



ANATOMIA DA SIRINGE DOS DENDROCOLAPTIDAE (AVES, PASSERIFORMES)¹

(Com 3 figuras)

MARCOS A. RAPOSO^{2,3}
ELIZABETH HÖFLING^{3,4}
RENATO GABAN-LIMA⁴
RENATA STOPIGLIA²
PATRÍCIA FORMOZO²

RESUMO: A siringe é o órgão vocal das aves e corresponde a uma região modificada do tubo respiratório, que na maioria dos grupos situa-se na região caudal da traquéia e cranial dos brônquios. O objetivo principal deste trabalho é a descrição anatômica da siringe dos Dendrocolaptidae e, para tal, foram examinados representantes de 11 dos 13 gêneros aceitos nesta família. Além das duas séries de elementos ("A" e "B") previamente reconhecidas, modificou-se a nomenclatura criando uma terceira série de elementos esqueléticos designados como elementos "T", que correspondem àqueles craniais à membrana traqueossiringeal. A variação estrutural da siringe dos Dendrocolaptidae foi considerada pequena, quando comparada à variação observada em outros grupos de Suboscines, como os Pipridae. Há caracteres diagnósticos de alguns dos táxons estudados, assim como caracteres informativos do ponto de vista filogenético. Ao contrário do que pressupunha a literatura, a siringe dos arapaçus é assimétrica dorsoventralmente, característica que deverá, daqui para frente, ser levada em conta no estudo de outros táxons Suboscines, principalmente no caso de aplicação sistemática de caracteres siringeais.

Palavras-chave: Aves. Passeriformes. Dendrocolaptidae. Anatomia. Siringe.

ABSTRACT: Syrinx anatomy of the Dendrocolaptidae (Aves, Passeriformes).

The syrinx is the vocal organ of the birds and it corresponds to a modification of the *apparatus respiratorius*, being at most of the cases, localized at the caudal end of the trachea and the cranial portion of the bronchi. The main purpose of this paper is to describe the syrinx anatomy of the Dendrocolaptidae, with the analysis of 11 from the 13 genera accepted to this family. Besides the two series of cartilaginous elements ("A" and "B") previously recognized, we adopted a third series of elements designated as "T" elements, which correspond to those cranial to the *Membrana tracheosyringalis*. The structural variation of the Dendrocolaptidae syrinx is considered small when compared with other well known suboscine taxa, such as the Pipridae. We found out intra-group diagnostic characters, as well as some phylogenetically informative characters. Contrary to the current knowledge, the woodcreeper's syrinx is dorsoventrally asymmetric, a characteristic that should be taken into account in future studies of other suboscine groups, especially in the case of using syringeal anatomy for systematic studies.

Key words: Aves. Passeriformes. Dendrocolaptidae. Anatomy. Syrinx.

INTRODUÇÃO

A siringe é o órgão responsável pela vocalização das aves. Consiste na mudança da conformação do suporte esquelético do tubo respiratório na região caudal da traquéia e/ou cranial dos brônquios. Tais mudanças estão relacionadas ao suporte das membranas e conferem superfície de fixação aos músculos responsáveis pela produção e o controle da vocalização.

A anatomia da siringe foi, ao longo da história,

utilizada seguidas vezes como fonte de caracteres taxonômicos (e.g. BEDDARD, 1898) tendo embasado, recentemente, reconstruções filogenéticas de diferentes grupos de Aves (PRUM, 1992; GRIFFITHS, 1994).

No caso dos Furnarioidea, a siringe é caracterizada por uma série de singularidades (AMES, 1971; KING, 1993). Somente nesse grupo é encontrado um par de cartilagens acessórias (*Cartt. accessoriae*) denominados processos vocais (*Proc. vocalis*) que se posicionam

¹ Submetido em 21 de novembro de 2005. Aceito em 23 de março de 2006.

² Museu Nacional/UF RJ, Departamento de Vertebrados. Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

³ E-mail: raposo@mn.ufrj.br.

⁴ Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia. Rua do Matão, Travessa 14, n° 101, Edifício Zoologia, 05508-900, São Paulo, SP, Brasil.

⁵ E-mail: ehofling@usp.br.

lateralmente, na região caudal da traquéia e cranial dos brônquios. Outra singularidade dos Furnarioidea é a redução de alguns elementos esqueléticos que dão lugar à membrana traqueossiringeal (*Mem. trachaeosiringealis*), que se posiciona ventral e dorsalmente na traquéia, sendo suportada, lateralmente, pelos processos vocais e, cranial e caudalmente, pelos demais elementos esqueléticos. A siringe nesse grupo pode conter até dois pares de músculos intrínsecos: os músculos vocais ventrais (*M. vocalis ventralis*) e os músculos vocais dorsais (*M. vocalis dorsalis*). Esses músculos, de forma geral, originam-se lateroventral ou laterodorsalmente nos elementos esqueléticos craniais à membrana traqueossiringeal, elementos esses frequentemente fundidos formando um cilindro denominado tímpano (*Tympanum*), e se inserem lateroventral ou laterodorsalmente nos processos vocais ou em demais elementos que fornecem suporte à membrana traqueossiringeal (AMES, 1971; KING, 1993). As siringes dos Furnarioidea, assim como na maioria das demais aves, possuem também dois pares de músculos traqueais ou extrínsecos: os músculos traqueolaterais (*M. tracheolateralis*), que se originam na porção cranial da traquéia e se inserem em elementos imediatamente craniais à membrana traqueossiringeal; e os músculos esternotraqueais (*M. sternotrachealis*) que se originam no esterno e se inserem lateralmente no processo vocal (Fig. 1A). Tradicionalmente, os elementos esqueléticos do tubo respiratório são separados em traqueais e bronquiais, de acordo com suas posições em relação à bifurcação do tubo respiratório (método sumarizado por KING, 1989 e adotado posteriormente por KING (1993) na *Nomina Anatomica Avium*). AMES (1971), por sua vez, propôs um sistema que separa os elementos esqueléticos em duas séries (denominadas “A”, a mais cranial e “B”, a mais caudal), onde cada elemento é enumerado, seqüencialmente, a partir do contato entre as duas séries. Para a delimitação das séries AMES (1971) usou como critérios o formato da seção transversal dos elementos (plano e com forma de fita nos A e arredondado ou com forma da letra “D”, nos elemento B), consistência (transparente e rígido em A e opaco e flexível em B) e orientação das concavidades (voltadas caudalmente em A e cranialmente em B). Posteriormente, quase todos os estudos comparativos sobre a anatomia da siringe utilizaram o sistema nomenclatural proposto por AMES (1971). Alguns autores como

PRUM (1992) e GABAN-LIMA (*in litt.*) utilizaram outros critérios para delimitar as duas séries de elementos esqueléticos por entenderem que existem outros mais adequados para o reconhecimento de elementos supostamente homólogos entre os táxons estudados.

