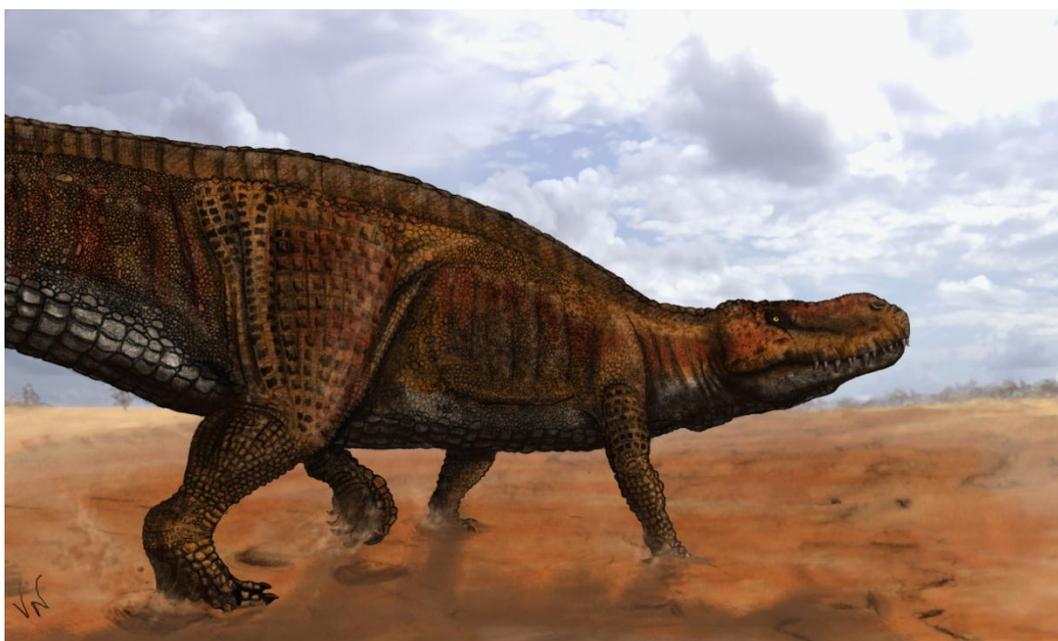


UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**ASPECTOS BIOMECÂNICOS E MORFOFUNCIONAIS DO ESQUELETO
APENDICULAR DE *PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS* (ARCHOSAURIA:
PSEUDOSUCHIA) E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A LOCOMOÇÃO**

Volume I
(Texto)



ALEXANDRE LIPARINI

Porto Alegre
2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**ASPECTOS BIOMECÂNICOS E MORFOFUNCIONAIS DO ESQUELETO
APENDICULAR DE *PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS* (ARCHOSAURIA:
PSEUDOSUCHIA) E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A LOCOMOÇÃO**

Volume I
(Texto)

ALEXANDRE LIPARINI

Tese de Doutorado apresentada ao Programa
de Pós-graduação em Geociências como
requisito à obtenção do título de Doutor em
Ciências.

ORIENTADOR: Dr. Cesar L. Schultz

BANCA EXAMINADORA: Dr. Leonardo Alexandre Peyré Tartaruga
Dr. Richard Alfredo Fariña
Dr. Téo Veiga de Oliveira

Porto Alegre
2011

Dedico este trabalho aos meus pais, eternos

À minha esposa e eterna namorada

E, eternamente, aos meus orientadores

*Se a obra é a soma das penas
Pago,
Mas quero meu troco em poemas*
Itamar Assunção

*Ainda que eu tivesse o dom da profecia,
O conhecimento de todos os mistérios e de toda a ciência,
Ainda que tivesse toda fé, a ponto de transportar montanhas,
Se não tivesse amor,
Eu nada seria*
I Coríntios 13:2

RESUMO

O estudo das estruturas osteológicas e da musculatura a estas relacionadas permite compreender, em animais extintos, a evolução dos traços associados aos seus hábitos locomotores, especialmente se este estudo considerar os seus representantes atuais, a fim de se estabelecer as relações de homologia e analogia entre as estruturas comparadas e suas respectivas funções inferidas. Além disso, em uma análise biomecânica de espécies fósseis, deve-se considerar, mesmo que de forma aproximada, a massa corporal como atributo fundamental. *Prestosuchus chiniquensis* é uma espécie extinta de arcossauro terrestre relacionada à linhagem dos crocodilos atuais. Para testar as hipóteses de hábitos locomotores deste táxon, foi feita a reconstrução muscular da coxa do espécime UFRGS-PV-0629-T, com base nas descrições musculares de aves e crocodilos. Observou-se que o conjunto muscular considerado em *P. chiniquensis*, de uma forma geral, é bastante semelhante ao dos representantes atuais. Dos dezesseis grupos musculares da coxa avaliados, treze foram reconhecidos como presentes e homólogos entre os dois grupos de arcossauros vivos comparados, de modo que a reconstrução destes músculos, no exemplar fóssil analisado, se mostrou a opção mais parcimoniosa, envolvendo o menor número de passos evolutivos. Por outro lado, a morfologia da cintura pélvica e dos membros posteriores confere uma disposição distinta dos locais de origem e inserção desta musculatura, com possível alteração das linhas de ação dos mesmos. Por fim, a comparação com formas arcossaurianas extintas e atuais mostrou uma condição basal mantida para a morfologia do fêmur e a flexão do joelho, enquanto a morfologia do púbis e do ísquio – e a origem da musculatura a eles associada – revelou um padrão derivado. Paralelamente, diversas metodologias para a estimativa da massa de formas extintas foram aplicadas e comparadas, com o intuito de realizar inferências biomecânicas para o hábito locomotor de *P. chiniquensis*. O espécime considerado, com 4,5 m de comprimento total, apresentou uma massa média estimada de 400 kg, a qual, em conjunto com a morfologia geral dos ossos dos membros posteriores, se mostrou compatível com um hábito locomotor subcursorial, além de uma postura preferencialmente mesógrada e quadrúpede. Contudo, devido ao caráter generalista inferido – permitindo uma ampla gama de posturas admissíveis – foi sugerida uma estratégia de caça por emboscada, na qual *P. chiniquensis* adotaria uma postura bípede e ortógrada, que poderia conferir à espécie vantagens, tal como uma maior velocidade em relação à postura usual.

Palavras-chave: Aves. Crocodylia. Estimativa de massa. Rausuchia. Reconstrução muscular.

ABSTRACT

Studying osteological structures and its associated musculature may help to understand the evolution of locomotor traits in extinct animals, especially if this study considers their extant relatives, in order to set up homologies and analogies between the compared structures and their inferred functions. Furthermore, in a biomechanical analysis of the fossil record one should consider the estimated body mass as a fundamental attribute. *Prestosuchus chiniquensis* is an extinct species of terrestrial archosaur related to extant crocodiles. To test different hypotheses related to the locomotion of this taxon, the muscular reconstruction of the thigh of the specimen UFRGS-PV-0629-T was realized, based on the muscular descriptions of extant birds and crocodiles. It was observed that the main muscular groups considered for the reconstruction of *P. chiniquensis* were similar in birds and crocodiles in a general manner. Among sixteen muscular groups of the thigh that were analyzed, thirteen were recognized as present and homolog to both extant groups of archosaurs, so that the reconstruction of those muscles in the analyzed fossil specimen showed to be the most parsimonious option, involving the least number of evolutionary steps. On the other hand, the morphological particularities of the pelvic girdle and the hindlimbs gave a distinct arrangement for the origin and insertion sites of this musculature, possibly changing their line of actions. Finally, the comparison between extinct and extant archosaurs showed a basal condition sustained in some aspects, such as the morphology of the femur and the flexion of the knee, though, other aspects were considered as derived, such as the morphology of the pubis and ischium, and their associated muscle origins. At the same time, different methodologies for estimating body mass of fossil specimens were applied, and compared in order to make biomechanical inferences of the locomotor habits of *P. chiniquensis*. The specimen considered, approximately 4.5 m long (15 ft), presented an estimated mass of 400 kg (around 880 lbs), which, with the general morphology of the hindlimbs, were consistent with a subcursorial locomotor habit, with a preferential “semi-improved” and quadruped posture. However, due to the generalist character inferred for *P. chiniquensis* – which permitted a wide range of feasible postures – an ambush hunting strategy, with a biped and totally improved posture, may be admitted, possibly conferring some advantages, such as higher speeds, if compared to usual postures.

Keywords: Aves. Body mass. Crocodylia. Muscular reconstruction. Rauisuchia.

SUMÁRIO

Volume I

1	Introdução	8
1.1	Justificativa	10
1.2	Objetivos.....	10
2	Arcabouço teórico.....	11
2.1	Lito, Crono e Bioestratigrafia do Triássico no Rio Grande do Sul, Brasil	11
2.2	<i>Prestosuchus chiniquensis</i> – um rauissúquio do Triássico brasileiro.....	13
2.3	Evolução locomotora em arcossauros	15
3	Material e Métodos	45
3.1	Material.....	45
3.2	Métodos	47
4	Descrição	84
4.1	Cintura pélvica.....	84
4.2	Membro posterior	98
5	Resultados e Discussão.....	107
5.1	Estimava de massas	107
5.2	Reconstrução muscular da coxa de <i>Prestosuchus chiniquensis</i>	121
5.3	Momentos de flexão para a coluna vertebral.....	136
6	Inferências locomotoras e posturais.....	142
6.1	Postura bípede / quadrúpede.....	142

6.2 Postura planígrada / mesógrada / ortógrada.....	144
6.3 Padrões gerais de ativação muscular	148
6.4 Capacidade cursorial.....	150
6.5 Locomoção usual e estratégia de caça inferida.....	154
7 Comparações com grupos extintos	157
7.1 <i>Stratiotosuchus maxhecti</i> (Archosauria, Pseudosuchia)	157
7.2 Dinossauros basais – arcossauros avemetatarsais.....	160
7.3 <i>Tyrannosaurus rex</i> (Archosauria, Ornithosuchia)	163
8 Conclusões	168
Referências	171
Anexo A – Dados complementares à estimativa de massa.....	182
Anexo B – Morfometria.....	198

Volume II

Figuras	209
---------------	-----

1 INTRODUÇÃO

A locomoção é o mecanismo pelo qual todo vertebrado terrestre realiza suas principais funções. O sucesso no desempenho destas funções está diretamente relacionado à sua eficiência locomotora. Mais de 350 milhões de anos estão envolvidos na transformação paulatina deste que é um dos mais importantes hábitos dos vertebrados terrestre. Desde os primeiros passos de tetrápodes “semiterrestres” muitas características associadas à sustentação e ao deslocamento surgiram e outras tantas deixaram de existir à medida que diferentes meios foram sendo ocupados pelos representantes deste grupo (ZIMMER, 1999).

No entanto, foi durante o Triássico, algo entre 250 e 203 Ma (Figura 1), que as linhagens proximamente relacionadas às aves e aos crocodilos – os arcossauros – mostraram, pela primeira vez, grande diversidade de inovações morfológicas, e conseqüentemente anatômicas, relativas à postura e às formas de locomoção.

A evolução de diferentes morfologias nos ossos dos membros permitiu sua adaptação a hábitos locomotores específicos. Cada nova característica poderia, ou não, comportar novas funcionalidades, levando as espécies a ocupar novos nichos ou tornando-as mais – ou menos – aptas a competir pelo espaço já ocupado. Contudo, tais novidades evolutivas sempre estiveram intimamente atreladas às limitações físicas do meio e ao contexto filogenético de cada grupo, ou seja, à morfologia herdada de seus ancestrais.

Ao mesmo tempo em que os fósseis são uma das poucas maneiras que existem de se conhecer a história evolutiva de um determinado grupo, eles também, infelizmente, apresentam várias limitações. Uma delas se refere à falta de preservação dos tecidos moles. É possível entender como um arcossauro extinto se locomovia sem ter as informações sobre sua musculatura? Até certo ponto, sim, mas para isto é necessário conhecer a fundo como a musculatura dos animais atuais se relaciona com estruturas específicas de sua morfologia, por exemplo, deixando marcas correspondentes sobre seus ossos. Entendendo esta relação, é possível reconstruir a disposição e a função de alguns desses grupos musculares também em ossos fósseis, de acordo com a ocorrência ou não dessas marcas.

Neste contexto, a morfologia comparada e funcional se apresenta como uma das principais formas para se comparar estágios de mudanças entre estruturas morfológicas específicas ao longo de uma linhagem evolutiva. Já a biomecânica contribui com a aplicação de modelos físicos ou matemáticos no teste de hipóteses sobre como uma estrutura morfológica específica funcionaria em determinados meios. No entanto, a biomecânica aplicada aos fósseis também se depara com o problema da falta de preservação dos tecidos moles. Todas as questões posturais básicas abordadas por esta disciplina – tais como velocidade, capacidade das pernas de suportar o peso, bipedismo e quadrupedalismo, postura dos membros torácicos e pélvicos, além dos tipos funcionais de articulações do tornozelo – estão associadas ao tamanho, ao peso do indivíduo e à distribuição de seu centro de massa, portanto, dependem do conhecimento – ou pelo menos de uma estimativa razoável – de sua massa corporal.

Muitas metodologias foram desenvolvidas para estimar o peso de animais extintos, partindo apenas de seus restos esqueléticos. Estas metodologias variam desde equações de regressão, que descrevem determinado padrão, como por exemplo, a circunferência dos ossos longos em função do peso do animal (ANDERSON, J.; HALL-MARTIN; RUSSELL, 1985), até modelos computacionais que calculam, a partir de esqueletos inteiros, digitalizados em 3 dimensões, o peso de segmentos corporais, além do centro de massa (GUNGA *et al.*, 2007; HUTCHINSON; NG-THOW-HING; ANDERSON, F., 2007). Apesar de dificilmente se conseguir calcular com precisão qual a massa corporal exata que um espécime fóssil apresentaria, a aplicação de diferentes métodos visando esse objetivo pode levar a estimativas mais próximas da realidade, dependendo da diferença obtida entre os resultados.

No presente trabalho, será discutida a aplicação de metodologias biomecânicas e morfofuncionais para o teste de hipóteses relativas aos hábitos locomotores de uma espécie extinta de arcossauro pseudossúquio – *i.e.* *Prestosuchus chiniquensis* Huene 1938.

A espécie em questão apresenta ocorrência restrita aos afloramentos triássicos do Rio Grande do Sul, Brasil, de idades correlacionadas ao Ladiniano e ao Carniano, equivalente ao intervalo entre 237 e 216,5 Ma (ICS, 2009). No entanto, considerando o grupo de espécies relacionado a *Prestosuchus*, tradicionalmente referenciado como rauissúquios, sua ocorrência abarca todos os continentes, exceto a Antártica e Austrália, e todo o período Triássico, exceto a sua porção mais antiga e a mais recente, isto é, as idades Induano e Rético (GOWER, 2000).

1.1 JUSTIFICATIVA

Este trabalho se justifica pelo fato de não haver nenhuma reconstrução muscular detalhada para nenhum arcossauro crurotarsal proximalmente relacionado aos rauissúquios. No entanto, vários trabalhos tratam de reconstruções musculares da coxa de arcossauros avemetatarsais, como foi apresentado anteriormente. Assim sendo, além de contribuir com novas informações sobre a constituição muscular e evolução desta musculatura dos grupos relacionados aos crocodilos, este trabalho permitirá fazer comparações dos hábitos locomotores e de questões posturais não só entre uma única linhagem de arcossauros – *i.e.* dinossauros – mas também, de uma maneira mais abrangente, entre um grupo mais diversificado de arcossauros.

1.2 OBJETIVOS

Os objetivos centrais desta tese são os seguintes:

1. Estimar a massa corporal do espécime de *Prestosuchus chiniquensis* UFRGS-PV-0629-T;
2. Determinar uma equação geral para estimar a massa total de prestossuquídeos;
3. Reconstruir a musculatura da coxa de *P. chiniquensis*;
4. Comparar a disposição geral da musculatura reconstruída de *P. chiniquensis* com as reconstruções feitas para outros arcossauros;
5. Inferir hábitos locomotores e posturais para *P. chiniquensis*

2 ARCABOUÇO TEÓRICO

2.1 LITO, CRONO E BIOESTRATIGRAFIA DO TRIÁSSICO NO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

O contexto geológico deste trabalho está situado nas sequências de deposições que ocorreram no Meso- e Neotriássico e que se encontram preservadas na região central do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 2).

A bacia de deposição de sedimentos triássicos no sul do Brasil não está diretamente relacionada ao sistema global de deposição da Bacia do Paraná, sobre a qual se embasa, mas sim ao processo de rifteamento relacionado à orogenia Cape-Sierra de La Ventana (ZERFASS *et al.*, 2003). Desta forma, os estratos triássicos encontrados na região sul do Brasil são interpretados como centros de deposição restritos localmente e controlados tectonicamente, localizados dentro da área geográfica correspondente à bacia intracratônica do Paraná.

O pacote sedimentar depositado no intervalo em questão (Ladiniano ao ?Rético) foi descrito por Zerfass e colaboradores (2003), sob a ótica da Estratigrafia de Sequências, com a denominação Supersequência Santa Maria, sendo esta subdividida em três sequências menores (de 3ª ordem), conhecidas, da base para o topo, como Sequência Santa Maria 1, 2 e 3 (Figura 3), sendo que os materiais objeto do presente estudo ocorrem apenas nas duas primeiras.

As feições e estruturas geológicas dos diferentes afloramentos que apresentam fósseis de vertebrados dentro das Sequências Santa Maria 1 e 2 são muito semelhantes ao longo de todo o pacote, de modo que o posicionamento estratigráfico relativo entre os mesmos só é possível com base nos respectivos conteúdos fossilíferos. De maneira geral, estes níveis fossilíferos são compostos por arenitos finos intercalados com siltitos e pelitos maciços e laminados, com eventuais lentes de arenitos com estratificações cruzadas (correspondendo, em termos litoestratigráficos, ao que se conhece como Membro Alemoa da Formação Santa Maria *sensu* Schultz, Scherer e Barberena (2000). Tais estratos são interpretados como tendo sido depositados em ambientes de planícies de inundação fluviais, durante as fases transgressivas da Sequência Santa Maria 1 e 2 (ZERFASS *et al.*, 2003).

A despeito das semelhanças geológicas das duas sequências supracitadas, o conteúdo fóssilífero é prontamente discernível, sendo possível delimitar pelo menos quatro Zonas de Associação (ou Cenozonas), definidas com base em tetrápodes. A Cenozona de *Dinodontosaurus*, relacionada à Sequência Santa Maria 1 (Figura 3), apresenta uma dominância de formas de sinápsidos terapsídeos, especialmente o dicinodonte *Dinodontosaurus*, além de formas diápsidas arcossaurianas, como por exemplo, o rauissúquio *Prestosuchus chiniquensis* (ABDALA; RIBEIRO, 2010; BARBERENA; ARAÚJO; LAVINA, 1985; BARBERENA *et al.*, 1985; LANGER *et al.*, 2007; SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000). Ainda na Sequência Santa Maria 1, a Cenozona de Santacruzodon é caracterizada pela presença maciça de cinodontes traversodontídeos, tais como *Santacruzodon*, *Menadon*, e *Massetognathus*¹ (ABDALA; RIBEIRO, 2010).

A Sequência Santa Maria 2 apresenta, em sua porção basal, a Cenozona de *Hyperodapedon*, com uma paleofauna predominantemente composta por rincossauros, principalmente do gênero *Hyperodapedon*. Nesta cenozona ocorre o último táxon de rauissúquio registrado para o pacote, *Rauisuchus tiradentes*, além de outras formas diápsidas arcossaurianas e ainda sinápsidas, tais como *Saturnalia* e *Exaeretodon*, respectivamente (ABDALA; RIBEIRO, 2010; ABDALA; RIBEIRO; SCHULTZ, 2001; LANGER *et al.*, 2007; SCHULTZ; SCHERER; BARBERENA, 2000). Na porção superior da Sequência Santa Maria 2 ocorre a Cenozona de *Riograndia*, marcada pela presença de uma fauna de microvertebrados que inclui procolofonídeos, esfenodontídeos e, principalmente, cinodontes mamaliomorfos, sendo *Riograndia guaibensis* o táxon mais abundante (SOARES; SCHULTZ; HORN, 2011) (Figura 3).

As relações destas distintas associações faunísticas com a paleofauna descrita em outras regiões do Gondwana se encontram resumidas na Figura 4 e foram discutidas, entre outros, por Lucas (1998, 2001), Langer, Ribeiro, Schultz e Ferigolo (2007) e Abdala e Ribeiro (2010).

¹ Apesar de relatado no trabalho de Abdala e Ribeiro (2010), ainda não há confirmação diagnóstica para este gênero na Cenozona de *Santacruzodon*, sendo reconhecido apenas um morfótipo “*Massetognathus-like*”.

O material de rauissúquios que consiste no principal objeto de estudo desta tese, correspondente ao táxon *Prestosuchus chiniquensis*, restringe-se à Cenozona de *Dinodontosaurus* (BARBERENA, 1978; HUENE, 1942; KISCHLAT, 1996; LANGER *et al.*, 2007; MASTRANTONIO, 2010; RAUGUST, 2010).

2.2 PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS – UM RAUISSÚQUIO DO TRIÁSSICO BRASILEIRO

Prestosuchus chiniquensis foi descrito por Huene (1938, 1942) sendo por este autor relacionado a outros táxons, especialmente *Rauisuchus tiradentes*, gerando o embrião do grupo que viria a ser conhecido como “rauissúquios”. Durante as décadas que se seguiram, os rauissúquios foram associados a praticamente qualquer animal tecodonte terrestre de grande porte, carnívoro, quadrúpede, com crânio alto e estreito, encontrado em sedimentos do Triássico Médio ou Superior de qualquer localidade do mundo (Figura 5) (*e.g.* *Ticinosuchus ferox* Krebs 1965, *Heptasuchus clarki* Dawley, Zawiskie, Cosgriff 1979, *Fasolasuchus tenax* Bonaparte 1981, *Tikisuchus romeri* Chatterjee, Majumdar 1987, *Tsylmosuchus spp.* Sennikov 1990).

Em um contexto filogenético, a relação de parentesco entre as espécies historicamente classificadas como rauissúquios apresentou grandes divergências desde suas primeiras apreciações. No entanto, em que pese as várias interpretações individuais, as filogenias elaboradas por Parrish (1993), Gower (2002), Nesbitt (2003, 2011), Nesbitt e Norell (2006), Weinbaum e Hungerbühler (2007) e Brusatte, Benton, Desojo e Langer (2010) retratam dois padrões distintos, ao se considerar um agrupamento monofilético das espécies tradicionalmente referidas como rauissúquios.

Em uma destas opções, os rauissúquios incluiriam os crocodilos – da mesma forma como os dinossauros incluem as aves – sendo que, dentro deste grupo maior, estariam os poposaurídeos, agrupando algumas formas mais relacionadas a *Poposaurus*, como *Sillosuchus*, *Shuvosaurus*, *Arizonasaurus*, *Lotosaurus* e *Effigia*. Nesta opção, formas como *Rauisuchus*, *Prestosuchus*, *Stagonosuchus*, *Batrachotomus*, *Saurosuchus* e *Ticinosuchus*, entre outras, podem formar sucessivos grupos irmãos de Crocodylomorpha (*e.g.* WEINBAUM;

HUNGERBÜHLER, 2007) ou podem não estar diretamente relacionadas entre si, distribuídas dentro de Suchia (Figura 6) (GOWER, 2002; NESBITT, 2011; PARRISH, 1993).

No segundo padrão, um grupo natural poderia abarcar os rauissúquios – sem a inclusão dos crocodilos atuais ou outras formas já tradicionalmente excluídas de sua classificação – no qual seriam reconhecidos dois ou três subgrupos, sendo um deles formado pelos popossaurídeos, com uma composição como aquela apresentada no parágrafo anterior, um segundo (rauissuquídeos), composto por *Rauisuchus*, *Fasolasuchus*, *Postosuchus*, *Tikisuchus*, *Teratosuchus*, e um possível terceiro grupo (prestossuquídeos) composto por *Prestosuchus*, *Batrachotomus* e *Saurosuchus* (e.g. BRUSATTE *et al.*, 2010). Embora variações nesta disposição interna dos gêneros possam ser observadas, em todas elas, no entanto, os rauissúquios teriam surgido e se diversificado a partir de uma única “raiz evolutiva” (Figura 7) (BRUSATTE *et al.*, 2010; NESBITT, 2003; NESBITT; NORELL, 2006).

Adotar a primeira opção descrita acima significa assumir que há formas tradicionalmente tidas como rauissúquios que estão mais relacionadas aos crocodilos atuais do que a outras formas fósseis de rauissúquios aparentemente mais semelhantes entre si morfológicamente. Significa também adotar a ideia de que o grupo dos rauissúquios como um todo não se extinguiu no Triássico, mas continuou sendo representado nos períodos seguintes – e assim permanecendo, até os dias de hoje – pelas diferentes espécies de crocodiliformes que sobrevieram ao final do período Triássico/ início do Jurássico.

Os dois trabalhos mais recentes, que abrangem uma quantidade considerável de táxons e características morfológicas comparadas (*i.e.* BRUSATTE *et al.*, 2010; NESBITT 2011), resultaram em relações filogenéticas tão distintas quanto os extremos discutidos acima. A comparação entre a disposição de algumas espécies destacadas na Figura 8 e na Figura 9 facilita a compreensão desta disparidade.

Utilizando a hipótese filogenética de Brusatte e colaboradores (2010) (Figura 8), a espécie brasileira *Prestosuchus chiniquensis* formaria um grupo natural com a espécie alemã *Batrachotomus kupferzelensis*, que por sua vez estaria mais relacionado à espécie argentina *Saurosuchus galilei*. Estas espécies apresentariam uma relação mais próxima de parentesco com outras espécies tradicionalmente consideradas como rauissúquios.

A hipótese filogenética apresentada por Nesbitt (2011) mostra uma situação alternativa. Nela, um grupo formado por *Rauisuchus*, *Polonosuchus* e *Postosuchus* estaria mais proximamente relacionado aos crocodilomorfos (o que inclui os crocodilos atuais) do que a outros rauissúquios, tais como *Fasolasuchus*, *Batrachotomus*, *Saurosuchus* e *Prestosuchus*. Estes, por sua vez, compõem grupos externos sucessivos ao primeiro agrupamento ora referido (*[Rauisuchus, Polonosuchus e Postosuchus]+Crocodylomorpha*) (Figura 9).

Para uma revisão atualizada acerca da classificação dos rauissúquios e para uma discussão pormenorizada dos trabalhos que tentam estabelecer as relações filogenéticas deste grupo, faz-se referência aos textos de Kischlat (1996, 2003) Mastrantonio (2007, 2010) e Raugust (2010).

Independentemente da resolução interna de parentesco entre os rauissúquios, a classificação de *Prestosuchus chiniquensis* como um arcossauro crurotarsal já permite compará-lo aos dois grandes grupos de arcossauros vivos atualmente (*i.e.* aves e crocodilos), auxiliando na reconstrução de seus tecidos moles não preservados e nas inferências sobre os seus possíveis hábitos de locomoção. Não obstante, a comparação com formas não relacionadas, mas com comportamentos similares àqueles inferidos para o material fóssil, também é admitida, enriquecendo a discussão dos resultados obtidos.

2.3 EVOLUÇÃO LOCOMOTORA EM ARCOSSAUROS

O levantamento do estado atual de estudos sobre a evolução da estrutura locomotora em arcossauros, nesta tese, foi subdividido em duas seções: morfologia funcional e biomecânica. Evidentemente, outros trabalhos relacionados a estas duas áreas também são fundamentais para o estabelecimento das mesmas, mesmo não estando diretamente associados às questões locomotoras. Sem o conhecimento básico da anatomia e morfologia de formas atuais, por exemplo, seria impossível alcançar resultados pertinentes sobre as possibilidades locomotoras pretéritas e seus estágios evolutivos. Somando-se a estes trabalhos das ciências básicas, diversos estudos relacionados às ciências aplicadas – *e.g.* desenvolvimento e manipulação de modelos computacionais em 3 dimensões – também se integram à linha de

publicações que contribuem para o desenvolvimento do conhecimento sobre a evolução de estruturas locomotoras de animais extintos.

Outra questão importante, que apenas há poucas décadas passou a ser considerada de maneira mais rigorosa, é a de se incorporar às observações e comparações morfológicas um contexto filogenético. Muitos grupos extintos apresentam suas relações mais estreitas de parentesco pouco resolvidas, (*e.g.* filogenia dos rauissúquios, como apresentada acima). No entanto, considerar uma relação filogenética mais inclusiva, ou generalizada, para um táxon que pertença a um grupo cuja relação geral está mais bem esclarecida – como, por exemplo, a posição de *Rauisuchia* como um *Crurotarsi*, e a posição de *Crurotarsi* e *Ornithodira* dentro de *Archosauria* – contribuirá com resultados morfofuncionais e biomecânicos mais coerentes.

2.3.1 Morfologia funcional da estrutura locomotora

2.3.1.1 Anatomia e morfologia básica

Antes de apresentarmos os trabalhos referentes à morfologia funcional propriamente dita, serão abordados alguns trabalhos sobre anatomia e morfologia básica de grupos atuais.

Considerando os rauissúquios como, certamente, um grupo incluso em arcossauros (Figura 10), mais especificamente dentro da linhagem proximamente relacionada aos crocodilos, conhecida como *Crurotarsi* (ou também como *Pseudosuchia*), um bom ponto de partida foi comparar a morfologia dos rauissúquios com as descrições morfológicas de seus parentes vivos mais próximos, os crocodilos. Não obstante, a comparação entre estruturas com morfologia similares, porém de representantes vivos menos aparentados, também auxiliou nas etapas de reconstrução e interpretação de suas funcionalidades.

Além dos crocodilos, foi importante considerar também a outra linhagem existente dentro de *Archosauria*, a que inclui as aves (*Ornithosuchia*), para melhor entender as modificações ocorridas no grupo. Esta abordagem foi especialmente interessante devido ao fato que os dinossauros também fazem parte desta linhagem de arcossauros (Figura 10) e, como será visto a seguir, há muito mais informações sobre as formas estruturais e suas

funções para este ramo dos arcossauros do que para aqueles que se diversificaram no outro ramo, relacionado aos crocodilos.

Por fim, estudos morfológicos e anatômicos de um grupo externo aos arcossauros também foram considerados, por poderem contribuir com informações sobre características ancestrais. Nesse contexto, o grupo externo mais proximamente relacionado aos arcossauros está representado pelos lepidossauros, que incluem as formas atuais de tuataras (esfenodontes), lagartos e cobras.

O final do século XIX e início do século XX foram marcados pelo desenvolvimento dos principais trabalhos de base sobre descrições morfológicas detalhadas de diversos grupos de organismos (BOCK; WAHLERT, 1965). Muitas vezes, tais trabalhos, incitados pela polêmica teoria evolutiva publicada por Darwin (1859), discutiram também aspectos da biologia evolutiva, a fim de estabelecer quais estruturas poderiam ter surgido a partir de outras.

Os trabalhos de Gadow (1880) e Gadow e Selenka (1891) são alguns exemplos de trabalhos focados na descrição morfológica e anatômica detalhada das estruturas musculares associadas à locomoção de alguns dos grupos mencionados acima. Em Gadow (1880) as musculaturas dos membros posteriores de esfenodontes e lagartos foram descritas e ilustradas, ao passo que em Gadow e Selenka (1891) o enfoque se deu sobre a morfologia e anatomia das aves. Gadow (1882) fez um apanhado de suas descrições e as comparou com a musculatura de diversos outros representantes de grupos vivos, tais como salamandras, crocodilos, aves e humanos.

Estes trabalhos foram algumas das principais fontes de consulta para as publicações de William King Gregory, Charles Lewis Camp e Alfred Sherwood Romer, no início do século XX (GREGORY; CAMP, 1918; ROMER, 1922, 1923a, 1923b, 1923c, 1927a, 1927b, 1942), com destaque para aquela referente à descrição da musculatura pélvica de crocodilos, publicada por Romer em 1923 (ROMER, 1923b). Com este trabalho, Romer foi o primeiro a apresentar, de forma detalhada e ricamente ilustrada, a descrição da musculatura do membro posterior de *Alligator mississippiensis*, em um trabalho que passou a ser utilizado como alicerce para qualquer análise morfofuncional subsequente. Além da descrição e ilustração detalhadas, a grande contribuição de Romer foi comparar e tentar estabelecer homologias entre os seus resultados e aqueles obtidos para outros répteis por Gadow (1880) e para aves por Gadow e

Selenka (1891). Desta forma, uma extensa discussão sobre as possíveis homologias entre os diversos grupos musculares do membro posterior de crocodilos, aves, lagartos e esfenodontes foi ali iniciada.

Gregory, Camp e Romer foram também os primeiros a apresentar estudos comparativos mais pujantes referentes à miologia dos membros de tetrápodes (GREGORY; CAMP, 1918; ROMER, 1922, 1923b). É interessante notar que Romer (1923b), apesar de considerar os crocodilos como um grupo pertencente aos répteis, separou-os dos “répteis típicos” (lagartos e esfenodontes), tendo listado uma série de feições comuns para crocodilos e aves, concluindo que tais feições estariam, possivelmente, presentes também em todos os descendentes de arcossauros.

A proposta de homologia entre os músculos das pernas de lagartos, crocodilos e aves, estabelecida por Romer em 1923 (Tabela 1), é atualmente o modelo mais aceito e utilizado em estudos comparativos dos membros posteriores deste grupo de animais [ver Rowe (1986)]. No entanto, algumas destas relações de homologia ainda permanecem controversas, gerando discordâncias na discussão de alguns dos resultados obtidos por diferentes autores (HUTCHINSON, 2001a, 2001b; KISCHLAT, 2003).

Tabela 1 – Homologias para a musculatura do membro posterior de lagartos, crocodilos e aves. (Modificado de Romer, 1923b, p. 550.)

“RÉPTEIS TÍPICOS”	CROCODILOS	AVES
<i>M. ilio-tibialis</i> (uma ou duas partes)	<i>M. ilio-tibialis I</i> <i>M. ilio-tibialis II</i> <i>M. ilio-tibialis III</i>	<i>M. ilio-tibialis internus</i> <i>M. ilio-tibialis</i> (normalmente com 3 cabeças)
<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens I</i> <i>M. ambiens II</i>	<i>M. ambiens</i>
<i>M. femoro-tibialis</i>	<i>M. femoro-tibialis internus</i> <i>M. femoro-tibialis externus</i>	<i>M. femoro-tibialis</i> (várias divisões)
<i>M. ilio-fibularis</i>	<i>M. ilio-fibularis</i>	<i>M. ilio-fibularis</i>
<i>M. pubo-ischio-femoralis internus</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis internus I</i> <i>M. pubo-ischio-femoralis internus II</i>	<i>Mm. ilio-tronchanterici</i> + <i>M. ilio-femoralis internus</i>
<i>M. ilio-femoralis</i>	<i>M. ilio-femoralis</i>	<i>M. ilio-femoralis externus</i>
<i>M. ischio-trochantericus</i>	<i>M. ischio-trochantericus</i>	<i>M. ischio-femoralis</i>
<i>M. pubo-tibialis</i>	----	----
<i>M. pubo-ischio-tibialis</i>	<i>M. pubo-ischio-tibialis</i> (reduzido)	----
<i>M. flexor-tibialis internus</i>	<i>M. flexor-tibialis internus</i> (4 partes)	<i>M. ischio-flexorius</i> (profundo)

<i>M. flexor-tibialis externus</i>	<i>M. flexor-tibialis externus</i>	<i>M. caud-ilio-flexorius</i>
<i>M. adductor femoris</i>	<i>M. adductor femoris</i> (2 partes)	<i>M. pubo-ischio-femoralis</i> (2 partes)
<i>M. pubo-ischio-femoralis externus</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis externus</i> (3 partes principais)	<i>M. obturator</i> + obturatórios acessórios
<i>M. coccygeo-femoralis longus</i> + <i>M. coccygeo-femoralis brevis</i>	<i>M. coccygeo-femoralis longus</i> + <i>M. coccygeo-femoralis brevis</i>	<i>M. caud-ilio-femoralis</i>

Outras propostas com hipóteses para a homologia entre os músculos da perna de lagartos, crocodilos e aves, não vinculadas ao ditame de Romer (1923b), foram apresentadas por Appleton (1928a, 1928b) e, mais recentemente, por Carrano e Hutchinson (2002). Estes últimos, utilizando um método filogenético para estabelecer as relações de homologia entre as inserções e as origens de cada músculo analisado (CARRANO; HUTCHINSON, 2002). Já Haines (1934), Walker (1977), Jones (1979), Rowe (1986), Hutchinson e Gatesy (2000) e Kischlat (2003), por exemplo, se basearam largamente nas propostas iniciais de Romer (1923b), mas discutiram também algumas alternativas para a homologia de músculos ou grupos musculares específicos, como realizado por Haines (1934) para o grupo dos flexores e o conjunto dos músculos adutores.

Em essência, a hipótese apresentada por Romer (1923b) é compatível com as hipóteses subsequentes de outros autores. Observa-se, no entanto, que as hipóteses mais recentes apresentam um maior grau de detalhamento e algumas divergências somente em determinadas subdivisões específicas, dependendo do autor considerado. O amadurecimento da ideia sobre a relação que há entre os músculos das pernas dos arcossauros se deu também ao longo da carreira acadêmica do próprio Romer. Os trabalhos por ele publicados sobre o desenvolvimento embrionário da musculatura da coxa de *Gallus* (1927b) e *Lacerta* (1942) fizeram com que o próprio autor revesse e aprimorasse alguns de seus conceitos iniciais sobre o tema. Posteriormente, estes trabalhos serviram também como base para a resolução de um antigo conflito referente à homologia entre as diversas subdivisões da musculatura do grupo dorsal profundo da coxa, no trabalho realizado por Rowe (1986).

Atualmente ainda existe, no entanto, alguma dificuldade ao se comparar as diferentes hipóteses de homologias, devido à grande quantidade de nomes empregados para se referir a um mesmo músculo, principalmente no que se refere às comparações entre os principais grandes grupos de vertebrados (*i.e.* anfíbios, mamíferos, lagartos, crocodilos e aves) (KISCHLAT, 2003).

Como exemplo podemos citar o *M. adductor femoris*, que está presente em lagartos, crocodilos – nestes últimos, dividido em duas partes (*M. adductor femoris 1* e *M. adductor femoris 2*) – e em aves, nas quais é identificado como *M. pubo-ischio-femoralis* (que também se encontra dividido em duas partes). Já os músculos identificados como *M. pubo-ischio-femoralis-externus* em lagartos e crocodilos (divididos em três partes neste último grupo), a despeito de sua nomenclatura distinta, podem ser considerados como homólogos ao *M. obturator* das aves.

2.3.2 Reconstruções musculares de arcossauros fósseis

No início do século XX, Huene (1908) e Gregory e Camp (1918), realizaram trabalhos integrando as áreas da paleontologia e da osteologia comparada – algo pouco comum na época – apresentando reconstruções da musculatura de alguns dinossauros, como o prosaurópodo *Plateosaurus* (HUENE, 1908) e o terópodo *Ornitholestes* (GREGORY; CAMP, 1918). No entanto, os resultados e conclusões obtidos apresentaram limitações cruciais devido à forte influência do posicionamento sistemático dos grupos na época, o qual excluía as aves do grupo dos dinossauros. Desta forma, grande parte das associações foi mais fortemente vinculada aos crocodilos, esfenodontes e lagartos do que às aves. Outro aspecto limitante era o conhecimento, de certa maneira restrito, sobre a anatomia e morfologia detalhada do membro posterior de crocodilos até então, lacuna esta que foi preenchida somente com a publicação do trabalho de Romer (1923b), já mencionado anteriormente.

Com um maior conhecimento sobre a organização e a morfologia da musculatura envolvida no aparelho locomotor dos crocodilos e suas prováveis homologias com a musculatura de aves, Romer (1923a, 1923c, 1927a, 1927b) apresentou uma reconstrução mais acurada para a musculatura de dinossauros saurísquios e ornitísquios.

No primeiro trabalho, Romer (1923a) comparou algumas características do ílio de lagartos aos dos dois principais grupos de dinossauros (*i.e.* saurísquios e ornitísquios) e ao das aves, ressaltando a semelhança entre esse osso para os dinossauros e as aves. Entretanto, apesar da presença de um processo pré-acetabular, tanto em dinossauros saurísquios quanto em ornitísquios – processo este ausente nos répteis mais basais – Romer observou que, ao se reconstruir a musculatura associada à cintura pélvica, esta musculatura apresentaria grandes

diferenças morfológicas e funcionais, que resultariam, provavelmente, de histórias evolutivas independentes. Nesse sentido, uma questão ressaltada por Romer foi o significado da semelhança entre as cinturas pélvicas das aves e dos dinossauros ornitísquios:

“Por outras características da estrutura pélvica, podemos inferir que a *pars preacetabularis* das aves é homóloga àquela dos Ornithischia, mas elas se diferem consideravelmente e não existe nenhuma forma de preencher esta lacuna; o ílio de *Archaeopteryx* está aqui representado como nas aves derivadas. Para alcançar esta condição a partir daquela encontrada em Ornithischia, teríamos que assumir que a *pars preacetabularis* dos ornitísquios foi guinada medialmente, fusionada com vértebras que eram originalmente pré-sacrais [sic], para formar uma nova porção anterior do sacro e montar uma superfície ampla abaixo de sua extensão original.” (ROMER, 1923a, pp. 141-142, grifo do autor, tradução nossa)²

Assim, apesar de supor que a porção pré-acetabular do ílio das aves e dos ornitísquios teria se desenvolvido a partir de uma mesma estrutura, quando comparadas, as mesmas apresentavam diferenças marcantes (Figura 11). No entanto, àquela época ainda não era corrente a ideia de que a origem das aves, na verdade, estaria relacionada a uma linhagem de saurísquios e não à dos ornitísquios, apesar deste último grupo ser morfológicamente mais semelhante às aves, em um aspecto geral.

Seguindo com suas reconstituições, Romer (1923c) apresentou uma reconstrução detalhada para a musculatura do membro posterior do dinossauro saurísquio *Tyrannosaurus rex*. Neste estudo, foram discutidos também alguns aspectos posturais, relacionados à posição mais verticalizada (planígrada ou ortógrada) do fêmur, quando comparado à postura do pelicossauro sinápsido *Dimetrodon*, e suas implicações para a reorganização e distribuição da musculatura associada.

² From other features of the pelvic structure we may infer that the *pars preacetabularis* of birds is homologous with that in the Ornithischia, but they differ considerably and we have no forms to bridge the gap; the *Archaeopteryx* ilium is here shaped as in later birds. In order to attain this condition from that found in Ornithischia, we must assume that the ornithischian *pars preacetabularis* has swung medially, fused with vertebrae [sic] that were originally presacral to form a new anterior portion of the sacrum, and built up a broad surface below its original extent.

Até então, a maioria dos trabalhos em morfologia se voltava para uma descrição pura da forma, isolada de sua função³, desconsiderando também a interação entre o complexo forma-função e os fatores ambientais conexos (BOCK; WAHLERT, 1965). Além da descrição morfológica minuciosa para as espécies viventes e extintas, a reconstrução e associação de determinadas funções às formas estruturais locomotoras só é possível se há algum entendimento sobre a maneira como os representantes viventes se locomovem.

2.3.3 Funcionamento integrado à morfologia

Huene (1913) foi um dos primeiros a apresentar algum registro sobre o modo de locomoção dos crocodilos, baseando-se em observações diretas e também nas marcas de suas pegadas. Àquela época, Huene observou dois tipos principais de locomoção, além da capacidade de saltar dos crocodilos. Uma das formas foi descrita para quando o animal se locomovia em baixa velocidade, praticamente arrastando todo o ventre pelo solo, no qual a porção proximal de seus membros permanecia na posição horizontal (abduzida) e as porções distais dos membros anteriores se apoiavam sobre o solo apenas com os dígitos (digitígrado – ver Figura 12 para melhor compreensão destes termos), ao passo que os pés se apoiam totalmente sobre o solo (plantígrado) durante quase toda a fase de apoio da marcha. A outra forma de locomoção foi descrita para quando o animal se locomovia mais rapidamente, elevando todo seu corpo e assumindo uma posição mais verticalizada (aduzida) durante o ciclo. Nesta forma de locomoção, no entanto, o autor não comentou sobre as posturas digitígradas ou plantígradas para os dedos das mãos e dos pés. É curioso notar que Huene (1913) introduziu seu artigo ressaltando que, mesmo não sendo zoólogo e sim paleontólogo, seu interesse pela origem da locomoção “crocodiliana” ansiava pela descrição das maneiras de locomoção em representantes viventes. Outro ponto notável do trabalho que merece destaque foi o fato de Huene concluir que o hábito dos crocodilos de andar sobre as quatro

³ No presente trabalho o termo "função" será, principalmente, utilizado no sentido de indicar como as estruturas podem desempenhar determinadas ações, ou seja, sua funcionalidade e não a sua utilidade ou o propósito da ação propriamente dito.

patas teria sido resultante de uma reversão, sugerindo que seus descendentes fossem possivelmente animais bípedes, questão esta que, até então, ainda não havia sido levantada.

No entanto, foi Schaeffer (1941) quem contribuiu com um estudo mais abrangente, relacionando diretamente a evolução da morfologia à função do aparelho locomotor em anfíbios e répteis, em uma abordagem neontológica e paleontológica. Naquele trabalho, o autor procurou traçar como a morfologia e a função dos diferentes tipos de tarsos se relacionava e como teriam evoluído – incluindo na análise, inclusive, diversos representantes de sinápsidos, como os pelicossauros e os terápsidos. Para isso, efetuou um levantamento sobre a morfologia dos elementos do membro posterior, tanto para espécies atuais quanto para um grande número de táxons extintos. Foi necessário, também, recorrer a experimentos capazes de indicar as diversas funções que os tarsos poderiam assumir, em cada grupo analisado, durante cada fase da marcha. Para tanto, descreveu, através de imagens filmadas, a sequência de deslocamento de cada porção dos membros de uma salamandra (*Triturus*) e de um crocodilo (*Alligator*), ressaltando que experimentos similares para grupos como lagartos, aves e mamíferos basais seriam necessários para complementar, de maneira significativa, as interpretações feitas para os materiais fósseis. Além disso, no mesmo trabalho, Schaeffer descreveu a musculatura extrínseca e intrínseca do membro posterior de anfíbios (caudados) e répteis (tartarugas, esfenodontes, lagartos e crocodilos), abordando funcionalmente cada grupo muscular.

2.3.4 Tipos posturais: planígrado, mesógrado e ortógrado

Além das questões acerca da articulação dos tornozelos, Schaeffer (1941) também fez inferências funcionais para a postura do fêmur, com base na morfologia de sua cabeça (mais terminal ou mais voltada medialmente) e para o direcionamento mais paralelo ou perpendicular dos pés em relação ao eixo do corpo, com base também na morfologia da região crural e tarsal.

Para Schaeffer uma cabeça terminal do fêmur indicava que o movimento da perna poderia ocorrer somente em um plano horizontal, paralelo ao solo, fazendo com que o animal assumisse uma postura abduzida ou “esparramada”. Por outro lado, os fêmures que apresentassem uma cabeça de articulação com a cintura pélvica não terminal, mas sim

medialmente deslocada, permitiriam uma movimentação num plano oblíquo, assumindo uma postura semiaduzida ou "semiereta", ou ainda num plano totalmente verticalizado, adotando assim uma postura aduzida ou "ereta". No entanto, Schaeffer (1941) não desenvolveu este aspecto de maneira mais detalhada.

Colbert (1964) tratou a questão postural do membro posterior com mais detalhes ao indicar as principais diferenças morfológicas e funcionais entre as cinturas pélvicas de dinossauros saurísquios saurópodos e terópodos. Porém, tendo aquele trabalho um enfoque sistemático, a associação direta de características morfológicas, reconstruções musculares e tipos posturais não ficaram bem definidos.

No entanto, em 1972, Charig apresentou um dos primeiros trabalhos completos e influentes sobre a relação da forma do membro posterior de arcossauros e suas possibilidades de funcionamento. Naquele trabalho, foram destacados três padrões distintos de como cada grupo de arcossauro poderia se locomover e as características morfológicas associadas da cintura pélvica, fêmur, crur, tarso e pés, para cada um dos tipos posturais (Figura 13).

O primeiro padrão descrito por Charig foi associado aos anfíbios mais basais e aos répteis, nos quais o fêmur se posiciona horizontalmente, sendo o seu deslocamento basicamente apenas no plano horizontal, paralelo ao substrato. Desta forma, a retração e protração do fêmur – descrevendo um arco no plano horizontal – ocorreriam principalmente pela ação de músculos retratores e protratores originados na cintura pélvica e na base da cauda. Tal modo de locomoção foi denominado de "*sprawling*", o qual tem sido comumente traduzido para "esparrramado", embora o termo abduzido, referente à posição do fêmur em relação à bacia, também seja frequentemente empregado.

Nos outros dois padrões de locomoção – "*semi-improved*", correspondente ao semiereto ou semiaduzido, e "*improved*", correspondente aos termos: "ereto", aduzido ou parassagital – o fêmur assumiria um posicionamento mais próximo à cintura pélvica, descrevendo um arco em um plano oblíquo, ou então em um plano totalmente vertical (parassagital). Charig notou que tal alteração na forma de se locomover passou a exigir menos esforço dos músculos extensores das pernas e dos braços, uma vez que todo o peso do animal era transmitido para os pés, ao contrário do que ocorre em animais com locomoção do tipo abduzida, nos quais parte do peso força as extremidades de seus membros para a lateral, de

modo que esta força tem que ser constantemente balanceada pela musculatura extensora da perna. Contudo, o próprio autor salientou que seu estudo foi basicamente teórico e que carecia de dados experimentais que contribuíssem significativamente com a discussão.

Kischlat (2000) faz algumas considerações a respeito da tradução destes termos e a forma como podem ser empregados para grupos de vertebrados extintos, de acordo com as categorias propostas por Charig (1972). Entre os termos propostos por Kischlat (2000) serão destacados três, sendo eles: planígrado, equivalente ao primeiro padrão descrito por Charig (1972), *i.e.* postura abduzida ou "esparramada"; mesógrada, análogo ao semiereto ou semiaduzido; e ortógrada, relativo àqueles que apresentam uma postura parassagital do fêmur quando se locomovem.

Entre as características associadas aos três diferentes tipos de posturas levantados por Charig (1972) é possível destacar algumas que podem ser mais facilmente reconhecidas. Por exemplo, o número de vértebras sacrais aumenta nas espécies com postura ortógrada, enquanto os ossos ventrais da pélvis – *i.e.* púbis e ísquio – que são lamelares nas formas com postura planígrada tornam-se algo alongados nas formas mesógradas e bastante alongados nas formas associadas a uma postura do tipo ortógrada (ver Tabela 2 para uma lista mais completa entre os tipos posturais e sua morfologia associada).

Segundo Charig (1972) a evolução da postura nas linhagens de arcossauros se deu de maneira linear, sendo o padrão planígrado associado às formas reptilianas mais basais, passando pelo padrão mesógrado, que seria encontrado nas formas intermediárias, as quais incluíam os crocodilos e os tecodontes (arcossauros basais e pseudossúquios) e culminando, por fim, pelo padrão ortógrado, reconhecido nas formas mais derivadas de arcossauros, compostas basicamente pelos dinossauros e as aves. Esta categorização dos tipos posturais pode ter sido uma maneira simples de se apresentar as principais diferenças encontradas entre as formas de locomoção adotadas por alguns grupos animais. Entretanto, quando se analisa os padrões locomotores desenvolvidos nos vários grupos de vertebrados terrestres atuais, é possível identificar a complexidade e diversidade na distribuição dos tipos posturais adotados por cada um destes grupos (GATESY, 1991; HILDEBRAND; GOSLOW, 2006; REWCASTLE, 1983). Esta problemática foi ilustrada de maneira bastante clara através do termo "espectro postural" utilizado por Oliveira (2010) ao se referir à categorização dos tipos posturais inicialmente propostos por Charig (1972), no qual existiria não só a diversidade de posturas

possíveis adotadas por animais de diferentes espécies, mas também a faixa de posturas que uma única espécie poderia adotar, como exemplificado pelos crocodilianos na Figura 14. Desta forma, como será tratado também na discussão sobre capacidades cursoriais na seção de biomecânica, seria preferível identificar e definir, de maneira objetiva, as extremidades de uma determinada condição e incluir, quando e se possível, as formas intermediárias em um contínuo (ou um espectro) dentro dos extremos estabelecidos. Assim, possíveis padrões biológicos mais complexos não seriam obliterados.

Tabela 2 – Algumas características morfológicas do membro posterior relacionadas aos diferentes tipos locomotores. (Modificado de Charig, 1972, p. 153, Tab. 1.)

	TIPOS POSTURAIIS		
	Planígrada	Mesógrada	Ortógrada
VÉRTEBRAS SACRAIS	Em geral duas	Duas, ocasionalmente três	Três a onze
PÉLVIS			
Processo anterior do ílio	Ausente	Pouco desenvolvido	Muito desenvolvido
Crista supra-acetabular		Fraca	Forte
Acetábulo		Fechado	Aberto (c/ perfuração)
Púbis e ísquio	Tabular	Algo alongado	Muito alongado
FÊMUR			
Posição	Horizontal	Oblíquo quando em locomoção mais rápida	Vertical
Cabeça		Sem distinção, levemente voltada medialmente	Distinta, fortemente inclinada em sentido medial
Eixo		Levemente sigmoide	Claramente reto
Quarto trocânter	Ausente	Pouco desenvolvido	Na maioria das vezes bem desenvolvido
TÍBIA		Não torcida	Torcida
TARSO			
Forma	Simples	Crocodiliano	Simples
Articulação		Do tipo bola e soquete entre o astrágalo e o calcâneo	Mesotarsal do tipo dobradiça
Tuberosidade do calcâneo	Ausente	Presente	Ausente
PÉ			
Postura		Plantígrada	Digitígrada
Série das fálanges	Bem mais longa do que os metatarsais	Mesmo tamanho ou um pouco menor do que os metatarsais	Mesmo tamanho ou pouco maior do que os metatarsais
Tendência à simetria bilateral	Nenhuma	Leve	Forte e muito forte em bípedes
Maior dígito	IV	III	III
Dígitos reduzidos	Nenhum	IV levemente, V fortemente	I reduzido ou ausente em bípedes, IV levemente, V fortemente ou pode estar ausente em bípedes

Considerando um maior número de espécies de pseudossúquios, Bonaparte (1984) conseguiu reconhecer que - pelo menos - mais uma forma de postura ortógrada teria se desenvolvido durante o Triássico, de forma independente daquela que teria ocorrido nos dinossauros, como havia mostrado Charig em 1972. Em seu estudo, Bonaparte observou que, para os rauissúquios, a maior parte das mudanças teria ocorrido nos ossos da cintura pélvica, principalmente no ílio, levando a perna a uma postura ortógrada sem requerer grandes alterações do fêmur. Desta forma, com base no fêmur, a perna de um rauissúquio seria atribuída a um animal com postura mesógrada, quando comparada com as características apresentadas na Tabela 2, enquanto que características morfológicas da pélvis indicariam uma postura totalmente ortógrada para esses animais.

Algumas características sinapomórficas dos rauissúquios para uma locomoção do tipo ortógrada incluiriam: costelas sacrais com suas porções distais voltadas ventralmente; ílio inclinado obliquamente, assumindo uma posição praticamente horizontal, com o acetábulo voltado ventralmente; porção distal do púbis estreita, apresentando, às vezes, um processo axial ("pé púbico"); porção púbica (cranial) do canal pélvico mais larga do que a porção isquiática; forte redução da lâmina ventral do ísquio; e ísquio robusto, alongado, em forma de haste, com a porção distal espessada (BONAPARTE, 1984). Algumas dessas características estão figuradas e podem ser comparadas, na Figura 15, com as características de uma pélvis de dinossauro.

Em relação aos aspectos funcionais, Bonaparte (1984) observou que o aparente estado basal de uma única característica morfológica não implica em um funcionamento mais simples de toda a estrutura. A forma similar do fêmur de rauissúquios ao de outros pseudossúquios e ao de arcossauromorfos basais (sem uma cabeça proximal de articulação bem definida ou quarto trocânter bem desenvolvido) se manteve por não ter sido necessária uma reorganização muscular e estrutural para aduzir o fêmur e manter a sua mobilidade no plano paramediano. Esta reorientação do fêmur, sem que houvesse alterações significativas no mesmo, foi possível com a horizontalização do ílio e com as alterações na morfologia do púbis e do ísquio já discutidas anteriormente. Neste arranjo estrutural, o fêmur teria uma relação graviportal com a pélvis, na qual a maior parte do peso do animal seria suportada pelo conjunto horizontalizado do acetábulo, ílio e costelas sacrais, sem a necessidade de músculos adutores que forçassem a perna a ficar mais próxima ao corpo.

Outra consequência da horizontalização do ílio foi a conformação de um acetábulo mais profundo, mas sem a necessidade de uma perfuração, que permitia a mesma amplitude de movimentos que apresenta a pata dos dinossauros, estes com um acetábulo perfurado no qual se encaixa a cabeça do fêmur.

É interessante notar que, até as datas dos trabalhos desenvolvidos por Charig (1972) e Bonaparte (1984), pouco material que permitisse atribuir uma postura bípede para rauissúquios existia. No entanto, Charig confrontou a ideias corrente da época afirmando que:

A postura vertical dos membros, e não o bipedismo, é o caráter básico; ele sempre está associado à postura digitígrada e *algumas vezes* ao bipedismo, ambos consequentes de sua condição primária e, portanto, considerados secundários. (CHARIG, 1972, p. 122, tradução nossa, grifo do autor)⁴

Assim, mesmo tendo apenas evidências para as linhagens de ornitossúquios e indo contra a ideia mais aceita até então, Charig chamou a atenção para um padrão que foi, posteriormente, observado também na linhagem dos rauissúquios, mais especificamente entre os poposaurídeos, cujos representantes mais derivados também assumem posturas bípedes a partir de ancestrais já com postura ortógrada [*e.g. Effigia okeeffeae* (NESBITT, 2007)].

Por outro lado, a relação entre a postura ortógrada dos membros e a postura digitígrada dos pés não parece ser tão bem suportada, pelo menos no que se refere às linhagens de pseudossúquios. Parrish (1986, 1987) discutiu bem esta questão, mostrando que a grande maioria dos arcossauros pseudossúquios mantém uma postura plantígrada dos pés, mesmo nas formas que desenvolvem uma postura ortógrada dos membros. Além disso, o autor sugeriu que a postura ortógrada teria se desenvolvido apenas uma vez dentro da linhagem dos pseudossúquios, sendo uma característica comum para todos os aetossauros, rauissúquios e crocodilomorfos, sendo que os crocodilos atuais teriam desenvolvido, secundariamente, uma postura preferencialmente planígrada como adaptação ao hábito aquático. Esta visão foi contra aquela sugerida por Benton (1984), que defendia dois eventos independentes na

⁴ Vertical limb posture, not bipedality, is the primary character; it is always accompanied by digitigrady and *sometimes* by bipedality, both consequent upon its prior adoption and, therefore, regarded as secondary.

aquisição da postura ortógrada dentro de pseudossúquios: um na linhagem dos rauissúquios e outro na linhagem dos crocodilomorfos, com reversão nos representantes deste grupo que adquiriram hábitos aquáticos.

Uma listagem expressiva das características morfológicas específicas de cada elemento do membro posterior, associada às suas possíveis formas de funcionamento, indicando também as suas possibilidades posturais, foi elaborada por Parrish (1986) em um trabalho sobre adaptações locomotoras dos membros traseiros de pseudossúquios.

No trabalho de Parrish (1986), apesar de comparar a morfologia dos membros posteriores de grupos fósseis com a de representantes atuais, relacionando-a às suas possibilidades funcionais, nada foi dito sobre a possibilidade – ou não – da musculatura, que estaria necessariamente associada aos ossos, realizar as funções propostas pelo autor. O mesmo pode ser percebido no trabalho de Bonaparte (1984), no qual nenhuma inferência muscular foi sugerida e nem um comparativo morfológico com representantes atuais foi feito – mas esta atitude encontra uma atenuante no fato de não haver registro da existência de nenhum animal vivente que apresente as mesmas características da região sacral dos rauissúquios descritas e apontadas por Bonaparte. Nessa mesma linha, Hutchinson (2006), criticou o trabalho de Charig (1972) ressaltando que, ao traçar uma reconstrução demasiadamente simplificada da musculatura pélvica dos arcossauros, aquele autor acabou cometendo uma série de inferências mecânicas e funcionais errôneas.

O trabalho excepcional de Gatesy (1990) foi um dos poucos que apresentou, em um só estudo, informações anatômicas da musculatura do membro posterior de lagartos, crocodilos e aves, além de observações diretas do funcionamento do membro posterior de crocodilos e aves em movimento *in vivo* – através de cineradiografias e eletromiografias – para depois comparar os dados obtidos com a morfologia dos membros posteriores de representantes fósseis (*i.e.* dinossauros terópodos não avianos). Além disso, toda comparação foi feita em um contexto filogenético, baseado na metodologia cladística aplicada por Gauthier (1984, 1986) aos sáurios, grupo este que inclui os representantes atuais de lagartos, tartarugas, crocodilos e aves, além de todos seus parentes fósseis mais próximos, em um único grupo natural, ou seja, um grupo monofilético (*i.e.* Sauria – ver Figura 16 e nó 2 da Figura 1).

Porém, um trabalho como o de Gatesy (1990) só é possível quando se tem uma relação filogenética relativamente bem resolvida do grupo fóssil em questão, além de uma quantidade representativa de fósseis pelo menos parcialmente completos e bem preservados, a fim de se identificar e comparar as estruturas morfológicas em análise.

Gower (2000) indicou a falta de resolução na sistematização do grupo dos rauissúquios e a associou ao grande número de espécies compostas apenas por materiais esparsos e fragmentários, à ampla distribuição geográfica do grupo, à falta de trabalhos elementares sobre a anatomia detalhada dos espécimes e à escassez de estudos taxonômicos básicos.

Considerando o histórico de descobertas, as descrições e a preservação do material fóssil de rauissúquios, da forma como foram apontados por Gower (2000), pode parecer que os requisitos apresentados no parágrafo anterior façam parte de uma realidade muito distinta e distante daquela de seus parentes ornitossúquios, os dinossauros terópodos. No entanto, ao cenário apresentado por Gower (2000), podemos atualmente incorporar – pelo menos – seis trabalhos com descrições de novas espécies (*i.e.* BUTLER *et al.*, 2009; JALIL; PEYER, 2007; NESBITT; NORELL, 2006; PEYER *et al.*, 2008; SEN, 2005; SULEJ, 2005) e sete outros incluindo redescrições ou detalhamento da morfologia de espécies já descritas anteriormente (ALCOBER, 2000; GEBAUER, 2004; GOWER; SCHOCH, 2009; LAUTENSCHLAGER, 2008; NESBITT, 2005; NESBITT, 2007; WEINBAUM, 2002). Além destes, outros quatro trabalhos recentes contribuíram com novos achados de espécies já descritas (DESOJO; ARCUCCI, 2009; MASTRANTONIO, 2010; NESBITT, 2003; WEINBAUM; HUNGERBÜHLER, 2007).

Dessa forma, é possível dizer que, nos últimos dez anos, muitos trabalhos contribuíram com novos conhecimentos sobre as questões apontadas por Gower (2000) como cruciais tanto para uma compreensão mais detalhada da anatomia e das estruturas morfológicas dos rauissúquios, quanto para a resolução de suas relações filogenéticas.

Assim, uma reavaliação das características morfológicas associadas a funções específicas – como já foram apresentadas por Bonaparte (1984) e Parrish (1986), porém, com a incorporação dos dados levantados por Gatesy (1990) e dos novos materiais de rauissúquios encontrados nos últimos anos – contribuiria de maneira significativa ao nosso conhecimento

sobre como as estruturas locomotoras teriam evoluído especificamente dentro do grupo dos pseudossúquios.

Tal panorama já se encontra em um estágio bem mais avançado quando se busca pela evolução das estruturas locomotoras na linhagem dos ornitossúquios. Os trabalhos de Hutchinson e Gatesy (2000) e Hutchinson (2006) buscaram traçar a evolução da locomoção de arcossauros e os autores conseguiram identificar diversas etapas evolutivas deste processo, mas apenas para a porção terminal da linhagem de arcossauros que culmina nas aves. Nestes trabalhos, a forma encontrada nos crocodilos atuais foi assumida como basal, sendo considerada o estágio inicial da evolução da estrutura locomotora dos arcossauros. No entanto, como já foi mostrado anteriormente, o tipo de locomoção encontrado nos crocodilos é resultado de uma adaptação secundária ao hábito aquático e a transição entre uma postura mais ortógrada e planígrada poderia ter ocorrido diversas vezes [ver discussão em Parrish (1993) e referências citadas]. Sendo assim, estudos sobre a morfologia e funcionamento dos membros das linhagens terrestres de pseudossúquios também irão mostrar, seguramente, uma instigante sequência evolutiva, que foi independente, e não basal, daquela ocorrida entre os ornitossúquios.

2.3.5 Morfologia dos cursoriais e dos graviportais

Assim como as categorias estabelecidas por Charig (1972) para os tipos posturais referentes à posição dos membros em relação ao tronco do animal, também já foram sugeridas algumas categorias para os hábitos locomotores de animais terrestres (GREGORY, 1912). Classicamente, são reconhecidos os tipos cursoriais, subcursoriais, mediportais e graviportais (COOMBS, 1978). Estas categorias se relacionam com a capacidade de correr, ou manter uma corrida durante um período prolongado de tempo, no caso de animais cursoriais como os canídeos, ou então, em contrapartida, com a capacidade de suportar peso em detrimento da velocidade, como ocorre, por exemplo, nos elefantes, considerados graviportais (HILDEBRAND; GOSLOW, 2006).

Coombs (1978) realizou uma revisão das limitações físicas que atuam em animais cursoriais e graviportais, listando as características morfológicas relacionadas à capacidade - ou não - de correr. Além disso, o autor comparou as características listadas a uma grande

variedade de formas de dinossauros, a fim de determinar suas capacidades cursoriais. Entre as características listadas por Coombs, foi possível destacar algumas tipicamente encontradas em animais com maior capacidade de corrida, tais como: membros relativamente longos; membros anteriores curtos em bípedes; escápula "solta", com liberdade de rotação em quadrúpedes; articulações com apenas um plano de movimentação; elementos proximais dos membros curtos e mais robustos; elementos distais mais delgados e alongados; mãos e pés com o terceiro dígito mais comprido e os demais simétricos entre si (dígito 1 = dígito 5 e dígito 2 = dígito 4); postura digitígrada a unglígrada dos dedos; metapodiais firmemente articulados e dedos das extremidades interna e externa reduzidos ou ausentes (Figura 17).

Entretanto, estas categorias, assim como aquelas inicialmente propostas por Charig (1972) para a postura dos membros, não devem ser restringidas a conjuntos limitados, mas sim pertencer a um *continuum* de formas intermediárias entre as formas extremas. Este assunto, juntamente com uma revisão mais detalhada sobre os aspectos distintivos entre os hábitos locomotores de animais terrestres, também será abordado na seção "Estudos biomecânicos aplicados à estrutura locomotora de arcossauros" (p. 35), já que a maioria dos trabalhos referentes a este tema aplica conceitos mecânicos para diferenciar suas capacidades ou determinar suas limitações.

Com respeito à evolução da capacidade cursorial dos arcossauros, Carrano realizou uma série de estudos nos quais fez um levantamento das características morfológicas de mamíferos e também de diversas formas de dinossauros, analisando-as sob o ponto de vista mecânico (CARRANO, 1997, 1998, 1999, 2000). Desta forma, foi possível, primeiro, verificar quais as vantagens ou desvantagens mecânicas que certas formas morfológicas apresentariam quando comparadas entre si. Em seguida, tais características puderam então ser vinculadas a funções específicas, observadas em representantes atuais. Por fim, todas as características levantadas a partir de formas viventes que teriam alguma relação com a capacidade - ou não - de corrida, foram comparadas com as características morfológicas dos membros locomotores de animais extintos, no caso, dinossauros.

Em 1997, foi feito por Carrano um levantamento de diversos modelos mecânicos – inéditos ou já apresentados por outros autores – que explicariam o funcionamento e as principais vantagens trazidas pelas diferentes morfologias observadas em cada tipo de postura dos pés (*i.e.* plantígrada, digitígrada e unglígrada). Embora tenha utilizado apenas mamíferos

eutérios em sua comparação, suas observações puderam ser aplicadas, com algumas poucas modificações, a uma grande variedade de vertebrados terrestres, incluindo os arcossauros.

A articulação do tornozelo, ao final da fase de apoio da marcha de mamíferos digitígrados e plantígrados, por exemplo, foi tratada por Carrano (1997) de maneira simplificada, como uma alavanca interfixa – ou de primeira classe (Figura 18). Neste modelo, a tuberosidade do calcâneo representaria o braço de momento da força aplicada – equivalente à distância perpendicular da linha de ação da força ao eixo de rotação – e os metatarsais representariam o braço de momento da resistência, sendo a resistência o próprio peso do animal. A força aplicada, por sua vez, corresponderia ao esforço exercido pelo *M. gastrocnemius* para manter o sistema em equilíbrio. Portanto, teoricamente, calcâneos com maiores tuberosidades aumentariam a vantagem mecânica do sistema, oferecendo uma maior força muscular efetiva, o que seria vantajoso, por exemplo, para animais com altos pesos corporais, ou então oferecendo maior potência de arranque (*foot stroke*). No entanto, a amplitude e velocidade de deslocamento dos metatarsais (braço de momento da resistência) seriam reduzidas. O modelo inverso, com metatarsais alongados e/ou calcâneos com tuberosidades menores, favoreceria animais cursoriais, oferecendo-lhes maiores amplitudes de movimentos, além de maiores velocidades. Em contrapartida, a musculatura não suportaria pesos muito elevados.

Outros modelos apresentados por Carrano (1997), referentes à mobilidade dos dedos, tornozelo e joelho, focam a liberdade de giro em planos diferentes do plano paramediano. Em animais cursoriais, as trócleas existentes entre os côndilos de articulação do fêmur com a tíbia e do astrágalo com a tíbia (no caso dos mamíferos), são mais profundas (Figura 19) e os côndilos mais simétricos, o que leva a uma articulação mais limitada, apenas no plano paramediano. Em animais com menores capacidades de corrida tais articulações têm maior liberdade, podendo se movimentar em planos oblíquos ao paramediano.

A categorização de tipos posturais, como discutido na seção anterior, assim como dos hábitos locomotores, apesar de ser compreendida de uma maneira geral e facilmente visualizada, é difícil de ser definida de uma forma rigorosa. Normalmente as definições se aplicam bem para um grupo de animais, mas sempre há aqueles que apresentam as características que não se encaixam completamente nem em uma ou nem em outra categoria. Carrano (1999) ilustra bem essa problemática com a seguinte afirmativa:

[...] como pesquisas sobre a postura do membro em amniotas [...] e morfologia do tornozelo de arcossauros [...] tem mostrado, a utilização de padrões categóricos em casos como estes (e.g., Charig, 1972; Chatterjee, 1982), apesar de ocasionalmente ilustrativa, pode obscurecer o legítimo, e mais complexo, padrão dos dados biológicos. (CARRANO, 1999, p. 29, tradução nossa)⁵

Para evitar esse problema, ao invés de utilizar a categorização tradicional para os hábitos locomotores, Carrano utilizou uma sequência contínua multivariada – análoga ao espectro postural ilustrado por Oliveira (2010), apresentado na Figura 14 – baseada nas variações morfológicas relacionadas às suas potencialidades ou restrições biomecânicas. Assim, os termos "cursorial" e "graviportal" seriam as extremidades - e não as categorias - que compreenderiam toda a faixa de variações morfológicas e mecânicas dos membros relacionadas ao hábito locomotor (Figura 20 e Figura 21).

Em outro estudo sobre locomoção em arcossauros, utilizando modelos biomecânicos associados à morfologia e ao funcionamento dos membros posteriores, Carrano (1998) observou que as formas pelas quais mamíferos e aves se locomovem apresentam algumas diferenças fundamentais relativas à sua cinemática, distribuição das forças de compressão, flexão e torção, além de sua morfologia. Nas aves, cujo movimento seria guiado preferencialmente pela articulação do joelho (*knee-driven*), o fêmur assumiria uma posição mais horizontalizada, diferente do tipo de movimento guiado preferencialmente pela articulação da bacia (*hip-driven*) observado nos mamíferos atuais, no qual o fêmur assume uma postura mais verticalizada. Carrano, ao montar um modelo mecânico para analisar a distribuição das forças pelo fêmur em cada um dos tipos de posturas, notou que a postura assumida pelas aves implica em maiores pressões de torção sobre o fêmur, o que estaria diretamente relacionado a algumas diferenças morfológicas deste osso nas aves. Esta torção se encontraria minimizada pela postura mais vertical do fêmur assumida pelos mamíferos durante a locomoção (Figura 22).

⁵ [...] as investigations into amniote limb posture [...] and archosaur ankle morphology [...] have shown, the use of categorical types as such exemplars (e.g. Charig, 1972; Chatterjee, 1982), although occasionally illustrative, can obscure the genuine, more complex patterns present in biological data.

Comparando a morfologia do fêmur das aves e dos mamíferos com a de diversos grupos de dinossauros extintos, Carrano concluiu que a maioria dos dinossauros, exceto os terópodos mais derivados, apresentaria um tipo de locomoção guiada preferencialmente pela articulação da bacia, na qual o fêmur se manteria mais verticalizado durante a marcha, não estando sujeito a fortes pressões de torção, por não assumir posições tão horizontalizadas como a das aves atuais (comparar (C) e (E) com (B) e (D) na Figura 22). Apenas as linhagens mais próximas à origem das aves, tal como os terópodos celurosauros mais derivados, teriam desenvolvido diferenças significativas em seus padrões básicos de locomoção, assumindo um padrão locomotor similar ao das aves atuais (semelhante ao que está representado na Figura 22).

Em 2000, Carrano observou que mudanças como a expansão anterior e posterior da lâmina ilíaca, orientação medial da cabeça do fêmur e a elevação do trocânter menor sobre o fêmur, ocorreram diversas vezes de maneira independente dentro da linhagem dos dinossauros. Tais mudanças estariam relacionadas às alterações nas funções de determinados grupos musculares, que apresentariam uma função predominantemente de protração (puxando o membro em sentido anterior) e retração (em sentido posterior), em contrapartida à função de abdução (deslocamento lateral) e adução (deslocamento medial do membro) que seria característica das formas mais basais com posturas intermediárias entre a planígrada e a ortógrada.

Os trabalhos de Carrano, assim como o de Hutchinson e Gatesy (2000) (discutido na seção 2.3.4, referente aos tipos posturais), apresentaram um panorama de como alguns detalhes das formas de locomoção poderiam ter evoluído ao longo de algumas linhagens de arcossauros. No entanto, mais uma vez, o enfoque foi direcionado aos ornitossúquios, sem nenhum comentário sobre como estes mecanismos poderiam ter evoluído nas linhagens dos pseudossúquios.

2.3.6 Estudos biomecânicos aplicados à estrutura locomotora de arcossauros

A biomecânica pode ser entendida como o estudo do funcionamento mecânico dos organismos vivos ou de parte deles. Dessa forma, a aplicação de qualquer princípio mecânico, matemático ou físico, para explicar uma problemática biológica pode ser considerado uma

análise biomecânica. Na zoologia, seu uso levou a uma melhor compreensão de inúmeras questões referentes a praticamente todos os grupos animais, sejam eles vertebrados ou invertebrados, viventes ou extintos.

É possível identificar dois ramos distintos da biomecânica nos quais os problemas podem ser tratados: a estática, que trata sistemas em equilíbrio (parados ou em velocidade constante), e a dinâmica, que trata de sistemas submetidos à aceleração, incluindo a mudança de direção dos corpos. Além disso, descrições sobre como se dão determinados movimentos durante a execução de alguma atividade são abarcados pela cinemática, ao passo que a cinética estuda diretamente a ação das forças, por exemplo, que atuam sobre as estruturas, ou que são necessárias para realizar determinados movimentos (HAMILL; KNUTZEN, 2008).

Alexander (1983), em seu livro sobre mecânica animal, fez uma apresentação de diversos princípios mecânicos, tais como forças, cinemática e resistência de materiais, além de expor suas aplicações nas mais diversas áreas da biologia animal. Como referência básica, o livro de McGowen (1999) também se mostra bastante interessante por ilustrar como as propriedades mecânicas de elementos biológicos podem e foram medidos, na prática, em laboratórios, através de metodologias experimentais.

O livro de Hamill e Knutzen (2008) apresentou alguns conceitos e termos básicos utilizados na biomecânica do movimento humano – aplicados, principalmente na área médica e desportiva – que podem, e devem, ser empregados pelos interessados no aproveitamento desta ciência para os campos da paleontologia e zoologia em geral.

De forma simplificada, os trabalhos que consideram padrões biomecânicos para explicar o funcionamento de sistemas biológicos, usam modelos matemáticos ou físicos. Os modelos matemáticos descrevem e simulam situações definidas através de um conjunto de variáveis relacionadas a um sistema biológico específico. Modelos físicos permitem uma melhor visualização e compreensão do sistema, além de possibilitarem uma comparação com modelos matemáticos que descrevem um mesmo sistema, permitindo testá-los. Muitas vezes, modelos físicos também são utilizados para se observar respostas a determinadas condições dificilmente observáveis em animais vivos (ALEXANDER, 2003).

Em geral, todos os modelos biomecânicos são representações simplificadas de modelos biológicos existentes, o que não significa que não possam simular com perfeição as respostas que apresentaria o sistema real. Todavia, deve-se conhecer as limitações de cada modelo, a fim de compreender suas aplicações reais, além de suas restrições. Hutchinson (2006) chamou a atenção para duas questões que sempre se deve ter em mente ao se trabalhar com modelos biomecânicos, especialmente com respeito à reconstrução de hábitos locomotores de animais extintos. Primeiramente, todo modelo físico deve se basear em conhecimentos empíricos e em uma metodologia que seja aplicável também em representantes atuais, dando mais confiabilidade ao método – "fazer um dinossauro se mover de maneira 'convincente' só é uma conclusão confiável se for baseada em um método válido" (HUTCHINSON, 2006, p. 524, tradução nossa)⁶. Além disso, mais do que buscar por uma resposta em um único valor de resultado, deve-se atentar para toda a faixa de resultados possíveis, levando em conta as faixas que as variáveis inferidas ou estimadas podem assumir, por se tratar de um material fóssil e não preservar determinadas características. Finalmente, deve-se considerar, ainda, que as simplificações assumidas para o modelo também podem interferir nas interpretações desses resultados.

