

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Zoologia

Marcela Carvalho Ortiz

**MORFOLOGIA DO APARELHO COPULADOR DE AVES TINAMIDAE (AVES
TINAMIFORMES) COM IMPLICAÇÕES SISTEMÁTICAS**

Belo Horizonte

Agosto de 2017

Marcela Carvalho Ortiz

**MORFOLOGIA DO APARELHO COPULADOR DE AVES TINAMIDAE (AVES
TINAMIFORMES) COM IMPLICAÇÕES SISTEMÁTICAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial à obtenção do título de Doutor(a) em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. German Arturo
Bohorquez Mahecha

Co-orientador: Prof. Dr. Mario Alberto
Cozzuol

Belo Horizonte

Agosto de 2017

043

Ortiz, Marcela Carvalho.

Morfologia do aparelho copulador de aves Tinamidae (Aves Tinamiformes) com implicações sistemáticas [manuscrito] / Marcela Carvalho Ortiz. – 2017.

106 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: German Arturo Bohorquez Mahecha. Coorientador: Mario Alberto Cozzuol.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Morfologia. 3. Genitália. 4. Filogenia. 5. Biodiversidade. 6. Aves. I. Mahecha, German Arturo Bohorquez. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591

Morfologia do aparelho copulador de Tinamidae (Aves: Tinamiformes)

AUTOR: MARCELA CARVALHO ORTIZ

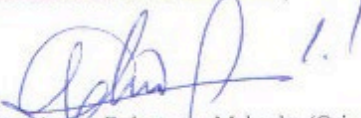
Esta tese foi apresentada em sessão pública e submetida a avaliação em 31 de agosto de 2017, pela Banca Examinadora composta pelos seguintes membros:



Prof. Dr. Adalberto José dos Santos (Membro / UFMG)



Prof. Dr. Daniel Ambrósio da Rocha Vilela (Membro / UFMG)



Prof. Dr. Germano Arturo Bohorquez Mahecha (Orientador / UFMG)



Prof. Dr. Nelson da Silva Rodrigo Martins (Membro / UFMG)



Prof.ª. Dra. Valéria da Cunha Tavares (Membro / UFMG)



ATA DE DEFESA DE TESE DE DOUTORADO

Marcela Carvalho Ortiz

Ao trigésimo primeiro dia do mês de agosto do ano de dois mil e dezessete, às quatorze horas, na Universidade Federal de Minas Gerais, teve lugar a defesa de Doutorado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria da Doutoranda Marcela Carvalho Ortiz: "**Morfologia do aparelho copulador em Tinamidae (Aves: Tinamiformes) com implicações sistemáticas**". Abrindo a sessão, o Presidente da Comissão, Prof. Dr. German Arturo Bohorquez Mahecha, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para a candidata para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Adalberto José dos Santos, Daniel Ambrósio da Rocha Vilela, Nelson da Silva Rodrigo Martins, e Valéria da Cunha Tavares, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa da candidata.

Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: a aluna foi considerada:

- Aprovada sem alterações
 Aprovada com alterações (informações no verso)
 Reprovada

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 31 de agosto de 2017.

Comissão Examinadora	Assinatura
Prof. Dr. Adalberto José dos Santos	
Prof. Dr. Daniel Ambrósio da Rocha Vilela	
Prof. Dr. German Arturo Bohorquez Mahecha	
Prof. Dr. Nelson da Silva Rodrigo Martins	
Profa. Dra. Valéria da Cunha Tavares	

*Dedico aos meus pacientes que me ensinam
muito mais do que qualquer livro, vocês são
meu maior dom e minha maior
responsabilidade.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha filha (humana) Paris por iluminar minha vida. Agradeço a minha outra filha Paris (canina) por me acompanhar lealmente há 16 anos. Agradeço a todos os bichos que passaram pela minha vida por todos os momentos de amor e felicidade que compartilhamos.

Agradeço a minha mãe, Tulinha, meu porto seguro. Agradeço ao meu pai, Ortiz, de quem tenho muito orgulho em ser filha. Agradeço aos meus irmãos Roberto, Luiz Alberto, Maria Thereza, Aninha e Léo, Deus não poderia ter escolhido melhores pessoas para dividir a vida comigo. Agradeço aos meus queridos primos e primas, em especial a Ana Raquel por estar sempre ao meu lado, te amo demais. Agradeço aos meus tios e tias, em especial ao Tio Ninho pelo melhor conselho do mundo, “siga seu coração”. Agradeço a Marieta por sempre me esperar sorrindo na janela.

Agradeço a todos meus amigos, tanto os que conheço pessoalmente quanto os das redes sociais, nossa amizade já estava pré-agendada pelas nossas almas antes mesmo de chegarmos aqui. Agradeço as minhas amigas do “grupo de oração”, Brena, Alessandra e Nara, por fazerem tudo ficar mais leve com gargalhadas, sorvete e cerveja. Agradeço a Tathy e Paulo, meus anjos da guarda. Agradeço ao meu amigo Camilo, jamais conseguiria sem você.

Agradeço ao meu orientador German por dividir comigo seu imenso conhecimento, não apenas sobre aves, mas sobre todos os animais, de beija flor a baleia. Agradeço ao meu Co-Orientador Mario Cozzuol por ser orientador, amigo, pai e psicólogo, obrigada por não me deixar desistir. Agradeço a Professora Cleida e meus colegas do laboratório LABRE, em especial Diego e Gustavo. Agradeço aos meus amigos do laboratório de Paleozoologia e da pós-graduação em Zoologia por cada sorriso, bom dia, até logo, pela companhia no almoço, enfim, por me deixarem fazer parte do grupo. Agradeço ao Daniel Cassali por ser meu terceiro orientador, ao Igor e ao laboratório de Herpetologia pelas fotos espetaculares e ao Rodrigo Parisse pelos conselhos, artigos e cafés.

Agraço ao professor Nelson e o Laboratórios de Doenças Das Aves, aos criatórios Vale Verde, Poços de Caldas, Parque das Aves, Aves Nativas, ao Zoológico de Belo Horizonte e também ao Dr. Daniel e o CETAS de Belo Horizonte pela doação do material de pesquisa. Considero de extrema relevância que esses animais tenham vindo a óbito naturalmente sem a necessidade de eutanásia em prol da minha pesquisa.

Agradeço a toda equipe da Clínica Veterinária Gutierrez por mais do que colegas de trabalho, serem minha família, vocês são demais! Agradeço aos tutores dos meus pacientes por

me dividirem com o doutorado, entenderem minha agenda maluca, meus atrasos, meu celular fora de área e ainda assim me confiarem a vida de seus filhotes e sua amizade. Agradeço aos meus estagiários por refletirem o mesmo brilho no olhar que eu tinha quando estudante, aprendo muito com vocês, “Titia” morre de orgulho de cada um!

Agradeço a Deus por guiar cada passo e me carregar no colo quando eu não tinha forças para caminhar, e à Nossa Senhora pela proteção e consolo nas muitas vezes que lhe recorri.

“Seu rosto tinha um lado de ave. Por isso ela podia conhecer todos os pássaros do mundo pelo coração de seus cantos. Estudara nos livros demais. Porém aprendia melhor no ver, no ouvir, no pegar, no provar e no cheirar”

Manoel de Barros

RESUMO

A ordem Tinamiformes está entre os táxons basais das aves viventes, porém sua origem e relações filogenéticas com as outras ordens de aves e as relações entre as espécies da ordem são controversas. A hipótese mais aceita a considera próxima às Ratitas.

A maioria das aves não possui órgão copulador morfológicamente diferenciado, de forma que a transferência de espermatozoides é feita por aposição direta das cloacas feminina e masculina. Alguns grupos, como Galliformes, Anseriformes, Tinamiformes, Ratitas e Podicipediformes, apresentam órgão copulador verdadeiro, erétil e de morfologia variada. Objetiva-se que através do estudo detalhado dos órgãos copuladores dos Tinamiformes, seu aspecto morfológico e mecanismo de ereção, identificar caracteres adicionais para as análises filogenéticas das aves dentro dos amniotas contribuindo com a elucidação da evolução do órgão copulador nos Tinamidae com seu grupo mais próximo e também com as ratitas.

Foram analisados preparados anatômicos e histológicos obtidos a partir de machos dos Tinamidae: *Nothura maculosa* (seis exemplares), *Crypturellus obsoletus* (oito exemplares), *Tinamus solitarius* (três exemplares) e *Rynchotus rufescens* (quatro exemplares), *Crypturellus tataupa* (três exemplares) e de *Crypturellus parvirostris* (3 exemplares) que após o óbito em criatórios foram doados para o Laboratório de Biologia da Reprodução do Departamento de Morfologia, no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais. Também foram estudadas lâminas de 7 exemplares de *Crypturellus parvirostris* pertencentes ao acervo do Laboratório de Biologia da Reprodução. Foram descritos 15 caracteres morfológicos referentes ao falo, com potencial significado filogenético. Utilizando a topologia resultante das filogenias mais recentes disponíveis na literatura, esses caracteres foram mapeados para os táxons estudados e outros representantes da família Tinamidae, Ratitas, um Cracídeo (*Ortalis Canicollis*), um Anseriforme (*Cairina moschata*). Como grupo externo foi utilizado *Trachemys scripta* (Testudines) e *Cayman yacare* (Crocodiliano).

As aves tinamiformes são um componente importante da avifauna das Américas, com características únicas que as permitem prosperar em diversos habitats. A evolução do seu aparelho copulador reflete uma complexa interação entre fatores ecológicos, comportamentais e filogenéticos. Compreender sobre sua fisiologia e comportamento reprodutivo é essencial para garantir a sobrevivência dessas fascinantes aves nos ecossistemas onde habitam. O estudo

e a preservação das tinamiformes contribuem para a biodiversidade global e a saúde dos ambientes naturais.

Palavras-chave: tinamus, sistemática, filogenia.

ABSTRACT

The order Tinamiformes is among the basal taxa of living birds, but its origin and phylogenetic relationships with other orders of birds and the relationships between species of the order are controversial. The most accepted hypothesis considers them to be close to Ratites.

Most birds do not have a morphologically differentiated copulatory organ, so sperm transfer is done by direct apposition of the female and male cloacae. Some groups, such as Galliformes, Anseriformes, Tinamiformes, Ratites and Podicipediformes, have a true copulatory organ, erectile and of varied morphology. The objective is that through the detailed study of the copulatory organs of Tinamiformes, their morphological aspect and erection mechanism, we can identify additional characters for the phylogenetic analyses of birds within the amniotes, contributing to the elucidation of the evolution of the copulatory organ in Tinamidae with its closest group and also with ratites.

Anatomical and histological preparations obtained from males of the following tinamidae were analyzed: *Nothura maculosa* (six specimens), *Crypturellus obsoletus* (eight specimens), *Tinamus solitarius* (three specimens) and *Rynchotus rufescens* (four specimens), *Crypturellus tataupa* (three specimens) and *Crypturellus parvirostris* (three specimens) that after death in breeding centers were donated to *Laboratório de Biologia da Reprodução* (Reproduction Biology Laboratory) of the Morphology Department, of *Instituto de Ciências Biológicas* (Biological Sciences Institute) of *Universidade Federal de Minas Gerais*. Slides of seven specimens of *Crypturellus parvirostris* from the collection of the laboratory (*Laboratório de Biologia da Reprodução*).

This article has the purpose of describing the phallus and cloaca of *Crypturellus parvirostris* in detail. And it also has the purpose of identifying and describing the main morphological features of the phallus in tinamidae, as well as determining its probable mechanism of erection and identifying characters that may be used for the phylogenetic analysis of birds within Amniota, thus improving the understanding of the evolution of the copulatory organ of *Tinamidae* and in its closest group.

Fifteen phallic morphological characters, with a potential phylogenetic significance. Using the topology resulting from the most recent phylogenies available in the literature, these characters were mapped for the taxa studied and other representatives of the *Tinamidae* family, Ratitae,

one Cracidae(*Ortalis Canicollis*),and oneAnseriforme(*Cairina moschata*).And *C.yacare*(Crocodilian) and*scripta*(Testudines) were used as an external group.

Tinamiform birds are an important component of the avifauna of the Americas, with unique characteristics that allow them to thrive in diverse habitats. The evolution of their copulatory apparatus reflects a complex interaction between ecological, behavioral, and phylogenetic factors. Understanding their physiology and reproductive behavior is essential to ensure the survival of these fascinating birds in the ecosystems where they inhabit. The study and preservation of Tinamiformes contributes to global biodiversity and the health of natural environments.

Keywords: Tinamus, systematics, phylogeny.

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

A – Apteryx

Bmps - Bone morphogenetic proteins

C - Cairina

C – Crypturellus

C – Casuarius

C - Cayman

Cm - Centímetros

CPV- Corpo Vascular Paracloacal

D – Dromaius

E - Eudromia

FAPEMIG – Fundação do Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais

HE- Hematoxilina e Eosina

IBAMA – Instituto Brasileiro do Meio Ambiente

N – Nothura

N – Nothocercus

N - Nothoprocta

NBF – Formol Neutro Tamponado

O - Ortalis

PAS – Ácido Periódico de Schiff

R – Rynchotus

R – Rhea

S - Struthio

T - Taoniscus

T – Thachemys

T – Tinamous

T – Tinamotis

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Prancha 1 – Tinamídeos.....	34
Figura 2 -prancha 2 – Ratitas.....	35
Figura 3 - Filogenia proposta por bertelli (2016)	36
Figura 4 - Filogenia proposta por montgomerie & briskie (2007) e filogenia proposta por cracraft (1974)	37
Figura 5 - Desenho esquemático da cloaca	41
Figura 6 - Aspecto histológico da parede do reto.....	42
Figura 7 - Aspecto histológico da parede do coprodeu	42
Figura 8 - Vista do falo.....	43
Figura 9 - Detalhe histológico do ureter revestido internamente por epitélio muscíparo e ducto deferente.	43
Figura 10 - Aspecto histológico do ducto deferente revestido internamente por epitélio pseudoestratificado e preenchido por espermatozoides.....	44
Figura 11 - Aspecto histológico do falo	44
Figura 12 - Aspectos histológicos do corte transversal da fossa ejaculatória com espermatozoides em seu interior	45
Figura 13 - Vista lateral da fossa ejaculatória	45
Figura 14 - Aspecto histológico do ureter	46
Figura 15 - Vista dorsal do urodeu evidenciando os aspectos histológicos da papila do ducto deferente	46
Figura 16 - Aspecto histológico do falo, fossa ejaculatória e corpo vascular paraclócal.....	47
Figura 17 - Aspecto histológico da papila do ducto deferente com espermatozoides sendo liberados na fossa ejaculatória.....	47
Figura 18 - Corte transversal do urodeu evidenciando sua mucosa.	48

Figura 19 - Corte transversal caudal do urodeu destacando os aspectos histológicos do corpo fibroso, tonsilas cloacais, músculos retratores, bolsa cloacal.....	48
Figura 20 - Corte transversal caudal do urodeu destacando os aspectos histológicos do corpo fibroso, tonsilas cloacais, músculos retratores, bolsa cloacal.....	49
Figura 21 - Corte transversal observar o aspecto histológico do falo e corpo fibroso	49
Figura 22 - Aspecto histológico da abertura cloacal, do músculo esfínter cloacal e glândulas proctodeais.....	50
Figura 23 - Aspecto histológico da bolsa cloacal bem desenvolvida de um animal jovem em reprodução	50
Figura 24 - Aspecto histológico da lamela proctodeal com tonsilas cloacais no interior.	51
Figura 25 - Aspecto histológico do corpo vascular paracloacal, artérias e cavidades linfáticas	51
Figura 26 - Aspecto histológico da abertura cloacal com glândulas cloacais destacando o corpúsculo de herbst	52
Figura 27 - Corte transversal no qual observa-se aspectos histológicos da região do urodeu e proctodeu	53
Figura 28 - Aspectos histológicos do proctodeu destacando a bolsa cloacal, musculo retrator dorsal e musculo retrator ventral	54
Figura 29 - Aspecto histológico do teto do proctodeu evidenciando a bolsa cloacal (bc) quase totalmente reduzida, mantendo apenas um folículo (f). Parafina/ he.	54
Figura 30 - Tipos de falo	66
Figura 31 - Formato do ápice do falo	67
Figura 32 - Projeções na superfície do falo	68
Figura 33 - Suporte do falo.....	69
Figura 34 - Simetria do falo.....	70
Figura 35 - Mecanismo de ereção.....	71
Figura 36 - Ligamento elástico	72
Figura 37 - Bolsa fállica	73

Figura 38 - Abertura do ureter	74
Figura 39 - Abertura do ducto deferente	75
Figura 40 - Lamela proctodeal	75
Figura 41 - Prega retocoprodeal	76
Figura 42 - Prega coprourodeal	77
Figura 43 - Prega uroproctodeal	77
Figura 44 - Cuidado parental	78
Figura 45 - Formato ancestral do falo eversível espiralado assimétrico	89

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Caracteres Formalizados E Seus Estados	80
---	----

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	6
RESUMO	9
ABSTRACT	12
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	14
LISTA DE ILUSTRAÇÕES	15
LISTA DE TABELAS	18
SUMÁRIO	18
1. INTRODUÇÃO	20
2. JUSTIFICATIVA	22
3. OBJETIVO GERAL	22
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	22
5. revisão bibliográfica sobre tinamiformes e o aparelho copulador nas aves	23
5.1. A ordem Tinamiformes	23
5.2. Caracterização da espécie.....	23
5.3. As subfamílias da ordem Tinamiformes.....	26
5.4. Reprodução de tinamiformes.....	27
5.5. Considerações sobre cloaca e órgão copulador	29
5.6. A Cloaca e o órgão copulador das aves	31
5.7. Morfologia e mecanismo de ereção do falo das aves	32
6. Morfologia do aparelho copulador do inhambu-chororó (<i>Crypturellus Parvirostris</i>) (aves: Tinamiformes)	38
6.1. Cloaca	40
6.2. Órgão Copulador	52
6.3. Morfologia da Cloaca	54
6.4. Morfologia do Aparelho Copulador	57
6.5. Conclusão sobre a morfologia do aparelho copulador do Inhambu-chororó	62
7. Morfologia e evolução do órgão copulador em tinamiformes	63

7.1.	Tipo De Falo.....	66
7.2.	Formato do ápice	67
7.3.	Projeções na superfície do falo.....	68
7.4.	Suporte do falo	69
7.5.	Simetria do falo	70
7.6.	Mecanismo de ereção	71
7.7.	Ligamento elástico.....	72
7.8.	Bolsa fállica	72
7.9.	Desembocadura do ureter	74
7.10.	Desembocadura dos ductos deferentes	75
7.11.	Lamela proctodeal	75
7.12.	Prega retocoprodeal	76
7.13.	Prega coprourodeal.....	77
7.14.	Prega uroproctodeal (Figura 14).....	77
7.15.	Cuidado parental (Figura 15).....	78
7.16.	Conclusão sobre a morfologia e evolução do órgão copulador em Tinamiformes ..	79
8.	Hipóteses da perda do falo em tinamídeos e morfologia do falo ancestral das aves	81
8.1.	Resultados e conclusões sobre a hipótese da perda do falo em tinamídeos e morfologia do falo ancestral das aves.....	84
9.	Conclusão final.....	89
10.	Bibliografia.....	91

1. INTRODUÇÃO

As aves fascinam o homem desde a antiguidade através seu canto, suas cores e seus variados comportamentos, marcando profundamente diversas culturas ao redor do mundo. Estes atributos contribuíram para que as aves se tornassem o grupo de vertebrados mais bem conhecido e popular. (Sick, 1985; Silveira, 1999).

Desde o pequeno Caçula (*Myiornis ecaudatus*), o menor pássaro do Brasil, com 5 gramas de massa corporal até a gigantesca avestruz (*Struthio camelus*), que atinge 135 kg, as aves apresentam uma grande variação morfológica, que as permitiu ocupar com sucesso praticamente todos os nichos ecológicos disponíveis. Estas variações são encontradas principalmente nos formatos dos bicos, asas e pés, estruturas correlacionadas a capacidade de explorar o ambiente e pela captura e apreensão do alimento. Com a transformação dos membros anteriores em asas, cuja função é proporcionar o voo, os bicos e pés tornaram-se os grandes responsáveis para a obtenção dos alimentos (Sick, 1985; Silveira, 1999).

Diversas hipóteses já foram propostas para explicar as relações filogenéticas das aves com os demais grupos de vertebrados. Elas já foram consideradas até mesmo como grupo-irmão dos mamíferos, embora o seu grupo-irmão atual sejam os Crocodylia, com os quais compartilham diversos caracteres osteológicos. Aves, crocodilos e jacarés são répteis componentes do grande grupo Archosauromorpha, que inclui também os pterossauros e outros dinossauros que não avícolas. A hipótese atual de maior suporte filogenético sugere que as aves são répteis pertencentes à grande irradiação dos Dinosauria, mais estreitamente relacionados aos Deinonychosauria. Desta forma, é lícito considerar que apesar que os representantes mais conhecidos se extinguíram no final do Período Cretáceo, ao contrário do que se acredita todos os dinossauros não foram extintos, as aves são os representantes atuais deste grupo (Sick, 1985; Silveira, 1999).

Apesar do crescente conhecimento dos aspectos reprodutivos das aves, muitas lacunas permanecem na literatura. O aparelho copulador tem sido utilizado como ferramenta filogenética em estudos com vários grupos de metazoários a mamíferos (Leonard & Córdoba-Aguilar, 2010).

A maioria dos animais que utilizam a fertilização interna como meio de reprodução possui um órgão intromitente que transporta o esperma do macho para o trato reprodutivo da fêmea, uma inovação chave na conquista do meio terrestre. Porém, nem todos os órgãos intromitentes são órgãos genitais verdadeiros, a exemplo do clássper nos tubarões, que são nadadeiras pélvicas modificadas para levar o esperma para o trato genital da fêmea. Apesar do importante papel dessas estruturas na evolução da fertilização interna, o desenvolvimento de uma estrutura genital nova, o órgão

copulador, ocorre apenas em amniotas (Gredler *et al.*, 2014) e em uma linhagem de anfíbios (Wake, 1972).

A morfologia dos órgãos intromitentes é amplamente variada, o que indica uma rápida evolução dessas estruturas, entre os diferentes clados (Gredler *et al.*, 2014). Essas diferenças e similaridades contribuem para as frequentes discussões sobre a possibilidade do órgão copulador ter evoluído independentemente em cada grupo, ou se nele existem estruturas homólogas derivadas do órgão copulador de um ancestral comum (Kelly, 2004).

A evolução do aparelho copulador masculino em aves é um tema fascinante que reflete a diversidade e a complexidade dos comportamentos reprodutivos dentro deste grupo. Ao contrário de muitos mamíferos, a maioria das aves não possui um órgão copulador morfologicamente diferenciado, de forma que a transferência de espermatozoides é feita por aposição direta das cloacas feminina e masculina. Porém, em certos grupos avícolas, como nos tinamiformes, galiformes, anseriformes, ratitas e podicipediformes, está presente, na cloaca, um órgão de cópula, ou falo, de morfologia variada, podendo ser intromitente eversível, intromitente não eversível ou não intromitente (King, 1981b).

Em tinamiformes (Oliveira, 2000), galiformes (King, 1981B; Kudo *et al.*, 1975) e anseriformes (Guzsal, 1974; Fujihara *et al.*, 1976), a ereção do falo é promovida por ingurgitamento linfático do tecido erétil deste, diferente dos mamíferos, nos quais a ereção é sanguínea (Knight, 1970; Guzsal, 1974). A linfa é produzida pelo corpo vascular paracloucal (CVP), estrutura presente na parede ventrolateral da cloaca, considerado um importante órgão reprodutor acessório (Nishiyama, 1955; Knight, 1970; Guzsal, 1974; Fujihara *et al.*, 1976).

Nas aves, os órgãos genitais masculinos são compostos por testículos, epidídimos e ductos deferentes. Estes desembocam no urodeu, o compartimento médio da cloaca, através de uma papila cônica denominada papila do ducto deferente. Diferente dos mamíferos, não possuem glândulas seminais, bulbo-uretrais ou prostáticas (Knight, 1970; Kudo, 1975).

A ordem tinamiformes é formada por nove gêneros e 47 espécies. A intensificação do desmatamento, implantação de grandes monoculturas e ainda a caça indiscriminada e predatória dos tinamiformes, têm provocado sua drástica redução (Carnio *et al.*, 1999). Por pertencerem ao grupo de táxons basais das aves viventes, os Paleognathas, e fazer parte das poucas espécies de aves que mantiveram o órgão copulador nos machos, os tinamídeos foram escolhidos para a realização deste trabalho.

O presente trabalho tem por objetivos tanto ampliar os conhecimentos tanto sobre a biologia reprodutiva dos tinamídeos através do estudo detalhado dos caracteres reprodutivos dos machos da espécie quanto gerar dados que contribuam para a elucidação da classificação filogenética tanto dos

Tinamidae com o seu grupo mais próximo e ratitas quanto das aves dentro do grupo amniotas. Para facilitar a didática esta tese é dividida em 4 capítulos, o primeiro se refere a uma revisão bibliográfica sobre Tinamiformes e o aparelho copulador nas aves, no segundo é descrita a morfologia do aparelho copulador do Inhambu-chororó (*Crypturellus parvirostris*), o terceiro refere-se a morfologia e evolução do órgão copulador em Tinamídeos e o quarto as hipóteses de perda do falo em tinamídeos e morfologia do falo ancestral nas aves.

2. JUSTIFICATIVA

A estrutura fálca dos Tinamiformes assim como seu mecanismo de ereção permanece desconhecido, notavelmente por poucos estudos. Da mesma forma, o órgão copulador da maioria das aves é muito pouco estudado. Em Mamíferos, o pênis, estrutura análoga ao falo, é intensamente estudado, e seus dados morfológicos tem auxiliado substancialmente os estudos de sistemática desse grupo. Entre as aves atuais, os tinamiformes pertencem a um grupo de aves considerado basal, os Paleognathas. Suas relações filogenéticas com as outras ordens de aves e as relações entre as espécies da ordem também são contraditórias. Desta forma acreditamos que os estudos detalhados dos órgãos copuladores dos Tinamiformes podem contribuir para a elucidação das relações dos Tinamidae com seu grupo e também com as ratitas.

3. OBJETIVO GERAL

Descrever detalhadamente a morfologia macroscópica e microscópica o órgão copulador e cloaca do tinamídeo *Crypturellus parvirostris* e utilizar as informações anatômicas e histológicas obtidas como uma ferramenta para a compreensão da evolução genital.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar o tipo de órgão copulador e a existência de corpo vascular paracloacal em tinamídeos;
- Determinar o mecanismo de ereção do falo em tinamídeos;
- Os resultados serão comparados com outros estudos semelhantes sobre ratitas, cracídeos, anseriformes, quelônios e crocodilianos para a partir dos dados morfológicos obtidos formalizar caracteres com potencial filogenético referentes ao falo e a partir de uma topologia atual realizar uma reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia.

5. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA SOBRE TINAMIFORMES E O APARELHO COPULADOR NAS AVES

5.1. A ordem Tinamiformes

A ordem Tinamiformes é composta por aves de aparência galinácea, distribuídas na região Neotropical desde México até a Patagônia (Blake 1977, Sibley & Monroe 1990), ocupando inclusive os Andes até altitudes consideráveis, como a perdiz da Puna, *Tinamotis pentlandii*, que vive a 4.800 metros de altitude (SICK, 1985). Esta ordem é formada por nove gêneros e 47 espécies sendo que, até o presente, 22 destas já foram identificadas no Brasil (Carnio, *et al*, 1999) e incluem os inhambus, perdizes, codornas, macucos, jaós e zabelês. Segundo o Livro Vermelho Da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção (2016), das espécies brasileiras, quatro estão ameaçadas de extinção, *Nothura minor*, *Crypturellus noctivagus noctivagus*, *Crypturellus noctivagus zabele* e *Taoniscus nanus*.

A família Tinamidae, a qual forma a ordem Tinamiformes, é considerada como uma das mais basais do continente americano. Evidências fósseis datam do Plioceno, na Patagônia, 4 milhões de anos, e do Pleistoceno, 15 a 20 mil anos, em cavernas de Minas Gerais, no Brasil (Sick, 1985; del Hoyo *et al*. 1992). A teoria mais aceita defende relações próximas entre os Tinamídeos e as ratitas os quais possuem grandes semelhanças esqueléticas como a ausência de quilha no osso externo do peito, membros anteriores atrofiados ou ausentes, pernas e pescoço longos e penas pouco desenvolvidas.

Sugere-se que o primeiro grupo se originou uma família distinta antes da diversificação (Pycraft, 1900), tendo um antepassado comum no extinto continente *Godwana* (Sick, 1985). Essas afirmações condizem com estudos recentes das características morfológicas e comportamentais dos grupos (Bertelli, 2016).

Os tinamídeos possuem um histórico de caça extensiva ao longo dos séculos. O desmatamento age como uma pressão externa, que leva a extinções locais de algumas espécies da família. (Dislich, 2007).

5.2. Caracterização da espécie

Os tinamídeos são aves de pequeno, médio e grande porte que apresentam cores miméticas no colorido da plumagem, em adaptação aos seus hábitos terrestres. Compreendem os macucos, inhambus, perdizes e codornas do continente americano (Sigrist, 2009). Apesar da sua pobre capacidade em voar, sua musculatura de voo é tão desenvolvida quanto à de um beija-flor, mas diferente desses, possui uma irrigação arterial ineficiente para os esforços prolongados (Carnio, 1999; Sick, 1985).

Os tinamídeos possuem a cabeça pequena, o bico fino, de tamanho mediano e ligeiramente recurvado para baixo, enquanto o pescoço é longo e delgado. As asas são arredondadas e a cauda é tão curta e rudimentar que, às vezes, parece ausente. A musculatura peitoral é bem desenvolvida, as pernas são curtas e grossas, com tarso de coloração variada, o que auxilia na identificação de algumas espécies, e os pés apresentam quatro dedos, sendo o hálux elevado, além de uma grande quantidade de penas na região do dorso. Essas características conferem às aves uma aparência geral compacta e silhueta arredondada, que lembra os galináceos, motivo pelo qual os colonizadores europeus deram o nome de perdiz a um de seus representantes, em referência à perdiz europeia (*Alectoris rufa*) (Del Hoyo, 1994).

As semelhanças morfológicas e comportamentais entre os tinamídeos e os galináceos são atualmente consideradas superficiais, resultantes de convergência evolutiva (Del Hoyo, 1994).

Abaixo as espécies de tinamídeos encontrados no Brasil:

a) Macuco (*Tinamus solitários*): o maior dos representantes meridionais, com 48 centímetros, o macho pesa entre 1.200 a 1.500 gramas, e a fêmea de 1.300 a 1.800 gramas (Sick, 1985). Possui cor castanho claro, salpicado de preto e branco, apresentando um forte mimetismo defensivo. Ovos verde turquesa. (Carnio *et al*, 1999). Habita matas limpas e áreas acidentadas (Dislich, 2007)

b) Azulona (*Tinamus tao*): possui 42,5 a 49 centímetros, o macho pesa entre 1.300 a 1.800 gramas e a fêmea de 1.400 a 1.900 gramas. Dorso cinza azulado e ventre cinza claro. Ovos verde turquesa (Sick, 1985). Habita matas de galeria e margens de rios (Dislich, 2007).

c) Inhambu de Cabeça Vermelha (*Tinamus major*): possui 41 centímetros e peso do macho de 700 a 1.142 gramas e fêmea com 945 a 1.240 gramas. Espécie amazônica de vasta distribuição. De tamanho médio, possui cocuruto cor ferrugem e dorso verde azeitonado. Ovo arredondado verde azulado. Habita matas de terras firmes e várzea (Sick, 1985; Dislich, 2007).

d) Inhambu galinha (*Tinamus guttatus*): com 34 centímetros é o menor representante do gênero, o macho pesa de 623 a 652 gramas e fêmea de 680 a 800 gramas. Possui pintas amarelo claras nas coberteiras superiores da asa e cauda e penas coberteiras inferiores da cauda castanhas. Ovo azul a verde turquesa. Habita matas de terra firme (Sick, 1985; Dislich, 2007).

e) Inhambu Preto (*Crypturellus cirreus*): com 29 cm, o macho pesa de 435 gramas e fêmea de 549 a 601 gramas. Representante amazônico de cor predominante cinza escura e raques das penas laterais da cabeça brancas. Ovo chocolate escuro. Habita terras inundáveis, com mata densa, capoeira, plantações e matas de várzea (Sick, 1985; Dislich, 2007).

f) Tururim (*Crypturellus soui*): com 23 cm, o macho pesa de 207 gramas e fêmea de 174 a 238 gramas, é um pequeno tinamídeo florestal de vasta distribuição. Canela-pardacento

imaculado, garganta branca, pernas esverdeadas. Ovos cor chocolate. Habita beira de mata, capoeira e mata de restinga (Sick, 1985; Dislich, 2007).

g) Jaó (*Crypturellus undulatus*): com 31 cm, o macho pesa de 462 a 569 gramas e fêmea 621 gramas. Distingue-se pelo desenho vermiculado das partes superiores e pescoço anterior, o qual varia conforme a região, pernas esverdeadas. Ovo quase esférico rosa-claro ou cinza claro. Habita mata de várzea, galeria, capoeirão matas secas e cerrado (Sick, 1985; Dislich, 2007).

h) Inhambu-guaçu (*Crypturellus obsoletus*): com 29 cm, o macho com pesa de 358 a 482 gramas e a fêmea 395 a 548 gramas. Cor castanha escura com mento e garganta cinzentos, píleo cinzento escuro; pernas esverdeadas. Ovos chocolate. Habita matas e regiões serranas (Sick, 1985; Dislich, 2007).

i) Chororozinho (*Crypturellus brevirostris*): Possui 29 cm e assemelha-se ao *Crypturellus variegatus*, porém, com menor porte e bico mais curto. Habita mata de várzea (Sick, 1985; Dislich, 2007).

j) Zabelê ou Jaó do Sul (*Crypturellus noctivagus*): com 35cm é a maior espécie do gênero, no qual macho pesa de 533 a 602 gramas. Tarsos azeitona e plumagem colorida com papo cinza, garganta amarela e peito vermelho escuro. Ovo azul claro, desbotando em poucos dias para cinza claro. Habitam matas úmidas, beiras de rios e litoral (Sick, 1985; Dislich, 2007).

k) Chororão (*Crypturellus variegatus*): com 28 cm, o macho peso de 376 gramas e fêmea 354 a 423 gramas. Partes superiores barradas de preto e ferrugem, garganta branca, peito e pescoço canela e pernas esverdeadas. Ovo chocolate claro). Habita matas de diversos tipos (Sick, 1985; Dislich, 2007).

l) Inhambu de Perna Vermelha (*Crypturellus erythropus*): com 27 cm, o macho pesa 485 gramas. Partes superiores avermelhada escura, garganta branca e peito superior cinza. Ovo cinzento avermelhado ou cor de rosa amarelado. Habita mata seca decídua e ilhas de mata (Sick, 1985; Dislich, 2007).

m) Inhambu de Coroa Preta (*Crypturellus atrocapillus*): de 28 a 31 cm, habita floresta amazônica (Sick, 1985; Dislich, 2007).

n) Inhambu de Pé Cinza (*Crypturellus duidae*): Habita floresta amazônica (Sick, 1985; Dislich, 2007).

o) Inhambu Relógio (*Crypturellus strigulosus*): macho com peso de 332 a 464 gramas e fêmea com 388 a 500 gramas. Habita matas de terra firme (Sick, 1985; Dislich, 2007).

p) Inhambu Listrado (*Crypturellus casiquiare*): Habita floresta amazônica (Sick, 1985; Dislich, 2007).