No caso dos Dendrocolaptidae, AMES (1971) descreveu as siringes de *Dendrocincla fuliginosa* (Vieillot, 1818), *Sittasomus griseicapillus* (Vieillot, 1818), *Glyphorhynchus spirurus* (Vieillot, 1819), *Drymornis briedgesii* (Eyton, 1850), *Xiphocolaptes promeropirhynchus* (Lesson, 1840), *Dendrocolaptes platyrostris* Spix, 1825, *Xiphorhynchus picus* (Gmelin, 1788), *Lepidocolaptes souleyetii* (Des Murs, 1849), *Lepidocolaptes affinis* (Lafresnaye, 1839) e *Campylorhamphus trochilirotris* (Lichtenstein, 1820), ilustrando, por meio de desenho, somente a siringe de *Campylorhamphus trochilirostris*. Os dados de AMES (1971) indicam a existência de variações nos elementos A divididos (A1, A2 e A3), na extensão das membranas traqueossiringeais, no número de elementos formadores do tímpano e no formato dos processos vocais, apontando-as como simétricas dorsoventral e bilateralmente.

O objetivo principal deste estudo é descrever a anatomia comparada da siringe dos Dendrocolaptidae, ilustrando-as e revendo a aplicação do sistema nomenclatural proposto por AMES (1971) para a individualização dos elementos esqueléticos.

MATERIAL E MÉTODOS

Para a contagem dos elementos cartilagosos e esqueléticos utilizou-se o sistema nomenclatural proposto por AMES (1971), com algumas alterações. A nomenclatura anatômica segue KING (1993).

Foram mantidos os mesmos critérios para a delimitação das séries “A” e “B” propostos originalmente por AMES (1971). Entretanto, como diversos elementos “A” são reduzidos parcial ou totalmente, dando lugar à membrana traqueossiringeal, a sua individualização para a enumeração tornou-se difícil, quando não impossível. A fim de contornar tal problema optou-se por criar uma terceira série de elementos, que se inicia cranialmente à membrana traqueossiringeal e abrange os elementos que formam o tímpano e os que se seguem pela traquéia. Essa série foi denominada T e seus elementos foram enumerados em sentido caudo-cranial (Fig. 1B,C).

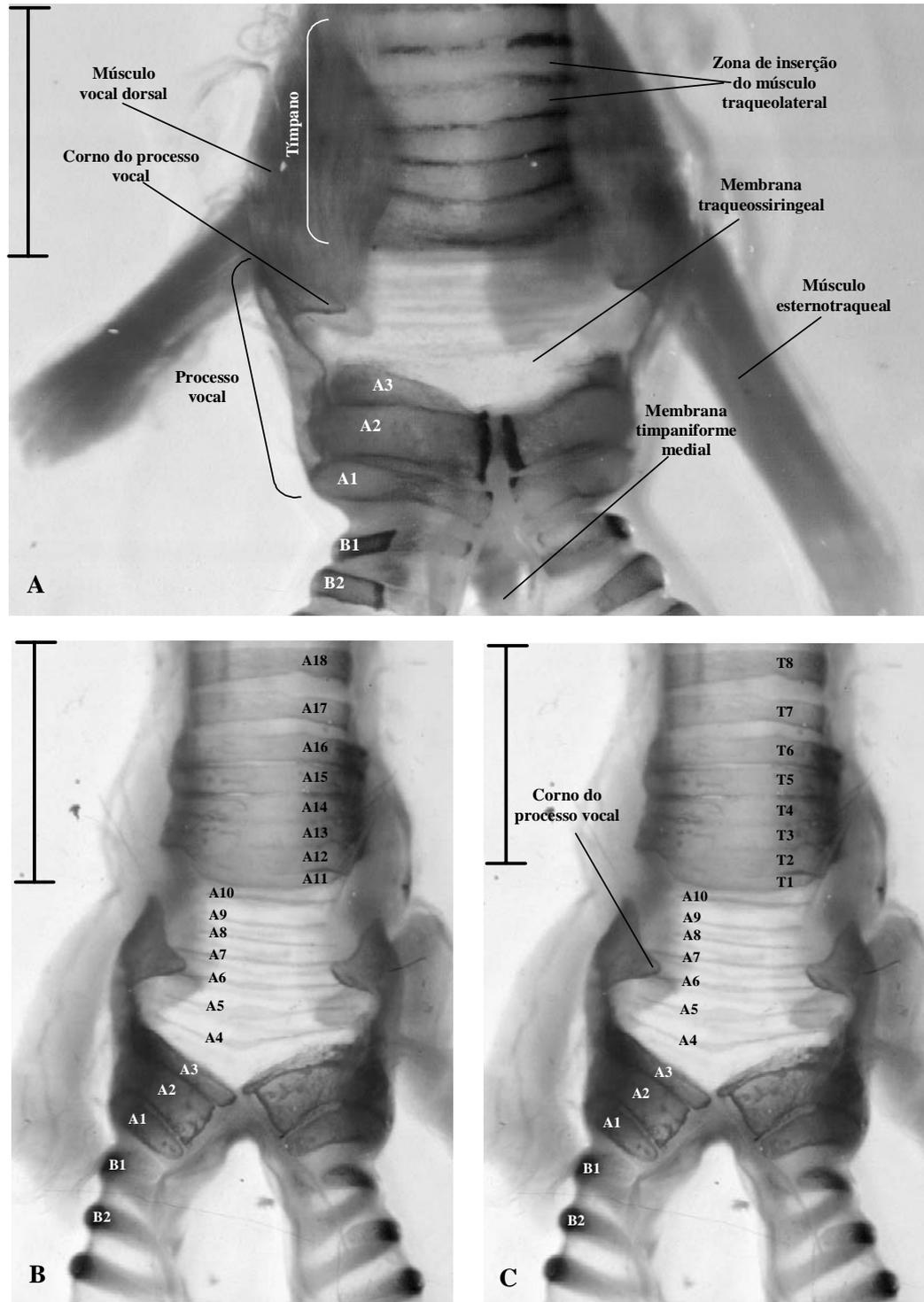


Fig. 1- (A) Nomenclatura dos elementos da siringe, segundo AMES (1971). Vista dorsal da siringe de *Xiphorhynchus pardalotus* (FMNH 7719); (B) vista dorsal da siringe de *Xiphorhynchus susurrans* (AMNH 8254), nomenclatura proposta por AMES (1971); (C) vista dorsal da siringe de *Xiphorhynchus susurrans* (AMNH 8254), nomenclatura dos elementos da siringe utilizada neste trabalho. Os anéis do timpano possuem nomenclatura própria, que se inicia em T1. Escala = 2mm.