2.3.6.1 Cinética dos tipos posturais

Blob e Biewener (1999, 2001) realizaram uma grande contribuição ao apresentarem os dados experimentais obtidos para os valores das tensões atuantes no fêmur e na tíbia de crocodilos e lagartos (*i.e. Aligator mississippiensis* e *Iguana iguana*) durante a locomoção. Inclusive, foi possível observar as diferenças na magnitude destas forças quando diferentes graus de posturas mesógradas eram assumidos. Como havia sido previsto pelos modelos biomecânicos, lagartos e crocodilos experimentam maiores forças de torção no fêmur e na tíbia como consequência de um andar mais planígrado. No entanto, foi verificado que as forças de compressão aumentavam quando posturas mais próximas à ortógrada eram

⁶ ... making a dinosaur move 'convincingly' is a trustworthy conclusion only if it's based on a valid method.

assumidas (Figura 23). Este último dado foi inesperado, uma vez que se acreditava que uma maior verticalização dos membros estaria relacionada com o aumento do tamanho, justamente como uma forma de reduzir os estresses sobre os ossos durante a locomoção. Outro resultado interessante foi o de que os fatores de segurança para a torção, nos quais operam os ossos dos membros dos crocodilos e dos lagartos, foram cerca de duas vezes maiores do que aqueles observados para as aves e para os mamíferos.

Integrando os dados experimentais apresentados acima com um modelo biomecânico elaborado para calcular as forças de flexão atuantes no fêmur, Blob (2001) testou a hipótese de que o uso de múltiplas posturas por um único indivíduo – inicialmente proposta por Kemp (1978) para o terápsido terocefálio *Regisaurus jacobii* – seria uma característica basal presente nas linhagens que teriam dado origem à postura ortógrada mais estrita, observada hoje em dia na maioria dos mamíferos. Calculando as forças máximas e mínimas de tração e compressão para uma ampla faixa de posturas assumidas pelo fêmur (mais ou menos horizontalizado), foi observado que os limites das pressões calculadas permaneciam abaixo dos valores considerados críticos para espécies de mamíferos, crocodilos e lagartos atuais, em todas as posturas femorais consideradas – variação do ângulo entre a força de reação do solo e o fêmur de 10° (postura menos planígrada) a 70° (postura mais planígrada)⁷. Neste mesmo trabalho, foi observada a simetria da morfologia das seções transversais do fêmur e da tíbia nas linhagens basais de sinápsidos terapsídeos, indicando uma possível relação com atuações de forças predominantemente de torção, no caso de seções mais simétricas, ou de flexão, no caso de seções mais assimétricas (Figura 24).

Kubo e Benton (2007) aplicaram a equação criada a partir do modelo biomecânico elaborado por Blob (2001) a cinco gêneros distintos de arcossauromorfos – *i.e.* o rincossauro *Stenaulorhynchus* (arcossauromorfo basal que estaria representado como um dos grupos irmãos dos arcossauriformes ilustrados na Figura 10), o eritrossuquídeo *Erythrosuchus*, o rauissuquídeo *Batrachotomus* e dois aetossauros estagonolepidídeos *Desmatosuchus* e

⁷ Notar que estes ângulos são em relação a um eixo vertical e não ao eixo horizontal, como mostrado na Figura 23

Typothorax – para calcular as forças que atuavam sobre os respectivos fêmur em diferentes posturas para cada um dos grupos. Os autores partiram da ideia de que estes animais deveriam assumir aquelas posturas que exercessem menores pressões sobre os ossos, minimizando os riscos de lesões. Desta forma, os resultados que apresentassem um decréscimo nas forças de tração e compressão do fêmur à medida que o grau de abdução diminuísse (*i.e.* menores pressões atuando sobre o fêmur em posturas cada vez mais ortógradas), indicariam que a postura ortógrada, ou algo próximo a ela, seria aquela preferencialmente utilizada. Caso contrário – menores pressões para posturas mais planígradas – indicaria um tipo de locomoção mais parecida com a dos lagartos atuais, nas quais os membros se encontram mais afastados do plano sagital. Apesar dos resultados para alguns grupos terem sido pouco claros, o modelo biomecânico mostrou-se em conformidade com a maioria das posturas determinadas tradicionalmente para os grupos em questão com base nas estruturas morfológicas. Apenas o eritrossuquídeo, que normalmente era reconstituído com uma postura mais planígrada [ver Parrish (1986)], provavelmente teria uma postura mais ortógrada, já que o modelo mostrou que uma postura mais planígrada levaria a valores excessivamente altos para as forças de tração e compressão sobre o fêmur deste animal. Os autores analisaram também a simetria das seções transversais dos ossos, como mencionado no parágrafo anterior, para complementar as observações feitas para a variação das forças calculadas.

O trabalho de Kubo e Benton (2007), apesar de incluir um número limitado de táxons, constitui-se num dos únicos com aplicação direta de um modelo biomecânico no qual foi possível discutir algo sobre a evolução da estrutura locomotora especificamente para o grupo dos pseudossuquios dentro de Archosauria. Uma questão interessante levantada pelos autores foi se os arcossauros basais teriam adquirido uma postura ortógrada em decorrência do aumento de tamanho, evitando assim altas tensões sobre os ossos dos membros, ou se eles teriam adquirido primeiro a postura ortógrada, a qual teria permitido, em seguida, que algumas linhagens desenvolvessem maiores tamanhos. Segundo o estudo sobre a morfologia funcional do sistema locomotor dos rauissuquios já apresentado anteriormente (BONAPARTE, 1984), a postura ortógrada teria evoluído independentemente dentro da linhagem dos pseudossuquios em resposta ao aumento do tamanho das espécies deste grupo. No entanto, Kubo e Benton (2007) chamaram a atenção para o fato de que a postura ortógrada em mamíferos e dinossauros basais surgiu em ancestrais de pequeno porte. Os autores afirmaram ainda que:

"Se as estruturas dos membros que evitam o aumento das tensões em posturas parassagitais tivessem sido adquiridas gradualmente em táxons mais basais, mudanças evolutivas contemporâneas poderiam ter ocorrido mais facilmente." (KUBO; BENTON, 2007 p. 1527, tradução nossa)⁸

Desta forma, as mudanças posturais poderiam ter ocorrido diversas vezes e de maneira independente nas várias linhagens de arcossauros com tendências ao aumento de tamanho, caso seus ancestrais já apresentassem as adaptações necessárias para minimizar o efeito das tensões sobre os ossos dos membros ao adotar uma postura mais ortógrada.

2.3.6.2 Resistência, suporte a cargas e cinemática da coluna vertebral

Outra questão importante levantada por Alexander (1985) e que já havia sido trabalhada por Preuschoft em 1976, se refere às forças de sustentação suportadas pela coluna vertebral. Nesta análise, pode-se fazer uma analogia entre a coluna vertebral e uma viga sustentada por um pilar, no caso de animais bípedes, ou por dois, se compararmos com animais quadrúpedes (Figura 25).

Analisando as distribuições destas forças ao longo da série vertebral, é possível determinar o tipo de postura dominante utilizada para um dado táxon, cuja coluna vertebral tenha sido preservada e possibilite o acesso a informações como a área do centro vertebral e a altura do espinho neural (Figura 26).

Além disso, o estudo da mobilidade entre as vértebras contribui para esclarecer aspectos locomotores dos vertebrados terrestres. Kuznetsov e Tereschenko (2010) compararam as vértebras de mamíferos com as de dinossauros, por serem ambas do tipo acélicas, separadas por discos vertebrais, diferente das formas encontradas em lagartos, crocodilos e aves. Neste trabalho, os autores elaboraram um modelo cinemático para as possibilidades de movimento realizadas pelas vértebras, quantificaram a amplitude de cada

⁸ If the limb structures that do not increase stresses in erect posture had been acquired gradually in more basal taxa, contemporaneous evolutionary change could have occurred more easily.

movimento usando dados experimentais de mamíferos atuais e elaboraram uma equação que relaciona a dimensão de algumas estruturas vertebrais com suas possibilidades e amplitudes de movimentação. Desta forma, utilizando apenas algumas medidas de estruturas morfológicas de vértebras de animais extintos, foi possível quantificar as capacidades de flexão e extensão da coluna, além de sua mobilidade lateral.

Apesar da maioria dos rauissúquios serem tradicionalmente considerados quadrúpedes, Weinbaum (2008) levantou uma série de características morfológicas – além de evidências do molde interno do crânio, como a comparação entre os lobos cerebrais relacionados ao equilíbrio em quadrúpedes e bípedes e evidências biomecânicas, tal como a distribuição das forças de sustentação e suporte ao longo da coluna vertebral – que indicariam uma postura bípede para *Postosuchus kirkpatricki*. No entanto, este tema ainda permanece controverso, como pode ser visto no trabalho de Peyer e colaboradores (2008), no qual os autores sugeriram uma postura quadrúpede para o mesmo gênero (sem descartarem a possibilidade de uma postura bípede facultativa), com base em características morfológicas dos membros anteriores e da cintura escapular. Apesar de não realizarem uma análise biomecânica ou morfofuncional mais aprofundada, chamaram a atenção para o fato de *Postosuchus* ser o único gênero, dentre os rauissúquios, no qual os ossos da mão estão completamente preservados, sendo possível observar características como presença de uma garra bem desenvolvida apenas no dígito I e metacarpais firmemente articulados, que seriam típicas de um animal com hábito quadrúpede.

2.3.6.3 Cinemática e mecânica das articulações em grupos atuais

Alguns excelentes trabalhos experimentais envolvendo, principalmente, a cinemática dos membros locomotores (REILLY; ELIAS, 1998) e a mecânica das articulações (BRINKMAN, 1980) de crocodilos atuais contribuíram para a compreensão das formas pelas quais a estrutura locomotora desta linhagem de arcossauros pode ter evoluído.

Reilly e Elias (1998), ao utilizarem a forma de locomoção dos crocodilos para tentar explicar como poderia ter ocorrido a transição entre as posturas planígrada e ortógrada nos vertebrados terrestres, observaram que, na verdade, o tipo de movimento reconhecido como planígrado descrito para os crocodilos seria muito distinto daquele realizado pelos lagartos e

salamandras. Além disso, apesar da locomoção através da postura mesógrada ("caminhada alta" ou *high walk*) apresentar algumas diferenças cinemáticas quando comparada à locomoção através da postura planígrada adotada pelo mesmo animal, foi notado que ambas as formas de locomoção apresentaram muito mais semelhanças do que se imaginava até então, podendo esta última ser considerada uma versão agachada da caminhada alta, ou então uma "caminhada baixa" (*low walk*), como sugerida pelos autores (Figura 27).

As conclusões de Reilly e Elias (1998) fortaleceram ainda mais a hipótese de que a forma de locomoção dos crocodilos teria sido adquirida de forma secundária, provavelmente de ancestrais terrestres com uma postura ortógrada. Assim, apresentariam um tipo derivado de postura mesógrada que, portanto, não serviria como modelo intermediário para explicar a transição evolutiva da postura planígrada para a ortógrada, ocorrida mais de uma vez entre os arcosauros.

Outro trabalho experimental influente, baseado em princípios mecânicos associados a descrições anatômicas e morfológicas para explicar o funcionamento do membro posterior de crocodilos atuais, foi o de Brinkman (1980). Neste trabalho, o autor também descreveu os tipos de locomoção com postura mesógrada e planígrada adotada pelos crocodilos, porém com o enfoque de detalhar o tipo de movimento descrito pelo complexo crural-tarsal-metatarsal, a fim de obter indícios sobre o funcionamento do mesmo, já que trabalhos anteriores – como o de Schaeffer (1941), discutido na seção de morfologia funcional – trataram a questão de maneira mais básica, sem apresentar os detalhes necessários para se compreender de forma mais aprofundada a questão.

2.3.7 Integrando biomecânica e morfologia comparada

Para concluir, alguns aspectos do trabalho de Brinkman (1980) serão tratados com um pouco mais de detalhes, já que se trata de um estudo que integrou praticamente todas as principais etapas abordadas, muitas vezes individualmente, nos trabalhos até agora apresentados nessa revisão – *i.e.* descrição anatômica e morfológica da musculatura e dos ossos de representantes atuais comparada com a de grupos filogeneticamente próximos; elaboração de modelos biomecânicos para testar hipóteses para o funcionamento de determinadas estruturas; comparação com representantes fósseis filogeneticamente

relacionados, inferindo possibilidades ou restrições funcionais; e, finalmente, delineamento de uma possível sequência evolutiva da estrutura em questão ou de sua função ao longo das diversas linhagens relacionadas.

Com respeito à variedade de posturas assumida pelos crocodilos, Brinkman observou que tal capacidade se deve, em parte, ao fato da porção proximal da *crus* apresentar certa liberdade de rotação com relação ao fêmur, além de uma possível rotação dos metatarsais sobre os tarsais, independente da *crus*.

Sobre o tornozelo, a articulação do tarsal distal IV sobre o calcâneo – representando uma articulação do tipo mesotarsal – já havia sido superficialmente proposta por Schaeffer (1941), porém sem nenhuma função aparente. Integrando os dados anatômicos observados, a sequência de imagens filmadas e o modelo cinemático proposto para tal articulação, Brinkman mostrou que esta articulação possibilitaria um aumento do movimento de extensão relativa da perna em relação aos metatarsais, permitindo um alinhamento dos mesmos com aquela. Tal posicionamento seria adotado para uma postura de repouso dos pés, enquanto o animal se encontrasse parado sobre o solo. Além disso, o autor evidenciou que o sistema de alavancas proporcionado pela tuberosidade do calcâneo difere daquele observado nos mamíferos – apesar das relações mecânicas se manterem as mesmas, como já discutido anteriormente – pelo fato do *M. gastrocnemius* não se inserir diretamente na tuberosidade do calcâneo, mas sim na porção proximal do metatarsal V, eliminando a força de flexão que este músculo exerce sobre o calcâneo, da maneira como ocorre nos mamíferos (Figura 28). A posição mais ventralizada do metatarsal V em relação aos outros metatarsais cria uma situação análoga ao arco longitudinal do pé dos humanos, minimizando as forças de flexão nas quais os metatarsais estariam sujeitos (Figura 28). Ainda no que se refere ao tornozelo, Brinkman (1980) ressaltou que a orientação parcialmente lateralizada da tuberosidade do calcâneo se justifica, pois com o desenvolvimento do ciclo da marcha durante a locomoção, o pé assume uma posição mais lateral, orientando a tuberosidade em sentido posterior. Desse modo, quando o *M. gastrocnemius* for requerido – na fase da propulsão, na qual ocorre a extensão plantar – sua ação será perpendicular ao eixo de extensão dos metatarsais, evitando assim que este músculo introduza qualquer componente de rotação a este sistema (Figura 28).

Por fim, referente às porções proximais dos metatarsais dos crocodilos, foi observado um tipo de extensão plantar diferenciada para cada um dos metatarsais, o que permitiria uma

rotação lateral do pé. Tal mobilidade apresenta uma importante função para estes animais, uma vez que possibilita a rotação dos metatarsos durante a locomoção (Figura 29), quando utilizando uma postura do tipo planígrada. Tal característica se mostrou mais uma evidência a favor da hipótese de que a postura planígrada foi adquirida secundariamente pelos crocodilos, pois, quando comparada com outros grupos de pseudossúquios, tal como o rauissúquio *Saurosuchus*, foi observado que a morfologia dos metatarsais, neste último, apresenta uma íntima associação entre seus elementos, além de um arco transversal presente e bem desenvolvido, dificilmente permitindo o tipo de rotação necessária para uma postura planígrada.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL

3.1.1 Material estudado

O material principal utilizado para a realização deste trabalho foi o espécime UFRGS-PV-0629-T, que compreende um esqueleto parcialmente completo de um indivíduo, possivelmente sub-adulto, de *Prestosuchus chiniquensis* (Figura 30).

Neste, estão presentes praticamente todos os elementos do sínclânio, exceto pelo vômer e palatino que até o momento ainda não foram encontrados ou identificados.

Entre os elementos pós-cranianos, faltam alguns elementos das porções mais distais dos membros e da cauda e os ossos das mãos e dos pés (exceto por um metacarpal, além de algumas falanges do pé), assim como não foram preservados os ossos das articulações carpais nem tarsais e apenas a porção proximal do rádio e da ulna esquerda estão presentes. As clavículas também não se encontram preservadas. Com relação à cauda, apenas as três primeiras vértebras caudais se encontram preservadas e estavam articuladas entre si com a última sacral (Figura 30 e Figura 31).

Outros materiais da Coleção de Paleontologia de Vertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul [UFRGS-PV], além de materiais de outras instituições, foram consultados para fins comparativos e complementares às metodologias empregadas. Entre eles é possível listar os seguintes:

- **CP E2 239**, correspondente ao esqueleto craniano e pós-craniano, incluindo um fêmur bem preservado de um táxon pertencente a *Rauisuchia* [Museu Paleontológico e Arqueológico Professor Walter Ilha, São Pedro do Sul];
- **UFPel 014**, vértebra sacral de um saurísquio indeterminado [Coleção de Paleozoologia de Vertebrados da Universidade Federal de Pelotas];

- **MCN-FZB 1864** (réplica), fêmur bem preservado de um dinossauro saurísquio indeterminado [Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul – Paleovertebrados, Porto Alegre];
- **UFRGS-PV-0137-T**, tíbia de rauissúquio indeterminado;
- **UFRGS-PV-0152-T**, compreendendo o esqueleto praticamente completo de um rauissúquio indeterminado, incluindo a cintura pélvica, fêmur, tíbia e fíbula além de dois possíveis calcâneos;
- **UFRGS-PV-0408-T**, crânio e esqueleto pós-craniano praticamente completo e desarticulado, incluindo uma sequência de 30 vértebras, de um rincossauro (*Hyperodapedon*).
- **UFRGS-PV-0472-T**, fêmur de rauissúquio indeterminado;
- **UFRGS-PV-0725-T**, esqueleto articulado de *Guaibasaurus candelariensis*, incluindo vértebras dorsais, sacrais e caudais proximais, cintura pélvica completa e membros pélvicos parcialmente completos (fêmures, tíbias e fibulas além de alguns elementos tarsais proximais e distais).
- **UFRGS-PV-0761-T**, púbis e ílio direitos de um dinossauro saurísquio indeterminado;
- **UFRGS-PV-1099-T**, vértebras sacrais, ambos os ílios e fêmures, porção proximal da tíbia esquerda, fíbula esquerda e ossos do pé esquerdo articulados (metatarsais, falanges proximais, mediais e ungueais) de um dinossauroomorfo basal;

Além dos materiais fósseis, foram utilizados também materiais osteológicos de representantes atuais de crocodilos e aves da coleção didática do Setor de Paleovertebrados da UFRGS.

Finalmente, um modelo em escala de *P. chiniquensis* reconstruído em argila pelo Dr. Leonardo Morato, um modelo 3D virtual em escala do mesmo táxon, reconstruído pelo Dr.

Adolfo Bittencourt, além de um modelo de plástico comercial de *Postosuchus sp.*, também foram utilizados para as estimativas de massa (Figura 32).

As medidas lineares de até 15 cm foram tomadas com paquímetro Mitutoyo® (200 mm \pm 0,05), ao passo que, para as medidas lineares acima de 15 cm e as circunferências foram utilizadas fita métrica (150 cm \pm 0,5), trena (300 cm \pm 0,1) e um paquímetro Mitutoyo® (60 cm \pm 0,02). Volumes de até trezentos mililitros foram medidos com uma proveta de 100 mL \pm 1 e as massas foram tomadas através do uso de uma balança digital (Electronic Kitchen Scale, WH-B05, 5.000 g \pm 1). Foram utilizados também becker, peneira e areia fina.

Todo o material foi registrado com câmera fotográfica digital Canon PowerShot SX-110-IS (9 Mega Pixels) e Panasonic Lumix DMC-TS1 (12 Mega Pixels). O material depositado na Coleção de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS foi, quando possível, digitalizado em 3 dimensões, a partir de fotografias digitais em duas dimensões, utilizando o software 3D Software Object Modeller Pro versão 2.1 (3DSom® Pro 2.1) e através de tomografia computadorizada disponibilizada pelo Hospital de Clínicas de Porto Alegre. As peças digitalizadas em 3D foram reconstruídas e visualizadas utilizando-se o programa de modelagem 3D Autodesk® Maya®, versão 2008. O tratamento das imagens 2D e 3D foi feito através de dois Desktops: um com processador Intel Pentium4 2,66GHz e 1,5Gb de memória RAM; e outro, com processador Intel Core 2 Duo 2,53GHz e 4 Gb de memória RAM.

3.2 MÉTODOS

Diferentes metodologias foram utilizadas a fim de se alcançar os objetivos propostos. Inicialmente, foram feitas estimativas de massa corporal referentes ao exemplar UFRGS-PV-0629-T de *Prestosuchus chiniquensis*, utilizando-se metodologias distintas, de forma que cada estimativa obtida pudesse ser comparada e discutida. Em seguida, foram determinadas as homologias entre músculos e grupos musculares da coxa de aves e crocodilos, com base nos trabalhos que já discutiram esta questão e uma nomenclatura única, tanto para os músculos quanto para as estruturas ósseas, foi determinada para ser utilizada na reconstrução muscular do táxon extinto. A seguir, foi aplicado o método de cladismo reverso para se estabelecer quais destes músculos poderiam estar presentes em *P. chiniquensis*. Por fim, alguns modelos

biomecânicos foram aplicados para que hipóteses sobre determinados hábitos locomotores pudessem ser confirmadas ou descartadas.

Um detalhamento de cada uma destas metodologias será apresentado a seguir, de forma que se possa compreender melhor a discussão de cada um dos resultados obtidos.

3.2.1 Estimativa da massa corporal

Para se estimar a massa de animais extintos é comum recorrer a apenas uma metodologia, utilizando-a indiscriminadamente, independente do grupo a ser analisado (*e.g.* ERICKSON; TUMANOVA, 2000; GAUTHIER *et al.*, 2011; KUBO; BENTON, 2007). Neste trabalho, optou-se por empregar métodos distintos para se estimar a massa corporal do espécime UFRGS-PV-0629-T, de modo a permitir uma comparação entre os diversos métodos existentes, além de uma discussão mais rica acerca dos resultados obtidos.

De uma maneira geral, os métodos utilizados para estimativas de massas podem ser enquadrados, basicamente, em três modelos:

1. Reconstruções tridimensionais em escala;
2. Modelos estatísticos (como regressão linear);
3. Modelos matemáticos (como equações para determinar volumes de figuras geométricas complexas).

Todavia, não foi possível examinar todas as metodologias levantadas. Devido à complexidade do embasamento teórico necessário para sua aplicação, algumas destas abordagens não foram, por ora, implementadas – o que requereria um aprofundamento e especialização na técnica empregada, e já que a análise de metodologias para a estimativa da massa de formas extintas não foi parte do objetivo primordial desta tese. Alguns exemplos destas técnicas incluem os trabalhos de Henderson (1999), Hurlburt (1999) e Montani (2001). Outras análises não consideradas foram aquelas que utilizaram a digitalização em 3D de todo o esqueleto fóssil para se reconstruir o volume corporal sobre a estrutura esquelética original, mantendo-se assim as proporções de maneira mais precisa (*e.g.* GUNGA *et al.*, 2007; HUTCHINSON; NG-THOW-HING; ANDERSON, F., 2007). Além da massa, tais metodologias

permitem estimar volumes de segmentos específicos do corpo, além de indicarem outras variáveis úteis para análises biomecânicas, como por exemplo, o centro de massa. No entanto, é necessário que a maior parte do esqueleto do espécime analisado esteja preservada, assim como ter o equipamento necessário, tal como, aparelhos de tomografia ou escâneres a laser – ou pelo menos algum convênio com instituições que disponibilizem tais equipamentos – para que a digitalização de todos os elementos seja possível.

3.2.1.1 Modelos reconstruídos em escala

No primeiro modelo, se encaixa a metodologia desenvolvida por Colbert em 1962, que estimou a massa de formas extintas de dinossauros a partir de modelos tridimensionais feitos em escala. No presente trabalho, foi utilizada esta metodologia, com algumas modificações, para se calcular o volume que o modelo feito em argila de *P. chiniquensis* e o modelo comercial em plástico, representativo de *Postosuchus*, apresentariam, sendo então transformado para o volume que estes modelos teriam, assumindo o tamanho real do material em estudo. Estes volumes foram então multiplicados pela densidade específica assumida para o animal extinto, obtendo-se então as estimativas de sua massa corporal total.

Para se estimar a massa de UFRGS-PV-0629-T, primeiramente, foi determinado o fator de escala a partir do qual os modelos de argila e plástico foram elaborados. Para isto, foram tomadas as medidas lineares do comprimento do ramo mandibular, fêmur, úmero, largura da porção posterior do teto craniano e comprimento desde a porção mais anterior do crânio até o início da cauda do material fóssil (assumindo como sendo aproximadamente o comprimento rostro-cloacal) (Figura 33). Estas medidas foram divididas pelos comprimentos equivalentes a estas mesmas porções nos dois modelos em escala, como mostra a equação abaixo:

Equação 1

$$F_{elem} = L_{elem.real} / L_{elem.mod}$$

sendo *elem* cada porção medida (*i.e.* mandíbula, fêmur, etc), *F* o fator de escala, *L_{real}* a medida real no fóssil e *L_{mod}* a mesma medida equivalente em cada um dos modelos.

As medidas nos modelos foram obtidas através de um paquímetro Mitutoyo® 200 ($\pm 0,05$) mm e as medidas no material fóssil foram obtidas através de um paquímetro Mitutoyo® 60 ($\pm 0,02$) cm. Cada elemento foi medido cinco vezes e o valor médio foi utilizado como referência para o cálculo dos fatores. No caso dos elementos pares (*i.e.* fêmur, úmero e ramo mandibular), quando se encontravam preservados, foram tomadas as cinco medidas de cada um dos lados e a média total foi utilizada como referência para o elemento.

Cada fator de escala obtido separadamente foi então somado e dividido pelo número total de fatores individuais utilizados (n) – no caso 5 – obtendo-se então um fator de escala médio (\bar{F}), como indicado na equação abaixo:

Equação 2

$$\bar{F} = \frac{\sum_{i=1}^n F_i}{n}$$

Em seguida, foi calculado o volume ocupado por cada um dos modelos. Para isso, foram utilizadas, uma garrafa PET, com capacidade para 1,5 L, com sua tampa cortada, areia fina peneirada, uma proveta de 100 (± 1) mL e uma balança de 5.000 (± 1) g. Duas maneiras para se calcular o volume dos modelos foram testadas.

Na primeira delas, mais próxima à proposta de Colbert (1962), o recipiente foi completamente preenchido com a areia fina – agitando e batendo levemente o recipiente sobre a bancada, para que a areia se acomodasse e ocupasse todo o espaço vazio – e nivelado com o uso de uma régua. Esse volume determinado de areia foi então retirado do recipiente, o modelo inserido, e a areia novamente assentada e nivelada. O volume de areia excedente foi medido com a proveta e então registrado.

A segunda maneira testada constitui-se de uma adaptação na metodologia proposta por Colbert (1962). Nela, ao invés de se fazer a leitura direta do volume de areia que o modelo ocupa, este volume foi pesado em uma balança digital dando mais precisão à leitura das medidas realizadas. No entanto, esta metodologia requer o conhecimento da densidade da areia, que foi obtida dividindo a massa registrada para um volume fixo de 100 mL ou 50 mL de areia. O volume final de areia excedente foi então calculado dividindo-se a massa registrada pela densidade da areia.

Todas as etapas foram repetidas cinco vezes para cada modelo (*i.e.* argila e plástico) e para cada uma das duas maneiras apresentadas acima. Dessa forma, foi possível calcular um volume médio para cada modelo e determinar qual das duas metodologias apresentou um menor erro, através da comparação do desvio padrão obtido para cada uma das médias.

Para se obter o volume do animal em tamanho real (V) o volume de cada modelo (V_{mod}) foi multiplicado pelo cubo da escala linear média (que nos dá o fator de escala volumétrica), como mostra a equação abaixo:

Equação 3

$$V = V_{mod} \cdot \bar{F}^3$$

Por fim, para se obter a massa corporal do material em estudo (M) o seu volume foi multiplicado pela densidade (d) assumida para este animal:

Equação 4

$$M = V \cdot d$$

Colbert (1962) usou para os dinossauros um valor de $d = 0,9$ kg/L. Outros autores assumem uma densidade igual a da água, *i.e.* 1,0 kg/L (ALEXANDER, 1989; HURLBURT, 1999), no entanto, foi observado na literatura que os limites das densidades de animais terrestres viventes podem estar entre 1,08 e 0,85 kg/L para crocodilos, adultos e jovens respectivamente (COTT, 1961 *apud* ALLEN; PAXTON; HUTCHINSON, 2009; SEEBACHER; GRIGG; BEARD, 1999; ALLEN; PAXTON; HUTCHINSON, 2009), e 0,85 kg/L para aves como o emu (SEEBACHER 2001). Neste trabalho, foi utilizado o valor de 0,95 ($\pm 0,15$) kg/L.

Conforme Vuolo (1996), a incerteza de uma função W (ΔW) pode ser calculada a partir das incertezas dos parâmetros que compõem esta função, através da seguinte equação:

Equação 5

$$\Delta W = \sqrt{\left(\frac{\partial W}{\partial a} \cdot \Delta a\right)^2 + \left(\frac{\partial W}{\partial b} \cdot \Delta b\right)^2 + \left(\frac{\partial W}{\partial c} \cdot \Delta c\right)^2 + \dots}$$

sendo Δa , Δb , Δc , ... as incertezas de cada um dos parâmetros e $\frac{\partial W}{\partial a}$, $\frac{\partial W}{\partial b}$, $\frac{\partial W}{\partial c}$, ... as derivadas parciais de W com relação a cada um dos parâmetros.

Para a equação:

Equação 6

$$M = V_{mod} \cdot \bar{F}^3 \cdot d$$

a sua incerteza pode ser dada como:

Equação 7

$$\Delta M = \sqrt{(\bar{F}^3 d \cdot \Delta V_{mod})^2 + (3\bar{F}^2 V_{mod} d \cdot \Delta \bar{F})^2 + (\bar{F}^3 V_{mod} \cdot \Delta d)^2}$$

sendo ΔV_{mod} o desvio padrão das cinco medidas obtidas para o volume do modelo, $\Delta \bar{F}$ o desvio padrão entre os fatores de escala de cada elemento e Δd a incerteza assumida para a densidade do animal, conforme mencionado acima.

Para cada uma das massas estimadas foi calculada a propagação das incertezas dos parâmetros envolvidos.

Além do modelo de argila, reconstruído pelo paleoartista Leonardo Morato, e o modelo de plástico, comercial, foi utilizada, para obter uma estimativa de massa corporal, uma reconstrução digital 3D em escala de *Prestosuchus chiniquensis*, criada pelo professor Dr. Adolfo Bittencourt, do Instituto de Artes da UFRGS. Este modelo foi criado em programa específico (Autodesk® Maya®, versão 2008) para manipulação de malhas digitais em três dimensões. O fator de escala linear médio foi calculado da mesma maneira como mostrado acima, através da Equação 1 e Equação 2, utilizando as medidas equivalentes conforme destacado na Figura 33 (valores obtidos se encontram no Anexo A, p. 174). Neste caso, é mais fácil obter o volume do modelo, pois o próprio programa Autodesk® Maya® efetua este cálculo através do comando *computePolysetVolume*. Com o volume do modelo calculado pelo programa, o fator de escala linear médio e a densidade estipulada para o animal, foi possível obter a massa corporal, ao se aplicar as equações Equação 3 e Equação 4.

Para fins comparativos, os modelos de argila e plástico foram digitalizados em três dimensões, a partir de fotografias digitais 2D, que foram tratadas com o programa 3DSom®, capaz de gerar objetos 3D com base nos contornos destas fotografias. Da mesma forma como descrito no parágrafo anterior, os volumes dos dois modelos 3D foram calculados utilizando-se o comando *computePolysetVolume* do programa Autodesk® Maya®. Dessa forma, foi possível comparar os volumes obtidos para um mesmo modelo, utilizando-se a areia fina e a equação do programa Autodesk® Maya®.

3.2.1.2 Métodos estatísticos

As regressões lineares, através do método estatístico dos mínimos quadrados (*cf.* Bailey 1981) tem sido muito utilizada para correlacionar variáveis biológicas dependentes entre si. A ideia básica para a aplicação desta metodologia pode ser resumida da seguinte forma: inicialmente deve-se determinar se as duas variáveis de interesse se correlacionam; em seguida, deve-se coletar o maior e mais diversificado número possível de medidas destas variáveis; e, por fim, descrever uma equação que melhor represente o ajuste da curva aos diferentes valores de cada variável. Assim, o valor de uma das variáveis poderá ser determinado no caso de se ter o valor da outra variável. No entanto, é muito importante que o valor a ser calculado pela equação de regressão esteja dentro dos limites máximos e mínimos utilizados para se criar a equação de regressão. Caso contrário, os erros e intervalos de confiança previstos pela equação não serão mais válidos, podendo apresentar variações maiores do que a prevista pelo coeficiente de correlação (r^2). Outra questão importante que deverá ser levada em conta é o fato de haver semelhança entre a forma e os hábitos do animal cuja variável se pretende estimar com os daqueles que foram utilizados para criar a equação de regressão. Por exemplo, uma equação calculada a partir de mamíferos exclusivamente terrestres pode não ser a ideal para se prever uma variável de um animal com hábitos anfíbios.

Para este trabalho, foram utilizadas as equações de regressão (ou os dados disponíveis para calcular estas equações) de seis artigos distintos, sendo que cada uma delas será discutida separadamente:

1. Anderson J., Hall-Martin e Russell (1985);
2. Christiansen e Fariña (2004);

3. Farlow, Hurlburt, Elsey, Britton e Langston (2005);
4. Pough (1980);
5. Klein, Reuter, Böhme e Perry (2005);
6. Jessop, Madsen, Sumner, Rudiharto, Phillips e Ciofi (2006).

De uma maneira geral, as variáveis que se correlacionam alometricamente são melhores ajustadas a uma equação de regressão quando se utiliza o logaritmo destas variáveis, ou seja, regressões lineares costumam apresentar menores incertezas para os parâmetros calculados do que as regressões alométricas. E, tradicionalmente, são calculados os logaritmos na base 10 das variáveis em questão. Desta forma, as equações de regressão apresentadas nos artigos mencionados acima, normalmente, se encontram no formato:

$$\log_{10} Y = a + b \log_{10} X$$

sendo a o parâmetro calculado para a interseção da curva e b a sua inclinação. Nas seções a seguir optou-se por representar as equações publicadas nos artigos mencionados acima, no seguinte formato:

$$Y = A \cdot X^b$$

por serem mais diretas e visualmente mais aprazíveis, e que, no entanto, representam exatamente a mesma relação entre a variável dependente Y e a independente X . Nesta equação A é equivalente a 10^a , sendo a o parâmetro original dado pela regressão, portanto para se saber o valor de a , basta calcular o logaritmo na base 10 de A .

Como a maioria das equações não apresentava os valores das incertezas para cada um dos parâmetros calculados (exceto Christiansen e Fariña 2004), estes parâmetros foram recalculados utilizando-se os dados disponíveis nos trabalhos citados. Foi utilizado o programa ORIGIN® versão Pro 7.0 para o cálculo das regressões e determinação dos parâmetros, com os valores de suas incertezas, de cada curva. Com os valores das incertezas de cada parâmetro, foi possível calcular a propagação da incerteza em cada uma das equações obtidas de acordo com Vuolo (1996), que, para uma equação do tipo $Y = 10^a \cdot X^b$, pode ser dada como:

$$\Delta Y = 10^a X^b \sqrt{(\Delta a \ln 10)^2 + (\Delta b \ln X)^2}$$

sendo a e b os parâmetros da equação Y , e Δa e Δb as suas incertezas.

Anderson J., Hall-Martin e Russel 1985

A equação calculada por Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985) é a mais utilizada no meio paleontológico para se estimar a massa de animais quadrúpedes extintos.

Equação 8:

$$M_{(g)} = 0,078 \cdot (C_h + C_f)^{2,73}$$

sendo que $M_{(g)}$ corresponde a massa em gramas, C_h à menor circunferência do corpo do úmero, em milímetro (mm), e C_f à menor circunferência do corpo do fêmur, também em mm.

Utilizando esta equação, os autores correlacionaram a circunferência mínima das diáfises dos elementos longos proximais (*i.e.* úmero e fêmur) ao peso de 33 espécies distintas de mamíferos quadrúpedes com pesos entre 47g até 5,9 t. A relação das espécies e os valores utilizados podem ser verificados no Anexo A (p. 174).

Christiansen & Fariña 2004

Christiansen e Fariña (2004) testaram a correlação de um maior número de variáveis com relação ao peso de dinossauros terópodos extintos. No entanto, o objetivo daquele trabalho foi específico para auxiliar na determinação da massa corporal de um grupo específico de dinossauros, os terópodos, sendo que a extrapolação para outros táxons pode incorrer em erros.

Outro problema desta metodologia é que as regressões não são baseadas em medidas experimentais diretas de representante viventes, mas sim em massas estimadas através da metodologia de modelos reconstruídos em escalas, similares àquela apresentada acima na seção “Reconstruções tridimensionais em escala;” (p.48). No caso em questão, todos os modelos foram elaborados por um dos autores através de medidas diretas de espécimes completos montados em museus (ver CHRISTIANSEN, 1998).

Os autores utilizaram 16 espécies, com massas que variavam de 16,5 kg até 6,3 t e um total de 18 medidas lineares foi utilizado no estudo a fim de se testar a correlação de cada uma delas com a variável dependente (a massa). Os valores para as massas e das variáveis medidas, assim como todas as equações de regressão lineares bivariadas e as multivariadas, podem ser conferidas no Anexo A (p. 174).

A equação que relaciona a massa ao comprimento do fêmur das espécies analisadas foi aquela que apresentou maior correlação, menores desvios padrões e menores erros na comparação entre os dados estimados e os valores considerados mais próximos do real, segundo os autores do trabalho. A equação de Christiansen e Fariña (2004) está representada abaixo:

Equação 9:

$$M_{(kg)} = 5,15 \cdot 10^{-7} L_f^{3,222}$$

sendo $M_{(kg)}$ a massa em quilogramas e L_f o comprimento total do fêmur em milímetros.

Farlow *et al.* 2005

No trabalho de Farlow e colaboradores (2005) foi utilizado um grande número de crocodilos (*ca.* de 100 espécimens de *Alligator mississippiensis*), tanto selvagens quanto de cativeiros, para se estudar a correlação entre diversas medidas lineares do fêmur e a massa e os comprimentos totais e parciais destes animais. Com as correlações estabelecidas e as melhores equações selecionadas, foi possível estimar a massa e comprimentos totais de uma série de formas extintas de mesoeucrocodilos.

Como os dados utilizados para calcular as equações de regressão estão limitados a um grupo pouco diversificado de formas (*i.e.* apenas uma espécie), a sua aplicação mais abrangente a formas menos relacionadas pode levar a erros. No entanto, entre todas as equações aqui consideradas, esta é a que mais se aproxima filogeneticamente da forma aqui pesquisada (ambos os grupos são arcossauros crurotarsais). As massas dos espécimes considerados variaram entre 1 a 280 kg.

Os dados utilizados por Farlow e colaboradores (2005) podem ser conferidos no Anexo A (p. 174).

Dentre as vinte e sete equações apresentadas pelos autores, foi selecionada uma que utilizava uma variável independente já tratada anteriormente (*i.e.* comprimento total do fêmur) e outra, que correlacionava o comprimento total do animal à sua massa corporal. As equações selecionadas são as que se seguem:

Equação 10:

$$M_{(kg)} = 1,91 \cdot 10^{-6} L_f^{3,33}$$

Equação 11:

$$M_{(kg)} = 9,33 \cdot 10^{-11} TL^{3,47}$$

sendo TL o comprimento total em mm.

O comprimento total do espécime aqui considerado foi estimado com base no esqueleto preservado de *Ticinosuchus ferox*, que apresenta praticamente toda a série caudal de seu esqueleto axial (KREBS, 1965). Em *T. ferox* a cauda compreende aproximadamente 48% do comprimento total do animal [semelhante à proporção encontrada em *Alligator mississippiensis*, cujos valores variam entre 48% e 52% do comprimento total – verificar Tabela 7 do Anexo A (p. 188) com os dados de Farlow e colaboradores (2005)]. O espécime UFRGS-PV-0629-T apresenta todo o crânio preservado e toda a sequência vertebral, exceto pela série caudal. Assim sendo, o comprimento do segmento preservado (Figura 31) foi assumido como a representação de 52% do comprimento total do animal. Logo, se 2,3 metros correspondem a 52% de seu comprimento total, 100% é equivalente a, aproximadamente, 4,5 metros.

Pough (1980), Klein e colaboradores (2005), e Jessop e colaboradores (2006)

Pough (1980) apresenta uma equação de regressão que correlaciona a massa corporal ao comprimento rostro-cloacal (SVL) de uma grande diversidade de lagartos (636 espécimes de 47 espécies, distribuídas em 12 famílias). A massa dos espécimes considerados variou de 0,6

a 6.800 g. Os dados foram obtidos de um grande número de trabalhos publicados e também de fontes não publicadas, de forma que não foi possível acessar os dados originais utilizados por Pough para recalculá-los os parâmetros de sua equação. A equação apresentada por Pough (1980) é a que se segue:

$$M_{(g)} = 3,1 \cdot 10^{-2} SVL^{2,98}$$

Por outro lado, os artigos de Klein e colaboradores (2005) e Jessop e colaboradores (2006) não tiveram como objetivo a elaboração de equações de regressão para estimar a massa ou outras variáveis em formas extintas. No entanto, os autores apresentam as medidas de comprimento rostro-cloacal e massa de uma grande variedade e diversidade de lagartos viventes (Anexo A).

Foi calculada uma equação de regressão linear baseada apenas em lagartos, com os dados publicados nos trabalhos de Klein e colaboradores (2005) e Jessop e colaboradores (2006) relacionando o comprimento rostro-cloacal à massa corporal. Esta equação foi então comparada com a de Pough (1980), e caso fossem compatíveis, os valores das incertezas dos parâmetros calculados foram utilizados para se calcular a propagação desta incerteza na função que descreve a massa corporal dos lagartos com relação ao seu comprimento rostro-cloacal.

No total, 122 espécimes (de um conjunto de 45 espécies) foram considerados para calcular a equação de regressão linear, sendo o comprimento rostro-cloacal mínimo e máximo observado igual a 26 mm e 921,4 mm, respectivamente, e as massas 0,42 e 23.470 g. O grupo dos lagartos (Lepidosauria), não é tão proximamente relacionado aos rauissúquios quanto os crocodilos ou aves e nem apresenta, entre as formas viventes, tamanhos tão grandes quanto aqueles (o comprimento rostro-cloacal de UFRGS-PV-0629-T é de 2,3 metros, enquanto o comprimento rostro-cloacal do maior lagarto terrestre vivente – o dragão de Komodo – considerado no trabalho de Jessop *et al.* (2006), é de 0,92 metros). No entanto, entre as formas viventes, este grupo seria o que, de uma maneira geral, apresentaria uma forma corporal mais aproximada àquela possivelmente apresentada por rauissúquios como *Prestosuchus chiniquensis*.

3.2.1.3 Modelos matemáticos

Seebacher, Grigg e Beard (1999) apresentaram um modelo simples e eficiente que ajustava a forma de um crocodilo a um polinômio, como mostrado na Figura 34. Até então, matematicamente, os volumes de crocodilos eram estimados através de aproximações de suas formas a elipses (que subestimavam os seus volumes) ou a esferas (que superestimavam seus volumes). Considerando que a altura máxima de um crocodilo ocorre, aproximadamente, na porção média de seu corpo, a curva do polinômio descreve a borda dorsal de seu corpo, enquanto sua borda ventral fica representada pelo eixo x , entre os limites nos quais o polinômio intercepta este eixo (ver Figura 34). Estes pontos de interseção ocorrem na metade do valor do comprimento total do crocodilo, tanto para mais quanto para menos.

Medidas da carcaça de crocodilos mostraram que a equação que melhor descreve este polinômio pode ser representada pela seguinte equação do segundo grau:

Equação 12:

$$f(x) = h + 0,000819x - 0,00045x^2$$

onde h (em metros) corresponde à altura máxima do crocodilo em seu ponto médio (*i.e.* $x=0$).

O volume deste modelo pode ser calculado a partir da metade do volume gerado pela revolução da área positiva do gráfico (*i.e.* entre os pontos de interseção no eixo x). O volume de revolução nos pontos de interseção com o eixo x de uma equação de segundo grau é calculado através da seguinte equação integral:

Equação 13

$$V = \pi \int [f(x)]^2 dx$$

logo, o volume do modelo para crocodilos (V_c) pode ser representado por:

Equação 14:

$$V_c = \frac{\{\pi \int [f(x)^2] dx\}}{2}$$

sendo a altura máxima do corpo do animal a única variável necessária para se estimar o volume. A altura máxima do material estudado foi considerada como sendo a altura da cintura pélvica (*i.e.* da extremidade distal do púbis ao topo do arco neural das vértebras sacrais).

A resolução da integral da equação acima, considerando que x varie de 0 a 1 (equivalente ao comprimento total do animal representado no eixo x , como no modelo da **Figura 34**), nos levou à Equação 15 (abaixo), que foi a utilizada para calcular o volume de UFRGS-PV-0629-T. Este volume foi então multiplicado pela densidade assumida para o espécime, resultando na massa corporal do mesmo, em kg, como indicado na Equação 4.

Equação 15:

$$V_c = 0,5\pi(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8})$$

3.2.2 Reconstrução muscular

3.2.2.1 *Cladismo reverso*

Witmer (1995) e Bryant e Russell (1992) apresentaram metodologias para se determinar a presença ou não de tecidos moles em táxons extintos a partir de sua comparação com táxons atuais proximamente relacionados filogeneticamente.

A metodologia proposta por Witmer (1995) parte do princípio que a forma e estruturas dos ossos são controladas pelo desenvolvimento dos tecidos moles, tais como músculos e nervos, durante o desenvolvimento do organismo. Além disso, ela está fortemente embasada nos princípios básicos da filogenia, como a parcimônia e os conceitos de homologia, apomorfia e plesiomorfia.

Como a única fonte direta de informações sobre os tecidos moles reside nos táxons vivos, é essencial que estes sejam considerados na análise, sendo que os grupos mais relevantes são os dois táxons mais proximamente relacionados filogeneticamente ao táxon

fóssil considerado para estudo, ou seja, os dois primeiros grupos externos ao grupo analisado que contenham representantes atuais (WITMER, 1997) (Figura 35). Como já foi mostrado na seção introdutória, os representantes vivos mais proximamente relacionados aos rauissúquios são os crocodilos e em seguida as aves. Este foi o contexto filogenético explícito utilizado para a aplicação desta metodologia, estando de acordo com as proposições filogenéticas mais aceitas atualmente (BENTON; CLARK, 1988; GAUTHIER, 1986; GOWER; WILKINSON, 1996; JUUL, 1994; SERENO; ARCUCCI, 1990).

Por considerar apenas um táxon para a reconstrução muscular, não foi necessário apresentar uma relação filogenética mais bem resolvida do que a árvore de consenso apresentada por Senter (2005) (Figura 10), na qual os rauissúquios se apresentam mais proximamente relacionados aos crocodilos do que as aves dentro dos grupos atuais de arcossauros.

A reconstrução de tecidos moles em formas extintas envolve três procedimentos básicos (Figura 36):

- Correlacionar o tecido mole que se pretende analisar às suas assinaturas ósseas específicas nos táxons vivos mais proximamente relacionados ao táxon extinto;
- Criar um modelo ancestral hipotético, ou seja, a partir da presença ou ausência dos tecidos moles e suas estruturas ósseas associadas encontradas nos táxons atuais, pode-se inferir as características que estariam presentes também no ancestral comum destes dois táxons;
- Testar a hipótese para presença ou ausência do tecido mole em questão investigando, no táxon fóssil, a presença ou ausência da estrutura óssea relacionada.

Para se desenvolver tal metodologia, além de um contexto filogeneticamente explícito é fundamental que se explicita também a homologia assumida tanto para os tecidos moles quanto para as estruturas ósseas dos grupos considerados. As homologias assumidas no presente trabalho serão tratadas nas seções seguintes.

Após estabelecer o contexto filogenético e as homologies, foram listados os músculos a serem analisados, presentes na coxa de aves e crocodilos. Seus locais de origem e inserção, além de suas estruturas ósseas relacionadas, foram descritos com base na literatura existente sobre o assunto. Para comparação direta das estruturas descritas na literatura, utilizou-se o esqueleto da cintura pélvica e do membro posterior de um crocodilo (*Caiman sp.*) e duas aves (*Rhea americana* [Struthioniformes] e cf. *Diomedea* [Procellariiformes]). Não foram realizadas dissecações em espécimes de representantes atuais.

Após a listagem da musculatura a ser considerada, a determinação de suas assinaturas nas estruturas ósseas nos grupos atuais e a elaboração do modelo ancestral hipotético de arcossauros, foi feita uma descrição detalhada do material fóssil, UFRGS-PV-0629-T, utilizado como referência para se fazer a reconstrução da musculatura da coxa de *Prestosuchus chiniquensis*. Em seguida, foram reconstruídos aqueles músculos cujos pontos de origem e inserção puderam ser determinados com base nas informações obtidas dos táxons atuais utilizados na comparação. Cada músculo reconstruído em *P. chiniquensis* foi discutido levando-se em conta o nível de inferência utilizado para que a presença deste fosse assumida.

Os níveis de inferência propostos por Witmer (1995) podem ser apresentados da forma como se segue:

Nível I de inferência: o tecido mole é reconstruído, associando-o a uma estrutura óssea encontrada em ambos os táxons vivos e no exemplar fóssil, assim, o mais parcimonioso é considerar que o táxon fóssil apresentasse o tecido mole analisado.

Nível II de inferência: o tecido mole é reconstruído, associando-o a uma estrutura óssea encontrada no exemplar fóssil, mas em apenas um dos táxons vivos. Neste caso, a avaliação é ambígua, pois o tecido analisado poderia tanto ter estado presente quanto ausente no ancestral hipotético, podendo ter aparecido independentemente no táxon fóssil e no grupo atual que apresenta a estrutura.

Nível III de inferência: é feita a reconstrução do tecido, associando-o a uma estrutura óssea que, no entanto, não é encontrada em nenhum dos táxons vivos considerados. Esta é uma situação em que o mais parcimonioso é considerar que o ancestral comum do clado em estudo não apresentasse o tecido em questão e que a estrutura observada surgiu apenas na

forma extinta, não havendo nenhuma informação sobre a mesma nas formas atuais a ela relacionadas.

Os níveis de inferência estão relacionados ao nível de especulação necessária para se assumir a presença de um determinado tecido mole para o organismo fóssil. Quanto maior o nível, mais especulativa será a existência, no fóssil, do tecido mole estudado. No entanto, dados osteológicos convincentes podem justificar a presença de um determinado tecido, mesmo com um nível III de inferência (WITMER, 1995, 1997).

Witmer (1995) define ainda alguns níveis intermediários considerando que alguns tecidos moles podem estar presentes nas formas atuais, mas não produzem ou causam efeito algum nas estruturas ósseas, não podendo ser observado no fóssil. O nível I' de inferência é indicado quando ambos os táxons vivos apresentam o tecido mole, no entanto, este não se correlaciona com nenhuma assinatura óssea, sendo mais especulativo do que o nível I de inferência. O mesmo ocorre para os níveis de inferência II' e III', que são, respectivamente, mais especulativos do que os níveis de inferência II e III.

A metodologia mencionada acima foi denominada por Witmer (1995) como "*Extant Phylogenetic Bracket Approach*" ou "*EPB approach*", que pode ser traduzido como "método do chaveamento filogenético atual" – tendo sido, também, proposto o termo "cladismo reverso" por Kischlat (2003). Neste texto será adotado o termo proposto por Kischlat (2003) para se referir ao *EPB approach* de Witmer (1995).

Considerando o padrão altamente derivado da cintura pélvica das aves e que algumas reconstruções musculares para o membro posterior de dinossauros terópodos já estão bem estabelecidos e testados (ver CARRANO; HUTCHINSON, 2002; HUTCHINSON *et al.* 2005), eventualmente, estes trabalhos foram consultados a fim de se esclarecer reconstruções musculares ambíguas. Além disto, Kischlat (2003), baseando-se na metodologia discutida acima, criou modelos plesiomórficos hipotéticos para cada um dos grandes grupos coronais de tetrápodes existentes atualmente (*i.e.* lissanfíbios, mamíferos, tartarugas, lagartos, esfenodontes, crocodilos e aves), além de modelos para cada um dos nós formados por dois ou mais grupos coronais. Nesta tese, foram utilizados os modelos miológicos plesiomórficos hipotéticos sauriano, arcossauriano, crocodiliano e aviário de Kischlat (2003) para se delinear a evolução dos padrões musculares da cintura pélvica e do fêmur e compará-la com aquela

hipotetizada para *P. chiniquensis*. As diferenças entre cada um dos modelos foram relacionadas às derivações que poderiam ter ocorrido em cada uma das linhagens. Tais derivações foram utilizadas para auxiliar na escolha de se reconstruir ou não um determinado músculo que apresentasse um nível II ou II' de inferência.

Embora a origem e inserção possam ser razoavelmente inferidas, a quantificação da massa muscular ou de sua secção transversal não é tão fácil de estimar (BRYANT; SEYMOUR, 1990; MCGOWAN, 1979, 1982, 1986).

Para que pudéssemos efetuar a reconstrução muscular da coxa de *Prestosuchus chiniquensis*, foi necessário, primeiramente, padronizar a nomenclatura dos músculos da coxa de crocodilos e aves, além dos nomes utilizados para se referir a estruturas osteológicas relacionadas aos pontos de origem e inserção destes músculos. Neste trabalho, foi seguida a proposta de Kischlat (2003) para a padronização e utilização de uma única nomenclatura para os músculos ou grupos musculares, assumidos como homólogos, da cintura pélvica de aves e crocodilos. Considerando que as superfícies ósseas e as estruturas a eles associadas também apresentem suas faces correspondentes nos diferentes grupos atuais, procurou-se utilizar uma mesma nomenclatura para se referir a estruturas homólogas encontradas nos diferentes grupos utilizando-se das ideias de Kischlat (2003), além daquelas sugeridas por Hutchinson (2001a, 2001b).

3.2.2.2 Nomenclatura osteológica e hipóteses de homologia

Com relação à nomenclatura de estruturas ósseas, foi observado que os maiores problemas e conflitos estão relacionados aos nomes de estruturas associadas justamente aos pontos de origem ou inserção muscular, como por exemplo, os trocânteres. A nomenclatura aqui assumida seguiu basicamente as propostas de Baumel e Witmer (1993) com algumas adaptações, conforme sugeridas Kischlat (2003) e Hutchinson (2001a, 2001b). Da mesma forma como para os músculos, algumas estruturas ósseas das aves não apresentavam estruturas correlacionáveis nos crocodilos, adotando-se para tanto a nomenclatura específica utilizada por Romer (1956) ao se referir à osteologia reptiliana.

Baumel e Witmer (1993) sugerem não utilizar o termo "trocânter" para se referir às elevações de porções dos ossos nas quais músculos poderiam se originar ou inserir. Para tanto, se valeram dos termos "tuberosidade" e "tubérculo" para indicar superfícies proeminentes e "impressão" para regiões deprimidas.

No presente trabalho, também foram utilizados os termos "tuberosidade", "tubérculo" e "impressão" na descrição do material. No entanto, ao se fazer a reconstrução muscular de *Prestosuchus chiniquensis*, tuberosidades ou tubérculos nos quais se originem ou insiram músculos, aqui assumidos como homólogos, em táxons distintos, o termo "trocânter" associado ao nome do músculo conexo, foi empregado. Alguns termos mais consagrados, tal como trocânter maior, quarto trocânter e crista cnemial, foram assim empregados ao longo deste trabalho (ver Figura 37 para uma ilustração esquemática das principais estruturas ósseas do membro posterior, consideradas). No entanto, a homologia destas estruturas dentro de Tetrapoda ainda é controversa e o uso desses termos pode se referir a estruturas distintas dependendo do autor que se considera. Desta forma, explicita-se aqui que tais termos foram empregados da maneira como definidos por Hutchinson (2001b).

Algumas vezes o tipo de inserção muscular pode não deixar marcas, como é o caso de músculos que não se fixam nos ossos através de tendões, mas diretamente através do tecido muscular (*i.e.* inserções carnosas). Nestes casos serão utilizadas como referência as superfícies sobre as quais os músculos se fixam, valendo-se também de estruturas tais como cristas ou linhas intermusculares, que podem estabelecer os limites entre determinados grupos musculares sobre uma superfície aparentemente contígua.

Outro termo adotado neste trabalho, abordado por Hutchinson (2001a), para o qual não há uma tradução formal, é o "apron" (algo como "pátio/praça de manobras") do púbis e do ísquio. Hutchinson (2001a) se refere à porção cranial, no caso do púbis, e a porção caudal, para o ísquio, de suas sínfises que ao longo da evolução dos arcossauros, se expandiu formando uma porção alongada cranioventralmente e outra caudoventralmente. Neste texto, optou-se por adotar o termo plataforma do púbis e plataforma do ísquio para se referir a estas porções alongadas da pélvis. Esta e outras estruturas e termos comumente adotados para a cintura pélvica se encontram ilustrados na Figura 38.

Para a descrição dos ossos de *Prestosuchus chiniquensis* foram utilizados termos mais gerais, tais como, cristas, rugosidades, concavidades, processos e tuberosidades, para descrever as estruturas morfológicas observadas, focando-se na descrição de suas formas e topografias, tentando não relacioná-las aos nomes específicos de estruturas já conhecidas. No entanto, na etapa de reconstrução da musculatura da coxa de *P. chiniquensis*, ao se comparar as estruturas descritas com aqueles presentes em outros arcossauros – extintos e viventes – foi utilizada a nomenclatura específica já estabelecida, como uma tentativa de assumir as homologias entre tais estruturas.

As hipóteses de homologia para as estruturas ósseas adotadas no presente trabalho seguiram as propostas de Dollo (1883), Gregory e Camp (1918), Romer (1956), Walker (1977), Tarsitano (1983) e Hutchinson (2001a, 2001b).

Hutchinson (2001) apresenta uma rica discussão a despeito das estruturas ósseas da cintura pélvica e do fêmur de arcossauros, relacionando as suas principais superfícies e estruturas associadas. Trata, por exemplo, da relação entre as superfícies, lateral e medial, do ílio e suas subdivisões – *i.e.* sua porção pré- e pós-acetabular – além das superfícies, lateral, medial, caudal e cranial, do corpo do fêmur e suas relações com a reorientação da cabeça femoral, e o surgimento das plataformas púbica e isquiática. Discute também o surgimento e evolução de estruturas, tais como, a fossa pré-acetabular e a fossa pós-acetabular (*i.e. fossa brevis*) do ílio, o quarto trocânter, trocânter maior e linhas intermusculares do fêmur e a crista cnemial da tíbia. Infelizmente, os aspectos evolutivos abordados por Hutchinson (2001) foram discutidos, basicamente, no que se refere à linhagem relacionada às aves, com pouca consideração relativa à linhagem crurotarsal arcossauriana. Ainda sim, sua discussão esclarece algumas questões evolutivas conexas ao segundo grupo mencionado.

3.2.2.3 Nomenclatura miológica e hipóteses de homologia

Em relação aos músculos, foi considerada, basicamente, a mesma nomenclatura utilizada para aves, conforme Berge (1979, 1981) e Berge e Zweers (1993), com algumas modificações propostas por outros autores (*i.e.* BAUMEL *et al.*, 1979; KISCHLAT, 2003; ROWE, 1986). Quando a nomenclatura aviária não era aplicável, foi utilizado também a nomenclatura específica para “répteis” (excluindo as aves) conforme Romer (1922, 1923b e 1956).

Neste trabalho, optou-se por apresentar os nomes dos músculos sob a forma de siglas, e sempre associados a uma cor específica da mesma forma como foi utilizado por Kischlat (2003) a fim de se evitar conflitos de sinonímias com a nomenclatura utilizada em outros trabalhos (Tabela 3).

Tabela 3 – Siglas utilizadas para se referir à musculatura da coxa de arcosauros. As cores e seus códigos RGB foram padronizados para facilitar a comparação dos músculos entre os diferentes grupos.

Sigla	Nome	RGB	Sigla	Nome
AMBN	<i>M. ambiens</i>	255-15-35	cdl	<i>caudalis</i>
CDFM	<i>M. caudofemoralis</i>	230-95-250	cdm	<i>caudomedialis</i>
CRFL	<i>M. cruroflexorius</i>	175-245-10	crm	<i>craniomedialis</i>
CUPD	<i>M. cuppedicus</i>	200-255-40	crn	<i>cranialis</i>
FMAD	<i>M. femoroadductorius</i>	200-175-30	drs	<i>dorsalis</i>
FMFB	<i>T. [M.] femorofibularis</i>	--	ext	<i>externus</i>
FMOB	<i>M. femoroburatorius</i>	--	int	<i>internus</i>
FMTB	<i>M. femorotibialis</i>	180-160-255	isc	<i>ischiadicus</i>
FMTR	<i>M. femorotriceps</i>	--	itm	<i>intermedius</i>
ICFM	<i>M. ischiocaudofemoralis</i>	--	lat	<i>lateralis</i>
ILFB	<i>M. iliofibularis</i>	220-200-255	lpb	<i>lateropubicus</i>
ILFM	<i>M. iliofemoralis</i>	110-255-100	med	<i>medialis</i>
ILTB	<i>M. iliotibialis</i>	255-195-145	mpb	<i>mediopubicus</i>
ILTR	<i>M. iliotrochantericus</i>	195-250-150	plv	<i>pelvicus</i>
ISFM	<i>M. ischiofemoralis</i>	250-130-255	prf	<i>profundus</i>
OBTR	<i>M. obturatorius</i>	255-215-140	pub	<i>pubicus</i>
PBTB	<i>M. pubotibialis</i>	220-230-45	sup	<i>superficialis</i>
PIFM	<i>M. puboischiofemoralis</i>	155-255-210	vnt	<i>ventralis</i>
PITB	<i>M. puboischiotibialis</i>	230-235-220		
PTFL	<i>M. pubotibioflexorius</i>	--		
TBFL	<i>M. tibioflexorius</i>	240-240-110		
ZNFM	<i>M. zonofemoralis</i>	50-190-0		

Muitas vezes, diferentes músculos são apresentados sob o mesmo nome, em consequência de supostas homologias entre os diferentes grupos estudados, ou então, por apresentarem topografia ou funções semelhantes. Ocorre também de músculos, possivelmente homólogos, serem tratados por nomes distintos em consequência de serem encontrados em grupos atuais não relacionados.

A aplicação de uma nomenclatura comum para a musculatura de diferentes grupos de animais, neste trabalho, implica na assunção de que estes músculos – ou grupos musculares – são homólogos, apresentando uma história evolutiva comum. É importante salientar que tais assunções são hipóteses de homologia mais prováveis ou aceitas atualmente, mas que, no entanto, poderão sofrer revisões e alterações conforme o estudo sobre a origem e evolução destes grupos musculares progrida.

As hipóteses de homologia a foram baseadas principalmente nos trabalhos de Romer (1923b, 1942) e Rowe (1986).

A musculatura considerada e seus respectivos nomes mais adotados para crocodilos e aves estão listados na tabela abaixo (Tabela 4). Nesta tabela, fica explícita também a hipótese de homologia adotada no decorrer deste texto.

Tabela 4 – Nomenclatura adotada para a musculatura analisada e hipótese de homologia assumida entre os grupos musculares de aves e crocodilos. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p.67.

Nomenclatura adotada	<i>Nomina avium</i>	<i>Nomina crocodyliorum</i>
“Grupo dorsal profundo”		
ZNFM		
CUPD	<i>M. iliofemoralis internus</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis internus pars I</i>
ILTR		<i>M. pubo-ischio-femoralis internus pars II</i>
ILTR-lat	<i>M. iliotrochantericus cranialis</i>	
ILTR-med	<i>M. iliotrochantericus medialis</i>	
ILFM		<i>M. ilio-femoralis</i>
ILFM-crn	<i>M. iliotrochantericus caudalis</i>	
ILFM-cdl	<i>M. iliofemoralis externus</i>	
“Grupo dorsal superficial”		
ILFB	<i>M. iliofibularis</i>	<i>M. ilio-fibularis</i>
FMTR		
AMBN	<i>M. ambiens</i>	<i>M. ambiens pars I</i>
FMTB		
FMTB-ext		<i>M. femoro-tibialis pars externa</i>
FMTB-lat	<i>M. femorotibialis externus</i>	
FMTB-itm	<i>M. femorotibialis medius*</i>	
FMTB-int		<i>M. femoro-tibialis pars interna</i>
FMTB-med	<i>M. femorotibialis internus</i>	
ILTB		
ILTB-crn	<i>M. iliotibialis cranialis</i>	<i>M. ilio-tibialis pars I</i>
ILTB-lat	<i>M. iliotibialis lateralis</i>	
ILTB-itm		<i>M. ilio-tibialis pars II</i>
ILTB-cdl		<i>M. ilio-tibialis pars III</i>
“Grupo ventral anterior”		
FMOB		

FMAD		
FMAD-lat	<i>M. pubo-ischio-femoralis pars lateralis</i>	<i>M. adductor femoris pars II</i>
FMAD-med	<i>M. pubo-ischio-femoralis pars medialis</i>	<i>M. adductor femoris pars I</i>
OBTR		
OBTR-lpb	<i>M. obturatorius medialis</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis externus pars II</i>
OBTR-mpb	<i>M. obturatorius lateralis pars ventralis</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis externus pars I</i>
OBTR-isc	<i>M. obturatorius lateralis pars dorsalis*</i>	<i>M. pubo-ischio-femoralis externus pars III</i>
“Grupo ventral posterior”		
CRFL		
CRFL-lat	<i>M. flexor cruris lateralis</i>	<i>M. flexor tibialis externus</i>
CRFL-med	<i>M. flexor cruris medialis*</i>	
CRFL-crm		<i>M. flexor tibialis internus pars III</i>
CRFL-cdm		<i>M. flexor tibialis internus pars IV</i>
ICFM		
ISFM	<i>M. ischiofemoralis</i>	<i>M. ischio-trochantericus</i>
CDFM		
CDFM-plv	<i>M. caudofemoralis pars pelvica</i>	<i>M. coccygeo-femoralis brevis</i>
CDFM-cdl	<i>M. caudofemoralis pars caudalis</i>	<i>M. coccygeo-femoralis longus</i>
Não agrupados		
PIFM	[sem informações]	<i>M. ambiens pars II</i>
PTFL		
PITB	[ausente]	<i>M. pubo-ischio-tibialis</i>
TBFL	[ausente]	
TBFL-drs		<i>M. flexor tibialis internus pars II*</i>
TBFL-vnt		<i>M. flexor tibialis internus pars I</i>
PBTB	[ausente]	<i>M. pubo-tibialis*</i>

*Divisão ou homologia ainda são controversas.

A disposição da musculatura e seu padrão de distribuição foram obtidos, principalmente, a partir dos trabalhos de Gadow (1882, 1891), Romer (1922, 1923b) e McKittrick (1991). Os agrupamentos musculares propostos por Romer (1927b) para a musculatura da coxa de *Gallus* também foram utilizados para se referenciar a agrupamentos mais generalistas, no entanto, aqueles músculos que se encontram presentes apenas nos crocodilos foram listados à parte dos quatro grupos reconhecidos por Romer (Tabela 4).

Uma descrição geral para os grupos musculares considerados e seus principais aspectos topográficos se encontra resumida abaixo podendo ser confrontada à Figura 39.

O ZNFM [■] (“grupo dorsal profundo”) e o ILFB [■] são músculos subjacentes ao ILTB [■] do FMTR. Ambos se originam no ílio, no entanto, o ZNFM mais cranialmente e o ILFB mais caudalmente. Os locais de inserção para estes músculos são na porção proximal do fêmur e da fíbula para o ZNFM e o ILFB, respectivamente.

O FMTR é um músculo que se insere na porção proximal da tíbia e é composto por, pelo menos, três partes, sendo estas compostas pelos seguintes músculos: (i) o AMBN [■], que se origina na porção pré-acetabular do púbis, normalmente sobre uma protuberância; (ii) o FMTB [■], compondo sua porção mais profunda e com origem ao longo da diáfise do fêmur; e, (iii) o ILTB [■], o mais superficial dos três e que se origina no ílio.

O FMAD [■] e o OBTR [■] do FMOB (“grupo ventral anterior”) se originam em porções do ísquio e do púbis, sendo que o FMAD se insere ao longo da face caudal da diáfise do fêmur, e o OBTR, na região mais proximal do fêmur caudolateralmente.

Ambas as partes do PTFL, presente apenas nos crocodilos, se originam próximas ao acetábulo, sendo a origem do PITB [■] ventral ao acetábulo e o TBFL [■] mais caudalmente ao acetábulo. Sua inserção ocorre na porção medial e proximal da tíbia.

O ISFM [■] do ICFM tem como região de origem o ísquio e, assim como o OBTR [■], se insere bem proximal e caudolateralmente no fêmur. Já o CDFM [■] apresenta origem na porção posterior da pelve e nos centros e arcos hemais das vértebras caudais e inserção caudalmente no fêmur emitindo, eventualmente, um prolongamento para a crur.

O PIFM [■] e o PBTB [■], ausentes nas aves, se originam no púbis, o primeiro em sua porção dorsal e o segundo ventralmente ao AMBN [■]. O PIFM se insere na porção proximal do fêmur e o PBTB proximalmente na tíbia, em sua porção caudolateral.

O CRFL [■] é o músculo que se origina no ílio e ísquio, ou ligamento ilioisquiático, e se insere lateral e caudalmente na tíbia, próximo ao espaço entre a tíbia e a fíbula, contíguo ao PBTB [■].

3.2.2.4 Padrão muscular da coxa de aves e crocodilos

Assumindo as hipóteses de homologia mencionadas acima, foram compiladas as informações a respeito de cada músculo considerado na análise, descrevendo-se seu local de origem e inserção para cada um dos grupos atuais de arcossauros, além das estruturas ósseas a eles relacionadas (EOR), quando presentes.

A Figura 40 e a Figura 41 apresentam as principais vistas e camadas musculares da musculatura da coxa de aves e crocodilos, nas quais cada um dos músculos descrito abaixo pode ser confrontado e sua topografia comparada.

■ ZNFM – *M. zonofemoralis*

Sob este tópico serão tratados os músculos relacionados ao ZNFM, que compreende o grupo muscular reconhecido por Romer (1927b) como a musculatura dorsal profunda do membro posterior das aves. Entre eles serão abordados o CUPD, o ILTR e o ILFM.

■ CUPD – *M. cuppedicus*

Nas aves o CUPD se origina na superfície ventrolateral do ílio, anterior ao acetábulo, na fossa pré-acetabular reduzida. É um músculo bem profundo transcorrendo medialmente ao ILTR. Sua inserção se dá na porção proximal do fêmur em sua face medial, normalmente associado a uma marca arredondada.

Nos crocodilos a origem do CUPD ocorre na face medial do ílio se estendendo pelo ísquio dorsalmente e pelas costelas sacrais ventralmente. Neste grupo, seu curso é ventral ao ILTR. Sua inserção ocorre na porção proximal do fêmur, craniomedialmente à origem do ILTR, em uma quilha, que separa a sua área de inserção da área de inserção para o FMTB-int.

[EOR: fossa pré-acetabular; marcas na região medial do ílio; quilha ou marca arredondada no fêmur, medial à impressão do CDFM.]

■ ILTR – *M. iliotrochantericus*

O ILTR em aves está separado em duas porções, o ILTR-lat e o ILTR-med. Ambas se originam profundamente na porção ventrolateral da asa pré-acetabular do ílio, anterior e ventral à origem do CUPD. Suas inserções ocorrem craniolateralmente na crista do trocânter maior na região proximal do fêmur, sendo que o ILTR-med se insere um pouco mais proximalmente.

Nos crocodilos o ILTR se origina nos centros e nas superfícies ventrais dos processos transversos das seis últimas vértebras truncais. Sua inserção se dá craniolateralmente na extremidade proximal do fêmur, em duas áreas distintas (uma cranial e outra caudal), com o FMTB e o ILFM interposto.

[EOR: marcas na porção ventral da asa pré-acetabular do ílio ou nas últimas vértebras truncais; marcas craniolateralmente na região proximal do fêmur (podendo estar subdividido).]

■ ILFM – *M. iliofemoralis*

O ILFM das aves se encontra dividido em dois músculos, o ILFM-crn, muito desenvolvido, e o ILFM-cdl, mais fracamente desenvolvido. A origem do ILFM-crn está situada cranialmente, na asa pré-acetabular do ílio, por baixo do ILTB. Já a origem do ILFM-cdl é posterior a esta última, na crista dorsal do ílio, dorsalmente ao acetábulo e subjacente ao ILTB e ao ILFB. A inserção do ILFM-crn ocorre sobre uma área rugosa na superfície lateral do fêmur (crista trocantérica do trocânter maior, ou plataforma trocantérica). Já o ILFM-cdl se insere mais distal- e caudalmente, na face lateral do fêmur.

Em crocodilos o ILFM não se encontra dividido se originando lateralmente na ala do ílio, dorsal ao acetábulo, se estendendo caudodorsalmente. Sua inserção ocorre lateralmente no fêmur em uma área próximo distal.

[EOR: marcas na crista dorsal do ílio acima do acetábulo (-cdl); concavidade subtriangular no ílio; área rugosa na superfície lateral do fêmur (plataforma trocantérica) e estrutura triangular anterior à área de inserção do ILTR.]

■ ILFB – *M. iliofibularis*

O ILFB nas aves tem como área de origem a superfície lateral pós-acetabular nas cristas dorsal e dorsolateral do ílio, entre o ILFM e o CRFL-lat, ligeiramente ventral ao ILTB. Sua região de inserção ocorre sobre a superfície anterolateral da porção proximal da fíbula no trocânter ILFB. Parte desta musculatura se insere também sobre o músculo gastrocnêmio.

Nos crocodilos o ILFB se origina na face lateral da ala do ílio, subjacente e entre o ILTB-itm e ILTB-cdl. Neste grupo, assim como nas aves, o ILFB também se insere no trocânter ILFB, na extremidade proximal do corpo da fíbula e também se encontra inserido no músculo gastrocnêmio.

[EOR: marcas na crista dorsal e dorsolateral do ílio ou na face lateral do ílio dorsal e caudal ao acetábulo; tuberosidade na fíbula.]

■ PIFM – *M. puboischiofemoralis*

Nas aves paleognatas o PIFM se origina em uma rugosidade proximal do púbis (tubérculo pré-acetabular ou púbico). O tubérculo púbico se estende ventrolateralmente e cranialmente a partir da região craniolateral proximal do púbis. Seu sítio de inserção se encontra sobre o FMTB-med. As aves neognatas não apresentam essa musculatura. Segundo Kischlat (2003), as informações encontradas sobre este músculo para as aves, são muitas vezes contraditórias e seriam necessários mais estudos com representantes atuais para se entender a sua verdadeira ocorrência neste grupo.

Já nos crocodilos este músculo se origina proximalmente (adacetabularmente) na face medial do púbis, se inserindo, conjuntamente com o ILTB-crn, sobre o FMTB-int. Esta condição de se inserir sobre o FMTB-int foi usada por Kischlat (2003) para reconhecer este músculo nas aves, sendo considerada indicadora de sua homologia.

[EOR: marca distinta no tubérculo pré-acetabular do púbis, ou na face medial próximo ao acetábulo.]

FMTR – *M. femorotriceps*

Nesta seção serão tratados os músculos relacionados ao FMTR que compreendem os músculos AMBN, FMTB e ILTB.

■ AMBN – *M. ambiens*

Nas aves o AMBN se origina no tubérculo pré-acetabular do púbis, cranioventralmente ao acetábulo, ou em posição ligeiramente dorsal a esta estrutura. Sua inserção ocorre juntamente com os outros músculos do FMTR, na crista cnemial da tíbia. Há também um tendão secundário que perfura o tendão extensor do joelho e se liga ao tendão de origem de um ou mais flexores digitais e ao músculo gastrocnêmio lateral.

Em crocodilos, o AMBN está dividido em duas cabeças, sendo que uma se origina na porção cranial da cartilagem pré-acetabular (na sincondrose do púbis com esta cartilagem) e a outra na região medial proximal do púbis, na sincondrose puboisquiática. Nestes animais o tubérculo púbico se encontra reduzido ou ausente. Sua inserção ocorre em parte com o tendão patelar. Outra porção do AMBN perfura este tendão, cruzando o joelho até a face lateral da perna se inserindo no tendão do ILTB-cdl, ancorando o músculo peroneal caudal.

[EOR: tubérculo no púbis ou marcas na porção lateral e medial proximal do púbis; crista cnemial.]

■ FMTB – *M. femorotibialis*

O FMTB nas aves está composto normalmente por três músculos (FMTB-lat, FMTB-itm e FMTB-med, sendo os dois primeiros originários do FMTB-ext e o último do FMTB-int). Sua origem ocorre ao longo da diáfise do fêmur ocupando a maior parte do corpo deste. O FMTB-lat e o FMTB-med nas aves podem, em alguns casos, apresentar uma origem proximal sobrejacente e outra distal subjacente. No fêmur das aves podem ser observadas três bordas que marcam o limite entre os músculos do FMTB, sendo elas: (i) a *linea intermuscularis cranialis* (li-crn); (ii) a *linea intermuscularis caudalis* (li-cdl); e, (iii) a *linea aspera* (l-asp), também denominada “borda adutora”.

A li-crn se estende da borda cranial proximal do fêmur até a borda craniomedial da porção distal do fêmur onde se liga a uma crista da extremidade proximal dos côndilos (crista distal craniomedial do fêmur). Esta linha demarca o limite entre as áreas de origem do FMTB-

med e o FMTB-itm + FMTB-lat, sendo que a crista distal craniomedial do fêmur separa a porção distal das origens destes dois últimos músculos mencionados.

A li-cdl liga a base do trocânter maior à extremidade proximal caudal do côndilo lateral na porção distal do fêmur separando o FMTB-itm+FMTB-lat do CDFM-plv em sua porção proximal e do FMAD em sua porção distal.

Por fim, a l-asp se localiza na face caudal da diáfise e marcando o limite entre o FMTB-med e o FMAD.

Nas aves a inserção de maior parte do FMTB ocorre sobre a crista patelar da tíbia, através do tendão extensor do joelho. O FMTB-lat distal (*pars distalis*) se insere na *Crista cnemialis lateralis* (crista cnemial lateral) da tíbia.

Nos crocodilos o FMTB-ext se origina no corpo do fêmur caudal à inserção do ILFM e o FMTB-int cranial à inserção do ILFM. A linha intermuscular cranial, a caudal e a linha áspera podem ser observadas também no fêmur de crocodilos. A inserção do FMTB ocorre na tíbia ao longo da crista patelar através do tendão extensor do joelho.