- q) Inhambu Chororó (*Crypturellus parvirostris*): macho com peso de 154 a 205 gramas. Habita campos sujos primários e secundários, cerrado e áreas de cultivo. Habita floresta amazônica (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- r) Inhambu Chintã (*Crypturellus tataupa*): fêmea com peso de 176 a 250 gramas. Habita matas secundárias, capoeiras secas, caatingas e canaviais (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- s) Perdiz ou Perdigão (*Rhynchotus rufescens*): macho com peso de 700 a 920 gramas. Habita campos úmidos, cerrado e buritizais (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- t) Codorna do Nordeste (*Nothura boraquira*): habita caatinga e campos sujos (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- u) Codorna Mineira (*Nothura minor*): macho com peso de 158 a 174 gramas e fêmea com 158 gramas. Habita cerrado e campos sujos (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- v) Codorna comum (*Nothura maculosa*): macho com peso de 162 a 303 gramas e fêmea com 164 a 340. Habita campos ralos, baixos e campos de cultivo (Sick, 1985; Dislich, 2007).
- w) Inhambu Carapé (*Taoniscus nanus*): com peso de 43 gramas. Habitam cerrado e campos sujos (Sick, 1985; Dislich, 2007).

5.3. As subfamílias da ordem Tinamiformes

Tradicionalmente, os tinamídeos são subdivididos em duas subfamílias: 1) Tinaminae, espécies florestais que tem a abertura das narinas na metade rostral do bico; e 2) Rhynchotinae, espécies campestres e que possuem a abertura das narinas na base do bico (Miranda Ribeiro, 1938).

Boettischer (1934) fez a primeira grande revisão das relações entre os gêneros existentes e propôs uma classificação baseada nos padrões de coloração, características do bico, narinas, tarso metatarsos, artelhos, cauda e distribuição geográfica, separando a família em três subfamílias: Tinaminae, Rhynchotinae e Eudrominae.

Salvadori (1895) foi o primeiro a definir caracteres para a divisão de subfamílias, baseando-se na presença ou ausência do hálux, Tinaminae e Tinamotinae respectivamente. Boettischer (1934) fez a primeira grande revisão das relações entre os gêneros existentes e propôs uma classificação baseada nos padrões de coloração, características do bico, narinas, tarsometatarsos, artelhos, cauda e distribuição geográfica, separando a família em três subfamílias: Tinaminae, Rhynchotinae e Eudrominae. Em outra revisão, Miranda Ribeiro (1938) dividiu *Tinamidae* em duas subfamílias baseando-se nas preferências de habitat, classificando-a em Tinaminae (hábitos florestais) e Nothurinae (hábitos campestres).

Em 1957, Ward, através da análise da distribuição e relações parasitárias dos Mallophaga em aves da ordem Tinamiformes, reconheceu os gêneros e as espécies mais aparentadas entre si; e Jehl

(1971), em um estudo de plumagem natal discutiram as relações entre os gêneros, apoiando fortemente os pontos de vista de Von Boettischer (1934) e Miranda-Ribeiro (1938).

Hudson *et al.* (1972), utilizando os princípios da escola fenética, realizaram um estudo da miologia dos membros dos Tinamidae e concluíram que *Tinamus* e *Crypturellus* são estreitamente relacionados. *Nothura* e *Nothoprocta* seriam também muito próximos, e relacionados com o grupo *Tinamus-Crypturellus*, enquanto *Eudromia* e *Tinamotis* formaram um grupo à parte.

Del Hoyo *et al.* (1992), realizaram uma revisão da família, e dividiram os Tinamidae em duas subfamílias: Tinaminae, caracterizados por apresentarem hábitos florestais e por terem a abertura das narinas na metade rostral do bico e Rhynchotinae, que são campestres e possuem abertura das narinas na base do bico. Bock (1994), em sua revisão, não reconheceu nenhuma subfamília para os Tinamidae. Silveira (1999) estudou a osteologia craniana dos Tinamidae e não chegou a nenhuma conclusão sobre a existência ou não das subfamílias dos Tinamidae.

O primeiro estudo abrangente das inter-relações filogenéticas de tinamous com base em caracteres morfológicos externos foi conduzido por Bertelli *et al.* (2002), que produziu uma hipótese apoiando o monofilia de Nothurinae, mas destacando parafilia de Tinaminae. Resultados semelhantes foram obtidos por uma análise osteológica menos inclusiva (Bertelli & Chiappe, 2005), mas o estudo baseado em molecular de Porzecanski (2003) apoiou a monofilia de Tinaminae e Nothurinae.

Em 2006, Garner *et al.*, dividiu tinamídeos em dois grupos de acordo com o padrão de macrocromossomas grande, o primeiro com *Rynchotus*, *Nothura*, *Eudromia* e *Tinamus*, e o segundo grupo apenas com *Crypturellus*. Ele também concluiu que de acordo com evolução cariotípica os tinamídeos estão estreitamente relacionados as ratitas, reforçando o monofiletismo das espécies do grupo.

Bertelli (2014) baseado em caracteres osteológicos e miológicos, de tinamídeos vivos e fósseis os dividiu em dois grupos: Tinaminae (*Crypturellus*, *Tinamus*, *Nothocercus*) e Nothurinae (*Taoniscus*, *Nothura*, *Nothoprocta*, *Eudromia*, *Tinamotis* e *Rynchotus*). O estudo filogenético mais recente (Bertelli, 2016) usou caracteres morfológicos, moleculares e comportamentais e confirmou a divisão em duas subfamílias Nothurinae e Tinaminae.

Acreditamos que os estudos detalhados dos órgãos copuladores dos Tinamiformes podem gerar novos dados trazendo evidências adicionais consideráveis em apoio de grupos bem estabelecidos.

5.4. Reprodução de tinamiformes

A reprodução dos tinamiformes é um campo de estudo que oferece insights valiosos sobre a evolução do comportamento reprodutivo e a biologia das aves. Dentre suas singularidades

reprodutivas, destaca-se a variação nos papéis parentais entre os sexos, um aspecto que é relativamente raro no mundo das aves (Sick, 1997; De Magalhães, 1994; Bokermann, 1991).

A maioria das espécies de tinamiformes é territorial e solitária, especialmente fora da época de reprodução. Durante a estação reprodutiva, cabe às fêmeas definir territórios, mantê-los, atrair e competir pelos machos que após a fecundação serão responsáveis pela incubação e cuidado com a sua descendência. Alguns comportamentos de exibição visual e vocal são observados nesta fase, embora sejam menos elaborados em comparação com outras aves (Sick, 1997; De Magalhães, 1994).

O sistema de acasalamento dos tinamiformes é notável por envolver uma poliandria simultânea, na qual uma única fêmea acasala com vários machos. Após copular, a fêmea deposita ovos em ninhos diferentes, cada um cuidado por um macho distinto. Esse sistema é contrário ao padrão mais comum de monogamia visto em muitas outras aves (Sick, 1997; De Magalhães, 1994).

A postura de ovos geralmente ocorre em depressões naturais ou cavidades e seus períodos reprodutivos podem ocorrer mais de uma vez por ano. Os ninhos dos tinamiformes são tipicamente simples, consistindo em depressões rasas no solo, muitas vezes camufladas por vegetação ou detritos. A fêmea deposita uma pequena quantidade de ovos que possuem uma coloração brilhante e uma textura extremamente lisa, variando do azul ao verde intenso (Sick, 1997; De Magalhães, 1994; Bokermann, 1991).

Um dos comportamentos mais peculiares é que, após a postura dos ovos, a fêmea abandona o ninho completamente. Assim, a incubação e o cuidado parental são tarefas exclusivas dos machos. A incubação é intensiva e dura, em média, de 16 a 20 dias, dependendo da espécie (Sick, 1997; De Magalhães, 1994; Bokermann, 1991).

Durante a fase de incubação, o macho raramente deixa o ninho, envolvendo-se em uma guarda protetora, mantendo a temperatura adequada e virando os ovos regularmente para assegurar o desenvolvimento homogêneo dos embriões. Após a eclosão, os filhotes são precoces e rapidamente adquirem uma mobilidade considerável. Os machos continuam a cuidar dos filhotes proporcionando proteção e orientação, embora a alimentação seja predominantemente autossuficiente (Sick, 1997; De Magalhães, 1994; Bokermann, 1991).

A estratégia reprodutiva dos tinamiformes pode ser vista como uma adaptação às pressões ecológicas e evolutivas específicas de seus habitats. O papel ativo dos machos na incubação e cuidado parental pode reduzir a predação e melhorar as taxas de sobrevivência dos descendentes (De Magalhães, 1994).

5.5. Considerações sobre cloaca e órgão copulador

A cloaca é uma estrutura integrativa complexa, onde o segmento final dos tratos digestivo e urogenital se abrem. Em geral, a cloaca é constituída por três câmaras ou compartimentos (Gadow, 1887), o coprodeu, o urodeu e o proctodeu (Gerhard, 1933; Kardong, 2012; King & McLelland, 1981). A ocorrência de cloaca é registrada em Mixinae (ciclostomados), elasmobrânquios, dipnoicos, anfíbios, répteis, aves e em mamíferos monotremados (Wake, 1972; King, 1981a). Uma cloaca reduzida persiste inclusive em marsupiais (Kardong, 2012).

O órgão copulador encontrado em alguns vertebrados auxilia o processo de fertilização interna (King, 1981a). Em anfíbios, os machos de cecílias (Gymnophiona) possuem uma cloaca eversível (Kuhnel, 2010). Referida como *phalodeu*, essa estrutura serve como um órgão intromitente que permite a fertilização interna (Gower & Wilkinson, 2002). Tonutti (1931, 1933) descreveu diferenças interespecíficas na morfologia das estruturas cloacais, e especulou sobre os mecanismos de eversão do *phalodeu*, chegando a sugerir que todos os órgãos intromitentes de Amniota derivaram diretamente dessa estrutura. Em anfíbios anuros, *Ascaphus truei*, uma cauda proeminente é como um órgão intromitente (Stejneger, 1899; Jamieson *et al.*, 1993).

Em Squamata, a cloaca encontra-se separada em coprodeu, urodeu e proctodeu, sendo este separado do reto pela prega rectocoprodeal. A prega coprourodeal separa o coprodeu do urodeu enquanto que a prega uroproctodeal separa o urodeu do proctodeu. No urodeu são encontradas as desembocaduras dos ductos urogenitais, dorsalmente, na papila urogenital (Gadow, 1877; King, 1981a). Os órgãos intromitentes, ou hemipênis, são duplos e únicos entre os Amniota (King, 1981a). No desenvolvimento embrionário, os squamatas apresentam três pares externos de protuberâncias genitais. Com base na posição anatômica, podemos separar as protuberâncias cloacais anteriores, a protuberância do hemifalo e protuberâncias cloacais posteriores. As protuberâncias cloacais anteriores e posteriores se fundem e originam, respectivamente, os lábios anterior e posterior da cloaca. As protuberâncias do hemifalo permanecem adjacentes à membrana cloacal e, à medida que o animal se desenvolve, cada um se diferencia em hemifalo (hemipênis ou hemiclitoris) (Gredler, 2014a). Em repouso, o hemipênis é um saco de fundo cego, alojado na base da cauda dentro de um divertículo posterior à cloaca (Arnold, 1896a). Esses órgãos possuem sulcos espermáticos em suas superfícies dorsais, que transportam o esperma do macho para a fêmea (Dowling & Savage, 1960). São estruturas muito ornamentadas, algumas vezes pontiagudas (Kluge, 1982; Bohme & Ziegler, 2009). Muitos squamatas apresentam elementos ósseos, parecidos com o báculo dos mamíferos, que sustentam o hemipênis durante a cópula (Kluge, 1982; Arnold, 1986a; Card & Kluge, 1995). A ereção é realizada por ingurgitamento sanguíneo e linfático (Dowling & Savage, 1960; Arnold, 1986a; Kelly, 2002, 2004).

Nas tartarugas, apesar da pequena distinção existente entre os compartimentos cloacais, é notável a separação entre coprodeu e reto por uma prega rectocoprodeal circular. Uma nova cavidade, o seio urogenital, recebe os ductos urogenitais, e abre-se dorsalmente no urodeu (King, 1981a). Em quelônios, os machos possuem pênis simples, localizados ventro-medialmente no proctodeu. O ducto espermático se estende da abertura uretral na parede anterior do sino urogenital até a glândula. A glândula no pênis de tartarugas apresenta extrema variação morfológica, desde uma simples ponta cônica em tartarugas marinhas até uma glândula ornada e penta lobada como em *Trionyx* (Zug, 1966). Existem dois corpos vasculares eréteis: o corpo esponjoso, tecido flexível que rodeia o sulco, e os corpos cavernosos, altamente vascularizados e que se expandem quando há aumento do fluxo sanguíneo (King, 1981^a; Kelly, 2002, 2004). O corpo vascular das tartarugas, assim como em mamíferos, promove o aumento do comprimento e da largura da estrutura fállica. Fibras colágenas nas paredes dos tecidos eréteis são arranjadas de maneira axial ortogonal (em ângulos de 0° e 90°). Essas fibras aumentam a resistência do pênis (ex.: dobras durante a cópula), atuando como um reforço no esqueleto hidrostático (Kelly, 2002, 2004). Fêmeas apresentam uma estrutura semelhante ao pênis, porém rudimentar, que se mantém dentro da cloaca e não é protrátil (Kardong, 2012).

Em crocodilos, assim como em tartarugas, os compartimentos cloacais não são muito definidos, sendo que o coprodeu e o urodeu se fundem em uma única câmara: a câmara coprourodeal. Os ureteres se abrem dorsolateralmente nesta câmara e os ductos urogenitais desembocam próximos à parte cranial do falo (Gadow, 1887). Os crocodilianos apresentam um órgão copulador também ímpar, como em quelônios e mamíferos, de posição mediana, localizado na parede ventral do proctodeo. Seu corpo vascular é fibroso, o que não permite aumento de tamanho e espessura com ingurgitamento de fluidos, sendo essa limitação sanada pela presença de tecido erétil em sua base (Gadow, 1887; McCann, 1946, Kelly, 2013). Fêmeas apresentam uma estrutura semelhante ao pênis, porém rudimentar, que se mantém dentro da cloaca e não é protrátil (Kardong, 2012).

A cloaca pode ser encontrada em mamíferos monotremados e em marsupiais, embora reduzida nos últimos (Kardong, 2012). Nos monotremata, o coprodeu é separado do urodeu pela prega coprourodeal. Este se separa do proctodeo pela prega uroproctodeal. Os ductos urogenitais desembocam no seio urogenital, o qual conecta a bexiga urinária ao urodeu. A urina passa diretamente no urodeu, mas o sêmen passa por um ducto espermático encontrado no pênis (Gadow, 1887). Nos mamíferos, o órgão copulador masculino é o pênis. Ele é formado por três corpos de tecido erétil. Dois deles, os corpos cavernosos, estão localizados na parte dorsal do órgão, e são revestidos por um tecido conjuntivo, não expansível, chamado túnica albugínea (Kardong, 2012). As fibras de tecido conjuntivo são dispostas de maneira transversal, o que confere resistência e evita que o órgão se dobre durante a cópula (Kelly, 2013). A estrutura dos corpos cavernosos é composta por espaços venosos

separados por trabéculas de fibras de tecido conjuntivo e musculatura lisa. O corpo erétil restante é denominado corpo esponjoso. Este está localizado ventralmente e envolve a uretra. Em sua parte distal, ele se dilata e forma a glândula do pênis. A estrutura do corpo esponjoso se assemelha à dos corpos cavernosos, porém com maior quantidade de fibras elásticas. (Kardong, 2012). A ereção do pênis é um processo hemodinâmico controlado por impulsos nervosos que atuam sobre os músculos lisos das artérias do pênis e sobre as fibras musculares lisas das trabéculas dos corpos cavernosos (Junqueira, 2013).

5.6. A Cloaca e o órgão copulador das aves

Em aves, a cloaca é dividida em três compartimentos interconectados, o coprodeu, o urodeu e o proctodeu. Esses compartimentos são delimitados, respectivamente, pelas pregas retocoprodeal, coprourodeal e uroproctodeal. O coprodeu é o segmento cranial da cloaca e recebe as fezes que chegam pelo reto. O urodeu é considerado o compartimento urinário e recebe a urina pelos ureteres. Esse segmento também contém as desembocaduras dos ductos genitais, sejam ductos deferentes ou ovidutos. Finalmente, o proctodeu é o segmento que comunica a cloaca com o exterior do corpo e, em alguns grupos de aves e répteis, abriga o órgão copulatório, ou o falo (King, 1981^a; Oliveira & Mahecha, 1996; Kuchel & Franklin, 2000).

As aves apresentam a maior variação de morfologia genital de todos os amniotas. Essa variação vai desde a maior proporção de pênis em relação ao tamanho do corpo dentre qualquer vertebrado até a ausência total do órgão (McCracken *et al.*, 2001; Brennan *et al.*, 2008).

Apesar da notável perda do órgão sexual na maioria das aves, ainda não existem hipóteses bem suportadas para explicar esse fato (Brennan, 2013). O falo das aves possui uma porção fixa e uma porção erétil. A ereção do falo em aves é promovida por ingurgitamento linfático dos corpos fibrolinfáticos. Essa linfa é produzida pelo corpo vascular paraclouacal (CVP), estrutura presente na parede ventrolateral da cloaca, considerado um importante órgão reprodutor acessório (Knight, 1970; Guzsal, 1974; Oliveira & Mahecha, 2000; Brennan & Prum, 2012).

A maioria das aves não possui um órgão de cópula morfologicamente diferenciado homólogo ao pênis dos mamíferos (Aire, 2007), de forma que, a transferência de espermatozoides é feita por aposição direta das cloacas feminina e masculina (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Müller, 1908).

Nos passeriformes, durante o período de reprodução, a extremidade distal do ducto deferente se enovela profusamente, formando uma estrutura chamada vesícula seminal, saco seminal ou globo seminal, que funciona como um local de armazenamento e maturação dos espermatozoides. O grande desenvolvimento desta estrutura, no período reprodutivo, resulta na formação de uma protuberância cloaca, que facilita a intromissão da cloaca masculina durante a cópula. Ainda em passeriformes, a

parede do proctodeu apresenta duas áreas de tecido cavernoso, que na cópula se intumescem, formando duas elevações. Estas elevações contrapõem-se na linha mediana e entre elas forma-se um sulco, por onde flui o sêmen ejaculado dos ductos deferentes (Oliveira, 1994).

Apenas alguns poucos grupos de aves, incluindo os Galliformes, Anseriformes, Tinamiformes, Ratitas e os Tinamídeos apresentam intracloacal um verdadeiro órgão copulador, erétil e de morfologia variada, o qual se desenvolve a partir da porção mediana da parede ventral do proctodeu, que pode ser intromitente ou não intromitente (Liebe, 1914; Gerhardt, 1933; King, 1981a, Briskie & Montgomerie, 1997).

5.7. Morfologia e mecanismo de ereção do falo das aves

O órgão copulador das aves é denominado falo e é considerado análogo ao pênis de mamíferos, pois assim como o pênis, ele também é o órgão de transferência dos espermatozoides ejaculados do macho para o trato reprodutor feminino (Aire, 2007). Porém, nos mamíferos, o sêmen é conduzido pelo interior do pênis, através da uretra, para atingir a genitália feminina. Nas aves, o sêmen é liberado das papilas dos ductos deferentes diretamente no assoalho da cloaca, seguindo por um sulco mediano dorsal do falo até atingir o exterior (Oliveira, 1994).

Dentre os galiformes, foram encontradas descrições sobre o falo de algumas espécies pertencentes às seguintes famílias: Cracidae (*Crax alector*, mutum e *Penélope sp.*, jacu), Numididae (*Numida meleagris*, galinha-d'angola) e Phasianidae (*Gallus domesticus*, galo doméstico; *meleagris gallopavo*, peru), de acordo com a classificação de Sibley & Ahlquist (1990).

A estrutura do falo nestas aves varia de não-intromitente, como no galo e peru (King, 1981b), a intromitente com cavidade tubular, como em *Crax* e *Penelope* (Gerhardt, 1908), passando por um tipo intermediário, presente em galinha d'angola (Sasaki *et al.*, 1983 e 1984).

A ereção do falo em Galliformes (Knight *et al.*, 1969 e 1984; Kudo *et al.*, 1975) e anseriformes (Guzsal, 1974; Fujihara *et al.*, 1976) ocorre por ingurgitamento do tecido erétil com linfa, diferente dos mamíferos, onde o mecanismo de ereção é sanguíneo (Knight, 1970; Guzsal, 1974; Kudo *et al.*, 1975). A estrutura responsável pela produção da linfa, que promove a ereção do falo, é o corpo vascular do falo (*Corpus vasculare phalli* - CVP), presente na parede ventrolateral da cloaca e considerado importante órgão reprodutor acessório (Nishiyama, 1955; Knight, 1970; Guzsal, 1974; Sugimura *et al.*, 1975a; Fujihara *et al.*, 1976).

Oliveira & Mahecha (1996a e 1996b) citam a existência de CVP no tinamídeo *Nothura maculosa* e sugerem sua participação no mecanismo linfático de ereção do falo. Nas ratitas, não foram encontrados dados comprobatórios sobre a presença de CVP na cloaca e, portanto, permanece não

elucidado se o mecanismo de ereção do falo nestas aves é de natureza linfática, como em Anseriformes e Galliformes.

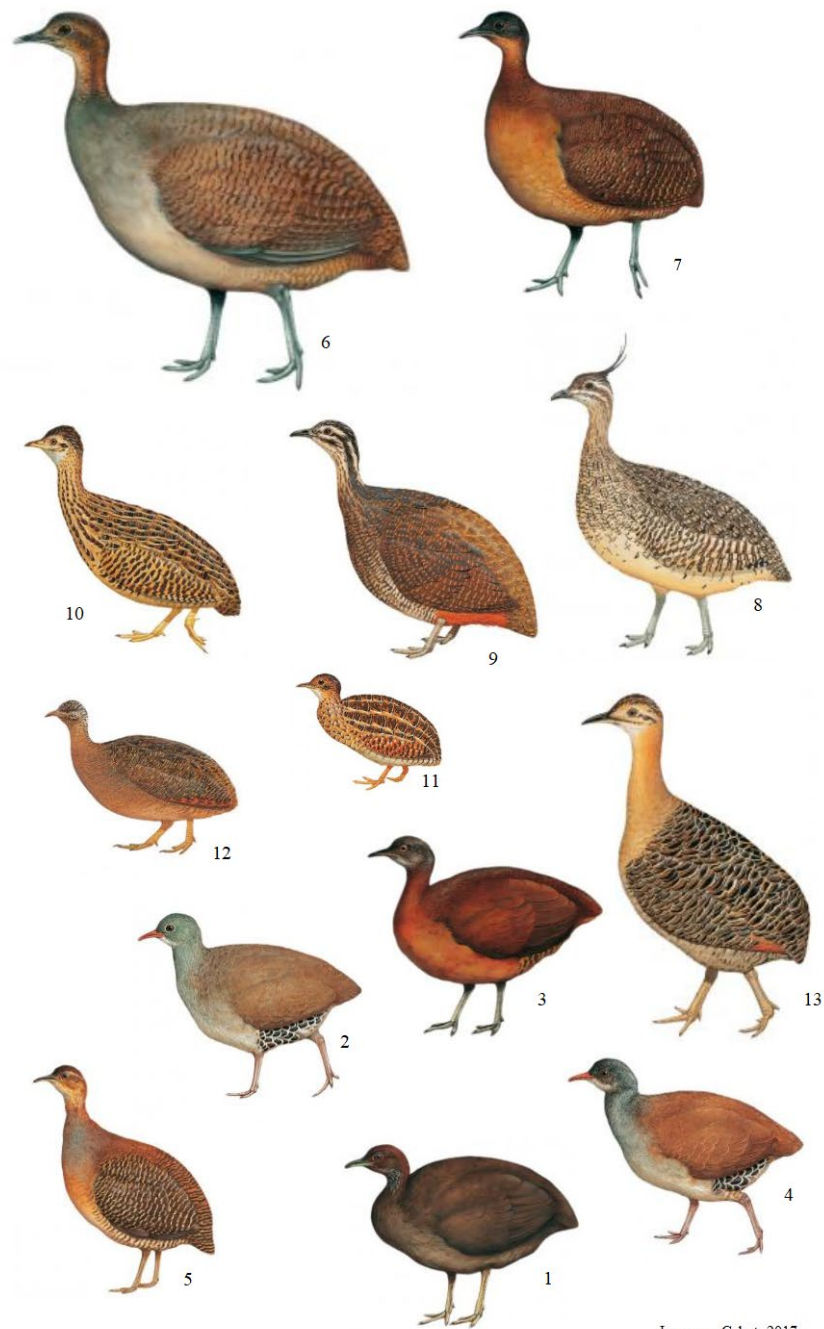
Nenhuma informação sobre a morfologia microscópica e poucos dados anatômicos, incompletos e superficiais, foi extraída da literatura consultada, em relação ao falo de Tinamídeos, com exceção da *Nothura maculosa*, que foi extensamente estudada por Oliveira & Mahecha (1996). Por representarem um grupo de aves consideradas basais, os Tinamiformes representam potencialmente um modelo adequado para estudos básicos das estruturas fáticas.

Vários autores citados por Oliveira (1994) procuraram agrupar as aves de acordo com a conformação dos diferentes tipos de falo. Por fim, King (1981b) considerou que, anatomicamente que existem dois tipos de falo, intromete e não intromitente. E Oliveira & Mahecha (2000) acrescentaram ao falo intromitente a divisão entre eversível e não eversível. Essa classificação depende da ausência ou presença de uma estrutura tubular eversiva (*Sacci phalli*).

O falo intromitente não eversível, encontrado em Apterigidae, Tinamidae e Struthionidae, é formado basicamente por um par de corpos fibrosos localizados na parede ventral do proctodeu. O falo intromitente eversível, além dos corpos fibrosos, apresenta uma cavidade tubular que se projeta para o exterior durante a ereção. Este tipo de falo ocorre em anseriformes e na maioria das ratitas.

Figura 1 -Prancha 1 – Tinamídeos

PHANCHA 1.



Imagens: Cabot, 2017

1. *Crypturellus cinereus*; 2. *Crypturellus parvirostris*; 3. *Crypturellus obsoletus*; 4. *Crypturellus tataupa*;
5. *Crypturellus noctivagus*; 6. *Tinamus solitarius*; 7. *Nothocercus bonapartei*; 8. *Eudromia elegans*; 9. *Tinamotis pentlandii*; 10. *Nothura maculosa*; 11. *Taoniscus nanus*; 12. *Nothoprocta ornata*; 13. *Rhynchotus rufensis*.

Figura 2 -Prancha 2 – Ratitas

PRANCHA 2.



Imagens: Cabot, 2007

1. *Rhea americana*; 2. *Casuarius casuarius*; 3. *Dromaius novaehollandiae*; 4. *Struthio camelus*; 5. *Apteryx australis*.

Figura 3 - Filogenia proposta por Bertelli (2016)

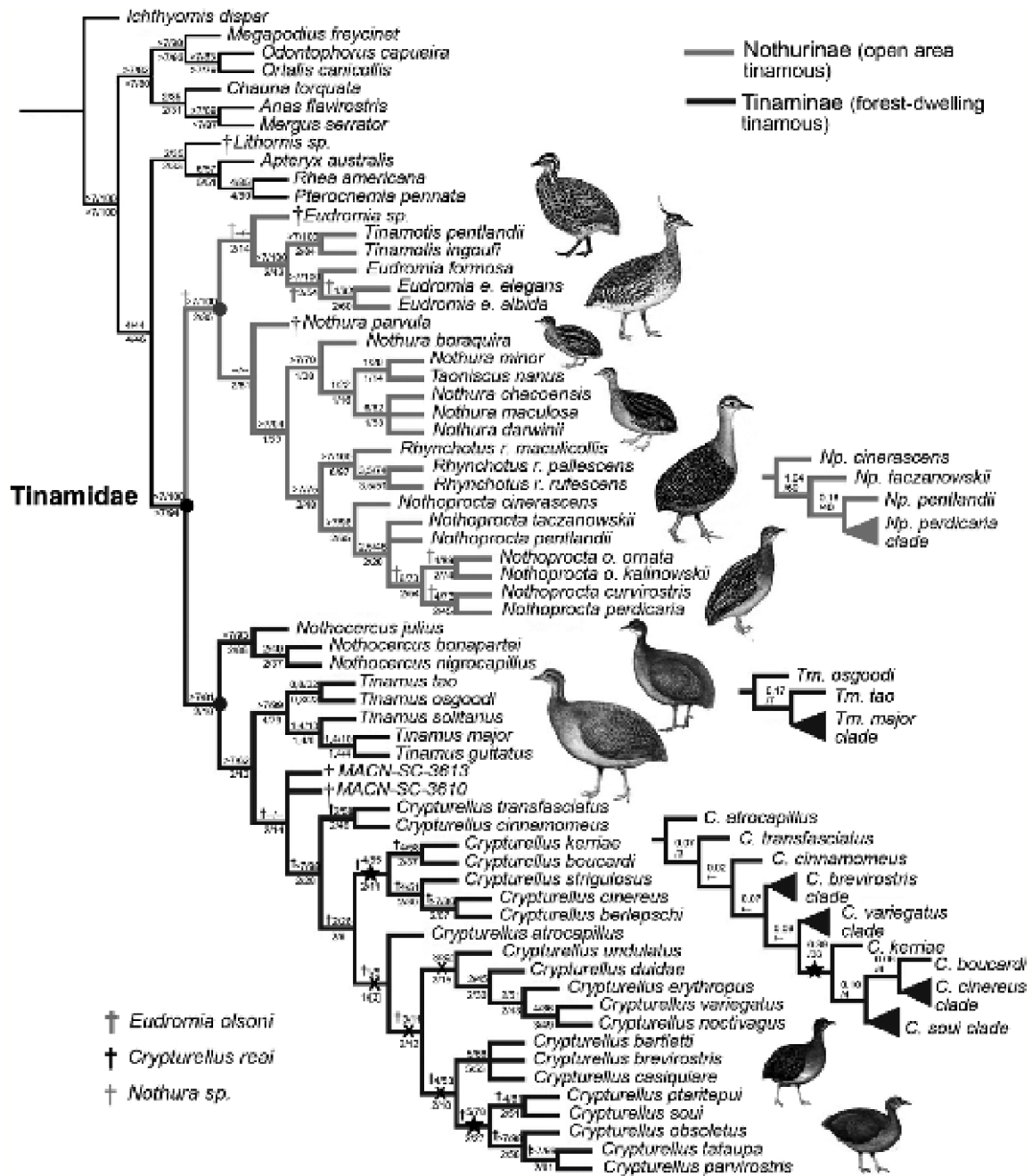
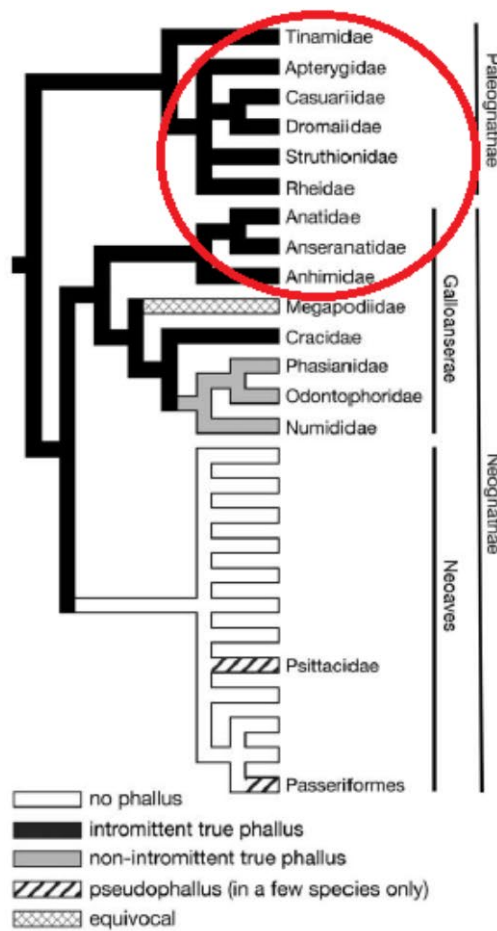
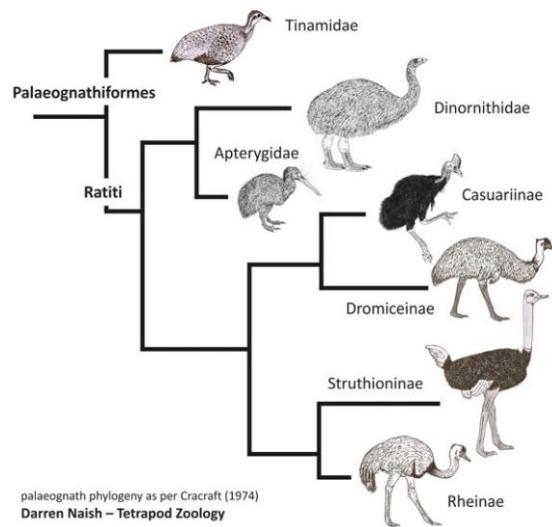


Figura 4 - Filogenia proposta por Montgomerie & Briskie (2007) e filogenia proposta por Cracraft (1974)



Montgomerie & Briskie, 2007



6. MORFOLOGIA DO APARELHO COPULADOR DO INHAMBU-CHORORÓ (*CRYPTURELLUS PARVIROSTRIS*) (AVES: TINAMIFORMES).

Há um recente aumento no conhecimento sobre os aspectos reprodutivos dos amniotas, mas lacunas permanecem na literatura. Os amniotas que possuem fertilização interna como meio de reprodução, exceto por alguns lagartos anoles que fazem partenogênese, desenvolveram um órgão intromitente, o qual transporta os gametas masculinos para o trato reprodutivo da fêmea (Gredler *et al.*, 2014). Porém, nem todos os órgãos intromitentes são órgãos genitais verdadeiros, a exemplo do clássper, nos tubarões, que são nadadeiras pélvicas modificadas, o gonopódio no teleósteo *Poecilia reticulata*, que é uma modificação da nadadeira anal (Ogino, 2004; Kahn, 2010), o falodeu, na ordem Gymnophiona, que é uma extensão eversível da cloaca durante a cópula e em anuros, no gênero ascafos, os quais possuem uma adaptação para cópula (Wake, 1972; Junqueira & Jared, 1999). O órgão copulador verdadeiro, ocorreu em amniotas (Gredler, 2014) e em uma linhagem de anfíbios (Wake, 1972). Segundo Moyes e Schulte (2010), o pênis verdadeiro difere de outros órgãos copulatórios, pois é uma extensão direta do aparelho reprodutor do macho.