Foram analisados espécimes pertencentes às seguintes coleções anatômicas: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (MPEG); Museu Nacional/UFRJ (MNA); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence (UK); American Museum of Natural History, New York (AMNH); e Museum of Zoology, Baton Rouge (Louisiana State University) (LSU). Além dessas, foi consultada a coleção anatômica do Laboratório de Ornitologia do Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, da Universidade de São Paulo. Este estudo utilizou 111 espécimes pertencentes a 11 dos 13 gêneros de arapaçus, tendo como referência principal o gênero *Xiphorhynchus*, sobre o qual é feita a maior parte das referências sobre variação intra-específica.

Ao todo, foram amostradas as espécies *Xiphorhynchus obsoletus* (Lichtenstein, 1820), *Xiphorhynchus pardalotus* (Vieillot, 1818), *Xiphorhynchus guttatooides* (Lafresnaye, 1850), *Xiphorhynchus eytoni* (Sclater, 1853), *Xiphorhynchus susurrans* (Jardine, 1847), *Xiphorhynchus juruanus* Ihering, 1904, *Xiphorhynchus elegans* (Pelzeln, 1868), *Xiphorhynchus ocellatus* (Spix, 1824), *Xiphorhynchus chuncotambo* (Tschudi, 1844), *Xiphorhynchus spixii* (Lesson, 1830), *Xiphorhynchus erythropygius* (Sclater, 1859), *Xiphorhynchus triangularis* (Lafresnaye, 1842), *Xiphorhynchus flavigaster* Swainson, 1827, *Xiphorhynchus lachrymosus* (Lawrence, 1862), *Xiphorhynchus picus* (Gmelin, 1788), *Xiphocolptes falcirostris* (Spix, 1824), *Dendrocolaptes platyrostris* Spix, 1825, *Dendrocolaptes certhia* (Boddaert, 1783), *Campyloramphus falcularius* (Vieillot, 1822), *Nasica longirostris* (Vieillot, 1818), *Hylexetastes uniformis* Hellmayr, 1909, *Lepidocolaptes albolineatus* (Lafresnaye, 1845), *Sittasomus griseicapillus* (Vieillot, 1818), *Glyphorhynchus spirurus* (Vieillot, 1819), *Dendrocincla fuliginosa* (Vieillot, 1818), *Dendrocincla merula* (Lichtenstein, 1829), *Deconychura longicauda* (Pelzeln, 1868) e *Deconychura stictolaema* (Pelzeln, 1868), faltando os gêneros monotípicos *Dendrexetastes* e *Drymornis*. A espécie *Xiphorhynchus juruanus* foi considerada plena seguindo-se RAPOSO & HÖFLING (2003), enquanto a validade de *X. chuncotambo* seguiu ALEIXO (2002).

O material conservado em meio líquido foi dissecado e parte das siringes foi diafanizada utilizando-se como corantes o azul de alcian e o

vermelho de alizarina, de modo a distinguir as estruturas cartilaginosa das calcificadas. Para as dissecações e diafanizações foram utilizados protocolos modificados a partir de DINGERKUS & UHLER (1977) e CANNELL (1988). Alguns espécimes, provavelmente por terem sido mal fixados, não puderam ter suas partes cartilaginosa adequadamente coradas.

Parte do material não foi diafanizado, como é o caso do espécime ilustrado na figura 2A, mantendo assim sua musculatura intacta para as análises pertinentes.

RESULTADOS

Os resultados estão expostos em seções organizadas de acordo com as respectivas “unidades” anatômicas. Um resumo dos diferentes estados de carácter observados em cada gênero encontra-se no quadro 1. Nele são abordados somente o tamanho (diâmetro) relativo dos elementos A situados caudalmente à membrana traqueossiringeal, o diâmetro relativo de elementos B, o número de elementos visíveis na membrana traqueossiringeal, mesmo que apenas vestígios, o número de elementos T formadores do tímpano, o grau de fusão dos elementos T1, T2 e T3 e o formato dos cornos dos processos vocais.

ELEMENTOS “B”

Os elementos B são sempre duplos e medialmente incompletos. Os elementos B1, B2 e B3 apresentam pequenas regiões calcificadas detectadas pela presença de áreas coradas com alizarina. Em *Nasica* e *Hylexetastes*, B1 a B7 possuem porções calcificadas, dificultando, parcialmente, a aplicação de um dos critérios propostos por AMES (1971) para separar as duas séries.

As extremidades dos elementos B, juntamente com as dos primeiros elementos A que também são duplos e medialmente incompletos, delimitam área membranosa (Fig.1C) chamada membrana timpaniforme medial (*Mem. timpaniformis medialis*, sensu KING, 1993).

O diâmetro dos elementos B é maior nos elementos mais craniais, estabilizando-se por volta do elemento B4. Tal característica é mais evidente em *Lepidocolaptes* (Fig.2B). No quadro I está resumida a variação do tamanho relativo (entre anéis) entre os elementos B1 e B4 nos gêneros analisados.