[EOR: linhas intermusculares, cranial e caudal; linha áspera; marca sobre a superfície crânio medial distal do fêmur.]

■ ILTB – *M. iliotibialis*

O ILTB, nas aves, normalmente é encontrado em duas porções o ILTB-crn e o ILTB-lat. O ILTB-crn é um músculo superficial que se origina cranialmente na crista dorsal do ílio podendo se estender sobre as últimas vértebras truncais e sinsacrais. O ILTB-lat, sobrejacente ao ILFM e ao ILFB, é mais extenso que o ILTB-crn, com origem sobre as cristas, dorsal e dorsolateral, do ílio. Seu limite posterior se encontra entre as áreas de origem do CRFL-lat-p e ILFB. A inserção do ILTB-crn pode ocorrer craniomedialmente no ligamento patelar ou diretamente na tíbia, medialmente na base da crista cnemial cranial. Já o ILTB-lat se insere sobre o ligamento patelar.

Nos crocodilos o ILTB é um músculo triplo formado pelo ILTB-crn, o ILTB-itm e o ILTB-cdl. É um músculo com forma laminar, largo e baixo, com origem ao longo da margem

rugosa anterolateral e a dorsolateral do ílio. Encontra-se sobrejacente aos outros músculos da coxa. O ILTB-crn se origina cranialmente, próximo da espinha cranial da ala do ílio (*Spina cranialis*). O ILTB-itm é o maior dos três, se originando dorsalmente na face lateral da ala do ílio. O ILTB-cdl se origina na porção caudal da ala do ílio, dorsalmente à origem do ILFB. A inserção do ILTB-crn ocorre sobre o FMTB-int. O ILTB-itm insere-se no tendão patelar e o ILTB-cdl apresenta uma inserção dupla, a primeira ocorre em comum ao ILTB-itm no tendão extensor do joelho e a outra sobre o tendão do AMBN após seu curso transpatelar.

[EOR: área rugosa expandida na superfície craniodorsal do processo cranial do ílio, ou área alargada.]

■ **PBTB – *M. pubotibialis***

O PBTB não se encontra presente nas aves e nos crocodilos foi descrito apenas para *Crocodylus porosus* por Kriegler (1961 *apud* KISCHLAT, 2003), que relata a sua origem como sendo na face lateral do púbis e a sua inserção sobre o FMAD-med.

FMOB – *M. femoroburatorius*

O FMOB é composto pelo FMAD e o OBTR que serão tratados separadamente abaixo.

■ **FMAD – *M. femoroadductorius***

Tanto nas aves quanto nos crocodilos o FMAD se encontra dividido em duas partes, o FMAD-med e o FMAD-lat.

Nas aves o FMAD se origina na face lateral do ísquio, dorsalmente à fenestra isquiopúbica, sendo que o FMAD-med é mais extenso caudalmente, subjacente ao FMAD-lat. Suas inserções ocorrem separadamente, nas aves, ao longo da face caudal do corpo do fêmur em sua porção distal, desde a inserção do CDFM até a fossa poplíteica e o côndilo medial do

fêmur. A inserção do FMAD-lat ocorre mais proximalmente seguida da inserção do FMAD-med, que é mais distal.

Em crocodilos, o FMAD-med se origina na borda cranial da face lateral do ísquio e o FMAD-lat em sua borda caudal, separados um do outro pela inserção do OBTR-isc. Comparando com as aves, o FMAD-lat nos crocodilos tem origem mais posterior e dorsal do que aquela observada para as aves. Esta diferença pode estar associada à redução do processo obturador e à mudança da área de origem do ISFM da porção medial do ísquio, nos crocodilos, para a região lateral do ísquio nas aves. Estes músculos se convergem inserindo-se em uma área longa e estreita na superfície caudal e distal do fêmur entre a li-cdl e a l-asp, distalmente à inserção do CDFM até a fossa poplítea, próximo do côndilo lateral do fêmur.

[EOR: borda isquiática; linha intermuscular caudal e linha áspera.]

■ OBTR – *M. obturatorius*

O OBTR é composto por três porções nas aves (OBTR-mpb, OBTR-lpb e OBTR-isc) e cinco nos crocodilos (o OBTR-mpb e o OBTR-lpb são divididos ainda em *pars abacetabularis* [distal] e *pars adacetabularis* [proximal] cada). As porções OBTR-mpb e OBTR-isc são externas ou laterais e o OBTR-lpb é interno ou medial.

Nas aves o OBTR-mpb se origina lateralmente no púbis, ventral ao acetábulo e cranialmente ao forâmen obturador. O OBTR-lpb origina-se na superfície interna da pelve sobre a membrana que recobre a fenestra isquiopúbica com o seu tendão de inserção passando pelo forâmen obturador. A origem de OBTR-isc ocorre lateralmente no ísquio, craniodorsalmente ao forâmen obturador. Uma segunda interpretação seria a de que, nas aves, o OBTR-isc estaria ausente e o OBTR-mpb reduzido, devido à perda da sínfise púbica neste grupo (HUTCHINSON, 2001a). Os locais de inserção destes músculos nas aves podem ocorrer com distintos graus de diferenciação, no entanto, normalmente se inserem sobre a porção mais proximal do fêmur, lateral e/ou caudalmente, sobre o trocânter maior.

Em crocodilos o OBTR-lpb se origina lateralmente no púbis com sua porção distal mais desenvolvida do que sua porção proximal. O OBTR-mpb apresenta como sítio de origem a face medial do púbis, sendo a sua porção distal também mais desenvolvida do que a sua

porção proximal. O OBTR-isc se origina na superfície lateral do processo obturador do ísquio entre as áreas de origem para o FMAD-med (cranialmente) e FMAD-lat (caudalmente). O OBTR-lpb e OBTR-mpb se unem distalmente formando o OBTR-pub, e só então este se une ao OBTR-isc antes de se inserir caudolateral na porção proximal do fêmur.

[EOR: estrias longitudinais extensas na superfície lateral da porção distal do púbis.]

PTFL – *M. pubotibioflexorius*

Os músculos que compõem o PTFL nos crocodilos (*i.e.* PITB, TBFL-drs e TBFL-vnt) estão ausentes nas aves não tendo sido correlacionados a nenhum outro músculo das aves atuais.

■ PITB – *M. puboischiotibialis*

Nos crocodilos a origem do PITB ocorre em uma marca na margem anterior do processo obturador do ísquio, ventralmente ao acetábulo. A inserção deste músculo se dá na face medial na metade proximal da tíbia sobre uma pequena impressão, após a sua união com o tendão do TBFL.

[EOR: marca na porção proximal do ísquio ventral ao acetábulo; marca medial na porção proximal da tíbia.]

■ TBFL – *M. tibioflexorius*

O TBFL-drs nos crocodilos se origina na superfície lateral da asa pós-acetabular do ílio, ventralmente à área de origem do CRFL-lat. A origem de TBFL-vnt ocorre na extremidade distal do ísquio, caudomedialmente. A inserção de TBL-drs e TBFL-vnt é compartilhada em um tendão comum, que, por sua vez, se une ao PITB, inserindo-se finalmente na face medial da tíbia.

[EOR: marcas musculares na superfície lateral da asa pós-acetabular do ílio. Uma dessas marcas corresponde a um prolongamento da borda dorsal do ílio (origem do CRFL-

lat). Posterior a esta marca, na porção mais caudal do ílio há outra que corresponde à origem do TBFL-drs.]

■ CRFL – *M. cruroflexorius*

O CRFL em aves e crocodilos se apresenta com subdivisões distintas. Em ambos os grupos há uma porção lateral (CRFL-lat) e uma medial (CRFL-med). Nas aves, o CRFL-med não se encontra subdividido e o CRFL-lat, geralmente, apresenta um corpo principal (*pars pelvica*) e outro acessório (*pars femoralis*). Nos crocodilos é o CRFL-med que se encontra dividido em duas porções, uma craniomedial (CRFL-crm) e outra caudomedial (CRFL-cdm).

Nas aves, o CRFL-lat se origina na porção mais caudal do ílio dorsalmente ao CDFM-plv podendo, eventualmente, se estender sobre algumas vértebras caudais. O CRFL-med tem como superfície de origem a margem caudal do ísquio, dorsalmente à origem do FMAD-med e posterior ao FMAD-lat. A inserção do corpo principal do CRFL-lat (CRFL-lat-p) e do CRFL-med geralmente ocorre conjuntamente por um tendão comum medialmente na extremidade proximal da tíbia. Formam também conexões aponeuróticas com a cabeça medial e a intermédia do músculo gastrocnêmio. O corpo acessório, CRFL-lat-f, insere-se na face caudolateral do fêmur, em sua metade distal, e na área poplítea.

Nos crocodilos o CRFL-lat origina-se na superfície lateral do ílio em sua porção mais caudal, posteriormente ao ILTB-cdl e anterior ao TBFL-drs. A origem do CRFL-crm se localiza sobre uma rugosidade na margem caudal proximal do ísquio, dorsal e caudalmente à origem do FMAD-lat. O CRFL-cdm se origina sobre a fáscia do ligamento ilioisquiático. A tríade se insere conjuntamente em um tendão duplo, parte do qual se insere caudalmente na tíbia, entre as duas cabeças do músculo gastrocnêmio, e outra, à cabeça externa do músculo gastrocnêmio, próximo ao pé.

[EOR: rugosidade na margem posterior e proximal do ísquio (CRFL-med); marca na superfície. caudomedial proximal da tíbia.]

ICFM – *M. ischiocaudofemoralis*

O ICFM é composto pelo ISFM e o CDFM que serão tratados separadamente abaixo.

■ ISFM – *M. ischiofemoralis*

O ISFM nas aves se origina na face lateral do ísquio e na membrana da fenestra ilioisquiática. Sua inserção ocorre sobre uma marca na superfície caudal da extremidade proximal do fêmur.

Em crocodilos, diferentemente das aves, a origem do ISFM se dá na superfície medial do ísquio. Já a sua inserção ocorre em posição semelhante àquela observada nas aves, na face lateral da extremidade proximal do fêmur, sendo, junto com o OBTR, o músculo que se insere mais proximalmente no fêmur.

[EOR: marcas na porção medial e dorsal do ísquio. Extensão craniocaudal pode ser, tentativamente, definida pelo tamanho do processo obturador do ísquio; sulco na porção próxima do fêmur, equivalente à plataforma trocântérica.]

■ CDFM – *M. caudofemoralis*

O CDFM pode ser encontrado em duas porções tanto em aves quanto nos crocodilos. Uma porção mais anterior (CDFM-plv) e outra mais posterior (CDFM-cdl).

Nas aves o CDFM-plv se origina na superfície caudolateral do ílio, podendo estender-se ventralmente sobre a face lateral do ísquio. O CDFM-cdl tem como local de origem as vértebras caudais terminais (*i.e.* pigóstilo). Tanto o CDFM-plv quanto o CDFM-cdl se inserem na porção caudolateral proximal do fêmur, separadamente ou fusionados, adjacente a uma rugosidade (marca de inserção muscular), que corresponderia ao quarto trocânter reduzido. A inserção do CDFM-plv, quando não fusionados, ocorre mais proximal e lateralmente do que a inserção do CDFM-cdl.

Nos crocodilos o CDFM-plv se origina nas costelas da segunda vértebra sacral e na primeira vértebra caudal e também no bordo caudal do ílio que, em alguns casos, pode formar uma fossa rasa em sua superfície ventromedial (*fossa brevis*). O CDFM-cdl tem como sítio de origem os centros e face ventral dos processos transversos das vértebras caudais III à XV, aproximadamente. A inserção do CDFM-plv, nos crocodilos, ocorre sobre a face caudolateral da porção proximal do fêmur ligeiramente proximal e lateral à inserção de CDFM-cdl, que ocorre na face medial do quarto trocânter e sobre a impressão distal e medial a ele associado através de um tendão, emitindo, ainda, um tendão (*Tendo FMFB*) que se insere ventralmente na fíbula.

[EOR: fossa breve (CDFM-plv); Processos transversos das vértebras caudais (CDFM-cdl).]

3.2.3 Modelos biomecânicos

Com o objetivo de testar algumas hipóteses relacionadas à postura de *Prestosuchus chiniquensis*, uma abordagem biomecânica também foi realizada utilizando-se o material UFRGS-PV-0629-T.

Christian e Preuschoft (1996) basearam-se na metodologia desenvolvida por Preuschoft (1976) para estimar os momentos de flexão ao qual a coluna vertebral de um animal está sujeita. A ideia geral desta metodologia já foi apresentada na seção introdutória sobre “Resistência, suporte a cargas e cinemática da coluna vertebral” (p.40). Momentos de flexão são calculados para cada vértebra, permitindo comparar quais vértebras estariam sujeitas a maiores estresses ao longo da coluna vertebral do animal estudado. Para efetuar estes cálculos para a coluna de *P. chiniquensis* foram tomadas as medidas – todas em milímetros – da altura da porção caudal do centro vertebral (H_{cv}) e sua largura (W_{cv}), além da altura total da porção caudal da vértebra (H_v) como indicado na Figura 42.

Com estas medidas, foi então calculada, para cada vértebra:

- a área posterior do centro vertebral (A_{cv}) – que reflete a força que era produzida pela musculatura epaxial:

Equação 16:

$$A_{cv} = \pi \cdot H_{cv} \cdot W_{cv}$$

- o possível braço de alavanca gerado pela ação da musculatura epaxial ($H_{m.epx}$)
 – adaptado de Preuschoft (1976):

Equação 17:

$$H_{m.epx} = H_v - H_{cv}/2$$

- e o momento de flexão (MF_v) para cada vértebra:

Equação 18:

$$MF_v = A_{cv} \cdot H_{m.epx}$$

Um gráfico com os valores de MF_v , ao longo da coluna vertebral, pode indicar em qual ou quais regiões do corpo a maior parte do peso do animal seria suportada, apresentando distintos padrões para animais com postura bípede ou quadrúpede (ver Figura 25).

Além disto, foi calculada também a razão (rz) adimensional entre o braço de alavanca gerado pela musculatura epaxial e a raiz quadrada da área posterior do centro vertebral para cada vértebra:

Equação 19:

$$rz = \left(\frac{H_{m.epx}}{\sqrt{A_{cv}}} \right)$$

bem como a média destes valores (\overline{rz}) para todas as vértebras de cada espécime comparado.

O valor desta razão indica se o momento de flexão, para aquela porção da coluna, está tendo uma maior contribuição de $H_{m.epx}$ para valores maiores do que 1, ou uma maior contribuição de A_{cv} (valores menores do que 1). Maiores contribuições dos braços de alavanca sugerem uma mecânica mais favorável a movimentos mais lentos, porém mais estáveis e com menores gastos energéticos para o plano sagital, ideais, por exemplo, para a estabilização da

região cervical. Por outro lado, maiores contribuições de A_{cv} sugerem movimentos mais rápidos, mas que, no entanto, requerem altas forças da musculatura epaxial [para exemplificações e uma discussão mais detalhada, consultar Christian e Preuschoft (1996)].

4 DESCRIÇÃO

O material utilizado para a reconstrução muscular já foi descrito por Mastrantonio (2010) em sua tese de doutorado. No entanto, como a reconstrução muscular não era o foco do trabalho, foi necessário uma redescrição do ílio, ísquio, púbis, fêmur, tíbia e fíbula deste material enfocando-se nas estruturas relacionadas às origens e inserções musculares.

Exceto pela tíbia e pela fíbula, as peças mencionadas acima apresentam tanto o lado direito quanto o esquerdo preservado. Como, de uma maneira geral, as peças do lado direito estão mais bem preservadas, as descrições serão baseadas principalmente nestas. No entanto, existindo divergência entre as peças ou alguma peculiaridade observada em apenas um dos lados, tal observação será discutida e devidamente referenciada durante a descrição.

Marcas, tais como, ranhuras, rugosidades, sulcos e porosidades, normalmente foram atribuídas a áreas de origem e inserção muscular. No entanto, é importante destacar que cartilagens associadas ao tecido ósseo também deixam esses tipos de marcas, não sendo possível distingui-las apenas através do aspecto morfológico externo destas superfícies ósseas. Na seção sobre a reconstrução muscular (p. 121, “Reconstrução muscular da coxa de *Prestosuchus chiniquensis*”), a topografia destas marcas foi comparada com o tecido mole localizado nas porções equivalentes em táxons atuais e, com base nos tecidos moles encontrados nestes grupos, foi feita a inferência se as marcas corresponderiam, mais provavelmente, a cicatrizes musculares ou cartilaginosas.

4.1 CINTURA PÉLVICA

A cintura pélvica se encontra completamente preservada e articulada. Estão preservadas as duas vértebras sacrais e suas respectivas costelas sacrais, os ílios, ísquios e púbis. Esses elementos encontram-se articulados entre si (Figura 43 e Figura 44).

Esta peça, como um todo, foi preservada apoiada sobre o seu lado direito sofrendo uma deformação em sentido dorsolateral. No entanto, não aparenta ter passado por um processo diagenético expansivo, não apresentando distorções morfológicas significativas quando se compara as suas faces laterais esquerda e direita.

O contato entre o púbis e o ísquio, se é que estes se articulavam, não se encontra preservado, tendo sido reconstruído com gesso, como se fosse uma área contínua e sem nenhuma abertura entre esses ossos.

O material não se encontra completamente preparado, com, aparentemente, finas camadas de sedimento nas porções terminais do púbis, do ísquio e da asa pós-acetabular do ílio, sobre a superfície acetabular esquerda, a porção proximal da face dorsal, ventral e caudal da placa puboisquiática, sobre a face caudal do centro vertebral da segunda vértebra sacral e sobre a superfície medial do ílio ventralmente às costelas sacrais. Estas porções não foram preparadas ou por serem de difícil acesso, frágeis ou áreas ósseas mais porosas nas quais o sedimento incrustado permeou os poros dificultando a retirada apenas deste sem danificar o material ósseo preservado.

A cintura, em vista lateral, apresenta um aspecto trirradiado, comum aos arcossauros não avianos. A asa pós-acetabular do ílio é mais extensa caudocranialmente do que sua asa pré-acetabular. O alongamento das porções distais do púbis e do ílio apresenta, praticamente, o mesmo tamanho. A região de articulação do fêmur com a cintura pélvica, o acetábulo, recebe a contribuição do ílio, ísquio e púbis, sendo o primeiro destes, aquele que comporta a maior porção desta área articular. O acetábulo, côncavo, apresenta uma profundidade relativa, sendo esta maior nas porções delimitadas dorsalmente pela crista supra-acetabular do ílio, caudoventralmente pela crista pós-acetabular do ísquio e cranioventralmente pela tuberosidade caudal do púbis, esta última dorsal ao forame obturador.

Em vista cranial é possível observar um canal pélvico estreito, abarcado pelas superfícies mediais do ílio, púbis e ísquio, ventral às costelas sacrais e dorsal às sínfises proximais do púbis e do ísquio.

4.1.1 Ílio

Ambos os ílios se encontram inteiramente preservados podendo ser divididos em uma porção supra-acetabular cranial (asa pré-acetabular do ílio), uma caudal (asa pós-acetabular do ílio) e a região acetabular propriamente dita, correspondente a área de articulação do fêmur com a cintura pélvica. Cranial à região acetabular se observa o pedúnculo cranial do ílio,

compreendendo uma porção para articulação com o púbis e caudal à região acetabular se encontra o pedúnculo caudal do ílio, com uma porção para a articulação com o ísquio. A crista supra-acetabular delimita dorsalmente a região acetabular e ventralmente parte da asa pré e pós-acetabular do ílio. A crista supra-acetabular se inicia cranialmente, próximo à articulação do ílio com o púbis como uma fina e delgada elevação pouco pronunciada em direção caudodorsolateral. À medida que se estende lateralmente, de forma suave, se torna mais robusta e espessa até atingir uma orientação no plano horizontal. Sua faixa terminal permanece robusta, retornando de maneira menos suave para o plano geral da asa do ílio, com orientação caudoventromedial, desaparecendo antes de contatar o ísquio. Apenas na parte lateral da superfície ventral da crista supra-acetabular foi possível perceber algumas marcas indicativas de uma possível origem muscular.

Os limites entre a porção pré e pós-acetabular do ílio podem ser separadas por uma suave crista subvertical localizada cranialmente na asa do ílio. A crista subvertical do ílio liga a porção dorsal da crista supra-acetabular à rugosidade subtriangular dorsolateral do ílio. A asa pré-acetabular do ílio corresponde a aproximadamente um quarto do comprimento total da asa do ílio (porção pré + pós-acetabular).

A asa do ílio está praticamente na vertical, expondo principalmente uma face lateral e uma medial, apenas com a porção dorsal levemente inclinada lateralmente. A margem cranial da asa do ílio foi interpretada como apresentando uma crista convexa que segue dorsalmente sobre a asa pré-acetabular do ílio que logo se expande formando a rugosidade subtriangular dorsolateral do ílio. Esta crista foi aqui reconhecida como a crista dorsal do ílio. No vértice oposto desta rugosidade a crista segue dorsolateralmente até a porção caudal da asa do ílio, formando a crista dorsolateral do ílio. Sobre toda essa crista há cicatrizes musculares em maior grau cranialmente e menos intensas caudalmente. Cranialmente, até a rugosidade subtriangular as cicatrizes musculares formam sulcos rasos aproximadamente alinhados à crista subvertical (craniodorsal/caudoventral). As marcas de origem muscular sobre a porção caudal da crista dorsolateral do ílio são menos evidentes, mas pode-se perceber um alinhamento direcionado para o centro do acetábulo, aproximadamente, caudodorsal/cranioventral.

Não foi observado nenhum processo diferenciado cranialmente na asa pré-acetabular do ílio, a não ser por uma pequena expansão medial da extremidade cranioventral desta área. Também não foi observada a formação de nenhum tipo de fossa nesta região.

A borda ventral da asa pré-acetabular do ílio e a face dorsal do pedúnculo cranial do ílio formam uma incisura bem marcada. O pedúnculo cranial do ílio se estende lateral e cranialmente, sobre a delgada componente cranial da crista supra-acetabular. A superfície entre a incisura e o limite cranial do pedúnculo apresenta uma inclinação dorsolateral ligeiramente côncava sem marcas nítidas de cicatrizes musculares. Seus limites craniais formam os contatos medial, dorsal e lateral com o púbis. Esta região apresenta cicatrizes musculares tanto no ílio quanto no púbis formando uma área mais globosa, sendo aqui referida como tubérculo dorsal do púbis.

O limite cranial da asa pré-acetabular do ílio não alcança o limite cranial da articulação do ílio com o púbis, permanecendo posterior a esta articulação.

A face medial da asa pré-acetabular do ílio também é ligeiramente côncava e está orientada verticalmente, com sua porção ventral levemente inclinada ventromedialmente, área sobre a qual se apoia e articula a extremidade distal da costela da primeira vértebra sacral.

Cranialmente, na superfície medial da asa pré-acetabular do ílio, observa-se uma crista dorsomedial incipiente ligeiramente ventral ao curso da crista dorsal da asa do ílio. Esta crista segue continuamente, sem apresentar cicatrizes musculares, pela borda dorsomedial da asa do ílio até sua porção mais caudal, onde uma leve rugosidade se destaca sobre o eixo terminal desta crista.

A face medial da asa pós-acetabular do ílio apresenta sua superfície côncava delimitada dorsalmente pela crista dorsomedial da asa do ílio e ventralmente pela superfície dorsal da fossa medial pós-acetabular do ílio. Cranialmente, a fossa medial pós-acetabular do ílio está representada por uma crista ventromedial pouco expandida, tornando-se mais larga caudalmente. A superfície ventral desta fossa é plana e horizontal em sua porção cranial. Caudalmente, torna-se côncava com sua abertura direcionada ventralmente (*i.e.* \cap). A espessura da parede que forma a fossa medial pós-acetabular também aumenta caudalmente, sendo delgada cranialmente e mais robusta caudalmente. A extremidade distal da segunda

costela sacral se articula com a superfície dorsal desta fossa, mas não em sua totalidade. A porção caudal da superfície dorsal da fossa medial permanece exposta sem articulação aparente com outro osso. Nenhuma de suas superfícies expostas, tanto a dorsal quanto a ventral apresentam marcas musculares evidentes.

A face lateral da superfície pós-acetabular da asa do ílio apresenta uma concavidade cranial mais acentuada, delimitada pela crista dorsolateral do ílio, a crista subvertical e a parte caudal da crista supra-acetabular. Caudalmente ao limite da crista supra-acetabular, a superfície lateral da asa pós-acetabular do ílio apresenta-se apenas ligeiramente côncava, assumindo um plano subvertical. A extremidade caudal da asa pós-acetabular do ílio se encontra expandida mediolateralmente, além dos limites da fossa medial, com tênues marcas de estrias musculares.

A borda ventral da asa pós-acetabular do ílio, expandida caudalmente, é menos robusta cranialmente onde forma uma incisura ventral à crista supra-acetabular, ao contrário da incisura cranial, que é dorsal a esta crista. Esta incisura é demarcada ventralmente por uma pequena porção caudal do corpo do ílio (*i.e.* pedúnculo caudal do ílio) que se articula com a margem dorsal do ísquio. Medialmente o pedúnculo do ílio é expandido até as proximidades do centro vertebral da segunda vértebra sacral. No entanto, não há contato das costelas sacrais com esta região, da forma como ocorre no pedúnculo cranial. Cranioventralmente à incisura caudal, encontra-se a concavidade do acetábulo.

O ílio se articula ventralmente com o púbis (cranial) e com o ísquio (caudal), sendo que suas superfícies articulares correm obliquamente através do acetábulo até a sua porção mais ventral. Como já comentado, não é possível determinar se nesta região o púbis também se articula com o ísquio ou se havia alguma abertura, pois esta região foi perdida e está reconstruída com gesso.

Em resumo, as principais feições anatômicas observadas no ílio foram as cristas supra-acetabular, subvertical, dorsal, dorsolateral e dorsomedial, a rugosidade subtriangular, as incisuras, cranial e caudal, e a fossa medial. Estas estruturas podem estar diretamente associadas às origens musculares.

4.1.2 Púbis

O púbis direito e o esquerdo encontram-se inteiramente preservados e articulados entre si através da sínfise púbica. Sua margem caudodorsal se encontra articulada ao ílio.

Proximalmente, em sua articulação com o ílio, a superfície do púbis é mais alargada dorsoventralmente, podendo-se distinguir, grosso modo, uma superfície oblíqua ventrolateral/dorsomedial mais próxima do plano sagital, correspondente à porção púbica da placa puboisquiática, e outra superfície lateral/medial, mais distante do plano sagital, correspondendo à porção proximal do corpo do púbis. Sobre a superfície ventrolateral se localiza o forame obturador.

Distal à placa puboisquiática identifica-se uma margem dorsolateral que se estende cranioventralmente, correspondente ao corpo do púbis. Esta porção do corpo do púbis apresenta uma superfície lateral expandida caudoventralmente e uma superfície dorsal expandida medialmente concernente à plataforma do púbis. O corpo do púbis, em sua porção mais distal, apresenta ainda uma expansão bulbosa, normalmente referenciada como “pé púbico”.

Em vista cranial o canal pélvico é algo quadrangular, com um piso sub-horizontal e as paredes verticais formadas pelas superfícies mediais do púbis e do ílio. No entanto, sua porção cranial ampla se estreita caudalmente a partir do contato do ílio com o ísquio. Nesta porção o canal pélvico é formado apenas pelas superfícies mediais oblíquas do ísquio.

A articulação entre o púbis e o ílio se dá, lateralmente, quase que totalmente pela região acetabular. Apenas no limite mais dorsal desta faixa lateral, que o contato se dá fora da superfície acetabular, sobre uma área globosa estriada lateral que se estende dorsalmente, o tubérculo dorsal do púbis. Deste tubérculo, que é pouco elevado, mas extenso sobre a superfície proximal lateral e dorsal do púbis, pode-se notar duas cristas, que seguem distalmente até o tubérculo cranial do púbis. As cristas mencionadas acima podem ser distinguidas em uma crista dorsal mais robusta, que segue craniolateralmente compondo a borda cranial do tubérculo cranial do púbis e uma crista lateral mais delgada, que se estende distalmente formando a borda caudal deste mesmo tubérculo. A crista lateral do púbis

encontra-se alinhada com a crista supra-acetabular do ílio, podendo ser interpretada como uma continuação cranial desta última, sobre o púbis.

Tanto as cristas como os tubérculos (cranial e dorsal) apresentam diferentes graus de cicatrizes musculares. As marcas no tubérculo dorsal do púbis são as mais evidentes, se apresentando como estrias alinhadas, em sua maioria, ao eixo longo da haste do púbis. Sobre a crista dorsal e o tubérculo cranial do púbis as marcas são menos evidentes e não apresentam uma orientação perceptível de suas estrias. Sobre a maior parte da crista lateral do púbis as marcas que se poderia associar às cicatrizes musculares são muito tênues para que se faça qualquer afirmação categórica. No entanto, a estrutura anatômica, apesar de delgada é evidente.

Entre a crista dorsal e a crista lateral do púbis há uma área deprimida com duas porções ainda um pouco mais profundas. Uma destas depressões está imediatamente caudal e ventral à crista dorsal do púbis, sendo mais alongada seguindo o eixo da crista e outra depressão, imediatamente dorsal e cranial à crista lateral do púbis, formando uma concavidade mais esférica e menos profunda quando comparada à depressão da crista dorsal do púbis. A área deprimida, como um todo, não apresenta marcas evidentes de origem muscular.

O tubérculo caudal do púbis está imediatamente dorsal ao forame obturador e compõem a margem cranial da pequena parcela do acetábulo localizada no púbis. O tubérculo caudal não apresenta cicatrizes musculares evidentes. A região caudal deste tubérculo apresenta dois prolongamentos em forma de cristas, um dorsal e outro caudoventral. A crista dorsal do tubérculo caudal compõe a margem craniodorsal que delimita o acetábulo. Por outro lado, a crista caudoventral parece “invadir” a porção cranioventral do acetábulo. É uma região de difícil preparação que necessitaria de um preparo mais cuidadoso para se compreender os limites reais desta articulação nesta porção da pelve.

A superfície lateral da porção proximal do corpo do púbis, entre os tubérculos, caudal e cranial, e a crista lateral do púbis, está representada por uma superfície lisa e ligeiramente côncava. Ventral a esta superfície está a superfície ventrolateral/dorsomedial da placa puboisquiática, pela qual se abre o forame obturador com diâmetro próximo ao do tubérculo caudal (≈ 2 cm). Sua abertura está voltada ventrolateralmente/dorsomedialmente situando-se

em um plano oblíquo ao plano mediano. A borda do forame obturador é fina e bastante delicada. Aparentemente o mesmo vale para a superfície da placa puboisquiática, pois há uma região reconstruída com plastilina e um reforço com cera e plastilina sobre sua superfície dorsomedial. A borda dorsal do forame obturador apresenta uma crista incipiente, que “abandona” a margem do forame e segue sobre a superfície ventrolateral da placa puboisquiática em sentido caudoventral em direção ao ísquio. A porção mais caudal da crista caudodorsal do forame obturador não se encontra preservada (região ventrolateral do contato entre o púbis e o ísquio), não sendo possível saber se esta crista seguia ou não até a superfície do ísquio.

Em relação às superfícies mediais da porção proximal do corpo do púbis e da placa pubo-isquiática, aquela que está voltada mais dorsalmente se apresenta mais robusta, sendo possível observar a porção medial do tubérculo dorsal do púbis. Esta região não apresenta cicatrizes musculares tão evidentes quanto àquelas observadas na superfície lateral do tubérculo dorsal do púbis. A superfície mais ventral desta região é mais delgada. Uma suave concavidade dorsal ao forame obturador está presente, curvando esta superfície medialmente direcionando a placa para o plano sagital.

A haste que se prolonga do corpo do púbis e suas superfícies expandidas seguem obliquamente, sem se curvar, em sentido cranioventral. Distingue-se uma face interna ampla e côncava voltada caudoventralmente, aqui denominada concavidade distal do púbis. Suas superfícies caudoventral e medial são formadas, respectivamente pela plataforma do púbis e pela expansão caudoventral da superfície lateral da haste do corpo do púbis. Não foi observado nenhum tipo de estrutura anatômica interna a esta concavidade, tampouco marcas que pudessem evidenciar diretamente origens musculares.

A superfície externa da plataforma púbica (*i.e.* craniodorsal) é bastante homogênea sem concavidades ou tuberosidades marcantes. Apenas proximalmente uma suave concavidade permite distinguir a área correspondente à haste do púbis daquela que representa a expansão medial da sínfise. A plataforma púbica não é “desviada” ou “perturbada” de seu plano direcional proximal, nem mesmo em sua porção mais distal, onde se localiza a expansão bulbosa distal da haste do púbis. Sob este ponto de vista, pode-se inferir que a expansão bulbosa ocorreu apenas caudalmente, não se destacando cranialmente. Ainda sobre a plataforma do púbis, parece ter havido algum grau de desarticulação da sínfise púbica, pois

o púbis esquerdo está com sua margem de articulação com o púbis direito levemente deslocada cranialmente, sobrepondo-se ao mesmo. Esta margem aparente se mostra fina e delgada.

As margens caudoventral das superfícies laterais distais expandidas do púbis direito e esquerdo apresentam algumas feições distintas quando comparadas entre si, podendo existir algum artefato introduzido diageneticamente. Aproximadamente no quarto distal desta borda, no púbis direito, um processo pouco desenvolvido se estende caudalmente, sem afetar a espessura mediolateral desta superfície. Imediatamente distal a este processo, também sobre a borda caudoventral observa-se uma crista ou protuberância bastante sutil, sobre a expansão bulbosa que começa a diferenciar-se. No púbis esquerdo, também aproximadamente no quarto distal da borda caudoventral, no entanto um pouco mais proximal do que o processo caudal observado no lado direito, há um tubérculo que não se estende caudalmente, mas que é mediolateralmente expandido, deixando a superfície lateral distal expandida do púbis um pouco mais grossa do que a sua espessura padrão encontrada mais proximalmente. Nenhuma crista foi observada distalmente a esse tubérculo, nem proximalmente à diferenciação da expansão bulbosa do púbis.

A expansão bulbosa do púbis, às vezes referida como “pé-púbico”, se articula com o seu lado oposto tanto sobre a superfície cranial na plataforma do púbis, quanto pela sua região ventral expandida caudalmente, tornando a extremidade distal do púbis mais robusta e espessa tanto mediolateralmente quanto caudocranialmente. A curvatura desta porção mais distal segue o plano da plataforma do púbis mudando de um sentido cranioventral para um sentido totalmente caudal, sem se estender cranialmente da forma como é observado em alguns dinossauros terópodos (*e.g. Tyrannosaurus rex*). No entanto, sua extremidade caudal e distal não é completamente arredonda fechando a curvatura sobre a borda caudoventral, mas se estende caudalmente, mesmo que timidamente, ultrapassando a margem caudoventral da superfície lateral distal expandida do púbis. Esta pequena porção representa, mesmo que incipiente, o processo caudal distal do púbis. Sobre a face lateral da expansão bulbosa é possível observar a crista craniolateral da expansão bulbosa do púbis que se inicia proximal e caudalmente, se prolongando cranioventralmente, assumindo uma forma mais conspícua na margem cranial desta superfície. Toda porção lateral, caudal e medial da expansão bulbosa

distal do púbis apresenta marcas que poderiam ser atribuídas a origens musculares, mas são controversas.

4.1.3 Ísquio

Ambos os ísquios encontram-se preservados e fortemente articulados entre si através da espessa sínfise isquiática. Sua superfície preparada expõe um grande número de rachaduras, sugerindo uma possível permineralização seguida de expansão, dando um aspecto aparentemente mais robusto do que aquele apresentado quando o animal estava em vida. No entanto, mesmo tentando desconsiderar essa possível deformação, o ísquio é mais robusto do que o púbis.

Como aspecto geral, o ísquio possui uma superfície lateral verticalizada, na porção cranioventral proximal do ísquio, correspondente à contribuição do ísquio à placa puboisquiática. Dorsalmente e caudodorsalmente à placa puboisquiática se encontra a porção proximal do corpo do ísquio, que delimita a região caudal e ventral do acetábulo.

O eixo principal do corpo do ísquio (a haste do ísquio) se alonga caudoventralmente através do prolongamento da porção caudal da sínfise isquiática, compondo a plataforma do ísquio. Esta plataforma apresenta uma superfície oblíqua ventrolateral e outra voltada caudodorsalmente.

A extremidade distal do ísquio apresenta uma expansão bulbosa como aquela observada no púbis, porém menos saliente.

A placa puboisquiática no ísquio está orientada verticalmente apresentando uma face lateral exposta que se articula, em sua margem ventral, com ísquio oposto. As faces mediais de cada uma das placas puboisquiáticas estão praticamente coalescidas deixando apenas uma pequena abertura onde se observa o canal pélvico. Esta porção do canal pélvico (caudal) não apresenta uma face ventral, como aquela formada pelo púbis, devido à disposição vertical da placa puboisquiática do ísquio e a sua articulação ventral com o ísquio oposto, dando um aspecto em forma de “V” a esta porção do canal.

Aparentemente, a face lateral da placa puboisquiática pode ser regionalizada em uma concavidade cranial menor e outra caudal mais ampla (respectivamente a concavidade cranial proximal do ísquio e a concavidade caudal proximal do ísquio). Estas concavidades podem estar delimitadas por uma crista subvertical na placa puboisquiática. No entanto, a preservação e preparação das áreas adjacentes a esta possível crista subvertical do ísquio é deficiente, tornando sua interpretação ambígua.

A margem ventral da placa puboisquiática é convexa e apresenta algumas ranhuras que foram, tentativamente, atribuídas a origens musculares.

Na haste do ísquio, em sua porção proximal, há uma crista evidente que demarca os limites ventrais e caudais do acetábulo no ísquio. A crista pós-acetabular do ísquio é mais baixa e arredondada cranialmente, assumindo uma conformação mais elevada e alcantilada à medida que segue caudal e dorsalmente. Acompanhando, em sentido cranial, a crista pós-acetabular do ísquio, ela termina como uma pequena elevação imediatamente antes da articulação do ísquio com o ílio, sem seguir por este último.

A questão sobre as delimitações do acetábulo será aqui discutida com um pouco mais de detalhe, pois apresenta algumas peculiaridades quando se compara os diferentes lados, esquerdo e direito, do mesmo espécime (UFRGS-PV-0629-T). Estas diferenças, se encontradas em espécies distintas, poderiam ser interpretadas como caracteres distintos com implicações funcionais díspares.

Foi mencionado anteriormente, ao se descrever o púbis (p. 90), que o tubérculo cranial do púbis apresenta um prolongamento caudoventral que, a princípio “invadiria” a área acetabular, e a crista caudodorsal do forame obturador seguiria caudoventralmente, podendo representar o limite cranioventral da superfície acetabular.

No acetábulo direito, a porção cranial da crista pós-acetabular do ísquio se alinha com o prolongamento caudoventral do tubérculo caudal do púbis, no entanto, a porção acetabular do ílio, entre estas duas estruturas, não apresenta nenhuma elevação que complemente essa crista. Caso se considere que a crista pós-acetabular do ísquio e o prolongamento caudoventral do tubérculo caudal do púbis delimitam a região ventral do acetábulo, este

apresentaria um formato mais elíptico e menos esférico, com o eixo caudocranial mais longo do que o eixo dorsoventral.

No acetábulo esquerdo, a crista pós-acetabular do ísquio se alinha com a crista caudodorsal do forame obturador delimitando um acetábulo mais esférico. Nesta face o prolongamento caudoventral do tubérculo caudal do púbis não participa da margem do acetábulo, mas sim, como descrito anteriormente, se adentra sobre esta superfície.

Do ponto de vista tafonômico, observa-se que a porção proximal do ísquio esquerdo se encontra levemente “afundada” em sentido medial na região de sua articulação com o ílio, ao passo que a mesma região do ísquio direito está deslocada lateralmente, sendo o deslocamento deste lado menos evidente do que aquele observado no lado esquerdo. Lembrando que esta peça foi encontrada apoiada sobre o seu lado direito, este deslocamento pode ter sido resultado de alguma pressão do pacote sedimentar superior que recobria o fóssil.

Outra consideração importante de se levar em conta ao determinar os limites da região acetabular é referente à reconstrução em gesso da região que corresponderia à articulação entre o púbis e o ísquio, já comentada acima. Esta reconstrução pode ter sido uma forma de reforçar a ligação do ísquio à cintura e o deslocamento observado poderia ter se resultado desta etapa do processo de preparação. Até o momento não foi possível recuperar as informações sobre a preparação desta região, para este espécime, que pudessem esclarecer esta questão.

A articulação do ísquio com o ílio é similar àquela observada do ílio com o púbis. É uma articulação direcionada obliquamente em sentido caudodorsal/cranioventral, passando pela superfície acetabular. A contribuição do ísquio para a superfície acetabular é maior do que a contribuição do púbis para essa superfície de articulação.

A porção dorsal do ísquio que não participa do acetábulo e que se articula com o ílio apresenta um tubérculo similar ao tubérculo dorsal do púbis. O tubérculo dorsal do ísquio não é proeminente, mas se mostra como uma região expandida tanto em sua face caudal como em sua face medial. No entanto, ao contrário do observado no púbis, o tubérculo dorsal do ísquio não apresenta sulcos ou ranhuras evidentes que pudessem indicar a origem de músculo nesta região.

O eixo principal da haste do ísquio se destaca caudal e ventralmente na porção média da crista pós-acetabular do ísquio formando a crista lateral do ísquio. Este eixo segue distinto dorsolateralmente pela plataforma do ísquio tornando-se menos conspícuo distalmente, mas mantendo o aspecto robusto de toda plataforma isquiática. A crista lateral separa proximalmente duas concavidades, uma caudodorsal e outra cranioventral. A concavidade posicionada cranioventralmente corresponde à concavidade caudal proximal do ísquio comentada acima (p. 94). A concavidade caudodorsal proximal do ísquio é mais restrita em tamanho quando comparada à concavidade caudal proximal.

Caudalmente sobre a superfície da concavidade caudodorsal proximal, observa-se uma modesta elevação, aqui denominada de tubérculo proximal do ísquio. Não estão evidentes marcas de cicatrizes musculares sobre este tubérculo, nem sobre a concavidade caudodorsal proximal do ísquio.

A margem caudal da porção dorsal proximal do ísquio segue distalmente sobre a superfície caudodorsal da plataforma do ísquio formando a crista dorsal do ísquio. Ambos os ísquios estão separados em sua porção mais proximal pelo canal pélvico em forma de “V”, após o qual se unem na sínfise isquiática região onde se inicia a plataforma do ísquio. A margem caudal da porção dorsal proximal do ísquio segue o mesmo formato em “V” do canal pélvico, no entanto, as superfícies mediais dos ísquios se encontram antes que as bordas caudais se deparem, tornando distinta a crista dorsal sobre a plataforma do ísquio, como uma continuidade de suas margens caudais. As cristas dorsais seguem com uma leve inclinação voltada medialmente, tornando-se menos saliente distalmente e margeando a sínfise na superfície caudodorsal da plataforma do ísquio até que ambas as cristas se tornem indistintas no terço mais distal da plataforma do ísquio. Entre as cristas dorsais de cada um dos ísquios a sínfise apresenta-se em forma de calha (calha caudodorsal proximal do ísquio).

Distalmente à indistinção das cristas, a sínfise se encontra sobre uma superfície ligeiramente côncava, mais ampla, delimitada nesta porção pela expansão caudocranial do eixo principal da haste do ísquio.

A crista lateral do ísquio, que se destaca na superfície lateral da porção proximal do ísquio, se torna menos caracterizada mais distalmente aparentando que esta crista tenha se expandido caudocranialmente, formando uma unidade mais homogênea com a plataforma do

Ísquio. A porção caudal desta expansão se destaca sobre a superfície caudodorsal da plataforma do ísquio e converge para o plano sagital na porção mais caudal e distal da sínfise isquiática. Esta expansão caudal e sua convergência distal formam uma concavidade sobre a superfície caudodorsal da plataforma do ísquio mais ampla e aberta proximalmente tornando-se mais estreita e profunda distalmente, formando o sulco caudodorsal distal do ísquio.

Na face cranioventral da plataforma do ísquio, em continuidade à sínfise isquiática ventral da placa puboisquiática, há uma quilha evidente. A quilha cranioventral proximal do ísquio se destaca proximalmente, sendo composta pelas lâminas cranioventrais da haste de cada um dos ísquios. Na porção proximal estas lâminas são ligeiramente espessadas, afinando-se distalmente. No terço mais distal, na face cranioventral da plataforma do ísquio, a quilha não se encontra inteiramente preservada, não sendo possível determinar a sua morfologia nem a sua completa extensão. Esta porção pode não ter sido preservada ou pode ter sido acidentalmente removida durante a preparação. Não foi possível determinar a forma geral da margem da quilha (*i.e.* côncava, convexa ou plana), pois esta também não se apresenta completamente preservada, possivelmente devido à sua delicadeza. Com a expansão craniocaudal da haste do ísquio a lâmina cranioventral se torna menor e menos evidente distalmente.

Aproximadamente na altura onde a quilha cranioventral proximal do ísquio deixa de ser evidente, e o sulco caudodorsal distal do ísquio começa a se apresentar mais profundo, pode ser observado o tubérculo distal do ísquio sobre a margem dorsolateral da haste do ísquio, na plataforma isquiática. Este tubérculo é incipiente sendo mais perceptível em vista caudodorsal. Não foram distinguidas marcas de origem muscular.

A extremidade distal da plataforma do ísquio apresenta uma expansão bulbosa similar àquela descrita para a plataforma do púbis. Esta expansão não se destaca tanto quanto àquela descrita no púbis, pois toda a haste do ísquio se expande cranioventralmente a partir da porção média da plataforma isquiática, formando uma unidade mais homogênea.

4.2 MEMBRO POSTERIOR

Do membro posterior encontra-se preservado os dois fêmures, a tíbia e a fíbula direita, além de algumas falanges possivelmente do pé, mas que não serão descritas aqui. A preservação destas peças é boa, mas não excepcional. Detalhes mais marcantes, tais como, cicatrizes musculares, tubérculos e impressões estão evidentes, no entanto, aspectos mais sutis do fêmur podem estar mascarados pelas rachaduras.

4.2.1 Fêmur

Para a orientação do fêmur tomou-se como referência a superfície medial do côndilo tibial, na porção distal do fêmur. Com o eixo longo do corpo do fêmur na vertical, esta superfície deve estar no plano paramediano e voltada medialmente. O eixo transcondilar, aqui assumido como a linha que liga o epicôndilo lateral e medial, também constitui um ponto de referência para a orientação do fêmur, devendo este ser perpendicular ao plano mediano.

Ambos os fêmures se encontram preservados. O fêmur esquerdo apresenta um aspecto mais “estourado” do que o fêmur direito, evidenciando mais rachaduras, podendo ter passado por algum processo diagenético expansivo durante a fossilização. No entanto, as medidas para o comprimento proximodistal e a circunferência na porção de menor espessura do corpo do fêmur são virtualmente idênticas (ver Anexo B, p. 188). Neste caso, lâminas histológicas poderiam indicar se houve ou não alteração da estrutura óssea original, procedimento este, que não foi aplicado ao material por ora descrito.

Em vista lateral o fêmur apresenta um formato sigmoidal, com a porção distal convexa cranialmente e a proximal caudalmente. Em vista cranial encontra-se arqueado, convexo lateralmente (Figura 45).

Em sua porção proximal a cabeça do fêmur se destaca como uma projeção craniomedial sem um colo evidente. Em vista proximal é possível distinguir a superfície sobre a qual se ancorava a epífise cartilaginosa: superfície dorsal de tecido ósseo esponjoso permineralizado, eixo longo craniomedial-caudolateral, margem com formato irregular e um sulco mediano. A margem desta superfície apresenta as extremidades craniomedial e

caudolateral convexas, sendo a primeira, relativa à cabeça do fêmur, a mais espessa. A extremidade caudolateral convexa menos espessa é parte da tuberosidade caudolateral do fêmur (*i.e.* trocânter maior *sensu* HUTCHINSON, 2001b) Estas duas margens convexas estão interligadas craniolateralmente por uma margem côncava e caudomedialmente por duas concavidades e uma margem convexa mediana referente à tuberosidade caudal da cabeça do fêmur. O sulco da cartilagem da cabeça do fêmur é mais profundo e largo próximo à região da cabeça do fêmur (craniomedial) e mais raso e estreito na extremidade oposta. De forma geral, acompanha a curvatura sigmoidal da margem caudomedial.

A tuberosidade cranial da cabeça do fêmur é menos distinta do que a tuberosidade caudal e está disposta mais próxima ao plano mediano do que esta última. Proximalmente está coalescida à cabeça do fêmur e apresenta-se mais espessa, se afinando distalmente tomando uma forma subtriangular com uma leve curvatura apontando lateralmente. Lateral a esta ponta foi observado uma pequena tuberosidade, a tuberosidade proximolateral do fêmur, com possíveis marcas de inserção muscular.

A tuberosidade proximolateral do fêmur é pouco elevada, mas aparenta um pequeno cume em seu centro. As cicatrizes musculares observadas nesta tuberosidade se dispersam em três direções a partir deste cume. Uma linha de cicatrizes segue em sentido proximomedial, em direção à cabeça do fêmur, outra segue pela superfície cranial, em sentido proximolateral, sobre a tuberosidade caudolateral (trocânter maior), e uma terceira corre distal e lateralmente, também sobre a superfície da tuberosidade caudolateral do fêmur.

Lateral ao cume da tuberosidade proximolateral do fêmur há uma depressão bem marcada que se expande e se apresenta menos profunda proximalmente, formando uma ampla concavidade entre a tuberosidade cranial da cabeça do fêmur e a tuberosidade caudolateral do fêmur. Esta concavidade apresenta uma superfície levemente áspera, mas a sua relação com marcas musculares não é evidente.

A superfície caudolateral da tuberosidade caudolateral da cabeça do fêmur aparenta ser uma região porosa do osso, pois sua superfície não está bem definida e se encontra permineralizada por sedimento. Apenas distalmente foi possível observar algumas marcas, que possivelmente poderiam indicar inserção muscular. Uma pequena crista – a crista

caudodistal da tuberosidade caudolateral do fêmur – com as mesmas marcas mencionadas acima, foi observada na superfície caudal e distal desta tuberosidade.

Medial e distal à crista caudodistal mencionada acima se encontra a tuberosidade caudomedial do fêmur (*i.e.* quarto trocânter *sensu* HUTCHINSON, 2001b). Esta tuberosidade é ampla e pouco destacada. Apesar de evidente, seus limites não são bem definidos cranioproximalmente nem caudodistalmente. No entanto, seus limites caudoproximais e craniodistais são côncavos e bem marcados por duas depressões. A tuberosidade é mais larga no eixo cranioproximal-caudodistal e, distalmente, está ligada a uma crista caudal sobre a superfície caudal do corpo do fêmur. A crista caudal do fêmur se estende distalmente até próximo à região proximal do côndilo lateral.

Sobre a tuberosidade caudomedial do fêmur e sobre as suas depressões adjacentes, há marcas de rugosidades e pequenos sulcos, aparentemente de cicatrizes musculares, mas que, no entanto, não foram possíveis de diferenciar das marcas de preparação mecânica, também observadas sobre essa região.

A impressão proximal da tuberosidade caudomedial do fêmur está anexa à superfície caudomedial côncava da tuberosidade caudolateral do fêmur. A concavidade caudomedial da tuberosidade caudolateral do fêmur é limitada medial e proximalmente pela tuberosidade caudal da cabeça do fêmur. Esta tuberosidade se destaca mais do que a tuberosidade cranial da cabeça do fêmur, no entanto, ela se prolonga menos distalmente do que esta última. Adjacente à sua borda medial distal um forame nutrício está presente.

Uma crista pouco diferenciada do corpo se destaca medialmente à depressão distal da tuberosidade caudomedial do fêmur. Esta crista, aqui denominada de crista mediocaudal do fêmur, percorre o eixo longo do fêmur, desde a sua superfície medial proximalmente, assumindo, distalmente, uma posição sobre a superfície caudal, aparentemente, convergindo para a porção proximal do côndilo lateral do fêmur. A crista mediocaudal do fêmur está presente em ambos os fêmures e apresenta um aspecto robusto, pouco diferenciado proximalmente, mas que se destaca distalmente através de uma dilatação globosa, tornando-se novamente indistinta, mais distalmente, sobre a fossa poplítea. Nenhuma marca de natureza muscular foi observada sobre a crista mediocaudal do fêmur.

Na porção distal do fêmur, observa-se os côndilos e epicôndilos (mediais e laterais). Em vista cranial, uma superfície plana, ligeiramente côncava, está presente. Esta superfície, correspondente ao sulco patelar, é mais larga distalmente do que proximalmente, dando um aspecto subtriangular a esta face. As bordas medial e lateral do sulco patelar são formadas pelo limite cranial do côndilo medial e lateral, respectivamente.

Em vista medial observa-se que o côndilo medial se estende caudalmente, formando o processo caudal do côndilo medial. A superfície medial do côndilo medial é plana sem uma distinção nítida do epicôndilo medial. Este se apresenta apenas como uma leve protuberância na margem distal do côndilo medial. Caudalmente, o processo caudal do côndilo medial é convexo e está separado do processo caudal do côndilo lateral através da fossa poplíteia, que se estende proximalmente. Este processo forma uma crista pouco definida que se estende proximalmente sobre a porção caudal e distal do fêmur.

O processo caudal do côndilo lateral é mais extenso caudalmente e menos arredondado do que aquele observado no côndilo medial. Também apresenta uma crista que se estende proximalmente, sendo esta última mais bem delimitada. Na porção média desta crista observa-se uma protuberância arredondada.

A superfície lateral do côndilo lateral apresenta uma região convexa, formada pelo epicôndilo lateral. Este mais distinto do que o epicôndilo medial. Sobre esta região e cranialmente a ela, várias estrias formadas por pequenos sulcos foram observados e associados a cicatrizes musculares.

Em vista caudal, assim como observado em vista cranial, o osso esponjoso foi permineralizado, correspondendo, provavelmente à superfície sobre a qual se fixava o revestimento cartilaginoso. Sobre esta superfície observa-se uma região convexa cranial com o eixo longo se orientando, aproximadamente, mediolateralmente. Caudal a esta convexidade estão presentes duas depressões, uma medial e outra lateral, ligadas por um sulco, área esta que comportava a ancoragem da epífise cartilaginosa.

4.2.2 Tíbia

Apenas a tíbia direita se encontra preservada no espécime UFRGS-PV-0629-T, apresentando-se em bom estado de conservação, com algumas rachaduras nas extremidades, distal e proximal (Figura 46). As superfícies articulares são compostas por osso esponjoso e encontram-se permineralizados por sedimento, o que torna a superfície irregular e de difícil delimitação.

Para a orientação da peça, tomou-se como referência o seu eixo longo, mantido na vertical, a extremidade mais expandida, proximal, com seu maior comprimento perpendicular ao plano mediano e a fossa, presente no corpo da tíbia, disposta craniomedialmente.

Proximalmente, a tíbia se encontra expandida tanto caudocranialmente quanto mediolateralmente, sendo esta última mais extensa do que a primeira. Sua porção distal apresenta-se levemente expandida em sentido cranial e mediolateral.

O corpo da tíbia não aparenta nenhuma curvatura, em vista cranial, destacando-se apenas em suas extremidades, que se expandem mediolateralmente. Em vista medial a margem cranial aparenta um leve arqueamento dando um aspecto côncavo a esta margem. Já a margem caudal em vista medial é praticamente plana. Nesta mesma vista é possível perceber que a porção distal expandida da tíbia apresenta certa torção, com a extremidade medial sutilmente deslocada cranialmente e a extremidade lateral, voltada caudalmente.

Em vista proximal, a tíbia apresenta uma seção aproximadamente elíptica da qual se destacam dois processos laterais, um cranial e outro caudal, separados por um sulco, que corresponde à face articular fibular proximal. Ainda em vista proximal, a superfície preservada é convexa cranialmente, se estendendo além do limite cranial do corpo da tíbia, região correspondente à acanhada crista cnemial. Caudal a esta superfície convexa há duas concavidades, uma medial e outra caudal, separadas pela tuberosidade caudomedial proximal da tíbia. Desta tuberosidade, uma crista incipiente se estende distalmente. Toda esta região, possivelmente, servia de ancoragem à epífise cartilaginosa que se articulava com a superfície articular distal do fêmur. As duas concavidades representam, possivelmente, as depressões da epífise cartilaginosa que se articulava com os côndilos femorais. Caudal à concavidade caudal da superfície proximal da tíbia encontra-se a tuberosidade caudal proximal da tíbia.

Medialmente, a porção proximal da tíbia também se estende além dos limites de seu corpo, formando o processo medial da porção proximal da tíbia.

Em torno de toda esta área expandida proximal da tíbia foram observadas estrias muito tênues, que poderiam estar associadas a inserções musculares, mas por ser uma região de tecido poroso, tais estrias também poderiam ser resultado de preparação excessiva.

Em vista cranial, observa-se que as bordas, lateral e medial, da porção proximal da tíbia apresentam inclinações distintas, sendo a borda medial mais oblíqua e borda lateral mais verticalizada.

O corpo da tíbia apresenta uma seção subtriangular, com a margem lateral mais espessa do que a margem medial. Esta última se apresenta, praticamente, como uma crista ao longo do eixo longo da tíbia. Sobre a margem medial observa-se uma tuberosidade pouco saliente, posicionada na mesma altura da fossa craniomedial da tíbia. Esta fossa é bem delimitada por uma crista craniolateralmente, e se encontra associada a uma concavidade proximomedialmente. Proximal e lateral a esta fossa, observa-se outra depressão, separada da primeira através da crista craniolateral. No entanto, esta depressão apresenta uma morfologia peculiar, não aparentando ser natural. Nesta região a parede óssea não é contígua à depressão, podendo esta ter sido ocupada por alguma concreção, ou ter sido excessivamente preparada.

A superfície caudal da tíbia, assim como a superfície lateral, não apresenta feições morfológicas marcantes. Sobre a superfície caudal observam-se duas concavidades, uma proximal e outra distal. Lateralmente à concavidade distal destaca-se uma crista (crista caudolateral da tíbia) que se estende até a porção mais distal da tíbia, coalescendo com o processo caudal distal da tíbia.

A porção distal da tíbia apresenta-se expandida cranialmente, sobre a qual se observa a tuberosidade craniolateral distal da tíbia, sem marcas musculares evidentes.

Em vista distal, a superfície de articulação com o astrágalo não se encontra preservada, tendo a epífise cartilaginosa, provavelmente se desarticulado ou degradado antes do soterramento ou de sua fossilização. No entanto, a seção transversal desta porção apresenta alguns aspectos morfológicos interessantes. Dois processos distais da tíbia se destacam da seção transversal desta porção, que se apresenta em forma de semicírculo, com a

convexidade voltada cranialmente. O processo caudal distal, já mencionado anteriormente, se destaca da borda caudal plana na extremidade distal da tíbia. O processo fibular caudal se destaca lateralmente na base do semicírculo formado por esta seção. Entre o processo fibular caudal e o processo caudal distal da tíbia foi possível observar a face articular fibular distal da tíbia. A superfície distal da tíbia é principalmente plana com uma suave concavidade em sua porção caudolateral, adjacente ao processo caudal distal da tíbia.

4.2.3 Fíbula

Encontra-se preservada e em bom estado de conservação a fíbula direita do material UFRGS-PV-0629-T (Figura 46). A extremidade distal apresenta-se fragmentada em sua porção caudomedial, associando-se a esta região uma peça piramidal isolada. Pela forma das superfícies preservadas e o encaixe imperfeito entre ambas as peças, tal fragmentação, provavelmente, teria ocorrido antes do processo de fossilização do material.

A fíbula é mais delgada e ligeiramente mais comprida do que a tíbia. Em vista cranial apresenta uma curvatura levemente sigmoidal com a curvatura na porção distal mais acentuada do que na porção proximal.

Duas estruturas são prontamente distinguíveis na peça. O tubérculo cranial da fíbula e sua concavidade caudomedial. Esta última encontra-se delimitada pelas cristas, medial e caudal, da fíbula.

Como já foi observado também nas peças descritas anteriormente, as epífises encontram-se permineralizadas pela matriz sedimentar, dificultando a determinação de seus limites. Em vista proximal o eixo craniocaudal é mais expandido do que o eixo mediolateral. Sobre a superfície medial observa-se uma concavidade delimitada, lateralmente, por uma crista proximal caudalmente mais conspícua. Na borda medial da porção medial da fíbula, duas pequenas saliências estão presentes, uma mais caudal e outra mais cranial. A região delimitada por estas saliências corresponde, possivelmente, à região de articulação entre a fíbula e a tíbia. Ainda em vista proximal, foi observada uma pequena tuberosidade cranial. Em vista medial, observa-se a concavidade medial da porção proximal da fíbula, a crista

lateral, as saliências, caudal e cranial da margem medial, e a tuberosidade cranial da extremidade proximal da fíbula, mencionadas acima.

A porção expandida da epífise proximal se estende, principalmente, em direção caudal. Em vista medial observa-se a curvatura côncava formada por esta expansão sobre a margem caudal. Distal a esta margem côncava, está a crista caudal da fíbula, que forma uma curvatura convexa, em vista medial e que se estende até, aproximadamente, a porção média do corpo da fíbula. Distalmente, a margem caudal segue reta até a porção distal fragmentada da fíbula.

A margem cranial proximal se encontra praticamente verticalizada, em vista medial, destacando-se, apenas, proximalmente, a tuberosidade cranial proximal da fíbula e, distalmente, o tubérculo cranial da fíbula. Distalmente ao tubérculo cranial a margem apresenta uma leve convexidade seguida de uma concavidade, até a porção mais distal da fíbula.

Em vista cranial o tubérculo cranial é evidente, aparentando uma crista, mais alto e estreito proximalmente e baixo, porém mais largo distalmente. O tubérculo apresenta uma superfície irregular e porosa. Da porção distal do tubérculo segue uma elevação em espiral que passa da superfície cranial para a superfície lateral, desaparecendo sobre a superfície caudal, antes da porção distal fragmentada da fíbula. Ainda em vista cranial, a margem medial, na altura do tubérculo cranial, apresenta uma curvatura convexa, referente à crista medial da fíbula. Tal curvatura se estende até o terço distal da fíbula, a partir de onde se observa a curvatura côncava da margem medial distal da fíbula. A expansão medial da epífise distal da fíbula torna esta curvatura mais acentuada, sendo a sua extremidade distal a possível área de articulação com a tíbia. No entanto, não foi observada nenhuma morfologia distinta que pudesse delimitar esta região de articulação.

Em vista caudal, além das duas cristas, caudal e medial, da fíbula, está presente a concavidade caudomedial da fíbula. Esta concavidade não é muito profunda, se destacando mais pela elevação de suas cristas adjacentes do que pela concavidade propriamente dita. Não foram observadas marcas indicativas de inserção muscular nem sobre as cristas e nem sobre a concavidade mencionada acima.

Em vista distal, considerando também o fragmento, tentativamente, associado a esta porção da fíbula, a epífise distal apresenta uma seção retangular, mais expandida do que a porção proximal. Seu maior eixo, assim como na porção proximal, se dá em sentido craniocaudal.

Da porção fragmentada, em sua superfície caudomedial foi observada uma possível crista que se encontra envolta por matriz sedimentar, podendo compreender também um fragmento ósseo deslocado. A superfície distal aparenta ser plana, não tendo sido observada nenhuma concavidade ou saliência marcante distinguível da matriz sedimentar circundante.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 ESTIMATIVA DE MASSAS

A massa estimada para o espécime UFRGS-PV-0629-T de *Prestosuchus chiniquensis* apresentou grandes diferenças para cada uma das metodologias utilizadas (Tabela 5). No entanto, compreendendo o que cada metodologia representa e os objetivos e restrições de sua aplicação, foi possível discutir cada um dos resultados obtidos e determinar a massa corporal mais provável para o espécime analisado, que seria algo em torno de 400 kg.

A tabela abaixo resume as equações que apresentaram as menores incertezas para os valores de massas estimados por cada uma das metodologias testadas. As incertezas individuais para cada uma das variáveis e todas as equações testadas, podem ser acessadas no Anexo A (p. 174).

Para fins comparativos, foram selecionados alguns valores de referência para o peso de animais de distintos grupos, com tamanhos ou pesos aproximados àquele estimado para o espécime UFRGS-PV-0629-T.

Entre os grupos viventes, o lagarto terrestre com a maior dimensão e peso já publicado foi um Dragão de Komodo (*Varanus komodoensis*) de cativeiro, possuindo um comprimento total de 2,75 m e peso de 80 kg (CIOFFI, 1999).

Entre os crocodilos, Seebacher, Grigg e Beard (1999) registraram dois espécimes de crocodilos de água salgada (*Crocodylus porosus*) com dimensões aproximadas ao espécime aqui estudado, um deles apresentando 4,2 m de comprimento total e 383 kg e o outro com 4,6 m de comprimento e 520 kg (SEEBACHER; GRIGG; BEARD, 1999). Webb e Manolis (1989) discutiram que estes animais raramente ultrapassam os 5,2 m e 500 kg, mas que, no entanto, já foi registrado um *C. porosus* de 6,7 m, cujo peso foi estimado em 1.500 kg.

Nos dados apresentados por Farlow e colaboradores (2005), foi possível verificar dois espécimes de crocodilos americanos (*Alligator mississippiensis*) com comprimentos próximos ao do espécime de rauissúquio em questão. Ambos os espécimes são de cativeiro, sendo que

um apresentava um comprimento total de 4 m e 304 kg e o outro, com um comprimento rostro-cloacal de 2 m, um peso igual a 277 kg (FARLOW *et al.*, 2005).

Tabela 5 – Resultados com as menores incertezas, selecionados de cada uma das metodologias, para se estimar a massa de organismos extintos.

Metodologia	MODELOS EM ESCALA Equação	Parâmetros	Massa (kg)* ±Δ
Adaptada de Colbert 1962 e aplicada ao modelo de argila	$V_{mod.arg} \times \bar{F}^3 \times d$	$V_{mod.arg} = 0,273L$ $\bar{F} = 11$ $d = 0,95kg/L$	350 ±200 (57%)
Adaptada de Colbert 1962 e aplicada ao modelo de plástico	$V_{mod.pla} \times \bar{F}^3 \times d$	$V_{mod.pla} = 0,079L$ $\bar{F} = 17,3$ $d = 0,95kg/L$	390 ±100 (26%)
Modelo 3D	$V_{mod.3D} \times \bar{F}^3 \times d$	$V_{mod.3D} = 0,1192L$ $\bar{F} = 15$ $d = 0,95kg/L$	380 ±240 (63%)
Dados ¹	MODELOS ESTATÍSTICOS Equação	Parâmetros	Massa (kg)* ±Δ
Anderson <i>et al.</i> 1985	$7,9 \cdot 10^{-5} \cdot (C_h + C_f)^{2,75}$	$C_h = 136 mm$ $C_f = 221 mm$	830 ±310 (37%)
Christiansen e Fariña 2004	$6,3 \cdot 10^{-7} \cdot L_f^{3,21}$	$L_f = 462 mm$	230 ±150 (65%)
Farlow <i>et al.</i> 2005	$1,6 \cdot 10^{-6} \cdot L_f^{3,35}$	$L_f = 462 mm$	1.350 ±590 (44%)
	$1,6 \cdot 10^{-10} \cdot TL^{3,39}$	$TL = 4.500 mm$	390 ±190 (49%)
Klein <i>et al.</i> 2005 e Jossep <i>et al.</i> 2006	$1,4 \cdot 10^{-5} \cdot SVL^{3,13}$	$SVL = 230 cm$	350 ±160 (46%)
Metodologia	MODELO MATEMÁTICO Equação	Parâmetros	Massa (kg)* ±Δ
Seebacher <i>et al.</i> 1999	$0,5\pi d(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8})$	$h = 0,5m$ $d = 950kg/m^3$	370 ±60 (16%)

¹parâmetros recalculados a partir dos dados dos trabalhos citados.

*Valores arredondados para a dezena devido aos altos valores obtidos para as incertezas, sendo o valor das unidades e das dezenas, em alguns casos, não significativos.

Abreviaturas: (±Δ) incerteza; (*d*) densidade; (\bar{F}) fator de escala médio; (C_f) circunferência do fêmur; (C_h) circunferência do úmero; (*h*) altura da cintura pélvica; (L_f) comprimento do fêmur; (*SVL*) comprimento rostro-cloacal; (*TL*) comprimento total; ($V_{mod.3D}$) volume do modelo 3D; ($V_{mod.arg}$) volume do modelo de argila; ($V_{mod.pla}$) volume do modelo de plástico.

Entre os mamíferos, os leões (*Panthera leo*), um dos maiores predadores terrestres, apresentam massas médias entre 150 e 170 kg (VALKENBURGH, 1990). A zebra (*Equus*

burchelli) e o urso polar (*Ursus maritimus*) estão entre aqueles cujos pesos registrados estão em torno dos quatrocentos quilos. Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985) registraram uma massa média de 378 kg para as zebras e 448 kg para os ursos polares.

Um comparativo interessante que também pode ser feito é com o lagarto extinto *Megalania prisca*, do Pleistoceno da Austrália. Este animal, descrito em 1859 por Richard Owen, já teve o seu peso e comprimento total estimado por distintos autores, com resultados muito diversos. Hetch (1975) estimou para *M. prisca* um comprimento total de 7 m e uma massa corporal entre 600 e 620 kg. Auffenberg (1981) apontou uma massa de 2,200 kg para um *M. prisca* de 4,5 m de comprimento total. Utilizando a equação de regressão específica para varanídeos calculada por Blob (2000), um *M. prisca* com o comprimento rostro-cloacal de 2,3 m, apresentaria uma massa de 97 kg (WROE, 2002). As considerações sobre cada uma das metodologias empregadas, incluindo algumas suposições errôneas, foram discutidas por Wroe (2002) e não serão abordadas aqui. No entanto, as estimativas mais recentes para *M. prisca* estão nos trabalhos de Burness, Diamond e Flannery (2001) e Wroe (2002), sendo que no primeiro foi estimada uma massa de 380 kg para *M. prisca* – cujo tamanho considerado não foi explicitado – enquanto no segundo, foi estimada uma massa de 331 kg para um *M. prisca* com um comprimento total estimado em 4,5 m.

Comparando os dados apresentados acima, parece razoável assumir um peso de 400 kg para um animal terrestre de aproximadamente 4,5 m com uma morfologia externa geral similar a de grandes lagartos ou crocodilos.

5.1.1 Discussão sobre as metodologias de estimativa de massa e seus resultados

Nesta seção, foram discutidas por que a aplicação das equações de regressão elaboradas a partir de mamíferos (ANDERSON J.; HALL-MARTIN; RUSSEL, 1985), dinossauros terópodos (CHRISTIANSEN; FARIÑA, 2004) e o comprimento do fêmur de crocodilos (FARLOW *et al.*, 2005), apresentaram resultados tão divergentes entre si e fora do que era esperado para o espécime UFRGS-PV-0629-T. Além disso, foi discutido também porque os valores das incertezas de praticamente todas as metodologias se apresentaram relativamente altos (em média algo em torno de 50% do valor estimado).

Utilizando a equação de regressão original ou recalculada a partir dos dados de Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985), as estimativas para a massa de UFRGS-PV-0629-T ficaram em torno de 700 e 800 kg, praticamente o dobro daquilo que era esperado para este animal. É importante ressaltar, porém, que os dados utilizados por esses autores para calcular a equação de regressão, são, em sua totalidade, de mamíferos quadrúpedes. Comparando a soma das circunferências do úmero e do fêmur do material de estudo (*i.e.* 357 mm) com estes mesmos valores no grupo dos mamíferos, foi observado que ele apresenta os valores próximos aos da girafa (*Giraffa camelopardalis*) e ao do bisão (*Bison bison*), com respectivamente 365 mm e 359 mm para a soma das circunferências. Estes animais apresentavam uma massa corporal média de 710 kg, no caso das girafas, e 1.179 kg para os bisões (ANDERSON J.; HALL-MARTIN; RUSSEL, 1985).

Esta comparação possibilita refletir sobre algumas questões relativas à postura e resistência dos ossos, além de questões sobre a própria preservação do espécime fóssil.

Biewener (1989), Blob (1999) e Blob e Biewener (1999, 2001) estudaram a distribuição dos esforços exercidos sobre os ossos dos membros, quando animais como mamíferos, lagartos e crocodilos, assumem diferentes posturas (*i.e.* planígradas, mesógradas ou ortógradas, podendo esta última ser mais ou menos "colunar", dependendo da disposição da cabeça do fêmur e da flexão das articulações).

Mamíferos de maior porte (> 200 kg), para manter um fator de segurança contra a quebra dos ossos, assumem posturas mais colunares (*i.e.* flexionando menos as articulações do joelho e do tornozelo). Assumindo esta postura, esses animais conseguem deixar os membros mais alinhados à força de reação do solo, reduzindo assim os esforços musculares – que são proporcionais ao peso do animal – e, conseqüentemente, a força que os ossos têm que resistir para contrabalancear a força dos momentos das articulações (BIEWENER, 1989).

Dados experimentais sobre a biomecânica locomotora de lagartos e crocodilos permitiram observar que uma postura planígrada ou mesógrada assumida por esses animais, resulta em maiores forças de torção e menores forças de flexão sobre seus fêmures, quando comparadas à postura ortógrada de aves e mamíferos (BLOB, 1999). Além disso, o fator de segurança observado para este osso, em lagartos e crocodilos, foi maior do que aquele normalmente encontrado em aves e mamíferos. Por fim, quando esses animais assumem

posturas mais próximas à ortógrada, há maiores esforços sobre os ossos do membro pélvico, pois a musculatura extensora do joelho e do tornozelo exerce maiores forças para manter tal postura, o que se reflete sobre os ossos (BLOB; BIEWENER, 2001).

Considerando que a postura dos animais mais proximamente relacionados a *Prestosuchus chiniquensis* seria ortógrada, como sugerido por diversos autores (BENTON, 1984; BONAPARTE, 1984; KISCHLAT, 2000, 2003; PARRISH, 1986), mas que, possivelmente, estes não apresentariam adaptações, como aquelas observadas nos mamíferos de maior porte, para reduzir os esforços exercidos pelos músculos sobre os ossos dos membros, um mesmo valor para a soma das circunferências do úmero e do fêmur, em um crurotársio terrestre, seria capaz de suportar, em postura ortógrada não colunar, uma massa corporal menor do que aquela de um mamífero com valor similar para a soma das circunferências dos estilopódios (referente ao braço e à coxa).

Desta forma, um fêmur de um rauissuquídeo, por exemplo, com proporções equivalentes às aquelas observadas em mamíferos, só poderia suportar uma massa corporal menor do que aquela atingida por este outro grupo considerado.

Portanto, o que as equações obtidas através dos dados de Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985) estimaram, na verdade, foi a massa corporal de um mamífero que apresentasse um úmero e um fêmur com as dimensões semelhantes à do espécime UFRGS-PV-0629-T, superestimando a massa que este último apresentaria.

Outro aspecto mencionado acima e que também poderia estar relacionado ao valor obtido para a massa estimada a partir dos dados de Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985), refere-se ao processo de fossilização ao qual o material esteve sujeito. Considerando as rachaduras observadas no fóssil, é possível que este tenha passado por um processo diagenético expansivo que tenha alterado o seu volume original. Nesse contexto, apesar de não aparentar, externamente, um alto grau de expansão, somente uma observação a nível microscópico poderia determinar se tal processo interferiu de maneira significativa ou não sobre a circunferência destes ossos.

Como nenhuma outra metodologia levou em consideração a circunferência dos estilopódios, não é possível fazer uma comparação para saber se a massa, possivelmente

superestimada, foi devido à distinta biomecânica locomotora entre mamíferos e crurotársios, ou apenas uma deformação da espessura do fóssil, sem uma deformação significativa de seu eixo longo, já que as estimativas que usam o comprimento do fêmur – exceto pela de Farlow e colaboradores (2005), que será discutida adiante – aparentemente não apresentam valores tão discrepantes.

Se os valores estimados para a massa de UFRGS-PV-0629-T, com base nos dados de Anderson J., Hall-Martin e Russel (1985), foram considerados superestimados, aqueles obtidos a partir dos dados de comprimento de fêmur e a massa de aligátors (FARLOW *et al.*, 2005), podem ser considerados exacerbados. No entanto, considerando outra variável que não o comprimento do fêmur (*i.e.* comprimento total), os mesmos dados parecem estimar uma massa que estaria dentro do esperado para o material em estudo (Tabela 5).

A explicação para tal cizânia pode estar no hábito semiaquático destes animais. Apesar de não ter sido encontrado nenhum trabalho que trate diretamente da relação entre as dimensões do fêmur e o hábito semiaquático dos crocodilos, observa-se que a relação entre o comprimento do fêmur e o comprimento total, em crocodilos, é distinta daquela apresentada por espécies terrestres de lagartos, por exemplo.

A razão entre o comprimento do fêmur e o comprimento total de um conjunto de 85 espécimes de crocodilos resulta em uma média de $0,069 \pm 0,002$, para uma variedade de tamanhos entre 70 cm e 4 m [valor obtido a partir dos dados de Farlow e colaboradores (2005)]. Destas, 33 apresentam os valores do comprimento rostro-cloacal sendo a média entre a razão do comprimento do fêmur pelo comprimento rostro-cloacal igual a $0,136 \pm 0,008$. Irschick e Jayne (1999) disponibilizaram alguns dados que permitem fazer algumas comparações simplórias. De um conjunto de 19 espécimes, entre 5 espécies de pequenos lagartos (comprimento total entre 12 e 17 cm), a média entre a razão do comprimento do fêmur e o comprimento total é igual a $0,10 \pm 0,03$ e entre o comprimento rostro-cloacal é igual a $0,21 \pm 0,03$.

Estes dados podem não ser representativos, pois a amostra obtida para comparação é pequena, no entanto, chama a atenção para um possível padrão. O fêmur de crocodilos é relativamente menor, em relação ao tamanho do animal, quando comparado a animais terrestres quadrúpedes com morfologia externa geral similar. Tal distinção poderia ser

explicada pelo fato destes animais possuírem um hábito aquático ou semiaquático, não tendo que sustentar todo o seu peso sempre que se deslocam, ao contrário do que ocorre com os animais terrestres. Tal fato permitiria que fêmures de um mesmo tamanho pudessem suportar massas corporais maiores em animais com hábitos aquáticos, quando comparados aos seus análogos terrestres.

