUDIER, A.; CLAESSENS, O. & INGELS, J. 2006. First records and breeding of Long-tailed Potoo *Nyctibius aethereus* for French Guiana. *Cotinga*, 26:69-73.
- POSSO, S.R. & DONATELLI, R.J. [2007]. Osteologia craniana e considerações sistemáticas em Coccyzinae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, 2(1):87-116.
- PROCTOR, N.S. & LINCH, P.J. 1993. *Manual of ornithology: Avian structure and function*. Yale University Press, New Haven, 340 p.
- REMSEN JR., J.V.; CADENA, C.D.; JARAMILLO, A.; NORES, M.; PACHECO, J.F.; ROBBINS, M.B.; SCHULENBERG, T.S.; STILES, F.G.; STOTZ, D.F. & ZIMMER, K.J. 2009. *A classification of the bird species of South America*. American Ornithologists' Union. Disponível em: <www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline>. Acesso em: 18/Mar./2009.
- SIBLEY, C.G. & AHLQUIST, J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Haven, 1111 p.
- SICK, H. 1997. *Ornithologia Brasileira*. Ed. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, 862 p.
- WETMORE, A. 1918. On the anatomy of *Nyctibius* with notes on allied birds. *Proceedings of the United States National Museum*, 54:577-586.
- WHITNEY, B.M.; PACHECO, J.F.; SILVEIRA, L.F. & LAPS, R.R. 2003. Rediscovery of *Nyctibius leucopterus* (White-winged Potoo) in the Atlantic Forest of Brazil. *Aranajuba*, 11(1):1-4.
- ZUSI, R.L. & LIVEZEY, B.C. 2006. Variation in the os palatinum and its structural relation to the palatum osseum of birds (Aves). *Annals of Carnegie Museum*, 75:137-180.
- ZUSI, R.L. 1984. A functional and evolutionary analysis of rhynchokinesis in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 395.
- ZUSI, R.L. 1993. *Patterns of diversity in the avian skull*. In: Hanken, J. & Hall, B.K. (Eds), *The skull, patterns of structural and systematic diversity*. University of Chicago Press, Chicago, v. 2, p. 391-437.
- ZWEERS, G.A.; BERKHOUDT, H. & VANDEN BERGE, J.C. [1994]. Behavioral mechanisms of avian feeding. In: Gilles, R. (Ed.), *Advances in Comparative and Environmental Physiology*. Springer Verlag, v.18, p. 243-279.

Recebido em: 14.03.2008

Aceito em: 06.07.2009

Impresso em: 30.09.2009

EDITORIAL COMMITTEE

Publisher: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Avenida Nazaré, 481, Ipiranga, CEP 04263-000, São Paulo, SP, Brasil.

Editor-in-Chief: Hussam Zaher, Serviço de Vertebrados, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Post Office Box 42.494, CEP 04218-970, São Paulo, SP, Brasil. E-mail: editormz@usp.br.

Managing Editor: Carlos José Einicker Lamas (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil).

Associate Editors: Mário César Cardoso de Pinna (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil); Marcos Domingos Siqueira Tavares (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil); Sergio Antonio Vanin (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil).

Editorial Board: Aziz Nacib Ab'Saber (Universidade de São Paulo, Brasil); Rüdiger Biedler (Field Museum of Natural History, U.S.A.); Walter Antonio Pereira Boeger (Universidade Federal do Paraná, Brasil); Carlos Roberto Ferreira Brandão (Universidade de São Paulo, Brasil); James M. Carpenter (American Museum of Natural History, U.S.A.); Ricardo