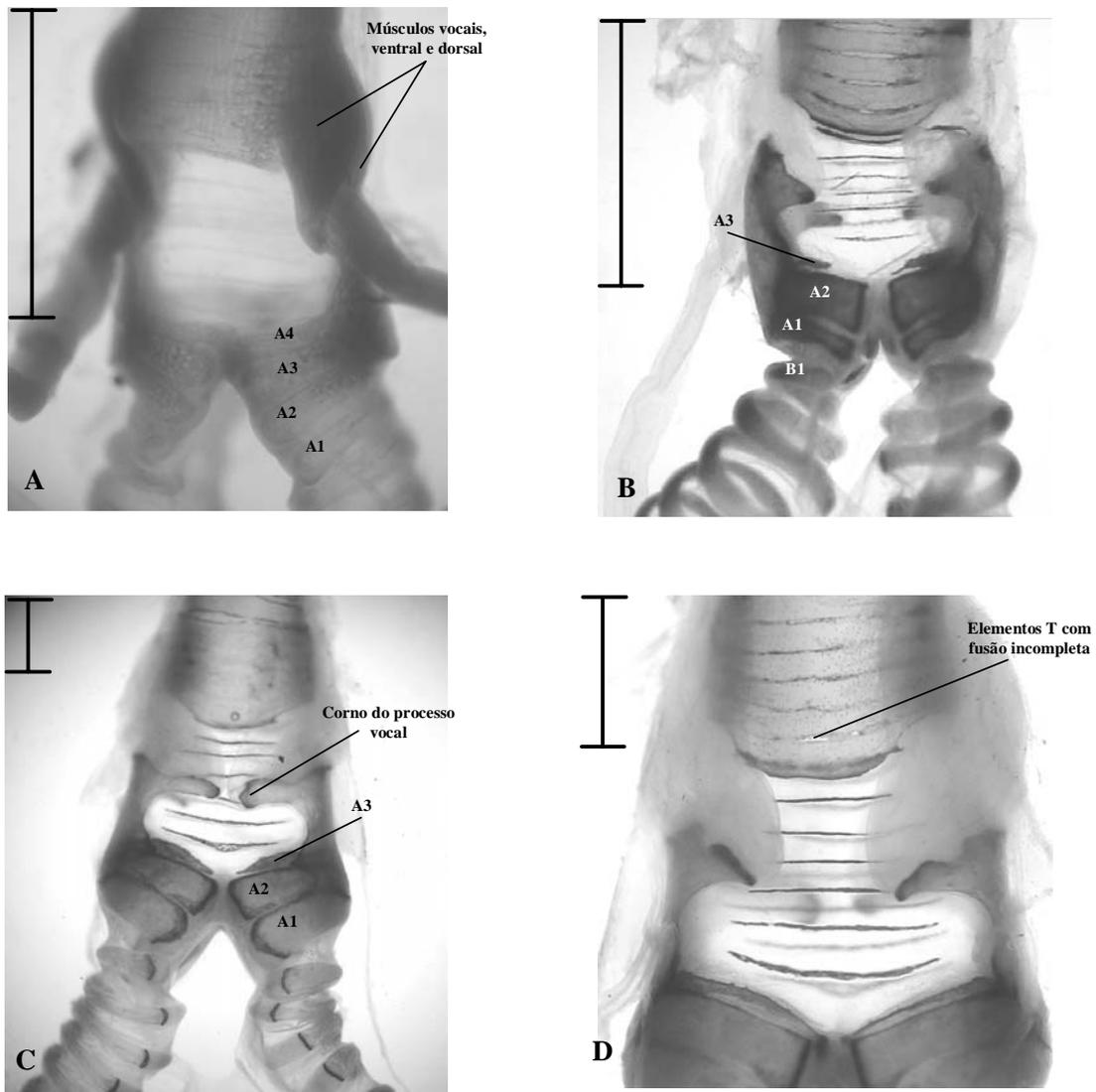


Fig.2- (A) Vista lateral da siringe de *Glyphorhynchus spirurus* (AZ 273) antes do processo de diafanização. Permite a visualização da área de inserção dos músculos vocais e do esternotraqueal no processo vocal, assim como dos quatro elementos A caudais à membrana traqueossiringeal; (B) vista ventral da siringe de *Lepidocolaptes albolineatus* (AZ 3159); (C) vista ventral da siringe de *Dendrocolaptes certhia* (MPEG 4822). Mostra o elemento A3 reduzido e os cornos bastante projetados sobre a região medial da membrana traqueossiringeal ventral e o tímpano composto por elementos T quase totalmente fusionados. (D) vista dorsal da siringe do mesmo espécime de *Dendrocolaptes certhia* (MPEG 4822). Mostra o menor tamanho dos cornos do processo vocal e o menor grau de fusão dos elementos do tímpano, ilustrando a variação dorso-ventral quando comparada à figura 2C. Escala = 2mm.

ELEMENTOS "A"

Nos *Dendrocolaptidae* examinados os elementos "A" mais caudais (geralmente os A1, A2 e A3) são duplos e medialmente incompletos (AMES, 1971, descreve os mesmos como divididos, não duplos, partindo do pressuposto que eles seriam anéis traqueais modificados). Esses elementos são

seguidos por aqueles modificados para dar espaço à membrana traqueossiringeal, que são extremamente delgados nessa região.

Em *Xiphorhynchus*, o elemento A1 não é totalmente calcificado, sendo facilmente identificados por ser mais espesso que B1 e por ser parcialmente fusionado ao A2. Os A1, A2 e A3 situam-se caudalmente à

membrana traqueossiringeal. Em todas as espécies o A2 é mais largo ou igual ao A1. O elemento A3 é, em geral, reduzido, porém existente (Fig.2C).

Lepidocolaptes possui o elemento A3 muito reduzido, o que também é observado em alguns espécimes de *Dendrocincla certhia*, apesar de, em geral, algum resquício de A3 ser visível, sobretudo dorsalmente (Fig.2D). Em *Hylexetastes uniformis* observa-se um alargamento evidente do A2 e a ausência do A3. Conformação semelhante foi verificada em *Dendrocincla* e talvez seja resultado da fusão desses dois elementos A, uma vez que, em alguns espécimes, um resquício de sutura é observado (e.g. A5751).

Há desacordo entre as presentes interpretações e as de AMES (1971) no que diz respeito aos elementos reduzidos na membrana traqueossiringeal, particularmente em *Sittasomus* e *Lepidocolaptes*. Embora o elemento A3 apresente-se, em geral, reduzido, ele não se comporta como os demais

remanescentes dos elementos transversais à membrana. O A3, quando presente, sempre se encontra ligado ao A2, sendo duplo e incompleto. O A4, por sua vez, não é duplo, exceto em *Glyphorhynchus*, onde há quatro elementos A duplos e incompletos caudais à membrana traqueossiringeal (vide Fig.2A).

MEMBRANAS

Localizadas cranialmente aos elementos "A" duplos (em geral, A1, A2 e A3) e posicionadas medialmente, tanto ventral quanto dorsalmente, ao tubo respiratório (Fig.3A), as membranas traqueossiringeais (*Membrana tracheosiringialis*) ocupam o espaço gerado pela redução parcial ou total de alguns elementos A. Com relação a esses elementos, AMES (1971), BEDDARD (1898) e NEWTON (1896) apontam as estreitas linhas transversais à membrana (Fig.1A) como seus resquícios. O número de supostos elementos A

Quadro 1. Diferentes estados de caráter referentes aos táxons analisados.