Os répteis desenvolveram dois tipos de órgãos copulatórios: o hemipênis e o pênis. O hemipênis dos sáurios e ofídios consiste em um par de órgãos presente no interior de longos sacos que se abrem no exterior do corpo através da abertura cloacal (Hildebrand, 2006). Os crocodilianos e testudines possuem o falo, um órgão intromitente especializado para a cópula (Carvalho, 2010; Moore, 2012; Grondona, 2015). Alguns representantes das aves como as ratitas, tinamídeos, anatídeos e cracídeos possuem um tipo de órgão copulatório também chamado falo (Sturkie, 1976; Oliveira, 2004; Sousa, 2007; Morais, 2012).

Nos mamíferos, geralmente o pênis é o órgão copulatório presente em todas as infraclases, porém apresentando diferenças e peculiaridades para cada uma delas. A variada morfologia dos órgãos intromitentes indica uma rápida evolução dessas estruturas, entre e dentro dos diferentes clados (Gredler *et al.*, 2014). Essas diferenças e semelhanças contribuem para as frequentes discussões sobre a evolução do órgão copulador em cada grupo e se suas estruturas são homólogas, derivadas de um ancestral comum (Kelly, 2004) ou homoplásticas, surgidas por convergência evolutiva ou paralelismo (Montgomerie, 2010; Brennan, 2012). Nesse contexto, o aparelho copulador é utilizado como ferramenta taxonômica para estudos filogenéticos em vários grupos de metazoários, como por exemplo, moluscos, artrópodes e mamíferos (Fooden, 1976, Martinelli e Nogueira, 1997; Montgomerie, 2010).

Nas aves, a cópula interna é uma regra, mas a presença de órgão copulador uma exceção (Morais, 2012). Nas poucas espécies que o mantiveram é conhecido como falo ou pênis e pode ser intromitente (*phallus protrudens*) ou não intromitente (*phallus non protrudens*) dependendo se é

introduzido ou não na cloaca da fêmea durante a cópula (Gerhardt, 1933; King 1981, 1993; Puigcerver *et al.*, 1997; Brennan, 2013). Entretanto pouco se sabe sobre a anatomia, fisiologia e evolução das estruturas fállicas nos tinamiformes, em particular no gênero *Crypturellus* (Aire, 2007).

As aves paleognathas, constituídas pelos tinamiformes e as ratitas, possuem um órgão copulador com potencial erétil, o qual se desenvolve a partir da parede ventral do proctodeu. Os *Galloanserae*, grupo considerado basal dentro dos neognathas, compostos pelos galiformes, craciformes e anseriformes, também possuem falo, (Sibley, Ahlquist & Monroe 1988; Brennan, 2013).

A ereção do falo em galiformes (Knight *et al.*, 1969; Kudo *et al.*, 1975) e anseriformes (Guzsal, 1974, Fujihara, 1992, Fujihara e Nishiyama, 1976) ocorre por ingurgitamento do tecido erétil com linfa, diferente do mecanismo em mamíferos onde o tecido é preenchido com sangue (Guzsal, 1974; Kudo *et al.*, 1975). A estrutura responsável pela produção da linfa, a qual promove a ereção do falo nestas aves, é o corpo vascular paraocloacal (CPV), presente tanto nas aves que possuem falo, quanto nas espécies que não possuem. Localizado na parede ventrolateral da cloaca é considerado um importante órgão reprodutor acessório (Nishiyama, 1955; Kudo *et al.*, 1975).

O mecanismo de ereção em tinamiformes permaneceu desconhecido até a descrição de um CVP no tinamídeo *Nothura maculosa* do produtor da linfa responsável pela ereção nestas aves (Oliveira e Mahecha 1996, 1996b). Considerados grupos de aves que preservam muitos caracteres basais, os tinamiformes representam um modelo adequado para estudos da evolução das estruturas fállicas, sendo necessário estudar em detalhes a morfologia do falo e seu mecanismo de ereção (King, 1981).

Os tinamiformes dividem-se em duas subfamílias: Nothurinae e Tinaminae. A subfamília Nothurinae, é formada pelos tinamídeos com hábitos florestais, composta por *Taoniscus*, *Nothura*, *Nothoprocta*, *Eudromia*, *Tinamotis* e *Rhynchotus*. Tinaminae, formada pelos tinamídeos habitantes de campos abertos, que são *Crypturellus*, *Tinamus*, *Nothocercus* (Bertelli, 2014, 2016). Entretanto restaram algumas dúvidas relacionadas à distribuição dos gêneros. Uma vez que mudanças na fisiologia e comportamento tendem a andar paralelo com mudanças na morfologia, a análise da morfologia fállica dessas aves pode fornecer informações fundamentais para estabelecer um elo entre estrutura e sucesso reprodutivo e contribuir preenchendo lacunas na evolução do sistema reprodutivo e análise sistemática filogenética deste grupo.

A cloaca junto com o órgão copulador inhambu chororó, *C. parvirostris*, foi estudada com o objetivo de identificar e descrever sua morfologia e relação com outras estruturas cloacais. O mecanismo de ereção fállico nesta espécie é discutido baseado nas observações aqui apresentadas. Esta descrição básica será fundamental em futuras comparações envolvendo outras espécies de

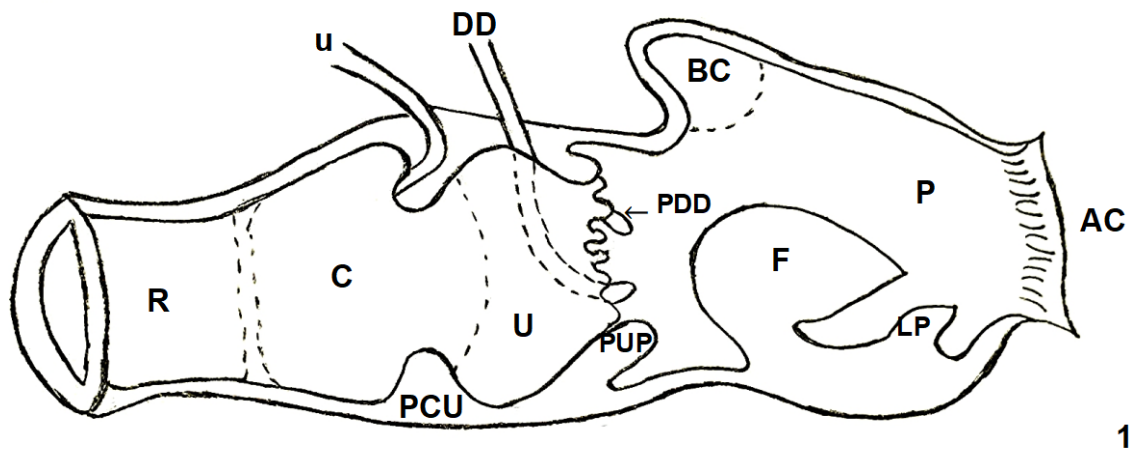
Tinamiformes e como outras aves. Realizaram-se análises comparativas com outros três grupos de aves que possuem falo.

Foram analisados preparados anatômicos e histológicos obtidos a partir de sete exemplares machos de *C. parvirostris* existentes no Laboratório de Biologia da Reprodução do Departamento de Morfologia, no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais. Os machos de *C. parvirostris* dos quais foram obtidas as lâminas histológicas da cloaca junto com o falo, foram capturados mediante autorização do Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), processo número 5393/91. Para confecção dos preparados histológicos, fragmentos cloacais foram fixados em Formol Neutro Tamponado (NBF) e Líquido de Bouin, posteriormente infiltrados em parafina ou em resina de metilmetacrilato. Destas preparações foram obtidas seções semiseriadas de 5 a 8 µm de espessura e posteriormente coradas com hematoxilina e eosina (HE), tricrômio de Gomori e azul de toluidina borato de sódio 1%, bem como colorações histoquímicas de ácido periódico de Schiff (PAS), amilase salivar-PAS e alcian blue a pH 0,5 e 2,5. Também foram utilizadas técnicas de coloração adicionais específicas para fibras reticulares (método de Gomori) e fibras elásticas (Nogueira e Ribeiro, 1980). Também foram realizadas observações do comportamento reprodutivo de espécies do gênero *Crypturellus* em fundações zoobotânicas, criatórios conservacionistas e comerciais, durante a cópula para observação do falo.

6.1. Cloaca

A cloaca de *Crypturellus parvirostris* está localizada na porção caudal da cavidade celômica, ventral ao sinsacro, vertebrae caudais e pigóstilo. Caudalmente, a cloaca constitui a continuação do reto, do qual se diferencia pelo aumento em seu diâmetro e diminuição de tamanho nas vilosidades da mucosa. O proctodeu projeta-se caudalmente ultrapassando os ossos da pelve. A cloaca comunica-se com o exterior através da abertura cloacal e encontra-se envolvida por pele com relativamente poucos folículos penáceos. Em sentido craniocaudal a cloaca é dividida internamente em três compartimentos: coprodeu, urodeu e proctodeu (Fig. 5).

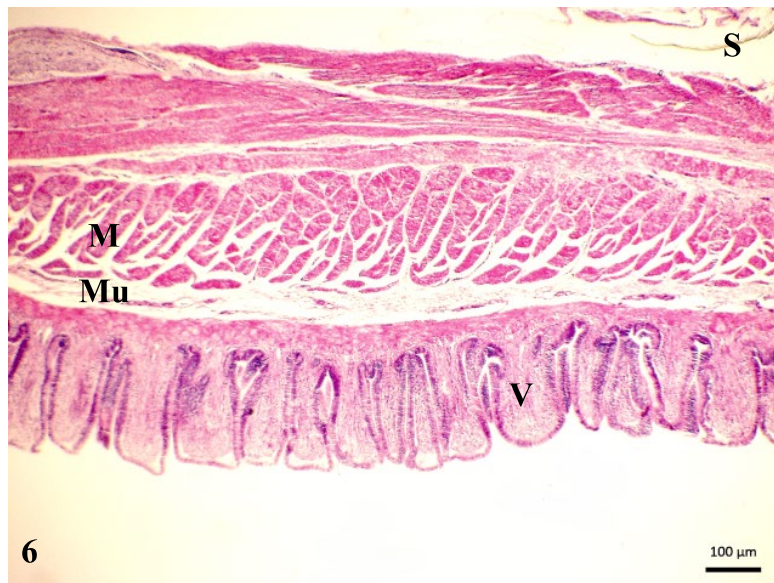
Figura 5 - Desenho esquemático da cloaca



Reto: **R**; Coprodeu: **C**; Ureter: **u**; Ducto deferente: **dd**; Urodeu: **U**; Bolsa Cloacal: **BC**; Proctodeu: **P**; Prega coprourodeal: **pcu**; Prega uroproctodeal: **pup**; Abertura cloacal: **ac**; Lamela proctodeal: **Lp**; Falo: **F**

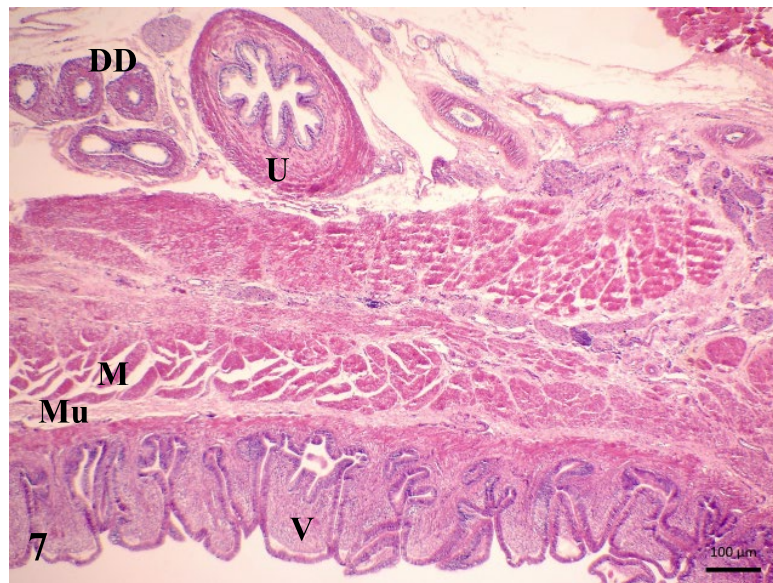
O coprodeu é o maior dos três compartimentos cloacais, seu limite cranial não está bem definido, desde que não foi evidenciada a prega retocoprodeal. O peritônio estende-se do reto até a parte inicial do coprodeu onde a parede aumenta de espessura e distinguem-se as túnicas serosa, muscular, submucosa e mucosa (Fig.6 e 7). A serosa é a camada mais superficial, formada por mesotélio com escasso tecido conjuntivo. A túnica muscular é mais espessa, bem definida e formada por fibras musculares lisas dispostas em dois sentidos, um longitudinal e outro transversal. Externamente à túnica muscular encontram-se uma faixa de tecido conjuntivo frouxo de espessura variável, contendo vasos sanguíneos, vasos linfáticos e plexos nervosos. Esta camada constitui a túnica submucosa da parede do coprodeu. A túnica mucosa que reveste a porção terminal do reto e do coprodeu apresenta vilosidades, regularmente organizadas com ápices arredondados mais baixos que no reto. O epitélio das vilosidades é simples prismático com células caliciformes (Fig. 7). A lâmina própria localizada entre a muscular da mucosa e o epitélio de revestimento é constituída por tecido conjuntivo frouxo no qual predominam fibroblastos, sendo também encontrados plasmócitos e linfócitos isolados ou agregados.

Figura 6 - Aspecto histológico da parede do reto



Serosa: S; Muscular: M; Mucosa: Mu; Vilosidade: V. Parafina/HE.

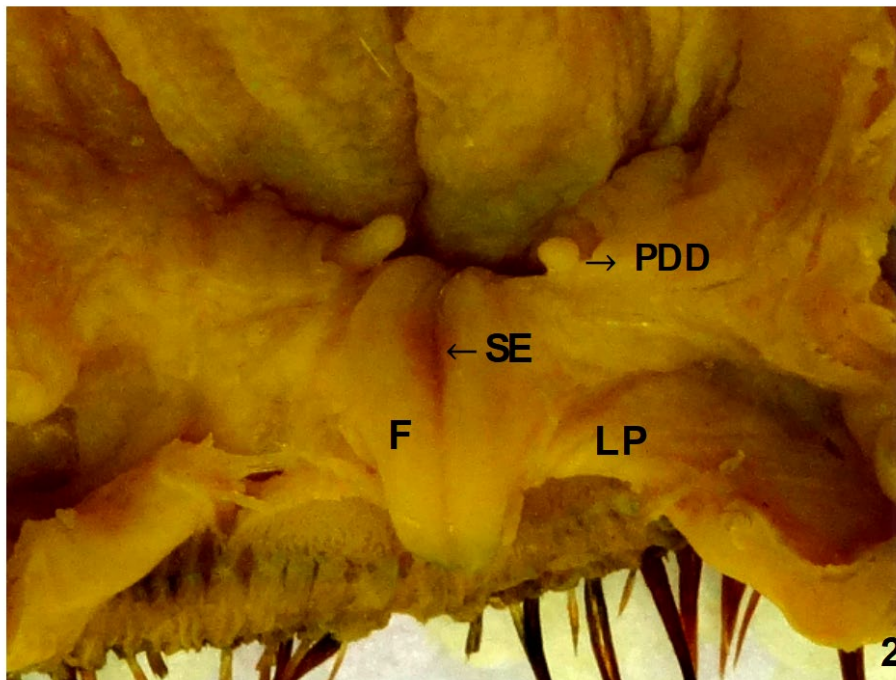
Figura 7 - Aspecto histológico da parede do coprodeu



Muscular: M.; Mucosa: Mu.; Urodeu: U; Ductos deferentes; DD. Parafina/HE.

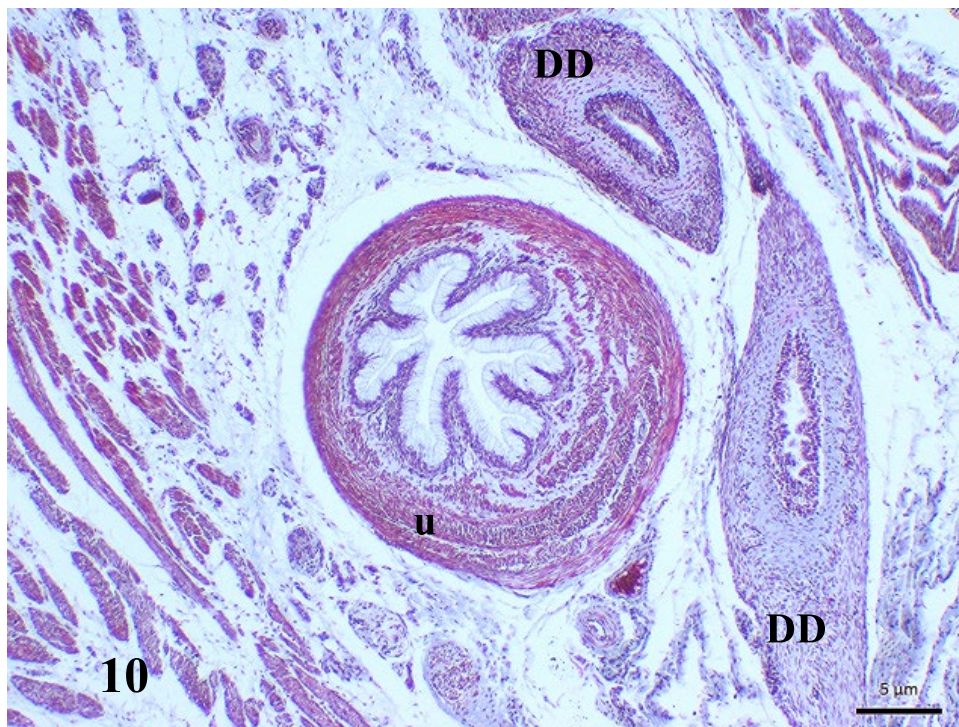
Os ductos deferentes, ureteres, nervos pudendos e intestinais e artérias e veias pudendas internas relacionam-se externamente com a parede dorsolateral do coprodeu e se encontram envolvidos por tecido conjuntivo frouxo (Fig. 8, 9, 10).

Figura 8 - Vista do falo



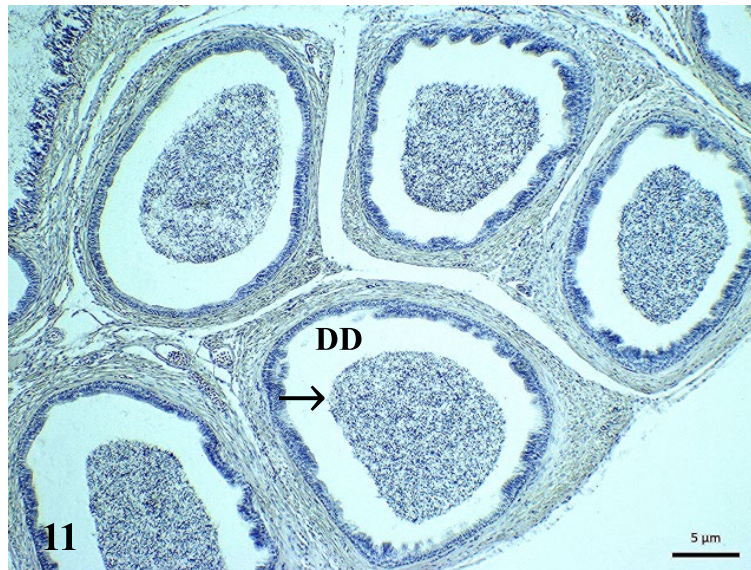
Falo (F) e fossa ejaculatória (FE) de *Crypturellus*.; Lamela proctodeal; LP; Sulco ejaculatório: SE; Papila do ducto deferente: PDD; Coprodeu: C.

Figura 9 - Detalhe histológico do ureter revestido internamente por epitélio muscíparo e ducto deferente.



Ureter: U; Ducto deferente: DD. Parafina/ HE.

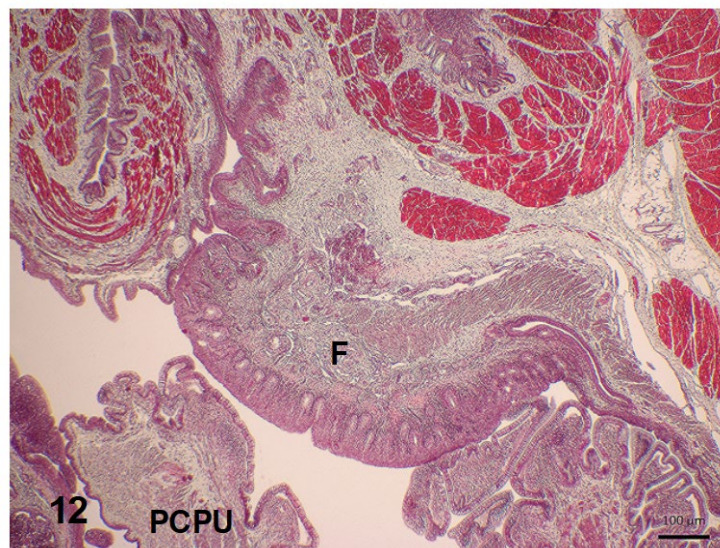
Figura 10 - Aspecto histológico do ducto deferente revestido internamente por epitélio pseudoestratificado e preenchido por espermatozoides



Parafina/Alcian Blue. Ducto deferente: DD; Espermatozoides: SPTZ.

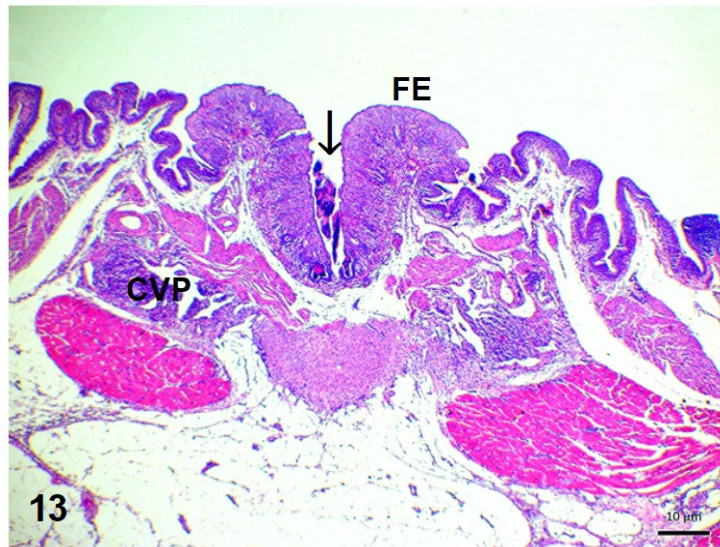
O coprodeu encontra-se separado do urodeu dorsalmente pela prega coprourodeal a qual ventralmente é interrompida pela fossa ejaculatória (Fig. 11, 12 e 13). A prega uroproctodeal apresenta duas faces distintas, a face cranial até a base da face caudal é formada por epitélio simples prismático com células caliciformes voltada para o coprodeu, e após a base caudal, formada por epitélio pseudoestratificado voltada para o urodeu.

Figura 11 - Aspecto histológico do Falo



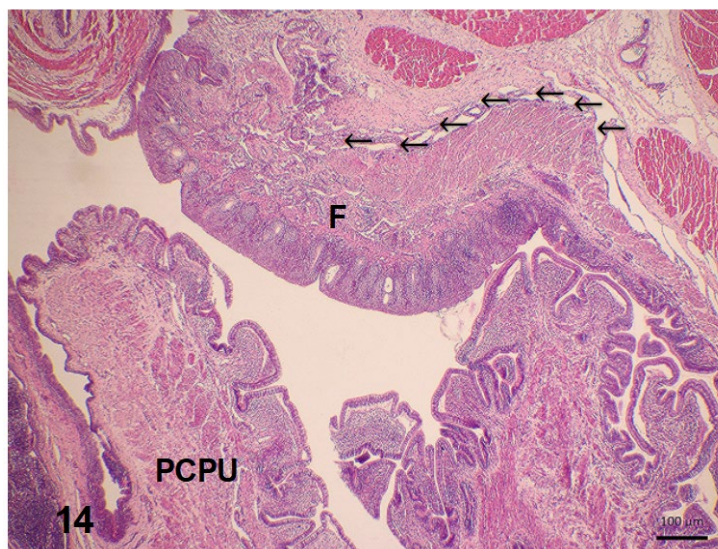
Falo (F) e da prega coprourodeal (PCPU). Observe a transição dos epitélios da face urodeal para a proctodeal de epitélio simples para pseudoestratificado (→). Parafina/Tricômico de Gomori.

Figura 12 - Aspectos histológicos do corte transversal da fossa ejacutória com espermatozoides em seu interior



(→) Observar corpo vascular paracloual. Fossa ejacutória: FE; Falo: F; Corpo Vascular Paracloual: CVP.
Parafina/HE.

Figura 13 - Vista lateral da fossa ejacutória



Fossa ejacutória (FE). Detalhe do trajeto dos vasos linfáticos direcionando a linfa até a fossa ejacutória (→). Falo: F;
Prega coprourodeal: PCPU. Parafina/HE.

O urodeu é o compartimento cloacal médio que compreende uma estreita faixa transversal da cloaca, limitada crânio dorsalmente pela prega coprourodeal e sua porção ventral é formada pela fossa ejacutória e apresenta mucosa pouco pregueada e recoberta por epitélio pseudoestratificado cilíndrico (Fig. 11, 12 e 13).

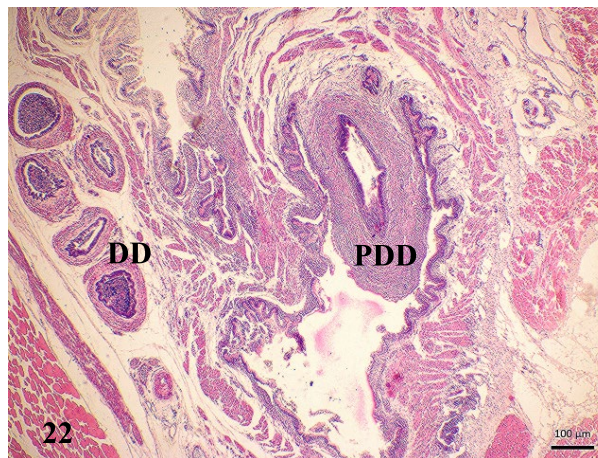
A fossa ejaculatória corresponde à porção cranial e dilatada do sulco ejaculatório (Fig. 13). A mucosa da fossa ejaculatória apresenta pregueamento longitudinal, onde desembocam os ureteres, os quais possuem mucosa pregueada formada por epitélio simples prismático do tipo mucíparo (Fig. 9, 14 e 15). Na fossa ejaculatória também desembocam os ductos deferentes, através de duas papilas cônicas, ambos formados por epitélio pseudoestratificado (Fig. 9). Esses ductos são caracterizados pela mucosa lisa, percorrem lateralmente o coprodeu e antes de atingir a superfície interna do urodeu dilatam-se formando os receptáculos dos ductos deferentes (Fig. 16 e 17). Caudolateralmente aos receptáculos dos ductos deferentes situam-se os corpos vasculares paraclóacais e são contornados pelo músculo do esfíncter pericloacal (Fig. 18 e 19).

Figura 14 - Aspecto histológico do ureter



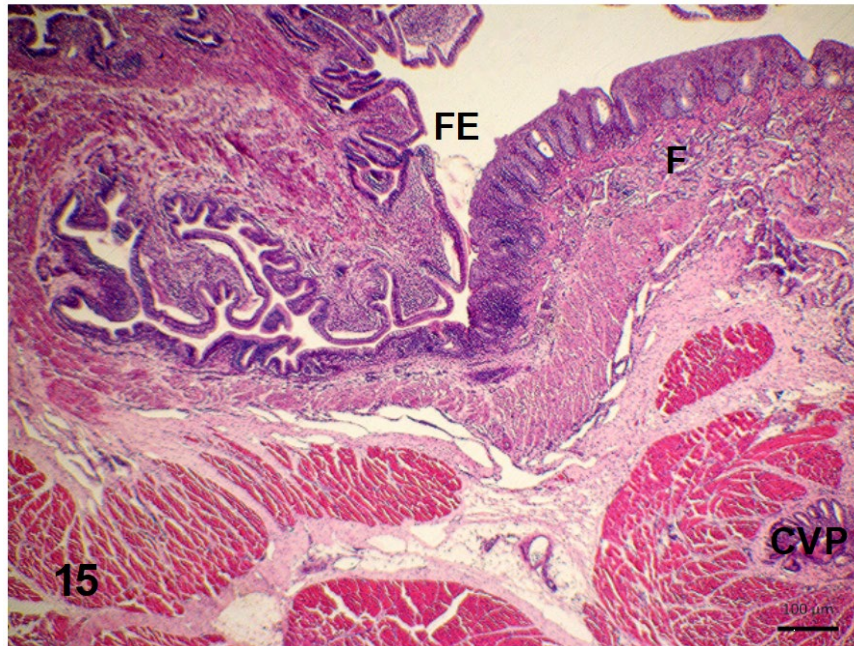
Ureter (U) e ducto deferente (DD) com espermatozoides em seu interior. Parafina/ HE.

Figura 15 - Vista dorsal do urodeu evidenciando os aspectos histológicos da papila do ducto deferente



Papila do ducto deferente (PDD) e ductos deferentes (DD) com espermatozoides. Parafina/ HE.

Figura 16 - Aspecto histológico do falo, fossa ejaculatória e corpo vascular paracloacal



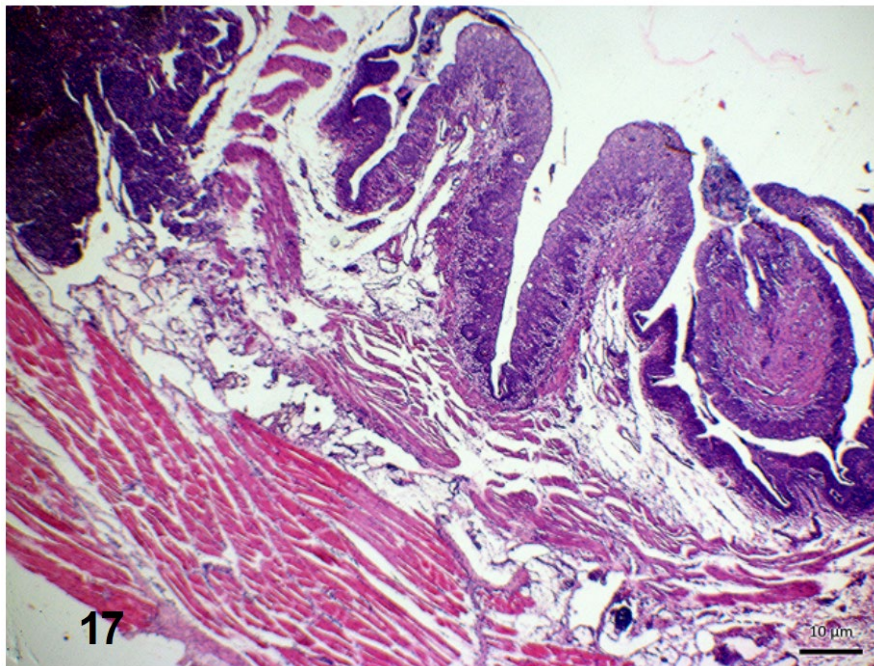
(F) falo, fossa ejaculatória (FE) e corpo vascular paracloacal (CVP). Parafina/HE.