Esta hipótese se torna mais plausível quando comparamos as medidas lineares do espécime UFRGS-PV-0629-T com a de crocodilos atuais. O maior crocodilo com o comprimento rostro-cloacal registrado nos dados de Farlow e colaboradores (2005) apresenta essa medida igual a 2 m, sendo a do espécime aqui estudado igual a 2,3 m. Já a diferença entre o tamanho dos fêmures entre ambas as espécies é bem mais significativa, sendo a do crocodilo RWR 22 igual a 262 mm e a do prestossuquídeo em questão 462 mm. Usando as equações de regressão linear que relacionam o comprimento total e o comprimento rostro-cloacal ao comprimento do fêmur (FARLOW *et al.*, 2005), um crocodilo com um fêmur de 462 mm teria um comprimento total estimado em aproximadamente 7 m e comprimento rostro-cloacal próximo de 3,5 m. Este não seria o caso do espécime em estudo, pois, apesar do comprimento total ter sido estimado, o comprimento rostro-cloacal aproximado foi medido diretamente a partir do material, que apresenta esta região completamente preservada e não passaria de 2,5 m.

Um dado complementar, no entanto pouco significativo, já que se trata de apenas um espécime, é que a razão entre o comprimento de seu fêmur pelo comprimento rostro-cloacal é igual a 0,20 – valor dentro da média calculada para os lagartos com hábito terrestre, comentado acima e fora daquela calculada para crocodilos.

Sendo assim, é possível que o valor da massa estimada para o espécime UFRGS-PV-0629-T a partir do comprimento de seu fêmur, esteja, na verdade, representando a massa correspondente a um crocodilo de aproximadamente 7 metros de comprimento. Mais coerente seria considerar o espécime em estudo como apresentando uma massa corporal mais próxima àquela que um crocodilo de aproximadamente 4,5 metros apresentaria. Tal valor estaria representado pela estimativa feita a partir da relação entre o comprimento total de crocodilos e a sua massa (Tabela 5).

A última metodologia individualmente discutida nesta seção é aquela obtida através dos dados de Christiansen e Fariña (2004). Os valores estimados, tanto pela equação original quanto por aquela recalculada, aparentemente resultaram em valores subestimados, quando comparados aos resultados obtidos através das outras metodologias.

A divergência entre os resultados observados pode estar no fato de que as equações elaboradas por Christiansen e Fariña (2004) tinham por objetivo estimar a massa de um grupo específico de dinossauros (*i.e.* terópodos) que, apesar de apresentarem uma grande diversidade de tamanhos – algo entre 2 e 13 m – são relativamente restritos quanto à postura, sendo todos exclusivamente bípedes.

Animais quadrúpedes tendem a apresentar especializações funcionais entre os membros torácicos e os pélvicos. Enquanto os primeiros se especializam em suportar o peso, com uma disposição não longitudinal das fibras musculares, capaz de absorver melhor a energia, gerando mais força a maiores velocidades com um menor volume muscular, os últimos se especializam em propulsão (potência), apresentando um maior volume muscular, com maiores capacidades de contração, permitindo uma maior aceleração do corpo do animal (JAYES; ALEXANDER, 1978; SMITH *et al.* 2006). Já animais bípedes não apresentam tais especializações, pois o membro pélvico exerce tanto a função de acelerar o corpo quanto a de sustentar o peso do animal (SMITH *et al.*, 2006).

Esta questão possivelmente altera a relação que a massa corporal de um animal bípede ou um quadrúpede teria sobre cada um dos ossos do membro.

Considerar, portanto, equações que demonstrem bem a relação entre a massa e a morfologia do fêmur de um animal bípede, como aquelas publicadas por Christiansen e Fariña (2004), poderá desconsiderar a relação que o úmero representa para o suporte do peso do animal. Neste sentido, um animal bípede com um fêmur do mesmo comprimento do de um animal quadrúpede poderia apresentar uma menor massa corporal, já que todo o seu peso teria que ser suportado por este osso, não sendo este peso partilhado com o úmero, como ocorre nos quadrúpedes.

Não existe um consenso sobre a postura dos rauissúquios, havendo espécies consideradas estritamente quadrúpedes, tal como *Ticinosuchus ferox*, e outras estritamente

bípedes, tal como *Effigia okeeffeae*. Por seu turno, *Postosuchus spp.* já foi interpretado e reconstruído como apresentando uma postura bípede (PARRISH, 1986; WEINBAUM, 2008) ou quadrúpede (PEYER *et al.*, 2008).

Como será visto mais adiante, na seção sobre os resultados para os momentos de flexão da coluna vertebral, o espécime de *Prestosuchus* estudado poderia apresentar uma postura bípede ocasionalmente, no entanto, é possível que seus membros torácicos contribuíssem para o suporte de sua massa corporal. Assim sendo, seria aceitável considerar que uma equação de regressão que relacione a massa ao comprimento do fêmur, baseada apenas em espécies bípedes, realmente esteja subestimando a massa do material de estudo considerado.

Em relação aos valores obtidos para as incertezas das massas estimadas (Tabela 5), foi verificada a influência que o erro assumido para cada parâmetro teve sobre o valor total da incerteza ao quadrado (Tabela 6).

A tabela acima apresenta as contribuições dos parâmetros individuais para as metodologias selecionadas na Tabela 5. Detalhes sobre o cálculo das contribuições individuais, assim como os resultados para todas as metodologias consideradas, podem ser acessados no Anexo A.

Para os modelos em escala, a incerteza da massa foi calculada com base nos erros assumidos para o fator de escala, a densidade e o volume de cada modelo calculado. Conforme apresentado na Tabela 6, para o quadrado das incertezas do modelo de argila e do modelo 3D, o erro no fator de escala foi o que teve maior contribuição, sendo responsável por cerca de 90% do valor do quadrado da incerteza calculada para a massa estimada a partir destes modelos. Já a incerteza no valor da densidade teve uma contribuição menor do que 10% para o quadrado da incerteza da massa estimada, e o erro no cálculo do volume contribuiu com menos de 1% para o quadrado da incerteza da massa estimada para estes modelos.

O modelo de plástico apresentou um padrão diferente daquele mostrado acima, possivelmente por ser o modelo que melhor representa as proporções do espécime UFRGS-PV-0629-T, por apresentar o menor erro entre o fator de escala médio quando comparado aos

valores obtidos para o modelo de argila e o modelo 3D. Desta forma, os outros erros (densidade e cálculo do volume), não ficaram mascarados e também tiveram certo peso sobre o quadrado da incerteza da massa calculada para este modelo.

Tabela 6 – Influência individual dos parâmetros das diferentes equações utilizadas na estimativa de massa sobre o quadrado da incerteza de cada massa estimada.

MODELOS EM ESCALA				
Modelos	ΔM^2	Contribuição individual dos parâmetros		
		$\Delta \bar{F}$	Δd	ΔV
Argila	35.990 (100%)	32.790 (91%)	3.147 (8,8%)	54 (0,2%)
Plástico	9.550 (100%)	4.416 (46%)	3.843 (40%)	1.292 (14%)
3D	43.676 (100%)	40.079 (91,76%)	3.590 (8,22%)	7 (0,02%)
MODELOS ESTATÍSTICOS				
Referências	ΔM^2	Contribuição individual dos parâmetros		
		Δa	Δb	
Anderson <i>et al.</i> 1985	9,6·10¹⁰ (100%)	3,6·10¹⁰ (38%)	5,9·10¹⁰ (62%)	
Christiansen e Fariña 2004	23.141 (100%)	10.833 (47%)	12.308 (53%)	
Farlow <i>et al.</i> 2005 ¹	338.728 (100%)	95.242 (28%)	243.485 (72%)	
Farlow <i>et al.</i> 2005 ²	33.912 (100%)	7.820 (23%)	26.092 (77%)	
Klein <i>et al.</i> 2005 e Jossep <i>et al.</i> 2006	2,8·10¹⁰ (100%)	4,3·10⁹ (15%)	2,4·10¹⁰ (85%)	
MODELO MATEMÁTICO				
Referência	ΔM^2	Contribuição individual dos parâmetros		
		Δh	Δd	
Seebacher <i>et al.</i> 1999	3.322 (100%)	5,8·10⁻⁵ (<0,01%)	3.322 (>99,99%)	

¹ Utilizando o comprimento do fêmur como base.

² Utilizando o comprimento do total como base.

Abreviaturas: (Δa) incerteza no parâmetro que calcula a interseção da curva de regressão; (Δb) incerteza no parâmetro que calcula a inclinação da curva de regressão; (Δd) incerteza na densidade; ($\Delta \bar{F}$) incerteza no fator de escala médio; (Δh) incerteza na medida da altura da cintura pélvica; (ΔM^2) incerteza, ao quadrado, na massa estimada; (ΔV) incerteza na medida do volume.

Estes resultados sugerem que, antes de tentar melhorar a metodologia para se calcular o volume de modelos em escala, mais importante seria atentar para as proporções nas quais tais modelos são reconstruídos. Para os modelos aqui tratados, seria mais indicado reconstruir

o modelo de argila, assim como o modelo digital, e procurar uma metodologia que calcule com maior exatidão o volume do modelo de plástico, para que se obtenha alguma redução significativa nos valores de incerteza da massa calculada a partir destas metodologias.

Nos modelos estatísticos, a contribuição das incertezas de cada um dos parâmetros que descrevem a curva de regressão também foi avaliada em relação à sua influência sobre o quadrado da incerteza final calculada para cada massa estimada. Independentemente do banco de dados utilizado como referência para gerar a equação de regressão, o parâmetro que descreve a inclinação da curva – aqui assumido como o parâmetro b – apresentou uma maior contribuição no quadrado das incertezas calculadas para as massa estimadas a partir de equações de regressão.

As incertezas calculadas para cada um dos parâmetros das equações de regressão são inerentes ao algoritmo utilizado para o ajuste dos dados experimentais à curva que melhor descreve o conjunto de dados utilizados. A utilização de programas estatísticos distintos pode resultar em valores diferentes para as incertezas dos parâmetros calculados. Como não se constituiu em um objetivo específico avaliar como são calculadas as incertezas para os parâmetros das equações de regressão, não mais do que uma discussão superficial sobre esta questão poderá ser apresentada. Possivelmente, a qualidade e a quantidade de dados a serem utilizados para o ajuste interferem sobre as incertezas nos parâmetros, no entanto, quais dados buscar para que se diminua a incerteza, especificamente no parâmetro b , é uma questão que o presente autor não conseguiu resolver.

Por fim, a última metodologia analisada em relação à contribuição individual dos parâmetros envolvidos no quadrado da incerteza total da massa estimada, foi aquela na qual o volume de crocodilos é ajustado a uma equação de segundo grau, como proposta por Seebacher, Grigg e Beard (1999). No entanto, como não se teve acesso às incertezas dos parâmetros da equação de segundo grau obtida pelos autores, apenas o efeito da incerteza na medida feita para a altura da cintura pélvica e a incerteza assumida para a densidade puderam ser considerados. Como pode ser observado na Tabela 6, a incerteza na medida da altura da cintura pélvica praticamente não contribui para a incerteza na massa estimada. Neste caso, é possível atribuir o efeito da incerteza calculada para a massa estimada a partir desta metodologia exclusivamente às diferenças de densidade que o animal poderia apresentar. Portanto, a massa de 370 kg estimada para o espécime UFRGS-PV-0629-T, com uma

incerteza de 60 kg pra mais ou pra menos, considerando $0,494 \pm 0,005$ m para a altura da cintura pélvica e 950 ± 150 kg/m³, significa que, se na verdade o animal apresentasse uma densidade de 1100 kg/m³, a estimativa seria de 430 kg, ou então, se sua densidade fosse igual 800 kg/m³, a massa estimada seria de 310 kg. Dessa forma, se for possível restringir os limites de densidade que este espécime poderia apresentar – comparando, por exemplo, com um maior número de formas viventes ou estabelecendo alguma relação entre estruturas ósseas e a densidade total de determinados grupos animais – menor seria a incerteza associada à massa estimada através desta metodologia. É importante salientar que, neste caso, outros parâmetros não puderam ser acessados e não foram considerados, o que possivelmente também afetaria a incerteza calculada.

Alguns trabalhos, que além de estimar a massa de formas extintas calculam o seu centro de massa, consideram o efeito que o volume ocupado pelos pulmões causaria sobre estas estimativas (ALEXANDER, 1985; HENDERSON, 1999).

Neste trabalho, optou-se por não considerar independentemente o efeito que o volume dos pulmões teria sobre o volume final, por dois motivos: (i) para calcular a massa a partir do volume do animal, a influência dos pulmões já é considerada no valor da densidade, ou então, deveria ser considerada uma densidade próxima a 1,11 kg/L para um volume total que desconsidere o espaço ocupado pelos pulmões (ALEXANDER, 1985); (ii) reduzindo em 10% os volumes obtidos para os modelos em escala – para desconsiderar o espaço ocupado pelos pulmões, o que já seria um volume superestimado se comparado aos valores observados em espécies atuais (GANS; CLARK, 1976; GEHR *et al.*, 1981) – os valores para as massas permanecem entre os 300 e 400 kg estimados a partir das outras metodologias, sobre as quais o volume dos pulmões não gera interferência.

Valores mais acurados para a massa do espécime estudado poderiam ser obtidos aplicando-se algumas outras metodologias existentes para se estimar a massa de formas extintas (*e.g.* GUNGA *et al.*, 2007; HENDERSON, 1999; HUTCHINSON; NG-THOW-HING; ANDERSON, F., 2007).

Henderson (1999) a partir de “fatias” 3D obtidas dos contornos, lateral e dorsal, de reconstruções de espécies extintas, propõe um modelo matemático/computacional para calcular os volumes e os centros de massa destas espécies. Os resultados obtidos por

Henderson (1999), ao estimar a massa e o centro de massa de formas atuais cujos valores para estas variáveis já eram conhecidos, indicaram ser esta uma metodologia eficiente para estimar estas variáveis em formas fósseis.

Hutchinson, Ng-Thow-Hing e Anderson, F. (2007) utilizaram uma adaptação da proposta de Henderson (1999), na qual desenvolveram um algoritmo para calcular diversas variáveis – tais como, centro de massa, volume e momentos de inércia – de um segmento corporal ajustado a um sólido 3D cujas propriedades (*e.g.* densidade) podem ser ajustadas. Tal algoritmo se mostrou eficiente ao modelar e estimar as variáveis do segmento do tronco de um avestruz, sendo então aplicado para descrever algumas propriedades biomecânicas de *Tyrannosaurus rex*.

Por fim, Gunga e colaboradores (2007) estimaram a massa – entre outras variáveis – de um dinossauro prossaurópodo (*i.e.* *Plateosaurus engelhardti*) a partir de uma reconstrução 3D feita sobre o esqueleto completo digitalizado através de um scanner a laser. Tal metodologia evita as discrepâncias observadas nos fatores de escala calculados para cada elemento, mantendo, mais fielmente, as proporções do táxon extinto.

Tais metodologias contribuiriam para as comparações aqui realizadas, no entanto, a aplicação das mesmas não foi viabilizada pela falta de tempo e recursos.

5.1.2 Extrapolação intraespecífica da massa

Considerando que não existe uma metodologia específica para se estimar a massa de rauissúquios e que as regressões lineares interespecíficas podem não ser ideais para estimar a massa de indivíduos de distintos tamanhos em uma mesma espécie – já que não preveem os padrões de crescimentos ontogenéticos intraespecíficos – torna-se útil apresentar uma equação capaz de estimar a massa de indivíduos de diferentes tamanhos de uma mesma espécie, no caso, *Prestosuchus chiniquensis*.

Assumindo que o valor de 400 kg seja uma estimativa razoável para o espécime UFRGS-PV-0629-T de *P. chiniquensis*, é possível determinar a massa para outros indivíduos da mesma espécie a partir de alguma medida linear, que se saiba como se dimensiona e se

relaciona à massa ao longo da vida dos indivíduos desta espécie (ERICKSON; TUMANOVA, 2000).

Em arcossauros atuais, o comprimento do fêmur e a massa do indivíduo apresentam uma relação de crescimento isométrica de $1:1^3$ durante sua fase de desenvolvimento. Tal relação foi verificada tanto em crocodilos (DODSON, 1975) quanto em aves (CARRIER; LEON, 1990). Sendo assim, é possível que o prestossuquídeo aqui estudado também apresentasse uma relação isométrica de $1:1^3$ entre o comprimento do fêmur e a sua massa em todas as suas fases ontogenéticas.

Em uma espécie cuja relação da massa cresce isometricamente com o cubo de uma determinada medida linear, a razão entre a massa de um indivíduo sobre o cubo desta medida linear será igual à razão entre a massa de outro indivíduo, de tamanho diferente, e o cubo da medida linear do elemento considerado neste segundo indivíduo. Traduzindo esta relação matematicamente teríamos a seguinte equação:

Equação 20

$$\frac{M_1}{(x_1)^3} = \frac{M_2}{(x_2)^3}$$

sendo M_1 e M_2 as massas dos indivíduos 1 e 2 respectivamente e x_1 e x_2 a medida linear considerada, ou seja, o comprimento do fêmur, para o caso aqui analisado.

Desta forma, assumindo uma massa de 370 kg (média entre as seis metodologias consideradas aplicáveis para se estimar a massa do espécime estudado) para um indivíduo que apresente um fêmur com comprimento igual a 4,6 dm (UFRGS-PV-0629-T), a massa de um *P. chiniquensis* com o tamanho diferente do espécime aqui considerado, pode ser estimada através da seguinte equação:

Equação 21

$$M_{(kg)} = 3,8x^3$$

sendo x o comprimento do fêmur, em decímetros, do novo espécime considerado.

A aplicação desta simples equação se mostra bastante útil ao se estimar a massa de novos espécimes de *P. chiniquensis* que por ventura venham a ser encontrados, ou mesmo para se estimar a massa de prestossuquídeos já coletados, a serem considerados em análises biomecânicas.

5.2 RECONSTRUÇÃO MUSCULAR DA COXA DE *PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS*

Conforme a presença ou ausência da musculatura da coxa nos grupos coronais (*i.e.* aves e crocodilos) e os seus locais de origem e inserção, associados ou não a marcas na superfície óssea, foi reconstruída a musculatura da coxa do espécime UFRGS-PV-0629-T de *Prestosuchus chiniquensis*, com base na descrição das estruturas ósseas deste fóssil apresentada anteriormente (p. 84). Para cada músculo reconstruído, foi indicado o nível de inferência utilizado, seguindo a proposta de Witmer (1997).

Para os casos nos quais as reconstruções foram ambíguas (nível de inferência igual a II ou II'), foram utilizados os modelos plesiomórficos hipotéticos (MPHs) sauriano, arcossauriano, aviário e crocodiliano, elaborados por Kischlat (2003), como referência para se definir a condição ancestral e identificar em qual dos dois ramos (crurotarsal ou avemetatarsal) teria ocorrido a derivação e para qual grupo a característica plesiomórfica teria sido mantida. Aquelas características que se mantiveram plesiomórficas na linhagem crurotarsal e apresentaram, no exemplar UFRGS-PV-0629-T, estruturas ou assinaturas ósseas indicativas de sua presença, foram assumidas como presentes em *Prestosuchus chiniquensis*.

Além dos MPHs criados por Kischlat (2003), reconstruções musculares bem estabelecidas para determinados grupos fósseis, como por exemplo, *Tyrannosaurus rex* (CARRANO; HUTCHINSON, 2002), também foram comparadas, a fim de se compreender a evolução dos caracteres musculares ao longo das duas linhagens de arcossauros.

Seguindo as três etapas básicas para a reconstrução da musculatura do espécime extinto, conforme apresentado na seção “Reconstrução muscular” (p. 60), primeiramente cada músculo foi analisado quanto à sua presença ou ausência nos táxons coronais considerados. Nesta etapa, para cada músculo, listou-se o número de subdivisões em suas origens e inserções e foi verificado se os seus locais de fixação ocorrem ou não em superfícies

homólogas nos dois táxons vivos considerados. Além disso, foi determinado se o local de fixação da musculatura apresentava ou não alguma característica óssea específica. Para os casos negativos foi considerada apenas a homologia entre as superfícies ósseas, sendo estas reconstruções mais especulativas, segundo Witmer (1995), do que aquelas nas quais a musculatura se associa diretamente a uma característica óssea específica (e.g. níveis de inferência I' e I, respectivamente). Os resultados para esta primeira etapa de levantamento e correlação da musculatura da coxa nos grupos coronais de arcossauros estão representados na Tabela 7.

Tabela 7 – Compilação das características musculares dos 16 músculos da coxa considerados para a reconstrução em *Prestosuchus chiniquensis*. Características levantadas: Presença (P) ou ausência (A) do músculo; superfície de origem (O.) ou inserção (I.) homóloga (=) ou distinta (≠); número de subdivisões dos músculos em sua origem e inserção; e, estrutura óssea específica conspicua (+) ou inaparente (-) para cada uma das subdivisões consideradas. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p.67.

Músculo		Aves	Crocodylia	Observações
CUPD	O. ≠	P 1 + (Fossa pré-acetabular)	P 1 -	
	I. =	1 + (Marca arredondada no corpo do fêmur)	1 + (Quilha, cranial à impressão do 4º trocânter)	
ILTR	O. ≠	P 1 -	P 1 -	'Apesar de se apresentar com uma nomenclatura única, observa-se dois locais distintos para sua inserção
	I. ≠	2 + (Distal na crista do trocânter maior) + (Distal na crista do trocânter maior)	2' - -	
ILFM	O. ≠	P 2 - + (Crista dorsal do ílio [-cdl])	P 1 -	
	I. ≠	2 - + (Superfície rugosa do trocânter maior [-cm])	1 -	
ILFB	O. ≠	P 1 + (Crista dorsal e dorsolateral do ílio)	P 1 -	
	I. =	1 + (Tubérculo cranial da fíbula)	1 + (Tubérculo cranial da fíbula)	
PIFM	O. ≠	P' 1	P 1	'Entre as aves, aparentemente está presente apenas nas paleognatas.

			-	
			+ (Tubérculo pré-acetabular do ílio)	
	I. =	1	1	
		-	-	
AMBN		P	P	'Apesar da nomenclatura única, observa-se dois locais distintos para origem e inserção.
	O. =	1	2'	"A estrutura óssea relacionada pode não estar presente em alguns casos.
			-	+'' (Tubérculo proximal e cranial do púbis)
			+'' (Tubérculo pré-acetabular do ílio)	
	I. =/≠''	2'	2'	"A inserção sobre o tendão patelar é igual em ambos os grupos, porém distinta para a porção subsequente à perfuração do tendão patelar
		-	-	+ (Porção que não perfura o tendão patelar se insere sobre ele na crista cnemial)
			+ (Porção que não perfura o tendão patelar se insere sobre ele na crista cnemial)	
FMTB		P	P	
	O. =	5	2	
		- - - - -	- -	
	I. =	5	2	+ + (Tendão patelar/Crista cnemial)
		+ + + + +	+ + (Tendão patelar/Crista cnemial)	
ILTB		P	P	
	O. =	2	3	+ + (Crista dorsal e dorsolateral do ílio [-itm e -cdl])
				+ (Crista dorsal do ílio [-cm])
		+ +	+ +	(Crista dorsal e dorsolateral do ílio)
	I. =/≠'	2	4	'A inserção do ILTB-cm é distinta
			- -	+ + (Tendão patelar/Crista cnemial [-itm e uma das porções do -cdl])
		+ +	+ +	(Tendão patelar/Crista cnemial)
PBTB		A	A'	'Presente apenas em <i>Crocodylus porosus</i>
FMAD		P	P	
	O. ≠	2	2	
		- -	- -	
	I. =	2	1	
		- -	-	
OBTR		P	P	
	O. ≠	3	5	
		- - -	- - - - -	
	I. =	2	1	
		- -	-	
PITB		A	P	
	O.		1	+ (Impressão proximal e cranial no ísquio)
	I.		1	+ (Tendão patelar/Crista cnemial e impressão medial na porção proximal da tíbia)
TBFL		A	P	
	O.		2	
			- -	
	I.		1	+ (Tendão patelar/Crista cnemial e impressão medial na porção proximal da tíbia)
CRFL		P	P	'Há um corpo acessório do CRFL-lat, nas aves, que se insere

	O. =	2 - -	3 - -	no fêmur e não apresenta uma porção equivalente entre os crocodilos. + (Rugosidade na margem caudal proximal do ísquio [-crm])
	I. =/≠'	3 -	2 -	
ISFM	O. ≠	P 1 -	P 1 -	'A inserção é igual, considerando a homologia entre as superfícies dos trocânteres maiores, no entanto, sem uma estrutura óssea específica relacionada, esta consideração se torna mais subjetiva. + (Marca sobre o trocânter maior na superfície caudal proximal do fêmur)
	I. ='	1 -	1 -	
CDFM	O. =	P 2 -	P 2 -	'O prolongamento de um tendão que parte do CDFM-cdl até a porção proximal e caudal da fibula não ocorre nas aves. + (Fossa breve [-plv])
	I. =/≠'	2 -	3 -	

A segunda etapa compreende a criação de um modelo ancestral hipotético, com base nas informações obtidas para os grupos atuais que enquadraram o espécime fóssil analisado (seção “*Padrão muscular da coxa de aves e crocodilos*”, p. 70). O modelo ancestral hipotético arcossauriano resultante encontra-se resumido no Tabela 8, sendo os seus detalhes discutidos nos parágrafos subsequentes.

Conforme os dados apresentados na Tabela 7 foi possível listar 13 dos 16 músculos considerados, como estando presentes tanto nas aves quanto nos crocodilos. Desta forma, o ancestral comum das aves e crocodilos aqui hipotetizado, teoricamente apresentaria, pelo menos, o CUPD, ILTR, ILFM, ILFB, PIFM, AMBN, FMTB, ILTB, FMAD, OBTR, CRFL, ISFM e CDFM. Os músculos PITB e TBFL representariam uma condição ambígua, podendo ou não estar presente no ancestral comum hipotético, já que estes músculos estão presentes em crocodilos, mas ausentes nas aves. O PBTB foi considerado ausente no ancestral aqui hipotetizado.

O esclarecimento sobre a presença ou ausência dúbia dos músculos PITB e TBFL no ancestral hipotético foi feito recorrendo-se à reconstrução feita por Carrano e Hutchinson (2002) para a musculatura do membro posterior de *Tyrannosaurus rex* e aos MPHs sauriano

(que inclui os lepidossauros, além dos arcossauros) e reptiliano (incluindo, além dos sáurios, os testudíneos) elaborados por Kischlat (2003).

Tabela 8 – Sítios de origem e inserção inferidos para o arcossauro ancestral hipotetizado.

Músculo	Condição presumida para o ancestral hipotético	
	Origem	Inserção
CUPD	Margem ventral da asa pré-acetabular do ílio/ face medial do ílio e sobre as superfícies ventrais dos processos transversos das vértebras sacrais. (a/-)	Distal à cabeça articular do fêmur, sobre uma marca arredondada no corpo deste osso, ou sobre uma quilha, cranial à impressão do 4º trocânter. (i/+)
ILTR	Margem ventrolateral da asa pré-acetabular do ílio (anterior e ventral à origem do CUPD)/ superfícies ventrais dos processos transversos das últimas vértebras truncais e sobre os seus centros. (a/-)	Dupla. Craniolateralmente sobre a crista do trocânter maior, na porção proximal do fêmur / metade proximal do fêmur. (a/±)
ILFM	Única sobre a face lateral do ílio. (a/-)	Única sobre o corpo do fêmur (a/-)
ILFB	Face lateral da asa do ílio. (a/-)	Tubérculo cranial da fibula. (i/+)
AMBN	Única. Tubérculo pré-acetabular do ílio ou sobre o tubérculo proximal e cranial do púbis. (i/+)	Tendão patelar / crista cnemial, com uma porção que perfura o tendão. (i/+)
FMTB	Superfície medial, cranial e lateral do corpo do fêmur / subdivisões não resolvidas, possivelmente três. (i/-)	Tendão patelar / crista cnemial. (i/+)
ILTB	Dupla sobre as cristas, dorsal e dorsolateral, do ílio. (i/+)	Tendão patelar / crista cnemial. (i/+)
PBTB	Ausente. (i)	Ausente. (i)
FMAD	Dupla, sobre as margens, cranial e caudal, do ísquio. (a/-)	Face caudal e caudodistal do corpo do fêmur. (i/-)
OBTR	Uma porção isquiática sobre a superfície lateral do ísquio. Duas porções púbicas sobre as faces, lateral e medial, do púbis. (a/-)	Única. Superfície caudal / lateral proximal, no trocânter maior do fêmur. (i/-)
CRFL	Dupla. Caudalmente sobre a superfície lateral do ílio e sobre a margem caudal e proximal do ísquio. (i/-)	Tuberosidade caudal e proximal da tíbia. (i/+)
ISFM	Face medial do ísquio. (a/-)	Trocânter maior, na superfície caudal e proximal do fêmur. (i/-)
CDFM	Dupla. Superfície caudolateral e margem caudal do ílio, e sobre as vértebras caudais. (i/-)	Superfície do 4º trocânter e sobre a impressão medial a ele associado. (i/+)
PIFM	Face medial e proximal do púbis. (a/-)	Sobre o FMTB. (i/-)
PITB	Sobre uma marca na margem crânioventral do processo obturador do ísquio. (a/+)	Face medial, na metade proximal da tíbia, sobre uma impressão. (a/+)
TBFL	Dupla. Sobre a superfície lateral da asa pós-acetabular do ílio e sobre a face caudomedial distal do ísquio. (a/-)	Face medial, na metade proximal da tíbia, sobre uma impressão. (a/+)

Abreviaturas: (-) sem estrutura osteológica relacionada; (+) com estrutura osteológica relacionada; (\pm) uma das condições pode apresentar estrutura osteológica relacionada; (**a**) ambíguo; (**i**) inequívoco. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p.67.

Carrano e Hutchinson (2002) consideraram o PITB ausente em *T. rex* e uma das duas porções do TBFL como possivelmente presente, embora com um nível de inferência do tipo II'. A outra porção do TBFL apresenta um estado não resolvido, o que não resolve também o estado destes dois músculos no ancestral aqui hipotetizado para as aves e os crocodilos. Todavia, os modelos elaborados por Kischlat (2003) indicam que ambos os músculos estariam presentes tanto no ancestral reptiliano quanto no ancestral sauriano hipotetizados. Dessa forma, é mais parcimonioso considerar que o ancestral arcossauriano também apresentasse tais músculos, tendo estes sido perdidos na linhagem avemetatarsal e mantidos na linhagem crurotarsal. Considerar estes músculos ausentes no ancestral arcossauriano requereria um passo a mais em sua história evolutiva (perda na linhagem basal de arcossauromorfos e novo aparecimento na linhagem crurotarsal). Sendo assim, o PITB e o TBFL foram considerados como estando presentes no ancestral hipotético arcossauriano.

Assim sendo, para os 15 músculos assumidos como presentes no modelo ancestral hipotético, foram consideradas separadamente as características dos sítios de fixação de cada músculo (origem e inserção). Suas subdivisões e as estruturas ósseas a elas associadas, tanto nas aves quanto nos crocodilos (Tabela 7), foram comparadas, para que estas características também pudessem ser incorporadas ao modelo ancestral hipotético e utilizadas para a reconstrução destes pontos no espécime UFRGS-PV-0629-T. Assim, as características que apresentaram os mesmos estados nas aves e nos crocodilos foram também hipotetizadas para o seu ancestral comum (*i.e.* pontos de fixação considerados homólogos – equivalente ao símbolo de igualdade na Tabela 7). Aquelas características que apresentaram estados distintos nos dois grupos vivos considerados foram analisadas individualmente, considerando-se a reconstrução feita por Carrano e Hutchinson (2002) para o dinossauro terópodo *Tyrannosaurus rex* e os MPHs de Kischlat (2003).

Os pontos de fixação considerados inequívocos no ancestral arcossauriano hipotético foram referentes à:

- ~ Inserção do CUPD – distal à cabeça articular do fêmur, sobre uma marca arredondada no corpo do fêmur ou sobre uma quilha, cranial à impressão do 4º trocânter [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do ILFB – tubérculo cranial da fibula [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do PIFM – sobre o FMTB [sem estrutura morfológica relacionada];
- ~ Origem do AMBN – sobre o tubérculo pré-acetabular do ílio ou sobre o tubérculo proximal e cranial do púbis [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do AMBN [porção pré-perfuração do tendão patelar] – no tendão patelar/crista cnemial [com estrutura morfológica relacionada]. É também inequívoco que uma parte do AMBN perfure o tendão patelar, no entanto, a inserção da porção deste músculo que segue após tal perfuração é diferente nas aves e nos crocodilos;
- ~ Origem do FMTB – sobre as superfícies medial, caudal e lateral do corpo do fêmur [sem estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do FMTB – no tendão patelar/crista cnemial [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Origem do ILTB – sobre as cristas, dorsal e dorsolateral, do ílio [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do ILTB [exceto para a porção cranial e parte da porção caudal] – no tendão patelar/crista cnemial [com estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do FMAD – sobre a face caudal e distal do corpo do fêmur [sem estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do OBTR – sobre a superfície caudal/lateral proximal no trocânter maior do fêmur [sem estrutura morfológica relacionada];
- ~ Origem do CRFL – caudalmente, sobre a superfície lateral do ílio e sobre a margem caudal e proximal do ísquio [sem estrutura morfológica relacionada, exceto pela sua porção cranial, que pode estar associada a uma rugosidade na margem caudoproximal do ísquio];
- ~ Inserção do CRFL [porção medial] – sobre a tuberosidade caudal proximal da tibia [com estrutura morfológica relacionada];

- ~ Inserção do ISFM – sobre o trocânter maior, na superfície caudal e proximal do fêmur [sem estrutura morfológica relacionada, mas pode estar associada a uma marca sobre a superfície caudal do trocânter maior];
- ~ Origem do CDFM – sobre a superfície caudolateral e margem caudal do ílio e sobre as vértebras caudais [sem estrutura morfológica relacionada];
- ~ Inserção do CDFM [porção -plv e parte da -cdl] – sobre a superfície do 4º trocânter e sobre a impressão medial a ele associado [com estrutura morfológica relacionada].

Os locais de origem e inserção que não foram tratados acima apresentaram mais de um estado nos representantes viventes de arcossauros, sendo a sua reconstrução no ancestral hipotético ambígua. Desta forma, cada um destes pontos foi tratado individualmente abaixo, apresentando a reconstrução que, em princípio, fosse a mais parcimoniosa de acordo com as condições encontradas nos MPHs sauriano e reptiliano de Kischlat (2003) e a reconstrução feita por Carrano e Hutchinson (2002) para *Tyrannosaurus rex*.

A origem do CUPD nos MPHs sauriano e reptiliano ocorre conjuntamente com as do ILTR e o ILFM, sob a forma de um único músculo, o ZNFM. Este apresenta, como sítio de origem, a face lateral da asa do ílio. De acordo com a análise filogenética reversa de Kischlat (2003, v.3, fig. 37©3), o CUPD já se encontraria conspicuamente diferenciado na base do clado Archosauria. A reconstrução deste músculo, em *T. rex*, está diretamente relacionada a uma estrutura morfológica específica, a fossa pré-acetabular do ílio, presente também nas aves atuais. Essa estrutura está localizada cranialmente ao acetábulo, normalmente voltada lateral e ventralmente na borda ventral da porção pré-acetabular do ílio, próxima à incisura cranial do ílio. Tanto Kischlat (2003) quanto Carrano e Hutchinson (2002), consideram a condição crocodiliana como sendo a basal e a aviária a condição derivada, com base na evolução da fossa pré-acetabular do ílio nos representantes extintos da linhagem aviária. No entanto, considerando que a origem do CUPD se situava na superfície lateral do ílio antes de sua diferenciação, nos ancestrais hipotéticos saurianos e reptilianos, não é possível estabelecer qual estado seria encontrado no ancestral das aves e dos crocodilos, já que as suas localizações nos grupos atuais são distintas entre si e entre os ancestrais hipotéticos saurianos e reptilianos. Uma hipótese plausível seria a de que, após a clivagem do ZNFM, a porção correspondente à origem do CUPD poderia ter se deslocado para uma posição mais

ventralizada, próxima à incisura cranial do ílio. Deste ponto, na linhagem relacionada às aves a evolução deste músculo está associada com o desenvolvimento da fossa pré-acetabular, provavelmente ligada a alguma especialização desta musculatura (HUTCHINSON, 2001a). Na linhagem crurotarsal, a origem do CUPD poderia ter se deslocado medialmente, até ocupar a face medial do ílio. Sendo assim, as duas condições observadas atualmente seriam derivadas, podendo ter se diferenciado em qualquer etapa do processo evolutivo de cada uma das linhagens. Não há evidências morfológicas, nos fósseis de arcossauros, de que o CUPD se originaria ancestralmente na porção medial do ílio. No entanto, o rápido crescimento da asa pré-acetabular do ílio durante o desenvolvimento embrionário de *Gallus gallus* (ROMER, 1927b), ocupando o que seria equivalente ao local de origem deste músculo nos crocodilos, sugere que a condição encontrada para este último grupo seja ancestral para os arcossauros (ROWE, 1986). Ainda sim, a falta de estudos sobre o desenvolvimento embriológico da musculatura da coxa de crocodilos e de outras espécies de aves e lagartos, não permite uma conclusão mais assertiva sobre esta questão. Desta forma, a origem do CUPD no ancestral arcossauriano hipotético permanece ambígua, podendo estar localizada na margem ventral da asa pré-acetabular do ílio, na face medial do ílio, sobre as superfícies ventrais dos processos transversos das vértebras sacrais ou então na face lateral do ílio, caso a condição encontrada em lagartos e tartarugas seja ancestral e as duas primeiras descritas, derivadas.

Em relação ao ILTR, tanto o seu ponto de origem, quanto sua inserção ocorrem em pontos não homólogos nos representantes vivos de arcossauros. Recorrendo-se aos MPHs, observa-se a mesma condição daquela descrita acima para o CUPD (ZNFM não diferenciado com origem na asa lateral do ílio e inserção na face caudal do fêmur em sua metade proximal). Na reconstrução deste músculo em *T. rex*, os autores contestaram a homologia deste músculo, no entanto, sugerem para o mesmo uma única origem e uma única inserção, diferindo da condição encontrada nas aves, nas quais tal músculo se encontra clivado em duas porções distintas. Para o modelo hipotético ancestral, a origem deste músculo não é resolvida utilizando-se os MPHs e a reconstrução de Carrano e Hutchinson (2002), permanecendo possíveis as duas condições encontradas nos representantes vivos. Com relação à inserção deste músculo, a condição observada nos grupos vivos sugere uma inserção dupla como ancestral (na metade proximal do fêmur, segundo os MPHs reptiliano e sauriano). No entanto, se a reconstrução deste músculo, feita para *T. rex*, estiver correta, a inserção dupla encontrada nos grupos coronais não seria homóloga, podendo ter evoluído independentemente em cada

uma das linhagens de arcossauros. Para a elaboração do modelo ancestral, optou-se por considerar uma inserção dupla deste músculo, fazendo uma utilização mais estrita da metodologia do cladismo reverso.

O terceiro e último músculo do grupo “dorsal profundo”, o ILFM, também apresenta sítios de origem e inserção não homólogos nos representantes atuais comparados. Incorporando as informações dos MPHs e da reconstrução muscular de *T. rex*, foi considerada como condição ancestral uma origem na face lateral do ílio, no entanto sem se definir se cranial ou caudal ao acetábulo e nem se esse músculo já se encontraria ou não clivado. Sobre sua inserção, a condição ancestral era possivelmente única, já que a sua clivagem, na região proximal do fêmur, pode ser acompanhada pela evolução da morfologia dos trocânteres de dinossauros. A extensão da inserção deste músculo, da forma como ocorre nos crocodilos, não pode ser definida como ancestral para arcossauros ou derivada para a linhagem crurotarsal, já que não é equivalente à condição hipotetizada para os ancestrais reptilianos e saurianos, permanecendo assim ambígua.

A origem do ILFB, tanto nos MPHs quanto na reconstrução muscular de *T. rex*, é concordante com a origem encontrada nos crocodilos (face lateral, pós-acetabular no ílio), sugerindo que esta seja também a condição basal para arcossauros. A disposição encontrada nas aves surgiu, provavelmente, nas linhagens mais derivadas do que os terópodos tiranossaurídeos.

A origem do PIFM, nos MPHs reptiliano e sauriano de Kischlat (2003), é similar àquela descrita para os crocodilos (face medial proximal do púbis). Já Carrano e Hutchinson (2002) consideraram este músculo ausente nas aves e sem um sítio relacionável à sua origem no esqueleto de *T. rex* pesquisado. Desta forma, a condição crocodiliana foi assumida como a situação basal dos arcossauros.

Os MPHs para a origem do FMAD preveem uma origem simples, ao invés de dividida como aquela encontrada em aves e crocodilos. Já a reconstrução deste músculo em *T. rex* está equivalente com a disposição encontrada em crocodilos. Desta forma, a restrição deste músculo à superfície lateral do ísquio, nas aves, deve estar relacionada às mudanças osteológicas do sacro nos grupos mais proximamente relacionados às aves. Portanto, uma

origem dupla do FMAD, sobre as bordas cranial e caudal do ísquio, é esperada para o modelo ancestral hipotetizado.

A porção isquiática do OBTR apresenta os mesmos locais de origem, tanto em crocodilos como na reconstrução feita em *T. rex* (superfície lateral do ísquio). As subdivisões da porção púbica são observadas apenas nos crocodilos e a condição aviária não é coincidente com aquela observada nos MPHs. Sendo assim, a condição ancestral desta porção muscular permanece ambígua.

Os MPHs reptiliano e sauriano preveem uma origem medial do ISFM sobre o tubérculo do ísquio. Este músculo também se origina na face medial do ísquio nos crocodilos e foi assim reconstruído em *T. rex*. Neste último táxon, parte da reconstrução está também sobre a face lateral do ísquio, o que pode indicar a transição da condição arcossauriana basal para a derivada encontrada nas aves, nas quais esse músculo se encontra na face lateral do ísquio.

Os músculos PITB e TBFL não são encontrados nas aves e também não foram reconstruídos em *T. rex*, mas considerados presentes no ancestral arcossauriano aqui hipotetizado, conforme exposto acima (p. 20). A origem do PITB permanece ambígua, já que a situação descrita para crocodilos e para os MPHs são divergentes. Por outro lado, a origem do TBFL apresenta uma condição semelhante em crocodilos e nos MPHs reptiliano e sauriano, *i.e.* originando-se na superfície lateral do ílio, em sua porção pós-acetabular, e sobre a face caudomedial, distalmente, no ísquio. As inserções do PITB e do TBFL ocorrem na face medial da tíbia, em sua porção proximal, tanto em crocodilos quanto nos MPHs consultados. Contudo, nos MPHs, as inserções destes músculos ocorrem separadamente, apesar de próximas uma da outra. Em crocodilos, as extremidades distais destes músculos se unem em um tendão único, que se insere sobre a face proximal e medial da tíbia sobre uma impressão. A condição ancestral, como uma inserção única ou dupla para estes músculos, não foi resolvida.

Na terceira etapa, o modelo ancestral discutido acima foi contraposto à descrição das características morfológicas dos ossos do membro do espécime UFRGS-PV-0629-T, a fim de se reconstruir os pontos de fixação muscular que apresentaram correspondentes morfológicos compatíveis com aqueles do modelo ancestral hipotetizado.

O resultado da reconstrução está representado na Figura 47 e Figura 48, lembrando que os volumes musculares são especulativos, já que, até a presente data, não há formas de se determinar tal grandeza com base apenas nas cicatrizes musculares observáveis nos fósseis. Além disso, procurou-se representar os diferentes grupos musculares através das mesmas cores como apresentado na Figura 40 e na Figura 41 para facilitar a comparação e estabelecer relações com a musculatura descrita para os grupos atuais.

Os níveis de inferência utilizados para a reconstrução dos pontos de origem e inserção de cada um dos músculos considerados foram listados conforme mostra a Tabela 9.

Tabela 9 - Topografia da musculatura reconstruída, com os níveis de inferência utilizados para a reconstrução de cada um dos grupos musculares. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p.67.

Músculo	Condição presumida para o ancestral hipotético			
	Origem		Inserção	
		NI		NI
CUPD	Ambiguidade não resolvida. Margem ventral da asa pré-acetabular do ílio OU face medial do ílio e sobre as superfícies ventrais dos processos transversos das vértebras sacrais	II'	Sobre a porção proximal da crista mediocaudal ² do corpo do fêmur, medial à impressão distal ² do quarto trocânter	I
ILTR	Ambiguidade não resolvida. Margem ventrolateral da asa pré-acetabular do ílio (anterior e ventral à origem do CUPD) OU superfícies ventrais dos processos transversos das últimas vértebras truncais e sobre os seus centros	II'	Marca muscular na face craniolateral do trocânter maior sobre a tuberosidade proximolateral do fêmur ²	I
ILFM	Face lateral do ílio sobre a asa pós-acetabular	II'	Marcas de cicatrizes musculares sobre uma elevação na porção proximal da face craniomedial do corpo do fêmur ¹	I
ILFB	Face lateral do ílio sobre a asa pós-acetabular	II'	Tuberosidade cranial da fíbula ²	I
AMBN	Marcas de cicatrizes musculares sobre o tubérculo dorsal ² , crista dorsal ² , crista lateral ² e tubérculo cranial ² do púbis	I	Crista cnemial [com uma porção que perfura o tendão]	I
FMTB	Superfície medial, cranial e lateral do corpo do fêmur, possivelmente subdividido em duas ou três porções	I'	Crista cnemial	I
ILTB	Cicatrizes musculares sobre a crista dorsal ² e rugosidade subtriangular ² (porção cranial), e crista dorsolateral ² do ílio (porção lateral)	I	Crista cnemial	I
FMAD	Margem cranial do ísquio, sobre a quilha cranioventral proximal ² (porção medial), e caudal do ísquio (porção lateral)	II'	Elevação na face caudal e caudodistal do corpo do fêmur	I
OBTR	Porção isquiática, sobre a superfície lateral do ísquio. Porções púbicas sobre a concavidade da plataforma púbica ² , superfície lateral expandida ² e concavidade distal ² do púbis	II'	Marcas de cicatrizes musculares sobre a tuberosidade caudal da cabeça do fêmur ² e sobre a concavidade caudomedial ² do trocânter maior	I
CRFL	Caudalmente sobre a superfície lateral da asa	I'/I	Tuberosidade caudal proximal da	I

	pós-acetabular do ílio (porção lateral) e sobre o tubérculo dorsal do ísquio ² (porção medial)		tíbia ²	
ISFM	Face medial do ísquio, sobre a calha dorsocaudal proximal do ísquio ²	II'	Marcas de inserção muscular na base distal do trocânter maior sobre a crista caudodistal da tuberosidade caudolateral do fêmur ²	I
CDFM	Superfície caudolateral e fossa medial pós-acetabular ² do ílio e sobre as primeiras vértebras caudais (porção pélvica), e sobre as vértebras caudais mais posteriores (porção caudal)	I'/I	Marcas de cicatrizes musculares sobre o 4º trocânter (-pvl e -cdl) e sobre a impressão distal ² a ele associado (-cdl)	I
PIFM	Face medial e proximal do púbis sobre a placa pubo-isquiática	II'	FMTB	I'
PITB	Marca de cicatrizes musculares na margem crânioventral do processo obturador do ísquio	II	Face medial, na metade proximal da tíbia, sobre a fossa craniomedial ²	II
TBFL	Superfície lateral da asa pós-acetabular do ílio (porção dorsal) e sobre o tubérculo distal do ísquio ² seguindo às marcas de cicatrizes musculares na face caudomedial distal do ísquio até o sulco dosocaudal distal ² (porção ventral)	II'/II	Face medial, na metade proximal da tíbia, sobre a fossa craniomedial ²	II

¹ Cicatrizes musculares visíveis apenas no fêmur do espécime UFRGS-PV-0472-T (rauissúquio indeterminado).

² Termos utilizados na descrição (cf. seção 4 p. 84).

Independente do volume ocupado por cada músculo, seus pontos de origem e inserção permitem determinar as suas principais linhas de ação. Estas, por sua vez, podem dar indícios da função de cada um dos músculos considerados.

De acordo com as eletromiografias obtidas por Gatesy da musculatura da perna de crocodilos (*Alligator mississippiensis*) durante a caminhada alta, e de aves (*Numida meleagris*) se deslocando a 1,0 m/s, as funções de alguns músculos destes grupos atuais puderam ser inferidas e comparadas (Tabela 10) (GATESY, 1990, 1997, 1999a, 1999b).

Tabela 10 – Funções inferidas para a musculatura de aves e crocodilos.

MÚSCULOS	FUNÇÕES INFERIDAS	
	Aves	Crocodilos
ILTR	C' D'	B'
ILFM	C' D'	C
ILFB	A' B	A'
FMTB-int	A	A
ILTB [pré-ac]	A B'	----
ILTB [pós-ac]	A B	----

FMAD-med	B	C'
FMAD-lat	B	----
OBTR-lpb	C' D	B'
CRFL	A' B	----
ISFM	B	----
CDFM-cdl	B	B
PITB	----	C' A'

Abreviaturas: (**A**) extensão do joelho; (**A'**) flexão do joelho; (**B**) extensão do quadril [=retração da perna]; (**B'**) flexão do quadril [=protração da perna]; (**C**) abdução do membro; (**C'**) adução do membro; (**D**) rotação lateral do fêmur; (**D'**) rotação medial do fêmur; (**pré-ac**) porção pré-acetabular; (**pós-ac**) porção pós-acetabular. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p.67.

Comparando as funções inferidas através do resultado das eletromiografias realizadas por Gatesy (1990, 1997, 1999a, 1999b) com as linhas de ações da musculatura reconstruída para o membro posterior de *P. chiniquensis* (Figura 49) foi possível fazer as seguintes considerações:

- ~ A função de rotação medial do fêmur parece a mais viável para o ILTR. A flexão do quadril poderia ser realizada quando a perna assumisse posições com o joelho voltado mais lateralmente, de forma que a face craniolateral do trocânter maior se encontrasse totalmente lateralizada mantendo a linha de ação muscular paralela a esta estrutura. Uma ação adutora não parece ser funcional de acordo com a reconstrução feita por dois motivos: (I) inserção proximal no fêmur; e, (II) inserção é ventral ao ponto de origem deste músculo.
- ~ ILFM, da maneira como foi reconstruído, mais provavelmente permitiria uma abdução do membro, assim como foi inferido para crocodilos. A ação adutora prevista para as aves parece difícil de ocorrer no espécime reconstruído, pois seu ponto de origem está em um plano mais lateral, distante do plano sagital, do que o ponto de inserção reconstruído. A ação rotadora lateral poderia ocorrer quando o fêmur se encontrasse com o joelho voltado medialmente. Esse posicionamento associado com a deflexão que a crista supra-acetabular ocasionaria, permitiria uma linha de ação para a lateral sobre a face cranial do fêmur, resultando em uma rotação lateral do mesmo.

- ~ A linha de ação proporcionada pela reconstrução do ILFB em *P. chiniquensis*, certamente permitiria a flexão do joelho, da mesma maneira como ocorre em aves e crocodilo, e também a extensão do quadril, retraindo o membro para trás do corpo, como inferido para as aves.
- ~ O FMTB é um dos músculos cuja ação pode ser mais diretamente inferida para o espécime fóssil (*i.e.* extensão do joelho), já que apresenta funções iguais tanto em aves quanto em crocodilos, e esta é compatível com a linha de ação reconstruída para *P. chiniquensis*.
- ~ A função do ILTB não foi discutida para crocodilos, no entanto, a sua função inferida para as aves é compatível com as linhas de ação reconstruídas. Todo ILTB poderia apresentar uma função de extensão do joelho, ao passo que sua porção pré-acetabular poderia funcionar também como um flexor do quadril e sua porção pós-acetabular como extensor do quadril, justamente devido à sua localização em relação a esta articulação.
- ~ As funções sugeridas para o FMAD (*i.e.* extensão do quadril em aves e adução do membro em crocodilos) também são compatíveis com as linhas de ação reconstruídas para essa musculatura, podendo variar apenas dependendo da postura adotada. Em uma postura mais ortógrada, tal como ocorre em aves, esse músculo possivelmente se apresentasse mais como um extensor do quadril do que como um adutor do membro. Já em uma postura mesógrada, a linha de ação passa a ser preferencialmente de adução.
- ~ Para as três funções da porção púbica do OBTR observadas nos representantes atuais, a flexão do quadril (observada em crocodilos) e a rotação lateral do fêmur são condizentes com as linhas de ação reconstruídas. Já uma adução do fêmur através desse músculo parece menos provável devido à localização mais ventral de seu ponto de origem no púbis, quando comparado com sua inserção proximal no fêmur.
- ~ O CRFL e ISFM tiveram funções inferidas apenas para as aves sendo que ambos pudessem funcionar como extensores do quadril – que é compatível com a reconstrução feita para *P. chiniquensis* – além do CRFL permitir a flexão do joelho, o que também poderia facilmente ser realizado no modelo reconstruído.

- ~ O CDFM das aves, quando presente, apresenta ativações pouco nítidas durante a passada das aves, sendo mais requisitado apenas quando estas assumem em velocidades mais altas. No entanto, quando ativos aparentam apresentar as mesmas funções do que aquela nitidamente observada em crocodilos, que é a extensão do quadril, sendo considerado um dos principais músculos retratores da perna, ou seja, extensão do quadril, sendo o responsável primário pela propulsão (GATESY, 1997). Tal função foi também aqui assumida para *P. chiniquensis*, que apresenta uma linha de ação direcionada dorsoventralmente, estendendo o quadril quando este músculo é encurtado.
- ~ Por fim, o PITB, que se encontra presente apenas em crocodilos e que também foi reconstruído em *P. chiniquensis* teve uma função sugerida de flexão do joelho e adução do membro, de acordo com os padrões de ativação observados por Gatesy (1997). A flexão do joelho parece estabelecer uma função mais direta com a linha de ação deste músculo, mas, em posturas mesógradas a adução do membro também se mostra razoável.

Vale lembrar que estas suposições são apenas teóricas, com base nas análises individuais das linhas de ação de cada músculo. Em um sistema onde a musculatura atue de maneira integrada, músculos co-ativos podem restringir ou permitir ações não previstas ou consideradas acima. Foi também por esse motivo que se optou por não listar todos os tipos de movimentos potencialmente realizáveis, observando-se a linha de ação individual de cada músculo, podendo se tratar de uma inferência, por demais, especulativa.

5.3 MOMENTOS DE FLEXÃO PARA A COLUNA VERTEBRAL

As estimativas para os momentos de flexão, provável força de ação da musculatura epaxial e os braços de alavanca para esta musculatura foram calculados para os espécimes fósseis de *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0629-T) e do rincossauro UFRGS-PV-0408-T, além de um representante atual de crocodilo, uma ave e um mamífero. As tabelas com os valores mensurados para a altura e largura dos centros vertebrais e a altura máxima da vértebra podem ser vistas no Anexo B.

O padrão de distribuição dos momentos de flexão sobre a coluna de quadrúpedes habituais, tal como cachorros e crocodilos (Figura 50), foi distinguível daquele observado no representante bípede analisado, representado pelo esqueleto axial de uma gaivota (Figura 51), por apresentar uma região de pico próximo às vértebras da porção escapular da coluna. Esta área de pico indica uma região sujeita a maiores estresses, justamente pelo fato dos membros anteriores também terem que suportar parte do peso do animal.

Já o padrão encontrado em animais bípedes (Figura 51), onde todo o peso é suportado pelos membros posteriores, não foi observado nenhum tipo de especialização das vértebras próximas à região escapular, tendo sido notado apenas um pico próximo às vértebras troncals mais posteriores.

Os materiais fósseis analisados refletiram padrões distintos para a distribuição dos momentos de flexão, quando comparados entre si e com os representantes bípedes e quadrúpedes atuais (Figura 52 e Figura 53).

Apesar de não apresentar um padrão de dois picos tão nítido quanto aquele observado para animais tipicamente quadrúpedes, tal como crocodilos e cachorros, a figura que representa o padrão em *P. chiniquensis* também apresentou um padrão distinto daquele observado nas aves. As vértebras do espécime UFRGS-PV-0629-T próximas à região escapular apresentaram uma condição ambígua, cuja interpretação não pode ser conclusiva.

Por um lado, as vértebras VII e XI (indicadas pelas setas menores, apontadas para baixo na Figura 52) apresentam valores, para o momento de flexão relativo, próximos a 80% do maior valor calculado para as vértebras pré-sacrais, podendo indicar uma possível adaptação ao suporte de peso. Por outro lado, as vértebras VIII e IX apresentaram valores menores do que 60 %, mais parecido com o padrão verificado para o animal bípede comparado. Observando o padrão das alturas das vértebras ao longo da série pré-sacral (gráfico verde, menor, abaixo e à direita na Figura 52), UFRGS-PV-0629-T não aparenta discrepâncias entre valores de vértebras adjacentes, sendo, de certa forma, comparável ao padrão encontrado nos bípedes (suave pico entre as cervicais). Já o gráfico para as áreas caudais dos centros vertebrais apresenta valores com possíveis inconsistências (gráfico vermelho, menor, abaixo e à esquerda na Figura 52). Observando a morfologia e o modo de preservação das vértebras em questão, concluímos que tanto os valores obtidos para as

vértebras VII, X e XI podem estar sobrestimados – devido a possíveis expansões durante o processo de fossilização, ou pela dificuldade de preparação desta área – quanto os valores obtidos para as vértebras VIII e IX podem estar subestimados, talvez por uma preparação demasiada (com a retirada de parte do tecido ósseo) desta porção do centro vertebral.

A altura caudal das vértebras da região escapular apresenta padrões nítidos e distintos entre os quadrúpedes e bípedes atuais analisados. No primeiro grupo há um aumento progressivo na altura das vértebras, até atingir uma altura máxima, valor este que passa a decrescer em seguida. O padrão em bípedes é o oposto: há uma diminuição das alturas vertebrais próximo à região escapular, até se atingir a menor altura observada (menos de 60% da maior altura medida entre as pré-sacrais), para então começarem a progressivamente aumentarem suas alturas. No *P. chiniquensis* observado as alturas caudais das vértebras desta região permanecem em torno de 80% da altura máxima notada.

Para os gráficos com a distribuição das áreas caudais de cada vértebra entre os representantes vivos comparados, não foi possível estabelecer um padrão que distinguisse os quadrúpedes dos bípedes.

Estas observações levaram, mesmo que tentativamente, a uma interpretação de o espécime fóssil de *P. chiniquensis* analisado seria uma quadrúpede habitual, mas com um padrão de distribuição da massa corporal pelos membros do corpo. Segundo Alexander (1985), a maior parte dos animais quadrúpedes atuais suportam 60% de seu peso corporal nos membros anteriores e 40% nos posteriores. Esta ocorrência pode estar relacionada com o fato do maior dos picos, entre os dois observados na curva de distribuição dos momentos de flexão da coluna vertebral de um quadrúpede, se localizar na região escapular. No entanto há situações como, por exemplo, primatas quadrúpedes, onde os membros posteriores suportam 60% do peso corporal, estando a maior carga sobre o sacro e sobre as vértebras pré-sacrais mais caudais. Dessa forma, o pico observado na região da cintura escapular seria mais suave. Esse modelo de distribuição da massa se relaciona à postura bípede do modo a facilitar uma adoção ocasional desta. Neste sentido, *P. chiniquensis* poderia ser habitualmente quadrúpede, mas não teria restrições em assumir uma postura bípede – quando parado ou em movimento – dependendo da necessidade.

Outra consideração feita a partir dos valores obtidos para o braço de alavanca gerado pela ação do músculo epaxial e a estimativa da força produzida por essa musculatura, foi com relação à contribuição de cada uma dessas variáveis à biomecânica do esqueleto axial.

Como já apresentado anteriormente, a razão entre o braço de alavanca e a raiz quadrada da área do centro vertebral podem fornecer uma boa aproximação para esta relação. O gráfico da Figura 54 mostra a comparação entre as razões (rz) obtidas para cada uma das vértebras dos dois representantes fósseis considerados (*i.e.* *P. chiniquensis* e *Hyperodapedon sp.*) e dos dois representantes atuais de arcossauros analisados (*i.e.* jacaré e albatroz).

A Figura 54 permite a interpretação de alguns aspectos interessantes, quando se compara o padrão encontrado nos animais vivos com aquele observado nos exemplares fósseis analisados.

Primeiramente, o esqueleto axial do jacaré e do albatroz considerado apresentou valores, em média, mais altos e, ao mesmo tempo, com maiores variações, quando comparados aos valores obtidos para *P. chiniquensis* e *Hyperodapedon sp.*

Valores mais altos para a variável rz indicam braços de alavanca relativamente maiores em relação à força muscular aplicada. Desta forma, menos força é necessária para deslocar o segmento vertebral no plano sagital. Além disso, como proposto por Christian e Preuschoft (1996), durante a locomoção, braços de alavanca relativamente maiores para a ação da musculatura epaxial se relacionam com uma região possivelmente mais estável do esqueleto axial. Esta configuração permite manter rija determinadas regiões da coluna com um gasto relativamente menor de energia. No entanto, altos valores para os braços de alavanca reduzem a velocidade na qual o segmento acionado se desloca. Valores baixos para a razão rz podem indicar, portanto, segmentos que ajam sobre altas velocidades, mas com a desvantagem de precisarem investir altas forças musculares na estabilização deste segmento ao se deslocarem em maiores velocidades.

A variação dos valores de rz ao longo da coluna vertebral sugere possíveis especializações para cada segmento do esqueleto axial. O padrão encontrado no albatroz, por exemplo, exibe um valor maior do que dois para as três primeiras vértebras, igual ou menor a 1,5 para as dez vértebras seguintes, tornando-se novamente relativamente mais alto nas

últimas vértebras pré-sacrais. Essa diferença pode contribuir para uma maior estabilização para as vértebras mais próximas à cabeça, seguido de um segmento mais ágil relativo ao segmento principal do pescoço e novamente uma região que exigisse maior estabilidade, próximo à pelve, podendo estar associado ao pouso desses animais (Figura 54).

Os valores obtidos para o esqueleto axial do jacaré também expõem certa variação entre os diferentes segmentos, sendo aquele encontrado próximo à cintura escapular o mais alto. Apesar de especulativo, tal padrão pode estar associado ao hábito aquático, fornecendo alguma adaptação à estabilização da coluna e dos membros anteriores, evitando o deslocamento dorso-ventral deste segmento.

Em contrapartida, ambos os fósseis praticamente não apresentaram variações significativas nos valores da razão entre o braço de alavanca da musculatura epaxial e a sua possível força produzida. Tal resultado é intrigante, principalmente por se tratarem de duas espécies com hábitos, tanto locomotores quanto alimentares, notoriamente distintos [ver Kubo e Benton (2007)]. Tal semelhança foi interpretada como um estado plesiomórfico, no qual a diferenciação, possivelmente funcional, de segmentos específicos do esqueleto axial ainda não havia sido “incorporada ao histórico evolutivo” destas linhagens.

O valor relativamente baixo para a média de rz para as vértebras pré-sacrais, observado tanto em *P. chiniquensis* (=1,03) quanto em *Hyperodapedon sp.* (=0,93), podem indicar uma coluna extremamente flexível e muito ágil no plano sagital. Tal característica foi tratada por Christian e Preuschoft (1996) como sendo típica de um “predador feroz, bem adaptado para matar presas grandes tanto quanto ágeis, através de ataques rápidos e poderosos com a cabeça.” (CHRISTIAN; PREUSCHOFT, 1996, p. 811, tradução nossa)⁹. Tal caracterização parece cair razoavelmente bem para o morfótipo de *P. chiniquensis*, mas não é nada compatível com os hábitos alimentares propostos para o rincossauro *Hyperodapedon sp.* A favor de um baixo valor para a razão rz encontrado nesta última espécie, pode-se supor que,

⁹ ... [*Albertosaurus* appears as a] ferocious predator, well suited for killing large as well agile pray by rapid and forceful attacks with its head.

como mencionado no parágrafo anterior, este seria um estado ancestral, não derivado, no sentido em que a coluna vertebral destes animais não apresentaria adaptações a uma manutenção menos dispendiosa para a estabilização da coluna durante a locomoção.

6 INFERÊNCIAS LOCOMOTORAS E POSTURAS

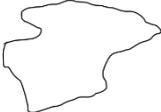
Integrando alguns dos aspectos mencionados na seção introdutória e os resultados apresentados acima, foi possível obter, para *Prestosuchus chiniquensis*, um quadro mais específico e detalhado sobre os hábitos locomotores desta espécie, quando comparado àquele atualmente generalizado para os rauissúquios.

6.1 POSTURA BÍPEDE / QUADRÚPEDE

Em relação à postura quadrúpede ou bípede – considerando que esta última certamente evoluiu, independentemente, em algum momento da linhagem dos crurotarsais, pois se encontra representada, por exemplo, em *Effigia* – pode-se concluir que o indivíduo considerado neste estudo seria um quadrúpede habitual. Algumas das características comumente mencionadas para se referir a *Prestosuchus chiniquensis* (e outros rauissúquios semelhantes) como possíveis bípedes incluem o desenvolvimento de um processo pré-acetabular no ílio (asa pré-acetabular do ílio), o alongamento e adelgaçamento tanto do púbis quanto do ísquio, além do desenvolvimento de uma expansão axial de suas extremidades (*i.e.* pé púbico e pé isquiático). Estas e outras características, de fato, são encontradas, por exemplo, em formas dinossaurianas seguramente bípedes, no entanto, com diferentes graus de desenvolvimento. O incremento inicial de tais estruturas, provavelmente, está mais relacionado a uma mudança na postura dos membros (*i.e.* planígrado, mesógrado e ortógrado) do que única e exclusivamente ao bipedismo em si. Na verdade, o desenvolvimento destas características é o que possivelmente permitiu o surgimento de uma postura bípede, em uma linhagem evolutiva. Assim sendo, formas aparentadas a *P. chiniquensis* teriam o arcabouço necessário para o surgimento da postura bípede, mas não a exerceriam, pelo menos cotidianamente.

Comparando-se os contornos da cintura pélvica de um rauissúquio considerado quadrúpede [*i.e.* *Ticinosuchus ferox*, segundo Krebs (1965)] com a do material aqui discutido e com a cintura pélvica de *Effigia* (Tabela 11), observa-se a posição “intermediária” – e por isso às vezes ambígua – de *P. chiniquensis*.

Tabela 11 – Comparação entre alguns dados morfológicos de *Prestosuchus chiniquensis* com rauissúquios bípedes (*Effigia/ Shuvosaurus*) e quadrúpedes (*Ticinosuchus*). Porcentagens entre parênteses são em relação ao às medidas do fêmur. Medidas (cm) representam o comprimento total de cada elemento. Contornos não estão em escala.

	<i>Ticinosuchus</i>	<i>Prestosuchus</i>	<i>Effigia/ Shuvosaurus</i>
Úmero	14,5 (62%)	32 (68%)	15 (65%)
Fêmur	23,5	47	23
Tíbia	18,0 (77%)	30 (64%)	20 (86%)
Vértebras sacrais (n°)	2	2	4
Cintura escapular			
Processo pré-acetabular do ílio			
Expansão bulbosa distal do púbis			

Uma característica que normalmente acompanha a aquisição de uma postura habitualmente bípede, e que não está presente em *P. chiniquensis*, inclui o aumento no número de vértebras sacrais, sendo este, normalmente, maior do que dois nas formas bípedes. No entanto, esta característica não é exclusiva aos bípedes, sendo observada também nos animais de grande porte que desenvolvem adaptações para a sustentação de seu peso corporal.

Além disso, a cintura escapular robusta de *P. chiniquensis*, quando comparada com a de outros rauissúquios, tais como *Postosuchus* e *Effigia*, e um úmero relativamente longo (ca. 68% do comprimento total do fêmur) indicam um envolvimento ativo destes elementos na locomoção, favorecendo, portanto, a hipótese da postura quadrúpede. Outra questão que não foi avaliada a fundo, mas que merece consideração, refere-se ao grau de pronação capaz de ser efetuado pela articulação do cotovelo. Bonnan e Senter (2007) argumentam que, em um animal quadrúpede, deve haver pronação desta articulação do braço, a fim de se realizar a

propulsão. Desta forma, a análise desta possibilidade articular (que não foi efetuada no presente trabalho) entre a extremidade distal do úmero e as extremidades proximais do rádio e da ulna também pode contribuir para o esclarecimento de tal questão.

O gráfico relativo aos momentos de flexão da coluna de *Prestosuchus chiniquensis* – apresentado na seção de resultados, acima – foi interpretado também como sendo, mais provavelmente, representativo de um animal habitualmente quadrúpede. No entanto, como esse mesmo gráfico indica (Figura 52), a maior capacidade de suporte de peso do animal seria proporcionada pelos membros posteriores e não pelos anteriores, como parece ocorrer, por exemplo, com os cachorros. Isto mostra, que apesar de inferir uma postura habitualmente quadrúpede para *P. chiniquensis*, estes animais não apresentariam grandes dificuldades em assumir uma postura bípede ocasional, dependendo da necessidade.

Analisando pegadas de dinossauros ornitíscios basais Thulborn e Wade (1989) observaram que estes animais, bípedes facultativos, tendem a apresentar maiores velocidades quando se locomovem de maneira bípede. Sendo assim, é possível que estes animais adotassem uma postura bípede com a finalidade de atingirem maiores velocidades, sendo esta uma inferência plausível também para *P. chiniquensis*. Esta “escolha” por uma postura bípede em situações que requerem maiores velocidades foi sugerida também para o prossaurópodo *Plateosaurus* (CHRISTIAN; PREUSCHOFT, 1996) e encontram suporte em análogos atuais, como por exemplo, diversos grupos de lagartos (CHRISTIAN; HORN; PREUSCHOFT, 1994a, 1994b; CHRISTIAN 1995), apesar da diferença de tamanho entre esses grupos e os grupos fósseis considerados.

6.2 POSTURA PLANÍGRADA / MESÓGRADA / ORTÓGRADA

Referente à postura dos membros em relação ao corpo, a maioria das características descritas para o espécime UFRGS-PV-0629-T é mais compatível com uma postura mesógrada do que uma postura ortógrada, ou, ainda mais distintamente, do que uma postura planígrada dos membros. No entanto, como não é possível estabelecer um limite bem demarcado entre as duas primeiras posturas mencionadas, é bastante provável que *Prestosuchus chiniquensis* também adotasse ambas, dependendo da necessidade ou da velocidade empregada. Infelizmente, não há na natureza qualquer representante vivo com o qual se possa fazer uma

analogia direta relativa a esta forma de locomoção. Uma aproximação possível seria a “caminhada alta” (*high walk*) dos crocodilos, da maneira como descrita por Reilly e Elias (1998). Porém, ao invés de apresentar uma caminhada alta e uma versão baixa da mesma (*i.e. low walk*, equivalente a uma postura planígrada secundária, adaptada da caminhada alta, da forma como ocorre em crocodilos), *P. chiniquensis* poderia apresentar uma caminhada alta e uma versão “ainda mais alta” ou “totalmente alta”, correspondente a uma postura ortógrada, que poderia ser adotada ocasionalmente. Esta última, possivelmente adotada por crocodilos apenas quando galopam, mas tal caracterização ainda não foi confirmada e necessitaria de descrições cinemáticas para este hábito específico da locomoção destas espécies.

O que parece claro é que um tipo de postura ortógrada colunar, como sugerida por Bonaparte (1984) e Benton (1984) para os rauissúquios de uma maneira geral, não pode ser confirmada para o espécime aqui estudado. Esta postura é observada atualmente em elefantes e normalmente referida para outros animais de grande porte, tais como alguns dinossauros saurópodos, ou para animais com adaptações específicas (como o desenvolvimento de carapaças, por exemplo, que ocorrem em alguns aetossauros, gliptodontes e anquilossauros). As observações que permitiram essa interpretação não colunar estrita em relação ao espécime UFRGS-PV-0629-T são relativas, principalmente, à “horizontalização” do ílio. Apesar deste se encontrar oblíquo em relação ao plano sagital, não está totalmente horizontalizado, como por exemplo, aquele encontrado no aetossauro *Typhothorax coccinarium*, representado na Figura 55. A posição oblíqua do ílio e o desenvolvimento de sua crista supra-acetabular, de fato, tornam a parede dorsal do acetábulo mais extensa do que a sua borda ventral. Além disso, tal característica posiciona a concavidade do acetábulo obliquamente aos planos sagital e horizontal. O desenvolvimento de uma borda dorsal mais larga, provavelmente, está associado ao suporte do peso do animal, que é transferido principalmente para a metade dorsal do acetábulo. No entanto, não há evidências de que toda a articulação do fêmur com o acetábulo ocorra somente sobre esta área. Ademais, uma postura totalmente colunar do fêmur representaria uma limitação à extensão da perna deste animal, pois a superfície mais proximal do trocânter maior contataria a porção caudal da crista supra-acetabular do ílio, quando o fêmur passasse de sua posição vertical, ao descrever a segunda metade da fase pendular da pisada, restringindo o comprimento do passo.

Outra evidência que não suporta uma postura ortógrada colunar dos membros de *P. chiniquensis* é referente ao próprio peso estimado para o espécime em questão. Apesar de se tratar de um animal de grande porte, representantes de mamíferos atuais com um porte similar ao do espécime aqui estudado – tais como algumas espécies de zebras ou ursos – não apresentam adaptações específicas na cintura pélvica para suportar o peso como se as patas traseiras fossem verdadeiros pilares. Contudo, tais adaptações são observadas, por exemplo, em elefantes, que apresentam a cabeça do fêmur parcialmente deslocada dorsalmente e o acetábulo menos verticalizado do que outros mamíferos, dando assim uma sustentação mais colunar de seu peso sobre os membros. Esses animais chegam a pesar até dez vezes ou mais o peso estimado para o indivíduo de *P. chiniquensis* aqui analisado.

A caracterização dos animais mencionados acima favorece o suporte de grandes pesos corporais em detrimento de suas capacidades cursoriais. Apesar de *P. chiniquensis* não apresentar características de um cursorial estrito, como será discutido mais adiante, também não seria uma forma lenta com restrições à corrida, “especializada” a suportar pesos corporais excessivamente altos.

De certa forma, Bonaparte (1984) ao discutir as mudanças observadas na cintura pélvica de rauissúquios (e inferindo uma postura mais colunar do membro posterior destes animais), “invalidou”, para os rauissúquios, as características morfológicas levantadas por Charig (1972) que estariam relacionadas a uma postura ortógrada, argumentando que outras mudanças estariam associadas à verticalização dos membros nestas formas. No entanto, conforme apresentado acima, assume-se aqui que *P. chiniquensis* não apresentaria o grau de alterações da forma como generalizado por Bonaparte, considerando como válidas as observações morfológicas apontadas por Charig (1972).

Apesar de algumas delas apresentarem certa subjetividade, as características levantadas por Charig (1972) ditariam uma postura mesógrada para *P. chiniquensis*. Entre elas, lista-se a presença de duas vértebras sacrais, uma asa pré-acetabular do ílio pouco desenvolvida – no entanto, presente – crista supra-acetabular presente, mas fracamente desenvolvida, acetábulo fechado, cabeça do fêmur sem distinção, mas levemente voltada medialmente, eixo do fêmur levemente sigmoidal, quarto trocânter distinto, porém pouco desenvolvido, tíbia não torcida (eixo maior proximal alinhado com o eixo maior distal), articulação do tornozelo do tipo crurotarsal, presença de um tubérculo do calcâneo, postura

plantígrada do pé e, por fim, toda a série de falanges sendo igual ou um pouco menor do que os metatarsais¹⁰. Em contrapartida, o púbis e o ísquio expressivamente alongados são tidos como característicos de uma postura do tipo ortógrada. Somado a isto, as características referentes à crista supra-acetabular, que poderia, devido ao seu caráter subjetivo, ser considerada como fortemente desenvolvida, assim como o quarto trocânter, também poderiam sugerir uma postura ortógrada para o espécime considerado. Contudo, como mencionado anteriormente, um padrão locomotor único e exclusivo não pode, e nem deve, ser atribuído a um táxon, sendo possível que uma gama de posturas possa ser adotada dentro de um *continuum*. Por isso, acredita-se que uma postura preferencial fosse adotada por *P. chiniquensis*, mas que, todavia, outras posturas pudessem também ser assumidas.

O grau de simetria da porção média das diáfises do fêmur e da tíbia também está diretamente relacionado aos tipos de esforços sujeitos por estes segmentos, conforme demonstrado por Blob (2001). Animais com uma postura planígrada experimentam maiores estresses de torção, enquanto animais com postura mesógrada ou ortógrada tendem a apresentar maiores forças de flexão sobre esses elementos. Como resposta à distribuição destes estresses sobre o fêmur e a tíbia, suas secções transversais apresentam-se mais arredondadas (simétricas), no caso de maiores esforços de torção, ou mais elípticas (assimétricas), para aquelas formas cujas forças de flexão são mais significativas sobre esses ossos do membro. Apesar destas diferenças na simetria não refinarem uma preferência por posturas “mais mesógradas” ou “mais ortógradas”, aparentemente espécies com os elementos proximais e médios mais assimétricos, pelo menos nas linhagens de sinápsidos terápsidos analisados por Blob (2001), foram consideradas como capazes de assumir uma maior diversidade de posturas, diferentemente daquelas estritamente planígradas ou ortógradas. Nesse contexto, a assimetria observada nos ossos do membro posterior de *P. chiniquensis* também é compatível com a inferência de uma postura mesógrada não estrita.

¹⁰ Apesar do material UFRGS-PV-0629-T examinado não apresentar os elementos do tarso e do pé preservados, o material de *Prestosuchus chiniquensis* descrito e figurado por Huene (1942) os apresenta, tendo sido estes últimos utilizados na comparação com as características levantadas por Charig (1972) e outros autores nos quais estes elementos foram de alguma forma considerados.

6.3 PADRÕES GERAIS DE ATIVAÇÃO MUSCULAR

Ao invés de estabelecer especulações sobre as possíveis funções que cada um dos músculos poderia apresentar individualmente – principalmente para aqueles músculos cujas funções não puderam ser elucidadas ainda nem em representantes atuais (ver seção “Reconstrução muscular da coxa de *Prestosuchus chiniquensis*” p. 121) – optou-se por comparar os padrões gerais de ativação muscular hipotetizados por Gatesy (1999b) para o ancestral arcossauriano, em cada uma das etapas do ciclo da passada.

O ciclo completo da passada (*stride*) de um dos membros durante a locomoção pode ser dividido em uma fase de apoio (*stance*), no qual o membro considerado se encontra apoiado sobre o solo, contribuindo para a propulsão do animal. A outra fase compreende a fase de balanço (*swing*), na qual o membro não se encontra apoiado sobre o substrato, ocorrendo a “recuperação” do mesmo para iniciar uma nova fase de apoio.