GÊNERO	A	B	C	D	E	F
<i>Xiphorhynchus</i>	0,1,2	0,1,2,3	6,7,8,9	4,5,6	0,1	0
<i>Dendrocincla</i>	0,1,2	4,4	6	5	0	0
<i>Hylexetastes</i>	1,2	3	2	4,5	1	0
<i>Nasica</i>	1	3	8	12	1	0
<i>Lepidocolaptes</i>	0	1	5,6	5	0	0,1
<i>Deconychura</i>	0,1	1	5	5	0,1	1
<i>Glyphorhynchus</i>	4	1	5,6	5	0	0
<i>Dendrocolaptes</i>	1	0	6,7,8	6	0,1	1
<i>Xiphocolaptes</i>	2	3	1	5	0	0
<i>Campylorhamphus</i>	2	3	1	5	0	0
<i>Sittasomus</i>	3	1	5	6	1	0

A - diâmetro relativo de elementos A situados caudalmente à membrana traqueal: 0 ($A3 < A1 < A2$); 1 ($A3 < A2 = A1$); 2 ($A1 < A2$ e A3 ausente ou incorporado a A2); 3 ($A1 = A2 = A3$); 4 ($A1 = A2 = A3$ e A4 reduzido ligado a A3). B - diâmetro relativo de elementos B: 0 ($B1 = B2 = B3 = B4$); 1 ($B1 < B2 < B3 < B4$); 2 ($B1 = B2 < B3 = B4$); 3 ($B1 < B2 = B3 = B4$); 4 ($B1 = B2 = B3 < B4$). C - número de elementos visíveis na membrana traqueal, mesmo que apenas vestígios sejam observados, não tendo, necessariamente, uma relação direta com os elementos A reduzidos. D - número de elementos T formadores do tímpano. E - grau de fusão dos elementos T1, T2 e T3: 0 (incompleta); 1 (completa, dificultando a contagem dos elementos T). F - formato dos cornos dos processos vocais: 0 (curto, ou seja, não atinge a região medial da membrana traqueal); 1 (longo, atingindo a região medial e quase tocando o corno oposto).

reduzidos na membrana mostrou-se variável e, com freqüência, desigual dorsoventralmente. Em *Xiphorhynchus erythropygus* a variação entre os exemplares foi de oito a seis elementos reduzidos e em *X. guttatoides*, de nove a sete. A variação dorsoventral foi de, no máximo, um elemento. *X. pardalotus* tem de oito a cinco elementos reduzidos. As membranas traqueossiringeais dorsal e ventral são conectadas lateralmente acima da extremidade cranial dos processos vocais (Fig.3B). Esse espaço entre os processos e a borda lateral do tímpano viabiliza a movimentação vertical da porção caudal da siringe, em resposta à contração da musculatura intrínseca (músculos vocais) e é bastante variável entre os gêneros, sendo menor em *Nasica* (Fig.3A) do que no demais gêneros (e.g. Fig.3B).

Em *Dendrocincla* e *Glyphorhynchus* a membrana traqueossiringeal estende-se por seis elementos (A4-A9), diferente do descrito por AMES (1971), que relacionou somente quatro elementos A reduzidos, apresentando os elementos vestigiais mais evidentes que os dos demais gêneros analisados. Em *Lepidocolaptes* o número de elementos na membrana foi de quatro a seis. Em *Hylexetastes* e *Xiphocolaptes* os elementos A reduzidos nessa membrana são praticamente indetectáveis, sendo possível contar apenas dois deles. Algo semelhante a isso foi relatado por AMES (1971) para o gênero *Drymornis*. *Nasica* possui oito elementos A vestigiais na membrana.

PROCESSO VOCAL

Posiciona-se lateralmente à membrana traqueossiringeal e tem formato semelhante em todas as espécies examinadas do gênero *Xiphorhynchus*. É constituído por um par de peças esqueléticas calcificadas que recobre as regiões laterais dos elementos A1, A2 e A3 e estendem-se cranialmente até próximo às bordas laterais do tímpano. Ainda não foi descrita a maneira pela qual essas placas se formam. O exame de alguns espécimes indica que a origem do processo vocal encontra-se na fusão das porções laterais dos elementos A, cuja redução das porções mediais deu origem à membrana traqueossiringeal. Uma hipótese alternativa é a de que essa estrutura fusionada serviria de base para o crescimento da placa calcificada, que se estende caudalmente até o elemento A1, fornecendo coesão a toda a estrutura da siringe. Isso foi inferido uma vez que foi freqüentemente possível a observação de uma zona de contato entre a base e a placa constituintes do processo vocal (Figs.2B, 3C).

Cranialmente, o processo vocal possui, em vista lateral, uma porção cranial de formato aproximadamente

triangular (Fig.3B,C), dadas suas projeções (cornos) em direção medial sobre as membranas traqueossiringeais ventral e dorsal. Em dez dos gêneros analisados (todos menos *Deconychura*) esses cornos são mais extensos ventralmente do que dorsalmente, fazendo com que a siringe dos arapaçus seja assimétrica dorsoventralmente, ao contrário do que fora afirmado por AMES (1971), conforme ilustrado na fig. 2 (C,D). *Dendrocolaptes* possui tais cornos muito extensos, chegando quase a se tocar ventromedialmente. Em *Deconychura*, tanto ventral quanto dorsalmente os cornos do processo vocal tocam-se medialmente, permanecendo livres.

A extremidade cranial do processo vocal é local de inserção do músculo esternotraqueal e os cornos são locais de inserção dos músculos vocais ventrais e dorsais (Fig.2A). A forma do processo vocal, apesar de muito homogênea em *Xiphorhynchus*, também apresenta alguma variação individual, como o freqüente estreitamento e mudança de direção das extremidades dos cornos (dirige-se em direção cranial ou caudal da siringe).

O processo vocal de *Dendrocincla* tem a mesma forma que em *Xiphorhynchus*. Em *Dendrocolaptes certhia* não há o formato triangular na porção cranial do processo mostrado pelas demais espécies. *Nasica* possui toda estrutura formada pelos processos vocais e os elementos A fusionados, com aspecto mais robusto que as demais espécies analisadas (Fig.3A). Esse aspecto é gerado pela maior largura da referida estrutura em relação aos elementos T fusionados (tímpano). Em *Drymornis*, gênero não disponível neste estudo, o processo vocal é completamente fundido a A1 e A2 segundo AMES (1971).