Macedo Corrêa e Castro (Universidade de São Paulo, Brasil); Mario de Vivo (Universidade de São Paulo, Brasil); Marcos André Raposo Ferreira (Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil); Darrel R. Frost (American Museum of Natural History, U.S.A.); William R. Heyer (National Museum of Natural History, U.S.A.); Ralph W. Holzenthall (University of Minnesota, U.S.A.); Adriano Brilhante Kury (Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil); Gerardo Lamas (Museo de Historia Natural "Javier Prado", Lima, Peru); John G. Maisey (American Museum of Natural History, U.S.A.); Naécio Aquino Menezes (Universidade de São Paulo, Brasil); Christian de Muizon (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France); Nelson Papavero (Universidade de São Paulo, Brasil); James L. Patton (University of California, Berkeley, U.S.A.); Richard O. Prum (University of Kansas, U.S.A.); Olivier Rieppel (Field Museum of Natural History, U.S.A.); Miguel Trefaut Urbano Rodrigues (Universidade de São Paulo, Brasil); Randall T. Schuh (American Museum of Natural History, U.S.A.); Luís Fábio Silveira (Universidade de São Paulo, Brasil); Ubirajara Ribeiro Martins de Souza (Universidade de São Paulo, Brasil); Paulo Emílio Vanzolini (Universidade de São Paulo, Brasil); Richard P. Vari (National Museum of Natural History, U.S.A.).

INSTRUCTIONS TO AUTHORS - (April 2007)

General Information: *Papéis Avulsos de Zoologia (PAZ)* and *Arquivos de Zoologia (AZ)* cover primarily the fields of Zoology, publishing original contributions in systematics, paleontology, evolutionary biology, ontogeny, faunistic studies, and biogeography. *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* also encourage submission of theoretical and empirical studies that explore principles and methods of systematics.

All contributions must follow the International Code of Zoological Nomenclature. Relevant specimens should be properly curated and deposited in a recognized public or private, non-profit institution. Tissue samples should be referred to their voucher specimens and all nucleotide sequence data (aligned as well as unaligned) should be submitted to GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank) or EMBL (www.ebi.ac.uk).

Peer Review: All submissions to *Papéis Avulsos de Zoologia* and *Arquivos de Zoologia* are subject to review by at least two referees and the Editor-in-Chief. All authors will be notified of submission date. Authors may suggest potential reviewers. Communications regarding acceptance or rejection of manuscripts are made through electronic correspondence with the first or corresponding author only. Once a manuscript is accepted providing changes suggested by the referees, the author is requested to return a revised version incorporating those changes (or a detailed explanation of why reviewer's suggestions were not followed) within fifteen days upon receiving the communication by the editor.

Proofs: Page-proofs with the revised version will be sent to e-mail the first or corresponding author. Page-proofs *must be returned to the editor, preferentially within 48 hours*. Failure to return the proof promptly may be interpreted as approval with no changes and/or may delay publication. Only necessary corrections in proof will be permitted. Once page proof is sent to the author, further alterations and/or significant additions of text are permitted only at the author's expense or in the form of a brief appendix (note added in proof).

Submission of Manuscripts: Manuscripts should be sent to the SciELO Submission (<http://submission.scielo.br/index.php/paz/login>), along with a submission letter explaining the importance and originality of the study. Address and e-mail of the corresponding author must be always updated since it will be used to send the 50 reprints in titled by the authors. Figures, tables and graphics **should not** be inserted in the text. Figures and graphics should be sent in separate files with the following formats: ".jpg" and ".tif" for figures, and ".xls" and ".cdr" for graphics, with 300 dpi of minimum resolution. Tables should be placed at the end of the manuscript.

Manuscripts are considered on the understanding that they have not been published or will not appear elsewhere in substantially the same or abbreviated form. The criteria for acceptance of articles are: quality and relevance of research, clarity of text, and compliance with the guidelines for manuscript preparation.

Manuscripts should be written preferentially in English, but texts in Portuguese or Spanish will also be considered. Studies with a broad coverage are encouraged to be submitted in English. All manuscripts should include an abstract and keywords in English and a second abstract and keywords in Portuguese or Spanish.

Authors are requested to pay attention to the instructions concerning the preparation of the manuscripts. Close adherence to the guidelines will expedite processing of the manuscript.

Manuscript Form: Manuscripts should not exceed 150 pages of double-spaced, justified text, with size 12 and source Times New Roman (except for symbols). Page format should be A4 (21 by 29.7 cm), with 3 cm of margins. The pages of the manuscript should be numbered consecutively.