Gatesy (1999b) distinguiu quatro momentos durante um ciclo de passada nos quais padrões gerais de ativação muscular foram observados durante a locomoção de lagartos, crocodilos e aves. De uma maneira geral, há grupos musculares que se ativam durante a maior parte da fase de apoio, outros ao longo da fase de balanço, além daqueles que são ativados em ambas as fases e aqueles que são acionados somente no final da fase de apoio. Comparando esses padrões com os padrões de ativação descritos para lagartos, aves e crocodilos, Gatesy identificou aqueles músculos que apresentavam um mesmo padrão de ativação em cada uma das linhagens, estabelecendo padrões que necessitariam de um menor número de passos para se manterem ou serem alterados ao longo da evolução das linhagens comparadas (Figura 56).

Com o estudo de Gatesy (1999b) foi possível reconhecer sete músculos cujos padrões de ativação não teriam se alterado ao longo da linhagem crurotarsal dos arcossauros, de forma que, possivelmente, estivessem presentes também em *P. chiniquensis*. Entre eles o FMTB, o CDFM-cdl, o CRFL-lat e o FMAD-med estariam ativos durante a maior parte da fase de apoio em uma passada, enquanto o ILFM, o ILTR e o ILFB seriam acionados principalmente durante a fase de balanço.

Dessa forma, foi possível traçar um quadro dos principais músculos ativos durante cada fase da passada de *P. chiniquensis*, considerando o modelo mais parcimonioso, no qual

não houvessem ocorrido grandes alterações nos padrões de ativação da musculatura para a linhagem específica do exemplar fóssil aqui analisado – o que parece ser razoável, já que estes padrões de ativação foram tidos como bastante conservativos (GATESY, 1999b).

Integrando as funções permissíveis para a musculatura da coxa de *P. chiniquensis* discutidas nos resultados (Tabela 10, p. 133) e os padrões de ativação durante a fase de apoio e de balanço, mostrada acima, foi obtido o seguinte quadro:

- ~ Fase de apoio – disparo dos músculos CDFM, CRFL e FMAD, que estariam envolvidos com a extensão do quadril, contribuindo para a propulsão do animal. Além da extensão do quadril, o CRFL contribuiria também com a flexão/estabilização do joelho durante a propulsão e o FMAD com a adução do membro, podendo atuar, principalmente, como um estabilizador da perna, mantendo-a em uma postura mesógrada ou ortógrada durante a passada. O FMTB, também ativo durante a fase de apoio, além de poder contribuir com a estabilização do joelho, poderia também participar da extensão do joelho, que em crocodilos ocorre ao longo de quase toda fase de apoio (GATESY, 1991) e nas aves ocorre na metade final da fase de apoio, quando estas se deslocam a velocidades mais altas ou igual a 1 m/s (GATESY, 1999b).
- ~ Fase de balanço – a ativação do ILTR, ILFM e ILFB possibilitaria o erguimento da perna e o seu flexionamento, permitindo o recolhimento e o avanço da mesma, a fim de iniciar a fase de apoio seguinte, quando o pé voltasse a contatar o substrato. Dos músculos mencionados, o ILTR possivelmente contribuiria com a flexão do quadril, podendo atuar também como rotador medial do fêmur, recuperando toda a perna cranialmente. O ILFB, além de contribuir com alguma estabilização, ou controle do ILTR, através da extensão do quadril, poderia apresentar a função de flexionar o joelho, auxiliando no levantamento do membro sobre o solo. Esta última função inferida poderia ocorrer simultaneamente com a ação de abdução do fêmur, inferida para o ILFM, que também promoveria a elevação do membro.

Certamente os outros músculos reconstruídos – além de outros não considerados aqui – também participariam do ciclo da passada, seja contribuindo para o deslocamento específico

de elementos do membro, seja na estabilização destes elementos para a manutenção de determinada postura. No entanto, não há evidências suficientes, registradas em grupos atuais, que pudessem ser aproveitadas para complementar a reconstrução geral dos padrões de ativação muscular e das funções musculares específicas durante o deslocamento de *P. chiniquensis*.

6.4 CAPACIDADE CURSORIAL

Quanto à capacidade cursorial de *Prestosuchus chiniquensis*, as características do membro posterior foram confrontadas com aquelas categorizadas por Coombs (1978), sugerindo que a forma aqui estuda se apresentaria como algo próximo a um animal subcursorial, sem adaptações específicas para desenvolver velocidades extremas. O grau de cursorialidade mais provável para o espécime extinto foi avaliado com base nas similaridades morfológicas que este apresentava em relação às formas atuais. De todas as características listadas por Coombs como distintas para animais com grandes capacidades cursoriais, apenas aquela relativa à simetria dos dígitos em torno do dígito III e à de metapodiais firmemente articulados, poderiam, de maneira subjetiva, serem consideradas como argumentos a favor de certa cursorialidade. *P. chiniquensis* não apresenta os membros relativamente longos, seus elementos proximais não são curtos e robustos, quando comparados com os elementos mediais, o terceiro dígito, apesar de maior do que os demais, não se destaca distintivamente, não há redução extrema ou perda dos dedos marginais e não foi inferida uma postura digitígrada – e muito menos unglígrada – para os elementos distais de seus membros posteriores. Além disso, apesar da não preservação dos côndilos articulares femorais e suas respectivas faces articulares na tíbia, a profundidade dessa superfície era, aparentemente, bastante rasa, permitindo um maior grau de liberdade desta articulação, mais condizente com um hábito cursorial menos estrita (CARRANO, 1997).

Ainda com base no estudo de Coombs (1978), a razão entre o comprimento da tíbia e o da fibula [0,94 para UFRGS-PV-0629-T e 1 para o espécime depositado na Alemanha,

BSPHG¹¹ 1933L (HUENE, 1942), que possui praticamente o mesmo comprimento total estimado do espécime brasileiro], bem como a razão entre o metatarsal III e a tibia (0,46 para o espécime BSPHG 1933L), quando plotados na Figura 57 posicionam *P. chiniquensis* claramente dentro do grupo dos subcursoriais de Coombs (1978). Esta posição é comparável ao grau de cursorialidade estipulado por Coombs para a maioria dos dinossauros ornitíscios bípedes de grande porte (3.000 kg ou mais) e para alguns terópodos de grande porte (2.000 kg ou mais).

Entretanto, considerando que o peso corporal é um fator limitante ao hábito cursorial, os dinossauros de grande porte analisados por Coombs (1978) – bem mais pesados que o espécime aqui analisado – apresentavam diversas adaptações à corrida que, de alguma forma, permitiam que esses animais conseguissem atingir velocidades comparáveis as de *P. chiniquensis*.

Uma das características analisadas por Coombs (1978) foi referente ao peso ideal que bons corredores costumam apresentar. Coombs observou que um ótimo corredor, normalmente, pesa em torno de 50 kg e não é nem mais leve do que 5 kg e nem mais pesado do que 500 kg. Em um dos gráficos apresentado por Coombs, no qual este relaciona a velocidade máxima atingida por uma espécie à sua massa corporal (Figura 58), foi observado um padrão de distribuição normal desta relação, com as formas mais pesadas e as mais leves apresentando menores limites atingíveis para a velocidade máxima. De certa forma, esta curva normal obtida por Coombs indicaria limites teoricamente atingíveis por animais com a mesma faixa de peso corporal, independentemente da espécie considerada, caso estes apresentassem as adaptações específicas para tal. Comparando a massa estimada para o espécime de *P. chiniquensis* aqui analisado com as das espécies utilizadas no gráfico de Coombs, foi verificado que o mesmo se enquadraria dentro de uma faixa de animais que em teoria seriam potencialmente capazes de atingir velocidades próximas a 80 km/h, caso apresentassem as devidas adaptações. No entanto, os representantes viventes mais velozes e com o peso

¹¹ Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Ludwig-Maximilians-Universität, Munique, Baviera, Alemanha.

corporal próximo ao estimado para o espécime UFRGS-PV-06219-T, no gráfico de Coombs (1978), alcançam velocidades máximas de *ca.* 70 km/h (*Equus caballus* – Puro Sangue Inglês) e 64 km/h (*Equus zebra*). O primeiro exemplo mencionado se refere a um animal com adaptações extremas à corrida, tendo sido, inclusive, selecionado artificialmente durante séculos para fins de competições esportivas. Já o seu parente “natural”, a zebra da montanha, também apresenta várias das adaptações mencionadas por Coombs ao hábito cursorial. Dessa forma, apesar de apresentar um “potencial teórico” para atingir grandes velocidades, *P. chiniquensis* não era capaz de atingi-las, já que praticamente não apresenta adaptações ao hábito cursorial.

Bakker (1975), através de uma equação de regressão linear, relaciona o “comprimento relativo da perna” (definido pela somatória do comprimento total do fêmur, tibia, tarso e metatarsal mais longo, dividido pelo cubo da massa do indivíduo) à velocidade máxima de corrida de uma grande variedade de vertebrados maiores do que 10 kg. Esta relação está representada pela Equação 22 abaixo:

Equação 22

$$V = 4,132 \cdot \left[\frac{(L_f + L_{tb} + L_{tr} + L_{mt})}{\sqrt[3]{M}} \right] - 14$$

sendo V a velocidade máxima de corrida, em km/h, L_f , L_{tb} , L_{tr} , L_{mt} , os comprimentos totais do fêmur, tibia, tarso e maior metatarso, respectivamente, em cm, e M a massa do indivíduo considerado, em kg.

Apesar do espécime UFRGS-PV-0629-T não apresentar o tarso e nem os metatarsais preservados, o espécime descrito por Huene (1942) os apresenta e as medidas das peças preservadas em ambos os espécimes são virtualmente idênticas (fêmur 45 cm para o espécime alemão e 46 cm para o brasileiro; tibia com 30 cm no espécime alemão e 28 cm o brasileiro). Sendo assim, foi assumido que o espécime depositado no Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie em Munique, Alemanha, apresentasse o mesmo peso corporal de 400 kg estimado para o espécime brasileiro. Aplicando esses valores na equação apresentada acima (considerando o comprimento do astrágalo igual a 10 cm e do metatarsal III igual 13,8 cm) foi obtido um valor próximo a 40 km/h como a possível velocidade máxima alcançada durante uma corrida.

Um valor de 40 km/h, quando comparado às velocidades máximas atingidas por vertebrados terrestres atuais, situa *P. chiniquensis* fora da lista dos mais velozes, sendo esta velocidade compatível com aquelas atingidas por ursos (entre 35 e 55 km/h) – sendo o urso pardo aquele que mais se aproxima ao espécime fóssil considerado, alcançando 35 km/h – e elefantes (40 km/h), por exemplo. Animais como o avestruz, o leão e o uapiti (*Cervus canadensis*), alcançam velocidades entre 70 e 80 km/h, ao passo que as hienas, zebras e os gnus, por exemplo, podem atingir velocidades de até 65 km/h (www.speedofanimals.com).

As comparações das velocidades máximas alcançadas pelas espécies atuais são ilustrativas, porém, deve-se ter em mente que toda a fauna era bastante distinta no período em que *P. chiniquensis* cursava sobre as terras, tornando os termos, “rápido” e “lento”, relativos.

Os animais crurotarsais normalmente apresentam um calcâneo com uma tuberosidade caudal ou caudolateral bastante distinta, diferentemente do que normalmente se encontra entre os seus “irmãos” arcossauros avemetatarsálios. Essa particularidade morfológica, como já mencionada na seção “Morfologia dos cursoriais e dos graviportais” (p. 31), confere aos mesmos uma maior vantagem mecânica, ou maior força muscular efetiva, quanto maior for a sua extensão (CARRANO, 1997). As proeminentes tuberosidades dos calcâneos e os metatarsais relativamente menores, normalmente encontradas em rauissúquios conferem a estes uma maior potência de arranque, em detrimento de maiores velocidades (ver relação entre os braços de momento para a força aplicada e para a força de resistência na Figura 18). Levando em conta a velocidade máxima estipulada para o espécime de *P. chiniquensis* estudado, tal caracterização do calcâneo possivelmente conferiria maiores vantagens em ataques por emboscada, possibilitando arranques pujantes.

Outra consideração feita, levando-se em conta a forma como a massa de *P. chiniquensis* se distribui ao longo de seu corpo, foi referente ao seu “desempenho de viragem” ou “capacidade de manobra” (*turning performance*). De acordo com Carrier, Walter e Lee (2001), quanto mais afastado do eixo de rotação estiver a distribuição da massa de um animal, maior será o momento de inércia de seu eixo axial, tornando mais difícil uma mudança de direção durante uma corrida. Tal hipótese foi verificada experimentalmente aumentando o momento de inércia sobre o eixo vertical de humanos e testando o efeito dessas alterações sobre o desempenho da corrida em uma pista de slalom. Nesse sentido, o tronco comprido e a

cauda extensa e fortemente edificada, provavelmente conferiam pouca manobrabilidade à *P. chiniquensis* enquanto este desenvolvia maiores velocidades.

Uma das estratégias que os dinossauros terópodes possivelmente adotassem enquanto corriam, sugeridas por Carrier, Walter e Lee (2001), também pode ser inferida para *P. chiniquensis*. Um arqueamento, tanto do tronco quanto da cauda, para planos mais oblíquos e menos horizontais, reduziria significativamente o momento de inércia, permitindo maior manobrabilidade, mesmo em velocidades mais altas (Figura 59). Para tanto, o espécime fóssil aqui considerado teria que assumir uma postura bípede, qual não seria inviável, como já demonstrado anteriormente.

6.5 LOCOMOÇÃO USUAL E ESTRATÉGIA DE CAÇA INFERIDA

Integrando as considerações feitas acima acerca das possibilidades locomotoras de *Prestosuchus chiniquensis* foi possível notar uma ampla faixa de padrões posturais críveis. Contudo, alguns detalhes sugeriram certos *insights* com relação a um provável hábito usual de locomoção e outro possivelmente adotado por *P. chiniquensis* como estratégia para a captura de presas.

“Locomoção usual” foi considerada aquela pela qual o animal se locomove a maior parte do tempo, conferindo um menor estresse aos ossos e às articulações (BLOB, 2001). Apesar de hábitos extremos serem verificados na natureza – tal como o galope de crocodilos ou a escalada eventualmente realizada por lagartos monitores de grande porte – os mesmos não são habituais, sendo raramente registrados ou mesmo observados. Embora possíveis tais hábitos costumam ser utilizados apenas eventualmente, em situações particulares.

Considerando que *P. chiniquensis* não apresentou adaptações específicas para uma locomoção ortógrada estrita – como aquela verificada em mamíferos, e diversas linhagens de dinossauros, incluindo as aves – e que a acomodação mais “natural” para os membros posteriores aparentam suportar uma postura preferencialmente mesógrada, esta foi assumida como a maneira usual de locomoção para esta espécie. Tal assunção encontra suporte no trabalho de Blob e Biewener (1999), se for admitido que, quando animais que não apresentam adaptações à locomoção ortógrada estrita, como por exemplo, crocodilos e iguanas, adotam

posturas mais parassagittais, os esforços sobre os ossos de seus membros são maiores. Sendo este o caso, a opção de assumir posturas menos ortógradas seria uma escolha menos desgastante podendo assim ser preferencialmente admitida, mesmo que uma postura ortógrada seja igualmente possível de ser adotada.

Acrescendo aos resultados já discutidos para os momentos de flexão da coluna vertebral de *P. chiniquensis* – interpretados como mais semelhante ao padrão de quadrúpedes atuais – pode-se incluir o argumento referente a maiores estabilidades alcançada utilizando-se três ou dois pontos de apoio, ao invés de apenas um, durante a locomoção (HUTCHINSON; GATESY, 2000; ALEXANDER, 2002). Manter o corpo em equilíbrio com um número maior de membros apoiado sobre o solo é mais fácil, quando não se apresenta as adaptações específicas para se manter a estabilidade com um número menor de apoios, da forma como se observa, por exemplo, nos animais estritamente bípedes. Para *P. chiniquensis* a postura quadrúpede foi assumida como preferível, já que, além dos pontos levantados anteriormente para esta questão, a espécie não apresenta adaptações, tais como um maior número de vértebras sacrais e uma inclinação medial do fêmur, aproximando a base de apoio ao plano sagital, observadas nos representantes bípedes atuais. No entanto, deve permanecer em mente a capacidade desta espécie de assumir tal postura, apenas não sendo esta tão estável quanto a outra, podendo envolver maiores gastos energéticos quando mantida por prolongados períodos de tempo.

Sem as adaptações aparentes de um corredor veloz, *P. chiniquensis* provavelmente não confiaria em uma arrancada seguida de perseguição, da forma como agem, por exemplo, os felinos de maior porte, predadores topo de cadeia dos dias de hoje. Por isso, uma estratégia de caça envolvendo posturas mais “extremas” ou “estressantes”, porém igualmente sustentáveis, foi inferida para essa espécie.

Em uma estratégia de caça por emboscada, *P. chiniquensis* poderia tirar proveito de uma arrancada repentina e potente, proporcionada pelos membros posteriores, considerando a pouca contribuição que os membros anteriores teriam devido ao seu tamanho relativamente menor, além da vantagem mecânica que uma tuberosidade do calcâneo robusta e alongada – quando comparada aos metatarsais – ofereceria para a atuação dos músculos extensores do tornozelo. A relação entre os comprimentos dos membros anteriores e posteriores, possivelmente também se associa a um centro de massa localizado mais caudalmente, fazendo com que maior parte do peso do animal seja suportada pelos membros posteriores, como visto

nos gráficos para os momentos de flexão. Tal característica facilita a adoção de uma postura bípede, que, durante a arrancada e o seu deslocamento subsequente poderia conferir à espécie uma maior velocidade relativa. Por fim, a postura bípede induziria certo grau de flexão ventral da coluna, aproximando as extremidades, caudal e cranial, ao seu eixo principal de sustentação, o que diminuiria o momento de inércia sobre mesmo, tolerando algum desvio da trajetória do deslocamento inicial, mesmo em velocidades relativamente mais altas.

A Figura 60 mostra duas representações para a espécie *Postosuchus sp.* adotando distintas posturas, que poderiam ser referidas também para *Prestosuchus chiniquensis*. Estas imagens são representações paleoartísticas e não estão relacionadas a estudos específicos sobre a locomoção de *Postosuchus sp.*, mas ilustram bem as duas principais formas de locomoção descritas acima para *P. chiniquensis*.

7 COMPARAÇÕES COM GRUPOS EXTINTOS

Os resultados obtidos para a reconstrução muscular de *P. chiniquensis* e as inferências posturais e locomotoras apresentadas acima foram comparadas às reconstruções musculares e hábitos locomotores propostos mais recentemente para arcossauros crurotarsais e avemetatarsais.

Dentre os crurotarsais comparou-se os hábitos locomotores inferidos por Riff (2007) para o crocodiliforme *Stratiosuchus maxhechti*.

Para a linhagem avemetatarsal foram escolhidas três reconstruções: a de Langer (2003) e a de Grillo e Azevedo (2011), referentes a dinossauros saurísquios basais – *i.e.*, *Saturnalia tupiniquim* e *Staurikosaurus pricei*, respectivamente – além da reconstrução feita por Carrano e Hutchinson (2002) para o dinossauro terópodo *Tyrannosaurus rex*. O espécime UFRGS-PV-0725-T referente ao saurísquio basal *Guaibasaurus candelariensis*, depositado na Coleção de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS, foi consultado a fim de se confrontar as estruturas osteológicas associadas às reconstruções propostas para *S. tupiniquim* e *S. pricei*, já que as três espécies apresentam a bacia pélvica e os membros posteriores morfologicamente semelhantes.

A Figura 61 ilustra a diferença entre os tamanhos das principais espécies consideradas nesta comparação.

7.1 STRATIOTOSUCHUS MAXHECHTI (ARCHOSAURIA, PSEUDOSUCHIA)

Stratiosuchus maxhechti é um crocodiliforme terrestre da família Baurusuchidae do Cretáceo, proveniente do município de Irapuru, na região oeste do Estado de São Paulo. Em sua tese de doutoramento, Douglas Riff (2007) apresentou uma descrição completa de um material craniano e pós-craniano excepcionalmente bem preservado referente à *S. maxhechti*. Devido ao bom estado de preservação do material foi possível também reconstruir a musculatura dos principais grupos musculares, permitindo estabelecer e testar hipóteses sobre possíveis hábitos locomotores.

Apesar de sua relação relativamente próxima aos crocodilos atuais *S. maxhechti* é tido como um animal terrestre, diferente de seu parente vivo atual. Segundo Riff (2007), a espécie estudada seria quadrúpede com aproximadamente três metros de comprimento total e apresentaria uma “postura ortógrada permanente”, além de uma postura digitígrada para as patas dos membros anteriores e plantígrada para as patas dos membros posteriores (Figura 61). Além disso, várias características, que serão discutidas mais adiante, sugerem um hábito cursorial, ou ao menos subcursorial à *S. maxhechti*.

De modo geral, *Stratiosuchus maxhechti* apresenta diferenças na morfologia de sua cintura pélvica e membros posteriores, e também para a musculatura reconstruída, que sugerem um animal habitualmente mais ortógrado e com maiores capacidades cursoriais, quando comparado a *Prestosuchus chiniquensis*.

Entre as diferenças observadas para as duas espécies, destaca-se a superfície articular do acetábulo e a crista supra-acetabular a ela associada. Em *S. maxhechti*, e também em *Baurusuchus*, a crista supra-acetabular encontra-se hipertrofiada, compondo a principal região articular do acetábulo sobre sua superfície ventral. Essa característica, que também é encontrada em dinossauros basais, permite uma maior verticalização do fêmur sem que haja uma distinção medial de sua cabeça articular, da forma como se observa em mamíferos e dinossauros mais derivados, incluindo as aves. Como mencionado anteriormente, apesar de *P. chiniquensis* apresentar uma crista supra-acetabular, a principal região articular do acetábulo se encontra voltada ventrolateralmente, não acomodando “confortavelmente” o fêmur em uma posição totalmente verticalizada.

Uma diferença na crista supra-acetabular dos baurussuquídeos, que permitiu ao autor inferir uma postura ortógrada mais estrita para *S. maxhechti*, foi referente ao espessamento da mesma encobrindo lateralmente a cabeça do fêmur. Esta característica ofereceria uma barreira real à abdução do membro (Riff, 2007). Tal limitação não é observada no material de *P. chiniquensis* aqui estudado.

Outra característica concordante com esta diferença postural são as orientações das diapófises das vértebras sacrais. Em *S. maxhechti*, estas se encontram orientadas horizontalmente, dando maior suporte vertical ao membro, ao passo que a mesma estrutura em *P. chiniquensis* se encontra obliquamente orientada.

A tuberosidade do calcâneo, voltada caudalmente, é compatível com uma postura ortógrada na qual todos os elementos dos membros posteriores percorrem principalmente apenas um eixo, diferentemente da postura mesógrada ou planígrada. Apesar do calcâneo de UFRGS-PV-0629-T não se encontrar preservado, comparando o calcâneo do espécime alemão de *P. chiniquensis*, figurado por Huene (1942), com aquele apresentado por Riff (2007) para *S. maxhechti* é aparente uma disposição mais caudolateral da tuberosidade do calcâneo de *P. chiniquensis*.

Por outro lado, algumas das características apontadas por Riff (2007) para a postura ortógrada de *S. maxhechti* também são observadas em *P. chiniquensis*. Entre elas a expansão medial da asa pós-acetabular do ílio, formando uma fossa medial, provavelmente análoga à *fossa brevis* encontrada em alguns dinossauros, pode ser associada a um deslocamento do CDFM-plv, que passa a assumir uma origem mais ventral, aumentando a capacidade de extensão do quadril.

A morfologia do ísquio e a musculatura reconstruída sobre este osso também são semelhantes nas duas espécies comparadas e coerentes com uma postura mais mesógrada/ortógrada. Comparando o ísquio de crocodilos atuais, tanto com aquele encontrado em *S. maxhechti* quanto em *P. chiniquensis*, observa-se que este osso é relativamente maior, não se encontra “torcido” longitudinalmente e é mais inclinado caudalmente. Esta última característica posiciona o FMAD atrás do eixo femoral, passando a apresentar, aparentemente, uma função primária de extensão do quadril, ao invés de sua função adutora, observada nos representantes atuais de crocodilos.

Em relação à cursorialidade, as diferenças entre as duas espécies são ainda mais notáveis. Grande parte destas diferenças envolve a restrição de movimentos rotacionais, adutores e abdutores, em favor de maiores capacidades extensoras e flexoras, mantendo os principais eixos de deslocamento em um plano parassagital.

Entre estas diferenças, podemos destacar a orientação ventrolateral da asa pós-acetabular do ílio, observada em *S. maxhechti*, que constitui um incremento na ação dos músculos flexores do joelho (*e.g.* CRFL-lat e TBFL-drs). Uma articulação da tíbia com o astrágalo imóvel e mais justaposto também limita um maior grau de mobilidade do tornozelo, favorecendo apenas um movimento do tipo flexão/extensão desta articulação.

A torção entre as extremidades da tíbia (porção proximal mais larga caudocranialmente e porção distal mais larga mediolateralmente) e uma maior extensão caudal dos processos caudais dos côndilos femorais de *S. maxhecti* não são observados em *P. chiniquensis* e são referíveis a maiores capacidades cursoriais (PARRISH, 1986).

Outra diferença curiosa observada em *S. maxhecti*, assim como em *Baurusuchus*, é a presença de um púbis articular, frouxamente conectado ao restante da pélvis e excluído da superfície acetabular. Esta condição sugere a presença de movimentos pélvicos auxiliares à respiração, associada a maiores capacidades cursoriais, podendo estar envolvida com o incremento da atividade aeróbica e a metabolismos relativamente mais altos (CARRIER; FARMER, 2000). Como consequência desta especialização do púbis (*i.e.* sua anteriorização e a projeção do processo púbico do ísquio encerrando o acetábulo cranialmente) a reconstrução para o músculo AMBN, normalmente associada de maneira direta ao tubérculo cranial e dorsal do púbis, nesta espécie, encontra-se compartilhada com o ísquio. Apesar desta singularidade, como a localização geral da origem deste músculo em relação à cintura pélvica não se alterou – *i.e.* cranial ao acetábulo – a sua função extensora do joelho presumida, possivelmente tenha sido mantida.

7.2 DINOSSAUROS BASAIS – ARCOSSAUROS AVEMETATARSAIS

As espécies de dinossauros basais consideradas na comparação, apesar de apresentarem algumas diferenças entre si [ver Bonaparte, Brea, Schultz e Martinelli (2007)], apresentam também adaptações compartilhadas para o hábito locomotor (GRILLO; AZEVEDO, 2011). Sendo assim, as reconstruções musculares e os hábitos locomotores inferidos para *Saturnalia tupiniquim* (LANGER, 2003) e *Staurikosaurus pricei* (GRILLO; AZEVEDO, 2011) foram considerados como representativos da condição geral encontrada em dinossauros basais como, por exemplo, *Guaibasaurus candelariensis*.

O tamanho das espécies de dinossauros basais consideradas não ultrapassa significativamente os dois metros, comportando um peso corporal possivelmente não muito maior do que 50 quilos (valor aproximado, considerando espécies de terópodos de tamanhos similares e suas massas estimadas por Christiansen e Fariña (2004)).

De maneira geral, dinossauros basais seriam bípedes facultativos e apresentariam uma postura preferencialmente ortógrada e com algumas adaptações à cursorialidade não observadas em *P. chiniquensis*. A principal forma de propulsão ainda seria pelo deslocamento de todo o membro e não preferencialmente pela flexão e extensão da crura, como observado em aves (LANGER, 2003).

A postura ortógrada preferencial é inferida pelo fato destas formas apresentarem acetábulos profundos e uma crista supra-acetabular cobrindo plenamente a porção articular proximal do fêmur. Langer (2003) sugeriu que a expansão da crista supra-acetabular, em *S. tupiniquim*, limitaria a abdução extrema do fêmur, não sendo possível que o animal adotasse uma postura planígrada, mesmo quando em repouso. Desta forma, *S. tupiniquim* se apoiaria sobre a lateral do corpo quando repousava. Como já mencionado anteriormente, em *P. chiniquensis* o acetábulo também é profundo, mas a crista não se mostra relativamente tão desenvolvida a ponto de fornecer uma superfície completa nesta posição, sendo a postura ortógrada possível, mas não tida como a preferencial. Além disso, a morfologia do acetábulo e da crista supra-acetabular não oferece limitação a uma abdução extrema do fêmur, permitindo com que este animal apoiasse o seu ventre sobre o substrato, podendo ser esta uma de suas posições de repouso.

As considerações sobre bipedismo ou quadrupedalismo em dinossauros basais não são totalmente concordantes. Colbert (1970) descreveu *Staurikosaurus pricei* como “fortemente bípede” devido à presença da crista supra-acetabular e ao acetábulo profundo. No entanto, essa característica está mais relacionada a uma postura ortógrada do que a uma postura estritamente bípede. Para a descrição de *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte, Ferigolo e Ribeiro (1999) interpretaram a presença de três vértebras sacrais como estando relacionada a um hábito bípede mais estrito. No entanto, Bittencourt (2010), em uma reanálise desta espécie descreveu a presença de apenas duas vértebras para a região sacral. Langer (2003) interpretou *Saturnalia tupiniquim* como possuindo um hábito bípede facultativo similar àquele inferido para *P. chiniquensis*. Sem a limitação de adotar uma postura bípede, esta poderia ser admitida quando vantajosa, por exemplo, ao assumir maiores velocidades. Durante deslocamentos mais lentos, seria mais provável que *S. tupiniquim*, assim como *P. chiniquensis*, se locomovesse sobre as quatro patas.

Em relação às capacidades cursoriais de dinossauros basais, o tamanho médio das espécies consideradas se enquadra dentro daquele estipulado por Coombs (1978) como ideal para desenvolver maiores capacidades cursoriais. De fato, a descrição e reconstrução de Langer (2003) colocam *S. tupiniquim* em uma posição melhor adaptada aos hábitos cursoriais, quando comparada àquela descrita para *P. chiniquensis*.

A presença de uma leve torção do eixo longo da tíbia, desalinhando as suas extremidades, proximal e distal, além de um comprimento relativamente maior deste elemento, em comparação ao comprimento do fêmur, são algumas das adaptações ao hábito cursorial encontradas em *S. tupiniquim* que não estão presentes em *P. chiniquensis*.

Langer (2003) após reconstruir a musculatura de *S. tupiniquim*, descreveu a cinemática do ciclo da passada desta espécie, sugerindo funções para alguns dos grupos musculares reconstruídos. Entre os músculos envolvidos na extensão do quadril estariam o CDFM-plv e o FMAD, que também foram assim inferidos em sua ação na fase de apoio, conforme discutido na sessão 6.3 “Padrões gerais de ativação muscular” (p. 148). Além destes, Langer sugeriu também a ação do ISFM e do OBTR-isc na participação da extensão do quadril durante a fase de apoio de *S. tupiniquim*. Apesar de viável, a função destes músculos em representantes viventes de arcossauros ainda é incerta. Da mesma maneira, as funções de extensão do joelho promovidas pela ativação do AMBN, ILTB e FMTB, além da função tanto do CUPD como do OBTR-pub na flexão do quadril carecem de estudos mais aprofundados para que seus padrões de ativação sejam mais bem determinados, permitindo um maior suporte em suas inferências funcionais.

Em relação ao ILFB e ou CRFL, também mencionados no trabalho de Langer (2003), observa-se uma concordância parcial entre os resultados apresentados por aquele autor e os resultados aqui obtidos. Em conformidade está a função de flexão do joelho para ambos os músculos; no entanto, de acordo com os padrões de ativação da musculatura apresentada para *P. chiniquensis*, apenas o ILFB estaria envolvido na flexão desta articulação durante a fase de balanço. O CRFL se ativaria durante a fase de apoio – como observado em crocodilos e aves (GATESY, 1999b) – mantendo a estabilidade desta articulação ou mesmo atuando na flexão da mesma, porém durante a propulsão do animal e não durante a recuperação do membro, como sugerido por Langer (2003) para *S. tupiniquim*.

7.3 TYRANNOSAURUS REX (ARCHOSAURIA, ORNITHOSUCHIA)

Com um comprimento total próximo aos 13 metros e um peso estimado de aproximadamente seis toneladas, os maiores espécimes de *Tyrannosaurus rex* estão entre os maiores bípedes terrestres que já habitaram a terra (CARRANO; HUTCHINSON, 2002). A sua postura bípede estrita é evidenciada principalmente pelo tamanho diminuto dos membros anteriores em relação aos posteriores e pela incorporação de um maior número de vértebras ao sacro, contando cinco vértebras sacrais. Desconsiderando o tamanho descomunal dos indivíduos adultos desta espécie, a sua postura bípede “obrigatória”, além da orientação estritamente ortógrada de seus membros posteriores são diferenças evidentes entre *T. rex* e *P. chiniquensis*.

Algumas características relacionadas a estes hábitos e que podem ser distinguidas nas duas espécies incluem a expansão caudal e, principalmente, cranial das asas do ílio, além do desenvolvimento de estruturas associadas a estas regiões. *T. rex* apresenta um desenvolvimento do processo cranial do ílio (asa pré-acetabular) relativamente maior quando comparado à *P. chiniquensis*, e também às formas basais de dinossauros mencionadas anteriormente. Há também a presença de uma fossa, na margem ventral da asa pré-acetabular do ílio de *T. rex*, que não é encontrada em *P. chiniquensis*. Tal estrutura pode ter uma importante aplicação para a reconstrução muscular e as implicações funcionais a ela associadas, pois segundo Carrano e Hutchinson (2002), essa fossa poderia corresponder ao local de origem do CUPD. Este é justamente um dos músculos cuja reconstrução, nas formas fósseis de arcossauros, é controversa, pois os representantes atuais deste grupo não partilham a mesma condição para a origem deste músculo. A origem do CUPD em *P. chiniquensis*, por não apresentar uma estrutura morfológica evidente, compatível com a “*fossa cuppedicus*” de *T. rex* por exemplo, não pode ser inequivocamente reconstruída, como mostraram os resultados para a reconstrução muscular da coxa de *P. chiniquensis*.

Diferenças marcantes foram observadas também no fêmur, sendo as principais delas relacionadas ao deslocamento medial da cabeça femoral, à reorientação do trocânter maior – como consequência da primeira diferença citada – e à presença de um trocânter menor distinto, estrutura esta ausente em *P. chiniquensis*.

A orientação medial da cabeça do fêmur apresenta como consequência a rotação de toda a porção proximal do fêmur. Esta rotação dispõe a inserção da musculatura, antes essencialmente abduzora, mais cranialmente, permitindo uma ação preferencialmente flexora da articulação do quadril. Do mesmo modo, a musculatura adutora, que antes se voltava caudomedialmente, passa a ter uma disposição predominantemente caudal, o que favorece uma ação extensora do quadril. Além disso, a distinção da cabeça do fêmur e seu encaixe encerrado em um acetábulo mais fechado limitam, até certo grau, grandes amplitudes de abdução/ adução e rotação medial/ lateral, possibilitando, no entanto, ampla extensão e retração desta articulação.

O trocânter menor presente em *T. rex* foi vinculado a uma inserção do ILFM se destacando cranial e proximalmente no fêmur. Quando comparado às reconstruções dos outros arcossauros fósseis aqui considerados, este posicionamento mais cranial e proximal é compatível com uma priorização dos movimentos de flexão e extensão mais proeminentes do quadril.

As características discutidas acima podem ser vistas tanto como adaptações a hábitos cursoriais mais ativos quanto à postura ortógrada mais estrita proposta para este grupo de arcossauros. Devido à grande massa corporal estimada para *T. rex*, a sua capacidade cursorial é bastante discutida (ALEXANDER, 1985; FARLOW *et al.*, 1995; GATESY; BÄKER; HUTCHINSON, 2009; HUTCHINSON; GARCIA, 2002; HUTCHINSON; NG-THOW-HING; ANDERSON, F., 2007; PAUL, 1998). No entanto, esta espécie teria herdado tais características de linhagens basais representadas por espécies de tamanhos menores caracterizados por serem bons corredores (CARRANO; HUTCHINSON, 2002).

No trabalho de Carrano e Hutchinson (2002) foram levantadas seis controvérsias recorrentes para as propostas de reconstruções musculares da coxa de *T. rex* (*i.e.* ROMER, 1923b; TARSITANO, 1983; WALKER, 1977). A saber:

1. Qual músculo se insere no trocânter menor?
2. Qual músculo se insere sobre trocânter maior?
3. Qual músculo se origina sobre a superfície cranial do púbis, o OBTR-mpb ou o CUPD?

4. Em quantas partes principais o “*M. pubo-ischio-femoralis internus*” (CUPD+ILTR) se dividiria?
5. Qual o tamanho relativo e a extensão da origem do ILFM e do ILFB?
6. Quais ILTR estariam presentes e qual músculo estaria relacionado à sua origem?

A reconstrução de *T. rex* por Carrano e Hutchinson (2002) esclareceu as quatro primeiras controvérsias. Já as duas últimas, apesar de aclaradas, ainda permanecem irresolutas, segundo estes autores. Apesar da reconstrução muscular de Carrano e Hutchinson (2002) ter sido usada para comparar e elucidar algumas das ambiguidades não resolvidas, aplicando-se apenas as informações obtidas de táxons viventes para a reconstrução da musculatura de *P. chiniquensis*, acredita-se que esta também possa ser aplicada na discussão das controvérsias levantadas, sem necessariamente incorrer em um raciocínio circular.

A primeira questão não se aplica à comparação com *P. chiniquensis*, já que este não apresenta um trocânter menor diferenciado. No entanto, a reconstrução proposta por Carrano e Hutchinson (2002) sugere uma associação direta desta estrutura com a inserção do ILFM. Tal reconstrução é distinta daquela apresentada por outros autores, que relacionam tal estrutura ao ILTR. Topograficamente, a posição é equivalente ao local de inserção do ILTR em formas de arcossauros não avianos, porém, em aves, uma das porções do ILFM se insere mais cranial e proximalmente sobre o fêmur. Acompanhando a condição encontrada em dinossauros basais, que apresentam um trocânter menor distinto, observa-se o deslocamento mais cranial e proximal desta estrutura, quando se compara com espécies mais derivadas de dinossauros (Hutchinson, 2001b). Dessa forma, a vinculação do trocânter menor à inserção do ILFM parece ser mais fidedigna e permite acompanhar o deslocamento cranial e proximal desta inserção, ao longo de linhagens de dinossauros mais proximamente relacionados às aves. Como *P. chiniquensis* não apresenta tal estrutura, a sua reconstrução na porção proximal, sobre a superfície craniomedial do corpo do fêmur, similar à condição encontrada em crocodilos atuais, parece razoável. Indo mais além, a elevação – com marcas de cicatrizes musculares – observada nesta porção do fêmur, possivelmente se relaciona com a origem do trocânter menor. Para confirmar esta hipótese, seria necessário observar se esta estrutura está presente em arcossauros e arcossauros mais basais, tentando identificar alguma distinção incipiente desta estrutura como relacionada ao trocânter menor.

Referente à segunda questão levantada por Carrano e Hutchinson (2002), foi sugerido que a superfície lateral do trocânter maior de *T. rex* seria a superfície de inserção do OBTR e não para o ILFM ou ILTR como sugerido por alguns autores anteriores (*i.e.* DILKES, 2000; RUSSELL, 1972; TARSITANO, 1983; WALKER, 1977). Considerando a rotação da porção proximal do fêmur, como comentado acima, a superfície lateral do trocânter maior de *T. rex* seria homóloga à superfície caudomedial do trocânter maior de *P. chiniquensis*. Assim sendo, a reconstrução feita para esta última espécie confere com a proposta de Carrano e Hutchinson (2002) suportando a inserção do OBTR nesta estrutura do fêmur.

A face anterior do púbis, no modelo aqui apresentado para a reconstrução da musculatura de *P. chiniquensis*, foi considerada como sítio de origem do OBTR-pub, estando de acordo com a proposição de Carrano e Hutchinson (2002). Apesar do sítio de origem do CUPD ter permanecido ambígua para *P. chiniquensis*, a face anterior da plataforma púbica não se mostrou como uma das opções para a origem deste músculo. É interessante notar que, nas reconstruções de *T. rex* comparadas por Carrano e Hutchinson (2002), nenhum dos autores considerados reconstruiu o OBTR-pub sobre a plataforma púbica, mas sim o CUPD (RUSSELL, 1972; WALKER, 1977), o que não é suportado quando se aplica a metodologia de cladismo reverso da maneira como aplicada neste trabalho.

Para a quarta questão, os resultados obtidos para *P. chiniquensis* também são concordantes com aqueles obtidos por Carrano e Hutchinson (2002), nos quais há duas porções do “*M. pubo-ischio-femoralis internus*”, o CUPD e o ILTR, da mesma forma como é encontrado tanto em aves como em crocodilos atuais (ROWE, 1986). No entanto, apesar da presença destas duas porções serem a reconstrução mais parcimoniosa, caso não haja evidências do contrário, a origem destes músculos é ambígua, pois em *P. chiniquensis* não há nenhuma estrutura osteológica diretamente relacionada à origem destes músculos, tal como observado em *T. rex* com a presença da *fossa cuppedicus* associada à origem do CUPD.

A reconstrução muscular de *P. chiniquensis*, assim como a de *T. rex*, não mostraram evidências osteológicas para “limitar” os tamanhos relativos entre o ILFM e o ILFB, permanecendo a reconstrução da área do local de origem destes músculos, sobre a asa pós-acetabular do ílio, especulativa. Não se observa, na face lateral da asa pós-acetabular do ílio, nenhuma crista, elevação ou concavidades que possam estar diretamente associadas à origem destes músculos e que dariam indícios da extensão de suas origens. Esta questão permanece,

portanto em aberto, até que evidências osteológicas possam dar indícios do espaço relativo ocupado por cada um destes músculos na face lateral da asa pós-acetabular do ílio.

Por fim, a sexta e última controvérsia aborda por Carrano e Hutchinson (2002), referente às subdivisões e à origem do ILTR, permanece dúbia, mesmo com a reconstrução aqui apresentada para *P. chiniquensis*. Aparentemente, *T. rex* teria esse músculo indistinto, da forma como é encontrado em crocodilos e tal como foi reconstruído em *P. chiniquensis*, sem apresentar as subdivisões – *i.e.* ILTR-lat e ILTR-med – encontradas em aves. Estes músculos, por sua vez, teriam a sua origem ligada ao ILTR (*M. pubo-ischio-femoralis internus, pars II*) e não ao ILFM (*M. ilio-femoralis*). Apesar da ancestralidade do CUPD, ILTR e ILFM ser vinculada ao ZNFM, quais deles estariam mais proximamente relacionados entre si é uma questão que não fica esclarecida pelos trabalhos existentes atualmente (*i.e.* CARRANO; HUTCHINSON, 2002; KISCHLAT, 2003; ROMER, 1927b, 1942; ROWE, 1986).

8 CONCLUSÕES

Neste estudo, foi possível vincular os principais aspectos morfológicos e biomecânicos do esqueleto apendicular de *Prestosuchus chiniquensis* aos seus correlatos funcionais básicos. A partir da massa corporal estimada para o espécime analisado e a reconstrução muscular de sua coxa, foi possível inferir as principais feições locomotoras adotadas por esta espécie.

A massa corporal de 400 kg, estimada para o espécime de aproximadamente quatro metros e meio de comprimento, se mostrou compatível com a postura mesógrada/ ortógrada inferida. Tal massa também não conferiu restrição ao hábito subcursorial aqui sugerido para *P. chiniquensis*. Apesar de incluído em uma faixa de pesos corporais compatível com a de animais potencialmente capazes de desenvolver altas velocidades, *P. chiniquensis* praticamente não apresentou especializações morfológicas nesse sentido. A velocidade máxima atingível estimada para o espécime em questão foi igual a 40 km/h, equivalente àquela alcançada por um urso com aproximadamente o mesmo peso corporal.

A distribuição dos momentos de flexão ao longo da coluna de *P. chiniquensis* mostrou um padrão similar ao apresentado por animais quadrúpedes que utilizam o membro posterior como principal elemento de sustentação, possibilitando a tomada de uma postura bípede, quando vantajosa. No entanto, os resultados obtidos através dessa análise devem ser vistos com cautela, já que alterações diagenéticas podem distorcer as medidas de um segmento específico do esqueleto axial.

De maneira geral, uma postura quadrúpede, mesógrada e relativamente lenta foi inferida para a locomoção habitual de *P. chiniquensis*. Esta forma representaria a maneira de locomoção mais estável e menos estressante para este animal, sendo possivelmente aquela adotada na maior parte do tempo pelo mesmo. No entanto, sem as restrições normalmente notadas em espécies com hábitos locomotores mais especializados, *P. chiniquensis* seria capaz de assumir uma diversidade de posturas de modo mais abrangente. Em situações de caça, posturas que exigissem mais dos membros, mas que pudessem oferecer alguma vantagem, como o incremento da velocidade e/ou maior manobrabilidade, poderiam ser adotadas. Considerando essa possibilidade, foi presumida uma estratégia de caça por emboscada, na qual *P. chiniquensis* atuaria repentinamente quando uma presa se aproximasse,

assumindo uma postura bípede, ortógrada, com algum arqueamento ventral da coluna na tentativa de surpreender a presa e capturá-la logo na fase inicial da investida.

A musculatura da coxa reconstruída para *P. chiniquensis* apresentou dois aspectos gerais notáveis. O primeiro, referente à propriedade conservadora para a presença dos grupos musculares considerados, mesmo com a disparidade dos hábitos locomotores observados nos representantes atuais de arcossauros. Treze dos dezesseis músculos estudados são encontrados tanto em crocodilos como em aves, sendo a reconstrução destes no fóssil a opção mais parcimoniosa e possivelmente também a mais provável. O segundo aspecto diz respeito à organização e disposição da musculatura reconstruída. A diferença morfológica nos ossos da cintura pélvica, em arcossauros, dispõe de maneira distinta os mesmos grupos musculares, possibilitando a diversificação dos hábitos locomotores, tal como é encontrado em aves e crocodilos. Portanto, no âmbito evolutivo, aparentemente, o deslocamento de pontos de origem e inserção e a reorganização das estruturas ósseas se mostraram mais flexíveis a mudanças do que o aumento ou diminuição do número de músculos envolvidos neste sistema.

Em comparação aos arcossauros vivos, a principal diferença observada na reconstrução da musculatura de *P. chiniquensis* foi a disposição do FMAD (*M. femoroadductorius*). Devido ao alongamento caudoventral da haste do ísquio, as possibilidades funcionais para a linha de ação deste grupo muscular foram ampliadas, permitindo, em teoria, tanto a adução dos membros quanto a extensão do quadril.

De maneira geral, o padrão locomotor de *P. chiniquensis* compartilha com as aves semelhanças em relação aos extensores e flexores do quadril, mas são dissimilares quando se considera a horizontalização do fêmur mantida durante a locomoção das aves. Já os músculos envolvidos na flexão da tíbia e a participação efetiva da fíbula na sustentação e locomoção de *P. chiniquensis* parecem não diferir significativamente de seus parentes vivos mais próximos, os crocodilos. No entanto, uma diferença na ação dos músculos que se originam na haste do púbis e do ísquio é provável, devido às diferenças na orientação e tamanho relativo destes ossos em *P. chiniquensis* e em crocodilos atuais.

Com os padrões de ativação de alguns grupos musculares estabelecidos para os grupos de arcossauros vivos, foi possível definir a ativação destes nas fases de apoio e balanço durante o ciclo da passada de *P. chiniquensis*. Entre eles o FMTB (*M. femorotibialis*), o

CDFM (*M. caudofemoralis*) o CRFL (*M. cruroflexorius*) e o FMAD estariam ativos e envolvidos na fase de apoio, durante a propulsão do animal, enquanto o ILFM (*M. iliofemoralis*), o ILTR (*M. iliotrochantericus*) e o ILFB (*M. iliofibularis*) participariam da fase de balanço, quando houvesse a recuperação da perna para o início de um novo ciclo.

Por fim, vale salientar que os resultados obtidos e as inferências locomotoras sugeridas – apesar de terem sido consideradas extensivamente as condições encontradas em representantes viventes, além de comparações com grupos extintos – foram essencialmente baseados em um único espécime. Tal fato pode retratar apenas uma condição peculiar ao indivíduo considerado, como exemplificado por James D. Watson ao se referir às reconstruções de *Homo neanderthalensis*:

“O paleontólogo francês Marcellin Boule foi o grande responsável pela imagem popular dos neandertais como boçais e desajeitados. Sua reconstituição, porém – que usou material de um sítio arqueológico francês em La Chapelle-aux-Saint –, baseou-se num único indivíduo que, hoje se sabe, era idoso e artrítico.” (WATSON; BERRY, 2005, p. 250)

Longe de ter a pretensão de fixar uma imagem popular para a locomoção de *P. chiniquensis*, essa questão é levantada justamente para ressaltar o número irrisório de estudos que abordam esta temática dentro da linhagem arcossauriana crurotarsal, quando comparados aos da linhagem irmã, que compreende os dinossauros. Antes que padrões e estratégias locomotoras generalizadas possam ser estabelecidos, é preciso, inicialmente, compreender o significado que as estruturas morfológicas apresentam com relação a hábitos locomotores específicos, sendo então passíveis de comparação e permitindo a consolidação de padrões mais abrangentes.

Neste sentido, a formulação e o teste de hipóteses para reconstruções musculares e inferências locomotoras em espécies arcossaurianas crurotarsais, a partir de espécimes bem preservados, poderá fornecer um quadro mais completo da evolução de estruturas morfológicas e hábitos locomotores desta linhagem, a exemplo do quadro evolutivo que se conhece hoje para os dinossauros.

REFERÊNCIAS

- ABDALA, N. F.; RIBEIRO, A. M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v.286, p. 202-217, 2010.
- _____; _____; SCHULTZ, C. L. A rich cynodont fauna of Santa Cruz do Sul, Santa Maria Formation (Middle-Late Triassic), southern Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte**, v. 11, p. 669-687, 2001.
- ALEXANDER, R. McN. **Animal mechanics**. 1. ed. Chichester: Blackwell Scientific, 1983. 301 p.
- _____. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 83, n. 1, p. 1-25, 1985.
- _____. **Dynamics of dinosaurs & other extinct giants**. New York, Columbia University Press, 1989, 167 p.
- _____. Stability and manoeuvrability of terrestrial vertebrates. **Integrative and Comparative Biology**, v. 42, n. 1, p. 158-164, 2002.
- _____. Modelling approaches in biomechanics. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 358, n. 1437, p. 1429-1435, 2003.
- ALCOBER, O. Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 2, p. 302-316, 2000.
- ALLEN, V.; PAXTON, H.; HUTCHINSON, J. R. Variation in center of mass estimates for extant sauropsids and its importance for reconstructing inertial properties of extinct archosaurs. **The Anatomical Record**, v. 292, p. 1442-1461, 2009.
- ANDERSON, J. F.; HALL-MARTIN, A.; RUSSEL, D. A. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. **Journal of Zoology**, v. 207, n. 1, p. 53-61, 1985.
- APPLETON, A. The muscles and nerves of the postaxial region of tetrapod thigh. Part I. **Journal of Anatomy**, v. 62, p. 364-400, 1928.
- _____. The muscles and nerves of the postaxial region of tetrapod thigh. Part II. **Journal of Anatomy**, v. 62, p. 401-438, 1928.
- AUFFENBERG W. **Behavioural ecology of the Komodo Monitor**. Gainesville, University Presses of Florida, 1981.
- BAILEY, N. J. T. **Statistical methods in biology**. 2nd Ed., New York, John Wiley & Sons, 1981.
- BAKKER, R. T. Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics. In: GATES, D. M.; SCHMERL, R. B. (eds.). **Perspectives of Biophysical Ecology**. New York, Springer Verlag, p. 365-399, 1975.
- BARBERENA, M. C. A huge thecodont skull from the Triassic of Brazil. **Pesquisas**, v. 9, p. 62-75, 1978.
- _____; ARAÚJO, D. C.; LAVINA, E. L. Late Permian and Triassic tetrapods of Southern Brazil. **National Geographic Research**, v. 1, n. 1, p. 5-20, 1985.
- _____; _____; _____; AZEVEDO, S. A. K. O estado atual do conhecimento sobre tetrápodes permianos e triássicos do Brasil Meridional. In: VIII CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 1983, Rio de Janeiro. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, Seção Paleontologia e Estratigrafia**, Brasília, v. 27, n. 2, p. 21-20, 1985.

BAUMEL, J. J.; KING, A. M.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E. **Nomina anatomica avium**. London, Academic Press, 1979. 637 p.

_____; WITMER, L. M. Osteologia. Pp. 45-132. In: BAUMEL, J. J.; KING, A. M.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E.; BERGE, J. C. (eds.). **Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium**. 2nd Ed. Cambridge, Publications of the Nuttall Ornithological Club n° 23, 1993.

BENTON, M. J. Rausuchians and the success of dinosaurs. **Nature**, v. 310, p. 101-101, 1984.

_____; CLARK, J. Archosaur phylogeny and the relationships of Crocodylia. Pp. 289-332. In: BENTON, M. J. (ed.). **The phylogeny and classification of the tetrapods**. Oxford, Clarendon Press, 1988, 377 p.

BERGE, J. C. Myologia. Pp. 175-219. In: BAUMEL, J. J.; KING, A. M.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E. (eds.), **Nomina anatomica avium. An annotated anatomical dictionary of birds**. London, Academic Press, 1979. 637 p.

_____. Miologia das aves. Pp. 1691-1731. In: GETTY, R. **Sisson/Grossman, Anatomia dos animais domésticos. Volume 2**. 5ª Ed. Rio de Janeiro, Interamericana, 1981. 1135-2000 p.

_____; ZWEERS, G. A. Myologia. Pp. 189-247. In: BAUMEL, J. J.; KING, A. M.; BREAZILE, J. E.; EVANS, H. E.; BERGE, H. E. **Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium**. 2nd Ed. Cambridge, Publications of the Nutta Ornithological Club n° 23, 1993.

BIEWENER, A. A. Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. **Science**, v. 245, p. 45-47, 1989.

BITTENCOURT, J. S. **Revisão filogenética dos dinossauriformes basais: implicações para a origem dos dinossauros**. 2010. Tese (Doutorado em Ciências) –Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2010.

BLOB, R. W. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. **Paleobiology**, v. 27, n. 1, p. 14-38, 2001.

_____. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodylians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? **Journal of Zoology**, v. 250, p. 507-531, 2000.

_____; BIEWENER, A. A. *In vivo* locomotor strain in the hindlimb bones of *Alligator mississippiensis* and *Iguana iguana*: implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture. **Journal of Experimental Biology**, v. 202, n. 9, p. 1023-1046, 1999.

_____; _____. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, n. 6, p. 1099-1122, 2001.

BOCK, W. J.; WAHLERT, G. V. Adaptation and the form-function complex. **Evolution**, v. 19, n. 3, p. 269-299, 1965.

BONAPARTE, J. F. Description de “*Fasolasuchus tenax*” y su significado em la sistemática y evolution de los Thecodontia. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”**, v. 3, p. 55-101, 1981.

_____. Locomotion in rausuchid thecodonts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 3, n. 4, p. 210-218, 1984.

_____; BREA, G.; SCHULTZ, C. L.; MARTINELLI, A. G. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. **Historical Biology**, v. 19, n. 1, p. 73-82, 2007.

- BONAPARTE, J. F.; FERIGOLO, J.; RIBEIRO, A. M. A new early Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. In: TOMIDA, Y.; RICH, T. H.; VICKERS-RICH, P. **Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium**. National Science Museum Monographs, Tokyo, v. 15, p. 89-109, 1999.
- BONNAN, M. F.; SENTER, P. Were the basal sauropodomorph dinosaurs *Plateosaurus* and *Massospondylus* habitual quadrupeds? **Special Papers in Paleontology**, v. 77, p. 139-155, 2007.
- BRINKMAN, D. The hind limb step cycle of *Caiman sclerops* and the mechanics of the crocodile tarsus and metatarsus. **Canadian Journal of Zoology**, v. 58, n. 12, p. 2187-2200, 1980.
- BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; DESOJO, J. B.; LANGER, M. C. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, n. 1, p. 3-47, 2010.
- BRYANT, H. N.; RUSSELL, A. P. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B**, v. 337, n. 1282, p. 405-418, 1992.
- _____; SEYMOUR, K. L. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. **Journal of Morphology**, v. 206, p. 109-117, 1990.
- BURNES, G. P.; DIAMOND, J.; FLANNERY, T. F. Dinosaurs, dragons and dwarfs: the evolution of maximal body size. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)**, v. 98, p. 14518-14523, 2001.
- BUTLER, R. J., BARRETT, P. M., ABEL, R. L.; GOWER, D. J. A possible ctenosauriscid archosaur from the Middle Triassic Manda Beds of Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 4, p. 1022-1031, 2009.
- CARRANO, M. T. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 121, n. 1, p. 77-104, 1997.
- CARRANO, M. T. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology. **Paleobiology**, v. 24, n. 4, p. 450-469, 1998.
- _____. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. **Journal of Zoology**, v. 247, p. 29-42, 1999.
- _____. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. **Paleobiology**, v. 26, n. 3, p. 489-512, 2000.
- _____; HUTCHINSON, J. R. Pelvic and hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Morphology**, v. 252, p. 207-228, 2002.
- CARRIER, D. R.; FARMER, C. G. The integration of ventilation and locomotion in archosaurs. **American Zoologist**, v. 40, p. 87-100, 2000.
- _____; LEON, L. R. Skeletal growth in the California gull (*Larus californicus*). **Journal of Zoology**, v. 222, p. 375-389, 1990.
- _____; WALTER, R. M.; LEE, D. V. Influence of rotational inertia on turning performance of theropod dinosaurs: clues from humans with increased rotational inertia. **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, p. 3917-3926, 2001.
- CHARIG, A. J. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. In: JOYSEY, K. A.; KEMP, T. S. **Studies in vertebrate evolution**. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972. p. 121-155.
- CHATTERJEE, S. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. **Nature**, v. 295, n. 5847, p. 317-320, 1982.
- _____. MAJUMDAR, P. K. *Tikisuchus romeri*, a new rauisuchid reptile from the Late Triassic of India. **Journal of Paleontology**, v. 61, n. 4, p. 787-793, 1987.

CHRISTIAN, A. Zur Biomechanik der Lokomotion vierfüßiger Reptilien (besonders de Squamata). **Courier Forschungs-Institute Senckenberg**, v. 18, p. 1-59, 1995.

_____; PREUSCHOFT, H. Deducing the body posture of extinct large vertebrates from the shape of the vertebral column. **Palaeontology**, v. 39, n. 4, p. 801-812, 1996.

_____; HORN, H. G.; PREUSCHOFT, H. Bipedie bei rezenten Reptilien. **Natur un Museum**, v. 2, p. 45-57, 1994.

_____; _____. Biomechanical reasons for bipedalism in reptiles. **Amphibia-Reptilia**, v. 15, p. 275-284, 1994.

CHRISTIANSEN, P. Strength indicator values of theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential. **Gaia**, v. 15, p. 241-255, 1998.

_____. FARIÑA, R. A. Mass prediction in theropod dinosaurs. **Historical Biology**, v. 16, n. 2-4, p. 85-92, 2004.

CIOFFI, C. The Komodo dragon. **Scientific American**, v. 280, p. 84-91, 1999.

COLBERT, E. H. The weights of dinosaurs. **American Museum Novitates**, v. 2076, p. 1-16, 1962.

_____. Relationships of the saurischian dinosaurs. **American Museum Novitates**, v. 2181, p. 1-24, 1964.

_____. A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. **American Museum Novitates**, v. 2405, p. 1-39, 1970.

COOMBS, W. P. Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. **The Quarterly Review of Biology**, v. 53, n. 4, p. 393-418, 1978.

COTT, H. B. Scientific results of an inquiry into the ecology and economic status of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) in Uganda and Northern Rhodesia. **Transactions of the Zoological Society, London**, v. 29, p. 211-358, 1961.

DARWIN, C. R. **On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of the favoured races in the struggle for life**. 1. ed. London: John Murray, 1859. 502 p.

DAWLEY, R. M.; ZAWISKIE, J. M.; COSGRIFF, J. W. A rauisuchid thecodont from the Upper Triassic Popo Agie Formation of Wyoming. **Journal of Paleontology**, v. 53, n. 6, p. 1428-1431, 1979.

DESOJO, J. B.; ARCUCCI, A. B. New material of *Luperosuchus fractus* (Archosauria: Crurotarsi) from the Middle Triassic of Argentina: The earliest known South American 'rauisuchian'. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 4, p. 1311-1315, 2009.

DILKES, D. W. Appendicular myology of the hadrosaurian dinosaur *Maiasaura peeblesorum* from the Late Cretaceous (Campanian) of Montana. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences**, v. 90, p. 87-125, 2000.

DODSON, P. Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. **Journal of Zoology**, v. 175, p. 315-355, 1975.

DOLLO, M. L.; Note sur la présence chez les oiseaux de "troisième trochanter" des dinosauriens et sur la fonction de celui-ci. **Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique**, v. 2, p. 13-18, 1883.

ERICKSON, G. M.; TUMANOVA, T. A. Growth curve of *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn (Ceratopsia: Psittacosauridae) inferred from long bone histology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 130, p. 551-566, 2000.

FARLOW, J. O.; HURLBURT, G. R.; ELSEY, R. M.; BRITTON, A. R.; LANGSTON, W. Jr. Femoral Dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 2, p. 354-369, 2005. Suplemento.

GADOW, H. Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. **Morphologisches Jahrbuch**, v. 7, p. 329-466, 1880.

_____. Observations in comparative myology. **Journal of Anatomy and Physiology**, v. 16, n. 4, p. 493-514, 1882.

_____; SELENKA, E. Vögel I. Anatomischer Teil. In: Bronn, H. G. **Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs**. Leipzig: CF Winter, 1891.

GANS, C.; CLARK, B. Studies on ventilation of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia). **Respiration Physiology**, v. 26, p. 285-301, 1976.

GATESY, S. M. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. **Paleobiology**, v. 16, n. 2, p. 170-186, 1990.

_____. Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades. **Journal of Zoology**, v. 224, n. 4, p. 577-588, 1991.

_____. An electromyographic analysis of hindlimb function in *Alligator* during terrestrial locomotion. **Journal of Morphology**, v. 234, p. 197-212, 1997.

_____. Guineafowl hind limb function. I: Cineradiographic analysis and speed effects. **Journal of Morphology**, v. 240, p. 115-125, 1999.

_____. Guineafowl hind limb function. II: Electromyographic analysis and motor pattern evolution. **Journal of Morphology**, v. 240, p. 127-142, 1999.

_____, BÄKER, M.; HUTCHINSON, J. R. Constraint-based exclusion of limb poses for reconstructing theropod dinosaur locomotion. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 2, p.535-544, 2009.

GAUTHIER, J. A. **A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida**. 1984. 564 f. Tese (Doutorado em Paleontologia)–University of California, Berkeley, 1984.

_____. Saurischian monophyly and the origin of birds. **Memoirs of the California Academy of Sciences**, v. 8, p. 1-55, 1986.

_____; NESBITT, S. J.; SCHACHNER, E. R.; BEVER, G. S.; JOYCE, W. G. The bipedal stem crocodylian *Poposaurus gracilis*: inferring function infossils and innovation in archosaur locomotion. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 52, n. 1, p. 107-126, 2011.

GEBAUER, E. V. Neubeschreibung von *Stagonosuchus nyassicus* v. Huene, 1938 (Thecodontia, Raurisuchia) aus der Manda-Formation (Mittlere Trias) von Südwest-Tansania. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 231, n. 1, p. 1-35, 2004.

GEHR, P.; MWANGI, D. K.; AMMANN, A.; MALOIY, G. M. O.; TAYLOR, C. R.; WEIBEL, E. R. Design of the mammalian respiratory system. V. Scaling morphometric pulmonary diffusing capacity to body mass: wild and domestic mammals. **Respiration Physiology**, v. 44, p. 61-86.

GOWER, D. J. Raurisuchian archosaurs (Reptilia, Diapsida): an overview. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 218, n. 3, p. 447-488, 2000.

_____. Braincase evolution in suchian archosaurs: evidence from the raurisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, p. 49-76, 2002.

GOWER, D. J; SCHOCH, R. R. Postcranial anatomy of the rauisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 103-122, 2009.

_____; WILKINSON, M. Is there any consensus on basal archosaur phylogeny? **Proceedings of the Royal Society B**, v. 263, p. 1399-1406, 1996.

GREGORY, W. K. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed mammals. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 22, n. 1, p. 267-294, 1912.

_____; CAMP, C. L. Studies in comparative myology and osteology, no. III. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 38, p. 447-563, 1918.

GRILLO, O. N; AZEVEDO, S. A. K. Pelvic and hind limb musculature of *Staurikosaurus pricei* (Dinosauria: Saurischia). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 73-98, 2011.

GUNGA, H.; SUTHAU, T.; BELLMANN, A.; FRIEDRICH, A.; SCHWANEBECK, T.; STOINSKI, S.; TRIPPEL, T.; KIRSCH, K.; HELLWICH, O. Body mass estimations for *Plateosaurus engelhardti* using laser scanning and 3D reconstruction methods. **Naturwissenschaften**, v. 94, n. 8, p. 623-630, 2007.

HAINES, R. W. The homologies of the flexor and adductor muscles of the thigh. **Journal of Morphology**, v. 56, n. 1, p. 21-49, 1934.

HAMILL, J.; KNUTZEN, K. M.. **Bases biomecânicas do movimento humano**. 2. ed. Barueri: Manole, 2008. 504 p.

HEDGES, S. B.; KUMAR, S. (Ed.). **The timetree of life**. 1. ed. New York: Oxford University Press, 2009. 515 p.

HENDERSON, D. M. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. **Paleobiology**, v. 25, n. 1, p. 55-106, 1999.

HETCH, M. K. The morphology and relationships of the largest known terrestrial lizard, *Megalania prisca* Owen, from the Pleistocene of Australia. **Alcheringa**, v. 1, p. 383-385, 1975.

HILDEBRAND, M.; GOSLOW, G. **Análise da estrutura dos vertebrados**. 2. ed. São Paulo: Atheneu, 2006. 637 p.

HUENE, F. F. Die Dinosaurier der Europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der Aussereuropäischen Vorkommnisse. **Geologische und Paläontologische Abhandlungen**, Supplement(I), p. 1-419, 1908. Suplemento.

_____. Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen. **Biologisches Centralblatt**, v.33, p. 468-472, 1913.

_____. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie** v. 1938, p.142-151. 1938.

_____. **Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes**. München: C. H. Beck Verlagsbuchhandlung, 1942. 332 p.

HURLBURT, G. Comparison of body mass estimation techniques, using recent reptiles and the pelycosaur *Edaphosaurus boanerges*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 2, p. 338-350, 1999.

HUTCHINSON, J. R. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 131, p. 123-168, 2001.

_____. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 131, p. 169-197, 2001.

HUTCHINSON, J. R. The evolution of locomotion in archosaurs. **Comptes Rendus Palevol**, v. 5, n. 3-4, p. 519-530, 2006.

_____; GARCIA, M. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. **Nature**, v. 415, n. 6875, p. 1018-1021, 2002.

_____; GATESY, S. M. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. **Paleobiology**, v. 26, n. 4, p. 734-751, 2000.

_____; NG-THOW-HING, V.; ANDERSON, F. C. A 3D interactive method for estimating body segmental parameters in animals: application to the turning and running performance of *Tyrannosaurus rex*. **Journal of Theoretical Biology**, v. 246, n. 4, p. 660-680, 2007.

_____; ANDERSON, F. C.; BLEMKER, S. S.; DELP, S. L. Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three-dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed. **Paleobiology**, v. 31, n. 4, p. 676-701, 2005.

ICS [International Commission on Stratigraphy], 2009. *International Stratigraphic Chart*. International Union of Geological Sciences. Disponível em: <<http://www.stratigraphy.org>>. Acessado em: 02 ago. 2011.

IRSCHICK, D. J.; JAYNE, B. C. Comparative three-dimensional kinematics of hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. **The Journal of Experimental Biology**, v. 202, p. 1047-1065, 1999.

JALIL, N.; PEYER, K. A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco. **Palaeontology**, v. 50, n. 2, p. 417-430, 2007.

JAYES, A. S.; ALEXANDER, R. McN. Mechanics of locomotion of dogs (*Canis familiaris*) and sheep (*Ovis aries*). **Journal of Zoology**, v. 185, p. 289-308, 1978.

JESSOP, T. S.; MADSEN, T.; SUMNER, J.; RUDIARTO, H.; PHILIPS, J. A.; CIOFI, C. Maximum body size among insular Komodo dragon populations covaries with large prey diversity. **Oikos**, v. 112, p. 422-429, 2006.

JULL, L. The phylogeny of basal archosaurs. **Palaeontologia Africana**, v. 31, p. 1-38, 1994.

KEMP, T. S. Stance and gait in the hindlimb of a therocephalian mammal-like reptile. **Journal of Zoology**, v. 186, n. 2, p. 143-161, 1978.

JONES, C. L. The morphogenesis of the thigh of the mouse with special reference to tetrapod muscle homologies. **Journal of Morphology**, v. 162, p. 275-310, 1979.

KISCHLAT, E. **O estado atual da taxonomia dos arcossauriformes (Reptilia, Diapsida) triássicos do Brasil: perspectivas sistemáticas e nomenclaturais na classificação dos tecodontes**. 1996. 2 v. Trabalho apresentado como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ciências (Qualificação)—Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1996.

_____. Tecodôncios: a aurora dos arcossaurios do Triássico. In: HOLZ, M.; ROS, L. F. **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. 1. ed. Porto Alegre: CIGO-UFRGS, 2000. p. 273-316.

_____. **Padrão muscular da coxa de arcossauromorfos fósseis: aplicação do cladismo reverso e teste de hipóteses**. 2003. 2 v. Tese (Doutorado em Ciências)—Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

KLEIN, W.; REUTER, C.; BÖHME, W.; PERRY, S. F. Lungs and mesopneumonia of scincomorph lizards (Reptilia: Squamata). **Organisms, Diversity & Evolution**, v. 5, p. 47-57, 2005.

KREBS, B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkapen. XIX. *Ticinosuchus ferox* nov. gen. nov. sp. **Schweizerische Paläontologische Abhandlungen**, v. 81, p. 1-140, 1965.

KRIEGLER, W. Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptiliens. **Morphologische Jahrbuch**, v. 101, n. 4, p. 541-625, 1961.

KUBO, T.; BENTON, M. J. Evolution of hindlimb posture in archosaurs: limb stresses in extinct vertebrates. **Palaeontology**, v. 50, n. 6, p. 1519-1529, 2007.

KUZNETSOV, A. N.; TERESCHENKO, V. S. A method for estimation of lateral and vertical mobility of platycoelous vertebrae of tetrapods. **Paleontological Journal**, v. 44, n. 2, p. 209-225, 2010.

LANGER, M. C. The pelvic and hind limb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). **PaleoBios**, v. 23, n. 2, p. 1-40, 2003.

_____.; RIBEIRO, A. M.; SCHULTZ, C. L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 41, p. 201-218, 2007.

LAUTENSCHLAGER, S. **Revision of *Rauisuchus tiradentis* (Archosauria: Rauisuchia) from the Late Triassic (Carnian) Santa Maria Formation of Brazil and its implication for rauisuchian phylogeny**. 2008. 77 f. Diplomarbeit (Monografia)–Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Ludwig Maximilians Universität, München, 2008.

LUCAS, S. G. Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 143, p. 347-384, 1998.

_____. Age and correlation of Triassic tetrapod assemblages from Brazil. **Albertiana**, v. 26, p. 13-20, 2001.

MASTRANTONIO, B. M. **O estado atual do conhecimento sobre os arcosauros crurotársios (Diapsida, Archosauromorpha)**. 2007. 58 f. Trabalho apresentado como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ciências (Qualificação)–Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

_____. **Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rauisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rauisúquios**. 2010. 244 f. Tese (Doutorado em Ciências)–Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

MCGOWAN, C. The hind limb musculature of the Brown kiwi, *Apteryx australis mantelli*. **Journal of Morphology**, v. 160, n. 1, p. 33-73, 1979.

_____. The wing musculature of the Brown kiwi, *Apteryx australis mantelli* and its bearing on ratite affinities. **Journal of Zoology**, v. 197, n. 2, p. 173-219, 1982.

_____. The wing musculature of the Weka (*Gallirallus australis*), a flightless rail endemic to New Zealand. **Journal of Zoology**, v. 210, p. 305-346, 1986.

_____. **A practical guide to vertebrate mechanics**. 1 ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 301 p.

MCKITRICK, M. C. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University Michigan**, v. 179, p. 1-87, 1991.

MONTANI, R. Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical body cross-sections. **Paleobiology**, v. 27, p. 735-750, 2001.

Mori, A. L. O. **Tafonomia em sistemas fluviais: um estudo de caso a formação Santa Maria, Triássico do RS**. 2006. 127 f. Dissertação (Mestrado em Geociências)–Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

NESBITT, S. J. *Arizonasaurus* and its implications for archosaur divergence. **Proceedings of the The Royal Society London. Series B, Biological Sciences**, v. 270, p. S234-S237, 2003. Suplemento.

_____. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti*. **Historical Biology**, v. 17, n. 1, p. 19-47, 2005.

_____. The anatomy of *Effigia okeeffeae* (Archosauria, Suchia), theropod-like convergence, and the distribution of related taxa. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 302, n. 1, p. 1-84, 2007.

_____. The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 352, p. 1-292, 2011.

_____; Norell, M. A. Extreme convergence in the body plans of an early suchian (Archosauria) and ornithomimid dinosaurs (Theropoda). **Proceedings of the Royal Society London. Series B, Biological Sciences**, v. 273, n. 1590, p. 1045-1048, 2006.

OLIVEIRA, T. V. **Postura e locomoção em cinodontes do Triássico Sul-Americano: um estudo de caso baseado em Trucidocynodon riograndensis Oliveira, Soares e Schultz, 2010 (Triássico Superior, Formação Santa Maria, Bacia do Paraná; Rio Grande do Sul, Brasil)**. 2010. 223 f. Tese (Doutorado em Ciências)–Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

PARRISH, J. M. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. **Hunteria**, v. 1, n. 2, p. 1-35, 1986.

_____. The origin of crocodylian locomotion. **Paleobiology**, v. 13, n. 4, p. 396-414, 1987.

_____. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 13, n. 3, p. 287-307, 1993.

PAUL, G. S. Limb design, function and running performance in ostrich-mimics and tyrannosaurs. **Gaia**, v. 15, p. 257-270, 1998.

PEYER, K., CARTER, J. G., SUES, H., NOVAK, S. E.; OLSEN, P. E. A new suchian archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 363-381, 2008.

POUGH, F. H. The advantages of ectothermy for tetrapods. **The American Naturalist**, v. 115, n. 1, p. 92-112, 1980.

PREUSCHOFT, H. Funktionelle Anpassung evolvierender Systeme. **Aufsätze und Reden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft**, v. 28, p. 98-117, 1976.

RAUGUST, T. **Considerações acerca da sistemática de Raurisuchia (Diapsida, Archosauria)**. 2010. Trabalho a ser apresentado como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ciências (Qualificação)–Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010. Em preparação.

REILLY, S. M.; ELIAS, J. A. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. **The Journal of Experimental Biology**, v. 201, n. 18, p. 2559-2574, 1998.

REWCASTLE, S. C. Fundamental adaptations in the lacertilian hind limb: a partial analysis of the sprawling limb posture and gait. **Copeia**, v. 1983, n. 2, p. 476-487, 1983.

RIFF, D. Anatomia apendicular de *Stratiotosuchus maxhechti* (Baurusuchidae, Cretáceo Superior do Brasil) e a análise filogenética dos Mesoeucrocodylia. 2007. 288 f. Tese (Doutorado em Ciências)–Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2007.

- ROMER, A. S. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 46, p. 517-606, 1922.
- _____. The ilium in dinosaurs and birds. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 48, p. 141-145., 1923.
- _____. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 48, n. 1923, p. 533-552, 1923.
- _____. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 48, n. 1923, p. 605-617, 1923.
- _____. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. **Acta Zoologica**, v. 8, p. 225-275, 1927.
- _____. The development of the thigh musculature of the chick. **Journal of Morphology**, v. 43, n. 2, p. 347-385, 1927.
- _____. The development of tetrapod limb musculature - The thigh of *Lacerta*. **Journal of Morphology**, v. 71, n. 2, p. 251-298, 1942.
- _____. **Osteology of reptiles**. Chicago & London, University of Chicago Press, 1956. 772 p.
- ROWE, T. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. **Journal of Morphology**, v. 189, p. 327-346, 1986.
- RUSSELL, D. A. Ostrich dinosaurs from the late Cretaceous of Western Canada. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 9, p. 375-402. 1972.
- SCHAEFFER, B. The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 78, n. 7, p. 395-472, 1941.
- SCHULTZ, C. L.; SCHERER, C. M. S.; BARBERENA, M. C. Biostratigraphy (*sic*) of the Southern Brazilian Middle-Upper Triassic. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 3, p. 495-498, 2000.
- SEEBACHER, F. A new method to calculate allometric length-mass relationships of dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21, n. 1, p. 51-60, 2001.
- _____; GRIGG, G. C.; BEARD L. A. Crocodiles as dinosaurs: behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatura. **The Journal of Experimental Biology**, v. 202, p. 77-86, 1999.
- SEN, K. A new raiisuchian archosaur from the Middle Triassic of India. **Palaeontology**, v. 48, n. 1, p. 185-196, 2005.
- SENNIKOV, A. G. New Data on the Raiisuchid from Eastern Europe. **Paleont. Zhur.**, v. 3, p. 3-16, 1990.
- SENER, P. Phylogenetic taxonomy and the major archosaurian (Reptilia) clades. **PaleoBios**, v. 25, n. 2, p. 1-7, 2005.
- SERENO, P. C.; ARCUCCI, A. B. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, v. 180, p. 21-52, 1990.
- SILL, W. D. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the raiisuchids thecodonts. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 146, n. 7, p. 317-362, 1974.
- SMITH, N. C.; WILSON, A. M.; JESPERS, K. J.; PAYNE, R. C. Muscle architecture and functional anatomy of the pelvid limb of the ostrich (*Strutio camelus*). **Journal of Anatomy**, v. 209, p. 735-779, 2006.

SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L.; HORN, B. L. D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 329-354, 2011.

SULEJ, T. A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 1, p. 78-86, 2005.

TARSITANO, S. Stance and gait in theropod dinosaurs. In: Kielan-Jaworowska, Z.; Osmólska, H. Second symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems, Jadwisin 1981. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 28, n. 1-2, p. 251-264, 1983.

THULBORN, R. A.; WADE, M. Dinosaur trackways in the Winton Formation (mid-Cretaceous) of Queensland. **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 21, n. 2, p. 413-517, 1984.

VALKENBURGH, B. V. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. Pp. 181-205. In: DAMUTH, S. J.; MACFADDEN, B. J. *Body size in mammalian paleontology: estimation and biological implications*, Cambridge, Cambridge University Press, 1990.

VUOLO, J. H. **Fundamentos da teoria de erros**. 2ª Ed. São Paulo, Edgard Blücher, 1996, 249 p.