ELEMENTOS T

A série de elementos T é constituída por elementos completos e calcificados. Os primeiros elementos T são fundidos, total (fusão completa como em *Nasica*, Fig.3A) ou parcialmente (e.g. *Xiphorhynchus*, Fig.1A,B,C), formando um cilindro rígido denominado tímpano (KING, 1993). O elemento mais caudal do tímpano recebeu o nome T1, sendo facilmente identificado pela posição em relação a outras estruturas da siringe (como os processos vocais e as membranas traqueossiringeais) e por modificações laterais relacionadas à zona de encaixe com os processos vocais (Figs.1C, 3B). Esse referencial fornece base mais estável na tentativa de se estabelecer as hipóteses de homologia entre os demais elementos constituintes do tímpano (numerados em ordem crescente na direção caudocranial).

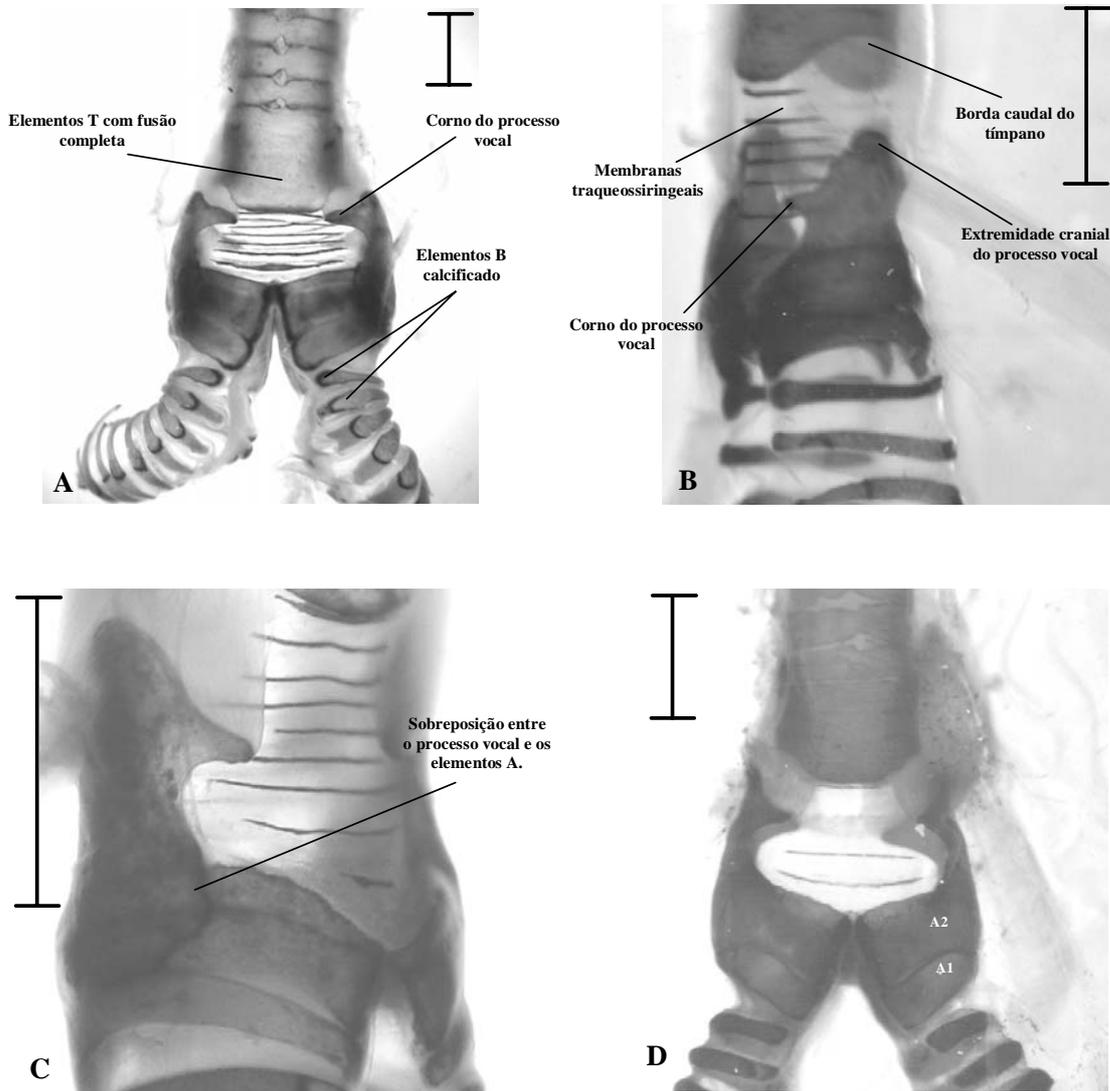


Fig.3- (A) Vista dorsal da siringe de *Nasica longirostris* (AZ 399). Ilustra um exemplo de fusão completa dos elementos do tímpano; (B) vista lateral da siringe de *Xiphorhynchus chunchotambo* (LSU 123043); (C) vista lateral da siringe de *Xiphorhynchus eytoni* (MPEG 6651), mostrando a sobreposição da placa esquelética do processo vocal e os anéis A1, A2 e A3; (D) vista dorsal da siringe de *Hylexetastes perroti* (AZ 4894). Escala = 2mm.

A maioria dos espécimes analisados tem o tímpano formado por quatro a seis elementos (de T1 a T4, T5 ou T6 conforme a espécie). Em *Xiphorhynchus* o grau de fusão entre os elementos do tímpano é muito variável no mesmo espécime, entre espécimes da mesma espécie e entre as espécies estudadas. As regiões ventrais dos elementos do tímpano de um mesmo indivíduo são, em todos os espécimes examinados, mais fusionadas que as dorsais, o que também tende a acontecer nos demais gêneros,

conforme ilustrado em *Dendrocolaptes certhia* (Fig.2C,D). Quando a fusão dos elementos ventrais é completa, a única maneira de reconhecer o número de elementos que compõe o tímpano é contá-los na sua porção dorsal. Em *Nasica* e *Hylexetastes* (Fig.3A,D) isso é impossível, uma vez que a fusão ocorre também dorsalmente, o que parece ocorrer também, conforme AMES (1971), em *Drymornis*, gênero não amostrado aqui. Os elementos T5 e T6 apresentam-se muitas vezes

livres em relação ao tímpano, apesar de diferentes em relação aos demais elementos da traquéia que têm espessura e distanciamento entre si homogêneos, caracterizando uma região sem modificações relacionadas ao canto. AMES (1971) indicou a presença de fusão total ainda em *Xiphorhynchus picus* e *Xiphocolaptes*, diferentemente do observado neste estudo, onde o grau de fusão dos espécimes analisados de *X. picus* e *Xiphocolaptes* permitiu a contagem plena dos seis elementos T presentes, principalmente na porção dorsal da traquéia, como já referido.