Figura 17 - Aspecto histológico da papila do ducto deferente com espermatozoides sendo liberados na fossa ejaculatória



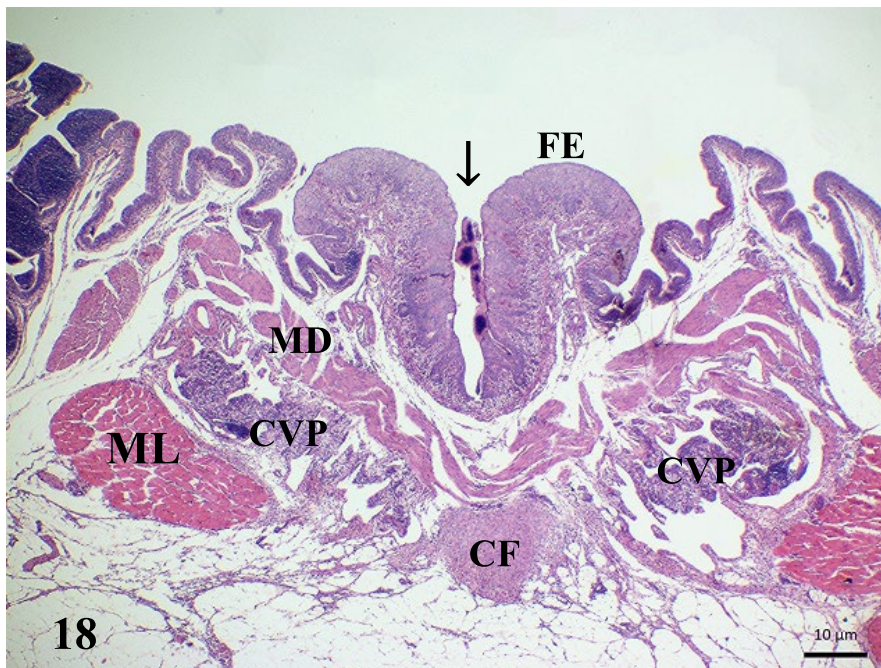
Papila do ducto deferente (PDD) com espermatozoides (→) sendo liberados na fossa ejaculatória (FE). Parafina/ HE.

Figura 18 - Corte transversal do urodeu evidenciando sua mucosa.



Corte transversal do urodeu (U) evidenciando sua mucosa. Musculo dorsal formado por tecido muscular liso (MC), o musculo retrator ventral formado por tecido muscular estriado (MCC). Corpo vascular paracloacal: CVP; Corpo fibroso: CF; Espermatozoides (→); Fossa ejacutória: FE;. Parafina/Tricômico de Gomori.

Figura 19 - Corte transversal caudal do urodeu destacando os aspectos histológicos do corpo fibroso, tonsilas cloacais, músculos retratores, bolsa cloacal.



Corpo fibroso: CF; Músculo retrator dorsal: MD; Músculo retrator ventral: MV; Tonsilas cloacais: TC; Bolsa cloacal: BO. Parafina/HE.

Os corpos vasculares paracloacais (CVP) são estruturas pares dispostas longitudinalmente que percorrem todo assoalho do urodeu atingindo caudalmente a base do corpo fibroso Fig. 20 e 21). Cada CVP é formada por um núcleo compacto e semelhante a um cordão e encerrado dentro de uma cápsula de tecido conjuntivo denso. O centro do CVP é formado por um enovelado de arteríolas e vênulas originadas da artéria pudenda interna localizada na extremidade cranial deste corpo vascular. Os espaços linfáticos do núcleo da CVP se comunicam com os seios linfáticos subcapsulares que, por sua vez, se comunicam com os espaços linfáticos na base do falo. Os seios linfáticos subcapsulares da CVP são drenados por vasos linfáticos eferentes que contêm válvulas com extremidades projetadas cranialmente (Fig. 14). As acumulações de linfócitos são frequentemente encontradas ao redor das paredes desses vasos.

Figura 20 - Corte transversal caudal do urodeu destacando os aspectos histológicos do corpo fibroso, tonsilas cloacais, músculos retratores, bolsa cloacal.

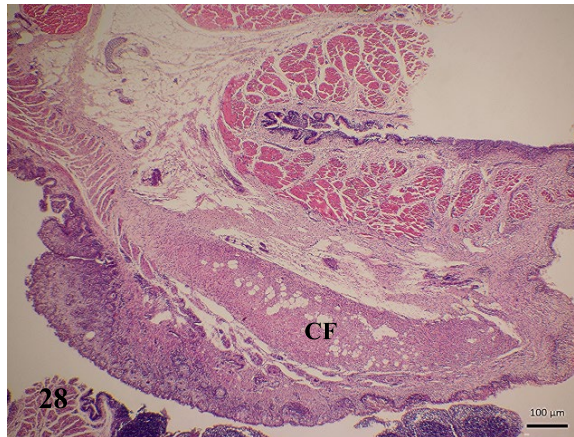
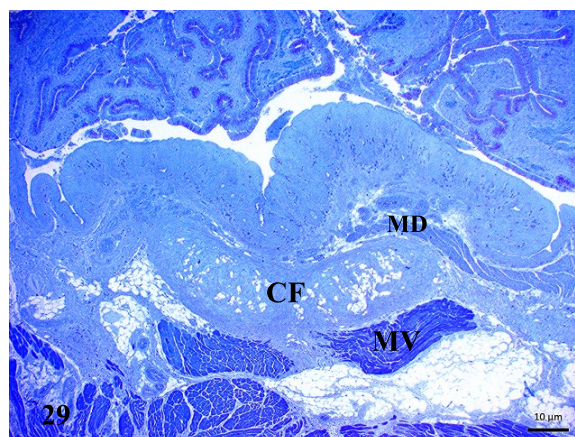


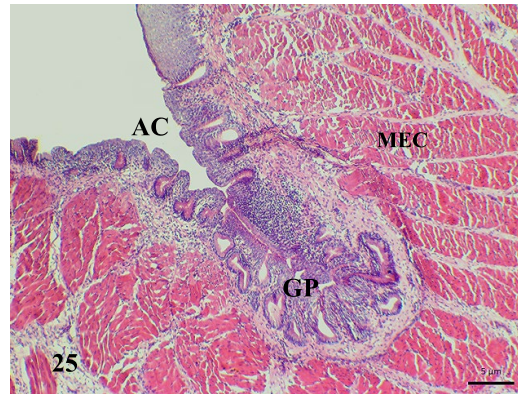
Figura 21 - Corte transversal observar o aspecto histológico do falo e corpo fibroso



Falo (F) e corpo fibroso (CF), musculo estriado dorsal (MD) e musculo liso ventral (MV). Parafina/ Azul de Toluidina.

A parede do urodeu é formada ainda pelo músculo esfíncter pericloacal e, externamente, é recoberta pela pele, ambos continuando no proctodeu. O músculo esfíncter pericloacal circunda externamente a cloaca, desde o início do coprodeu até a abertura cloacal (Fig. 22).

Figura 22 - Aspecto histológico da abertura cloacal, do músculo esfíncter cloacal e glândulas proctodeais



Aspecto histológico da abertura cloacal (AC) e do músculo esfíncter cloacal (MEC) e glândulas proctodeais (GP).
Parafina/ HE.

O proctodeu é o compartimento que se projeta caudalmente a cloaca, situado entre a prega uroproctodeal e a abertura cloacal. Nele encontram-se dorsolateralmente a bolsa cloacal e ventralmente as estruturas fálicas (Fig. 23). A epiderme do proctodeu é constituída por epitélio pseudoestratificado pavimentoso queratinizado. No limite com o urodeu, o epitélio de revestimento do proctodeu é pseudoestratificado prismático e à medida que se aproxima da abertura externa da cloaca, torna-se estratificado pavimentoso não queratinizado.

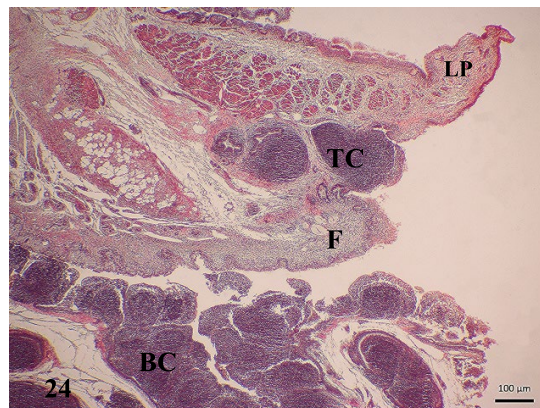
Figura 23 - Aspecto histológico da bolsa cloacal bem desenvolvida de um animal jovem em reprodução



Aspecto histológico da bolsa cloacal (BC) bem desenvolvida de um animal jovem em reprodução. Observam-se evidenciadas a porção medular (me) e cortical (co). Parafina/HE.

A lâmina própria do proctodeu é delicada, constituída de tecido conjuntivo frouxo bastante celular, apresentando dorsalmente, próximo à prega uroproctodeal, pequenos nódulos linfoides. A mucosa da cavidade do proctodeu é pregueada e revestida por tecido epitelial de revestimento estratificado pavimentoso não queratinizado. Ventralmente, na base das pregas da mucosa, são observadas glândulas tubulosas mucosas, com reação histoquímica semelhante à observada nos segmentos anteriores (Fig. 24). A camada muscular da mucosa e a túnica submucosa são pouco distintas e histologicamente semelhantes às do urodeu. A túnica muscular do proctodeu é delicada e mais evidente ventralmente.

Figura 24 - Aspecto histológico da lamela proctodeal com tonsilas cloacais no interior.

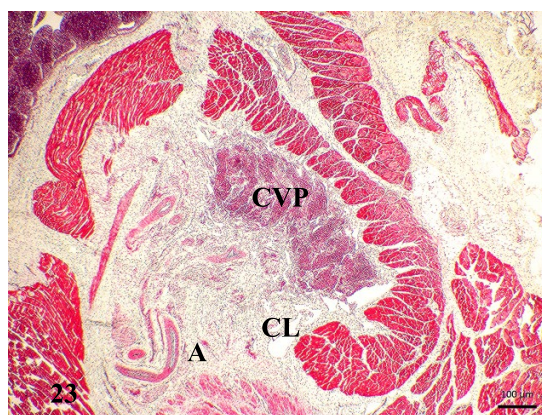


Lamela proctodeal (LP) com tonsilas cloacais (TC) no interior. Falo: F; Bolsa cloacal: BC.

Parafina/ Tricômico de Gomori.

Ventralmente a extremidade livre da base do falo no assoalho do proctodeu evidencia-se a lamela proctodeal cuja base continua cranialmente ao falo e o ápice projeta-se na abertura cloacal (Fig 24 e 25). A face externa do proctodeu é revestida por pele fina, apresentando, na derme, folículos penáceos e terminações nervosas sensitivas.

Figura 25 - Aspecto histológico do corpo vascular paracloucal, artérias e Cavidades linfáticas

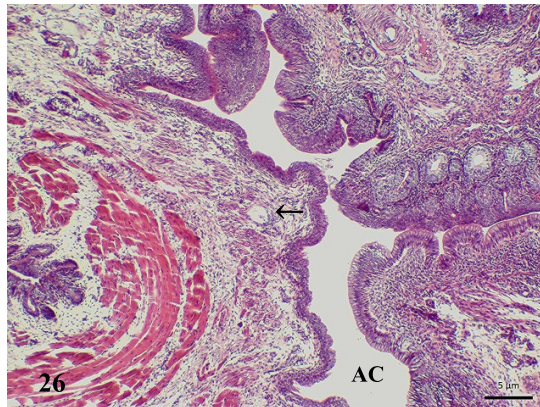


Corpo vascular paracloucal (CVP), artérias (A) e Cavidades linfáticas (CV). Parafina/Tricômico de Gomori.

6.2. Órgão Copulador

O falo de *C. parvirostris* é do tipo intromitente não eversível localizado no assoalho do proctodeu. O corpo do falo possui formato triangular situado caudalmente a fossa ejacutória no assoalho do proctodeu. Na superfície dorsal do falo observa-se uma depressão longitudinal denominado sulco ejacutório. O sulco ejacutório divide dorsalmente o falo em duas partes simétricas. O sulco ejacutório estende-se desde a fossa ejacutória no urodeu até a extremidade livre do órgão e é delimitado por duas projeções mucosas, com pequenos espaços linfáticos no seu interior e contínuo externamente ao falo (Fig. 26).

Figura 26 - Aspecto histológico da abertura cloacal com glândulas cloacais destacando o corpúsculo de Herbst



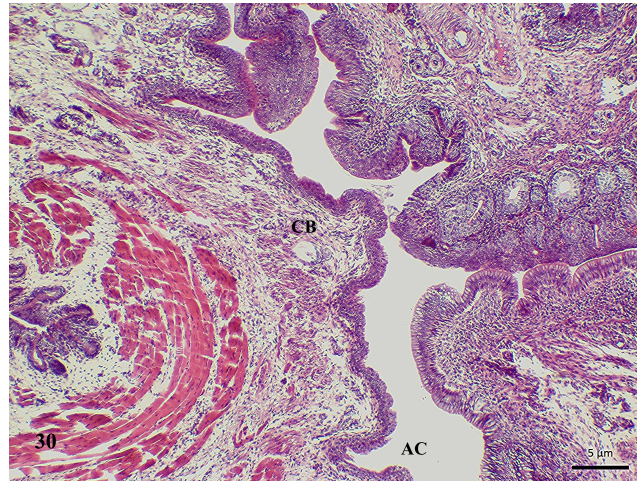
Abertura cloacal (AC) com glândulas cloacais destacando o corpúsculo de Herbst (→). Parafina/ HE.

O falo possui uma superfície lisa revestida por um epitélio estratificado pavimentoso não queratinizado inclusive. A lâmina própria é formada por tecido conjuntivo frouxo e nela encontram-se pequenas glândulas tubulares simples e ramificadas. Nos exemplares no período reprodutivo, estas glândulas encontram-se preenchidas por abundantes espermatozoides (fig. 20). No interior do falo encontra-se o corpo fibroso de forma cilíndrica com uma consistência rígida e flexível ao tato. O corpo fibroso é côncavo longitudinalmente, mostrando uma depressão mediana que contribui para formação do sulco ejacutório (Fig. 26). O corpo fibroso é constituído de tecido fibroso e adipócitos uniloculares dispersos em seu interior formando uma estrutura muito celular rica em fibras colágenas e elásticas. As células fibrosas do corpo fibroso são grandes, irregularmente dispostas e com um citoplasma acidófilo e núcleos vesiculares que são geralmente excêntricos.

O corpo fibroso é o ponto de inserção para dois pares de músculos, os retratores craniais e caudais do falo, constituído por musculo estriado esquelético com suas fibras no sentido longitudinal e não possui ligamento elástico. Entre a mucosa da base do falo e a superfície dorsal do corpo fibroso, observa-se um plexo dos espaços linfáticos revestido pelo endotélio e separados por trabéculas

conjuntivas contendo vasos sanguíneos, bainhas nervosas e ocasionais corpúsculos de Herbst (Fig. 27). Os espaços linfáticos são mais largos caudalmente, próximos à base do falo e, cranialmente, são contínuos com o corpo vascular do falo (Fig. 25).

Figura 27 - Corte transversal no qual observa-se aspectos histológicos da região do urodeu e proctodeu

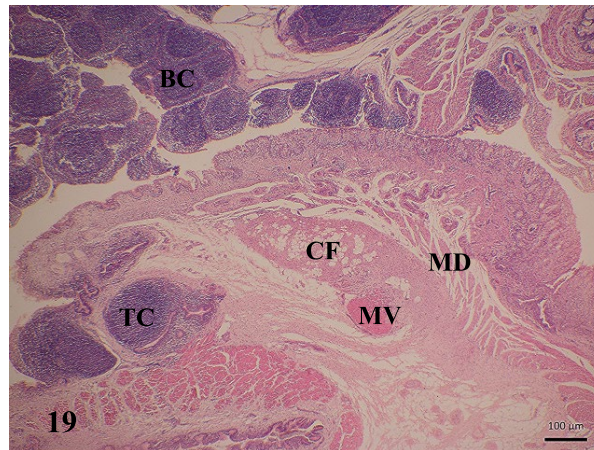


Corpúsculo de herbist (CH).

A parede do falo mostra uma mucosa formada por epitélio estratificado pavimentoso não queratinizado e uma lâmina própria constituída por tecido conjuntivo frouxo com numerosas papilas conjuntivas. Uma camada intermediária de tecido conjuntivo contendo um vasto espaço linfático é observada, seguida por uma camada externa de tecido conjuntivo denso organizado. O espaço linfático que circunda todo o perímetro do falo é revestido por endotélio e é frequentemente atravessado por trabéculas conectivas contendo vasos sanguíneos. Tanto as trabéculas como o tecido conjuntivo adjacente ao espaço linfático é rico em fibras musculares lisas e fibras reticulares. As fibras elásticas são escassas no tecido conjuntivo, exceto na camada externa onde ocorrem em quantidades moderadas (Fig. 10 e 17).

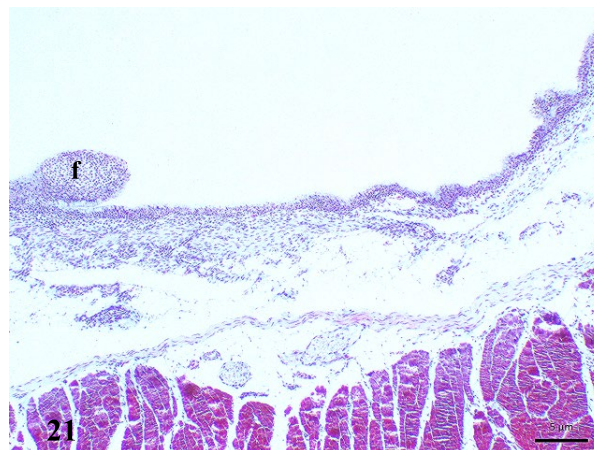
A bolsa cloacal é revestida por epitélio pseudoestratificado cilíndrico e caracteriza-se pela presença de folículos linfáticos sustentado por lamelas de tecido conjuntivo denso da mucosa proctodeal. Recobrimdo a superfície interna da bolsa cloacal, incluindo suas lamelas, encontra-se um epitélio formado por epitélio prismático. Nos indivíduos adultos sexualmente maduros examinados ela apresentou diferentes graus de regressão (Fig. 28 e 29).

Figura 28 - Aspectos histológicos do proctodeu destacando a bolsa cloacal, musculo retrator dorsal e musculo retrator ventral



Bolsa cloacal (BC), musculo retrator dorsal (MD) e musculo retrator ventral (MV), Corpo fibroso (CF) e tonsila cloacal (TC). Parafina/HE.

Figura 29 - Aspecto histológico do teto do proctodeu evidenciando a bolsa cloacal (BC) quase totalmente reduzida, mantendo apenas um folículo (F). Parafina/ HE.



Bolsa cloacal (BC) e folículo (F). Parafina/ HE.

6.3. Morfologia da Cloaca

A cloaca de das aves é dividida internamente em sentido craniocaudal em três compartimentos: coprodeu, urodeu e proctodeu. Essa compartimentalização não é visualizada externamente. As pregas coprourodeal e uroproctodeal, quando observadas, facilitam a visualização (Gadow, 1887; King, 1975 e 1981; McDonald, 1933; Benoit, 1950; Teles, 2001; Oliveira, 2004; Rosa, 2008; Santos, 2011). Em *C. parvirostris* a cloaca também apresenta essa compartimentalização.

A prega retocoprodeal, localizada cranial ao coprodeu, não foi encontrada em *C. parvirostris* e a presença dessa prega é controversa tanto em paleognathas quanto em neognathas. Nos paleognathas, *Struthio camelus* e *Rhea americana* foi descrita uma prega separando o reto do

coprodeu (Saint-Hilaire, 1822; Gadow, 1887; Jolly, 1915; Santos, 2011). Nos neognathas, anseriformes, sua presença também é descrita (Muller, 1908; Liebe, 1914; Komarék, 1969, 1970, 1971). Por outro lado, outros autores, consideram que a prega retoproctodeal inexistente em ratitas (King, 1981), e nos neognathas, anseriformes (King, 1981; Guzsal, 1974) e galiformes (Jolly, 1915; Bakst, 1983; Komarék, 1970, King 1975, 1981).

O coprodeu de *C. parvirostris* é de maior diâmetro que o reto, sendo o mais longo dos três compartimentos, corroborando com as descrições de King (1980) em outras espécies de aves. Nessa espécie, o coprodeu encontra-se separado do urodeu dorsalmente pela prega coprourodeal. Ventralmente esta prega é continua a fossa ejaculatória. Desta forma, a prega coprourodeal apresenta-se incompleta em todas as aves. Essa prega também foi descrita nos tinamídeos e ratitas. No tinamídeo, *Nothura maculosa*, a prega coprourodeal é bem desenvolvida, com a presença de feixes musculares lisos em seu interior, indicando sua possível ação como um esfíncter, controlando a saída das fezes e urina (Oliveira, 2004). Estas características também foram observadas na espécie estudada. Na avestruz, *Struthio camelus*, essa prega foi descrita por King (1980 e 1981), Saint-Hilaire (1822), Gadow (1887) e Jolly (1915).

O coprodeu, em *C. parvirostris*, por ser continuidade do reto, indica que a função deste compartimento também é recepção e armazenamento de fezes, como sugerido para outras espécies (Forbes, 1877; Benoit, 1950; Portman, 1950; Wolfson, 1954; Ziswiler, 1972; King, 1981; Mehrotra, 1982). A mucosa do coprodeu de *C. parvirostris* apresenta vilosidades semelhantes às do reto, porém, achatadas pela compressão das fezes, que também foi observado em *Columba livia* (Teles, 2001).

O ureter de *C. Parvirostris*, desemboca no coprodeu, como é descrito em *Nothura maculosa*. Esta desembocadura é uma estratégia para evitar a mistura das excreções urinárias com o sêmen ejaculado (Oliveira, 2004). Entretanto, na maioria das aves, o ureter desemboca no urodeu junto com os ductos deferentes (McDonald, 1933; Benoit, 1950; Portman, 1950; Wolfson, 1954; Komarék, 1969, 1970, 1971; King, 1975, 1981; Mehrotra, 1982; Teles, 2001).

O urodeu é o menor compartimento da cloaca dos tinamiformes, *C. parvirostris* e *Nothura maculosa*, como câmara única ocupa uma pequena região transversal da cloaca, situado entre as pregas coprourodeal e uroproctodeal (Oliveira, 2004) e também na maioria das aves descritas na literatura (Benoit, 1950; King, 1975, 1981; Teles 2001). Entretanto, no passeriforme *Copsychus saularis*, o urodeu é dividido em dois compartimentos: câmara urinária cranial e câmara genital caudal, separadas por esfíncter (Mehrotra, 1982).

O epitélio do urodeu, em *C. parvirostris*, apresenta numerosas células caliciformes secretoras de mucossustâncias ácidas e neutras, as quais, tem a função de proteção da sua superfície do atrito das fezes e dos efeitos de substâncias tóxicas presentes na urina (Oliveira, 2004). A presença de

numerosas vilosidades indica um meio para aumentar a superfície de reabsorção de água da excreção urinária, como proposto por Johnson & Skadhauge (1975), para a ratita, *Dromaius novaehollandiae*.

Em *C. parvirostris* o urodeu, na fossa ejaculatória, é o local onde desembocam os ductos deferentes. As desembocaduras destes ductos encontram-se no ápice de duas papilas cônicas, como descrito para os paleognathas, *Nothura maculosa* (Oliveira, 2004), *Rhea americana* (Santos, 2011) e também para outras aves (Wolfson, 1954; King 1975 e 1981). O ducto deferente em *C. parvirostris* apresenta-se revestido por tecido pseudoestratificado com lúmen pregueado, preenchido por espermatozoides, indicando que, nesta espécie, estes ductos possuem funções de armazenamento de espermatozoides. Esses relatos esses, também foram descritos nos neognathas, galos (Lake, 1957; Tingari, 1971), codornas (Viegas, 2004) e perus (Hess, 1976).

A parede do urodeu em *C. parvirostris* é formada pelo músculo esfíncter pericloacal, também descrito em *Nothura maculosa*, na *Rhea americana* (Oliveira, 2004; Santos 2010) e em outras aves (Liebe, 1914; Knight, 1967; King, 1975).

A prega uroproctodeal, conforme descrita por outros autores (Fitzgerald, 1969; Komarék, 1970; King, 1979; Teles, 2001; Oliveira 2004) não é continua em todo diâmetro da cavidade cloacal de *C. parvirostris*, possui maior desenvolvimento dorsolateral, inverso ao da prega coprourodeal, e segundo Oliveira (2004) a fusão dessas duas pregas indica que as duas camadas podem agir em conjunto, para isolar o coprodeu, impedindo mistura de sêmen com excreções urinárias e gastrointestinais.

O proctodeu é o compartimento mais caudal a cloaca, está situado entre a prega uroproctodeal e a abertura cloacal. Em *C. parvirostris* a mucosa do proctodeu é pregueada revestida internamente por epitélio pseudoestratificado prismático na região cranial e estratificado pavimentoso não queratinizado na região terminal, fato também observado por Johnson & Skadhauge (1975), Mehrotra (1982), Oliveira & Mahecha (1996) e Teles (2001) em outras espécies. Segundo estes autores, o epitélio do proctodeu é colunar, como o do urodeu, exceto quando se aproxima da abertura cloacal, onde se torna estratificado pavimentoso. Para Hodges (1974), o epitélio do proctodeu difere daquele do urodeu, uma vez que no proctodeu as células caliciformes estão ausentes. Segundo King (1981), tanto o urodeu quanto o proctodeu são revestidos por epitélio colunar alto e tais compartimentos da cloaca são locais de reabsorção de urina.

Na parede dorsal do proctodeu de *C. parvirostris*, foi observada a bolsa cloacal, descrita como estrutura imunológica característica das aves (Oliveira, 1994). A bolsa cloacal nesta espécie é revestida por epitélio pseudoestratificado cilíndrico e caracteriza-se pela presença de folículos linfáticos sustentado por lamelas de tecido conjuntivo denso. Sua superfície interna está revestida por epitélio, incluindo suas lamelas. Ela pode estender-se cranialmente até o nível da prega coprourodeal,

e caudalmente formar uma projeção sobre a abertura cloacal nos animais juvenis (Oliveira, 1994), nos quais ela é maior e bem desenvolvida, tendendo a regressão gradual de tamanho à medida que as aves se desenvolvem, chegando a desaparecer completamente nos adultos (Getty, 1986; King, 1981). Oliveira (1994) observou que ela sofre diferentes graus de regressão nos exemplares adultos de tinamídeos *Nothura maculosa*. A bolsa cloacal foi observada em indivíduos adultos sexualmente maduros de *C. parvirostris*, porém não foi feita uma análise de acompanhamento da regressão desta.

Na parede dorsal do proctodeu de *C. parvirostris*, foi observada as glândulas proctodeais dorsais, cuja secreção mucosa mistura ao sêmen durante a cópula. Ventralmente a extremidade livre da base do falo, no assoalho do proctodeu, foi evidenciada a lamela proctodeal, estrutura descrita pela primeira vez por Oliveira & Mahecha (1996).

6.4. Morfologia do Aparelho Copulador

O aparelho copulatório de *C. parvirostris* consiste nas estruturas fálicas e corpos vasculares, os quais exibem uma continuidade morfofuncional, formando assim um único sistema envolvido na ereção. O falo pode ser classificado em quatro tipos: falo intromitente, falo não intromitente, falo rudimentar e ausência de falo (King, 1981). O falo intromitente penetra na cloaca da fêmea e é descrito em tinamiformes, ratitas, anseriformes e cracídeos (Montgomerie, 2010). Oliveira e Mahecha (2000) acrescentaram a divisão do falo intromitente em eversível e não eversível, caso tenha uma porção eversível ou não, que também foi chamado de “falo intromitente com cavidade tubular” e “falo intromitente sem cavidade tubular” (King, 1981; Gerhardt, 1933). O falo não intromitente não penetra na cloaca da fêmea e é descrito em galiformes. O falo rudimentar não possui todas os componentes do falo e é citado em alguns passeriformes. E ainda pode haver ausência de qualquer estrutura fálica, que ocorre na maioria dos passeriformes e psitacídeos (Montgomerie, 2010).

O falo dos tinamiformes é considerado por alguns autores como primitivo e rudimentar, classificando-o como intromitente não eversível, semelhante ao descrito em *Struthio camelus* e dos *Apteryx* (Muller, 1936; Gerhardt, 1933; Benoit, 1950; King 1981, 1993). No entanto, Oliveira e Mahecha (1996, 2000) descreveram detalhadamente o falo do tinamídeo, *Nothura maculosa* como eversível. Bokerman (1991) cita e ilustra que dentro dos tinamídeos ocorrem diferentes tipos de falos.

Descrição semelhante é feita dentro dos paleognathas, as ratitas, *Dromaius novaehollandiae*, *Rhea americana*, e *Casuaris casuaris* (Muller 1836; Gerhardt 1933; Montgomerie, 2010), e dentro de neognathas, para anseriformes (Liebe, 1914; Komarék 1969; Komarék e Marvan, 1969; Guzsál, 1974).

Baseado nos dados obtidos neste estudo podemos afirmar que a espécie do gênero *Crypturellus parvirostris* apresenta falo não eversível, diferente dos outros tinamídeos restantes, os

quais apresentam falo eversível, corroborando a teoria de Montgomerie (2010) e Brennan (2008), na qual suspeita que a transição evolucionária ocorreu apenas uma vez nos tinamídeos da linhagem que leva a subfamília *Crypturellus*. Montgomerie (2007) cita ainda que o falo eversível é o tipo ancestral, o qual é compartilhado pela maioria dos paleognathas e várias famílias de Galloanserae, nesse caso, o falo não eversível, pode ter surgido independentemente nos paleognathas *Crypturellus*, *Struthio camelus* e *Apteryx* por convergência evolutiva (Figura. 1) (Montgomerie, 2010; Brennan, 2012).

Embora o falo de *Crypturellus parvirostris* mostra os componentes básicos descritos para outras aves que possuem um falo intromitente (Muller, 1836, Komarék e Marvan, 1969), algumas peculiaridades foram observadas. O falo intromitente não eversível de *C. Parvirostris* compõe-se anatomicamente do corpo do falo e sulco ejaculatório localizado no assoalho do proctodeu. O corpo do falo possui formato triangular situado caudalmente a fossa ejaculatória. Um corpo fibroso é observado no interior do corpo do falo de *C. parvirostris*, o qual é diferente do observado em anseriformes (Guzsal 1974, Fujihara *et al.*, 1976), em que, apesar de sua consistência rígida e flexível, não apresenta as características histológicas de um tecido cartilaginoso. O tecido fibroso do corpo é vascularizado e intensamente celular, as células não estão localizadas em lacunas e possui adipócitos uniloculares dispersos em seu interior. Conseqüentemente, o nome de corpo fibroso é mais adequado do que o termo corpo fibrocartilaginoso proposto no *Nomina Anatomica Avium* (Baumel *et al.*, 1993).

Segundo Montgomerie (2010), durante a ereção, em paleognathas, um par de músculos retratores extrudem o falo flácido da bolsa fálica, seguido pelos corpos vasculares enchendo o falo com linfa. Em *C. Parvirostris*, o corpo fibroso, além de sustentação da base do falo, serve como ponto de inserção desses dois pares de músculos retratores do falo e para o corpo vascular paracloacal, assim como ocorre nos outros paleognathas, as ratitas, *Struthio camelus* (Saint-Hilaire, 1822; Muller, 1836; King, 1981; Brennan & Prum; 2012), *Rhea americana* (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Montgomerie, 2010; Santos, 2011), *Dromaius novaehollandiae* (Muller, 1836) e *Casuaris casuaris* (Muller, 1836). E também, nos neognathas anseriformes (Liebe, 1914; Guzsál, 1974; King, 1981; Komarék, 1969).

O ligamento elástico não foi encontrado em *Crypturellus*, e é descrito por Oliveira e Mahecha (2000) como uma condensação do tecido conjuntivo com predominância de fibras elásticas espessas que se inserem ventralmente no corpo fibroso. Essa estrutura é descrita em aves paleognathas que possuem um falo eversível. No tinamídeo, *N. maculosa*, o ligamento elástico foi identificado por Oliveira (1994) emergindo do corpo fibroso na direção da porção eversível do falo, onde se liga ao tecido conjuntivo circundante. Também é citado nas ratitas, *Dromaius novaehollandiae* (Muller, 1836), *Rhea americana* (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Montgomerie, 2010), e *Casuaris casuaris* (Muller, 1836) e em neognathas anseriformes (Liebe, 1914; Guzsál, 1974; King, 1981; Komarék,

1969). Esse ligamento, não é encontrado, dentro dos paleognathas, para *Apteryx* e tinamous (Gerhardt 1933; Komarék e Marvan 1969). Nas espécies em que o falo apresenta uma porção tubular, o corpo fibroso além de se relacionar com os músculos retratores do falo, também tem relação com o ligamento elástico e a extremidade cega da porção tubular. O fato do falo da espécie estudada não ser eversível pode justificar a ausência desta estrutura.