WALKER, A. D. Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs. In: ANDREWS, S. M.; MILLES, R. S.; WALKER, A. D. *Problems in vertebrate evolution. Essays presented to Professor T. S. Westoll*, F. R. S., F. L. S. **Linnean Society Symposium Series**, v. 4, p. 319-358, 1977.

WATSON, J. D. BERRY, A. **DNA – O segredo da vida**. [Trad. Malferrari, C. A.]. São Paulo, Companhia das Letras, 2005, 472 p.

WEBB, G.; MANOLIS, C. **Crocodiles of Australia**. Frenchs Forest, Reed Books, 1989, 160 p.

WEINBAUM, J. C. **Osteology and relationships of *Postosuchus kirkpatricki* (Archosauria: Crurotarsi)**. 2002. 78 f. Dissertação (Mestrado em Estudos Interdisciplinares)–Texas Tech University, Lubbock, 2002.

_____. **Review of the Triassic reptiles *Poposaurus gracilis* and *Postosuchus kirkpatricki* (Reptilia: Archosauria)**. 2008. 183 f. Tese (Doutorado)–Texas Tech University, Lubbock, 2008.

_____; HUNGERBÜHLER, A. A revision of *Poposaurus gracilis* (Archosauria: Suchia) based on two new specimens from the Late Triassic of the southwestern U.S.A. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 81, n. 2, p. 131-145, 2007.

WITMER, L. M. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. **Journal of Morphology**, v. 225, n. 3, p. 269-327, 1995.

_____. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. **Memoir, Society of Vertebrate Paleontology**, v. 3, 79 pp., 1997

WROE, S. A review of terrestrial mammalian and reptilian carnivore ecology in Australian fossil faunas, and factors influencing their diversity: the myth of reptilian domination and its broader ramifications. **Australian Journal of Zoology**, v. 50, p. 1-24, 2002.

ZERFASS, H.; LAVINA, E. L.; SCHULTZ, C. L.; GARCIA, A. J. V.; FACCINI, U. F.; CHEMALE, F. Jr. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana paleogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**, v. 161, n. 1, p. 85-105, 2003.

ZIMMER, C. **À Beira D'Água: Macroevolução e a Transformação da Vida**. 1. ed. Rio de Janeiro: Jorge Zahar Editor, 1999. 336 p.

ANEXO A – DADOS COMPLEMENTARES À ESTIMATIVA DE MASSA

Nesta seção foram disponibilizados todos os dados experimentais utilizados para estimar a massa do espécime UFRGS-PV-0629-T.

Modelos em escala

Tabela 1 – Medidas lineares de UFRGS-VP-0629-T, utilizadas para calcular o fator de escala linear médio dos modelos em escala.

UFRGS-PV-0629-T						
Medidas	L _f (mm)		L _h (mm)	L _m (mm)	WTC (mm)	SVL (mm)
	Esq.	Dir.	Dir.	Esq.		
1	459,22	466,86	301,46	473,44	175,60	
2	458,56	462,20	301,68	472,66	175,50	
3	458,94	464,96	301,98	472,66	175,52	
4	459,64	464,10	301,98	472,36	175,54	
5	459,68	467,90	301,98	472,22	175,50	
Média DP	459,2	465	301,8	472,7	175,53	2.300
	±0,5 (0,1%)	±2 (0,5%)				
	462					
	±4 (1%)					

Abreviaturas: (**Dir.**) direito; (**DP**) desvio padrão; (**Esq.**) esquerdo; (**L_f**) comprimento do fêmur; (**L_h**) comprimento do úmero; (**L_m**) comprimento do ramo mandibular; (**SVL**) comprimento rostro-cloacal; (**WTC**) largura do teto craniano.

Tabela 2 – Medidas lineares dos modelos em escala e seus fatores de escala com relação ao espécime em tamanho real.

Modelo de Argila									
Medidas	L_f (mm)		L_h (mm)		L_m (mm)		WTC (mm)	SVL (mm)	
	Esq.	Dir.	Esq.	Dir.	Esq.	Dir.			
1	34,90	36,20	28,50	26,85	46,40	49	18,15	177,00	
2	36,45	35,90	33,70	29	42,85	45,40	18,95	174,90	
3	34,30	33,40	33,20	29,55	46,55	45,35	19	178,55	
4	36,20	34,20	34,25	29,50	46,25	44,65	19,60	177,85	
5	34,30	31,80	35,65	31,50	45,85	46	18,80	177,85	
Média DP	35 ±1 (3%)	34 ±2 (5%)	33 ±3 (8%)	29 ±2 (6%)	46 ±2 (3%)	46 ±2 (4%)	18,9 ±0,5 (3%)	177 ±1 (1%)	F̄
	35 ±1 (4%)		31 ±3 (9%)		46 ±2 (3%)				
F	13,3		9,7		10,3		9,3	13,0	11 ±2 (17%)
Modelo de Plástico									
Medidas	L_f (mm)		L_h (mm)		L_m (mm)		WTC (mm)	SVL (mm)	
	Esq.	Dir.	Esq.	Dir.	Esq.	Dir.			
1	26,05	22,20	16,90	17,90	28,80	28,90	10,05	130,85	
2	28,15	22,70	18,30	18,55	28,45	28,95	10,00	130,70	
3	27,00	22,55	17,85	19,10	28,75	28,85	10,00	131,30	
4	26,05	22,45	17,80	18,90	28,55	29,10	10,10	131,05	
5	26,65	21,60	18,15	19,65	28,45	28,70	10,20	131,05	
Média DP	26,8 ±0,9 (3%)	22,3 ±0,4 (2%)	17,8 ±0,5 (3%)	18,8 ±0,7 (3%)	28,6 ±0,2 (1%)	28,9 ±0,1 (1%)	10,07 ±0,08 (1%)	131,0 ±0,2 (0%)	F̄
	25 ±2 (10%)		18,3 ±0,8 (4%)		28,8 ±0,2 (1%)				
F	18,8		16,5		16,4		17,4	17,6	17,3 ±1,0 (6%)
Modelo 3D									
Medida	L_f (mm)		L_h (mm)		L_m (mm)		WTC (mm)	SVL (mm)	
1	25,0		23,0		30,0		15,0	146,0	F̄
F	18,5		13,1		15,8		11,7	15,8	15 ±3 (18%)

Abreviaturas: (**Dir.**) direito; (**DP**) desvio padrão; (**Esq.**) esquerdo; (**F**) fator de escala; (**F̄**) fator de escala médio; (**L_f**) comprimento do fêmur; (**L_h**) comprimento do úmero; (**L_m**) comprimento do ramo mandibular; (**SVL**) comprimento rostro-cloacal; (**WTC**) largura do teto craniano.

Tabela 3 – Volume dos modelos a partir do volume excedente de areia (lido diretamente) e calculados a partir da massa da areia.

Modelo de Argila						
	V ₁ (mL)*	V ₂ (mL)				V ₂ (mL)**
		V _{areia} (mL)	P _{areia} (g)	d _{areia} (g/mL)	P _{exced} (g)	
	291,0	100,0	162	1,62	425	270
	276,0	100,0	160	1,60	435	276
	269,0	50,0	80	1,60	443	281
	272,0	50,0	79	1,58	429	267
	240,0	50,0	80	1,60	434	269
Média	270			160	433	273
DP	±19 (7%)			±0,01 (1%)	±7 (2%)	±6 (2%)
Modelo de Plástico						
	V ₁ (mL)	V ₂ (mL)				V ₂ (mL)
		V _{areia} (mL)	P _{areia} (g)	d _{areia} (g/mL)	P (g)	
	62,5	100,0	162	1,62	126	78
	43,5	100,0	160	1,60	124	77
	66,5	100,0	162	1,62	147	91
	76,5	100,0	163	1,63	115	71
	86,5	100,0	163	1,63	129	80
Média	67			1,62	128	79
DP	±16 (24%)			±0,01 (1%)	±12 (9%)	±7 (9%)

* Valor medido acrescido de 6,5 mL, correspondente a cauda que não foi preenchida por areia.

** Valor calculado acrescido de 7,4 mL, correspondente a cauda que não foi preenchida por areia.

Abreviaturas: (d_{areia}) densidade da areia; (DP) desvio padrão; (P_{exced}) peso excedente; (P_{areia}) peso da areia; (V₁) volume medido; (V₂) volume pesado; (V_{areia}) volume de areia.

O volume calculado para o modelo 3D, pelo programa AUTODESK®MAYA®, foi igual a 119,2 mL e a densidade considerada foi igual a 0,95 (±0,15) kg/L.

A massa do espécime UFRGS-PV-0629-T, foi então calculada utilizando a fórmula:

$$M_{(kg)} = V_{mod(L)} \cdot \bar{F}^3 \cdot d_{(kg/L)}$$

e a propagação das incertezas das variáveis para esta fórmula foi calculada utilizando-se a seguinte equação:

$$\Delta M = \sqrt{(\bar{F}^3 d \cdot \Delta V_{mod})^2 + (3\bar{F}^2 V_{mod} d \cdot \Delta \bar{F})^2 + (\bar{F}^3 V_{mod} \cdot \Delta d)^2}$$

Dessa forma, os resultados para as massas calculadas para o espécime UFRGS-PV-0629-T e as suas incertezas estão apresentados na tabela abaixo.

Tabela 4 – Resultado das massas (em kg) calculadas para o espécime UFRGS-PV-0629-T e suas incertezas, utilizando-se modelos em escala.

Modelo de Argila		Modelo de Plástico		Modelo 3D
$M_1 \pm \Delta$	$M_2 \pm \Delta$	$M_1 \pm \Delta$	$M_2 \pm \Delta$	$M_3 \pm \Delta$
351 ±189 (54%)	355 ±190 (53%)	333 ±111 (33%)	393 ±98 (25%)	379 ±209 (55%)

Abreviaturas: ($\pm\Delta$) incerteza; (M_1) massa calculada a partir do volume de areia medido; (M_2) massa calculada a partir do volume de areia pesado; (M_3) massa calculada a partir do volume obtido através de programa computacional.

Foram escolhidas as massas calculadas a partir do peso de areia equivalente a cada um dos modelos, pois estes apresentaram as menores incertezas.

Regressões lineares

A seguir serão apresentados os dados originais disponíveis na literatura utilizados para estabelecer a relação entre a massa e a variável independente para um grupo diverso de animais. As equações de regressão publicadas nos artigos originais, foram recalculadas a fim de se obter as incertezas dos parâmetros calculados, para que esta incerteza pudesse ser propagada e seu efeito sobre o valor final da massa, comparada. Desta forma, para cada artigo, serão apresentados os dados originais, as equações originais e as equações recalculadas. Ao final, uma tabela com as massas estimadas por cada uma das equações será apresentada.

Todas as equações foram calculadas a partir dos valores logarítmicos na base dez dos dados originais e utilizou-se o programa ORIGIN® Versão 7.0 PRO, para recalculas as equações e obter as incertezas de cada parâmetro.

A propagação das incertezas, neste caso, foi calculada utilizando-se a seguinte equação:

$$\Delta M = 10^a X^b \sqrt{(\Delta a \ln 10)^2 + (\Delta b \ln X)^2}$$

sendo a e b os parâmetros de cada equação, e Δa e Δb as suas incertezas.

Anderson, Hall-Martin e Russel (1985)

Dados originais:

Tabela 5 – Valores das massas médias de 33 espécies de mamíferos e as menores circunferências de seus respectivos úmeros e fêmures.

Espécies	C _h (mm)	C _f (mm)	M (g)
<i>Microtus ochrogaster</i>	5,9	5,5	47
<i>Cavia porcellus</i>	10	15	385
<i>Sciurus carolinensis</i>	10	13	399
<i>Didelphis marsupialis</i>	27	23	3.915
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	28	26	4.200
<i>Procyon lotor</i>	30	28	4.818
<i>Myocastor coypus</i>	21	28	4.836
<i>Lynx rufus</i>	31	32	5.818
<i>Erethizon darsatum</i>	30	34	7.200
<i>Lutra canadensis</i>	32	28	9.680
<i>Canis latrans</i>	35,5	36	12.701
<i>Neofelis nebulosa</i>	44,7	41,4	13.478
<i>Syvicapra grimmia</i>	31	46	13.860
<i>Papio cynocephalus</i>	55	57	28.576
<i>Acinonyx jubatus</i>	67	68,7	38.020
<i>Felis concolor</i>	62,1	60,25	43.999
<i>Canis lupus</i>	62	61,5	48.081
<i>Tragelaphus scriptus</i>	56	62	50.900
<i>Aepyceros melampus</i>	65	69	60.500
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	83	72	90.500
<i>Tragelaphus angasi</i>	99	97	134.500
<i>Panthera leo</i>	103,6	93,5	143.450
<i>Ursus americanus</i>	98	93,5	217.724
<i>Ursus horribilis</i>	124	106,5	256.117
<i>Connochaetes taurinus</i>	115	100	256.500
<i>Equus zebra</i>	132	143	262.000
<i>Tragelaphus strepsiceros</i>	140	135	301.000
<i>Equus burchelli</i>	129	147	378.000
<i>Ursus maritimus</i>	158	135	447.695
<i>Giraffa camelopardalis</i>	192	173	710.000
<i>Bison bison</i>	191,5	167,5	1.179.000
<i>Hippopotamus amphibius</i>	209	208	1.950.000
<i>Loxodonta africana</i>	459	413	5.896.700

Abreviaturas: (C_f) menor circunferência do fêmur; (C_h) menor circunferência do úmero; (M) massa.

Equação publicada:

$$M_{(g)} = 7,8 \cdot 10^{-2} \cdot C_{(h+f)}^{2,73}$$

Equação recalculada:

$$M_{(g)} = 7,9 \cdot 10^{-2} \cdot C_{(h+f)}^{2,75}$$

Christiansen e Fariña (2004)

Dados originais:

Tabela 6 – Valores estimados para as massas 16 gêneros de dinossauros terópodos e os comprimentos de seus fêmures.

Gêneros	L_f (mm)	M (kg)
<i>Ornitholestes</i>	210	16,5
<i>Saurornitholestes</i>	214	22,5
<i>Oviraptor</i>	303	58
<i>Ornithomimus</i>	443	155
<i>Dromiceiomimus</i>	454	160
<i>Anserimimus</i>	433	170
<i>Strutiomimus</i>	486	175
<i>Elaphrosaurus</i>	519	245
<i>Dilophosaurus</i>	551	325
<i>Gallimimus</i>	673	490
<i>Allosaurus fragilis</i>	874	1.620
<i>Tarbosaurus</i>	854	1.650
<i>Albertosaurus</i>	905	1.685
<i>Sinraptor dongi</i>	884	1.700
<i>Daspletosaurus</i>	1.006	2.700
<i>Tyrannosaurus</i>	1.273	6.300

Abreviaturas: (L_f) comprimento do fêmur; (**M**) massa.

Equação publicada:

$$M_{(kg)} = 5,152 \cdot 10^{-7} \cdot L_{(f)}^{3,222}$$

Equação recalculada:

$$M_{(kg)} = 6,3 \cdot 10^{-7} \cdot L_{(f)}^{3,21}$$

Farlow, Hulburt, Elsey, Britton e Langston (2005)

Dados originais:

Tabela 7 –Valores das massas de 41 espécimes selvagens de *Alligator mississippiensis* associados ao comprimento total e ao comprimento do fêmur.

Espécimes	TL (mm)	L _f (mm)	M (kg)
UF 42475 macho	690	50,4	1
FL01-11 macho	805	53,1	1,1
FL01-08 fêmea	817	55,1	1,3
UF 42474 macho	840	55,8	1,5
FL01-10 macho	-----	59,1	1,5
FL01-09 macho	865	-----	1,5
UF 42523 fêmea	912	63,3	1,6
UF 40769	910	65,1	1,6
FL01-12 macho	965	65,9	2,2
UF 42538 fêmea	1.040	66,4	2,3
UF 40535 macho	-----	67,1	2,5
FL01-13 macho	1.000	79,3	2,5
UF 40816	1.120	72,7	3,2
FL01-14 fêmea	1.130	-----	3,4
FL01-04 macho	1.295	89,9	6,8
UF 37230 fêmea	1.420	98	9
RWR 25 macho	1.613	105,7	11,3
UF 35155 fêmea	1.560	109,8	11,5
RWR 19 macho	1.765	120,3	17
RWR 53 fêmea	1.854	131	18,6
RWR 56 macho	1.956	134	21,3
FL01-07 macho	1.790	116,5	22,7
FL01-06 fêmea	1.913	134,8	22,7
RWR 55 fêmea	2.057	140	24,5
RWR 24 fêmea	1.981	134	25,2
RWR 59 macho	2.057	139,5	25,4
RWR 52 fêmea	2.032	142,5	27,2
RWR 23 macho	2.134	140	29,5
FL01-03 macho	2.032	142	30,9
FL01-05 macho	2.032	138,3	31,8
RWR 51 fêmea	2.159	147,5	33,1
RWR 57 fêmea	2.261	154,5	36,3
RWR 18 fêmea	2.159	151,5	41,3
RWR 17 macho	2.237	157	44,5
RWR 26 macho	2.438	167	49,9
UF 105541 macho	2.591	185	56,3
FL01-01 fêmea	2.470	176,9	59,9
FL01-02 fêmea	2.700	-----	67,1
RWR 58 macho	2.794	187	72,6
RWR macho 2	3.073	-----	118,3
FL01-15 macho	3.700	-----	232

Abreviaturas: (L_f) comprimento do fêmur; (TL) comprimento total; (M) massa.

Equações publicadas:

$$M_{(kg)} = 1,9 \cdot 10^{-6} \cdot L_{(f)}^{3,33}$$

$$M_{(kg)} = 9,3 \cdot 10^{-11} \cdot TL^{3,47}$$

Equações recalculadas:

$$M_{(kg)} = 1,6 \cdot 10^{-6} \cdot L_{(f)}^{3,35}$$

$$M_{(kg)} = 1,6 \cdot 10^{-10} \cdot TL^{3,39}$$

Pough (1980); Klein, Reuter, Bohme e Perry (2005); Jessop, Madsen, Sumner, Rudiharto, Phillips e Ciofi (2006)

Dados originais de Klein e colaboradores (2005):

Tabela 8 – Valores das massas de 118 espécimes, distribuídos em 44 espécies de lagartos, associados ao comprimento rostro-cloacal.

Espécimes	SVL (mm)	M (g)
<i>Alopoglossus atriventris</i> ZFMK 49113	50,5	3,2
<i>Ameiva ameiva</i> Aa 1	130	59,6
<i>Ameiva ameiva</i> Aa 2	119	34,7
<i>Ameiva ameiva</i> Aa 3	144	67,5
<i>Ameiva undulata</i> Au 1	92	14,9
<i>Ameiva undulata</i> Au 2	112	41,6
<i>Anadia bogotensis</i> ZFMK 26594	64,6	5,7
<i>Anadia bogotensis</i> ZFMK 26596	60,8	3,6
<i>Anadia bogotensis</i> ZFMK 30377	61,5	4,3
<i>Callopistes maculatus</i> [sic] ZFMK 42426	146	98
<i>Callopistes maculatus</i> Cm 1	137	43,9
<i>Callopistes maculatus</i> ZFMK 42425	144	76,4
<i>Calyptommatus leiolepis</i> PEUSQ200291/CL2	55,4	0,87
<i>Calyptommatus leiolepis</i> PEUSQ200291/CL3	54,1	0,91
<i>Calyptommatus leiolepis</i> PEUSQ200291/CL1	54	0,78
<i>Chalcides ocellatus</i> ZFMK 26297	102	27,5
<i>Chalcides ocellatus</i> ZFMK 26299	105	23,9
<i>Chalcides ocellatus</i> ZFMK 26300	115	26,4
<i>Chamaesaura anguina</i> ZFMK 53464	97	5,2
<i>Chamaesaura anguina</i> ZFMK 53465	91	4,8
<i>Chamaesaura anguina</i> ZFMK 53466	92	4,4
<i>Chamaesaura anguina</i> ZFMK 61660	100	4,3
<i>Chamaesaura macrolepis</i> ZFMK 17753	150	12
<i>Chamaesaura macrolepis</i> ZFMK 17755	103	4
<i>Chamaesaura macrolepis</i> ZFMK 17756	135	11,3
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> Cnl 2	71	8,1
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> Cnl 3	72	7,7
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> Cnl 1	77	12,8
<i>Cordylus cordylus</i> CC 5	85	22,9
<i>Cordylus cordylus</i> ZFMK 30194	81	15,2
<i>Cordylus cordylus</i> ZFMK 30195	85	19,5
<i>Cordylus cordylus</i> ZFMK 30196	82	16,5
<i>Cordylus cordylus</i> ZFMK 30197	75	12,5

<i>Cordylus giganteus</i> ZFMK 7254	130	72,3
<i>Cordylus giganteus</i> ZFMK 7255	150	190
<i>Crocodilurus lacertinus</i> ZFMK 22969	192	198,9
<i>Dicrodon heterolepis</i> ZFMK 29295	116	46,8
<i>Echinosaura horrida</i> ZFMK 46370	63,8	5
<i>Echinosaura horrida</i> ZFMK 46371	69,7	4,9
<i>Echinosaura horrida</i> ZFMK 46372	66,3	5,1
<i>Echinosaura horrida</i> ZFMK 46374	63,6	4,8
<i>Echinosaura horrida</i> ZFMK 46375	66,2	4,1
<i>Gallotia galloti</i> Gg 1	117,4	47,5
<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i> ZFMK 53461	170	56
<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i> ZFMK 55801	150	61,7
<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i> ZFMK 55802	155	67,1
<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i> ZFMK 55803	150	66,9
<i>Lacerta viridis</i> ZFMK 60524	103	31,2
<i>Lacerta viridis</i> ZFMK 60525	99	26,9
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i> ZFMK 35833	87	14,7
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i> ZFMK 66644	101	17,9
<i>Mabuya brevicollis</i> ZFMK 14225	137	63
<i>Mabuya brevicollis</i> ZFMK 30406	140	105
<i>Mabuya brevicollis</i> ZFMK 41672	120	41,9
<i>Neusticurus rudis</i> ZFMK 47676	84	18,7
<i>Neusticurus rudis</i> ZFMK 48569	85	15,7
<i>Notobachia ablephara</i> PEUSQ200291/NA2	54,9	0,78
<i>Notobachia ablephara</i> PEUSQ200291/NA3	53,3	0,85
<i>Notobachia ablephara</i> PEUSQ200291/NA1	56,8	0,9
<i>Novoeumeces algeriensis</i> ZFMK 51098	183	243,8
<i>Pantodactylus s. schreibersii</i> ZFMK 13988	36,9	1,2
<i>Pholidobolus affinis</i> ZFMK 44425	45,2	2,6
<i>Pholidobolus affinis</i> ZFMK 44429	44,3	3,1
<i>Platysaurus capensis</i> ZFMK 46479	76	9,3
<i>Platysaurus capensis</i> ZFMK 46482	72	6,2
<i>Platysaurus capensis</i> ZFMK 46483	76	5,6
<i>Platysaurus capensis</i> ZFMK 46484	69	4,8
<i>Platysaurus guttatus</i> ZFMK 69541	82	12,2
<i>Prionodactylus argulus</i> ZFMK 51324	47,5	1,9
<i>Procellosaurinus erythrocerus</i> PEUSQ200292/PE1	30,3	0,49
<i>Procellosaurinus erythrocerus</i> PEUSQ200292/PE2	26	0,42
<i>Proctoporus striatus</i> ZFMK 25473	55,5	3,6
<i>Proctoporus striatus</i> ZFMK 26580	66,2	4,9
<i>Psammodromus algirus</i> ZFMK 22491	71	7,7
<i>Psammodromus algirus</i> ZFMK 22492	77	11,2
<i>Psammodromus algirus</i> ZFMK 22494	66	7,5
<i>Psammodromus algirus</i> ZFMK 22496	66	7
<i>Pseudocordylus melanotus</i> ZFMK 51449	92	22,8
<i>Pseudocordylus melanotus</i> ZFMK 51450	86	16,6
<i>Pseudocordylus melanotus</i> ZFMK 51451	95	11,5
<i>Pseudocordylus microlepidotus</i> ZFMK 32706	130	68,5
<i>Psilophthalmus paeminosus</i> PEUSQ200275/PP1	32,7	0,55
<i>Psilophthalmus paeminosus</i> PEUSQ200274/PP2	30,2	0,5
<i>Scincus scincus</i> SS3	105,4	25,2
<i>Scincus scincus</i> ZFMK 2812	101	31,1
<i>Scincus scincus</i> ZFMK 2816	93	17,1
<i>Scincus scincus</i> ZFMK 34582	83	16,6
<i>Scincus scincus</i> ZFMK 7229	98	26,4
<i>Teius teyou</i> Tet 1	113	38,7
<i>Teius teyou</i> ZFMK 45876	126	54,8
<i>Tetradactylus seps seps</i> ZFMK 18510	64	5,3

<i>Tetradactylus seps seps</i> ZFMK 18511	54	3,3
<i>Tetradactylus seps seps</i> ZFMK 30546	60	2,8
<i>Tiliqua scincoides</i> ZFMK 2711	300	469,1
<i>Tiliqua scincoides</i> ZFMK 49318	295	395,4
<i>Tiliqua scincoides</i> ZFMK 49319	325	445,5
<i>Timon lepidus</i> LL1	162	91,1
<i>Timon lepidus</i> ZFMK 31433	178	83,3
<i>Timon lepidus</i> ZFMK 39616	135	57,2
<i>Tracheloptychus petersi</i> ZFMK 32100	76	16,7
<i>Tracheloptychus petersi</i> ZFMK 54243	82	13,4
<i>Tracheloptychus petersi</i> ZFMK 54969	97	17,8
<i>Tracheloptychus petersi</i> ZFMK 54970	91	21,5
<i>Tribolonotus novaeguineae</i> ZFMK 57654	103	24,9
<i>Tribolonotus novaeguineae</i> ZFMK 58197	102	28,4
<i>Tribolonotus novaeguineae</i> ZFMK 66649	100	20,6
<i>Tupinambis teguixin</i> Tt 1	156	106,6
<i>Tupinambis teguixin</i> Tt 2	320	940
<i>Tupinambis teguixin</i> Tt 3	89	13,6
<i>Vanzosaura rubricauda</i> PEUSQ200291/VR2	33,9	0,75
<i>Vanzosaura rubricauda</i> PEUSQ200291/VR3	33,1	0,73
<i>Vanzosaura rubricauda</i> PEUSQ200219/VR1	34	0,85
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK 14146	133	76,8
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK 19304	122	46,1
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK 34514	116	43,5
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK 8897	113	27
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK ZM3	121	41,6
<i>Zonosaurus madagascariensis</i> ZFMK ZM5	121	37,5

Abreviaturas: (M) massa; (SVL) comprimento rostro-cloacal.

Dados originais de Jessop e colaboradores (2006):

Tabela 9 – Valores das massas de quatro populações de dragões de Komodo (*Varanus komodoensis*), de quatro diferentes ilhas, associados ao comprimento rostro-cloacal.

Espécimes	SVL (mm)	M (g)
Ilha de Komodo	921,4	23.470
Ilha Rinca	862,9	20.940
Ilha Nusa	831,4	10.830
Ilha Gili	747,6	7.890

Abreviaturas: (M) massa; (SVL) comprimento rostro-cloacal.

Equação publicada no trabalho de Pough 1980:

$$M_{(g)} = 3,1 \cdot 10^{-2} \cdot SVL^{2,98}$$

Equação recalculada utilizando os dados disponíveis nos trabalhos de Klein e colaboradores (2005) e Jessop e colaboradores (2006):

$$M_{(g)} = 1,4 \cdot 10^{-2} \cdot SVL^{3,13}$$

Estimativas baseadas nas equações das regressões lineares

As medidas utilizadas para estimar a massa do espécime UFRGS-PV-0629-T, através das equações de regressões lineares apresentadas acima, e os resultados obtidos, aplicando cada uma das equações, estão resumidos nas tabelas abaixo.

Tabela 10 – Variáveis utilizadas para estimar a massa do espécime UFRGS-PV-0629-T.

UFRGS-PV-0629-T							
Medidas	L _f (mm)		C _f (mm)		C _h (mm)	SVL (mm)	TL (mm)
	Esq.	Dir.	Esq.	Dir.	Dir.		
1	459,22	466,86	207,0	215,0	146,0		
2	458,56	462,20	209,0	213,0	147,0		
3	458,94	464,96	206,0	213,0	146,0		
4	459,64	464,10	213,0	211,0	145,5		
5	459,68	467,90	209,0	211,0	145,0		
Média DP	459,2 ±0,5 (0,1%)	465 ±2 (0,5%)	209 ±3 (1%)	213 ±2 (0,8%)	145,9 ±0,7 (0,5%)	2.300	4.500
	462 ±4 (1%)		211 ±3 (1%)				

Abreviaturas: (C_f) circunferência do fêmur; (C_h) circunferência do úmero; (**Dir.**) direito; (**DP**) desvio padrão; (**Esq.**) esquerdo; (L_f) comprimento do fêmur; (SVL) comprimento rostro-cloacal; (TL) comprimento total.

Tabela 11 – Massas estimadas a partir de cada uma das equações de regressão apresentadas acima.

Ref.		Parâmetros		Variável independente	M (kg) ±Δ
		a ±Δ	b ±Δ		
[1]	Orig.	-1,11	2,73 ±0,09 (3%)	C _(h+f) (mm)	720*
	Rec.	-1,1 ±0,1 (9%)	2,75 ±0,05 (2%)	C _(h+f) (mm)	830* ±310 (37%)
[2]	Orig.	-6,288 ±0,5 (8%)	3,222 ±0,181 (6%)	L _(f) (mm)	200 ±320 (160%)
	Rec.	-6,2 ±0,2 (3%)	3,21 ±0,08 (2%)	L _(f) (mm)	230 ±150 (67%)
[3]	Orig.	-5,72	3,33	L _(f) (mm)	1.430
	Rec.	-5,8 ±0,1 (2%)	3,35 ±0,06 (2%)	L _(f) (mm)	1.340 ±580 (43%)
	Orig.	-10,03	3,47	TL (mm)	443
	Rec.	-9,8 ±0,1 (1%)	3,39 ±0,05 (1%)	TL (mm)	380 ±180 (48%)
[4]	Orig.	-1,51	2,98	SVL (mm)	340*
[5;6]	Rec.	-1,84 ±0,08 (4%)	3,13 ±0,08 (3%)	SVL (mm)	360* ±170 (47%)

*Valores finais divididos por mil para serem apresentados sob a mesma unidade, *i.e.* quilogramas.

[1] – Anderson *et al.* 1985; [2] – Christiansen e Fariña 2004; [3] – Farlow *et al.* 2005; [4] – Pough 1980; [5] – Klein *et al.* 2005; [6] – Jessop *et al.* 2006;

Abreviaturas: (±Δ) incerteza; (a) parâmetro referente à interseção da curva com o eixo das ordenadas; (b) parâmetro referente à inclinação da curva; (C_(h+f)) circunferência do úmero somada à circunferência do fêmur; (L_(f)) comprimento do fêmur; (M) massa; (Orig.) original; (Rec.) recalculada; (Ref.) referência; (SVL) comprimento rostro-cloacal; (TL) comprimento total.

Ajuste do volume a uma parábola

O cálculo da massa a partir do volume de revolução de uma parábola que descreve a superfície dorsal de crocodilos, conforme proposto por Seebacher e colaboradores (1999), foi feito através da equação:

$$M_{(kg)} = 0,5\pi d(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8})$$

sendo d a densidade assumida para o espécime (no caso, $950 \pm 150 \text{ kg/m}^3$) e h a altura máxima do corpo do espécime, dada em metros.

A altura máxima considerada para o corpo do espécime UFRGS-PV-0629-T, foi assumida como sendo sobre a cintura pélvica, desde o topo do arco neural mais alto, entre as

vértebras sacrais, e a linha ventral entre o ísquio e o púbis. Foram tomadas cinco medidas para esta altura, sendo o seu valor médio e o seu desvio padrão igual a 494 ± 5 mm.

Como são conhecidas apenas as incertezas para as variáveis d e h a propagação da incerteza para a equação mostrada acima, foi calculada através da equação:

$$\Delta M_{(kg)} = \sqrt{(0,5\pi(2h + 5,19 \cdot 10^{-4}) \cdot \Delta h)^2 + (0,5\pi(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8}) \cdot \Delta d)^2}$$

Portanto a massa estimada para o espécime UFRGS-PV-0629-T, através desta metodologia, foi igual a 370 ± 60 (16%).

Influência individual de cada parâmetro sobre o quadrado da incerteza na massa estimada

A incerteza de uma determinada equação foi calculada a partir das incertezas individuais de cada parâmetro que compõe a equação em questão. A equação geral, conforme apresentada por Vuolo (1996) e já apresentada neste trabalho (Equação 5, p. XX), considera a raiz quadrada da soma dos quadrados do efeito de cada parâmetro da equação.

A soma dos quadrados de cada termo para se resolver a raiz quadrada da equação, mescla o efeito de cada um dos termos em um valor único e a análise de cada um dos termos separadamente, antes de se resolver a raiz, não representa uma relação direta do seu efeito individual sobre a incerteza total final. Sendo assim, optou-se por fazer essas comparações utilizando-se o quadrado da incerteza da massa estimada (ΔM^2), dessa forma elimina-se a raiz quadrada da equação e cada termo do somatório representa diretamente a influência de um único parâmetro sobre o valor total calculado.

Portanto, a equação considerada para a análise do efeito da incerteza de cada termo sobre o quadrado da incerteza total calculada é dada por:

$$\Delta M^2 = \left(\frac{\partial M}{\partial a} \cdot \Delta a\right)^2 + \left(\frac{\partial M}{\partial b} \cdot \Delta b\right)^2 + \left(\frac{\partial M}{\partial c} \cdot \Delta c\right)^2 + \dots$$

sendo Δa , Δb , Δc , ... as incertezas de cada um dos parâmetros e $\frac{\partial M}{\partial a}$, $\frac{\partial M}{\partial b}$, $\frac{\partial M}{\partial c}$, ... são as derivadas parciais de M com relação a cada um dos parâmetros.

Para os modelos em escala, nos quais a massa é estimada por:

$$M = V_{mod} \cdot \bar{F}^3 \cdot d$$

o quadrado da incerteza é dado como:

$$\Delta M^2 = (3\bar{F}^2 V_{mod} d \cdot \Delta \bar{F})^2 + (\bar{F}^3 V_{mod} \cdot \Delta d)^2 + (\bar{F}^3 d \cdot \Delta V_{mod})^2$$

sendo o primeiro termo – $(3\bar{F}^2 V_{mod} d \cdot \Delta \bar{F})^2$ – a contribuição da incerteza do fator de escala médio sobre o quadrado da incerteza da massa estimada, o segundo – $(\bar{F}^3 V_{mod} \cdot \Delta d)^2$ – a contribuição da incerteza da densidade, e o terceiro termo – $(\bar{F}^3 d \cdot \Delta V_{mod})^2$ – a contribuição da incerteza do volume calculado para o modelo.

Para os modelos estatísticos de regressão linear, a massa é estimada por:

$$M = 10^a \cdot X^b$$

e o quadrado de sua incerteza é dado como:

$$\Delta M^2 = (10^a X^b \cdot \ln 10 \cdot \Delta a)^2 + (10^a X^b \cdot \ln X \cdot \Delta b)^2$$

sendo, neste caso o termo – $(10^a X^b \cdot \ln 10 \cdot \Delta a)^2$ – referente à contribuição da incerteza do parâmetro a e o termo – $(10^a X^b \cdot \ln X \cdot \Delta b)^2$ – a contribuição da incerteza do parâmetro b sobre o quadrado da incerteza total para a massa estimada.

Por último, a massa estimada a partir da equação:

$$M = 0,5\pi d(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8})$$

teve as variáveis d e h avaliadas individualmente, através de cada um dos termos da equação para o quadrado da incerteza da massa estimada, que é dada por:

$$\Delta M^2 = [0,5\pi(2h + 5,19 \cdot 10^{-4}) \cdot \Delta h]^2 + [0,5\pi(h^2 + 5,19 \cdot 10^{-4}h + 8 \cdot 10^{-8}) \cdot \Delta d]^2$$

As tabelas abaixo apresentam os valores das variáveis utilizadas em cada uma das metodologias e os efeitos individuais que a incerteza destas variáveis tem sobre o quadrado da incerteza total da massa estimada.

Tabela 12 – Contribuições individuais da incerteza dos parâmetros, utilizados nas estimativas a partir dos modelos em escala, sobre o quadrado da incerteza total da massa estimada.

Modelos	Massa (kg) $\pm \Delta M$	Variáveis consideradas			ΔM^2	Contribuição individual das incertezas de cada parâmetro			
		\bar{F} $\pm \Delta \bar{F}$	d $\pm \Delta d$	V_{mod} $\pm \Delta V$		$\left(\frac{\partial M}{\partial \bar{F}} \cdot \Delta \bar{F}\right)^2$	$\left(\frac{\partial M}{\partial d} \cdot \Delta d\right)^2$	$\left(\frac{\partial M}{\partial V} \cdot \Delta V\right)^2$	
Argila	M ₁	351 ±189 (54%)	11 ±2 (17%)	0,95 ±0,15 (16%)	279 ±19 (7%)	35.734 (100%)	32.070 (90%)	3.078 (8,4%)	586 (1,6%)
	M ₂	355 ±190 (53%)	11 ±2 (17%)	0,95 ±0,15 (16%)	273 ±6 (2%)	35.990 (100%)	32.790 (91%)	3.147 (8,8%)	54 (0,2%)
Plástico	M ₁	333 ±111 (33%)	17,3 ±1,0 (6%)	0,95 ±0,15 (16%)	67 ±16 (24%)	12.357 (100%)	3.175 (26%)	2.763 (22%)	6.420 (52%)
	M ₂	393 ±98 (25%)	17,3 ±1,0 (6%)	0,95 ±0,15 (16%)	79 ±7 (9%)	9.550 (100%)	4.416 (46%)	3.843 (40%)	1.292 (14%)
3D		379 ±209 (55%)	15 ±3 (18%)	0,95 ±0,15 (16%)	119,2 ±0,8 (1%)	43.676 (100%)	40.079 (91,76%)	3.590 (8,22%)	7 (0,02%)

Abreviaturas: (Δd) incerteza na densidade, em kg/L; ($\Delta \bar{F}$) incerteza no fator de escala médio; (ΔM) incerteza na massa estimada, em kg; (ΔM^2) incerteza, ao quadrado, na massa estimada, em kg²; (ΔV) incerteza na medida do volume do modelo, em mL; (d) densidade, kg/L; (\bar{F}) fator de escala médio; (M_1) massas estimadas a partir do volume de areia medido em proveta; (M_2) massas estimadas a partir do volume de areia pesado; (V_{mod}) volume do modelo, em mL.

Tabela 13 – Contribuições individuais da incerteza dos parâmetros, obtidos para a equação de regressão, sobre o quadrado da incerteza total da massa estimada.

Referências	Massa (kg) $\pm\Delta M$	Variáveis consideradas		ΔM^2	Contribuição individual das incertezas de cada parâmetro		
		a $\pm\Delta a$	b $\pm\Delta b$		$\left(\frac{\partial M}{\partial a} \cdot \Delta a\right)^2$	$\left(\frac{\partial M}{\partial b} \cdot \Delta b\right)^2$	
[1]	Orig.	720* ± 380 (53%)	-1,11 ----	2,73 $\pm 0,09$ (3%)	$1,5 \cdot 10^{11}$ (100%)	----	$1,5 \cdot 10^{11}$ (100%)
	Rec.	830* ± 310 (37%)	-1,1 $\pm 0,1$ (9%)	2,75 $\pm 0,05$ (2%)	$9,6 \cdot 10^{10}$ (100%)	$3,6 \cdot 10^{10}$ (38%)	$5,9 \cdot 10^{10}$ (62%)
[2]	Orig.	200 ± 320 (160%)	-6,288 $\pm 0,5$ (8%)	3,222 $\pm 0,181$ (6%)	100.986 (100%)	52.308 (52%)	48.678 (48%)
	Rec.	230 ± 150 (67%)	-6,2 $\pm 0,2$ (3%)	3,21 $\pm 0,08$ (2%)	23.141 (100%)	10.833 (47%)	12.308 (53%)
[3]	Rec.	1.340 ± 580 (43%)	-5,8 $\pm 0,1$ (2%)	3,35 $\pm 0,06$ (2%)	338.728 (100%)	95.242 (28%)	243.485 (72%)
	Rec.	380 ± 180 (48%)	-9,8 $\pm 0,1$ (1%)	3,39 $\pm 0,08$ (2%)	33.912 (100%)	7.820 (23%)	26.092 (77%)
[4;5]	Rec.	360* ± 170 (47%)	-1,84 $\pm 0,08$ (4%)	3,13 $\pm 0,08$ (3%)	$2,8 \cdot 10^{10}$ (100%)	$4,3 \cdot 10^9$ (15%)	$2,4 \cdot 10^{10}$ (85%)

* Valores finais divididos por mil para serem apresentados sob a mesma unidade, *i.e.* quilogramas.

[1] – Anderson *et al.* 1985; [2] – Christiansen e Fariña 2004; [3] – Farlow *et al.* 2005; [4] – Klein *et al.* 2005; [5] – Jessop *et al.* 2006;

Abreviaturas: (Δa) incerteza no parâmetro que calcula a interseção da curva de regressão; (Δb) incerteza no parâmetro que calcula a inclinação da curva de regressão; (ΔM) incerteza na massa estimada, em kg; (ΔM^2) incerteza, ao quadrado, na massa estimada, em kg²; (ΔV) incerteza na medida do volume; (a) parâmetro referente à interseção da curva com o eixo das ordenadas; (b) parâmetro referente à inclinação da curva; (**Orig.**) original; (**Rec.**) recalculada.

Tabela 14 – Efeito das incertezas da altura da cintura pélvica e da densidade sobre o quadrado da incerteza total da massa estimada ajustando o volume do espécime UFRGS-PV-0629-T a uma parábola.

Referência	Massa (kg) $\pm\Delta M$	Variáveis consideradas		ΔM^2	Contribuição individual das incertezas de cada parâmetro	
		h $\pm\Delta h$	d $\pm\Delta d$		$\left(\frac{\partial M}{\partial h} \cdot \Delta h\right)^2$	$\left(\frac{\partial M}{\partial d} \cdot \Delta d\right)^2$
Seebacher <i>et al.</i> (1999)	370 ± 60 (16%)	0,494 $\pm 0,005$	950 ± 150 (16%)	3.322 (100%)	$5,8 \cdot 10^{-5}$ ($<0,01\%$)	3.322 ($>99,99\%$)

Abreviaturas: (Δd) incerteza na densidade, em kg/m³; (Δh) incerteza na medida da altura da cintura pélvica, em m; (ΔM) incerteza na massa estimada, em kg; (ΔM^2) incerteza, ao quadrado, na massa estimada, em kg²; (d) densidade, em kg/m³; (h) altura da cintura pélvica, em m.

ANEXO B – MORFOMETRIA

Tabela 1 – Medidas (em mm) para referência dos ossos da cintura pélvica do espécime UFRGS-PV-0629-T.

<i>Esquerdo</i>	<i>Direito</i>	<i>Ossos</i>
		Ílio
290	282	Comprimento
148	155	Altura máxima
71	81	Altura a partir da crista supra-acetabular
40	42	Profundidade do acetábulo
97	131	Comprimento do acetábulo
82	101	Altura do acetábulo
99	105	Comprimento da crista supra-acetabular
12	19	Espessura da crista supra-acetabular
80	51	Comprimento da asa pré-acetabular
20	12	Largura da asa pré-acetabular
47	48	Altura da asa pré-acetabular à base da incisura cranial
229	154	Comprimento da asa pós-acetabular
81	68	Largura da asa pós-acetabular sobre a fossa medial
68	75	Altura da asa pós-acetabular à base da incisura caudal
54	60	Comprimento do pedúnculo púbico
61	47	Largura do pedúnculo púbico
15	21	Comprimento do pedúnculo isquiático
44	43	Largura do pedúnculo isquiático
130	115	Comprimento entre as incisuras, cranial e caudal
123	109	Comprimento da articulação com o púbis
98	128	Comprimento da articulação com o ísquio
		Púbis
371	387	Comprimento
94	113	Comprimento da placa pubo-isquiática
280	283	Comprimento da plataforma
69	38	Largura máxima da plataforma
37	62	Altura máxima da parede lateral da plataforma
25	36	Altura mínima da parede lateral da plataforma
71	69	Comprimento da expansão bulbosa distal
46	31	Largura da expansão bulbosa distal
	95	Largura do canal pélvico
	87	Altura do canal pélvico ao topo do púbis
		Ísquio
367	352	Comprimento
67	95	Comprimento da placa pubo-isquiática
287	300	Comprimento da plataforma
49	34	Largura máxima da plataforma
65	59	Altura máxima da plataforma incluindo a quilha cranioventral
78	87	Comprimento da expansão bulbosa distal
34	57	Largura da expansão bulbosa distal
	28	Largura do canal pélvico
	80	Altura do canal pélvico ao topo do ísquio

Tabela 2 – Medidas (em mm) para referência dos ossos do membro posterior do espécime UFRGS-PV-0629-T.

<i>Esquerdo</i>	<i>Direito</i>	
		Fêmur
459	465	Comprimento
69	67	Largura da cabeça
68	44	Altura da cabeça
128	136	Comprimento da porção proximal
112	118	Altura do trocânter maior
35	32	Largura do trocânter maior em sua porção média
56	64	Comprimento do quarto trocânter
33	33	Largura do quarto trocânter
74	79	Maior largura na porção média
53	55	Menor largura na porção média
138	114	Largura mediolateral da porção distal
79	82	Largura caudocranial da porção distal sobre o côndilo medial
61	69	Largura caudocranial da porção distal sobre a fossa poplíteica
91	96	Largura caudocranial da porção distal sobre o côndilo lateral
79	80	Altura da base do côndilo lateral
		Tíbia
----	284	Comprimento
----	109	Maior largura na porção proximal
----	84	Menor largura na porção proximal
----	50	Maior largura na porção média
----	30	Menor largura na porção média
----	72	Maior largura na porção distal
----	43	Menor largura na porção distal
		Fíbula
----	302	Comprimento
----	59	Maior largura na porção proximal
----	36	Menor largura na porção proximal
----	40	Maior largura na porção média
----	32	Menor largura na porção média
----	65	Maior largura na porção distal
----	57	Menor largura na porção distal
----	41	Comprimento da tuberosidade cranial
----	19	Largura da tuberosidade cranial

Tabela 3 – Medidas (em mm) das vértebras do rauissúquio UFRGS-PV-0629-T (*Prestosuchus chiniquensis*).
Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	-----	-----	-----
2	50,26	47,94	123,00
3	61,94	63,60	141,70
4	53,53	60,20	143,45
5	62,04	71,62	154,61
6	58,60	74,37	144,48
7	75,00	78,00	146,22
8	65,70	59,30	148,60
9	64,00	59,00	145,00
10	72,00	67,00	-----
11	72,00	75,00	158,00
12	70,00	63,00	151,00
13	66,00	61,00	150,00
14	68,00	65,00	153,00
15	70,00	65,00	155,00
16	66,00	59,00	152,00
17	67,00	64,00	155,00
18	68,00	64,00	155,00
19	73,00	65,00	157,00
20	68,00	63,00	160,00
21	70,00	65,00	168,00
22	71,00	72,00	170,00
23	71,00	70,00	172,00
24	76,00	75,00	176,00
25	74,00	77,00	176,00
26	-----	-----	-----
27	72,00	76,00	177,00
28	89,00	79,00	194,00
29	87,00	86,00	196,00
30	86,00	76,00	-----

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

Tabela 4 – Medidas (em mm) das vértebras do rincossauro UFRGS-PV-0408-T (*Hyperodapedon sp.*). Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	22,72	42,95	-----
2	41,62	42,38	94,27
3	42,88	42,77	84,08
4	46,70	45,38	94,53
5	48,03	51,22	94,79
6	53,06	51,48	-----
7	-----	-----	-----
8	-----	-----	-----
9	48,23	52,70	-----
10	47,50	51,08	-----
11	50,41	43,22	107,75
12	44,37	52,56	100,37
13	42,12	49,71	104,85
14	44,25	38,74	96,54
15	39,24	36,14	93,33
16	44,84	39,33	-----
17	38,92	44,30	-----
18	41,59	44,22	86,05
19	37,00	42,14	89,04
20	38,43	41,73	88,43
21	37,81	38,76	-----
22	36,06	38,41	84,42
23	38,91	39,52	81,20
24	40,07	42,57	90,49
25	44,56	42,46	75,90
26	32,17	36,41	77,46
27	32,55	37,21	78,31
28	38,09	33,26	68,17
29	32,24	35,61	-----
30	31,49	36,53	65,40
31	29,58	29,79	59,65

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

Tabela 5 – Medidas (em mm) das vértebras de um jacaré (*Caiman sp.*). Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	----	----	----
2	15,57	15,18	48,94
3	16,57	15,28	57,55
4	16,72	15,98	60,39
5	16,65	17,56	65,44
6	17,30	18,81	68,43
7	17,59	18,92	69,30
8	18,71	18,52	77,20
9	18,04	19,25	79,01
10	17,90	19,57	72,01
11	17,58	18,81	67,25
12	17,16	18,66	63,93
13	17,14	19,34	61,39
14	17,68	19,88	60,57
15	17,31	19,67	58,53
16	16,54	20,02	58,03
17	16,39	19,86	56,90
18	16,16	20,68	56,22
19	14,77	22,38	56,63
20	14,91	21,42	56,11
21	----	----	----
22	15,10	21,38	57,47
23	15,56	22,24	58,15
24	15,12	23,29	60,35
25	14,88	19,87	61,69
26	15,98	23,94	58,15
27	----	----	----
28	----	----	----
29	17,95	17,82	59,60
30	14,90	16,64	54,58
31	16,33	16,92	58,16

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

Tabela 6 – Medidas (em mm) das vértebras de um cachorro jovem (*Canis lupus familiaris*). Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	24,82	19,97	23,54
2	8,20	14,83	27,50
3	11,74	13,82	26,79
4	11,31	13,65	25,14
5	9,57	13,26	30,28
6	11,56	12,38	34,94
7	10,50	15,18	37,26
8	9,15	19,64	52,12
9	9,58	17,02	51,77
10	10,09	14,67	50,43
11	9,55	14,21	50,68
12	9,17	14,93	49,33
13	9,52	14,55	43,55
14	8,44	15,94	40,34
15	9,13	17,10	39,57
16	9,88	16,20	36,17
17	9,26	16,93	30,00
18	9,24	19,03	28,54
19	8,78	18,61	27,86
20	11,10	18,36	30,04
21	10,18	18,90	33,72
22	9,06	18,59	36,75
23	10,60	19,49	38,70
24	11,21	19,34	38,46
25	10,18	20,23	39,92
26	11,60	21,06	34,27
27	9,72	21,65	30,97
28	-----	-----	-----
29	-----	-----	-----
30	5,36	10,37	12,57
31	5,85	9,96	11,93
32	5,83	9,16	11,92
33	4,89	8,78	10,58
34	6,19	8,56	9,62
35	5,09	7,10	8,07

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

Tabela 7 – Medidas (em mm) das vértebras de um cachorro adulto (*Canis lupus familiaris*). Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	22,88	24,06	29,39
2	12,37	19,25	41,02
3	13,05	18,14	32,46
4	14,29	16,88	39,67
5	14,87	17,21	44,46
6	15,24	16,00	50,65
7	14,55	22,68	57,09
8	12,70	24,46	68,30
9	12,51	23,39	68,84
10	11,78	23,23	69,05
11	13,23	22,91	69,30
12	12,98	21,65	66,35
13	12,70	21,81	62,14
14	12,44	22,85	54,15
15	-----	-----	-----
16	12,60	24,10	48,05
17	12,04	22,60	38,91
18	12,04	23,10	40,14
19	12,32	23,32	39,93
20	12,79	23,80	43,45
21	13,42	23,55	45,24
22	13,60	23,91	47,70
23	14,09	25,50	51,67
24	14,39	25,59	51,92
25	14,92	27,91	51,08
26	14,52	28,50	45,01
27	14,29	28,45	38,46
28	-----	-----	-----
29	-----	-----	-----
30	-----	-----	-----
31	7,25	11,49	16,03
32	7,44	10,48	13,91
33	7,70	10,82	13,53

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

Tabela 8 – Medidas (em mm) das vértebras de um albatroz (cf. *Diomedea sp.*). Linha horizontal marca o limite entre vértebras pré-sacrais e sacrais.

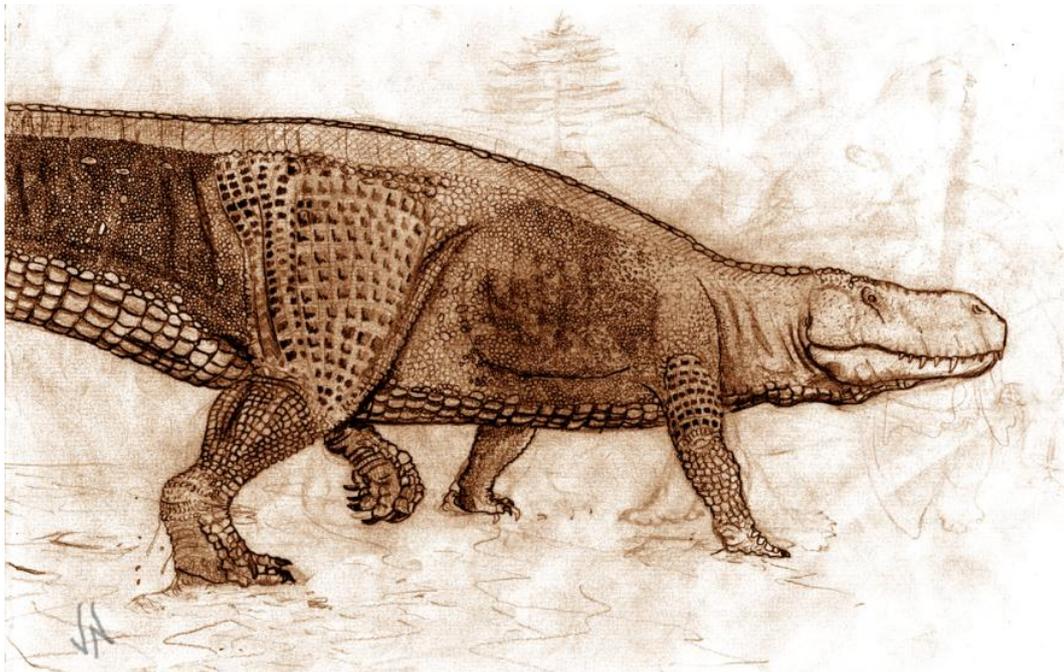
<i>Vértebra n°</i>	<i>H_{CV}</i>	<i>W_{CV}</i>	<i>H_V</i>
1	----	----	----
2	3,84	4,00	16,29
3	3,99	4,31	17,14
4	3,56	4,48	17,20
5	3,92	6,32	15,41
6	3,68	6,85	13,83
7	4,61	6,28	13,53
8	4,58	6,05	13,80
9	4,54	5,71	14,31
10	4,83	6,27	15,08
11	4,66	6,67	16,04
12	4,67	6,84	15,90
13	4,63	8,77	18,69
14	4,82	8,87	19,85
15	5,29	7,74	20,23
16	5,92	6,42	20,37
17	6,12	6,67	22,80
18	6,19	5,85	22,38
19	6,32	6,19	20,87
20	----	----	----

Abreviaturas: (*H_{CV}*) altura da porção caudal do centro vertebral; (*W_{CV}*) largura da porção caudal do centro vertebral; (*H_V*) altura total da porção caudal da vértebra;

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**ASPECTOS BIOMECÂNICOS E MORFOFUNCIONAIS DO ESQUELETO
APENDICULAR DE *PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS* (ARCHOSAURIA:
PSEUDOSUCHIA) E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A LOCOMOÇÃO**

Volume II
(Figuras)



ALEXANDRE LIPARINI

Porto Alegre
2011

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**ASPECTOS BIOMECÂNICOS E MORFOFUNCIONAIS DO ESQUELETO
APENDICULAR DE *PRESTOSUCHUS CHINIQUENSIS* (ARCHOSAURIA:
PSEUDOSUCHIA) E SUAS IMPLICAÇÕES PARA A LOCOMOÇÃO**

Volume II
(Figuras)

ALEXANDRE LIPARINI

Tese de Doutorado apresentada ao Programa
de Pós-graduação em Geociências como
requisito à obtenção do título de Doutor em
Ciências.

ORIENTADOR: Dr. Cesar L. Schultz

BANCA EXAMINADORA: Dr. Leonardo Alexandre Peyré Tartaruga
Dr. Richard Alfredo Fariña
Dr. Téo Veiga de Oliveira

Porto Alegre
2011

SUMÁRIO

Volume I

1	Introdução	8
1.1	Justificativa	10
1.2	Objetivos.....	10
2	Arcabouço teórico.....	11
2.1	Lito, Crono e Bioestratigrafia do Triássico no Rio Grande do Sul, Brasil.....	11
2.2	<i>Prestosuchus chiniquensis</i> – um rauissúquio do Triássico brasileiro.....	13
2.3	Evolução locomotora em arcossauros	15
3	Material e Métodos	45
3.1	Material.....	45
3.2	Métodos	47
4	Descrição	84
4.1	Cintura pélvica.....	84
4.2	Membro posterior	98
5	Resultados e Discussão.....	107
5.1	Estimava de massas	107
5.2	Reconstrução muscular da coxa de <i>Prestosuchus chiniquensis</i>	121
5.3	Momentos de flexão para a coluna vertebral.....	136
6	Inferências locomotoras e posturais.....	142
6.1	Postura bípede / quadrúpede.....	142

6.2 Postura planígrada / mesógrada / ortógrada.....	144
6.3 Padrões gerais de ativação muscular	148
6.4 Capacidade cursorial.....	150
6.5 Locomoção usual e estratégia de caça inferida.....	154
7 Comparações com grupos extintos	157
7.1 <i>Stratiotosuchus maxhecti</i> (Archosauria, Pseudosuchia)	157
7.2 Dinossauros basais – arcossauros avemetatarsais.....	160
7.3 <i>Tyrannosaurus rex</i> (Archosauria, Ornithosuchia)	163
8 Conclusões	168
Referências	171
Anexo A – Dados complementares à estimativa de massa.....	182
Anexo B – Morfometria.....	198

Volume II

Figuras	209
---------------	-----

FIGURAS

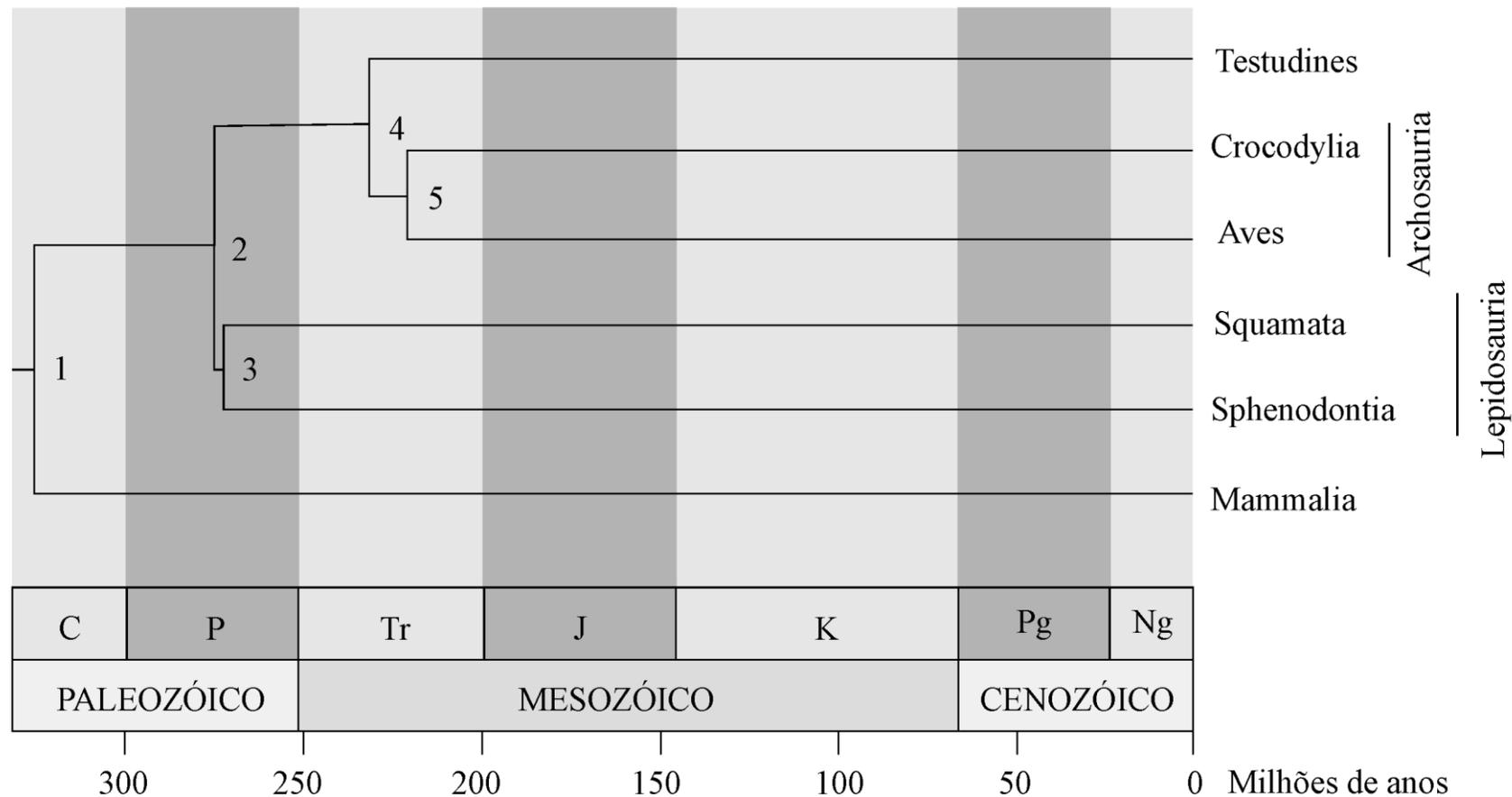


Figura 1 – Relação filogenética, baseada em dados moleculares, mostrando os pontos de diversificação entre as principais linhagens de amniotas (Nó 1). O Nó 2 representa os répteis e o 3 os lepidossauros. O Nó 4 não tem nome definido, enquanto o Nó 5 representa os arcossauros. **Abreviaturas:** (C) Carbonífero; (J) Jurássico; (Ng) Neógeno; (P) Permiano; (Pg) Paleógeno; (Tr) Triássico. Traduções: (K) Cretáceo. (Retirado de Hedges e Kumar, 2009, p. 376 – disponível em <http://timetree.org/book.php> [último acesso 05/08/2011].)

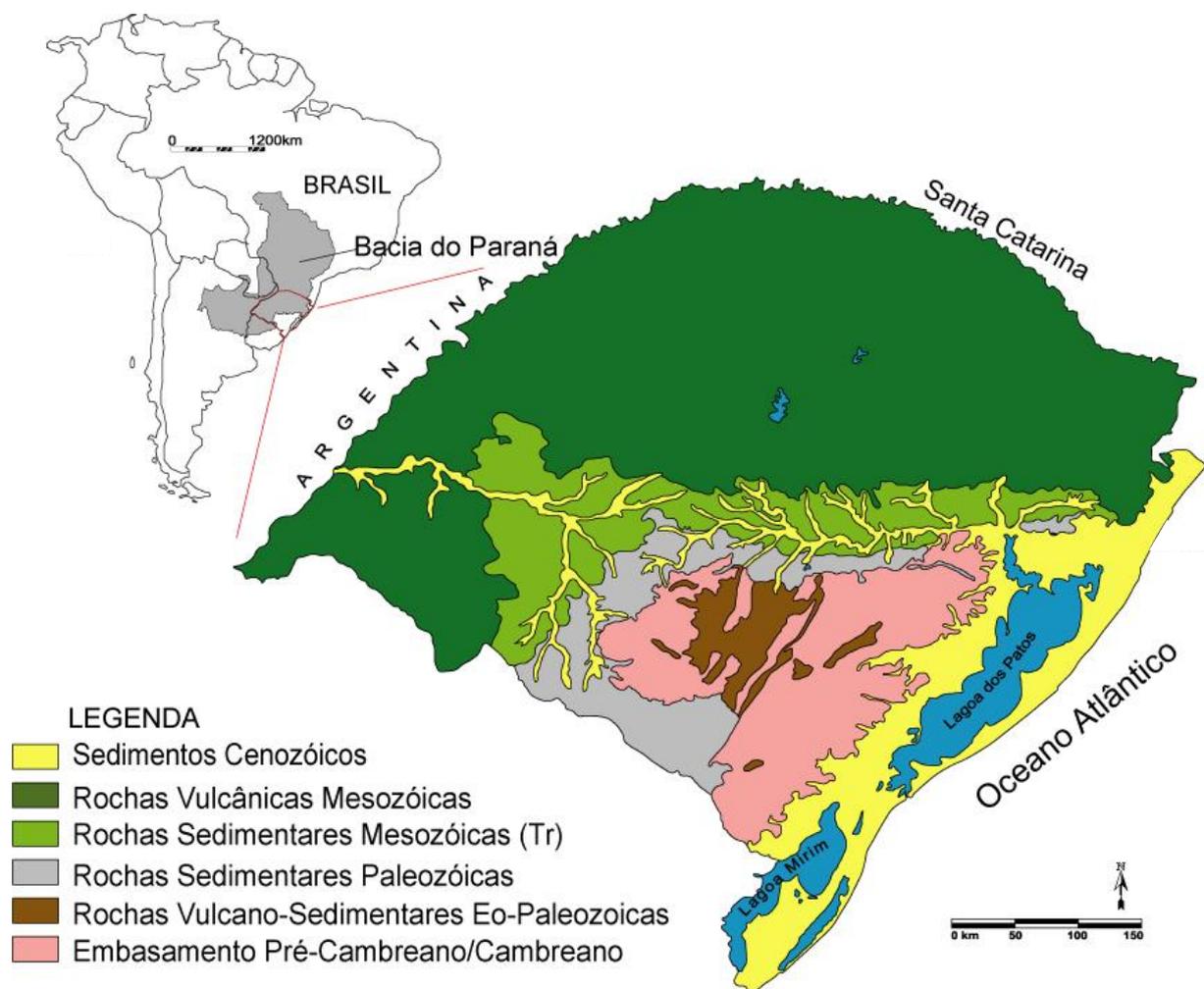


Figura 2 – Área de ocorrência do Triássico Médio e Superior no Estado do Rio Grande do Sul.

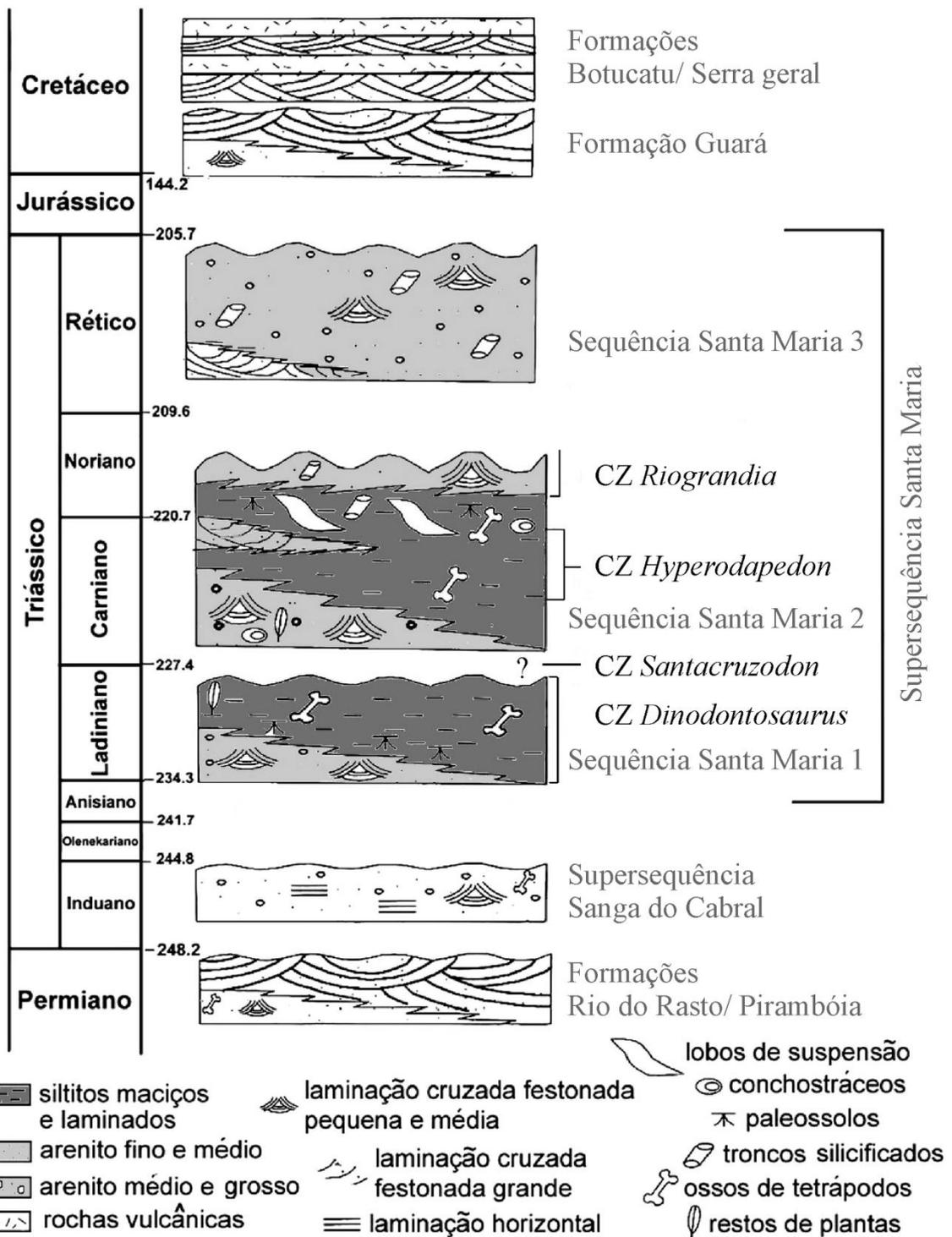


Figura 3 – Sequências deposicionais e cenozonas (CZ) do Triássico Médio e Superior (Supersequência Santa Maria) da Bacia do Paraná. (Modificado de Zerfass *et al.*, 2003, p. 90, Fig. 4.)

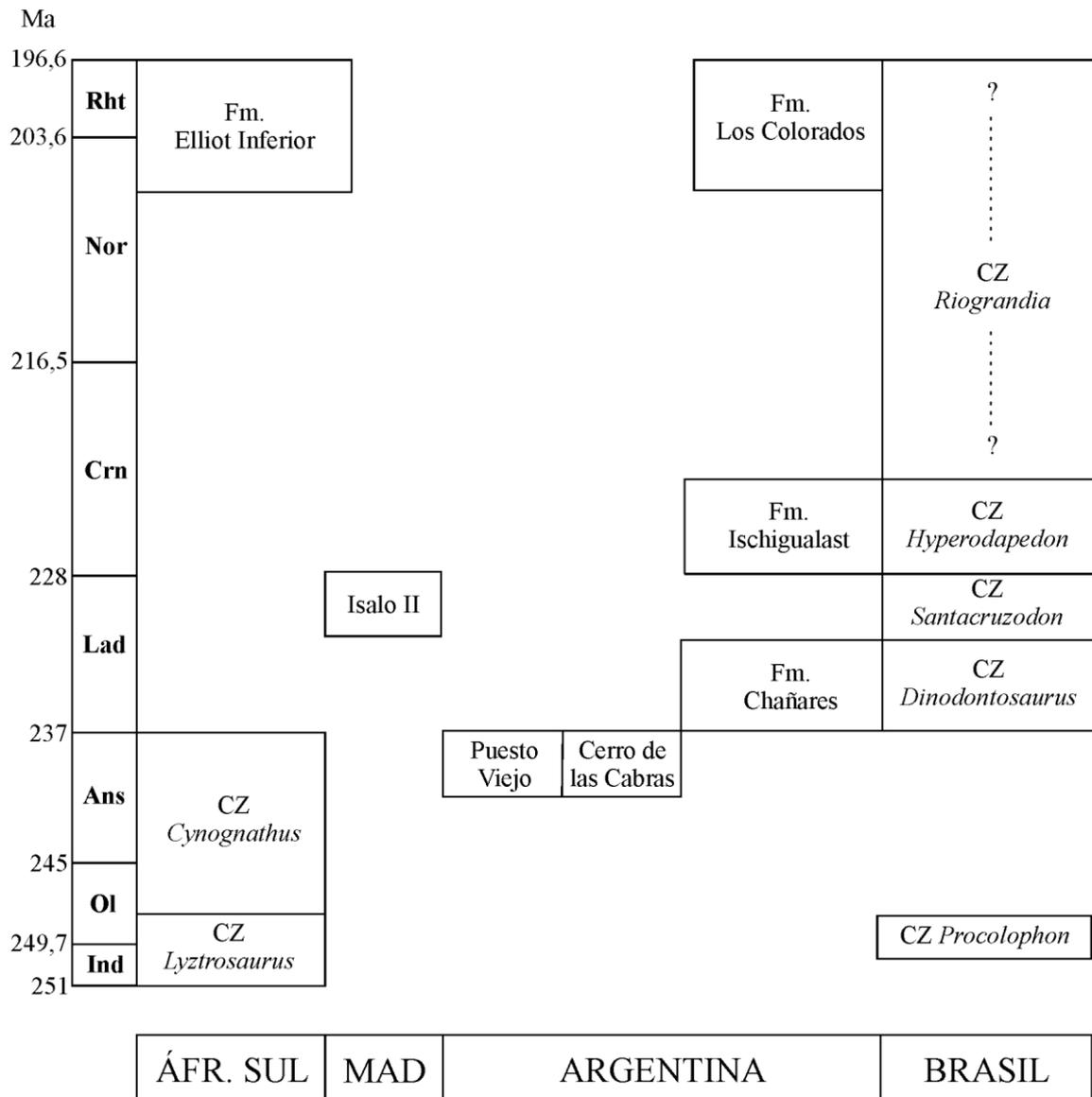


Figura 4 – Correlações entre as propostas para associações faunísticas entre Brasil, Argentina, Madagascar (MAD) e África do Sul (ÁFR. SUL). **Abreviaturas:** (Ans) Anisiano; (Crn) Carniano; (CZ) Cenozona; (Fm.) Formação; (Ind) Induano; (Lad) Ladiniano; (Ma) Milhões de anos; (Nor) Noriano; (Oi) Olenekiano; (Rht) Rético. (Modificado de Soares *et al.*, 2010, p. 337, Fig. 5.)



Figura 5 – Representação de *Prestosuchus chiniquensis*, ilustrando o aspecto geral dos rauissúquios. Reconstrução de Adolfo Bittencourt.

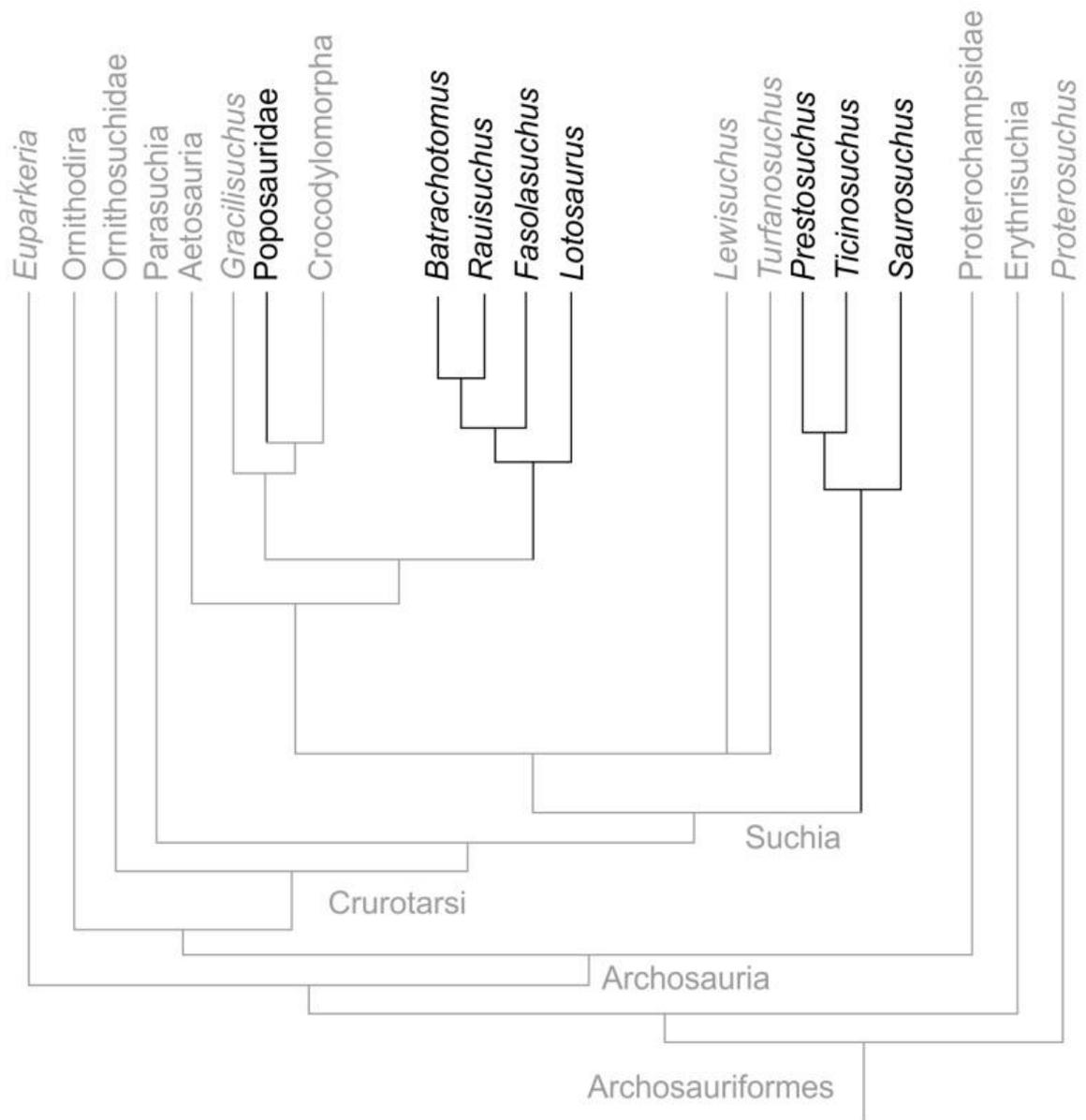


Figura 6 – Hipótese filogenética na qual os gêneros tradicionalmente agrupados como rauissúquios (destacados) intermeiam outros grupos de arcossauros crurotarsais. (Modificado de Parrish, 1993, p. 290, Fig. 1.)