Nasica apresentou três ou quatro elementos completamente fusionados (número impreciso em função do grau da fusão), além de nove outros elementos T livres e modificados. Estes, apesar de não fusionados como os primeiros elementos T, são firmemente ligados, o que é único entre as espécies analisadas. Apesar de AMES (1971) ter descrito o tímpano de *Campylorhamphus* como longo, com cerca de 11 elementos, dos quais nove fusionados, o presente estudo revelou a presença de somente quatro elementos T bastante fusionados e mais um ou dois elementos T modificados cranialmente à porção fusionada.

MUSCULATURA

Todos os espécimes analisados possuem os quatro pares de músculos descritos anteriormente. O músculo traqueolateral origina-se na porção mais cranial da traquéia e insere-se na porção mais cranial dos elementos fusionados do tímpano. Em todos os exemplares, o músculo esternotraqueal origina-se na face interna do esterno, próximo aos processos craniolaterais (*Proc. craniolateralis*), e se insere lateralmente no processo vocal, em sua porção mais cranial. Os dois pares de músculos vocais (ventrais e dorsais) também variam pouco, originando-se no primeiro elemento cranial à inserção do músculo traqueolateral e inserem-se, respectivamente, nos cornos ventral e dorsal do processo vocal (Fig.2A). Essa musculatura não mostra variação flagrante nas espécies e gêneros analisados neste estudo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A variação estrutural da siringe dos Dendrocolaptidae deve-se a variações no número e grau de fusão dos anéis do tímpano e da membrana traqueossiringeal, não havendo grande variação no formato geral ou na musculatura siringeal.

Este trabalho confirmou que todos os gêneros de Dendrocolaptidae possuem projeções direcionadas medianamente tanto ventrais quanto dorsais aos processos vocais, característica somente compartilhada por *Geositta* (Furnariidae). Acerca das relações filogenéticas entre os táxons estudados, apesar da quantidade de caracteres gerados não ter sido suficiente para dar sustentação a uma proposta filogenética bem embasada, alguns caracteres parecem servir à diagnose de gêneros, como é o caso da grande extensão dos cornos do processo vocal no gênero *Dendrocolaptes*, presente em *Dendrocolaptes platyrostris* descrito por AMES (1971) e em *Dendrocolaptes certhia*, examinado neste estudo. O mesmo pode ser dito em relação ao alargamento geral da estrutura da siringe e o número superior a dez elementos T modificados em *Nasica*. A presença de dois elementos vestigiais transversais à membrana traqueossiringeal foi apenas observada em *Hylexetates*, apesar de grande redução no número de elementos ter sido detectada também em *Xiphocolaptes*. Ressalta-se que esses gêneros formam um grupo monofilético bem sustentado dentro dos Dendrocolaptidae nas análises de IRESTEDT *et al.* (2004). A presença de quatro elementos A caudais à membrana traqueossiringeal é, por sua vez, exclusiva de *Glyphorhynchus*.

A existência de polimorfismo e assimetria dorsoventral na siringe de diferentes gêneros da família aponta novos fatores a serem considerados por trabalhos que tenham como objetivo o uso sistemático de caracteres anatômicos siringeais em Suboscines ou mesmo em grupos mais distantemente aparentados.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) por ter dado suporte à Tese de Doutorado de Marcos A. Raposo (Proc. 97/05079-0), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte a Renato Gaban-Lima e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte a Elizabeth Höfling. Agradecimentos também à Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pelos auxílios concedidos a M.A. Raposo (Proc. Instalação E-26/170.871/2003 e Primeiros Projetos E-26/170.642/2004), assim como a Renata Stopiglia (Bolsa Nota 10). Também forneceram inestimável

ajuda, emprestando o material analisado, os curadores: David C. Oren, Maria Luiza Videira Marceliano e Fátima Lima (MPEG); Paul Sweet, Joel Cracraft, George Barrowclough e Mary LeCroy (AMNH); John Bates e David Willard (FMNH); Van Remsen (LSUMZ); Richard Prum e Kristof Zyskowski (MNHUK). O American Museum of Natural History (Office of Grants and Fellowships) concedeu a M.A. Raposo auxílio para consulta à sua coleção científica de fundamental importância.

REFERÊNCIAS

- ALEIXO, A., 2002. Molecular systematics and the role of the "várzea" – "terra firme" ecotone in the diversification of *Xiphorhynchus* woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). **The Auk**, **119**:621-640.
- AMES, P.L., 1971. The morphology of the syrinx in passerine birds. **Peabody Museum of Natural History Bulletin**, **37**:1-194.
- BEDDARD, F., 1898. **The structure and classification of birds**. London: Longmans, Green and Co., 548p.
- CANNELL, P.A., 1988. Techniques for study of avian syringes. **Wilson Bulletin**, **100**:289-293.
- DINGERKUS, G. & UHLER, L.D., 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. **Stain Technology**, **52**(4):229-232.
- GRIFFITHS, C.S., 1994. Syringeal morphology and the phylogeny of the Falconidae. **The Condor**, **96**:127-140.
- IRESTEDT, M.; FJELDSA, J. & ERICSON, P.G.P., 2004. Phylogenetic relationships of woodcreepers (Aves: Dendrocolaptinae) – Incongruence between molecular and morphological data. **Journal of Avian Biology**, **35**:280-288.
- KING, A.S., 1989. Functional anatomy of the syrinx. *In*: KING, A. & MCLELLAND, J. (Eds.) **Form and function in birds**. New York: Academic Press.v.4, p.105-189.
- KING, A.S., 1993. Aparatus respiratorius [Systema respiratorium]. *In*: BAUMEL, J.J.; KING, A.S.; BREAZILE, J.E.; EVANS, H.E. & BERGE, J.C.V. (Eds.) **Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium**. Cambridge: Nuttall Ornithological Club, v.2, p.257-299.
- NEWTON, A., 1896. **A dictionary of birds**. London: Adam and Charles Black, 1088p.
- PRUM, R.O., 1992. Syringeal morphology, phylogeny, and evolution of the neotropical manakins (Aves: Pipridae). **American Museum Novitates**, **3043**:1-65.
- RAPOSO, M.A. & HÖFLING, E., 2003. Alpha taxonomy of the *Xiphorhynchus spixii* species-group (Aves: Dendrocolaptidae) with the validation of *X. juruanus* Ihering, 1904. **Cotinga**, **20**:72-80.