Nas observações feitas no corpo fibroso de *C. Parvirostris* não foram encontrados dados indicando uma separação interna da base do falo em metades direita e esquerda. Oliveira (1994) chega a mesma conclusão ao estudar o tinamídeo Paleognathae *Nothura maculosa*, exceto pela presença de duas projeções caudais no corpo fibroso dessa espécie. Assim, descrevemos o corpo do falo como estrutura ímpar, concordando com Liebe (1914), que conclui que o falo é um corpo unitário. Alguns autores descrevem tanto os corpos fibroelásticos (King 1975, 1979 e 1981), quanto os corpos fibrosos (Muller, 1836; Gerhard, 1933) como estruturas pares. No entanto, os mesmos autores, referem-se a continuidade morfológica entre essas duas metades. Na descrição do falo em ratitas, paleognathas, *Dromaius novaehollandiae* (Muller, 1836; Boas, 1891) e *Rhea americana* (Muller, 1836; Boas, 1891; Brennan & R. O. Prum; 2012) é relatada a presença de corpos fibrosos que são fundidos na base e apenas ligeiramente separados em direção à extremidade. Santos (2011) descreve também a presença de duas estruturas, mas as descreve como dois corpos cartilagosos na *Rhea americana*. Nos neognathas, King (1981) cita que, nos patos, os corpos fibrolinfáticos são contínuos ventralmente e separados apenas dorsalmente pelo sulco fálico.

Espaços linfáticos que circundam parcialmente o corpo fibroso e são dilatáveis foram citados por Oliveira (1994) indicando um possível ingurgitamento com linfa. No tinamídeo paleognatha, *Nothura maculosa*. Oliveira (2000) descreve que os espaços linfáticos estão presentes na porção tubular fixa do falo e são fortemente dilatados em aves na fase reprodutiva. Em *Crypturellus parvirostris* não ocorre essa divisão em porção fixa e eversível, porém, vasos linfáticos igualmente são encontrados ao longo do corpo do falo, indicando uma ereção linfática. Na ratita paleognatha, *Rhea americana* (Muller, 1836) e também nos neognathas anatídeos, patos e gansos (Komarék e Marvan, 1969, Guzsal, 1974) a base do falo não apresenta espaços linfáticos e, portanto, não é erétil. A atividade secretora destes vasos linfáticos, segundo Oliveira (1994), varia dependendo da idade da ave e não foi detectada nos indivíduos mais jovens cujo epitélio ainda está bistratificado. Isso sugere que a atividade secretora está associada à maturidade sexual da ave. No nosso trabalho não foi possível precisar a idade das aves impossibilitando a confirmação desse dado.

O sistema linfático é um sistema circulatório de baixa pressão e, por conseguinte, não é o ideal onde a manutenção de uma ereção é necessária. Segundo Brennan (2012), um mecanismo de ereção peniana linfática tem de ser fundamentalmente diferente da ereção vascular arterial, a presença do

corpo fibroso é justificada para apoiar a manutenção do falo ereto durante o processo de cópula, sendo análogo ao osso peniano dos canídeos.

A presença de células semelhantes a plasmócitos, células plasmáticas intra-epiteliais, no corpo do falo, foi descrito nas dobras linfáticas do galo, onde estas células parecem estar envolvidas na resposta imunitária local (Von Rautenfeld, 1976; Gassmann e Von Rautenfeld, 1977). Essas células também foram observadas por Oliveira (1994) em *Nothura maculosa*, sugerindo que as células plasmáticas desempenham um importante papel nessa espécie, onde o falo é externalizado durante a ereção, aumentando sua susceptibilidade à exposição de patógenos. Apesar do falo de *C parvirostris* não sofrer eversão durante a cópula, seu contato de aposição com a cloaca feminina, também o torna susceptível ao contato com patógenos, o que justifica a observação dessas células na espécie estudada.

Na superfície dorsal do falo de *Crypturellus parvirostris* observa-se uma depressão longitudinal denominado sulco ejaculatório. O sulco ejaculatório divide dorsalmente o falo em duas partes simétricas, assim como citado por Montgomerie (2010) na ratita *Struthio camelus*. O falo nos paleognathas *Nothura maculosa* (Oliveira, 1994), *Rhynchotus rufescens* (Bokerman, 1991), *Apteryx australis* (Montgomery, 2010) e no próprio *Struthio camelus* é descrito como assimétrico por outros autores (Muller, 1836; Boas, 1891; Muller 1908; Liebe, 1914; Gerhard, 1933; King 1979 e 1981). Essas descrições possivelmente podem variar de acordo com a forma que o falo é estudado, em repouso ou em ereção.

O sulco ejaculatório em *Crypturellus parvirostris* estende-se desde a fossa ejaculatória no urodeu até a extremidade livre do órgão e é delimitado por duas projeções mucosas com pequenos espaços linfáticos em seu interior e contínuo externamente ao falo. Na mucosa do sulco ejaculatório são observadas invaginações preenchidas por espermatozoides que sugerem uma função relacionada ao armazenamento ou maturação dos espermatozoides, como ocorre na bolsa cloacal da fêmea. A mucosa mostra-se bem vascularizada e também são visualizadas artérias formando uma estrutura parecida com os plexos cavernosos dos mamíferos.

A presença de corpo vascular paracloacal com espaços linfáticos contínuos com os do falo, conforme confirmado histologicamente, em *C. Parvirostris* e também encontrado por Oliveira (1994) em outro tinamídeo, *Nothura maculosa*, sugere que a ingurgitação dos espaços linfáticos fálcos com linfa participa do processo de ereção. Acredita-se que o falo é preenchido com linfa e emerge da abertura cloacal como uma estrutura em forma de triangulo. Com seu ingurgitamento, a mucosa é exteriorizada juntamente com o sulco fálco, que se torna contínua com o sulco ejaculatório. Um processo similar ocorre nos neognathas anseriformes e galiformes (Guzsal 1974, Knight *et al.*, 1984).

Na maioria dos vertebrados o mecanismo de ereção é vascular sanguíneo, porém, segundo Brennan (2012), em aves ocorreu uma grande transição evolutiva, no qual, o mecanismo de ereção

mudou para vascular linfático. Observamos que esse mecanismo é encontrado inclusive em aves com caracteres basais como no tinamiforme *Crypturellus parvirostris*, sugerindo que essa transição evolutiva provavelmente ocorreu no último ancestral comum de aves, já que estudos demonstram um mecanismo de ereção vascular sanguíneo nos répteis, inclusive em testudines (Jones, 1915; Gerhardt, 1933), apoiando a hipótese de que a ereção linfática é uma sinapomorfia de aves.

A linfa produzida pelos corpos vasculares paracloacais de *C. parvirostris* atinge os espaços linfáticos e é dirigida caudalmente aos espaços na base do falo, de onde flui ao longo do falo formando assim um sistema linfático contínuo envolvido na ereção. Durante a detumescência, a linfa flui na direção oposta à da ereção e é conduzida para a circulação geral através de vasos linfáticos eferentes do CVP que, Oliveira (1994) descreveu válvulas orientadas cranialmente indicando a direção do fluxo linfático foram observadas no tinamídeo *Nothura maculosa*.

O falo ereto, segundo King (1981), é importante para facilitar a deposição de espermatozoides no oviduto esquerdo, que é o oviduto funcional nas aves. O sêmen é ejaculado na fossa ejaculatória, situada no assoalho do urodeu (Oliveira e Mahecha 1996b) e continua ao longo do sulco ejaculatório na base do falo, que após a ereção se torna contínuo com o sulco fállico, formando assim uma rota na qual o sêmen é transportado para o exterior.

As bordas do sulco fállico são compostas por tecido erétil formado por espaços linfáticos que se tornam ingurgitados com linfa durante a ereção, promovendo assim o fechamento dos lábios do sulco, os quais se unem formando um tubo por onde o sêmen flui evitando seu derramamento. Situação semelhante é observada em todos os paleognathas ratitas, e também nos neognathas, galiformes e anseriformes (Fujihara, 1976; Oliveira, 1994; Montgomerie, 2010).

A bolsa fállica é descrita nos paleognathas *Nothura Maculosa* (Oliveira, 1994), *Struthio camelus* (Montgomerie, 2010), *Rhea americana* (Brennan, 2012; King, 1981; Góes, 2004 e 2010; Fowler, 1991; Santos 2011, Montgomery, 2010), *Dromaius novaehollandiae* (Fowler, 1991), e no neognatha *Cairina moschata* (Fehlberg, 2015). No entanto, não foi encontrada na espécie estudada, apesar do mecanismo de ereção linfática ser idêntico ao das outras aves. A função dessa estrutura parece estar relacionada a receber a parte eversível do falo quando está em repouso, e em *C. parvirostris* não ocorre essa divisão do órgão copulador em parte fixa e eversível, justificando sua ausência. Entretanto, em *Struthio camelus*, no qual o falo também não everte, a bolsa é descrita por Montgomerie (2010).

Alguns autores sugerem que o falo das aves é provavelmente homólogo ao órgão copulador dos répteis (Jones, 1915; King, 1981; Brennan, 2012), no entanto, vários caracteres do falo têm mudado entre os dois grupos e até mesmo dentro do grupo aves. O sucesso reprodutivo em populações pequenas ou em declínio pode maximizar a sobrevivência através da aquisição de algumas adaptações

reprodutivas (Souza, 2014). Nesse contexto, o grupo parafilético dos répteis desenvolveu dois tipos de órgãos copulatórios: o hemipênis e o pênis. O hemipênis consiste em órgãos duplos e únicos que se abrem no exterior do corpo a cada lado da abertura cloacal (Hildebrand; Goslow, 2006). Répteis crocodilianos e testudines machos possuem pênis simples e ímpares, necessários à cópula, estrutura que é considerada, por King (1981) e Carvalho (2010), homóloga ao pênis dos mamíferos.

Ambos os órgãos copulatórios dos mamíferos, répteis e aves, desenvolverem-se a partir do tubérculo genital na região da cloaca, sugerindo homologia (Seifert, 2009; Sanger, 2015), o aspecto filogenético mais recente da linhagem dos amniotas coloca os arcossauros como grupo irmão dos Rhynchocephalia, caracterizado por um grupo com ausência de órgão copulador ou que possuem hemipênis laterais (Lyson *et al.*, 2012; Crawford *et al.*, 2012), o que sugere a evolução do órgão copulador de forma independente em mamíferos e arcossauros (Kelly, 2013). Alguns representantes como os paleognathas, *Struthio camelus*, e, os neognathas patos e gansos, possuem um tipo de órgão copulatório espiralado chamado falo (Sturkie, 1976; Sousa, 2007; Morais *et al.*, 2012). Nos mamíferos, em geral, o pênis é o órgão copulatório presente em todas as infraclasses, porém apresentando diferenças e peculiaridades para cada uma delas.

6.5. Conclusão sobre a morfologia do aparelho copulador do Inhambu-chororó

Foram estudadas lâmina histológicas cloacais de *Crypturellus Parvirostris* com o objetivo de identificar e descrever os aspectos morfológicos da cloaca e do aparelho copulador.

A cloaca de *C. Parvirostris* apresenta-se dividida em três compartimentos, coprodeu, urodeu e proctodeu, separados pelas pregas coprourodeal e uroproctodeal, respectivamente.

O coprodeu é o compartimento contínuo com o reto e local onde desembocam os ureteres. Sua parede é formada pelas túnicas mucosa, submucosa, muscular e serosa.

O urodeu é o menos compartimento cloacal e na espessura de sua parede distinguem-se os corpos vasculares paraclóacais (CVP) e os receptáculos dos ductos deferentes. As papilas dos ductos deferentes desembocam na fossa ejaculatória, a qual apresenta epitélio pseudoestratificado cilíndrico, secretor, e a lâmina própria com vascularização subepitelial.

O proctodeu comunica-se com o exterior através da abertura cloacal. Nele encontra-se dorsolateralmente, a bolsa cloacal, e, ventralmente, as estruturas fálicas e a lamela proctodeal. A bolsa cloacal é revestida por epitélio pseudoestratificado cilíndrico e caracteriza-se por apresentar inúmeras lamelas, sustentando os folículos linfáticos.

Concluimos que em *N. maculosa* apresenta corpos vasculares paraclóacais, que com apoio do corpo fibroso promovem a ereção, sendo este um mecanismo linfático.

Na parede uroproctodeal distinguem-se o musculo esfínter cloacal, externamente, a pele, ventralmente e contendo poucos folículos penáceos, geralmente associados a corpúsculos de Herbst.

N. maculosa apresenta falo do tipo intromitente não eversível localizado no assoalho do proctodeu. Na superfície dorsal do falo observa-se o sulco ejaculatório. Que se estende desde a fossa ejaculatória no urodeu até a extremidade livre do órgão.

O falo é formado pelo corpo fibroso onde se inserem dois pares de músculos, os retratores craniais e caudais do falo. Entre a mucosa da base do falo e a superfície dorsal do corpo fibroso, observa-se um plexo de espaços linfáticos revestidos pelo endotélio e separados por trabéculas conjuntivas contendo vasos sanguíneos, bainhas nervosas e ocasionais corpúsculos de Herbst.

Os corpos vasculares paracloacais são estruturas pares dispostas longitudinalmente que percorrem todo assoalho do urodeu atingindo caudalmente a base do corpo fibroso, que com o apoio deste, promovem a ereção, sendo este um mecanismo linfático.

Pesquisas recentes trazem novas informações sobre o órgão copulador das aves. Embora o falo de *Crypturellus parvirostris* mostre os componentes básicos descritos para outras aves que possuem um falo intromitente, algumas peculiaridades foram observadas. O estudo anatômico e histológico do falo mostrou ser uma ferramenta importante para a compreensão da evolução genital. No entanto, devido à complexidade das estruturas do falo observadas neste trabalho, fez-nos perceber que para entender completamente os complexos mecanismos que envolvem a morfofisiologia do falo, bem como sua evolução nas aves e nos amniotas em geral, são necessários estudos comparativos com o maior número de espécies possível, realizando uma análise comparativa mais ampla e profunda dos aspectos genitais do sistema de copulações das aves buscando elucidar as relações filogenéticas entre elas.

7. Morfologia e evolução do órgão copulador em Tinamiformes

A evolução do aparelho copulador masculino nas aves é um tema fascinante e que tem implicações significativas para a sistemática do grupo. As aves apresentam uma diversidade anatômica em seus órgãos reprodutivos masculinos, com variações que refletem a evolução adaptativa ao longo de milhões de anos. A estrutura e a presença ou ausência de um pênis nas aves têm implicações tanto ecológicas quanto filogenéticas, e a análise dessas variações tem fornecido insights importantes para a compreensão das relações evolutivas entre as diferentes linhagens de aves (Sick, 2001; Muller 1836; Gerhardt 1933; Montgomerie, 2010).

A maioria das aves não possuem um órgão copulador verdadeiro, e a cópula ocorre através do contato cloacal, o chamado "beijo cloacal". No entanto, há grupos específicos que ainda retêm um órgão copulador intromitente. Mamíferos, crocodilos, quelônios e algumas aves têm um único

falo (Kelly, 2002 e 2004) enquanto squamatas possuem dois hemipênis (Arnold, 1986). Apesar da diversidade de formas, o órgão copulador nessas espécies tem a mesma origem embrionária, o tubérculo genital, sugerindo certo grau de homologia, mesmo que em muitas aves, regrediu ao longo da evolução (Seifert, 2009; Sanger, 2015).

Alguns autores sugerem que o falo das aves é provavelmente homólogo ao órgão copulador dos arcossauros não aviários (Jones, 1915; King, 1981; Brennan, 2011), apesar desta estrutura apresentar variações morfológicas dentro do grupo (Souza, 2014). O falo dos Crocodilianos e Testudines é considerado, por King (1981) e Carvalho (2010), homólogo ao pênis dos mamíferos.

Essa regressão evolutiva está associada a mudanças no modo de reprodução e comportamento sexual. Em aves que não possuem um pênis, a eficiência da fertilização ocorre através de adaptações comportamentais, como um sincronismo preciso no encontro cloacal. Já em aves que mantêm o pênis, ele desempenha um papel direto na inseminação, e em alguns casos, como em patos, o órgão pode apresentar uma morfologia altamente especializada, com formas espiraladas ou estruturas de grande complexidade (Sick, 2001; Muller 1836; Gerhardt 1933; Montgomerie, 2010).

Entre as aves, os patos, gansos e outras aves aquáticas são notáveis por possuírem órgãos copuladores mais elaborados. O falo dos machos dessas espécies pode se estender e contrair, permitindo uma copulação mais efetiva em ambientes aquáticos. Essas adaptações são muitas vezes acompanhadas de comportamentos complexos de corte, que garantem a escolha do parceiro e a manutenção do gene da espécie (Jones, 1915; King, 1981; Brennan, 2011). Por outro lado, aves como os canários e pardais têm apenas uma pequena protuberância na cloaca, refletindo estratégias reprodutivas diferentes. Nesses casos, a copulação é frequentemente mais rápida e menos elaborada, muitas vezes acompanhada de rituais de canto e exibição (Sick, 2001).

Dentro desse contexto, falo das aves pode ser classificado como intromitente, não intromitente, rudimentar e ausência de falo (King, 1981). Oliveira e Mahecha acrescentaram a divisão do falo intromitente em eversível ou não eversível. O falo dos *Tinamidae* é considerado por alguns autores como rudimentar, classificando-o como intromitente não-eversível (Muller, 1936; Gerhardt, 1933; Benoit, 1950; King 1981, 1993). No entanto, dentro do grupo *Tinamidae*, alguns gêneros apresentam falo intromitente eversível (Bokerman, 1991; Oliveira, 1996). O mesmo ocorre nas ratitas, nas quais as espécies *Struthio camelus* e *Apteryx australis* apresentam falo intromitente não-eversível, e as espécies *Dromaius novaehollandiae*, *Rhea americana*, e *Casuarius casuarius* apresentam falo intromitente eversível (Muller 1836; Gerhardt 1933; Montgomerie, 2010).

Alguns autores sugerem que o falo das aves é provavelmente homólogo ao órgão copulador dos arcossauros não aviários (Jones, 1915; King, 1981; Brennan, 2011), apesar desta estrutura apresentar variações morfológicas dentro do grupo (Souza, 2014). O falo dos

Crocilianos e Testudines é considerado, por King (1981) e Carvalho (2010), homólogo ao pênis dos mamíferos.

A evolução do aparelho copulador masculino em aves é, portanto, um exemplo de como as pressões ambientais, comportamentais e sociais moldam a anatomia e o comportamento. A diversidade dos órgãos copuladores nas diferentes linhagens de aves ilustra a adaptabilidade e a complexidade das estratégias reprodutivas, fundamentais para a sobrevivência e sucesso dessas espécies (Muller, 1936; Gerhardt, 1933; Benoit, 1950; King 1981, 1993).

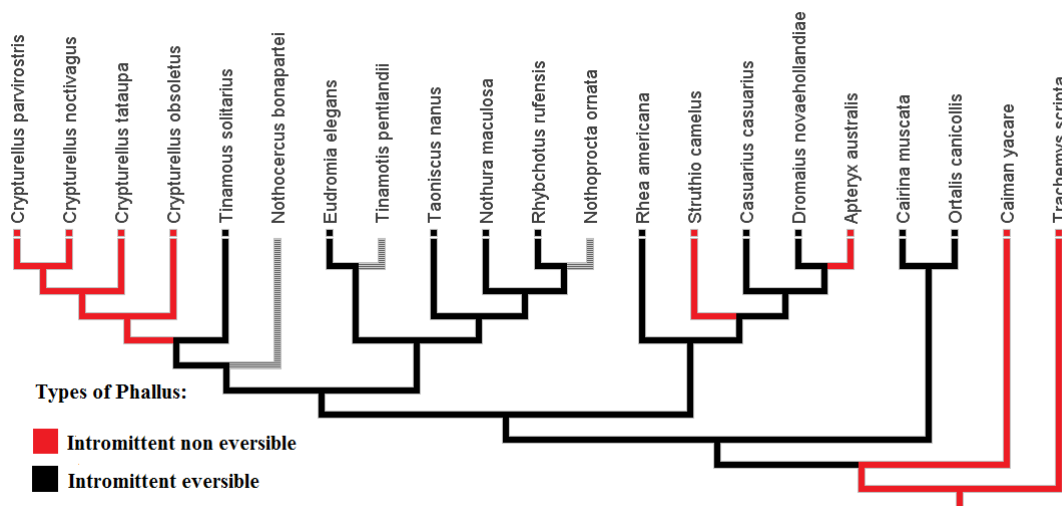
Foram analisados preparados anatômicos e histológicos obtidos a partir de machos dos *Tinamidae*: *Crypturellus parvirostris* (dez exemplares), *Crypturellus obsoletus* (oito exemplares), *Crypturellus tataupa* (três exemplares), *Crypturellus noctivagus* (um exemplar), *Tinamus solitarius* (três exemplares), *Rhynchotus rufescens* (quatro exemplares) e de *Nothura maculosa* (seis exemplares) que após o óbito em criatórios foram doados para o Laboratório de Biologia da Reprodução do Departamento de Morfologia, no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais. Os machos de *C. parvirostris*, a partir dos quais foram obtidas as lâminas histológicas da cloaca e do falo, foram capturados mediante autorização do Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA), processo número 5393/91. Para confecção dos preparados histológicos, fragmentos cloacais foram fixados em Formol Neutro Tamponado (NBF) ou Líquido de Bouin, posteriormente infiltrados em parafina ou em resina de metilmetacrilato. Destas preparações foram obtidas seções semi seriadas de 5 a 8 µm de espessura e posteriormente coradas com hematoxilina e eosina (HE), tricrômio de Gomori, azul de toluidina borato de sódio 1%, bem como colorações histoquímicas de ácido periódico de Schiff (PAS), amilase salivar-PAS e alcian blue a pH 0,5 e 2,5. Também foram utilizadas técnicas de coloração adicionais específicas para fibras reticulares (método de Gomori) e fibras elásticas (Nogueira e Ribeiro, 1980). Realizamos, adicionalmente, observações do comportamento reprodutivo de espécies do gênero *Crypturellus* na Fundação Zoobotânica, criatórios conservacionistas e comerciais, durante a cópula, para observação do falo.

Foram descritos 15 caracteres referentes ao falo, sendo 14 morfológicos: tipo de falo, formato do ápice do falo, projeções na superfície do falo, simetria do falo, bolsa fálica, mecanismo de ereção, suporte do falo, ligamento elástico, desembocadura do ureter, desembocadura dos ductos deferentes, lamela proctodeal, prega retocoprodeal, prega coprourodeal, prega uoproctodeal, e um carácter comportamental ligado à reprodução (cuidado parental) com potencial significado filogenético. Usando o software Mesquite (Madison, 2017), realizamos uma reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia sem ordenação dos estados de carácter. Para isso, foram utilizadas as topologias das filogenias mais recentes disponíveis na literatura (Montmerie & Briskie, 2007;

Bertelli, 2014, 2016). Amostramos os seguintes táxons para esta análise: *Crypturellus parvirostris*, *Crypturellus tataupa*, *Crypturellus noctivagus*, *Crypturellus parvirostris*, *Tinamus solitarius* e *Nothura maculosa*. *Eudromia elegans*, *Tinamotis pentlandii*, *Taoniscus nanus*, *Nothocercus bonapartei*, *Nothoprocta ornata*, *Struthio camelus*, *Dromaius novaehollandiae*, *Rhea americana*, *Casuaris casuaris*, *Apteryx australis* (Ratitas), *Ortalis canicollis* (Galliformes), *Cairina moschata* (Anseriformes) como grupos interno. *Trachemys scripta* (Testudines) e *Caiman yacare* (Crocodiliano) como grupo externo. As informações sobre o gênero *Crypturellus* são provenientes de observação direta a partir dos espécimes estudados, acima reportados, e para as demais espécies, as informações foram retiradas da literatura citada.

7.1. Tipo De Falo

Figura 30 - Tipos de falo



Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Intromitente não eversível; Preto: Intromitente eversível; Cinza: Dados ausentes.

Quando presente, o falo das espécies estudadas se divide em intromitente e não intromitente. O falo intromitente penetra na cloaca da fêmea (Montgomerie, 2010) e no falo não intromitente não ocorre essa penetração. O falo intromitente ainda pode ser dividido em eversível e não eversível (King, 1981; Fowler, 1991; Oliveira e Mahecha, 2000). Ainda, pode haver ausência de qualquer estrutura fálca, que ocorre na maioria dos passeriformes e psitacídeos (Montgomerie, 2010).

Baseado nos dados obtidos neste estudo podemos afirmar que as espécies de tinamídeos *C. parvirostris*, *C. noctivagus*, *Crypturellus obsoletus* e *C. tataupa* apresentam falo não eversível, diferente dos demais *Tinamous solitários*, *Eudromia elegans*, *Taoniscus nanus*, *Nothura maculosa* e *Rhybchotus rufensis* (King, 1981; Bokerman, 1991; Oliveira, 1996; Montgomerie, 2010), os quais apresentam falo eversível, corroborando a hipótese de Montgomerie (2010) e Brennan (2008), na

qual suspeita que a transição evolutiva ocorreu apenas uma vez nos tinamídeos da linhagem que leva ao gênero *Crypturellus*.

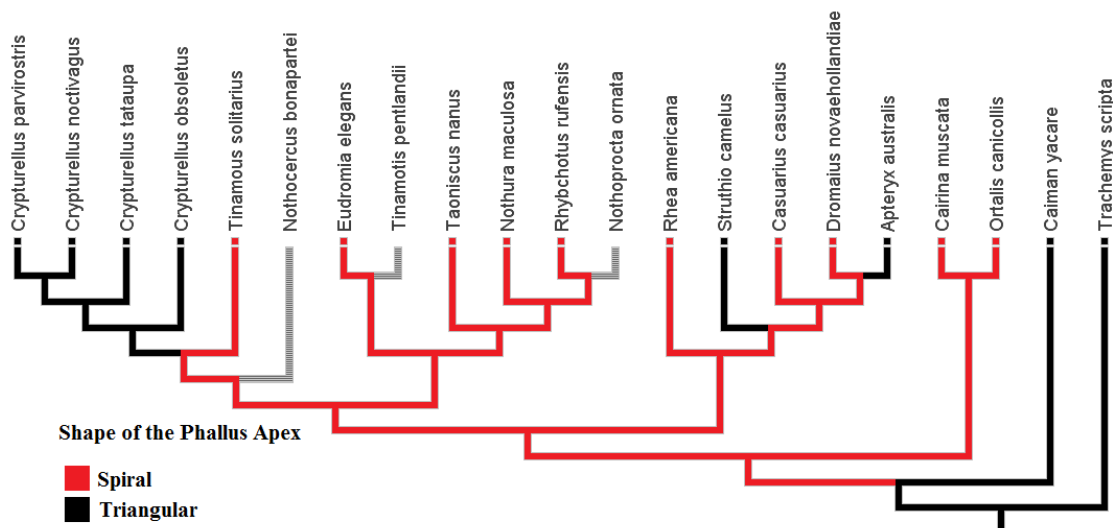
As ratitas também apresentam esses dois tipos de falo dentro do grupo, sendo descrito para *S. camelus* e *A. australis* como intromitente não eversível (Fowler, 1991; Montgomerie, 2010; Brennan, 2011) e, nas espécies *R. americana*, *C. casuarius* e *D. novaehollandiae* do tipo intromitente eversível (Fowler, 1991).

Em Anseriformes o falo é classificado como intromitente eversível (Liebe, 1914, Komarek 1969, Komarék & Marvan, 1969, Guzsal, 1974), como descrito para o falo de *Cairina moscata* (Fehlberg, 2015); assim como no Cracídeo *Ortalis canicollis* (Previatto, 2017). Nos répteis *Caiman yacare* (crocodiliano) (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *Trachemys scripta* (testudines), o falo é do tipo intromitente não eversível (Grondona, 2015).

Nesse contexto, o falo eversível é o tipo ancestral para aves, o qual é compartilhado pela maioria dos Paleognatha e várias famílias de Galloanserae (Montgomerie, 2007; Brennan, 2016), nesse caso, o falo não eversível, pode ter surgido independentemente nos Paleognathas *Crypturellus*, *S. camelus* e *A. australis* por convergência evolutiva ou reversão, e no caso do *Crypturellus* sendo inclusive uma sinapomorfia do grupo.

7.2. Formato do ápice

Figura 31 - Formato do ápice do falo



Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Intromitente não eversível; Preto: Intromitente eversível; Cinza: Dados ausentes.

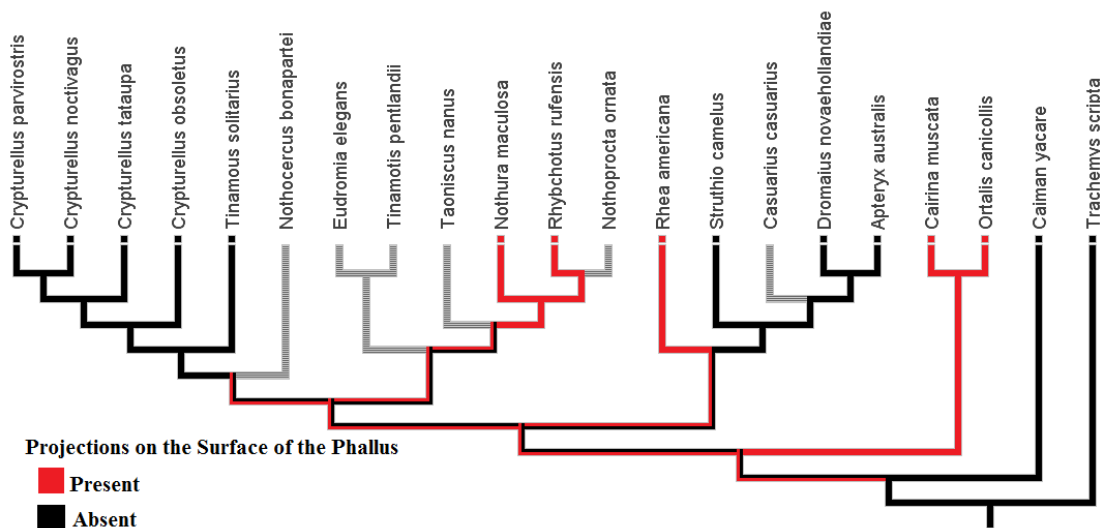
O formato do ápice do falo se apresenta triangular em todo gênero *Crypturellus*, diferente dos demais *Tinamidae*: *N. maculosa*, *R. rufescens*, *E. elegans*, *T. pentlandii*, *T. nanus* e *T. solitarius* (Bokerman, 1991), que apresentam formato espiralado. O formato espiralado, também ocorre em

todas as ratitas, com exceção do *S. camelus* e do *A. australis* que apresentam formato triangular (Fowler, 1991).

O formato espiralado parece ser o formato ancestral para aves assim como sugerido por Brennan (2016). O formato triangular é uma sinapomorfia do gênero *Crypturellus* e uma autapomorfia do *S. camelus* e *A. australis*. No quelônio *T. scripta* (Grondona, 2015) e no crocodiliano *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) o ápice do falo tem formato triangular, porém são necessárias mais pesquisas em amniotas para supor seu formato ancestral.

7.3. Projeções na superfície do falo

Figura 32 - Projeções na superfície do falo



Projeções na superfície do falo. Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

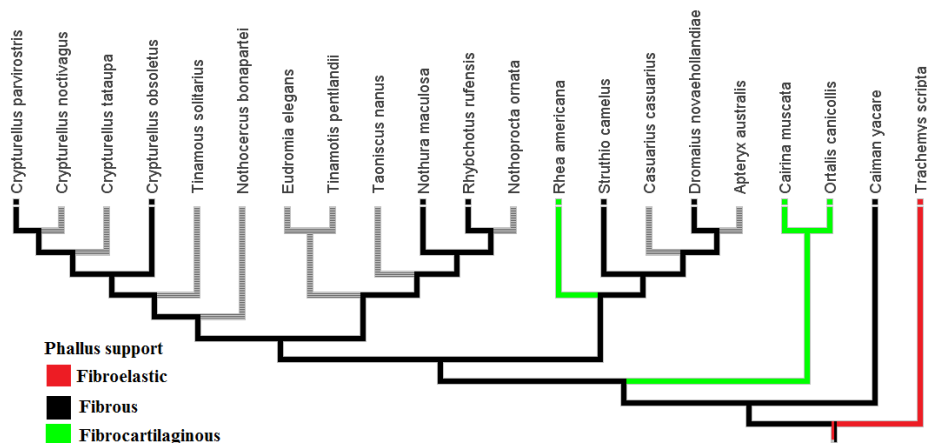
O falo de *C. parvirostris*, *C. noctivagos*, *C. obsoletus*, *C. tataupa* e *T. solitarius* apresentam superfície lisa. As projeções também estão ausentes em *A. australis* (Owen, 1842), *S. camelus* (Fowler, 1991; Brennan, 2008), *D. novaehollandiae* (Brennan, 2011). Visualizamos projeções na superfície do falo de *R. rufensis* que também foram descritas em *N. maculosa* (Oliveira, 1994). As projeções também são descritas na ratita *R. americana* (Santos, 2011), no cracídeo *O. canicollis* (Previatto, 2017) e no anatídeo *C. Moschata* (Fehlberg, 2015). O falo dos reptéis *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *T. scripta* (Grondona, 2015) são lisos, sem projeções.

A presença de projeções é o caráter ancestral das aves e é mantido na subfamília Nothurinae e ancestralmente nas ratitas, porém se modifica no clado das ratitas, exceto em *R. americana*. Nesse clado, o caráter ausente é uma sinapomorfia e também pode ser uma sinapomorfia para a subfamília

Tinaminae, no entanto nossa análise não permite definir qual estado é o estado ancestral para aves, uma vez que sua reconstrução para este clado mostrou-se ambígua.