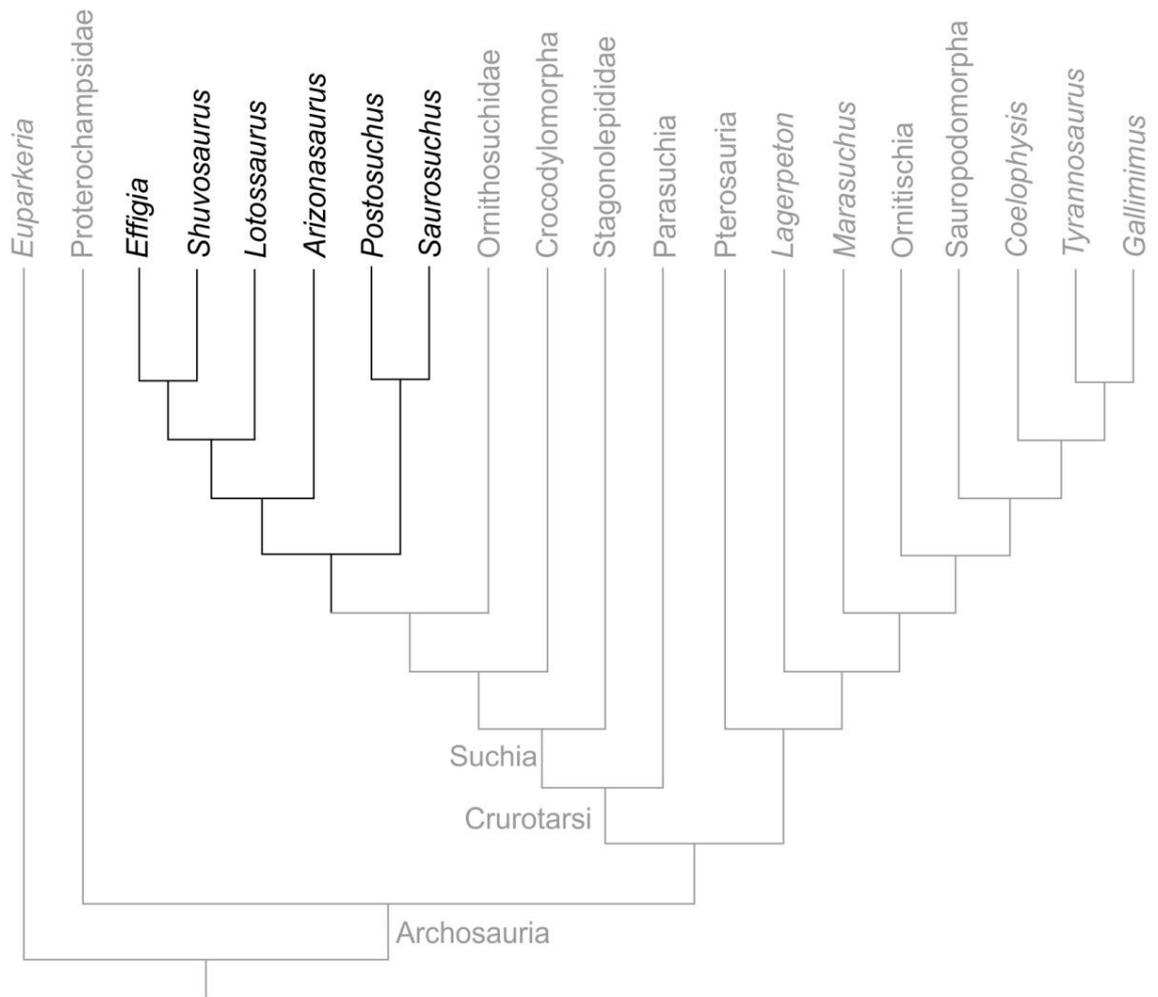


Figura 7 – Exemplo de hipótese filogenética onde os gêneros, tradicionalmente classificados como rauissúquios (destacados), estão todos exclusivamente reunidos em um único agrupamento. (Modificado de Nesbitt & Norell, 2006, p. 1047, Fig. 3.)

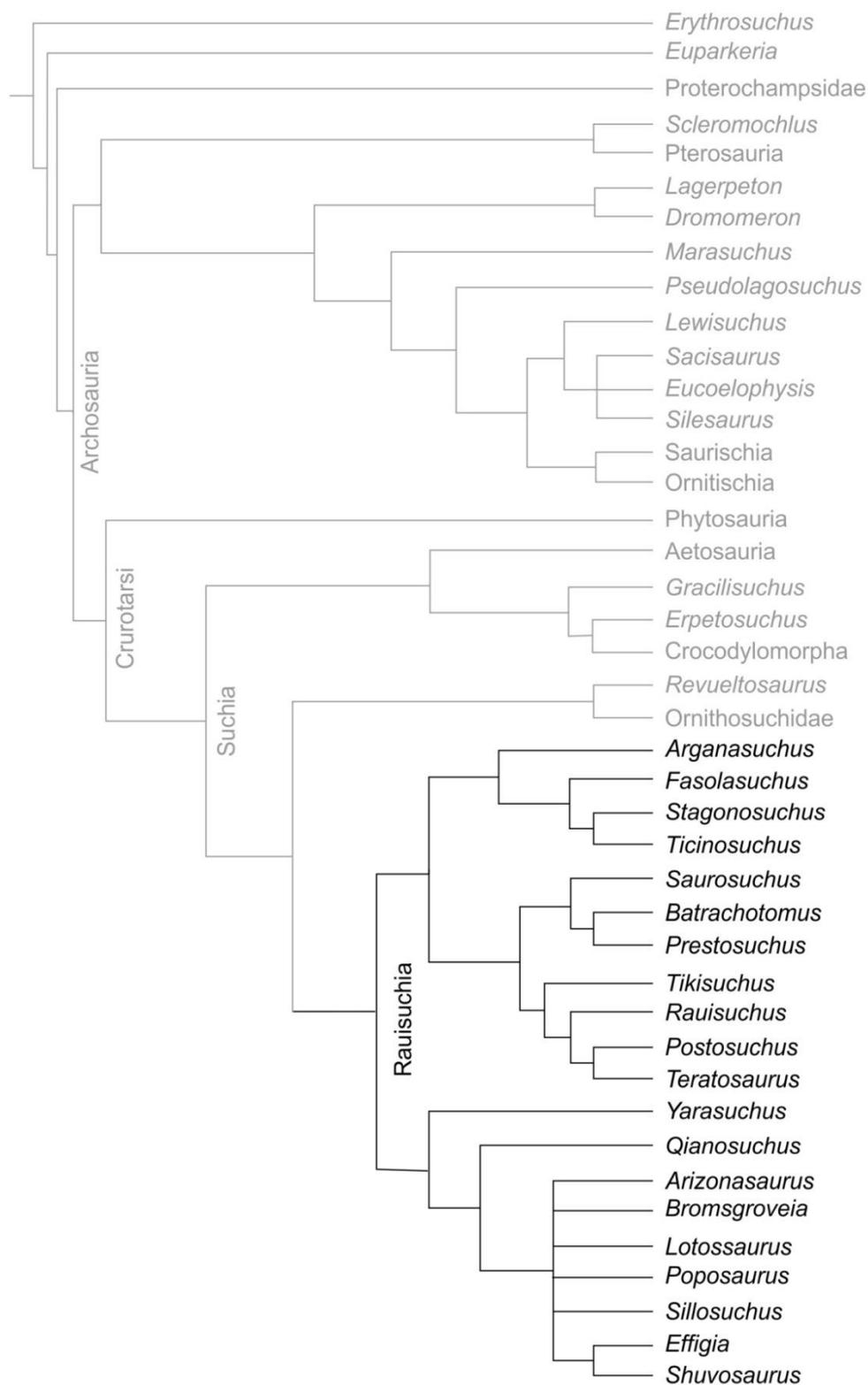


Figura 8 – Hipótese filogenética entre arcossauros apresentada por Brusatte e colaboradores (2010), com destaque para os gêneros normalmente classificados como rauissúquios. (Modificado de Brusatte *et al.*, 2010, p. 16, Fig. 5.)

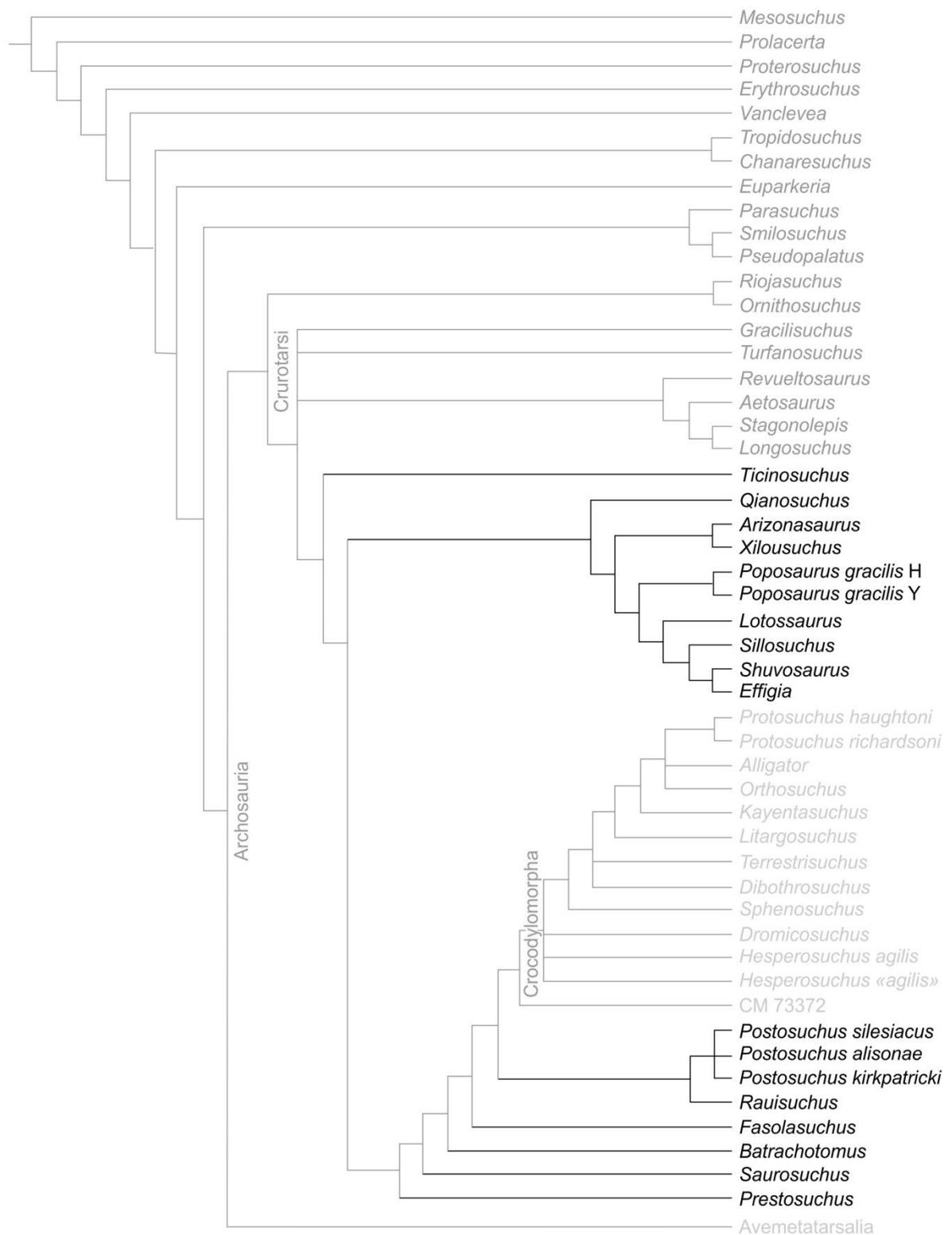


Figura 9 – Hipótese filogenética para arcossauros apresentada por Nesbitt (2011), com destaque para os gêneros normalmente classificados como raissúquios. (Modificado de Nesbitt, 2011, p. 189, Fig. 51.)

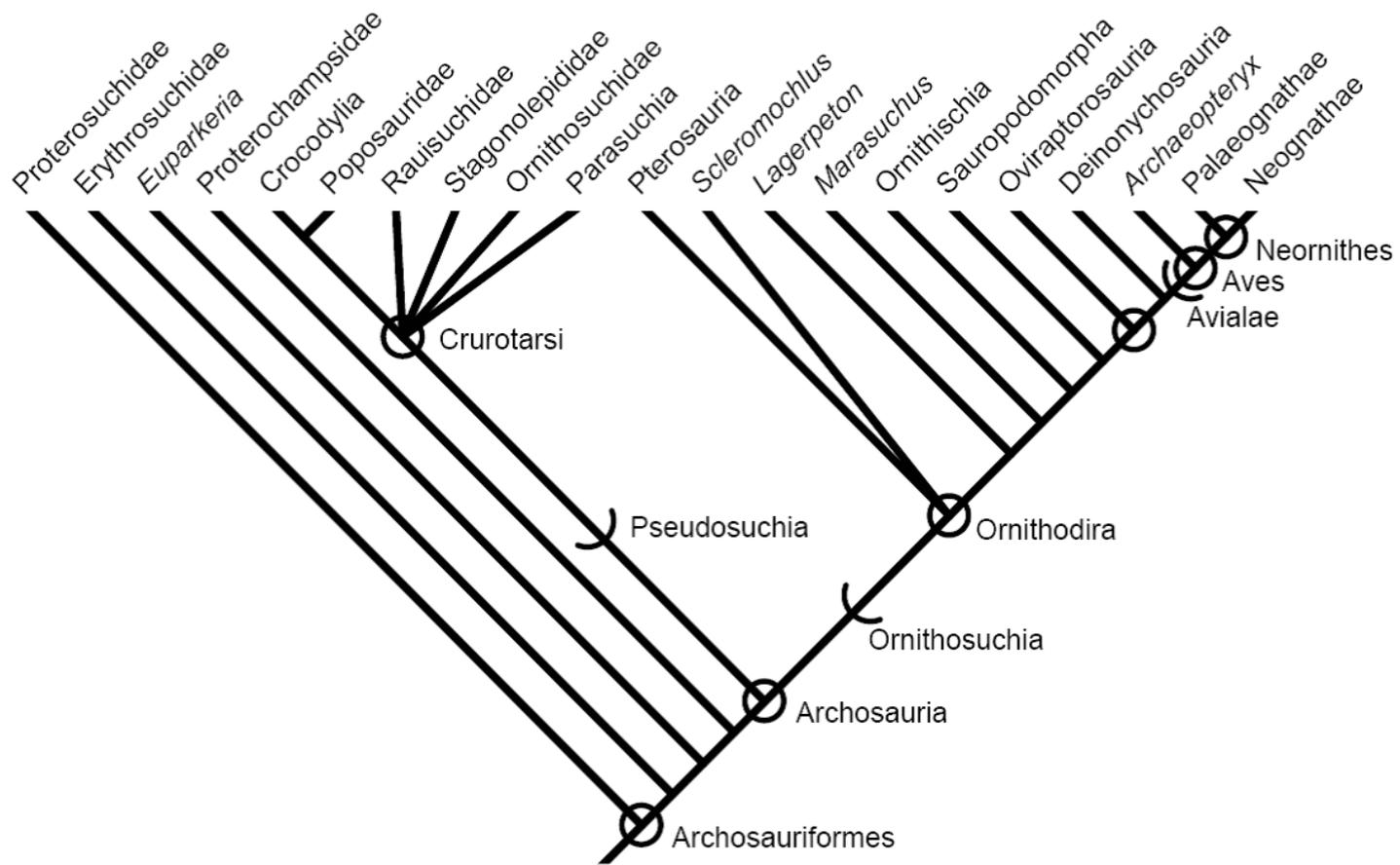
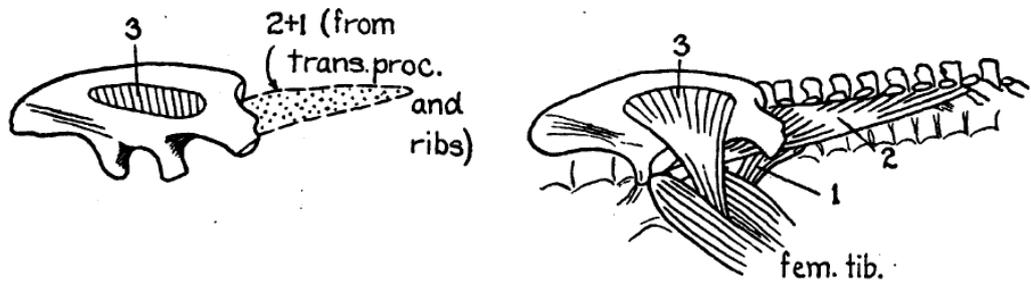
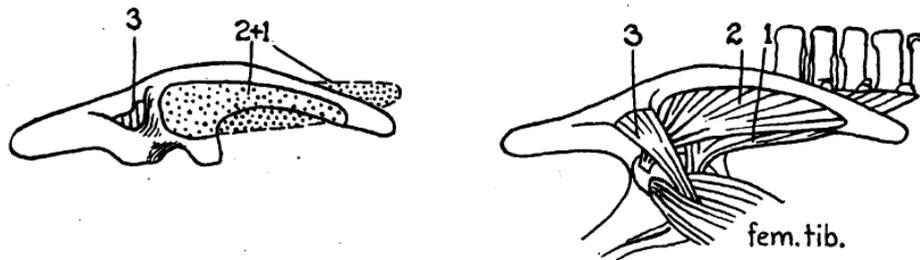


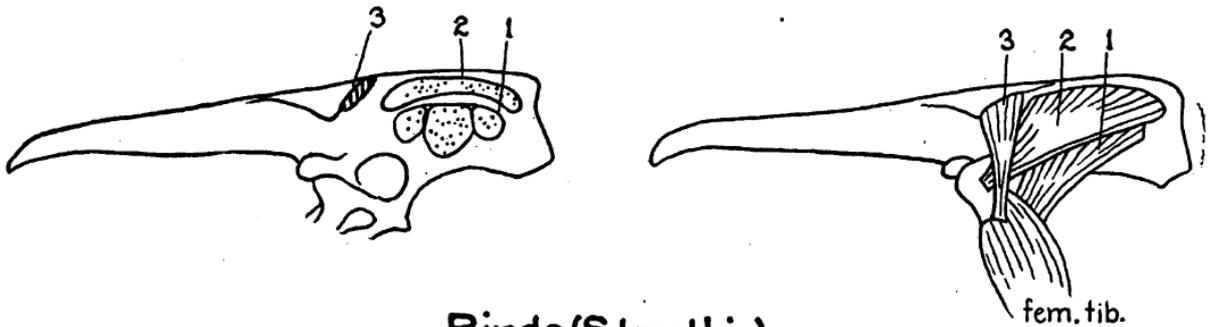
Figura 10 – Relação filogenética consensual para arcossauriformes (Archosauriformes), apresentando os nomes válidos de seus grupos internos. Círculos representam táxons definidos com base nodal e semicírculos definição com base estemática. (Retirado de Senter, 2005, p. 3, Fig. 1.)



Saurischians (Tyrannosaurus)



Ornithischians (Corythosaurus)



Birds (Struthio)

Figura 11 – Comparação entre os ílios e alguns grupos musculares reconstruídos de um saurísquio (*Tyrannosaurus sp.*), um ornitísquio (*Corythosaurus sp.*) e uma ave atual (*Struthio sp.*). 1 e 2 representam o *M. pubo-ischio-femoralis internus* das aves e 3 o *M. ilio-femoralis*. Notar que o *M. ilio-femoralis* se origina na superfície externa do ílio nos três grupos. No entanto, nas aves e nos ornitísquios, estaria restrito à crista acima do acetábulo. (Retirado de Romer 1923a, p. 142, Fig. 1.)

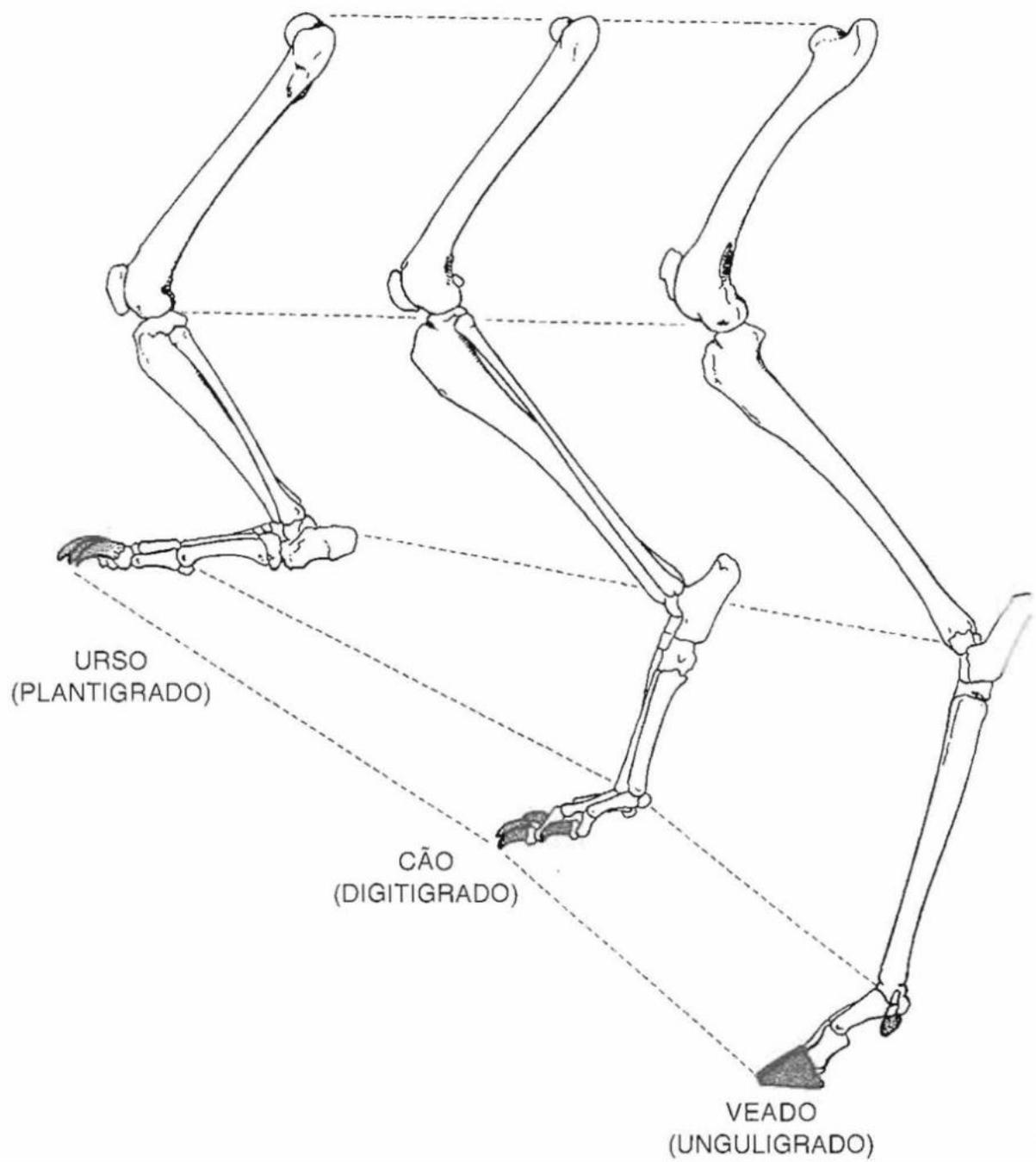


Figura 12 – Postura para os dedos do pé. (Retirado de Hildebrand e Goslow, 2000, p. 436, Fig. 24.5.)

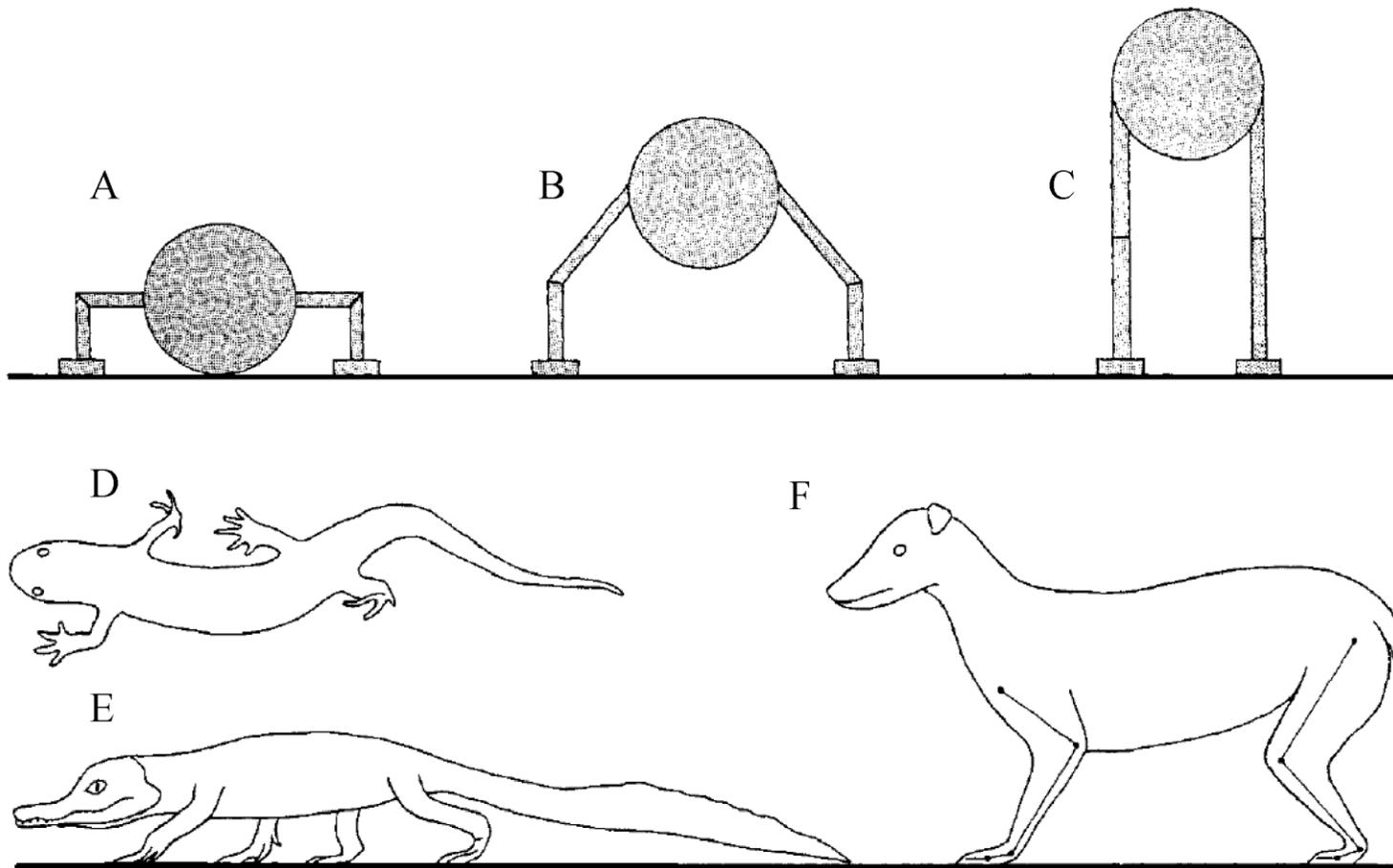


Figura 13 – Categorização dos tipos posturais propostos por Charig (1972) para os arcossauros. (A), postura planígrada; (B), mesógrada; (C) órtógrada; (D), animal com postura planígrada em vista dorsal, mostrando a ondulação lateral do corpo ao se locomover; (E), crocodilo adotando uma postura mesógrada, ao se locomove em velocidades relativamente mais altas; (F), mamífero em postura órtógrada. (Modificado de Charig, 1972, p. 129, Fig. 5.)

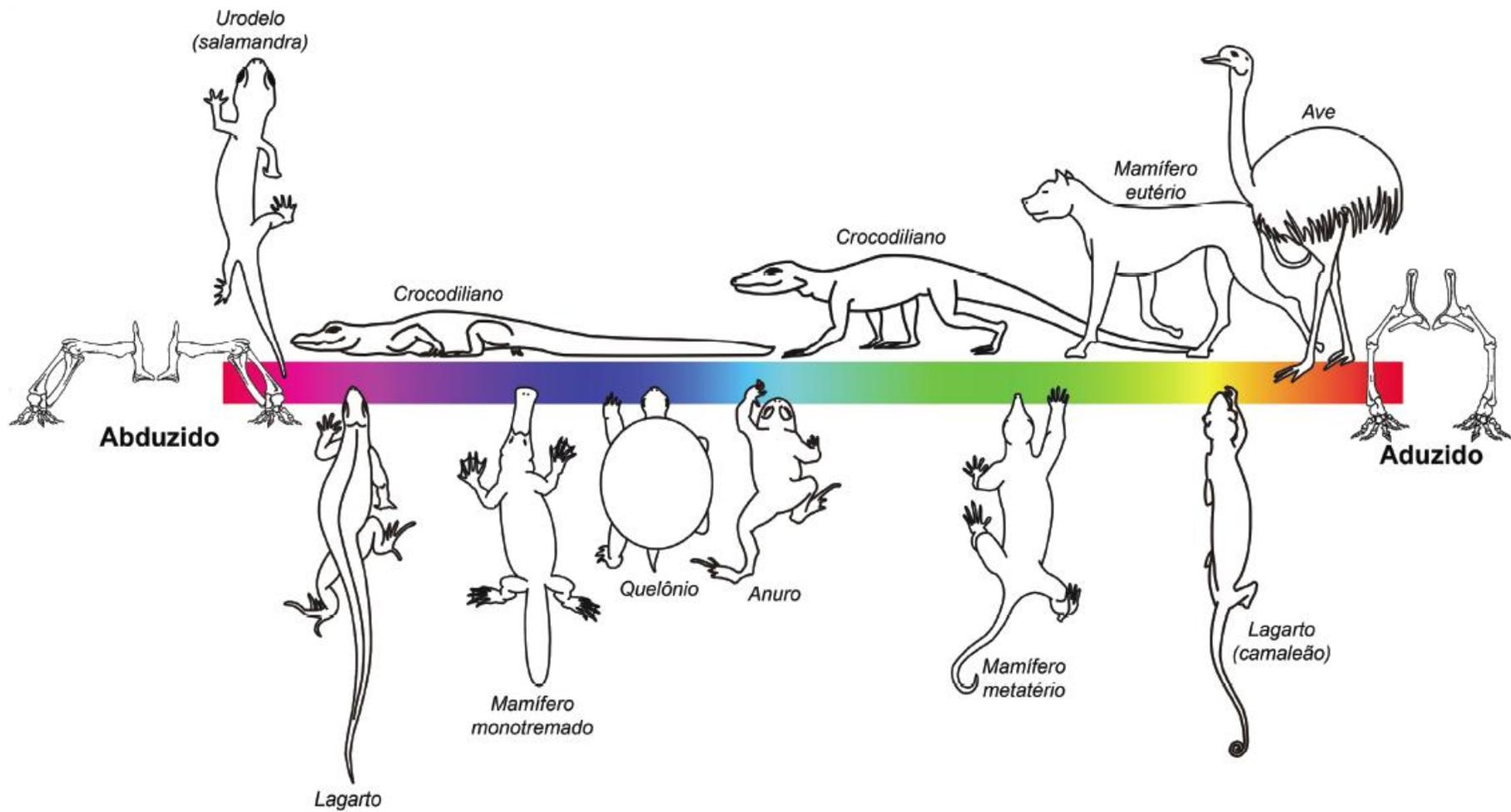


Figura 14 – Espectro postural encontrado nos tetrápodes atuais. (Retirado de Oliveira, 2010, p. 21, Fig. 10.)

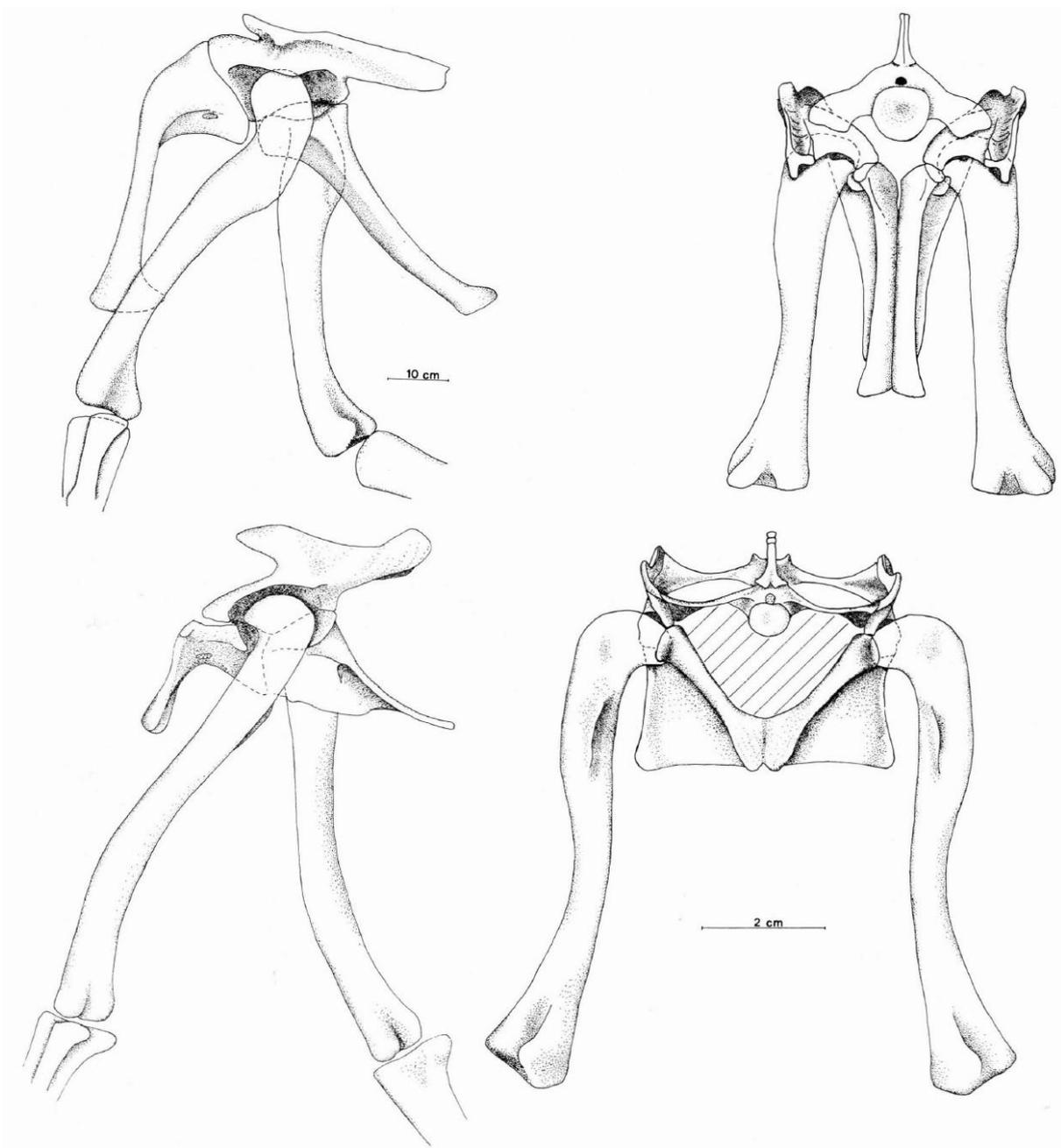


Figura 15 – Diferenças entre a pélvis de rauissúquios e dinossauros. Cintura pélvica e fêmur do rauissuquídeo *Saurosuchus* (linha superior) e do dinossauro *cf. Lagerpeton* (linha inferior), em vista lateral esquerda (à esquerda) e posterior (à direita). Em *Saurosuchus*, púbis e ísquio alongados estão associados à articulação do tipo crurotarsal do tornozelo e a tibia é mais curta do que o fêmur. Em *Lagerpeton*, púbis e ísquio curtos (característica, a princípio, basal) está associada à articulação mesotarsal avançada, característica considerada derivada, e a tibia é mais comprida do que o fêmur. (Retirado de Bonaparte, 1984, p. 216, Fig. 5.)

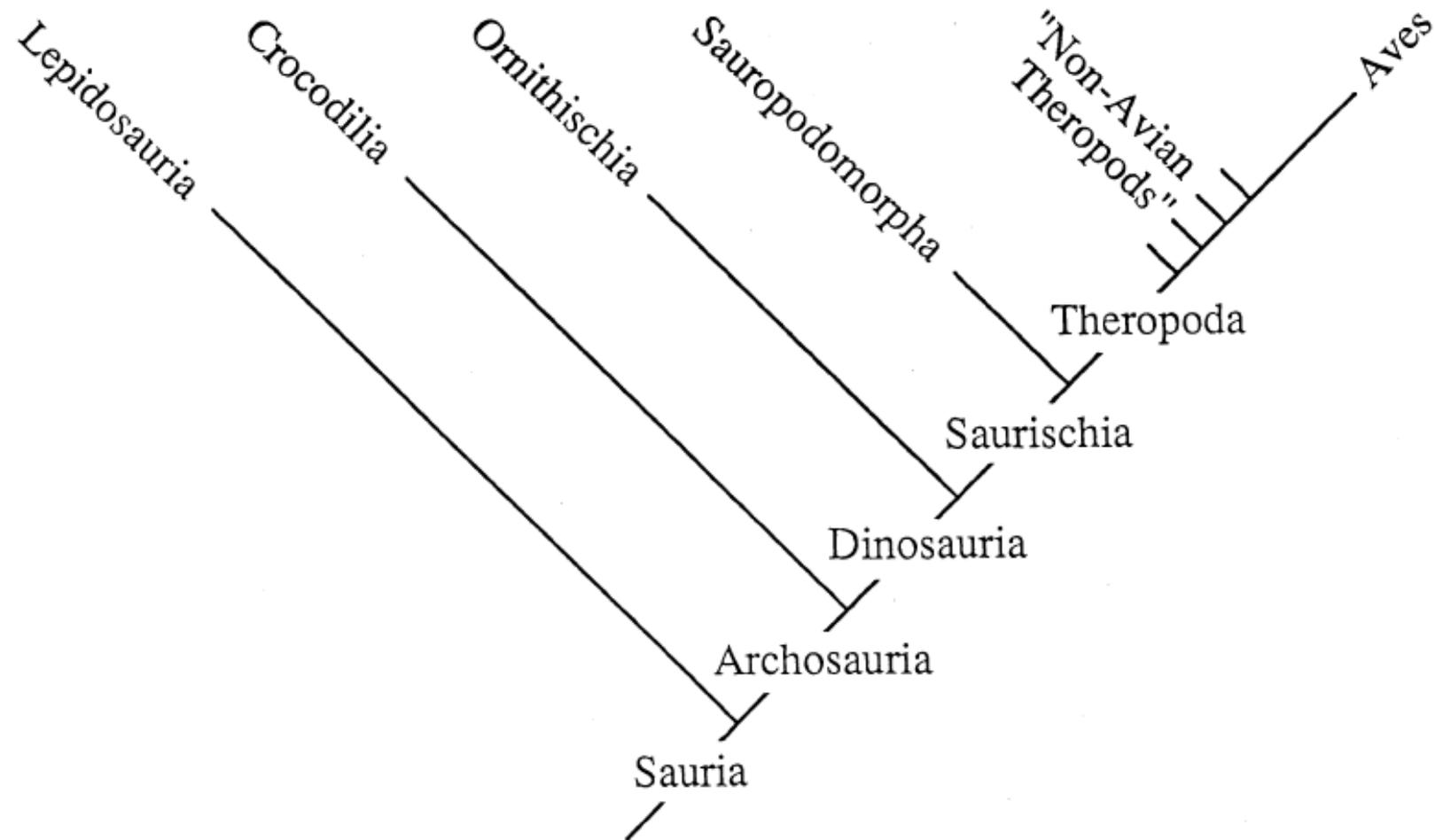


Figura 16 – Relação filogenética de Sauria. (Retirado de Gatesy, 1990, p. 172, Fig. 1A.)

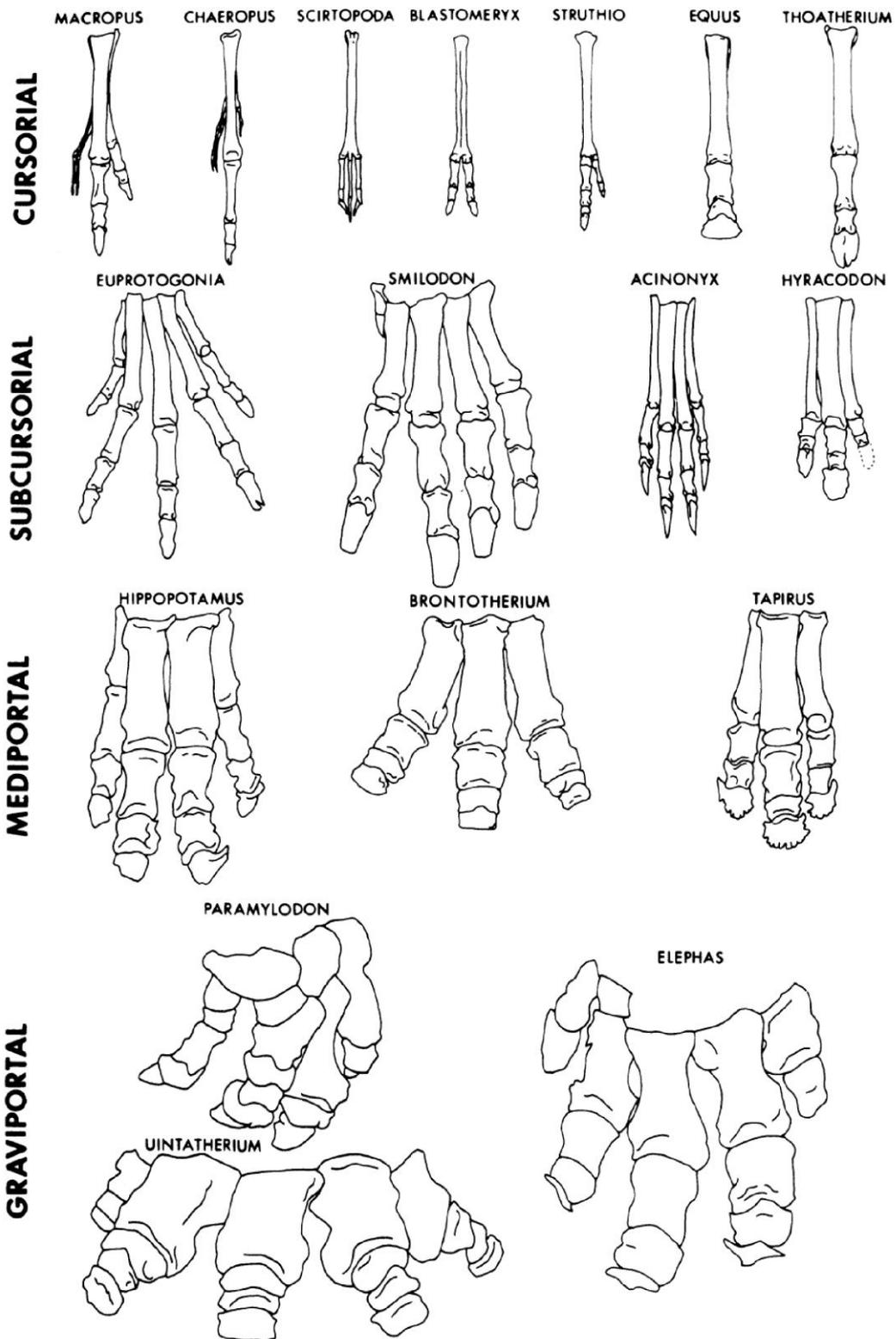


Figura 17 – Comparação entre as patas traseiras de alguns quadrúpedes com diferentes hábitos locomotores. Dentro de cada categoria os gêneros com maiores capacidades cursoriais estão à direita. (Retirado de Coombs, 1978, p. 401, Fig. 3.)

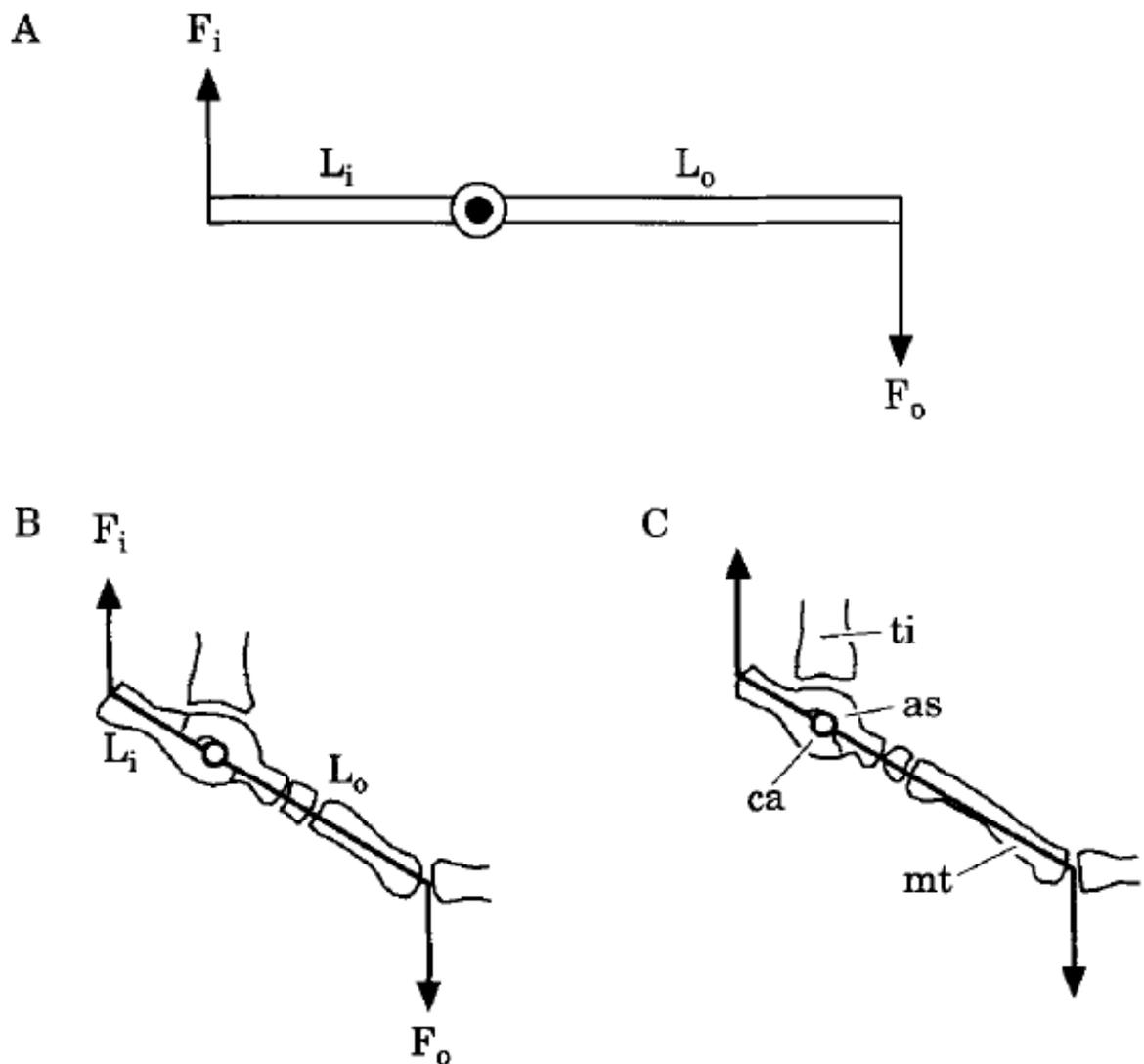


Figura 18 – Articulação do tornozelo como uma alavanca. (A), representação esquemática de uma alavanca, na qual o eixo de rotação (círculo preenchido) se localiza entre a força aplicada (F_i) e a força de resistência (F_o). Comparação entre mamíferos com postura plantígrada (B) e digitígrada (C) na fase de propulsão da marcha, quando apenas os dígitos estão em contato com o solo independente da postura. Notar um maior tamanho relativo do braço de momento da força aplicada (L_i) no modelo plantígrado (representado pela tuberosidade do calcâneo), ao passo que, no modelo digitígrado o braço de momento da força de resistência (L_o), representado pelos metatarsais (**mt**), é relativamente maior nos digitígrados. **Abreviaturas:** (**as**) astrágalo; (**ca**) calcâneo; (**ti**) tibia. (Retirado de Carrano, 1997, p. 85, Fig. 3.)

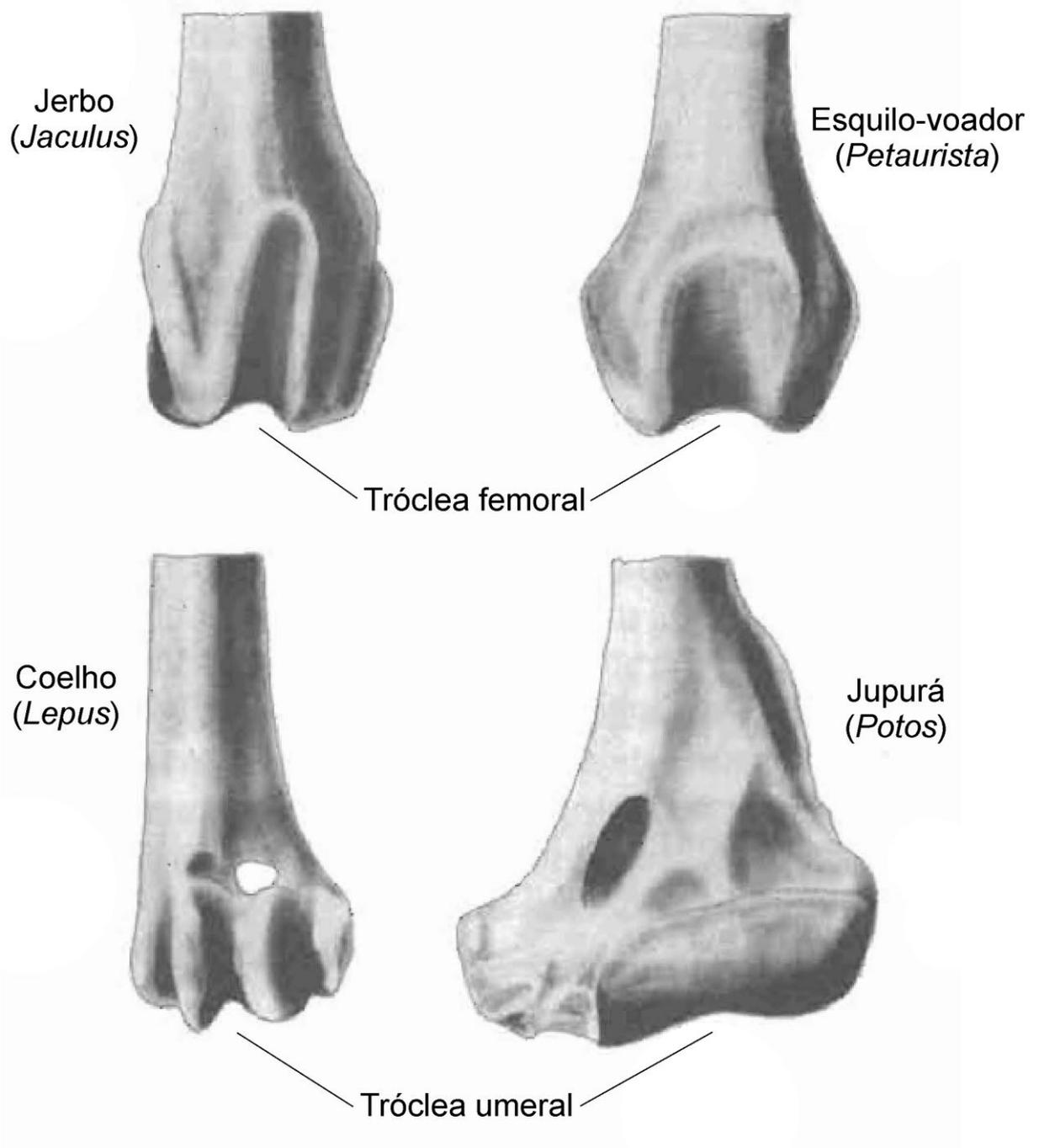


Figura 19 – Diferenças morfológicas entre as articulações de mamíferos com distintas capacidades cursoriais. Coluna da esquerda com representantes cursoriais/saltadores e da direita com representantes de trepadores. Linha superior, porção articular distal do úmero esquerdo, e linha inferior, porção articular distal do fêmur (todos em vista cranial). Notar a marcada profundidade da tróclea, que limita o grau de liberdade das articulações nos animais cursoriais/saltadores. (Modificado de Hildebrand e Goslow, 2000, p. 446, Fig. 24.17.)

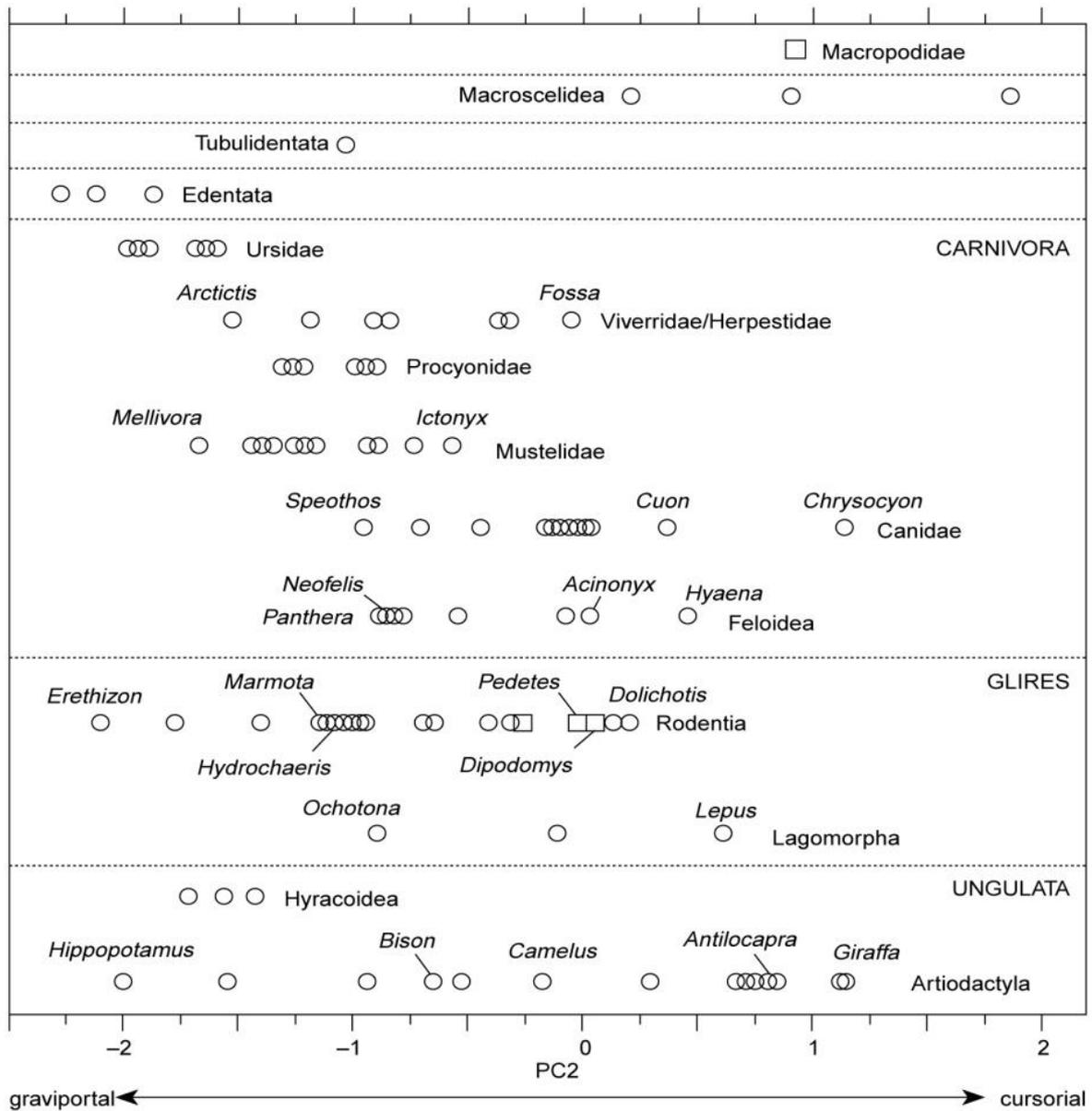


Figura 20 – "Espectro cursorial" observado em mamíferos, com os extremos graviportal à esquerda e cursorial à direita. (Retirado de Carrano, 1999, p. 33, Fig. 1.)

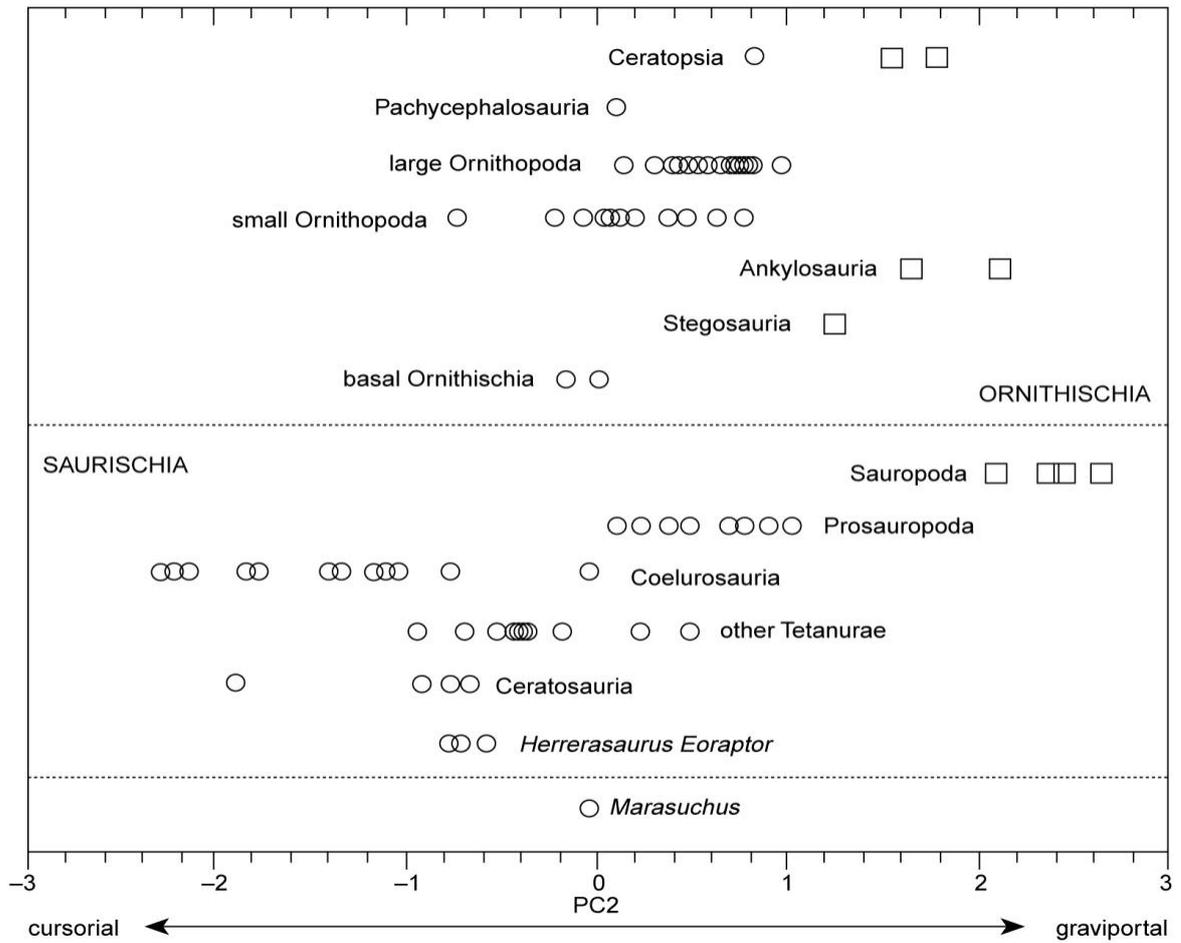


Figura 21 – "Espectro cursorial" observado em dinossauros. Notar que, nesta figura, a capacidade cursorial aumenta à medida que se desloca para a esquerda do gráfico, ao contrário da forma como foi apresentado na Figura 20. (Retirado de Carrano, 1999, p. 37, Fig. 4.)

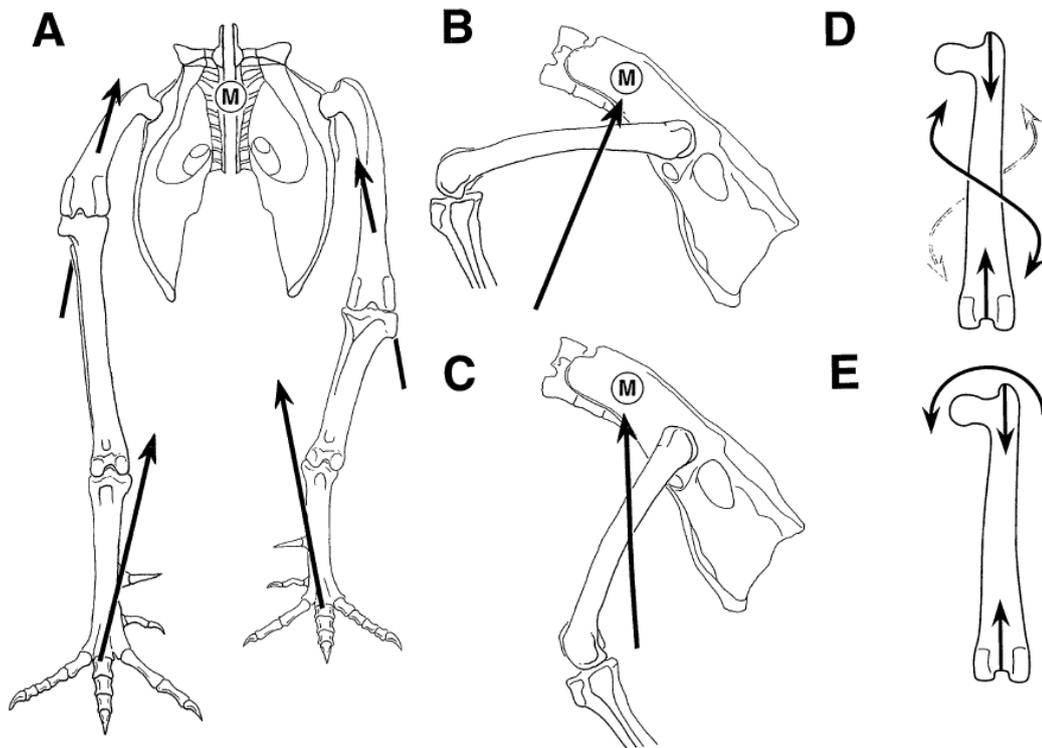


Figura 22 – Diferença nas ações de forças para diversas posturas femorais. (A), vista anterior da cintura pélvica e dos membros posteriores de uma ave (*Gallus*). Membro direito no início da fase de suporte da marcha e membro esquerdo na etapa final da fase de suporte. Setas partindo dos pés indicam a força de reação do solo direcionada para o centro de massa (M) do animal. As setas cortando o fêmur em (A) indicam como a força de reação do solo atua sobre o fêmur, quando transferida para este osso nas suas distintas posições. (B), início da fase de suporte, com o fêmur mais horizontalizado, logo quando o animal apoia o pé no solo, sendo o peso todo transferido para este membro (membro esquerdo em vista lateral). Seta mostra a força de reação do solo cortando o fêmur, quase que transversalmente, o que gera as tensões mostradas em (D). (C), no final da fase de suporte, com o fêmur mais verticalizado, pouco antes de retirar o pé do solo, estando todo o seu peso sobre este membro. Seta indica a direção da força de reação do solo que atravessa o fêmur, quase que ao longo do eixo de sua diáfase, gerando forças de tensões distintas sobre o fêmur, como mostradas em (E). (Retirado de Carrano, 1998, p. 453, Fig. 1.)

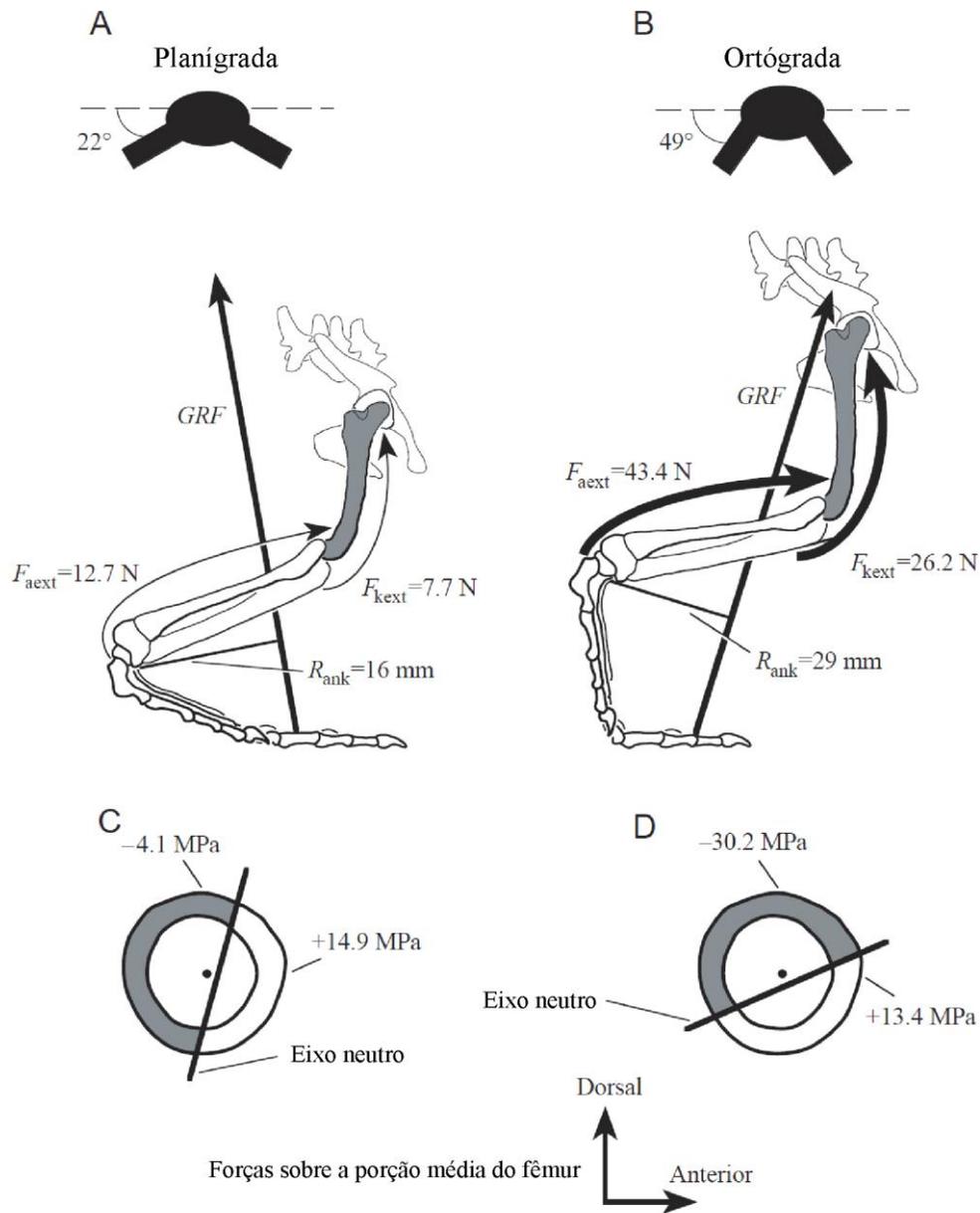


Figura 23 – Diferenças no braço de momento da resistência exercida pela força de reação do solo (**GRF**) sobre a articulação do tornozelo (**R_{ank}**) e as tensões sobre o fêmur à medida que uma postura mais próxima à ortógrada é assumida por lagartos (*Iguana iguana*). Valores da força, braço de momento e tensões no instante de maiores tensões sobre o fêmur durante a marcha em: (A), uma postura mais planigrada (fêmur a 22° do plano horizontal); e (B), em uma postura mais ortógrada (49°). Posição cinemática dos membros ilustrada em vista lateral direita em (A) e (B), com o fêmur sombreado e o sentido do movimento ocorre para a direita. Setas indicam as linhas de ação dos principais grupos musculares e da GRF. R_{ank} é maior quando o animal assume uma postura mais ortógrada, o que faz os músculos extensores do pé (F_{aext}) exercerem maiores forças (linhas de ação mais espessa em B) para manter o tornozelo em equilíbrio. Maior F_{aext} resulta em maior força exercida pelos extensores da perna (F_{kext}), para manter o equilíbrio do joelho. (C) e (D), seção transversal do fêmur, em sua porção média, apresentando os valores de compressão (sombreado, expresso, convencionalmente, pelos valores negativos) e tração (expresso pelos valores positivos). Maiores F_{kext} levam a maiores forças de compressão na região "dorsal" do fêmur, quando este assume uma postura mais parasagital (D). No entanto, menores valores de tração são observados na porção "anterior" do fêmur ao assumir uma postura mais parasagital. **Abreviaturas:** (**mm**) milímetros; (**MPa**) megapascal; (**N**) newton. (Modificado de Blob e Biewener, 2001, p. 1117, Fig. 10.)

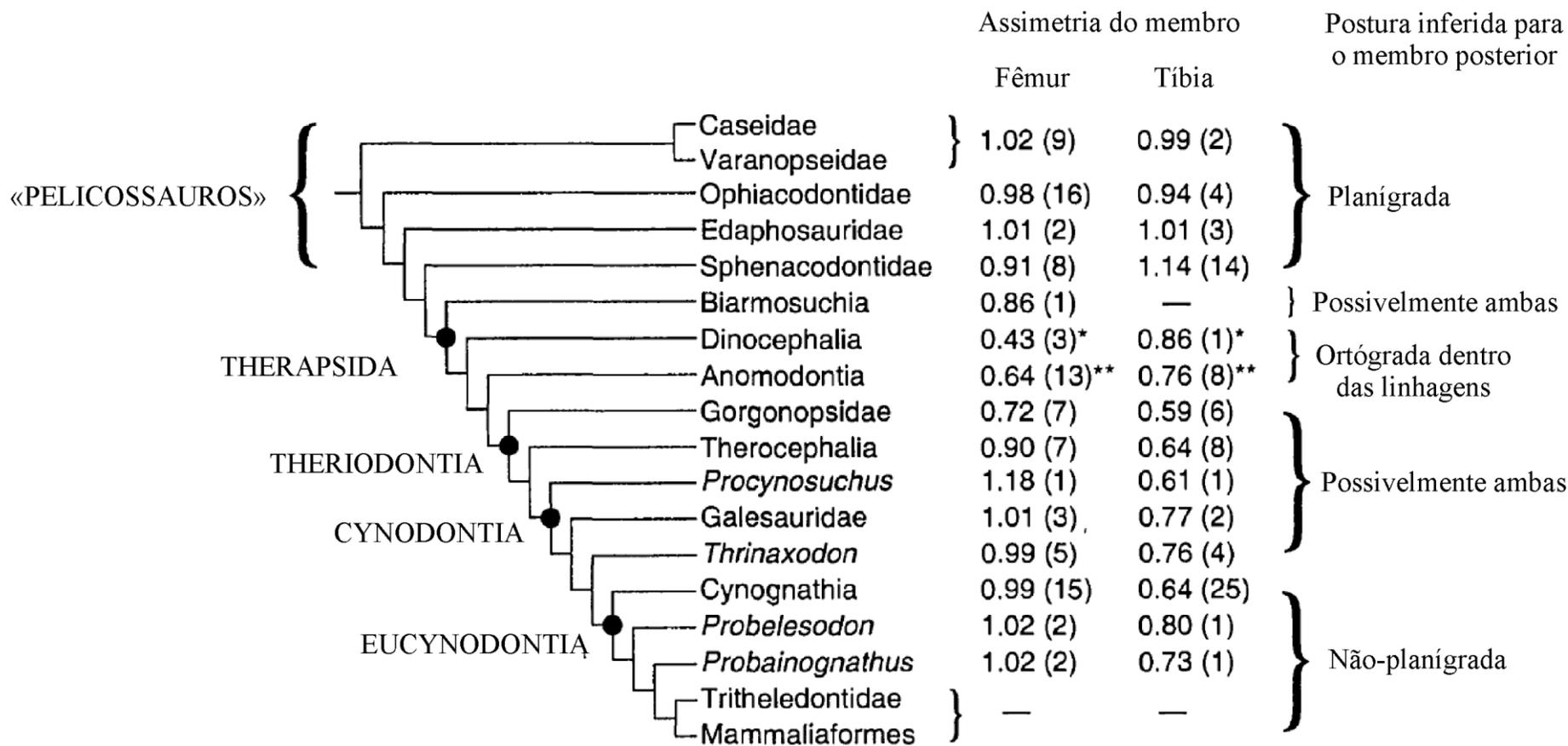


Figura 24 – Cladograma ilustrando representantes da linhagem de sinápsidos, os índices de simetria para a seção transversal do fêmur e da tíbia e a postura inferida para os membros. Número de amostras para a análise da assimetria dos ossos do membro entre parêntesis. (Modificado de Blob, 2001, p. 15, Fig. 1)

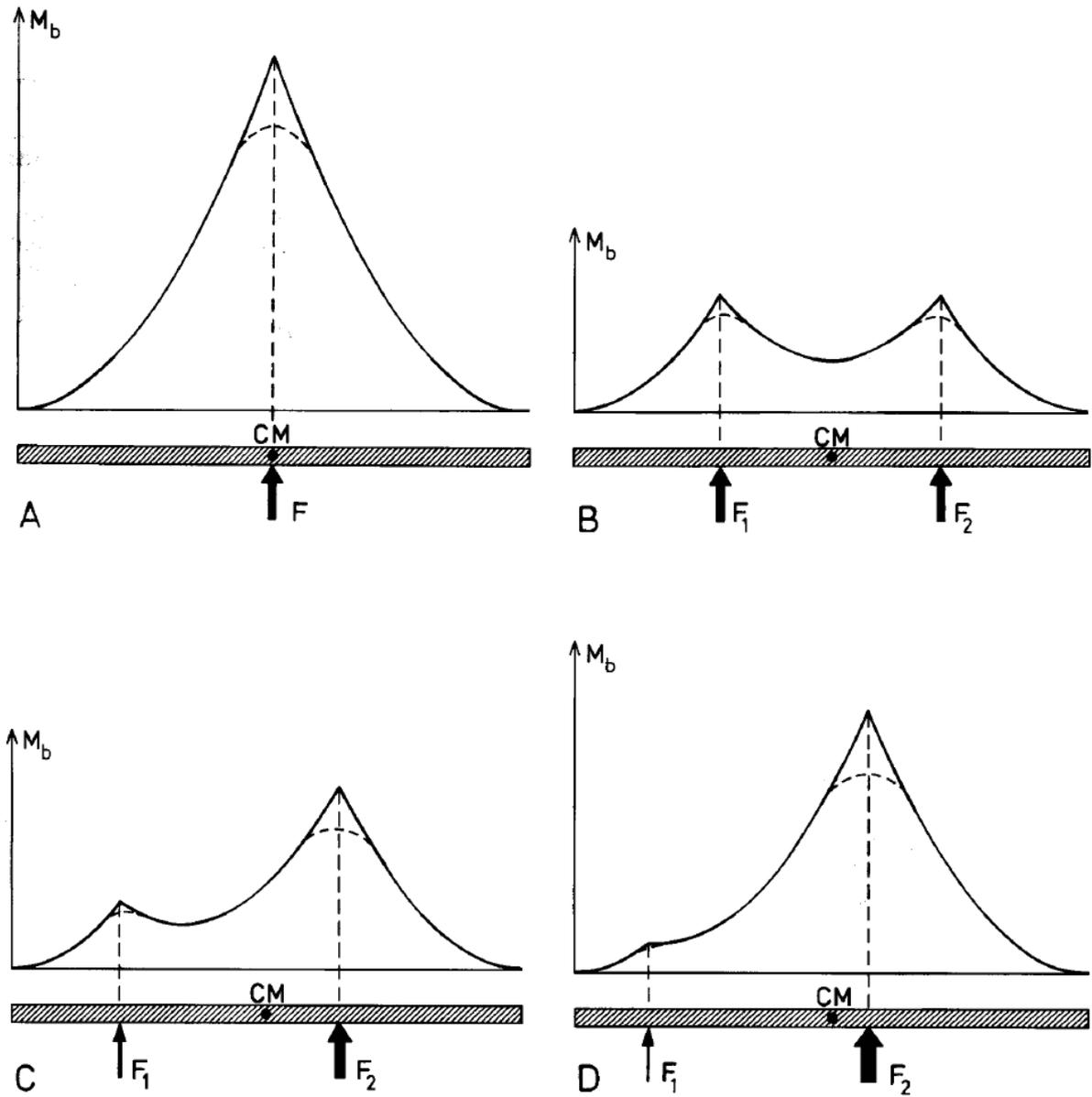


Figura 25 – Torques atuando sobre uma viga sustentada por uma (A) ou duas colunas (B-D). Em (B) o peso é suportado igualmente por ambas as colunas. Em (C) e (D) a força de reação exercida pela coluna da direita (F_2) é maior para suportar o peso da viga. Maior espessura das setas indica maiores forças exercidas pelas colunas. Abreviaturas: (CM) centro de massa; (F_1) força de reação exercida pela coluna 1; (M_b) peso. (Retirado de Christian e Preuschoft, 1996, p. 803, Fig. 1.)