APÊNDICE 1 – MATERIAL EXAMINADO

- Deconychura longicauda* – BRASIL: PARÁ: Jacareacanga, 1♂ (AZ 213).
- Deconychura* sp. – BRASIL: MATO GROSSO: Aripuanã, 1♂ (MGA 884).
- Deconychura stictolaema* – BRASIL: MATO GROSSO: São Félix do Xingu, 1♂ (MPEG 5756).
- Dendrocincla merula* – BRASIL: MARANHÃO: Turiaçu, 1♀ (MGA 3837); PARÁ: Jacareacanga, 2♂ (AZ 228, AZ 214), 1♀ (AZ 203); Conceição do Araguaia, 1♀ (MPEG 4523).
- Dendrocincla* sp. – BRASIL: MATO GROSSO: Aripuanã, 1♂ (MPEG 905); 1 espécime sem procedência definida e não sexado (MPEG 897).
- Dendrocolaptes certhia* – BRASIL: PARÁ: Jacundá, 2♀ (MPEG 5012, MPEG 4822).
- Dendrocolaptes platyrostris* – BRASIL: RIO DE JANEIRO, 1♀ (MNA 314).
- Glyphorhynchus spirurus* – BRASIL: PARÁ: Jacareacanga, 4♀ (AZ 273, AZ 206, AZ 456, AZ 208); Teles Pires, 1 espécime não sexado (MPEG 7490).
- Hylexetastes uniformis* – PARÁ: Jacundá, 1♂ (MPEG 4894); Jacareacanga, 1♀ (AZ 223). MATO GROSSO: São Félix do Xingu, 1♂ (MPEG 5751).
- Lepidocolaptes albolineatus* – BRASIL: PARÁ: Jacareacanga (AZ 3159); 1 espécime sem localidade definida e não sexado (AMNH 8254).
- Nasica longirostris* – BRASIL: PARÁ: Jacareacanga, 1♀ (AZ 289), 4♂ (AZ 375, AZ 288, AZ 398, AZ 399).
- Xiphorhynchus eytoni* – BRASIL: MARANHÃO: Açailândia, 2♂ (MPEG 6804, MPEG 6651). PARÁ: Jacareacanga, 1 espécime não sexado (AZ 283), 2♂ (AZ 243, AZ 316), 3♀ (AZ 317, AZ 423, AZ 285); Santa Bárbara, 1♂ (AZ 184).
- Xiphorhynchus guttatoides* – BRASIL, 1♂ (MPEG 855), 1♀ (MPEG 856). EQUADOR: (UK 66885, LSU 83718). PERU: 1♂ (LSU 63711). BOLÍVIA: PANDO: 1♀ (LSU 131800).
- Xiphorhynchus susurrans* – TRINIDAD e TOBAGO: 1♂ (FMNH 104780); 1 espécime não sexado (AMNH 8254).
- Xiphorhynchus flavigaster* – MÉXICO: (UK 51232, UK 52779, UK 40077). COSTA RICA: (UK 56838).
- Xiphorhynchus lachrymosus* – 2 espécimes não sexados (FMNH 291336, AMNH 8147).
- Xiphorhynchus obsoletus* – PERU: LORETO: 2 espécimes não sexados (LSU 114408, LSU 114409). BRASIL: PARÁ: Jacareacanga, 3 espécimes não sexados (AZ 274, AZ 318), 1♂ (AZ 291), 1♀ (AZ 249); Paragominas, 1♀ (MPEG 826); 1 espécime sem localidade definida e não sexado (AMNH 17294).
- Xiphorhynchus ocellatus* – EQUADOR: (UK 60735, UK 66632). PERU: LORETO: (LSU 64780, LSU 62676).
- Xiphorhynchus chunchotambo* – BOLÍVIA: BENI: 1♀ (LSU 123043).
- Xiphorhynchus pardalotus* – GUIANA: (FMNH 319006, UK 89131, UK 88703); BRASIL: 1♀ (MPEG 849); 1♂ (MPEG 848).
- Xiphorhynchus picus* – BRASIL: MARANHÃO: Lago Verde, 1♂ (MPEG 5584), 1 espécime não sexado (MPEG 5570). PARÁ: Jacareacanga, 1♀ (AZ 425), 1♂ (AZ 408). PERU: LORETO: 1♀ (LSU 64779).
- Xiphorhynchus spixii* – BRASIL: PARÁ: Santa Bárbara, 1♂ (AZ 183), 1♀ (AZ 182); Jacareacanga, 1♂ (AZ 204), 2♀ (AZ 242, AZ 290).
- Xiphorhynchus juruanus* – PERU: 3♂ (LSU 144411, FMNH 315128, LSU 131798); BOLÍVIA: 1♂ (LSU 71455). EQUADOR: 1♂ (FMNH 290849). EQUADOR: 6 espécimes não sexados (UK 66665, UK 66712, UK 66746, UK 66659, LSU 83717, UK 65555).
- Xiphorhynchus elegans* – BRASIL: PARÁ: Itaituba, 2 espécimes não sexados (FMNH 330386, MGA 819).
- Xiphorhynchus triangularis* – PERU: 3 espécimes não sexados (FMNH 321448, FMNH 321449, LSU 98034, AMNH 321448).
- Xiphorhynchus erythropygius* – PANAMÁ: 1 espécime não sexado (LSU 108675).
- Sittasomus griseicapillus* – BRASIL: MINAS GERAIS: Nova Lima, 1♀ (MNA 410); MATO GROSSO: 1♂ (MNA 1160).
- Campilorhynchus trochilirostris* – BRASIL: MATO GROSSO: Porto Esperidião, 1♂ (MNA 259).
- Xiphocolaptes falcirostris* – BRASIL: MINAS GERAIS: 1♀ (MNA não catalogado).