7.4. Suporte do falo

Figura 33 - Suporte do falo

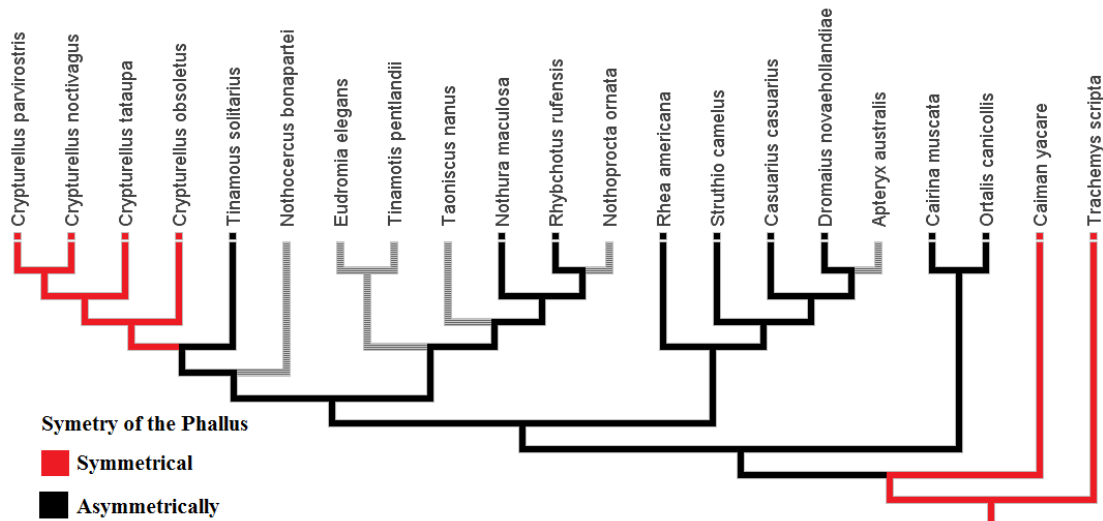


Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Fibroelástico, Verde: Fibrocartilaginoso; Preto: Fibrósos; Cinza: Dados Ausentes.

Em todos os tinamídeos estudados e descritos na literatura, assim como as ratitas *S. camelus* (Brennan, 2011) e *D. novaehollandiae* (Muller, 1836; Boas, 1891; Brennan, 2011) o suporte do falo encontrado é o corpo fibroso indicando uma sinapomorfia para paleognathas. Apenas *R. americana* sofre uma autapomorfia e apresenta corpos cartilagosos (Santos, 2011). Em anseriformes o corpo fibroso é composto também por tecido cartilaginoso recebendo o nome de corpo fibrocartilaginoso (Guzsal 1974, Fujihara *et al.*, 1976), como descrito em *C. moschata* (Fehlberg, 2015) e o mesmo ocorre no cracídeo *O. canicollis* (Previatto, 2017). Nos répteis, *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) também apresenta corpo fibroso e *T. scripta* um corpo fibroelástico como suporte (Grondona, 2015).

7.5. Simetria do falo

Figura 34 - Simetria do falo



Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Simétrico; Preto: Assimétrico; Cinza: Dados ausentes.

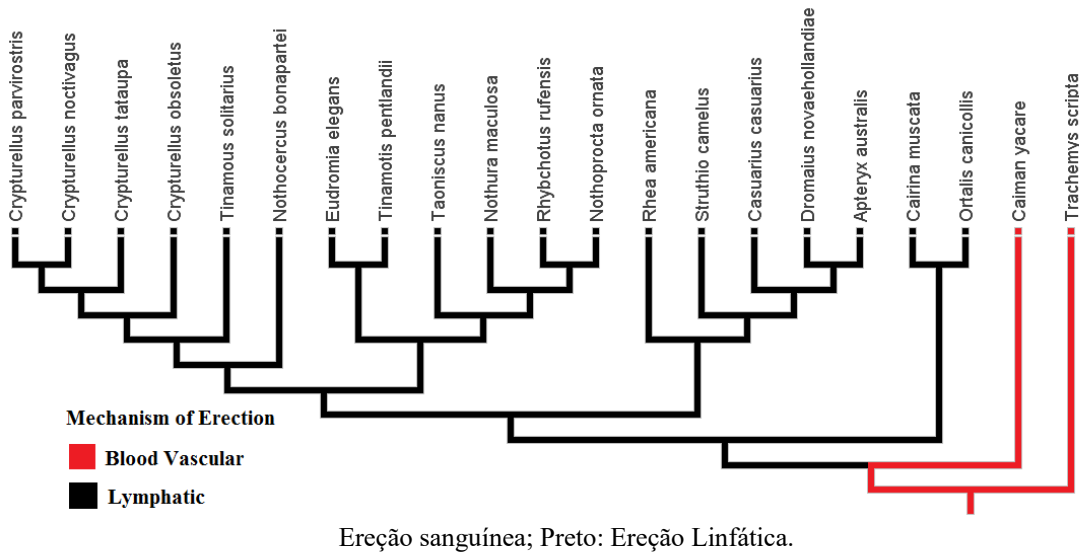
Na superfície dorsal do falo do gênero *Crypturellus* observa-se uma depressão longitudinal denominado sulco ejaculatório que divide dorsalmente o falo em duas partes simétricas. Nos tinamídeos *N. maculosa* (Oliveira, 1994), *R. rufescens* (Bokerman, 1991) e *T. solitarius*, o falo é dividido assimetricamente pelo sulco ejaculatório. Nas ratitas o falo é dividido em partes simétricas em *A. australis* (Montgomery, 2010) *D. novaehollandiae* (Müller, 1836; Boas, 1891; Gerhardt, 1933). Em *S. camelus* é descrito simétrico por alguns autores (Montgomery, 2010) e assimétrico por outros (Muller, 1836; Boas, 1891; Muller 1908; Liebe, 1914; Gerhard, 1933; King 1979 e 1981), após avaliação de um falo de avestruz o considereei assimétrico. O falo do anatídeo *C. muscata* (Fehlberg, 2015) e do cracídeo *O. canicollis* é dividido pelo sulco ejaculatório assimetricamente. Grondona (2015) descreve o falo de *T. scripta* como simétrico (Grondona, 2015) e o mesmo estado de caractere foi observado no falo de *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017). Essas descrições possivelmente podem variar de acordo com a forma que o falo é estudado, em repouso ou em ereção.

A divisão assimétrica do falo pelo sulco ejaculatório parece ser uma sinapomorfia das aves, com exceção do gênero *Crypturellus* que pode ter sofrido uma reversão ou por convergência evolutiva tornou-se simétrico, porém em ambos os casos, constitui uma sinapomorfia adicional de *Crypturellus*.

7.6. Mecanismo de ereção

Figura 35 - Mecanismo de ereção

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Verde:



O sistema linfático é um sistema circulatório de baixa pressão e, por conseguinte é pouco eficiente na manutenção de uma ereção (Brennan, 2011). Assim a ereção linfática justifica presença do corpo fibroso com a finalidade de apoiar a manutenção do falo ereto durante o processo de cópula, sendo análogo ao báculo presente em alguns mamíferos.

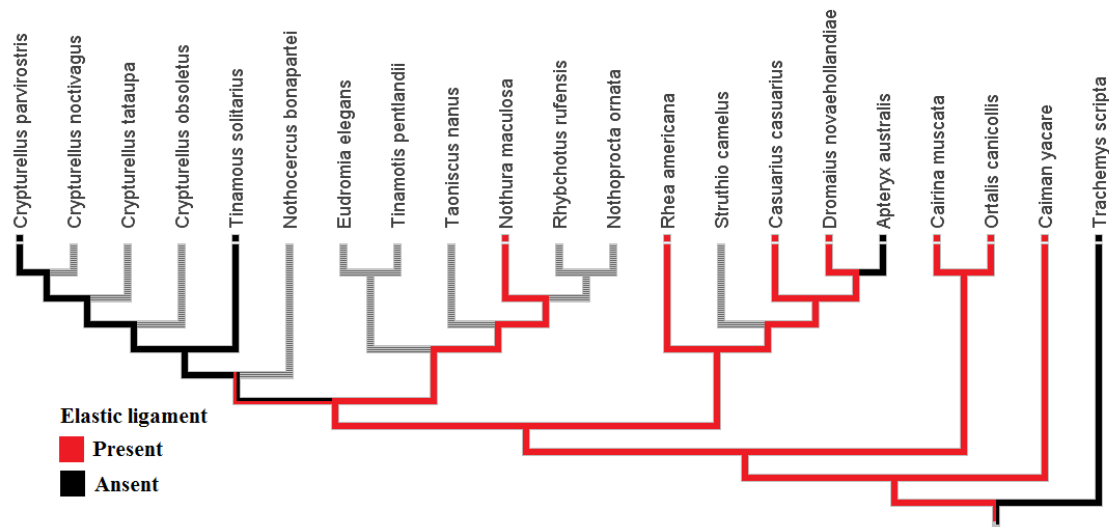
A confirmação histológica da presença de corpo vascular paracloacal com espaços linfáticos contínuos com os do falo em *C. parvirostris*, assim como descrita em *N. maculosa* (Oliveira, 1994) sugere a ingurgitação dos espaços linfáticos fálcos com linfa no processo de ereção. Em *C. parvirostris* o falo preenchido com linfa e emerge da abertura cloacal como uma estrutura com ápice em forma triangular. Com seu ingurgitamento, a mucosa é exteriorizada juntamente com o sulco fálco, que se torna contínua com o sulco ejaculatório. Um processo similar ocorre em anseriformes e galiformes (Guzsal 1974, Knight et al., 1984).

Na maioria dos vertebrados o mecanismo de ereção é vascular sanguíneo, porém, em aves ocorreu uma transição evolutiva, na qual, o mecanismo de ereção linfático (Brennan, 2011) é uma sinapomorfia de aves. Já em répteis o mecanismo de ereção é sanguíneo nos répteis (Jones, 1915; Gerhardt, 1933) como descrito em *T. scripta* (Grondona, 2015) e observado em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017).

7.7. Ligamento elástico

Figura 36 - Ligamento elástico

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho:



Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

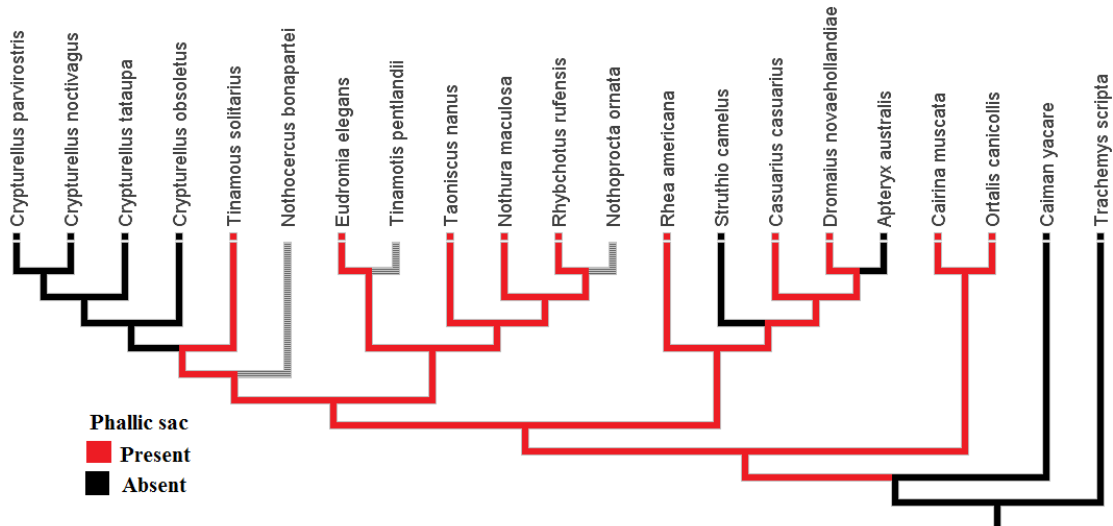
Nas aves o ligamento elástico é formado por uma condensação do tecido conjuntivo, decorrente da porção ventral do corpo fibroso, fibrocartilaginoso ou fibroelástico, com inserção na porção tubular (King, 1981; Oliveira e Mahecha 2000; Montgomerie e Briskie 2007). Essa estrutura é descrita apenas em aves Paleognathae que possuem um falo eversível. O ligamento elástico não foi encontrado em *C. parvirostris*, assim como não é citado nas espécies do gênero *Crypturellus* que possuem falo não eversível (Gerhardt 1933; Marvan 1969), mas foi descrito em *N. maculosa*, que possui falo eversível (Oliveira e Mahecha, 2000). O mesmo ocorre em ratitas, onde essa estrutura foi encontrada em *D. novaehollandiae* (Muller, 1836), *R. americana* (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Montgomerie, 2010), e *C. casuarinus* (Muller, 1836) que possuem falo intromitente eversível e está ausente em *A. australis* (Gerhardt 1933; Komarék & Marvan 1969) no qual o falo é intromitente não eversível (Fowler, 1991). O ligamento elástico também foi descrito no anseriforme *C. moschata* (Fehlberg, 2015) e no cracídeo *O. canicollis* (Previatto, 2017) que possuem falo intromitente eversível. *T. scripta* (Grondona, 2015) e *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) apresentam falo intromitente não eversível no qual o ligamento elástico também não foi encontrado.

A presença do ligamento elástico é a condição ancestral, assim como sua perda trata-se de uma autapomorfia em *A. australis* e uma sinapomorfia da subfamília Tinaminae, sendo também uma homoplasia entre os táxons.

7.8. Bolsa fállica

Figura 37 - Bolsa fállica

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.



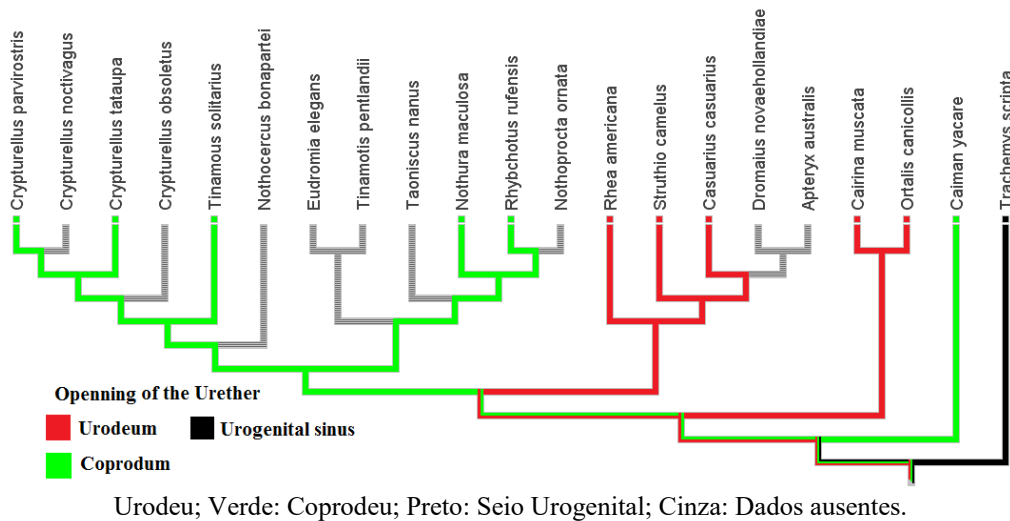
A bolsa fállica é descrita em *N. maculosa* (Oliveira, 1994), *R. americana* (Brennan, 2011; King, 1981; Góes, 2010; Fowler, 1991; Santos 2011, Montgomery, 2010), *D. novaehollandiae* (Fowler, 1991), *O. canicollis* e *C. moschata* (Fehlberg, 2015). Essa estrutura não foi encontrada na espécie estudada, apesar do mecanismo de ereção linfática ser idêntico ao das outras aves. A função dessa estrutura parece estar relacionada a receber a parte eversível do falo quando está em repouso, e em *C. parvirostris* não ocorre essa divisão do órgão copulador em parte fixa e eversível, justificando sua ausência. A bolsa fállica também não ocorre em *T. scripta* (Grondona, 2015) e em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017).

A presença da bolsa fállica é o o estado de caráter ancestral para aves, sendo uma sinapomorfia para o gênero *Crypturellus*, o qual perdeu essa estrutura. A existência do falo eversível pressupõe a presença da bolsa fállica, por serem caracteres dependentes não podem ser usados separadamente.

7.9. Desembocadura do ureter

Figura 38 - Abertura do ureter

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho:



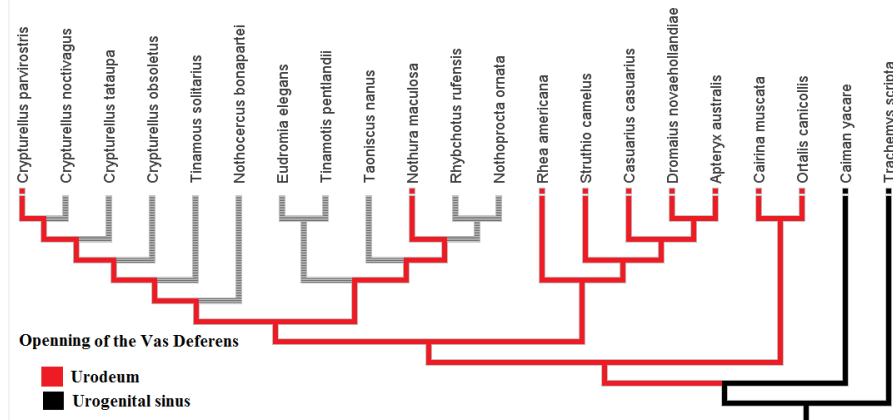
O ureter dos Tinamídeos *C. Parvirostris* e *N. maculosa*, *Tinamus tao*, *T. solitarius*, *R. rufescens*, *Nothura minor*, *Nothura boraquira* (Oliveira *et al*, 2004) desemboca no coprodeu. Esta desembocadura é uma estratégia para evitar a mistura das excreções urinárias com o sêmen ejaculado. Entretanto nas ratitas *R. americana* (Oliveira *et al*, 2004; Santos, 2011), *S. camelus*, *C. casuarius*; nos cracídeos *Penelope superciliaris*, *Penelope obscura*, *Crax fasciolata*, *O. canicollis*; nos Galliformes, *Coturnix japonica*, *Gallus gallus* nos Anseriformes, *Dendrocygna viduata* (Oliveira *et al*, 2004), *C. moscata* (Oliveira, 2004; Fehlberg, 2015), *Amazoneta braziliensis* (Oliveira *et al*, 2004), assim como na maioria das aves, o ureter desemboca no urodeu junto com os ductos deferentes (Macdonald, 1933; Benoit, 1950; Portman, 1950; Wolfson, 1954; Komarék, 1969, 1970; King, 1975, 1981; Mehrotra, 1982; Teles, 2001). Em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) a desembocadura do ureter é no coprodeu e em *T. scripta* (Grondona, 2015) no seio urogenital.

O estado ancestral mostrou-se ambíguo, porém a desembocadura no coprodeu recuperou uma sinapomorfia para *Tinamidae*.

7.10. Desembocadura dos ductos deferentes

Figura 39 - Abertura do ducto deferente

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho:



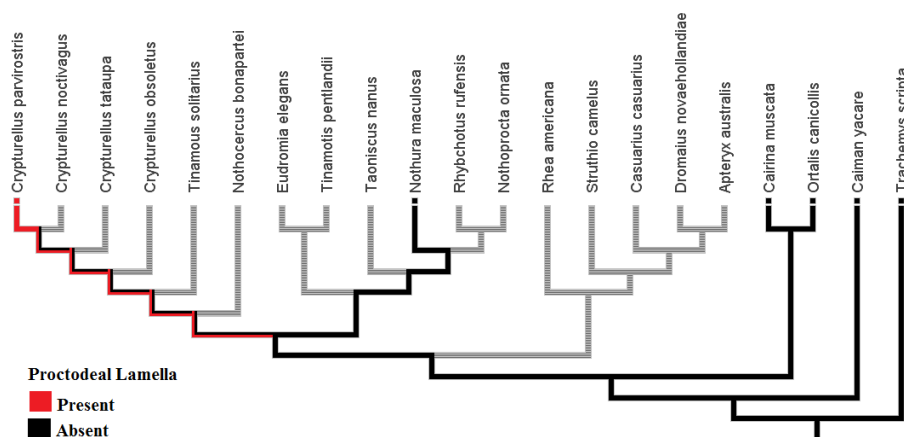
Urodeu; Preto: Seio Urogenital; Cinza: Dados ausentes.

Em *C. parvirostris* a fossa ejaculatória localizada no urodeu, é o local onde desembocam os ductos deferentes. As desembocaduras destes ductos encontram-se no ápice de duas papilas cônicas no urodeu, como descrito para os Paleognathae, *N. maculosa* (Oliveira *et al*, 2004), *R. americana* (Santos, 2011), *S. camelus*, *C. casuaris* e *A. australis* (Fowler, 1991). Em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *T. scripta* (Grondona, 2015) a desembocadura ocorre no seio urogenital. Apesar de não termos informações sobre a maioria dos tinamiformes, o mapeamento sugere que a desembocadura do urodeu é sinapomorfia para aves.

7.11. Lamela proctodeal

Figura 40 - Lamela proctodeal

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho:

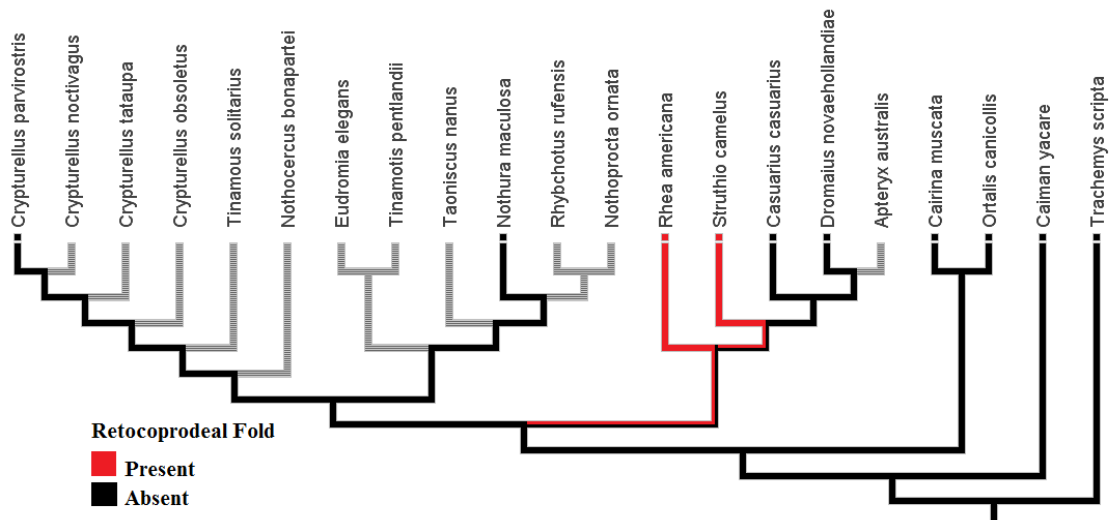


Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

Ventralmente a extremidade livre da base do falo, no assoalho do proctodeu, foi evidenciada a lamela proctodeal, estrutura descrita pela primeira vez por Oliveira & Mahecha (1996). A falta de informação para a maioria dos táxons incluídos não permite fazer inferências seguras sobre a evolução deste caractere, mas a ausência desta estrutura parece ser ancestral para as aves.

7.12. Prega retocoprodeal

Figura 41 - Prega retocoprodeal



Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

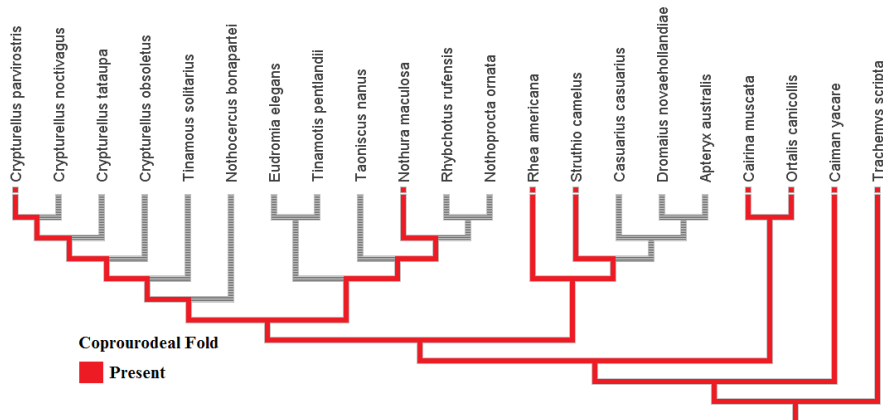
A prega retocoprodeal, localizada cranial ao coprodeu, não foi encontrada em *C. parvirostris* e a presença dessa prega é controversa tanto em Paleognathae quanto em Neognathae. Nos Paleognathas, *S. camelus* (Saint-Hilaire, 1822; Gadow, 1887; Jolly, 1915; Santos, 2011) e *R. americana* (Santos, 2011) foi descrita uma prega separando o reto do coprodeu. Nos anseriformes, sua presença também é descrita por alguns autores (Muller, 1936; Liebe, 1914; Komarék, 1969) e negada por outros (King, 1981), King, 1981; Guzsal, 1974). Em *O. canicollis* e *C. moschata* (Fehlberg, 2015) ela está ausente, assim como nos répteis *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *T. scripta* (Grondona, 2015).

Assumindo a existência da prega, esta pode ter surgido de forma independente em *S. camelus* e *R. americana* ou ainda ser uma sinapomorfia de ratitas que foi secundariamente perdida nas demais.

7.13. Prega coprourodeal

Figura 42 - Prega coprourodeal

Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho:

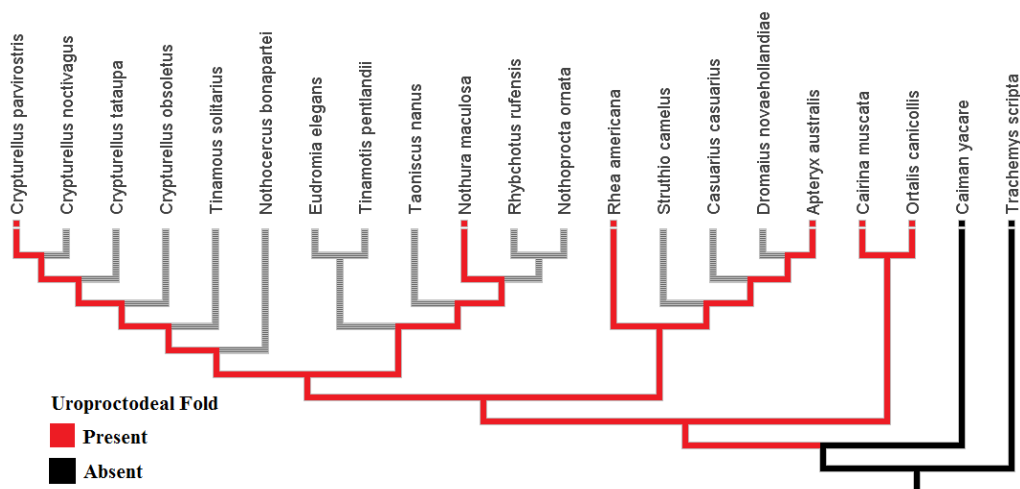


Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

O coprodeu de *C. parvirostris* e *N. maculosa* (Oliveira, 2004) encontra-se separado do urodeu dorsalmente pela prega coprourodeal e ventralmente é continua com a fossa ejaculatória. Nas ratitas essa prega foi descrita em *S. camelus* (King, 1980 e 1981; Saint-Hilaire, 1822, Gadow, 1887; Jolly, 1915) e *R. americana* (Santos, 2011). Esta prega também é observada em *O. canicollis* e *C. muscata* (Fehlberg, 2015) e em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *T. scripta* (Grondona, 2015). Assim, com apenas um estado não tem utilidade para ser usado em filogenia.

7.14. Prega uroproctodeal (Figura 14)

Figura 43 - Prega uroproctodeal



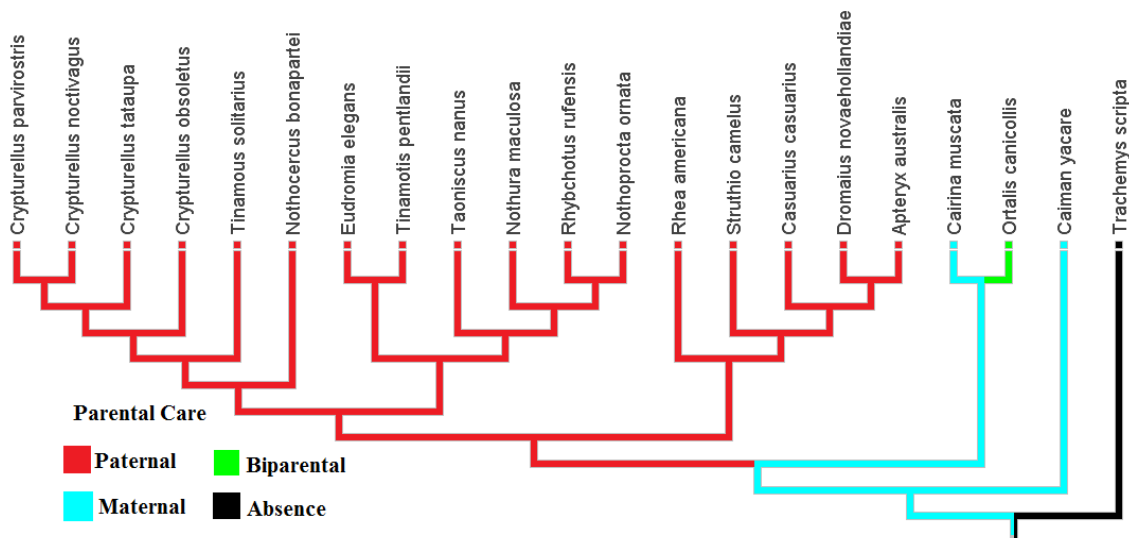
States plotted in on the phygentic arrangement by Montgomerie & Briskie (2007) and Bertelli, (2014, 2016).

Vermelho: Presente; Preto: Ausente; Cinza: Dados ausentes.

A prega uroproctodeal situa-se entre urodeu e proctodeu e foi visualizada em *C. parvirostris*, também é descrita em *N. maculosa* (Oliveira *et al.*, 2004), em *A. australis* (Owen, 1842), *O canicollis* (Previatto, 2017) e em *C. moschata* (Fehlberg, 2015). Esta prega está ausente em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) e *T. scripta* (Grondona, 2015) sendo uma sinapomorfia do grupo aves.

7.15. Cuidado parental (Figura 15)

Figura 44 - Cuidado parental



Estados ancestrais plotados em uma filogenia de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016). Vermelho: Paternal; Azul: Maternal; Verde: Biparental; Preto: Ausente.

Os animais podem apresentar múltiplos padrões de cuidado parental agrupados em categorias: a) cuidado biparental; b) cuidado uniparental por fêmeas (maternal); cuidado uniparental por machos (paternal); ou d) ausência de cuidado parental (Webb *et al.* 1999).

Nos Amniota, não Mammalia, em geral o cuidado parental está ausente (Grondona, 2015), em anatídeos este é realizado pela fêmea e nos cracídeos por ambos os sexos (Sick, 2001). Porém, ocorreu uma mudança nos Paleognathas, com o macho assumindo o cuidado com os filhotes em ratitas (Fowler, 1991; Sick, 2001) e tinamídeos (Bokerman, 1991; Sick, 2001) caracterizando uma sinapomorfia desse grupo. Em *C. yacare* o cuidado é feito pela mãe e em *T. scripta* não ocorre (Cubas & Baptistotte 2007).

A estratégia reprodutiva dos paleognathas pode ser vista como uma adaptação às pressões ecológicas e evolutivas específicas de seus habitats. O papel ativo dos machos na incubação e cuidado parental pode reduzir a predação e melhorar as taxas de sobrevivência dos descendentes.

7.16. Conclusão sobre a morfologia e evolução do órgão copulador em Tinamiformes

A análise atual dos caracteres ligamento elástico, projeções no ápice do falo reforça a divisão dos tinamídeos em duas subfamílias, Nothurinae e Tinaminae como proposto por Miranda Ribeiro (1938) e Bertelli (2014, 2016). Os caracteres tipo de falo, bolsa fállica, simetria do falo, suporte do falo, formato do ápice também reforçam a monofilia do gênero *Crypturellus*.

O caráter cuidado parental onde os machos cuidam da ninhada suporta o vínculo filogenético dos Tinamídeos com as Ratitas. Nesse contexto, a reprodução dos paleognathas representa um extraordinário exemplo de diversidade e adaptação no comportamento reprodutivo das aves. Os papéis inversos de cuidado parental e o sistema de acasalamento poliândrico são características notáveis que não só desafiam os padrões convencionais entre aves, mas também ilustram a complexidade das estratégias reprodutivas desenvolvidas ao longo da evolução.

Os caracteres mecanismo de ereção linfático, desembocadura dos ductos deferentes no urodeu e presença da prega uroproctodeal apresentaram-se como sinapomorfias do grupo aves. Em geral, os novos dados trazem evidências adicionais consideráveis em apoio de grupos já estabelecidos.

Baseado na reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia nas topologias das filogenias de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016) os ancestrais das aves modernas tinham estruturas reprodutivas semelhantes ao grupo formado pelos paleognathas, quelônios e crocodilianos, caracterizado por um órgão copulador eversível, espiralado, assimétrico e presença de ligamento elástico e bolsa fállica. Com o tempo, muitas linhagens evoluíram para uma estratégia reprodutiva que favorecia a copulação rápida e eficiente. Isso se deve, em parte, à necessidade de minimizar o tempo em que os indivíduos estão vulneráveis a predadores durante o acasalamento.

A evolução do aparelho copulador masculino nos tinamídeos reflete uma complexa interação entre fatores ecológicos, comportamentais e filogenéticos. Sua análise tem implicações sistemáticas importantes, contribuindo para uma melhor compreensão das suas relações evolutivas com as aves modernas. A diversidade observada nas estruturas reprodutivas masculinas também ilustra a flexibilidade evolutiva das aves e como diferentes pressões seletivas moldaram a anatomia reprodutiva ao longo de milhões de anos. Estudos contínuos nesse campo podem proporcionar maior compreensão e conservação dessas espécies fascinantes.