The text should be arranged in the following order: **Title Page, Abstracts with Keywords, Body of Text, Literature Cited, Tables, Appendices, and Figure Captions**. Each of these sections should begin on a new page.

(1) **Title Page:** This should include the title, **short title, author(s) name(s) and institutions**. The title should be concise and, where appropriate, should include mention of families and/or higher taxa. Names of new taxa should not be included in titles.

(2) **Abstract:** All papers should have an **abstract in English and another in Portuguese or Spanish**. The abstract is of great importance as it may be reproduced elsewhere. It should be in a form intelligible if published alone and should summarize the main facts, ideas, and conclusions of the article. Telegraphic abstracts are strongly discouraged. Include all new taxonomic names for referencing purposes. Abbreviations should be avoided. It should not include references. Abstracts and keywords should not exceed 350 and 5 words, respectively.

(3) **Body of Text:** The main body of the text should include the following sections: **Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Conclusion, Acknowledgments, and References at end**. Primary headings in the text should be in capital letters, in bold and centered. Secondary headings should be in capital and lower case letters, in bold and centered. Tertiary headings should be in capital and lower case letters, in bold and indented at left. In all the cases the text should begin in the following line.

(4) **Literature Cited:** Citations in the text should be given as: Silva (1998) *or* Silva (1998:14-20) *or* Silva (1998: figs. 1, 2) *or* Silva (1998a, b) *or* Silva & Oliveira (1998) *or* (Silva, 1998) *or* (Rangel, 1890; Silva & Oliveira, 1998a, b; Adams, 2000) *or* (Silva, pers. com.) *or* (Silva *et al.*, 1998), the latter when the paper has three or more authors. The reference need not be cited when authors and date are given only as authority for a taxonomic name.

(5) **References:** The literature cited should be arranged strictly alphabetically and given in the following format:

- **Journal Article** – Author(s). Year. Article title. *Journal name*, volume: initial page-final page. Names of journals must be spelled out in full.
- **Books** – Author(s). Year. *Book title*. Publisher, Place.
- **Chapters of Books** – Author(s). Year. Chapter title. In: Author(s) ou Editor(s), *Book title*. Publisher, Place, volume, initial page-final page.
- **Dissertations and Theses** – Author(s). Year. *Dissertation title*. (Ph.D. Dissertation). University, Place.
- **Electronic Publications** – Author(s). Year. *Title*. Available at: <electronic address>. Access in: date.

Tables: All tables must be numbered in the same sequence in which they appear in text. Authors are encouraged to indicate where the tables should be placed in the text. They should be comprehensible without reference to the text. Tables should be formatted with vertical (portrait), not horizontal (landscape), rules. In the text, tables should be referred as Table 1, Tables 2 and 3, Tables 2-6. Use "TABLE" in the table heading.

Illustrations: Figures should be numbered consecutively, in the same sequence that they appear in the text. Each illustration of a composite figure should be identified by capital letters and referred in the text as: Fig. 1A, Fig. 1B, for example. When possible, letters should be placed in the left lower corner of each illustration of a composite figure. Hand-written lettering on illustrations is unacceptable. Figures should be mounted in order to minimize blank areas between each illustration. Black and white or color photographs should be digitized in high resolution (300 dpi at least). Use "Fig(s)." for referring to figures in the text, but "FIGURE(S)" in the figure captions and "fig(s)." when referring to figures in another paper.

Responsibility: Scientific content and opinions expressed in this publication are sole responsibility of the respective authors.

Copyrights: A concession letter of copyrights and assent should be sent to the Editor, signed by all the authors, prior to publication of the manuscript.
A model is available in the home page of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

For other details of manuscript preparation of format, consult the CBE Style Manual, available from the Council of Science Editors (www.councilscienceeditors.org/publications/style.cfm).

Papéis Avulsos de Zoologia and *Arquivos de Zoologia* are publications of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (www.mz.usp.br).

Always consult the Instructions to Authors printed in the last issue or in the electronic home pages: www.scielo.br/paz or www.mz.usp.br/publicacoes.