Tabela 1 - Caracteres formalizados e seus estados

CARACTER	ESTADO 0	ESTADO 1	ESTADO 2	ESTADO 3
Tipo de falo	Intromitente não eversível	Intromitente Eversível		
Formato do ápice do falo	Espiral	Triangular		
Projeções na superfície do falo	Presentes	Ausentes		
Suporte do falo	Fibroelástico	Fibrocartilaginoso	Fibroso	
Simetria do falo	Simétrico	Assimétrico		
Mecanismo de ereção	Sanguíneo	Linfático		
Ligamento Elástico	Presente	Ausente		
Bolsa fálica	Presente	Ausente		
Desembocadura do ureter	Urodeu	Coprodeu	Seio urogenital	
Desembocadura do ducto deferente	Urodeu	Seio Urogenital		
Lamela Proctodeal	Presente	Ausente		
Prega retocoprodeal	Presente	Ausente		
Prega coprourodeal	Presente	Ausente		
Prega uoproctodeal	Presente	Ausente		
Cuidado parental	Paterno	Materno	Biparental	Ausente

8. Hipóteses da perda do falo em Tinamídeos e morfologia do falo ancestral das aves

Os amniotas, por possuírem fecundação interna, desenvolveram um órgão copulador. Semelhantemente observamos variadas estruturas para cópula em insetos (Yassin & Orgogozo, 2013), mamíferos (King, 1981), répteis (Grondona, 2015; Sanger, 2015), peixes (Evans, 2011), aranhas (Austad, 2002) e até caracóis (Asami, 1998). Nenhum órgão evolui tão rápido e em diversas formas quanto aqueles destinados a reprodução (Yassin & Orgogozo, 2013; Herrera, 2013), o que faz sentido, uma vez que a evolução ocorre via reprodução (Darwin, 1871). Quando um animal produz mais descendentes, mais de seus genes serão propagados, como os órgãos copuladores são uma ferramenta para a reprodução animal qualquer melhoria nestes órgãos gera efeito imediato.

Em todo reino animal os órgãos copuladores são estruturas complexas pois representam mais do que apenas carreadores de espermatozoides, assim muitos machos utilizam o órgão copulador como mecanismo de cortejo e também estão relacionados quando existe algum conflito sexual. A vagina das fêmeas de anseriformes, por exemplo, possuem um formato espiral em sentido horário. No macho o falo possui formato espiral sentido anti-horário, caso a fêmea rejeite a cópula ela precisa apenas flexionar seus músculos vaginais e o falo é expulso (Brennan, 2009).

O órgão de copulador, mesmo desempenhando uma função importante está ausente em 97% das aves (King, 1981). A perda ou redução do órgão copulador ocorreu em grupos de aves com diferentes ecologia, morfologia e comportamento e se manteve intromitente nos galiformes, anseriformes, ratitas e tinamiformes (Guzsal, 1974; Fujihara *et al.*, 1976; King, 1981, Oliveira, 2000).

Durante o desenvolvimento embrionário nas aves, mamíferos (Herrera, 2013) e répteis (Sanger, 2015), ocorre a formação do tubérculo genital que é a estrutura precursora do órgão copulador. Nas aves que possuem falo não intromitente ocorre a ativação ectópica do gene que codifica a proliferação morfogenética (Bmp4), o qual induz apoptose no tubérculo genital. Já nas aves que desenvolvem falos intromitentes eversíveis ocorre inibição da sinalização de Bmp4 e com isso ausência de apoptose e regressão do falo (Herrera, 2013).

A amplitude de diversidade anatômica e funcional do órgão copulador dos amniotas gerava incerteza sobre sua origem evolutiva. Até que evidências embriológicas do desenvolvimento do tubérculo genital em aves, mamíferos e répteis, inclusive no *Sphenodon punctatus* confirmaram a existência de um estado embriológico conservado no órgão copulador de todos os amniotas sugerindo uma única origem evolutiva. Nesse caso, a ausência de falo em 97% das aves em também em *S. punctatus* são homoplasias que resultaram de reduções evolutivas independentes. Embriologicamente o tubérculo genital de *S. punctatus* poderia sofrer um processo de apoptose semelhante ao ocorrido com as aves (Sanger, 2015).

Nas poucas espécies de aves que mantiveram o órgão copulador, este é conhecido como falo e pode ser intromitente (*phallus protrudens*) ou não intromitente (*phallus non protrudens*) dependendo se é introduzido ou não na cloaca da fêmea durante a cópula (Gerhardt, 1933; King 1981, 1993; Brennan, 2013). O falo intromitente pode ser dividido em eversível e não eversível (King, 1981; Fowler, 1991; Oliveira, 2000). Outra opção é a ausência de qualquer estrutura fállica, que ocorre na maioria dos passeriformes e psitacídeos (Montgomerie, 2010).

O motivo evolutivo do desaparecimento do falo na maioria das aves permanece um mistério e algumas teorias buscam elucidá-lo. Uma das hipóteses mais influentes para a diversidade da morfologia fállica em aves sugere que assim o órgão copulador tendo um modelo de encaixe tipo chave-fechadura reduzindo a possibilidade de cópula interespecífica e facilitando a especiação (Martin, 2003; Montgomerie, 2010). Porém, outras seis hipóteses também são citadas para justificar a manutenção ou perda do órgão copulador nesses táxons.

Na *Sperm Competition Hypothesis* é sugerido por Briskie (1997) que o órgão copulador é favorecido quando o investimento paterno é alto, aumentando a confiança da paternidade do macho, garantindo que os espermatozoides sejam depositados bem acima no trato reprodutivo da fêmea. Segundo o autor, esta ideia é apoiada por uma associação entre presença de órgão copulador e cuidado parental masculino durante a incubação.

Na *Water Damage Prevention Hypothesis*, citada por Lake (1981), o órgão copulador minimiza o risco do contato dos espermatozoides com a água, prevenindo assim danos causados pela água aos espermatozoides durante a cópula aquática. Em *Maintaining Genital Contact Hypothesis* é citado por King (1981) e Gill (1994) que o falo favorece o contato genital entre os dois sexos, facilitando a cópula, quando esta ocorre em situações em que o macho tem dificuldade para se equilibrar, como por exemplo na água.

Na *Female Choice Hypothesis* (Briskie, 1997; 2001; Montgomerie, 2007; 2010) sugere que o órgão copulador masculino pode ter desaparecido em aves por causa da preferência feminina por machos sem órgão copulador, permitindo assim um maior controle das fêmeas sobre a população. Eles citam a seleção pelas fêmeas dos machos com menores órgãos copuladores, dificultando assim a cópula forçada. Argumenta-se que tal mecanismo é plausível quando as fêmeas podem abandonar ovos fertilizados por machos com órgãos copuladores maiores.

A *Avoidance of Sexually Transmitted Disease Hypothesis* (Briskie, 1997; Montgomerie, 2007) defendem a perda do órgão copulador para reduzir a chance de contrair patógenos e parasitas durante a intromissão, minimizando assim os riscos de infecções cruzadas dos sistemas urogenitais ou gastrointestinais. Segundo eles, as aves têm uma cloaca que é comum a ambos os sistemas urogenital e gastrointestinal, o que pode torna-la mais suscetível a doenças sexualmente transmissíveis.

Na *Efficient Copulation Hypothesis* (Briskie, 1997; Wesolowski, 1999; Montgomerie, 2007) defende que um órgão copulador reduzido pode aumentar a eficiência copulatória caso cópula torne-se mais rápida e fácil. Ao minimizar o tempo de cópula, diminui o risco de predação.

Na *Minimising Flight Costs Hypothesis* é sugerido por Briskie (1997) e Montgomerie (2007) que com a perda do órgão copulador ocorre diminuição do peso da ave, minimizando assim os custos de voo e aumentando o desempenho deste.

A ordem tinamiformes é formada por nove gêneros e 47 espécies. São aves de pequeno, médio e grande porte que apresentam cores miméticas na plumagem, em adaptação aos seus hábitos terrestres. Compreendem os macucos, inhambus, perdizes e codornas do continente americano (Sigrist, 2009). Possuem a cabeça pequena, o bico fino, mediano e recurvado para baixo, pescoço longo e delgado. As asas são arredondadas e a cauda é curta e rudimentar. A musculatura peitoral é bem desenvolvida, as pernas são curtas e grossas, com tarso de coloração variada, os pés apresentam quatro dedos e possuem uma grande quantidade de penas na região dorsal (Del Hoyo, 1994). São aves de aparência galinácea e possuem grande semelhanças esqueléticas com as ratitas. (Carnio *et al*, 1999; Sick, 1985).

Em relação aos hábitos reprodutivos dos tinamídeos, é uma constante a dominância do sexo feminino e a monogamia dos machos. Cabe às fêmeas definir territórios, mantê-los, atrair e competir pelos machos que as fecundarão e, feita a postura, chocarão seus ovos e cuidarão de sua descendência. A postura de ovos geralmente ocorre em depressões naturais ou cavidades e seus períodos reprodutivos podem ocorrer mais de uma vez por ano (Sick, 1997).

O presente trabalho tem por objetivos tanto ampliar os conhecimentos sobre a biologia e filogenética destes animais quanto testar as hipóteses de perda do falo em tinamiformes e resgatar a estrutura do falo ancestral nas aves.

Os tinamídeos foram escolhidos para a realização do presente estudo por pertencerem a um grupo de aves que preservam muitos caracteres basais representando um modelo adequado para estudos da evolução das estruturas fálicas (King, 1981). Foram analisados preparados anatômicos e histológicos obtidos a partir de machos dos *Tinamidae*: *Nothura maculosa* (seis exemplares), *Crypturellus obsoletus* (oito exemplares), *Tinamus solitarius* (três exemplares) e *Rynchotus rufescens* (quatro exemplares), *Crypturellus tataupa* (três exemplares) e de *Crypturellus parvirostris* (dez exemplares) provenientes de óbitos em criatórios particulares posteriormente doados para pesquisa.

Foi realizada descrição macroscópica e microscópica das estruturas da cloaca e falo. Para confecção dos preparados histológicos, fragmentos cloacais foram fixados em Formol Neutro Tamponado (NBF) ou Líquido de Bouin e posteriormente infiltrados em parafina ou em resina de metilmetacrilato. Destas preparações foram obtidas seções semi seriadas de 5 a 8 μ m de espessura e

posteriormente coradas com hematoxilina e eosina (HE), tricrômio de Gomori, azul de toluidina borato de sódio 1%, bem como colorações histoquímicas de ácido periódico de Schiff (PAS), amilase salivar-PAS e alcian blue a pH 0,5 e 2,5.

Foram selecionados seis caracteres morfológicos referentes ao falo com potencial significado filogenético: tipo de falo, formato do ápice do falo, simetria do falo, bolsa fállica, mecanismo de ereção, ligamento elástico.

Usando o software Mesquite (Madison, 2017), realizou-se a reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia. Para isso, foram utilizadas as topologias das filogenias de Montgomerie & Briskie (2007) associada à de Bertelli (2014 *et al.*, 2016).

Os táxons amostrados para esta análise foram *Crypturellus parvirostris*, *Crypturellus tataupa*, *Crypturellus noctivagus*, *Crypturellus parvirostris*, *Crypturellus obsoletus*, *Tinamus solitarius* e *Nothura maculosa*. *Eudromia elegans*, *Tinamotis pentlandii*, *Taoniscus nanus*, *Nothocercus bonapartei*, *Nothoprocta ornata*, *Struthio camelus*, *Dromaius novaehollandiae*, *Rhea americana*, *Casuarius casuarius*, *Apteryx australis* (Ratitas), *Ortalis canicollis* (Galliformes), *Cairina moschata* (Anseriformes) como grupos interno e *Trachemys scripta* (Testudines) *Caiman yacare* (crocodiliano) como grupo externo. As informações sobre o gênero *Crypturellus*, *Nothura maculosa*, *O. canicollis*, *C. moschata* e *C. yacare* são provenientes de observação direta a partir dos espécimes estudados, acima reportados, e para as demais espécies, as informações foram retiradas da literatura (ver resultados e discussão para as referências específicas).

As hipóteses da perda ou variação morfológica do órgão copulador *Sperm Competition Hypothesis*, *Water Damage Prevention Hypothesis*, *Maintaining Genital Contact Hypothesis*, *Female Choice Hypothesis*, *Avoidance of Sexually Transmitted Disease Hypothesis* e *Minimising Flight Costs Hypothesis*, *Efficient Copulation Hypothesis* foram testadas segundo a morfologia e o comportamento reprodutivo dos tinamídeos.

8.1. Resultados e conclusões sobre a hipótese da perda do falo em tinamídeos e morfologia do falo ancestral das aves

A maioria das aves não possui um órgão de cópula morfológicamente diferenciado homólogo ao pênis dos mamíferos (Aire, 2007), de forma que, a transferência de espermatozoides é feita por aposição direta das cloacas feminina e masculina (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Müller, 1908).

As aves paleognathas, constituídas pelos tinamiformes e as ratitas, possuem um órgão copulador com potencial erétil, o qual se desenvolve a partir da parede ventral do proctodeu. Os *Galloanserae*, grupo considerado basal dentro dos neognathas, compostos pelos galiformes,

craciformes e anseriformes, também possuem falo, (Sibley, Ahlquist & Monroe 1988; Brennan, 2013).

Baseado nos dados obtidos neste estudo podemos afirmar que as espécies *C. parvirostris*, *C. noctivagus*, *C. obsoletus* e *C. tataupa* apresentam falo intromitente não eversível, diferente dos demais *Tinamidae* descritos na literatura, os quais apresentam falo intromitente eversível, corroborando com a hipótese de a transição evolutiva ocorrer apenas uma vez nos tinamídeos da linhagem que leva ao gênero *Crypturellus* (Montgomerie, 2010; Brennan, 2008). As Ratitas também apresentam esses dois tipos de falo dentro do grupo, sendo descrito para *S. camelus* e *A. australis* como intromitente não eversível (Fowler, 1991; Montgomerie, 2010; Brennan, 2011) e, nas espécies *R. americana*, *C. casuarius* e *D. novaehollandiae* do tipo intromitente eversível (Fowler, 1991). Em Anseriformes (Liebe, 1914, Komarék 1969, Komarék & Marvan, 1969, Guzsál, 1974), como o *Cairina muscata* (Fehlberg, 2015) e no cracídeo *Ortalis canicollis* (Previatto, 2017) o falo é classificado como intromitente eversível. Os testudines *T. scripta* (Grondona, 2015) e o crocodiliano *C.yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) possuem falos intromitentes não eversíveis. Nesse contexto, o falo eversível é o tipo ancestral nas aves, o qual é compartilhado pela maioria dos Paleognatha e várias famílias de Galloanserae (Montgomerie, 2007). (Fig. 30)

O formato do ápice do falo se apresenta triangular em todo gênero *Crypturellus*, diferente dos tinamídeos *N. maculosa*, *R. rufescens*, *E. elegans*, *T. pentlandii*, *T. nanus* (Bokerman, 1991), *Tinamus guttatus* (Miranda Ribeiro, 1938) e *T. solitarius* que apresentam formato espiralado. O formato espiralado, que também ocorre em todas as ratitas, com exceção do *S. camelus* (Müller, 1836; Boas, 1891; Gerhardt, 1933; Fowler, 1991; Brennan, 2008) e do *C. casuarius* que apresentam formato triangular (Fowler, 1991) e nos répteis *T. scripta* (Grondona, 2015) e *C.yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017). Assim o formato espiralado mostrou ser o formato ancestral de (Fig. 31)

Na superfície dorsal do falo do gênero *Crypturellus* observa-se uma depressão longitudinal denominada sulco ejaculatório que divide dorsalmente o falo em duas partes simétricas. Nos tinamídeos *N. maculosa* (Oliveira, 1994), *R. rufescens* (Bokerman, 1991) e *T. solitarius*, o falo é dividido assimetricamente pelo sulco ejaculatório. Nas ratitas o falo é dividido em partes simétricas em *A. australis* (Montgomery, 2010) *D. novaehollandiae* (Müller, 1836; Boas, 1891; Gerhardt, 1933), em partes assimétricas em *S. camelus* (Muller, 1836; Boas, 1891; Muller 1908; Liebe, 1914; Gerhard, 1933; King 1979 e 1981) e *R. americana* (Santos, 2011). O falo do anatídeo *C. muscata* (Fehlberg, 2015) e do cracídeo *O. canicollis* é dividido pelo sulco ejaculatório assimetricamente. Grondona (2015) descreve o falo de *T. scripta* como simétrico (Grondona, 2015) e o mesmo estado de caractere foi observado no falo de *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017). Essas

descrições possivelmente podem variar de acordo com a forma que o falo é estudado, em repouso ou em ereção (Fig. 34).

A divisão assimétrica do falo pelo sulco ejaculatório parece ser uma sinapomorfia das aves, com exceção do gênero *Crypturellus* que pode ter sofrido uma reversão ou por convergência evolutiva tornou-se simétrico, porém em ambos os casos, constitui uma sinapomorfia adicional de *Crypturellus* (Fig. 34).

Nas aves o ligamento elástico é formado por uma condensação do tecido conjuntivo, decorrente da porção ventral do corpo fibroso, fibrocartilaginoso ou fibroelástico, com inserção na porção tubular (King, 1981; Oliveira e Mahecha 2000; Montgomerie e Briskie 2007). Essa estrutura é descrita apenas em aves Paleognathae que possuem um falo eversível. O ligamento elástico não foi encontrado em *C. parvirostris*, assim como não é citado nas espécies do gênero *Crypturellus* que possuem falo não eversível (Gerhardt 1933; Marvan 1969), mas foi descrito em *N. maculosa*, que possui falo eversível (Oliveira e Mahecha, 2000). O mesmo ocorre em ratitas, onde essa estrutura foi encontrada em *D. novaehollandiae* (Muller, 1836), *R. americana* (Müller, 1836; Gerhardt, 1933; Montgomerie, 2010), e *C. casuarius* (Muller, 1836) que possuem falo intromitente eversível e está ausente em *A. australis* (Gerhardt 1933; Komarék & Marvan 1969) no qual o falo é intromitente não eversível (Fowler, 1991). O ligamento elástico também foi descrito no anseriforme *C. moschata* (Fehlberg, 2015) e no cracídeo *O. canicollis* (Previatto, 2017) que possuem falo intromitente eversível. *T. scripta* (Grondona, 2015) e *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017) apresentam falo intromitente não eversível no qual o ligamento elástico também não foi encontrado (Fig. 36).

A presença do ligamento elástico é a condição ancestral, assim como sua perda trata-se de uma autapomorfia em *A. australis* e uma sinapomorfia da subfamília Tinaminae, sendo também uma homoplasia entre os táxons (Fig. 36).

A bolsa fállica é descrita em *N. maculosa* (Oliveira, 1994), *R. americana* (Brennan, 2011; King, 1981; Góes, 2010; Fowler, 1991; Santos 2011, Montgomery, 2010), *D. novaehollandiae* (Fowler, 1991), *O. canicollis* e *C. moschata* (Fehlberg, 2015). Essa estrutura não foi encontrada na espécie estudada, apesar do mecanismo de ereção linfática ser idêntico ao das outras aves. A função dessa estrutura parece estar relacionada a receber a parte eversível do falo quando está em repouso, e em *C. parvirostris* não ocorre essa divisão do órgão copulador em parte fixa e eversível, justificando sua ausência. A bolsa fállica também não ocorre em *T. scripta* (Grondona, 2015) e em *C. yacare* (Gonçalves G. L., comunicação pessoal, Janeiro 4, 2017).

A presença da bolsa fállica é o estado de caráter ancestral para aves, sendo uma sinapomorfia para o gênero *Crypturellus*, o qual perdeu essa estrutura. A existência do falo eversível pressupõe a

presença da bolsa fállica, por serem caracteres dependentes não podem ser usados separadamente (fig. 37).

Os animais podem apresentar múltiplos padrões de cuidado parental agrupados em categorias: a) cuidado biparental; b) cuidado uniparental por fêmeas (maternal); cuidado uniparental por machos (paternal); ou d) ausência de cuidado parental (Webb *et al.* 1999). Nas aves geralmente o cuidado é biparental ou maternal, mas em Paleognathas ocorreu uma mudança com o macho assumindo o cuidado com os filhotes (Bokerman, 1991; Fowler, 1991; Sick, 2001). Em *C. yacare* o cuidado é feito pela mãe e em *T. scripta* não ocorre (Cubas & Baptistotte 2007) (Fig. 44).

Em relação as hipóteses da perda do falo em aves, em tinamídeos, o falo manteve-se eversível para a maioria dos gêneros, exceto para *Crypturellus* que apresenta um falo não eversível. *Crypturellus* são pequenas aves florestais com incubação e cuidados parentais exclusivos pelo macho (Fig. 44) e pelo alto investimento paterno da espécie se justifica a presença de órgão copulador pela teoria *Sperm Competition Hypothesis*

A cópula em *Crypturellus*, assim como em outras ratitas, é realizada fora da água, não se aplicando as teorias *Water Damage Prevention Hypothesis* e *Maintaining Genital Contact Hypothesis* nas quais o órgão copulador é mantido para proteger os espermatozoides do contato com a água e facilitar a cópula aquática.

Na *Female Choice Hypothesis* (Briskie, 1997; 2001; Montgomerie, 2007; 2010) onde a redução do órgão copulador, resulta de escolha da fêmea para espécies em que a cópula forçada não se aplica em tinamídeos, onde a fêmea é dominante, inclusive sendo dela a escolha do macho. Brennan (2013) sugere que a redução do órgão copulador resultou de escolha da fêmea por machos menos coercitivos em alguns Galliformes, caso o conflito sexual sobre a cópula forçada fosse tão grave em seu último ancestral comum como é em aves aquáticas.

Provavelmente ocorre redução da incidência de doenças sexualmente transmissíveis através da diminuição ou perda do falo, culminando no menor contato deste com a mucosa cloaca da fêmea, como defendido na *Avoidance of Sexually Transmitted Disease Hypothesis* (Briskie, 1997; Montgomerie, 2007), porém, mesmo assim haverá a aposição da cloaca feminina com a masculina. Brennan (2013), ressalta também, que, reduzir a incidência de doenças sexualmente transmissíveis é importante em espécies promíscuas, como alguns megapodídeos, nas aves estudadas, os machos de tinamídeos são monogâmicos, mas, as fêmeas copulam com novos parceiros após a postura do ninho (Sick, 1997). Apesar do risco de contaminação por patógenos, é importante ressaltar que a cloaca também possui mecanismos naturais de defesa como os corpúsculos de Herbst, tonsilas cloacais e plasmócitos intraepiteliais (Oliveira, 2003), os quais desempenham importante papel na defesa de microrganismos.

Assim como sugerido por Brennan (2013), uma maior eficiência copulatória, como defendido na *Efficient Copulation Hypothesis* (Briskie, 1997; Wesolowski, 1999; Montgomerie, 2007) é importante para o pequeno *Crypturellus* com falo intromitente não eversível, que com a cópula mais curta, em comparação com outros tinamídeos que possuem um falo tipo intromitente eversível, pode resultar em menos predação.

Tinamídeos não possuem hábitos migratórios e apresentam voos curtos e rápidos (Sick, 1985), não havendo a necessidade da perda do falo que, segundo a *Minimising Flight Costs Hypothesis* (Briskie, 1997; Montgomerie, 2007), a perda do órgão copulador ocorre para diminuir o peso da ave melhorando seu desempenho durante o voo. O mesmo se aplica às ratitas, que também mantiveram o órgão copulador e são aves não voadoras. Porém, os anatídeos, que são aves voadoras migratórias, mantiveram um falo, o qual inclusive é grande quando comparado às outras aves e também ao seu tamanho corporal.

Possivelmente mais de uma hipótese da perda ou manutenção do órgão copulador é aplicada aos tinamídeos, assim como sugerido por Brennan (2013) há mais de uma razão fundamental para a redução ou perda do órgão copulatório nas aves, e de forma semelhante, há mais do que um mecanismo de desenvolvimento pelo qual ocorreu a redução deste. A diversidade de morfologia dos órgãos copuladores das aves indica que a evolução provavelmente chegou a mais de uma maneira de perder o órgão copulador.

Baseado na reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia nas topologias das filogenias de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016) o falo ancestral é eversível, espiralado, assimétrico, com presença de ligamento elástico e bolsa fállica (Fig.44).

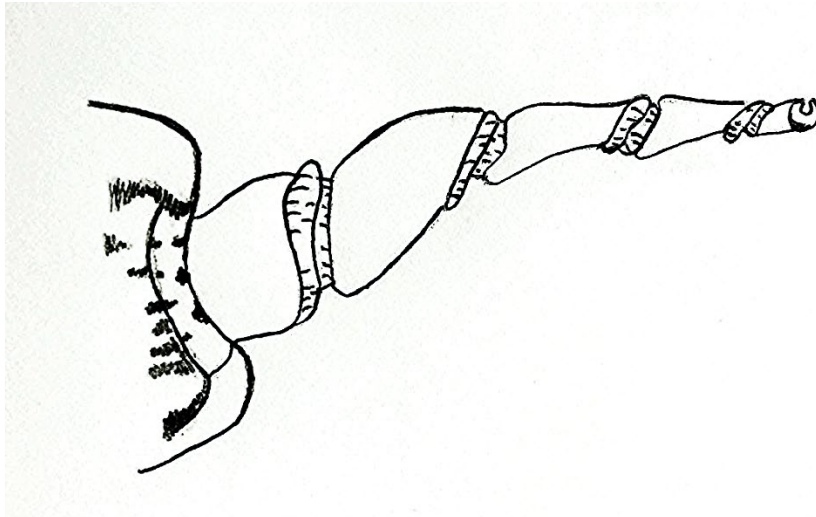
Além da perda do falo no antepassado de todas as neoaves, as aves sofreram reduções múltiplas da função intromitente do falo, pelo menos uma vez em tinamídeos (Brennan, 2008), a qual foi confirmada na subfamília *Crypturellus* estudada no presente artigo, duas vezes em galiformes e uma outra perda completa do falo em megapodídeos (Brennan, 2008).

A manutenção do falo em tinamídeos justifica-se pela *Sperm Competition Hypothesis* pelo alto investimento paterno no cuidado parental (Fig. 45). As teorias *Water Damage Prevention Hypothesis* e *Maintaining Genital Contact Hypothesis* não são aplicadas a tinamídeos pelos hábitos reprodutivos terrestres da espécie. *Avoidance of Sexually Transmitted Disease Hypothesis* (Briskie, 1997; Montgomerie, 2007) justifica a diminuição do falo no gênero *Crypturellus* pelo comportamento promíscuo da fêmea, assim como a *Efficient Copulation Hypothesis* (Briskie, 1997; Wesolowski, 1999; Montgomerie, 2007) em que a diminuição do órgão copulador pode resultar numa cópula mais rápida e menor risco de predação para uma ave tão pequena e indefesa (Brennan, 2013). A *Minimising Flight*

Costs Hypothesis (Briskie, 1997; Montgomerie, 2007) justifica a manutenção do falo em tinamídeos que apresentam voos curtos e não são aves migratórias.

Figura 45 - Formato ancestral do falo eversível espiralado assimétrico

A evolução do aparelho copulador masculino nas aves reflete uma complexa interação entre



fatores ecológicos, comportamentais e filogenéticos. Sua análise tem implicações sistemáticas importantes, contribuindo para uma melhor compreensão das relações evolutivas entre as aves modernas. A diversidade observada nas estruturas reprodutivas masculinas também ilustra a flexibilidade evolutiva das aves e como diferentes pressões seletivas moldaram a anatomia reprodutiva ao longo de milhões de anos.

9. Conclusão final

Foi estudada a ordem Tinamiformes, formada apenas pela família Tinamidae e considerada como uma das mais basais aves viventes. Foram analisados preparados anatômicos e histológicos obtidos a partir de machos dos *Tinamidae*: *Nothura maculosa* (seis exemplares), *Crypturellus obsoletus* (oito exemplares), *Tinamus solitarius* (três exemplares) e *Rynchotus rufescens* (quatro exemplares), *Crypturellus tataupa* (três exemplares) e de *Crypturellus parvirostris* (3 exemplares) e também lâminas de 7 exemplares de *Crypturellus parvirostris* pertencentes ao acervo do Laboratório de Biologia da Reprodução.

Os componentes morfológicos do aparelho copulador de *Crypturellus parvirostris* foram identificados e estudados por meio de dissecções e técnicas histológicas e histoquímicas de rotina. *C. parvirostris* possui um falo intromitente, não eversível e sem cavidade tubular. O falo possui um corpo fibroso que é sustentado por tecido conjuntivo frouxo e tecido linfático e constituído por tecido fibroso. A base do falo encontra-se recoberta por epitélio estratificado cubico não queratinizado na qual são observadas invaginações preenchidas por espermatozoides. No interior da base do falo são

encontrados espaços linfáticos com vasos linfáticos, tonsila cloacal, músculos da mucosa e plexos vasculares paraclóacais. Os plexos vasculares paraclóacais, que com apoio do corpo fibroso promovem a ereção, sendo este um mecanismo linfático. A parede é formada pela mucosa, que aloja o sulco fático. O aparelho copulatório de *C. parvirostris* inclui os corpos vasculares do falo, que mostram continuidade morfofuncional com as estruturas fáticas, formando assim um único sistema envolvido na ereção. Na ereção o falo é ingurgitado por linfa e emerge da abertura cloacal como uma estrutura em forma triangular.

Foram descritos 15 caracteres morfológicos referentes ao falo, com potencial significado filogenético. Utilizando a topologia resultante das filogenias de Montgomerie & Briskie (2007) e Bertelli, (2014 e 2016), baseado na reconstrução de estados ancestrais utilizando o critério de parcimônia, esses caracteres foram mapeados para os táxons estudados e outros representantes da família *Tinamidae*, Ratitas, um Cracídeo (*Ortalis Canicollis*), um *Anseriforme* (*Cairina moschata*). Como grupo externo foi utilizado *Trachemys scripta* (Testudines).

Como resultado conclui-se que os caracteres ligamento elástico, projeções no ápice do falo reforçam a divisão dos tinamídeos em duas subfamílias, Nothurinae e Tinaminae como proposto por Miranda Ribeiro (1938) e Bertelli (2014, 2016). Os caracteres tipo de falo, bolsa fática, simetria do falo, suporte do falo e formato do ápice também reforçam a monofilia do gênero *Crypturellus*. O caráter cuidado parental onde os machos cuidam da ninhada suporta o vínculo filogenético dos Tinamídeos com as Ratitas. Os caracteres mecanismo de ereção linfático, desembocadura dos ductos deferentes no urodeu e presença da prega uroproctodeal apresentaram-se como sinapomorfias do grupo aves. Em geral, os novos dados trazem evidências adicionais consideráveis em apoio de grupos já estabelecidos. Também foi possível descrever o falo ancestral das aves como eversível, espiralado, assimétrico, com projeções na superfície e presença de ligamento elástico e bolsa fática. O estudo anatômico e histológico do falo mostrou ser uma ferramenta importante para a compreensão da evolução genital.

10. Bibliografia

- AIRE T. A. Chapter 2: **Anatomy of the Testis and Male Reproductive**. In: JAMIESON, B. G. M. (Ed.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds: Phylogeny Morphology Hormones Fertilization*. USA: Science Publishers. V. 6A, Cap.2, 37-114, 2007.
- ARNOLD, E.N. *The hemipenis of lacertid lizards: structure, variation and systematic implication*. *Journal of Natural History*, 20, 1221–1257, 1986^a.
- ASAMI, T., Cowie, R. H., & Ohbayashi, K. (1998). **Evolution of mirror images by sexually asymmetric mating behavior in hermaphroditic snails**. *The American Naturalist*, 152(2), 225-236.
- Austad, S. N. (1984). **Evolution of sperm priority patterns in spiders**. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, 223-249.
- BAKST, M. R., & Cecil, H. C. 1983. **Gross appearance of turkey cloacae before and after single or multiple manual semen collections**. *Poultry science*, 62(4), 683-689.
- BAUMEL, Julian J. **Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium**. *Publications of the Nuttall Ornithological Club* (USA). no. 23., 1993.
- BENOIT, J. 1950. **Organes uro-génitaux**. Grassé, P.P. *Traité de zoologie*. Paris, Masson et Cie, pp. 341-377.
- BERENS VON RAUTENFELD, D. **Techniques and Hygiene in Ostrich Slaughter in The Republic of South Africa**. *Schl. Vermarkten*, v. 24, p. 587-592, 1976.
- BERTELLI, S. & Porzecanski, A. L. 2004. **Tinamou (Tinamidae) systematics: a preliminary combined analysis of morphology and molecules**. *Ornitol. Neotrop*, 15, 1-8.
- BERTELLI, S. **Advances on tinamou phylogeny: an assembled cladistic study of the volant palaeognathous birds**. *Cladistics*, p.1–24. 2016.
- BERTELLI, S., GIANNINI, N.P. **On the use of intergumentary characters in bird phylogeny: the case of *Tinamus osgoodi* (Palaeognathae: Tinamidae) and plumage character coding**. *Acta Zool. Lilloana* 57, 57–71, 2013.

- BERTELLI, S.; CHIAPPE, L.M.; MAYR, G. **Phylogenetic interrelationships of living and extinct Tinamidae, flying paleognathous birds from the New World.** *Zool. J. Linn. Soc.* 172, 145–184, 2014.
- BERTELLI, S.; Giannini, N. P. & Goloboff, P. A. 2002. **A phylogeny of the tinamous (Aves: Palaeognathiformes) based on integumentary characters.** *Systematic Biology*, 51(6), 959-979.
- BERTELLI, S.; PORZECANSKI, A. L. **Tinamous (Tinamidae) Systematics: a Preliminary Combined Analysis of Morphology and Molecules.** *Ornitologia Neotropical.* v. 15, n. Suppl, p. 93-99, 2004.
- BLAKE, E. R. **Manual of Neotropical birds.** Chicago, Illinois: University of Chicago Press. V. 1. 724 p., 1977.
- BOAS, J. E. V. 1891. **Zur morphologie der begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere.** *Morph. Jb.* 17: 271-287.
- BOCK, W. J. **History and nomenclature of avian family-group names.** *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.,* New York, v. 222, p. 1-281, 1994.
- BOETTICHER, H. von **Beiträge zu einem phylogenetische begründeten, natürlichen System der Steisshuhner (Tinami) auf Grund einer taxonomisch verwertbarer Charaktere.** *Jen. Zeitschr. Naturw,* Jena, n. 69, p. 169-172, 1934.
- BÖHME, W.; ZIEGLER, T. **A review of iguanian and anguimorph lizard genitalia (Squamata: Chamaeleonidae; Varanoidea, Shinisauridae, Xenosauridae, Anguidae) and their phylogenetic significance: comparisons with molecular data sets.** *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research,* v. 47, n. 2, p. 189-202, 2009.
- BOKERMAN, W. C. A. 1991. **Observações sobre a biologia do macuco, *Tinamus solitarius* (Aves – Tinamidae).** São Paulo, Instituto de Biociências da USP. 232p. (Tese, doutorado em Ciências).
- BRENNAN, P. L. 2013. **Genital evolution: Cock-a-doodle-don't.** *Current Biology*, 23(12), R523-R525.
- BRENNAN, P. L. R. and Prum, R. O. (2011). **The erection mechanism of the ratite penis.** *Journal of Zoology* **286**: 140–144. 2012.

- BRENNAN, P. L. R., Clark, C. J. and Prum, R. O. (2010). **Explosive eversion and functional morphology of the duck penis supports sexual conflict in waterfowl genitalia.** *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **277**: 1309–1314. 2009.
- BRENNAN, P. L. R., Prum, R. O., Mccracken, K. G., Sorenson, M. D., Wilson, R. E. and Birkhead, T. R. (2007). **Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl.** - *PLoS One* **2**: e418.
- BRENNAN, P.L.R. **Mixed paternity despite high male parental care in great tinamous and other Palaeognathes.** Original Research Article. *Animal Behaviour*, v. 84, Issue 3, 2012, p. 693-699.
- BRENNAN, P.L.R.; BIRHEAD, T.R.; ZYSCOWSKI, K.; VAN DEER WAAG, J. & PRUM, R.O. **Independent evolutionary reductions of the phallus in basal birds.** *J. Avian Biol.* **39**, 487–492, 2008.
- BRISKIE, J. V. & Montgomerie, R. (1997). **Sexual selection and the intromittent organ of birds.** *Journal of Avian Biology*, Copenhagen **28**:73-86.
- BRISKIE, J. V.; MONTGOMERIE, R. **Anatomy and evolution of Copulatory Structures.** In: Jamieson, Barrie G M. *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds*, Part A: Phylogeny, Morphology, Hormones and Fertilization. Briskie, James, V; Montgomerie, R. Cap 3. P. 116 – 148. 2007. Australia: Science Publishers.
- BRISKIE, James V.; MONTGOMERIE, Robert. **Efficient copulation and the evolutionary loss of the avian intromittent organ.** *Journal of avian biology*, v. 32, n. 2, p. 184-187, 2001.
- CABOT, J., CHRISTIE, D.A., JUTGLAR, F. & SHARPE, C.J. (2017). **Cinereous Tinamou (*Crypturellus cinereus*).** In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/52418> on 1 August 2017).
- CARD, Winston; KLUGE, Arnold G. **Hemipeneal skeleton and varanid lizard systematics.** *Journal of Herpetology*, v. 29, n. 2, p. 275-280, 1995.
- CARNIO A., MORO M. E. G., GIANNONI M. L. **Estudos para a Criação e Reprodução em Cativeiro da Ave Silvestre, Rhynchotus rufescens (Tinamiformes), com Potencial Para Exploração Zootécnica.** *Ars Veterinária*, 15 (2), 140-143, 1999.

CARVALHO R.C.; OLIVEIRA S.C.R.; BOMBONATO P.P.; OLIVEIRA A.S.; SOUSA A.L. **Morfologia dos órgãos genitais masculinos do jurará *kinosternon scorpioides* (chelonía: kinosternidae).** *Pesquisa Veterinária Brasileira*, v. 30, p. 289-294, 2010.

CARVALHO, R.C.; Oliveira, S.C.R.; Bombonato, P.P.; Oliveira, A.S.; Sousa, A.L. 2010. **Morfologia dos órgãos genitais masculinos do jurará *kinosternon scorpioides* (chelonía: kinosternidae).** *Pesquisa Veterinária Brasileira* 30: 289-294.

CRAWFORD, N. G.; Faircloth, B. C.; McCormack, J. E.; Brumfield, R. T.; Winker, K.; & Glenn, T. C. 2012. **More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs.** *Biology letters*, 8(5), 783-786.

CUBAS P.H. & Baptistotte C. 2007. **Chelonía (Tartaruga, Cágado, Jabuti).** In: Cubas Z.S., Silva J.C.R. & Catão-Dias J.L. (Eds). *Tratado de Animais Selvagens*. São Paulo: Roca, pp. 86-119.

DARWIN, C. (1871). **The Descent of Man and Selection in Relation to Sex** (London: John Murray).

DE MAGALHÃES, José Carlos Reis. **Sobre Alguns Tinamídeos Florestais Brasileiros.** Boletim Ceo, p. 16, 1994.

DEL HOYO, J., Elliot, A., & Sargatal, J. (1992). **Handbook of the Birds of the World.** Barcelona: Lynx Editions.”. pp. 112-137.

DISLICH, M. Tinamiformes (Macuco, Inhambu, Perdiz). In: CUBAS Z. S.; SILVA, J. C. R.; CATÃO-DIAS, J. L. (Eds.) **Tratado de Animais Selvagens – Medicina Veterinária.** São Paulo: Roca, p. 158-168, 2007.

DOWLING, H. G.; SAVAGE, J. M. **A guide to snake hemipenis: a survey of basic structure and systematic characteristics.** *Zoologica* 45:17–28, 1960.

EVANS, J. P., Gasparini, C., Holwell, G. I., Ramnarine, I. W., Pitcher, T. E., & Pilastro, A. (2011). **Intraspecific evidence from guppies for correlated patterns of male and female genital trait diversification.** *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1718), 2611-2620.

FEHLBERG, B. H. B. (2015). **Morfologia da cloaca e do aparelho copulador de *Cairina moschata* (Anatidae: Anseriformes) com implicações sistemáticas.** 91p. Dissertação (Mestrado em

Zoologia). Instituto de Ciências Biológicas Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Belo Horizonte, MG.

FITIGERALD, C.T. 1969. **The Coturnix quail anatomy and histology.** Iowa, Iowa State Univ. Press, 306p.

FOODEN, J. A. C. K. **Provisional classification and key to living species of macaques (Primates: Macaca).** *Folia primatologica*, v. 25, n. 2-3, p. 225-236, 1976.

FORBES, W. A. **On the Bursa Fabrici in Birds.** *Proc.Zool. Soc.* 1877, pp. 304–318.

FOWLER, M. E. (1991). **Comparative Clinical Anatomy of Ratites.** *Journal of Zoo and Wildlife Medicine.* American Association of Zoo Veterinarians **22**:204-22.

FUJIHARA, N; NISHIYAMA, H; NAKASHIMA, N. **Studies on the accessory reproductive organs in the Drake. 2. Macroscopic and microscopic observations on the cloaca of drake with special reference to the ejaculatory groove region.** *Poultry Science.* Champaign 55(3):927-935, 1976.

FUJIHARA, Noboru. **Accessory reproductive fluids and organs in male domestic birds.** *World's Poultry Science Journal*, v. 48, n. 1, p. 39-56, 1992.

GADOW, H. 1887. **Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota.** *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B*,178, 5-37.

GADOW, H. **Remarks on the cloaca and copulatory organs of the amniota.** *Phil. Trans. Royal Soc. Ser. B* 178:5-37, 1887.

GARNERO, A.; LEDESMA, M. **High Karyotypic homology in the family Tinamidae (Aves: Tinamiformes).** *Revista Brasileira de Ornitologia.* 14(1) p. 53-58, 2006.

GASSMANN, Renate; VON RAUTENFELD, D. Berens. **Detection of antibody in transparent fluid of semen and in serum after inoculation of Newcastle disease vaccines by different routes.** *Avian Pathology*, v. 6, n. 3, p. 235-240, 1977.

GERHARDT, Ulrich. **Kloake und Begattungsorgane.** *Handbuch Der Vergleichenden Anatomie Der Wirbeltiere.* Berlin: Urban und Schwarzenberg, 1933. V.6, p.267-350.

- GERHARDT, Ulrich. **Uber das copulationsorgan von Crax und Tinamus**. *Zoologischer Anzeiger*, Jena, v.32, p. 649-651, 1908.
- GETTY, R. 1986. **Anatomia dos animais domésticos**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, v.2, 5ed., 2000p, pp. 1842-1880.
- Gill, F.B. (1994). **Ornithology. Reproduction**. New York, W H Freeman and Company 2: 348-374.
- GÓES, P. A. A. **Características reprodutivas de emas machos (*Rhea americana*) criadas em cativeiro no Estado de São Paulo**. São Paulo, 2004.
- GÓES, P. A. A. *et al.* 2010. **Reproductive characteristics of captive greater rhea (*Rhea americana*) males reared in the state of São Paulo, Brazil**. *Revista Brasileira de Ciência Avícola* 12(1):57-62.
- GOWER, DAVID J.; WILKINSON, MARK. **Phallus morphology in caecilians (Amphibia, Gymnophiona) and its systematic utility**. *Bulletin of the Natural History Museum: Zoology Series*, v. 68, n. 2, p. 143-154, 2002.
- GREDLER, M. L., LARKINS, C. E., Leal, F., LEWIS, a. K., HERRERA, A. M., PERRITON, C. L., COHN, M. J. (2014b). **Evolution of External Genitalia: Insights from Reptilian Development**. *Sexual Development*, 311–326. doi:10.1159/000365771
- GREDLER, M. L., SANGER, T. J., & COHN, M. J. **Development of the Cloaca, Hemipenes, and Hemiclitores in the Green Anole, *Anolis carolinensis***. *Sexual Development: Genetics, Molecular Biology, Evolution, Endocrinology, Embryology, and Pathology of Sex Determination and Differentiation*. 2014 doi:10.1159/000363757
- GRENDLER, M. L., SEIFERT, A. W., & COHN, M. J. (2014). **Morphogenesis and Patterning of the Phallus and Cloaca in the American Alligator, *Alligator mississippiensis***. doi:10.1159/000364817
- GRONDONA, G. B. 2015. **Características morfológicas da cloaca e do aparelho copulador de *Trachemys scripta* (Testudines) com implicações sistemáticas**. 109f. Dissertação (Mestrado em Zoologia). Instituto de Ciências Biológicas Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Belo Horizonte, MG.
- GUZSAL, E. **Erection apparatus of the copulatory organ of ganders and drakes**. *Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae*, v. 24, n. 4, p. 361, 1974.

- GUZSAL, E. **Histological studies on the mature and post-ovulation ovarian follicle of the fowl.** *Acta Vet. Acad. Sci. Hung.* 16:37-44, 1966.
- HERRERA, A. M., Shuster, S. G., Perriton, C. L., & Cohn, M. J. (2013). **Developmental basis of phallus reduction during bird evolution.** *Current Biology*,23(12), 1065-1074.
- HESS, R.A.; THURTON, R.J.; BIELLIER, H.V. **Morphology of the epididymal region and ductus deferens of the turkey (*Meleagris gallopavo*).** *Journal of Anatomy* 122:241-452, 1976.
- HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. **Analise da estrutura dos vertebrados.** Editora Atheneu, 2a Edição, São Paulo, 2006.
- HODGES, R.D. 1974. **The histology of the fowl.** London, Academic Press, 648p.
- HUDSON, G. E.; SCHREIWEIS, D. O.; WANG, S.Y.; LANCASTER, D. A. **A numerical study of the wing and leg muscles of Tinamous (Tinamidae).** *Northwest Sci.*, Pullman, v. 46, n. 3, p. 207-255, 1972
- ICMBIO. **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção.** Disponível em: http://www.icmbio.gov.br/portal/images/stories/comunicacao/publicacoes/publicacoes-diversas/dcom_sumario_executivo_livro_vermelho_ed_2016.pdf. Acesso em: 10/01/2017.
- JAMIESON, B. G. M.; LEE, M. S. Y.; LONG, K. **Ultrastructure of the spermatozoan of the intemal fertilizing frog *Ascaphus truei* (Ascaphidae: Anura: Amphibia) with phylogenetic considerations.** *Herpetologica* 49: 52-65, 1993.
- JEHL, J. R. Jr. **The color patterns of downy young ratites and tinamous.** *San Diego Society Natural History Trans.* v. 16, n. 13, p. 292–301, 1971.
- JOHNSON, O.W. & SKADHAUGE, E. 1975. **Structural-functional correlations in the kidneys and observations of colon and cloacal morphology in certain Australian birds.** *J. Anat.* 120:494-505.
- JOLLY, J. 1915. **La bourse de fabricius et les organes lympho-epitheliaux.** *Archives D'Anatomie Microscopique.* Paris v.16, p.363-547, 1915.
- JONES, F.W. 1915. **The chelonian type of genitalia.** *Journal of Anatomy and Physiology* 49:393.

JONES, Frederic Wood. **The explanation of a recto-urethral anomaly, and some points in normal anatomy.** *The Lancet*, v. 186, n. 4807, p. 860-861, 1915.

JUNQUEIRA, L. C. U.; JARED, C.; ANTONIAZZI, M. M. **Structure of the caecilian *Siphonops annulatus* (Amphibia, Gymnophiona): general aspect of the body, disposition of the organs and structure of the mouth, oesophagus and stomach.** *Acta Zoologica*, v. 80, n. 1, p. 75-84, 1999.

JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Histologia Básica.** 12a. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan Ltda., 2013.

KAHN, A.T.; MAUTZ, B.; JENNIONS, M.D. **Females prefer to associate with males with longer intromittent organs in mosquitofish.** *Biology Letters*, v. 6, p. 55-58, 2010.

KARDONG, K. **Vertebrados: Anatomia comparada, função e evolução.** São Paulo: Roca, 913p., 2014.

KELLY, D. 2013. **Penile anatomy and hypotheses of erectile function in the American alligator (*Alligator mississippiensis*): muscular eversion and elastic retraction.** *The Anatomical Record* 296 (3): 488–94.2013. (DOI: 10.1002/ar.22644)

KELLY, D. A. 2002. **The functional morphology of penile erection: tissue designs for increasing and maintaining stiffness.** *Integrative and Comparative Biology*,42(2), 216-221. 2002.

KELLY, D. A. 2004. **Turtle and mammal penis designs are anatomically convergent.** *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*,271(Suppl 5), S293-S295. 2004.

KING A.S. (1993). **Apparatus urogenitalis (systema urogenitale).** In: Baumel, J.J.; King, A.S.; Breazile, J.E.; Evans, H.E.; Berge, J.C.V. *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium.* Cambridge, Publications of Nuttall Ornithological Club **23**:329- 397.

King, A. S. (1981). **Phallus.** - In: King, A. S. and McLelland, J. (eds), *Form and function in birds.* *Academic Press*, pp. 107–147.

KING, A. S. 1975. **Aves: urogenital system.** In: Getty, R. Sisson and Grossman's *The Anatomy of the domestic animals.* 5. Ed. Philadelphia, W. B. Saunders Company. 209(2):1919-1964.

KING, A. S. 1979. **Systema urogenitale,** p. 289-335.*In*:J.J. Baumel; A.S. King; A.M. Lucas; J.E. Breazile & H.E Evans. *Nomina Anatomica Avium: an annotated anatomical dictionary of birds.* New York, Academic Press, 377p.

KING, A. S. **Cloaca**. In: KING, A. S.; McLELLAND, J. (ed.). *Form and function in birds*. London: Academic Press, 1981a. 496p. V.2, cap. 2, p.63-105.

KLUGE, Arnold G. **Cloacal bones and sacs as evidence of gekkonoid lizard relationships**. *Herpetologica*. p. 348-355, 1982.

KNIGHT, C. E. **The anatomy of the structures involved in the erection-dilution mechanism in the male domestic fowl**. Michigan: Michigan State University, Department of Poultry Science, 129p., 1970.

KNIGHT, C. E.; Bakst, M.R.; Cecil, H. C. 1984. **Anatomy of the corpus vasculare paracloacale of the male turkey**. *Poultry Science*. Champaign 63(9):1883-1891.

KNIGHT, Carl E.; LUCAS, A. M.; Ringer, R. K. **Anatomy of structures involved in the production of seminal fluid in the chicken**. *Poultry Science*, Champaign, v.48, n.5, p.1830-1831, 1969.

KNIGHT, Carl Edward. **Gross and microscopic anatomy of the structures involved in the production of seminal fluid in the chicken**. 1967.

KOMAR'RK. 1971. **The female cloaca of Anseriform e Galliform birds**. *Acta Vet*. 40:13-22.

KOMARÉK, V. 1970. **The cloaca of the turkey-cock and of the cock**. *Acta Veterinary*, pp. 227-234.

KOMÁREK, V.; Marvan, F. (1969). Beitragzurmi kroskopischen **Anatomic des Kopulationsorganes der Entenvogel**. *Anatomis cher Anzeiger* **124**: 467 - 476.

KOMÁREK, V.; Marvan, F. (1969). **Die mannliche Kloakeunserer Entenvogel**. *Anatomis cher Anzeiger***124**:434 - 442.

KOMARÉK, V.; MARVAN, F. 1969. **Beitragzurmi kros kopischen Anatomicdes Kopulationsorganes der Entenvogel**. *Anatomischer Anzeiger* **124**: 467 - 476.

KUCHEL, Louise J.; FRANKLIN, Craig E. **Morphology of the cloaca in the estuarine crocodile, *Crocodylus porosus*, and its plastic response to salinity**. *Journal of morphology*, v. 245, n. 2, p. 168-176, 2000.

KUDO, Norio; SUGIMURA, Makoto; YAMANO, Suji. **Anatomical studies of corpus paraoccalis vascularis in cocks.** *Japanese Journal Veterinary Research*, Sapporo, v.23, p.1-10, 1975.

KÜHNEL, Susanne; REINHARD, Sandy; KUPFER, Alexander. **Evolutionary reproductive morphology of amphibians: an overview.** *Bonn Zoological Bulletin*, v. 57, n. 2, p. 119-126, 2010.

LAKE, P.E. 1957. **The male reproductive tract of the fowl.** *J. Anat* 91:116-129.

LAKE, P.E. **Male genital organs.** In: King, A.S.; MacLelland, J. *Form and Function in Birds.* Academic Press. London 2: 2-37.

LEONARD J. L., Córdoba-Aguilar A. **The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals.** Oxford: Oxford University Press. 2010.

LIEBE, W.1914. **Die männliches. Begattungsorgan.** der. Hausente.*Nature*.51:627-696.

LYSON, T. R.; Sperling, E. A.; Heimberg, A. M., Gauthier; J. A., King, B. L. & Peterson, K. J. 2012. **MicroRNAs support a turtle+ lizard clade.** *Biology letters*8(1):104-107.

MADDISON, W.P.; Maddison, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.** Version 3.2 Disponivel em: <http://mesquiteproject.org> Acesso em: Agosto de 2017.

MARTIN, O.Y., and Hosken, D.J. (2003). **The evolution of reproductive isolation through sexual conflict.** *Nature* 423, 979–982.

MARTINELLI, P. M.; NOGUEIRA, J. C. **Penis morphology as a distinctive character of the murine opossum group (Marsupialia Didelphidae): a preliminary report.** *Mammalia*, v. 61, n. 2, p. 161-166, 1997.

MCCANN, C. **The hemipenis in reptiles.** *Journal of the Bombay Natural History Society*, v. 46, n. 2, p. 348–373, 1946.

McDONALD E.; TAYLOR L.W. **The rudimentar copulatory organ of the domestic fowl.** *Journal of Morphology*. New York 54(3):429-449, 1933.

MEHROTRA, P.N. 1982. **Seasonal changes in the cloaca of *Copsychus saularis* (Aves, Passers, Turdinae).** *Zoologischer Anzeiger*. Jena. pp. 137-144.

MIRANDA-RIBEIRO, A. **Notas Ornitológicas.** (XIII) – Tinamidae (inhambus, jaós, taós, macucos, codornas, “perdizes”, etc). *Revista do Museu Paulista*, São Paulo, v. 23, p.667-806, 1938.

MONTGOMERIE R.; BRISKIE, J. Chapter 3: **Anatomy and Evolution of Copulatory Structures.** In: JAMIESON, B. G. M. (Ed.). *Reproductive Biology and Phylogeny of Birds: Phylogeny Morphology Hormones Fertilization.* USA: Science Publishers, 2007. Volume 6A, Cap.3, 115-148.

MONTGOMERIE, R. **Sexual Conflict and the Intromittent Organs of Male Birds.** In: LEONARD, J. L.; CORDOBA-AGUILAR, A. (Ed.). *The evolution of primary sexual characters in animals.* Oxford: University Press, 2010. Cap.20, 452-470.

MOORE, B.C.; MATHAVAN, K.; GUILLETTE JR, L.J. **Morphology and histochemistry of juvenile male american alligator (*Alligator mississippiensis*) phallus.** *The Anatomical Record*, v. 295, p. 328-337, 2012.

MORAIS, M.R.P.T.; VELHO, A.L.M.C.S.; DANTAS, S.E.S.; FONTENELE-NETO, J.D. **Morfofisiologia da reprodução das aves: desenvolvimento embrionário, anatomia e histologia do sistema reprodutor.** *Acta Veterinaria Brasilica*, v. 6, p. 165-176, 2012.

MORAIS, M.R.P.T.; Velho, A.L.M.C.S.; Dantas, S.E.S.; Fontenele-Neto, J.D. 2012. **Morfofisiologia da reprodução das aves: desenvolvimento embrionário, anatomia e histologia do sistema reprodutor.** *Acta Veterinária Brasileira* 6:165-176.

MOYES, C.D.; SCHULTE, P.M. **Princípios de Fisiologia Animal.** 2a Edição. Porto Alegre, Artmed, 2010.

MULLER, John. **Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der erectilem mannlichen Geschlechtsorgan bei den straufartigen vogeln und uber die Entwicklungsformen dieser Organe unter den Wirbelthieren uberhaupt.** *Abhandlungen der KGL Akadmie der Wissenschaften-physikalische*, Berlin, p. 137-177,1836.

MULLER, Robert. **Über den Tannenberg’schen Korper.** *Archiv fur die Gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere.* Berlin, v.122, p. 455-483, 1908.

NISHIYAMA, Hisayoshi. **Studies on the accessory reproductive organs in the cock.** 九州大学農学部紀要, v. 10, n. 3, p. 277-305, 1955.

Nogueira, J.C.; Ribeiro, R. (1980). **A simplified Weigert's method for staining elastic fibers.** *Arq. Esc. Vet. Univ. Fed. Minas Gerais* **32**:333-335.

OGINO, Y.; KATOH, H.; YAMADA, G. **Androgen dependent development of a modified anal fin, gonopodium, as a model to understand the mechanism of secondary sexual character expression in vertebrates.** *FEBS Letters*, v. 575, p. 119-126, 2004.

OLIVEIRA, C. A. **Aspectos Morfológicos da Cloaca e do Aparelho Copulador de Nothura Maculosa** (Temminck, 1815) (Aves. Tinamiformes). Universidade Federal de Minas Gerais, 1994.

OLIVEIRA, C. A. **Morphology of the copulatory apparatus of the spotted tinamou.** *Annals of Anatomy* .161–169, 2000.

OLIVEIRA, C. A.; MAHECHA, G. A. B. **Cloacal morphology of Nothura maculosa.** (Temminck, 1815), Aves tinamiformes. *Annals of Anatomy*, v. 178, p. 471– 476, 1996.

OLIVEIRA, C. A.; SILVA, R. M.; SANTOS, M. M.; Mahecha, G. A. B. (2004), **Location of the ureteral openings in the cloacas of tinamous, some ratite birds, and crocodylians: A primitive character.** *J. Morphol.*, 260: 234–246, 2004.

OLIVEIRA, C.A., MAHECHA, G.A.B. **Suprimento arterial da cloaca e corpo vascular paraocloacal da codorna Nothura maculosa** (Temminck, 1815). *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.* 48: 45-52, 1996.

OLIVEIRA, C.A.; Geraldo, I.; Poblete, P.C.P.; Macedo, G.F.; Mahecha, G.A.B. 2003. **Intraepithelial plasma cells in the avian copulatory organ of two tinamous species: quantitative variation during the breeding season.** *Anatomy and Embryology* 207: 409-416.

OLIVEIRA, C.A.; Mahecha, G.A.B.(2000). **Morphology of the copulatory apparatus of the spotted tinamou Nothura maculosa (Aves Tinamiformes).** *Annals of Anatomy* **182**: 161-169.

OLIVEIRA, R. L.; NOGUEIRA, J. C.; MAHECHA, G. a B.; OLIVEIRA, C. A. **Seasonal variation in estrogen receptor ER α , but not ER β , androgen receptor and aromatase, in the efferent ductules and epididymis of the big fruit-eating bat Artibeus lituratus.** *General and Comparative Endocrinology*, 179(1), 1–13, 2012.

OWEN, P. (1839). **On the anatomy of the southern apteryx (Apteryx australis, Shaw).** *The Transactions of the Zoological Society of London*, **2**: 257–301.

OWEN, R. (1842). **Monograph on *Apteryx australis*, including myology**. Proc. Zool. Soc. London, pp.22-41.

PORTMAN, A. 1950. **Le Développement postembryonnaire**. In *Traite de Zoologie*. Vol. 15. Paris: Masson et Cie.

PREVIATTO, D.; Gonçalves, G.; Melo-Soares, C.; Ortiz, M.; Posso, S. 2017. **Mophology of the copulatory organ in *O. canicollis* (Aves: Cracidae) and early evolution of the phallus in birds**. *Acta Zoologica*, pp. 1-25.

PUIGCERVER, M.; RODRIGO-RUEDA, F.J.; RODRÍGUES-TEIJEIRO, J.D. & GALLEGO, S. **On the second clutches in the common quail (*Coturnix coturnix*)**. *Gibier faune sauvage*, v. 14, n. 4, p. 617-622, 1997.

PYCRAFT, W. P. A. **On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae)**. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, London, n. 15, p. 149-290, 1990.

ROSA, Marcelo de Alcântara *et al.* **Aspectos anatômicos da cloaca de testudines**. 2008.

SAINT-HILAIRE G. 1822. **Composition des appareils génitaux, urinaires et intestinaux**. Mémoires du Museum National D'histoire Naturelle. *Zoologie*, Paris 9:438-456.

SALVADORI, T. **Catalogue of the Chenomorphae (Palamedeae, Phoenicopteri, Anseres), Crypturi, and Ratitae in the collection of the British Museum**. London: Longmans & British Museum (Natural History). UK V.27, p.496-470, 1895.

SANGER, Thomas J.; GREDLER, Marissa L.; COHN, Martin J. **Resurrecting embryos of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, to resolve vertebrate phallus evolution**. *Biology letters*, v. 11, n. 10, p. 20150694, 2015.

SANTOS, C.T.; Sousa, J.A.; Santos, J.M.; Parizzi, R.C.; Miglino, M.A. 2011. **Morfologia dos órgãos genitais masculinos e da cloaca da ema (*Rhea americana*)**. *Pesquisa Veterinária Brasileira*. Maringá 31(5):430-440. 2011.

SASAKI, Hiroyuki; NISHIDA, Takao; FUJIMURA, Hisako; MOCHIZUKI, Koshi. **Vascular system of paracloacal vascular body in the guinea fowl, *Numida meleagris***. *Japanese Journal of Veterinary Science*, Tokyo, v. 46, n.4, p.425-435, 1984.

SASAKI, Hiroyuki; NISHIDA, Takao; MOCHIZUKI, Koshi. **Intercellular junction of urodeal and phallic epithelial cells in the guinea fowl, Numida meleagris**. *Japanese Journal of Veterinary Science*, Tokyo, v. 45, n.3, p.313-321, 1983.

SEIFERT, A. W.; Bouldin, C. M., Choi; K. S., Harfe, B. D.; & Cohn, M. J. 2009. **Multiphasic and tissue-specific roles of sonic hedgehog in cloacal septation and external genitalia development**. *Development (Cambridge, England)* 136:3949–3957.

SIBLEY, C. G.; AHLQUIST, J. E. **Phylogeny and Classification of Birds: a study in molecular evolution**. New Haven: Yale University Press, 1990. 976p., p. 271-311.

SIBLEY, C. G.; MONROE, B. L. Jr. **Distribution and Taxonomy of Birds of the World**. New Haven: Yale University Press, 1990.p. 409-423.

SIBLEY, Charles G.; AHLQUIST, Jon E.; MONROE JR, Burt L. **A classification of the living birds of the world based on DNA-DNA hybridization studies**. *The Auk*, p. 409-423, 1988.

SICK, H. 2001. **Ornitologia Brasileira**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira, pp. 273-274.

SICK, Helmut. **Ornitologia Brasileira: uma introdução**. Brasília: Editora Universidade de Brasília. 481p. V.1 Aves Fósseis: História e Evolução, p.120-123, 1985.

SIGRIST, T. **Avifauna Brasileira: The avis brasilis field guide to the birds of Brasil**. 1.ed., São Paulo: Editora Avis Brasilis ,608p., 2009.

SILVEIRA, L. F. **Ornitologia Básica**. – Apostila. Universidade de São Paulo. 2012. Disponível em: http://www.ib.usp.br/~lfsilveira/pdf/d_2012_ornitologiabasica.pdf

SILVEIRA, L. F. **Osteologia craniana dos Tinamidae (Aves: Tinamiformes), com implicações sistemáticas**. 1999. 109 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.

SILVEIRA, Luís Fábio; HÖFLING, Elizabeth. **Osteologia craniana dos Tinamidae (Aves: Tinamiformes), com implicações sistemáticas**. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Ciências Naturais*, v. 2, n. 1, p. 15-54, 2007.

SOUSA, J.A. 2007. **Morfologia dos órgãos reprodutores masculinos da ema (*Rhea americana*)**. [Dissertação de Mestrado]. São Paulo, 91p.

SOUZA, A.F.; COSTA, S.G.A.L.; MORAIS, D.B.; MOLINA, W.F. **Diversidade morfológica dos órgãos copulatórios dos vertebrados: uma revisão.** 4(4): 114-122, 2014.

STEJNEGER, L. **Description of a new genus and species of discoglossid toad from North America.** Proceedings of the United States National Museum 21: 899-902.1899.

STURKIE, P.D. 1976. **Reproduction in the male, fertilization, and early embryonic development, in avian physiology.** 3ª. Ed. New York, Springer Verlage, pp.331– 347. 1976.

SUGIMURA, Makoto; KUDO, Norio; YAMANO, Shuji. **Fine structures of corpus paracloacais vascularis in cocks.** *Japanese Journal of Veterinary Research*, Sapporo, v.23, p.11-16, 1975ª.

TELES, M.E.D.O.; RIBEIRO, M.D.G.; MARUCH, S.M.D.G.; RIBEIRO, R.D. **Histological and histochemical aspects of female cloaca of *Columba livia* (Gmelin) (Columbidae, Columbiforme).** *Revista Brasileira de Zoologia*18(1): 123-131, 2001.

TINGARI, M.D. 1971. **On the structure of the epididymal region and ductus deferents the domestics fowl (*Gallus domesticus*).** *Journal ofAnatomy* 109:423-435.

TONUTTI, E. 1933. **Beitrag zur Kenntnls der Gymnophionen XIX.** Untersuchungen der Kopulationsorgane be l weiteren Gymnophionenarten. *Morph. Jb.*, 72: 155-211. 1933.^[11]_[SEP]

TONUTTI, E. **Contribution to the knowledge of Gymnophiona.** XV. The genital system. *Morph. Jb.* 68: 151-292 [in German]. 1931.

VIEGAS, K. A. S. 2004. **Contribuição ao estudo morfológico do ducto deferente de codorna doméstica (*Coturnix coturnix*) da variedade italiana: estrutura, histofisiologia e possíveis variações sazonais ao longo do ano.** Dissertação de Mestrado em Anatomia, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, USP, São Paulo. 95p.

WAKE, D. B.; R. LAWSON. **Developmental and adult morphology of the vertebral column in the plethodontid salamander *Eurycea bislineata*, with comments on vertebral evolution in the Amphibia.** *J. Morphol.*, 139:251-300, 1972.

WARD, R. A. **A study of the host distribuion and some relationships of Mallophaga parasitic on birds of the order Tinamiformes.** part 1. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, New York, v. 50, n. 2, p. 335-353, 1957.

- WEBB, J. N.; Houston, A. I.; Mcnamara, J. M. & Szeukely, T. (1999). **Multiple patterns of parental care.** *Animal Behavior* **58**: 983-993.
- WESOLOWSKI, T. 1999. **Reduction of phallus in birds an avian way to safe sex?** *Journal of Avian Biology* 30: 483-485.
- WOLFSON, A. 1954. **Notes on the cloacal protuberance, seminal vesicles, and a possible copulatory organ on male passerine birds.** Bulletin of the Chicago Academy of Sciences. Chicago 10(1):1-23.
- YASSIN, A., & Orgogozo, V. (2013). **Coevolution between male and female genitalia in the *Drosophila melanogaster* species subgroup.** *Plosone*,8(2), 57: 158.
- ZISWILER, Vinzenz; FARNER, Donald S. **Digestion and the digestive system.** *Avian biology*, v. 2, p. 343-430, 1972.
- ZUG, G. R. **The penial morphology and the relationships of cryptodiran turtles.** Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 647: 1-24, 1966.