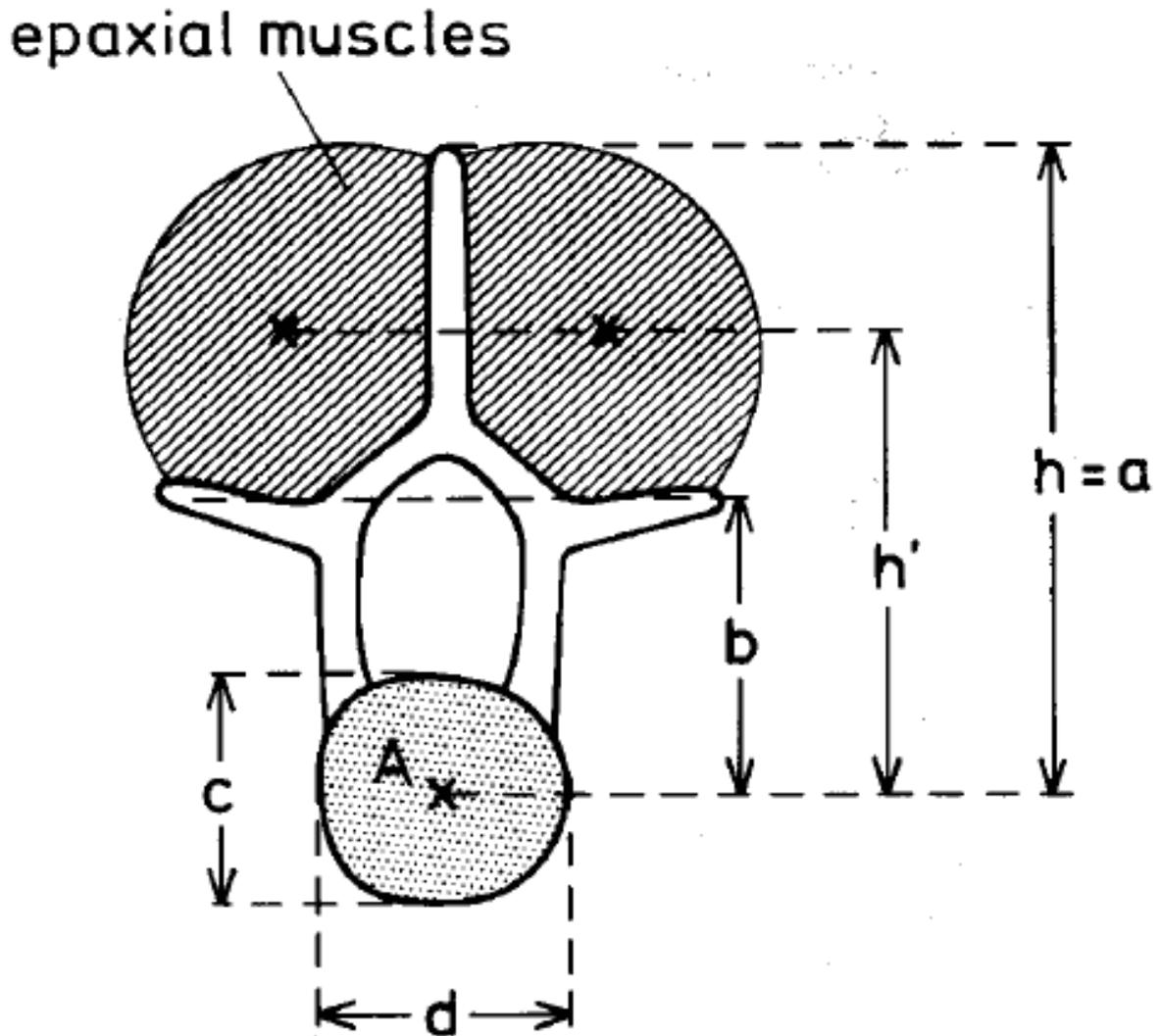
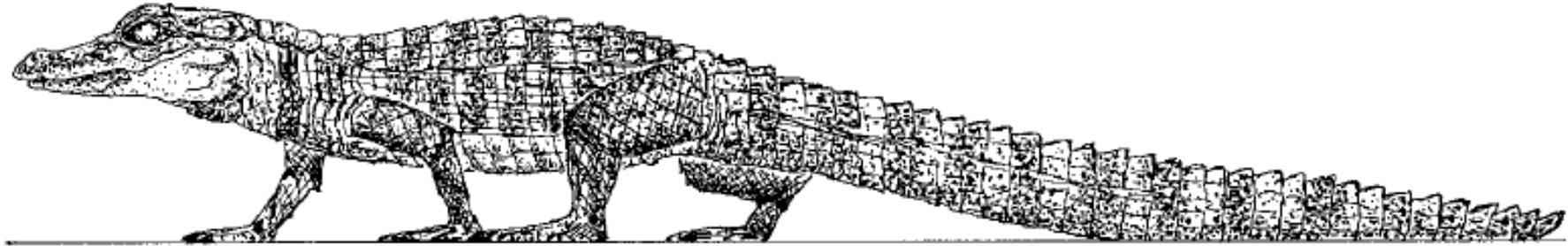


Figura 26 – Esboço de uma vértebra em vista caudal apresentando as medidas necessárias para se calcular o torque e os braços de alavanca exercidos pela musculatura epaxial (**epaxial muscles**). **Abreviaturas:** (**A**) área do centro vertebral; (**b**) altura da porção média do centro vertebral até a base do processo transverso; **c**, altura do centro vertebral; (**d**) largura do centro vertebral; (**h (=a)**) altura da porção média do centro vertebral ao topo do arco neural [medida utilizada por Preuschoft (1976)]; (**h'**) altura da porção média do centro vertebral ao centro da musculatura epaxial [medida utilizada por Alexander (1985)]. (Retirado de Christian e Preuschoft, 1996, p. 804, Fig. 2.)

A



B



Figura 27 – Diferentes posturas assumidas por um crocodilo. (A), postura mesógrada: principal maneira utilizada pelos crocodilos para se locomoverem, na qual mantêm o corpo erguido do solo. (B), postura planígrada: geralmente adotada para iniciar uma caminhada do tipo mesógrada, ou então, para se deslizar por curtas distâncias através de substratos úmidos. (Retirado de Reilly e Elias, 1998, p. 2560, Fig. 1.)

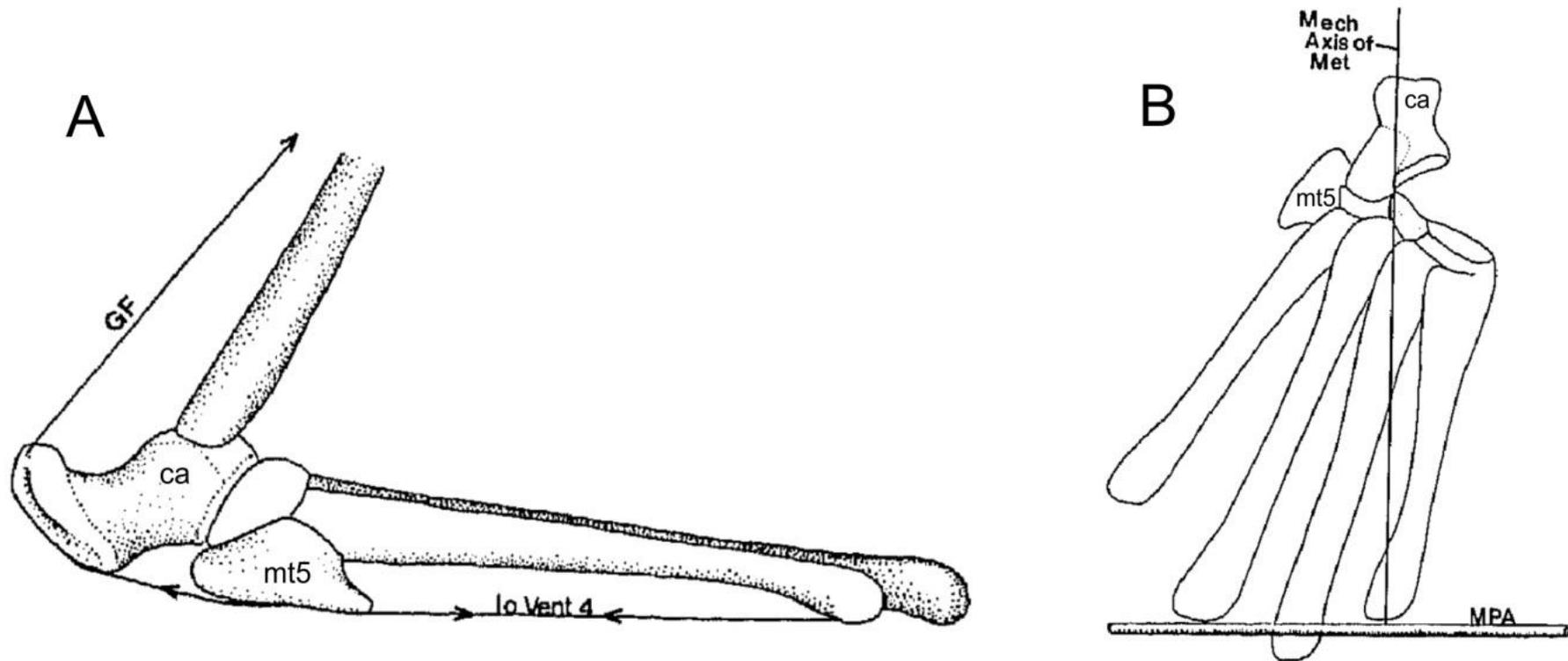


Figura 28 – Mecânica do metatarso de crocodilos. (A), vista lateral direita do pé, tarso e porção distal da perna, mostrando a relação da inserção do *M. gastrocnemius* (GF) no metatarsal V (mt5) e a formação do análogo ao arco longitudinal dos pés (IoVen4 – "*interosseous ventralis of digit 4*"). (B), vista dorsal do pé direito mostrando a relação entre a orientação lateralizada dos metatarsos e a orientação do tubérculo do calcâneo. O eixo metatarsal-falangeal (MPA) se apresenta perpendicular ao eixo mecânico do metatarso (Mech Axis of Met), *i.e.* à linha de ação do *M. gastrocnemius*. **Abreviaturas:** (ca), calcâneo. (Retirado de Brinkman, 1980, p. 2197, Fig. 11.)

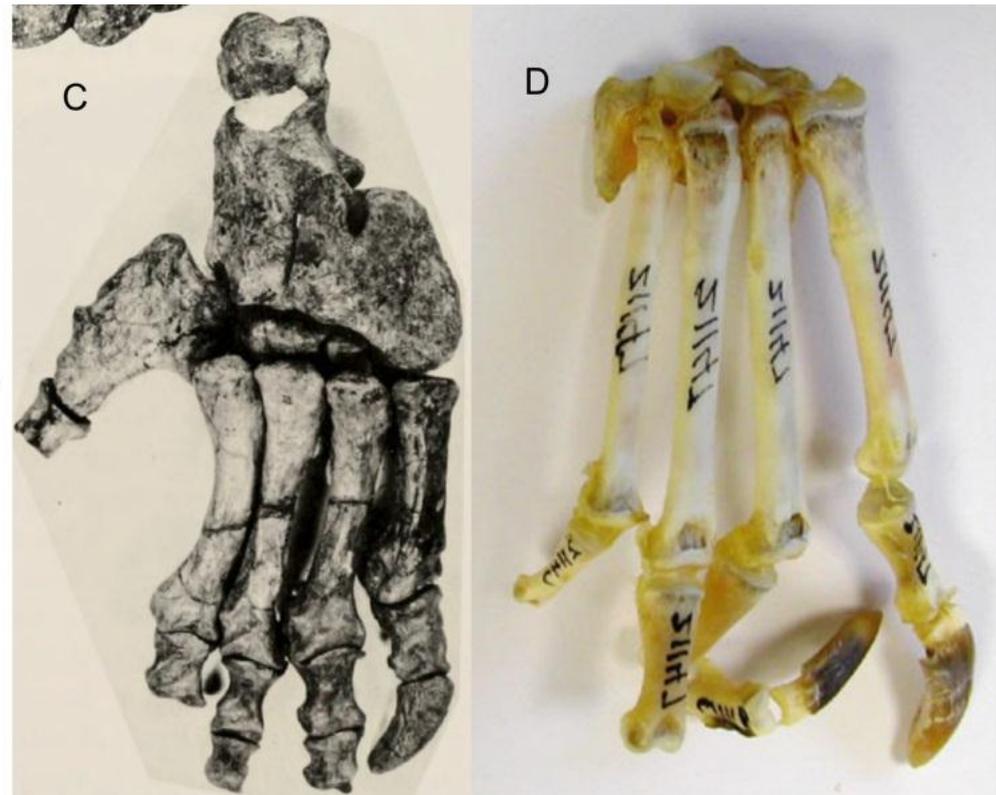
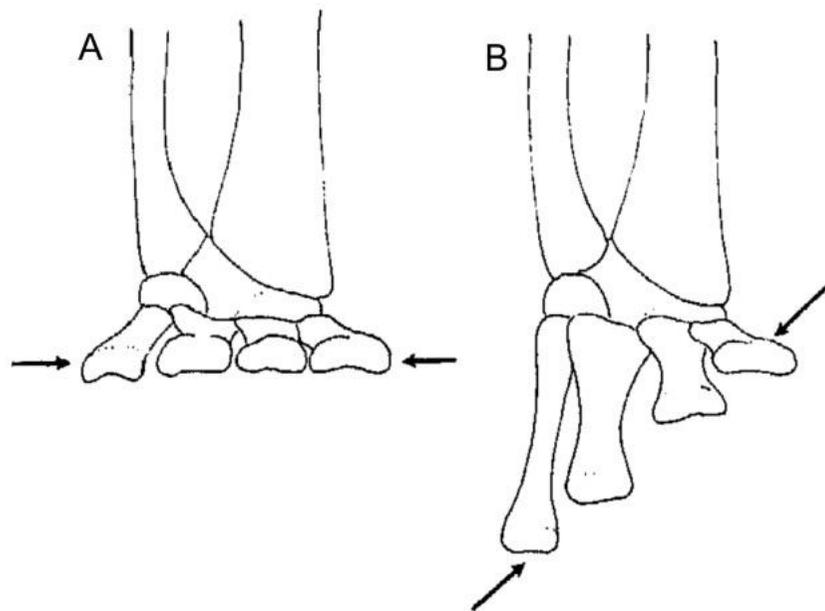


Figura 29 – Flexão plantar diferenciada entre os metatarsais de crocodilos quando comparada a de outros pseudossúquios. (A), pé direito com metatarsais em vista distal antes de sua "rotação" (flexão plantar), e (B), após a flexão, mostrando a rotação do plano transverso que passa pelas extremidades distais dos metatarsais (indicado pelas setas). (C), vista dorsal do pé direito do rauissúquio *Saurosuchus galilei* (dígito 5, destacado, à esquerda da foto). Notar o encaixe ajustado entre os metatarsais I ao IV. (D), vista dorsal do pé esquerdo (imagem invertida para facilitar a comparação) de um crocodilo. Imagens fora de escala. (A) e (B) retiradas de Brinkman, 1980, p. 2196, Fig. 10; (C) retirada de Sill, 1974, p. 343, Lâm. 3; e (D) retirada de http://courses.washington.edu/chordate/453photos/skeleton_photos/amniote_skeleton_photos.htm [acessado 05/08/2011].



Figura 30 – Preparação do espécime UFRGS-PV-0629-T e representação da forma como o animal foi preservado. (Modificado de Mori, 2006, p. 74-75, Figs. 24-25.)

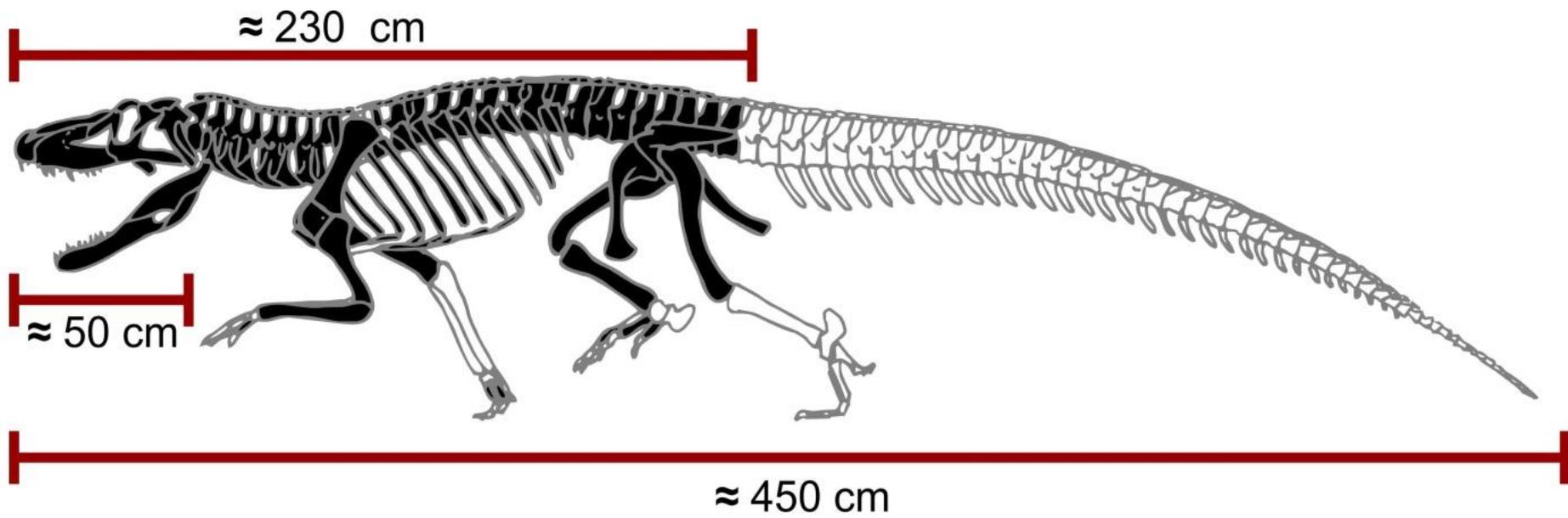


Figura 31 – Representação dos ossos preservados em UFRGS-PV-0629-T (destacados na cor preta). Tamanhos aproximados do crânio, comprimento da porção preservada e comprimento total estimado.



Figura 32 – Modelos utilizados para estimar a massa do espécime UFRGS-PV-0629-T. Modelo de argila no canto superior esquerdo, modelo digital no canto superior direito e modelo de plástico ao centro. Cada um dos modelos estão apresentados em uma vista dorsal (acima) e lateral esquerda (abaixo). Não estão em escala.

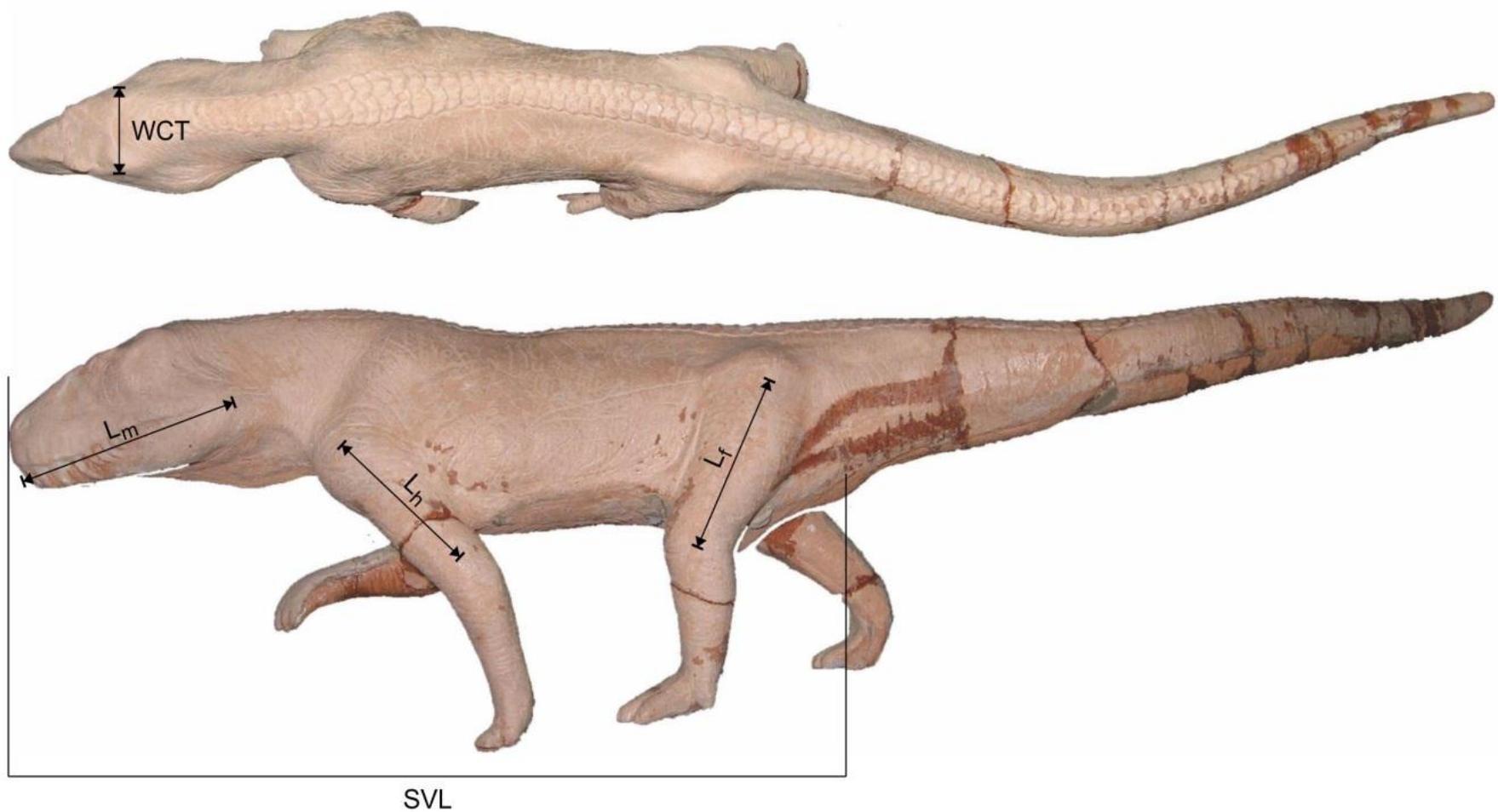


Figura 33 – Referências das medidas tomadas para cada um dos modelos em escala. **Abreviaturas:** (L_f) comprimento do fêmur; (L_h) comprimento do úmero; (L_m) comprimento do ramo mandibular; (SVL) comprimento rostro-cloacal; (WCT) largura do teto craniano.

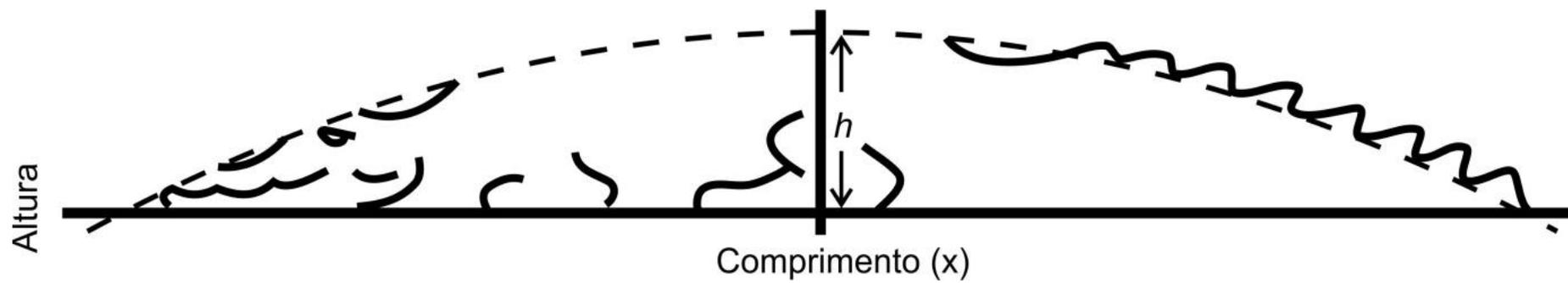


Figura 34 – Desenho esquemático representando o ajuste da equação de uma parábola à forma de um crocodilo. (Modificado de Seebacher *et al.*, 1999, p. 80, Fig. 1.)

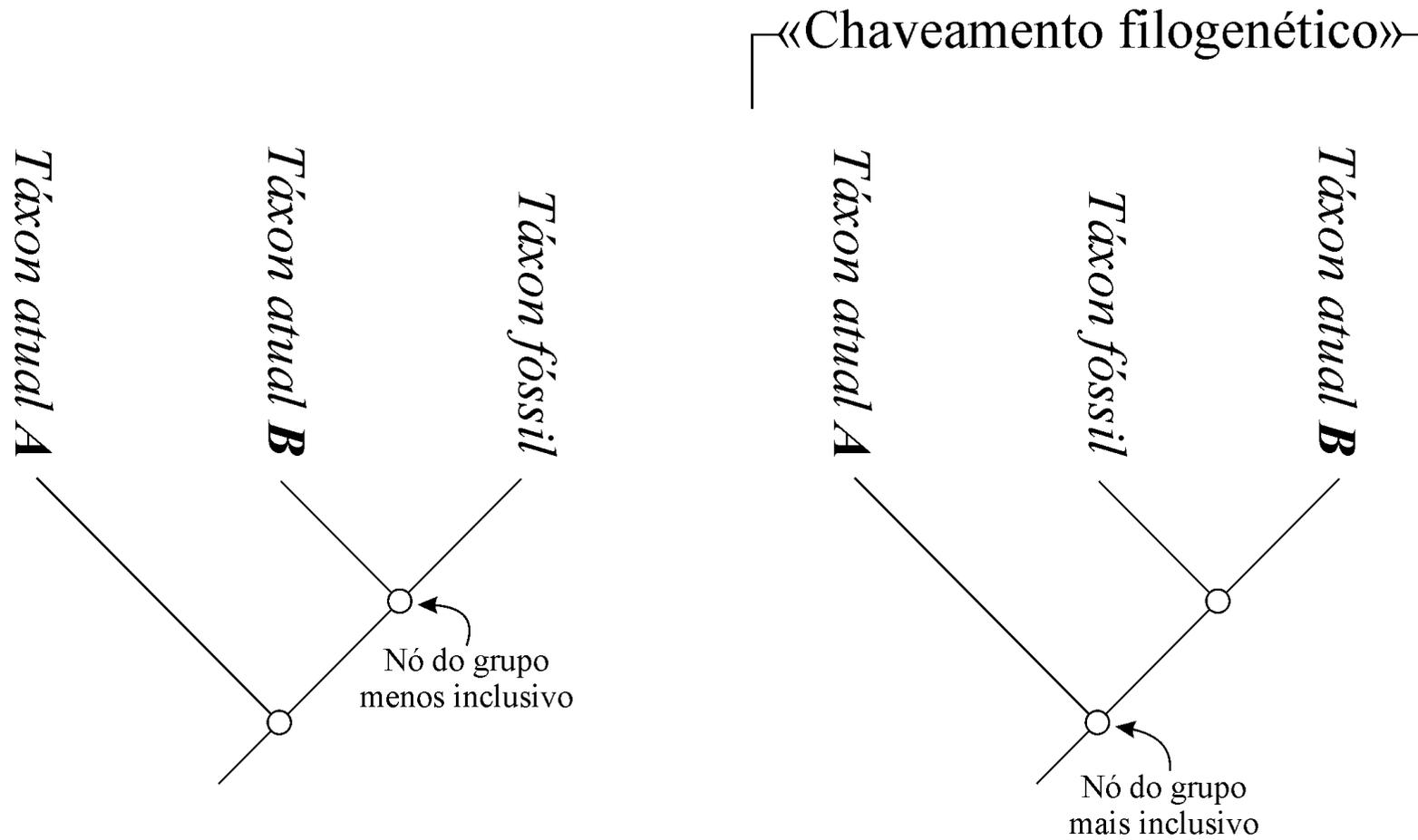


Figura 35 – Aplicação da metodologia de cladismo reverso a um táxon fóssil hipotético, “chaveando-o” em torno dos dois grupos atuais a ele mais proximamente relacionados. (Modificado de Witmer, 1995, p. 24, fig. 2.2)

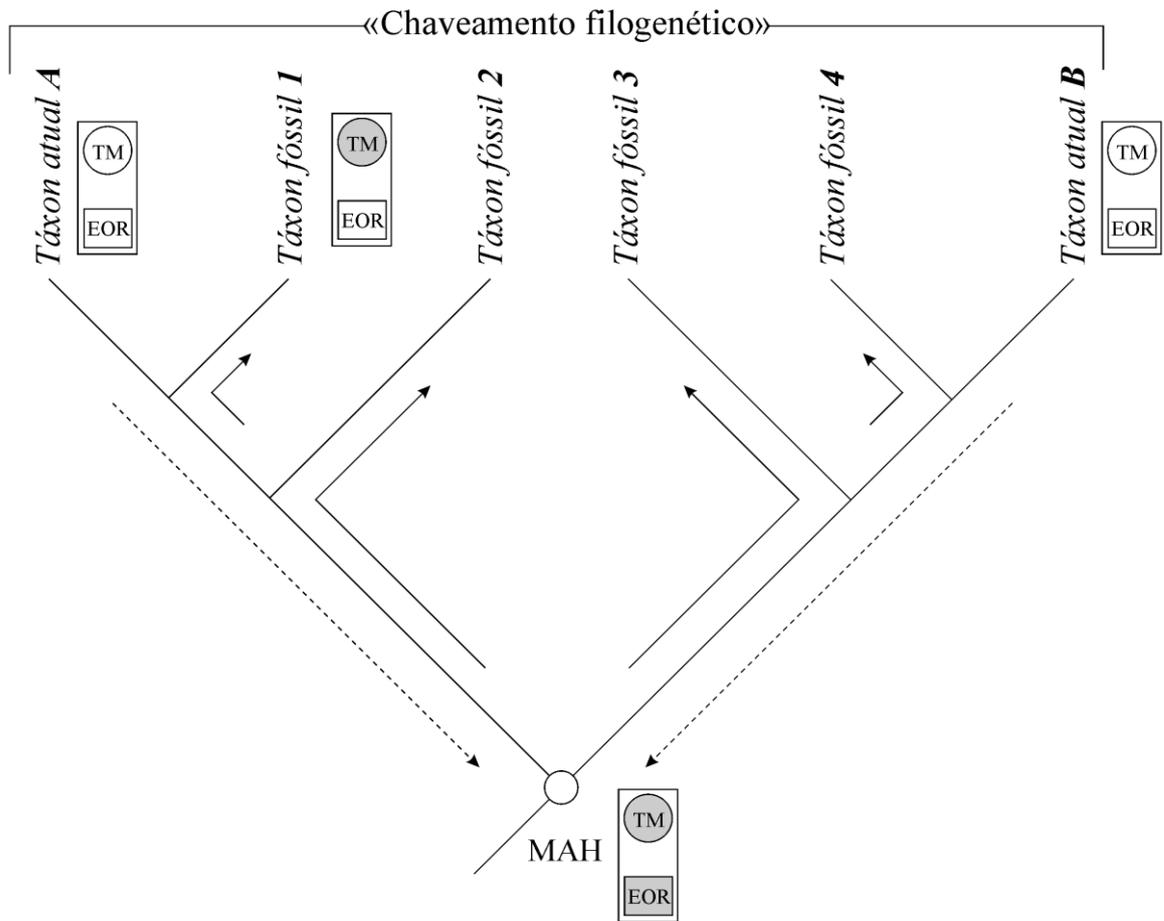


Figura 36 – Etapas para a reconstrução de tecidos moles (TM) em grupos fósseis através do cladismo reverso. Primeiro, os tecidos moles são vinculados a uma estrutura óssea relacionada (EOR) e a sua presença é verificada nos táxons vivos (círculos e quadrados não preenchidos). Segundo, um modelo ancestral hipotético (MAH) é estabelecido através da formulação de hipóteses (setas pontilhadas), inferindo-se a presença ou não das possíveis estruturas ósseas e os tecidos a elas associados (círculos e quadrados preenchidos). Por fim, as hipóteses são testadas (setas contínuas) verificando-se nos fósseis a presença das estruturas ósseas relacionadas, permitindo inferir a presença ou não do tecido mole analisado. (Modificado de Witmer, 1995, p. 26, fig. 2.4)

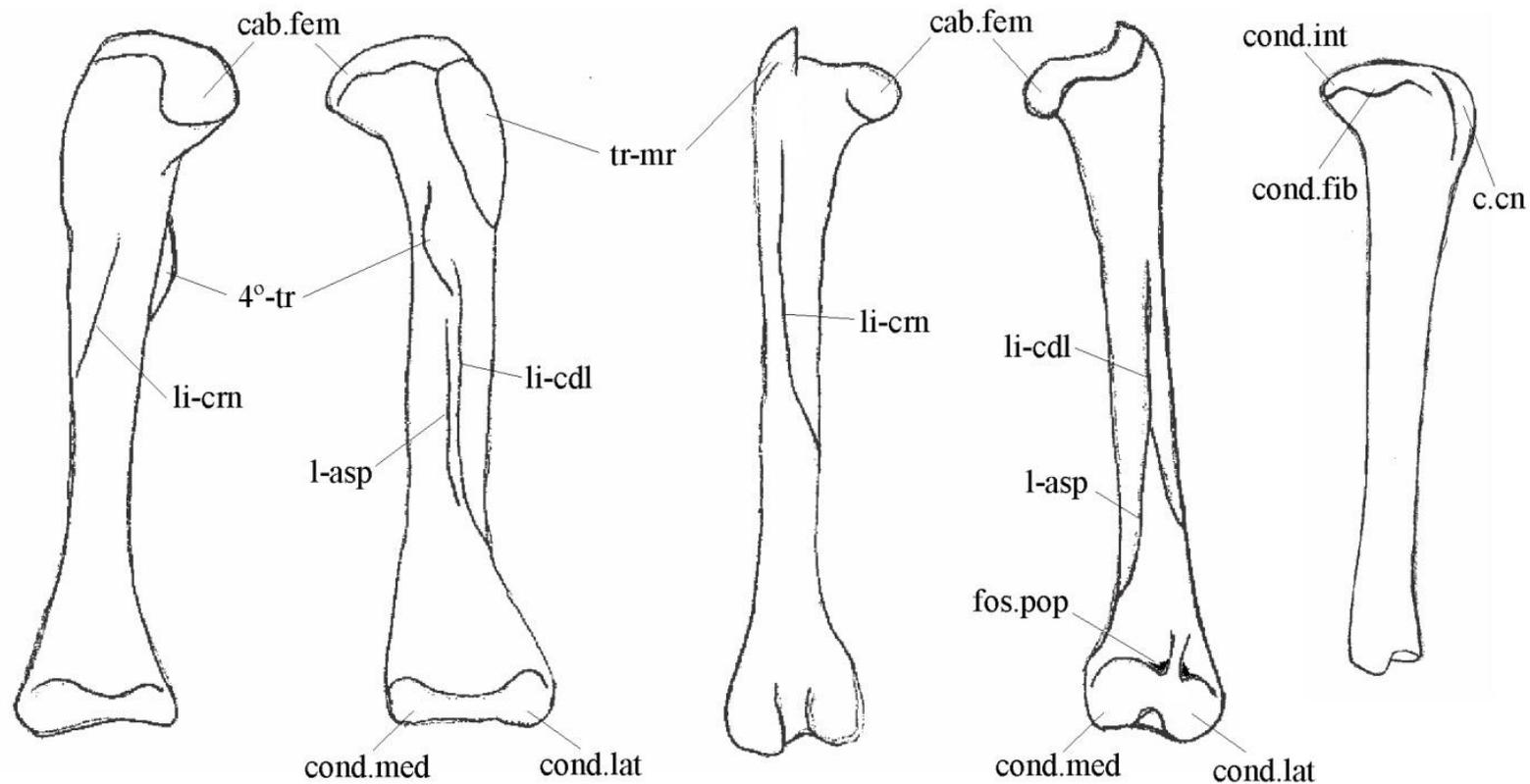


Figura 37 – Representação esquemática de algumas estruturas ósseas encontradas no fêmur e na tíbia de arcossauros. Da esquerda para direita: Fêmur direito de *Alligator* em vista cranial e caudal; fêmur direito de *Larus* em vista cranial e caudal; Tíbia direita de *Saturnalia* em vista lateral. **Abreviauras:** (**4º-tr**) quarto trocânter; (**cab.fem**) cabeça femoral; (**c.cn**) crista cnemial; (**cond.fib**) côndilo fibular; (**cond.int**) côndilo interno; (**cond.lat**) côndilo lateral; (**cond.med**) côndilo medial; (**fos.pop**) fossa poplítea; (**l-asp**) linha áspera; (**li-cdl**) linha intermuscular caudal; (**li-crn**) linha intermuscular cranial. (**tr-mr**) trocânter maior. (Modificado de Hutchinson, 2001b, p. 184, Fig. 8; Langer, 2003, p. 19, Fig. 5)

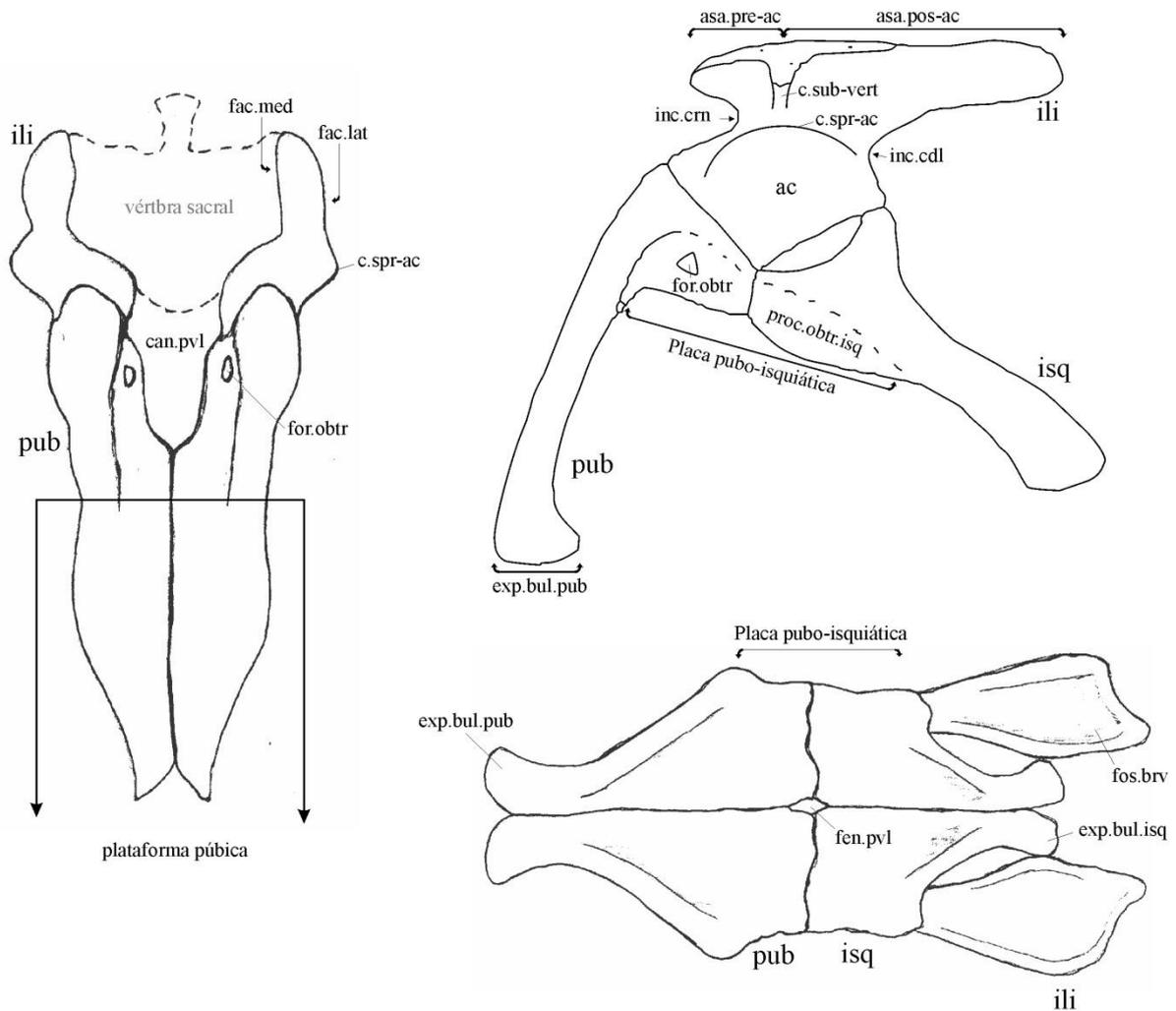


Figura 38 – Representação esquemática de algumas das estruturas da cintura pélvica de arcossauros utilizadas neste trabalho. Em sentido horário partindo da direita: vista cranial da cintura pélvica de *Herrerasaurus* (Modificado de Hutchinson, 2001a , p. 140, Fig. 9); vista lateral esquerda da cintura de *Batrachotomus* (Modificado de Gower & Schoch, 2009, p. 112, Fig. 5); e vista ventral (porção cranial à esquerda) da cintura pélvica de *Torvosaurus* (Modificado de Hutchinson, 2001a , p. 140, Fig. 9). **Abreviaturas:** (**ac**) acetábulo; (**asa.pos-ac**) asa pós-acetabular; (**asa.pre-ac**) asa pré-acetabular; (**c.spr-ac**) crista supra-acetabular; (**c.sub-vert**) crista sub-vertical; (**can.pvl**) canal pélvico; (**exp.bul.isq**) expansão bulbosa do ísquio; (**exp.bul.pub**) expansão bulbosa do púbis; (**fac.lat**) face lateral; (**fac.med**) face medial; (**fen.pvl**) fenestra pélvica; (**for.obtr**) forâmen obturador; (**fos.brv**) fossa breve; (**ili**) ílio; (**inc.cdl**) incisura caudal; (**inc.crn**) incisura cranial; (**isq**) ísquio; (**proc.obtr.isq**) processo obturador do ísquio; (**pub**) púbis.

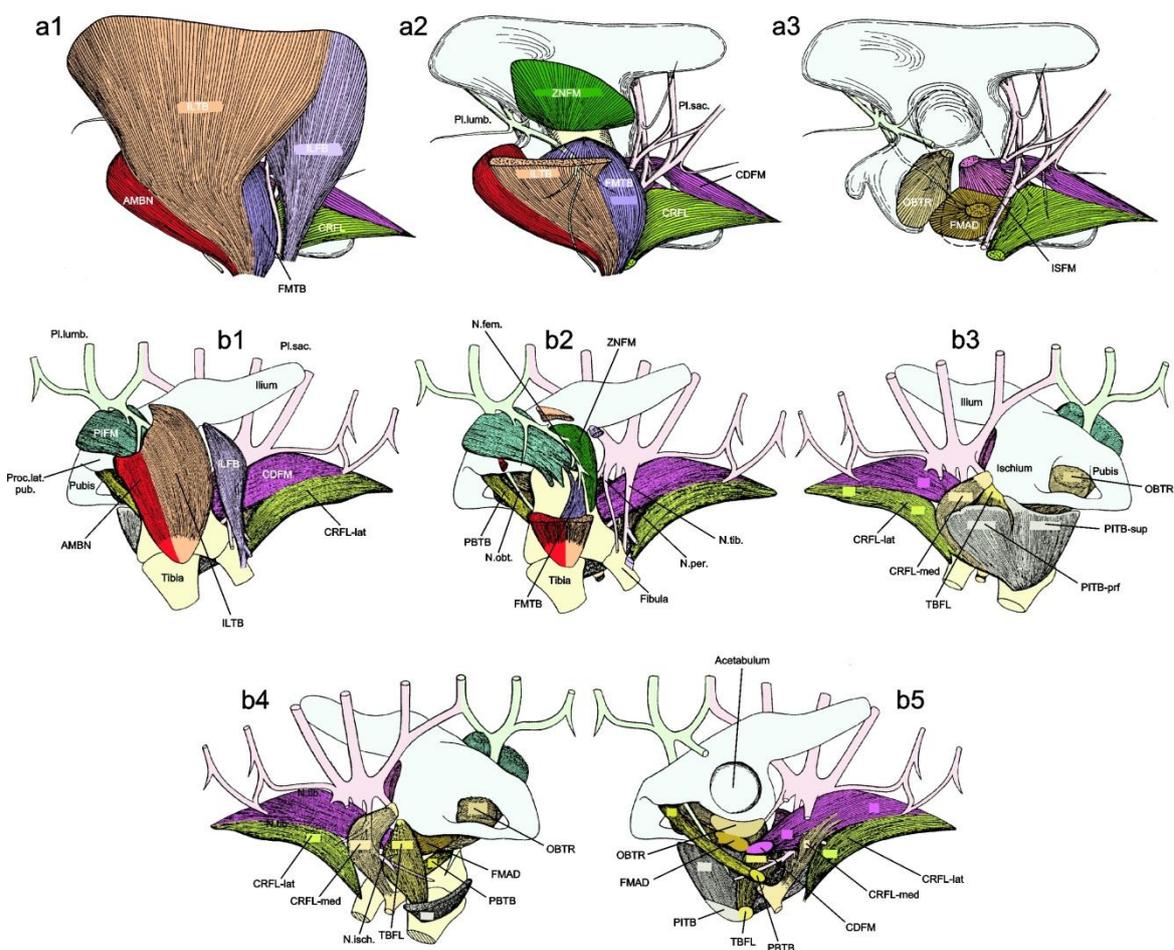


Figura 39 – Estágios iniciais do desenvolvimento embrionário da musculatura da perna de (a) aves (*Gallus*) em vista lateral direita [invertida] (porção cranial à esquerda); e (b) lagartos (*Lacerta*) em vista lateral direita [invertida] (b1, b2, b5) e medial direita [invertida] (b3, b5). (Modificado de Kischlat, 2003, v. 3, Figs.12, 20; Romer, 1927b, pp. 353, 354, Figs. 2, 2a; Romer, 1942, pp. 258-262, Figs. 6-10).

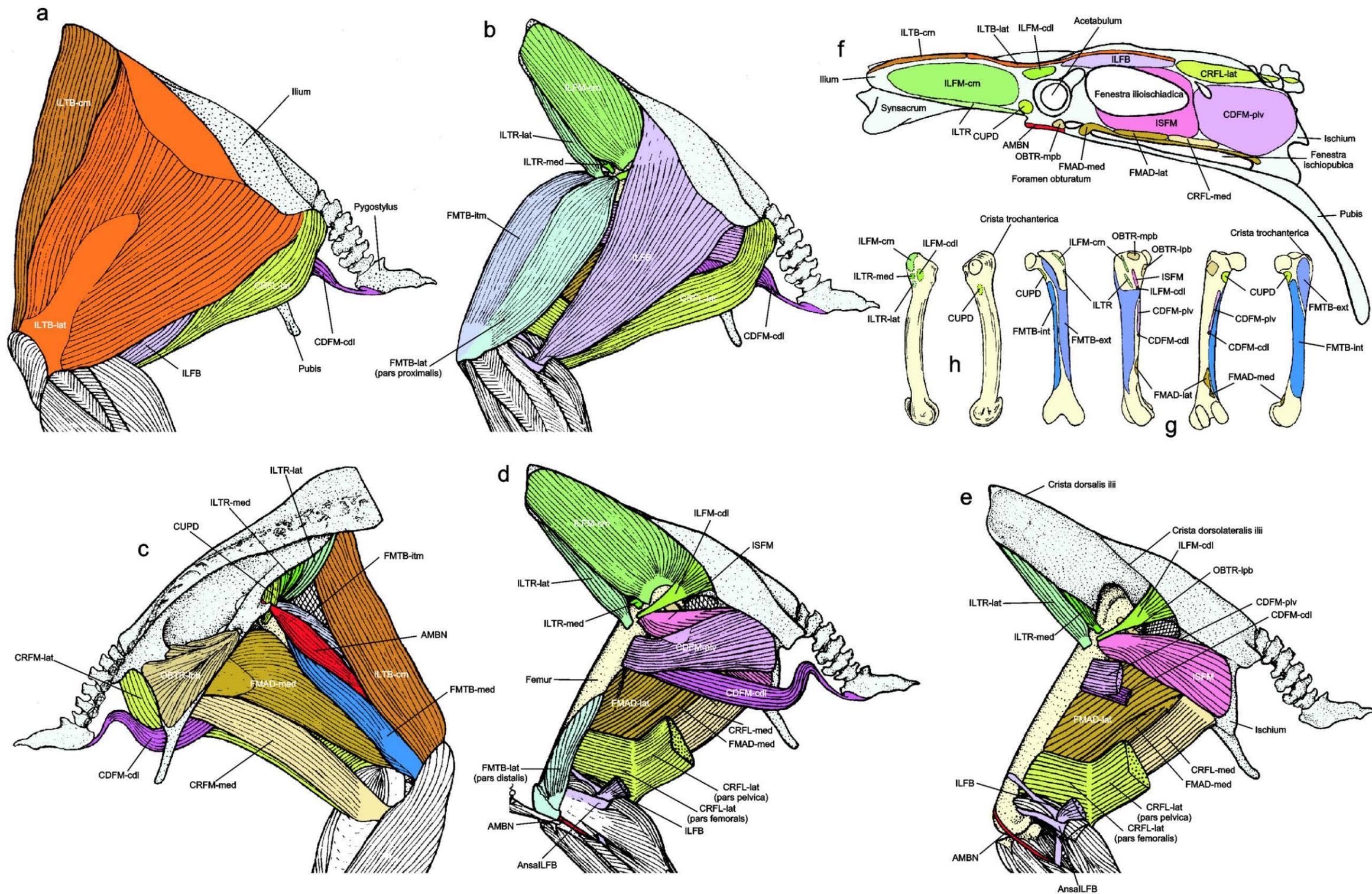


Figura 40 – Musculatura e inserções musculares na coxa de aves, lado esquerdo. (a-e) *Dendrogapus obscurus* (Galloanserae, Gallomorphae), (a, b, d, e) face lateral da musculatura superficial e profunda, (c) face medial. (f-g) *Anas platyrhynchos* (Galloanserae, Anserimophae), (f) cintura pélvica, (g) fêmur em vistas cranial, lateral, caudal e medial, respectivamente. (h) *Gallus gallus* (Galloanserae, Gallomorphae), Fêmur em vistas medial e lateral, respectivamente, onde apenas as inserções do grupo ZNFM estão evidenciadas. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p. 67, v. 1. [Modificado de Kischlat, 2003, v. 3, Fig. 11, baseadas em Hudson *et al.* (1959); Raikow (1970); Rowe (1986).]

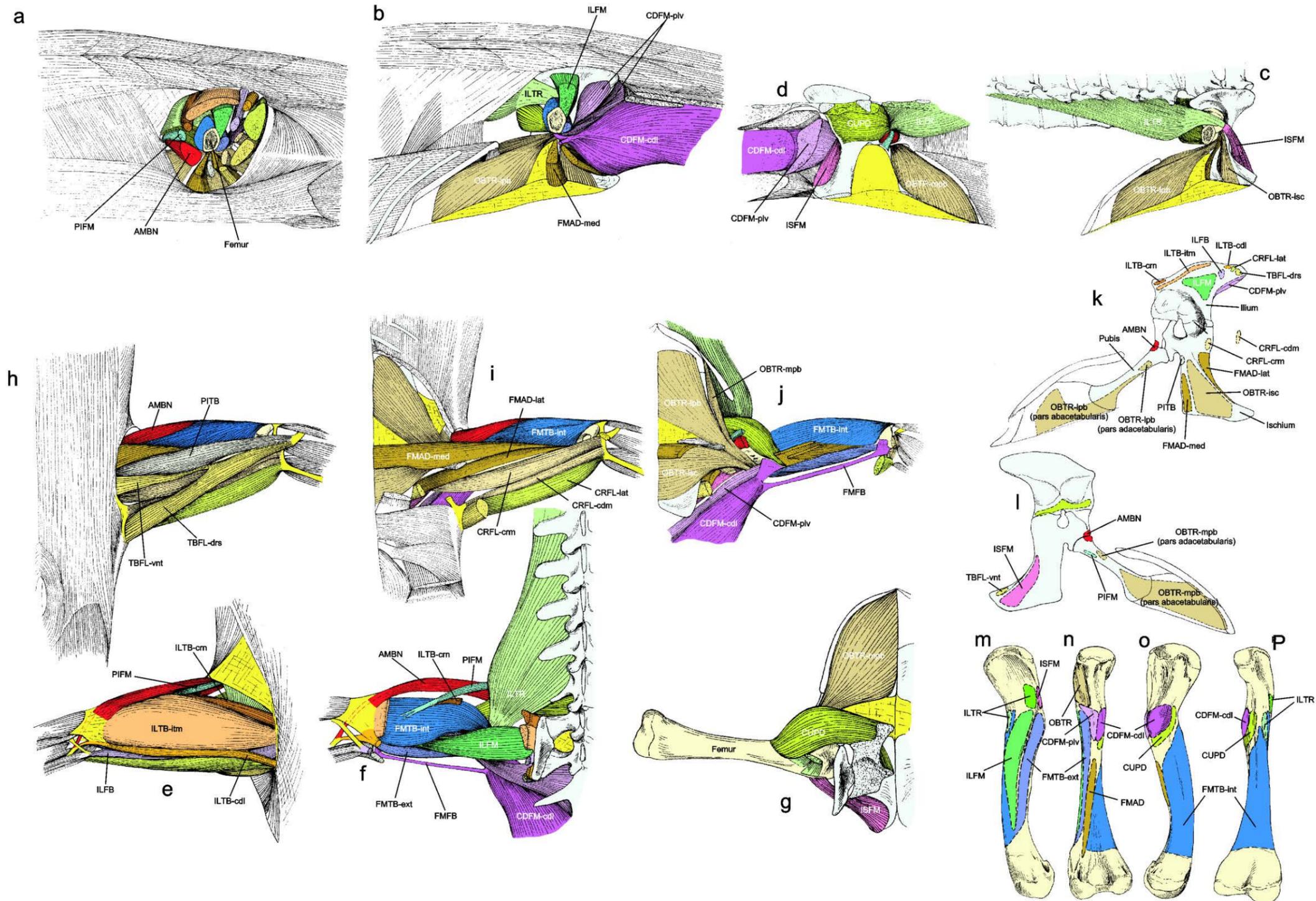


Figura 41 – Musculatura e inserções musculares sobre a coxa de *Alligator mississippiensis*, lado esquerdo [imagens revertidas do original de Romer, 1923b]. (a) Vista lateral, com musculatura superficial removida em (b), e em (c) destaca-se apenas musculatura profunda. (d) Vista medial, em corte parassagital na altura das costelas sacrais. (e) Vista dorsal superficial, (f) com a musculatura superficial removida, e em (g) destaca-se a musculatura profunda, sendo que a coluna vertebral e as costelas foram removidas. (h-j) Vista ventral aprofundando nas camadas musculares. (k) Vista lateral e (l) medial da cintura pélvica com as marcações para as origens musculares. (m-p) Inserções musculares do fêmur esquerdo, em vistas dorsal, caudal, ventral e cranial, respectivamente. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p. 67, v. 1. (Modificado de Kischlat, 2003, v. 3, Fig. 17.)

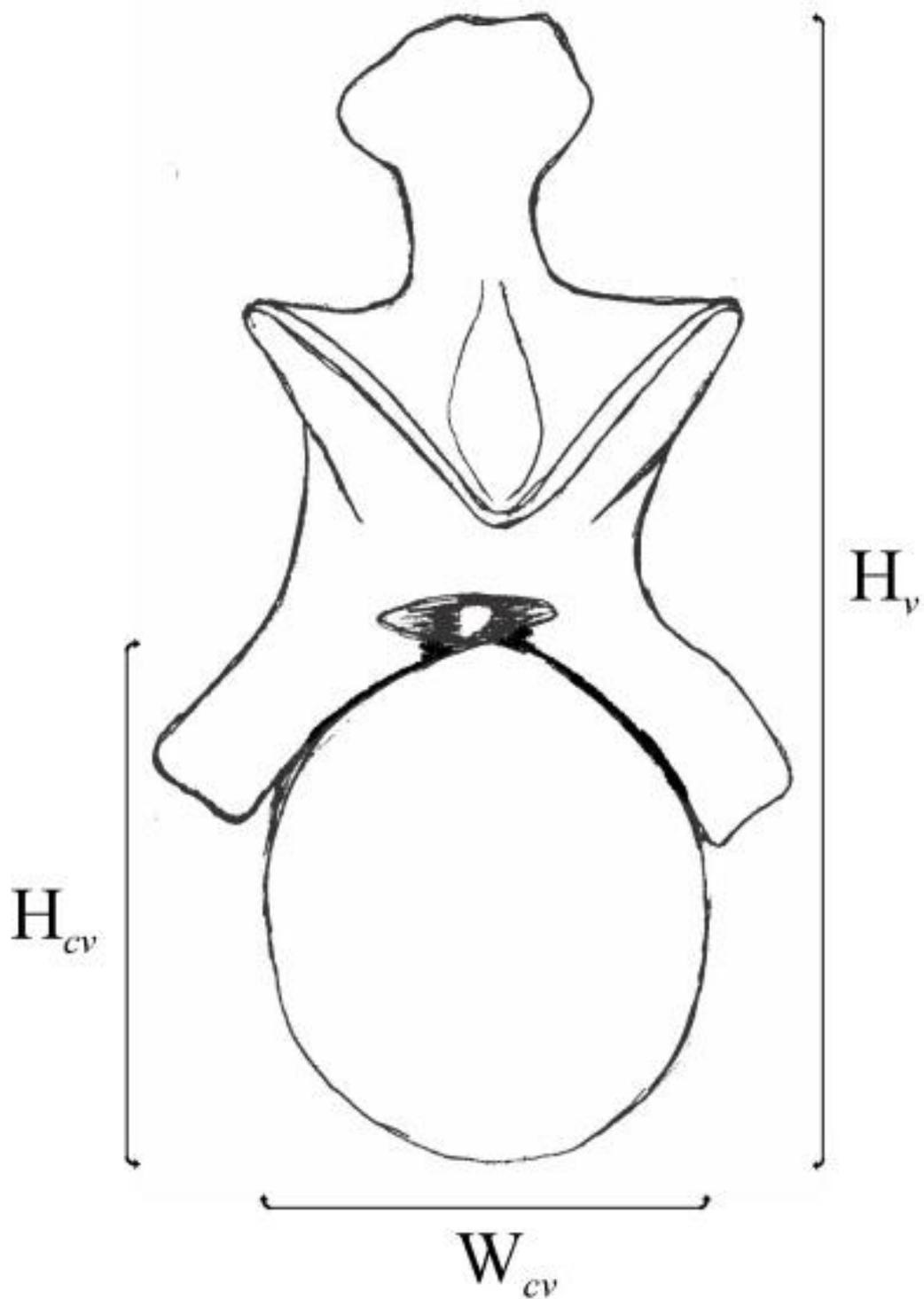


Figura 42 – Ilustração esquemática de uma vértebra cervical (vista caudal), indicando as porções medidas para aplicação no modelo biomecânico proposto por Christian e Preuschoft (1996). **Abreviaturas:** (H_{cv}) altura do centro vertebral; (W_{cv}) largura do centro vertebral; (H_v) altura da vértebra.

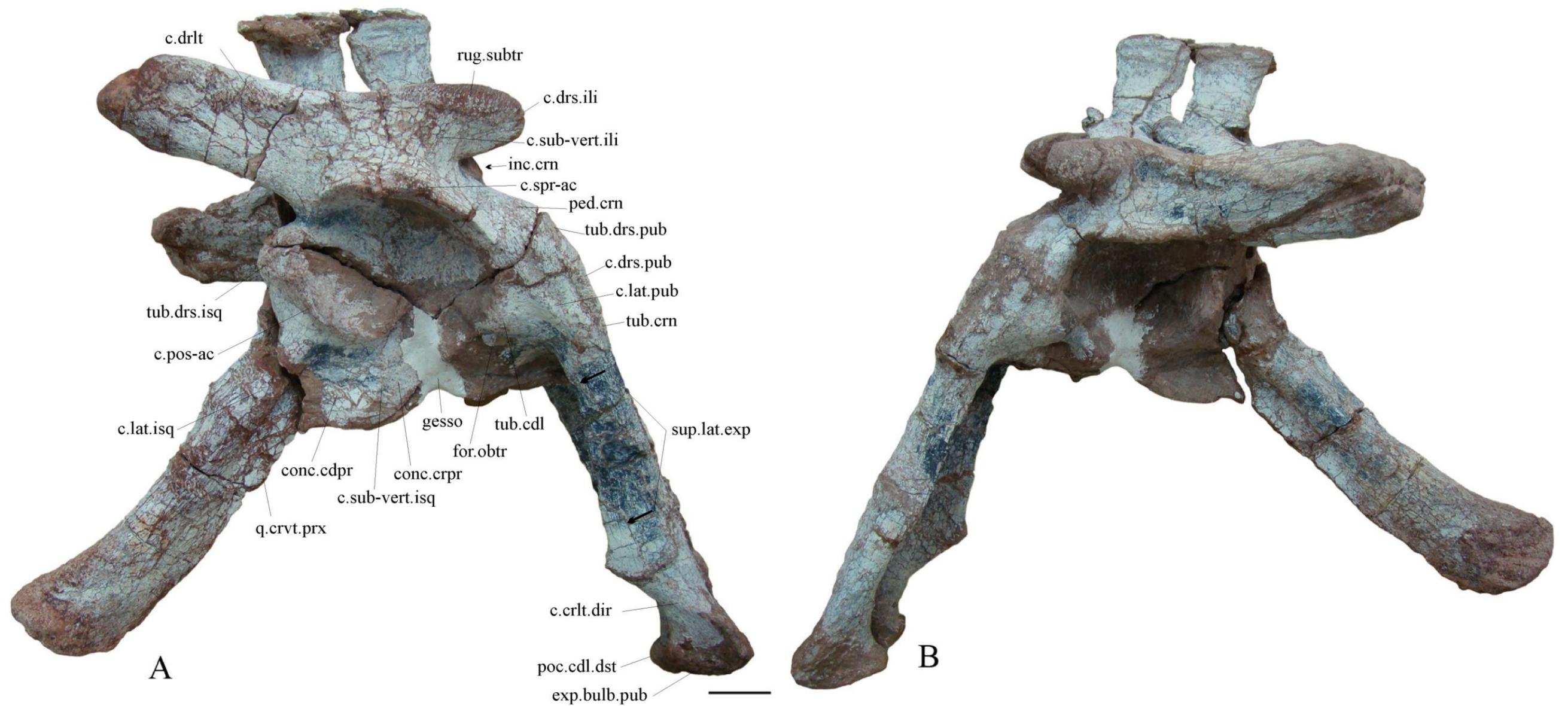


Figura 43 – Cintura pélvica de UFRGS-PV-0629-T em vista lateral direita (A) e esquerda (B). Principais feições observadas foram destacadas em (A). Escala, 5cm. **Abreviaturas:** (**c.crlt.dir**) crista craniolateral direita; (**c.drlt**) crista dorsolateral; (**c.drs.ili**) crista dorsal; (**c.drs.pub**) crista dorsal do púbis; (**c.lat.isq**) crista lateral; (**c.lat.pub**) crista lateral do púbis; (**c.pos-ac**) crista pós-acetabular; (**c.spr-ac**) crista supra-acetabular; (**c.sub-vert.ili**) crista sub-vertical do ílio; (**c.sub-vert.isq**) crista sub-vertical do ísquio; (**conc.cdpr**) concavidade caudoproximal; (**conc.crpr**) concavidade cranioproximal; (**exp.bulb.isq**) expansão bulbosa do ísquio; (**exp.bulb.pub**) expansão bulbosa do púbis; (**for.obtr**) forâmen obturador; (**inc.crn**) incisura cranial; (**ped.crn**) pedúnculo cranial; (**proc.cdl.dst**) processo caudal distal; (**q.crvt.prx**) quilha cranioventral proximal; (**rug.subtr**) rugosidade subtriangular; (**sup.lat.exp**) superfície lateral expandida; (**tub.cdl**) tuberosidade caudal; (**tub.crn**) tuberosidade cranial; (**tub.drs.isq**) tuberosidade dorsal do ísquio; (**tub.drs.pub**) tuberosidade dorsal do púbis. (Fotos retiradas de Mastrantonio, 2010, p. 181, fig. 99)

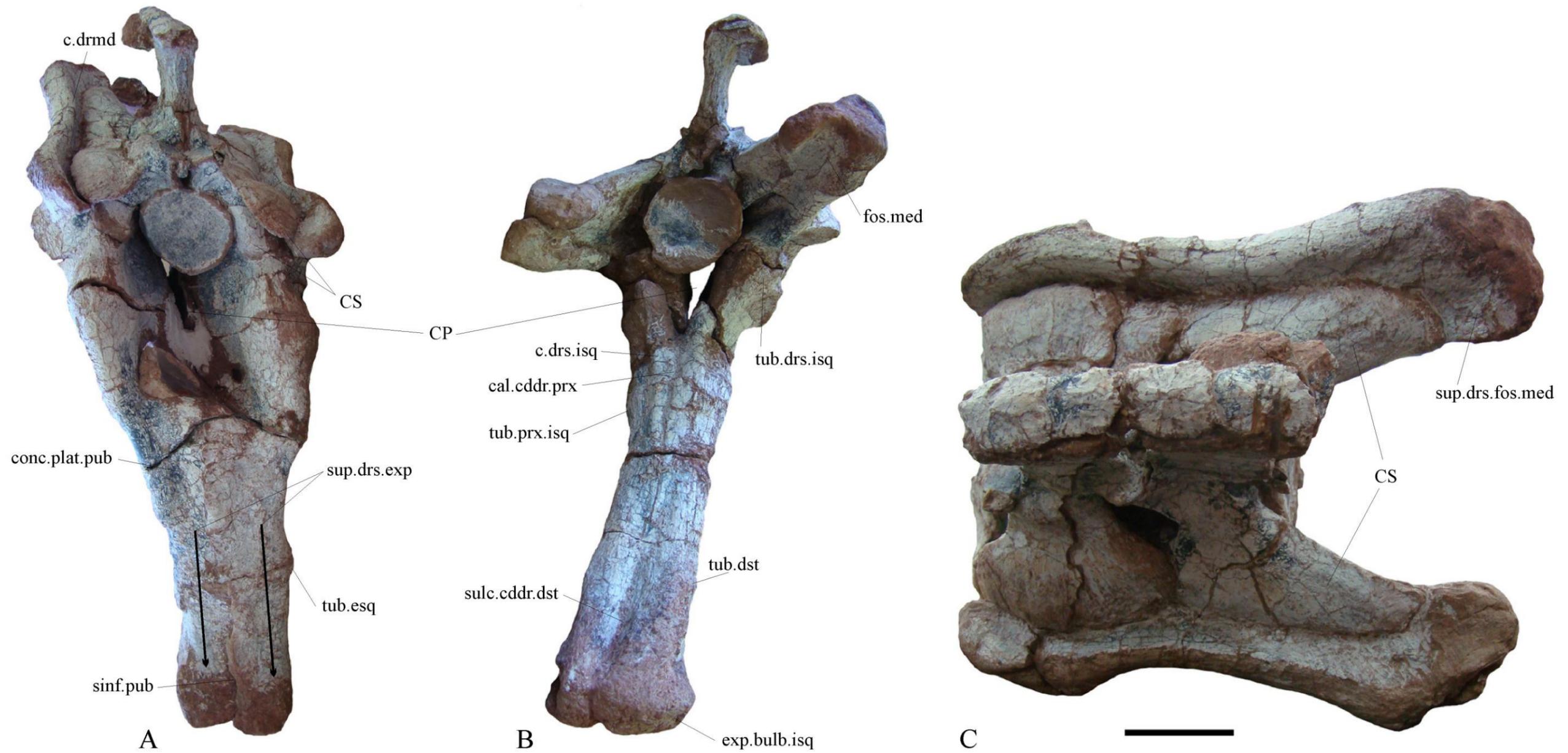


Figura 44 – Cintura pélvica de UFRGS-PV-0629-T em vista cranial (A), caudal (B) e dorsal (C). Principais feições observadas foram destacadas. Escala, 5cm. **Abreviaturas:** (**c.drmd**) crista dorsomedial; (**c.drs.isq**) crista dorsal do ísquio; (**cal.cddr.prx**) calha caudodorsal proximal; (**conc.plat.pub**) concavidade da plataforma do púbis; (**CP**) canal pélvico; (**CS**) Costela sacral (**exp.bulb.isq**) expansão bulbosa do ísquio; (**fos.med**) fossa medial; (**sinf.pub**) sínfise púbica; (**sulc.cddr.dst**) sulco caudodorsal distal; (**sup.drs.exp**) superfície dorsal expandida; (**tub.drs.isq**) tuberosidade dorsal do ísquio; (**tub.dst**) tuberosidade distal; (**tub.esq**) tuberosidade esquerda; (**tub.prx.isq**) tuberosidade proximal do ísquio. (Fotos retiradas de Mastrantonio, 2010, p. 181, fig. 99)

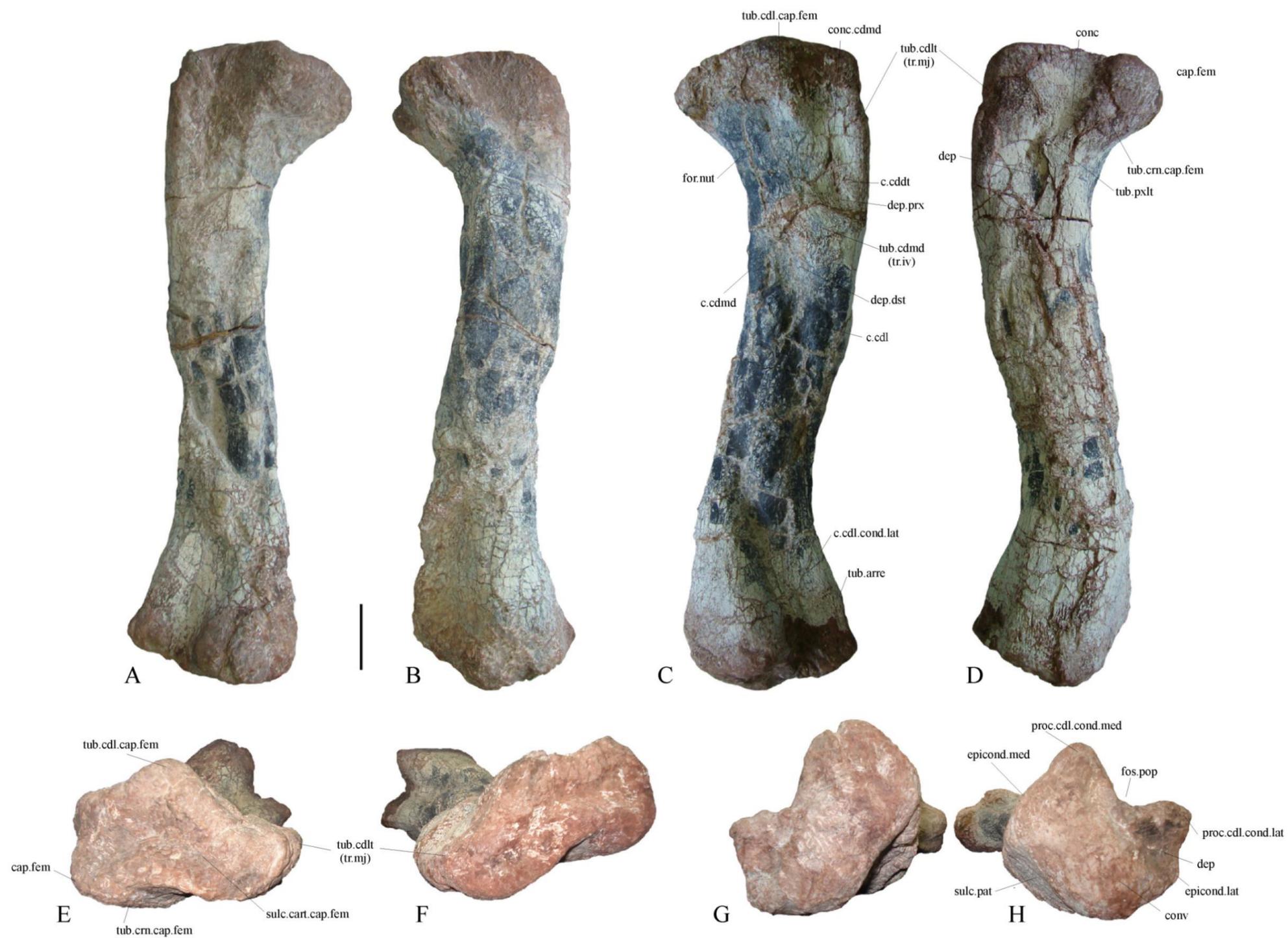


Figura 45 – Fêmur esquerdo (A, B, F, G) e direito (C, D, E, H) de UFRGS-PV-0629-T. Vistas: (A, C) caudomedial, (B, D) cranio-lateral, (E, F) proximal, (G, H) distal. Principais feições observadas foram destacadas. Escala, 5cm. **Abreviaturas:** (**c.cddt**) crista caudodistal; (**c.cdl**) crista caudal; (**c.cdl.cond.lat**) crista caudal do côndilo lateral; (**c.cdmd**) crista caudomedial; (**cap.fem**) cabeça do fêmur; (**conc**) concavidade; (**cond.cdmd**) côndilo caudomedial; (**conv**) convexidade; (**dep**) depressão; (**dep.dst**) depressão distal; (**dep.prx**) depressão proximal; (**epicon.med**) epicôndilo medial; (**epicond.lat**) epicôndilo lateral; (**for.nut**) forâmen nutrício; (**fos.pop**) fossa poplítea; (**proc.cdl.cond.lat**) processo caudal do côndilo lateral; (**proc.cdl.cond.med**) processo caudal do côndilo medial; (**sulc.cart.cap.fem**) sulco para cartilagem da cabeça do fêmur; (**sulc.pat**) sulco patelar; (**tr.iv**) quarto trocânter; (**tr.mj**) trocânter maior; (**tub.arre**) tuberosidade arredondada; (**tub.cdl.cap.fem**) tuberosidade caudal da cabeça do fêmur; (**tub.cdl**) tuberosidade caudolateral; (**tub.cdmd**) tuberosidade caudomedial; (**tub.crn.cap.fem**) tuberosidade cranial da cabeça do fêmur; (**tub.pxlt**) tuberosidade proximolateral. (Fotos retiradas de Mastrantonio, 2010, p. 186, fig. 102).

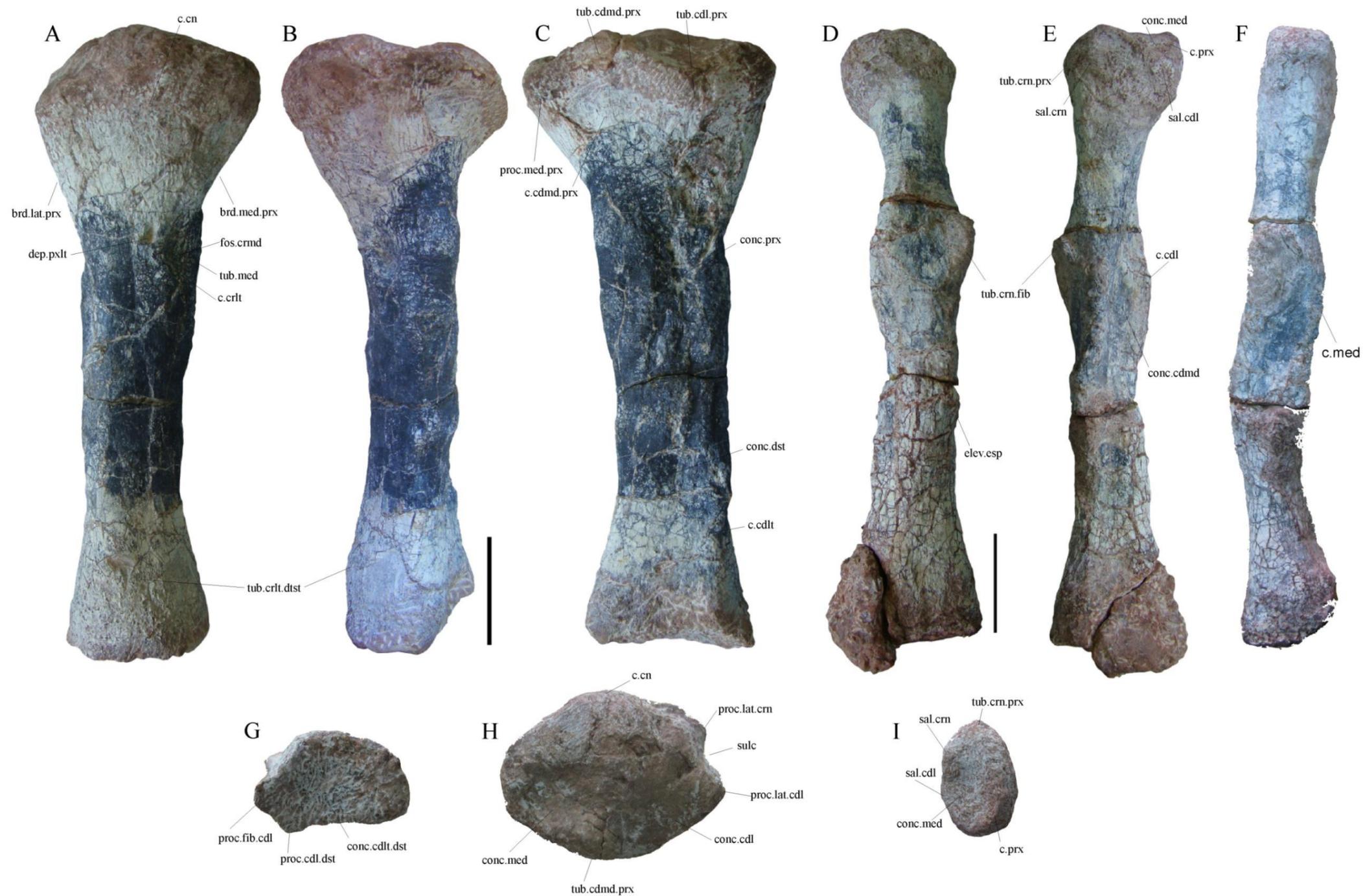


Figura 46 – Tibia (A, B, C, G, H) e fíbula (D, E, F, I) direita de UFRGS-PV-0629-T em vistas: cranial (A, F), medial (B, E), caudal(C), lateral (D), distal (G) e proximal (H, I). Escala: 5cm. **Abreviaturas:** (**brd.lat.prx**) borda lateral proximal; (**brd.med.prx**) borda medial proximal; (**c.cdl**) crista caudal; (**c.cdmd.prx**) crista caudomedial proximal; (**c.cn**) crista cnemial; (**c.crlt**) crista craniolateral; (**c.med**) crista medial; (**c.prx**) crista proximal; (**conc.cdl**) concavidade caudal; (**conc.cdlt.dst**) concavidade caudolateral distal; (**conc.cdmd**) concavidade caudomedial; (**conc.dst**) concavidade distal; (**conc.med**) concavidade medial; (**conc.prx**) concavidade proximal; (**dep.pxlt**) depressão proximolateral; (**elev.esp**) elevação em espiral; (**fos.crm**) fossa craniomedial; (**proc.cdl.dst**) processo caudal distal; (**proc.fib.cdl**) processo fibular caudal; (**proc.lat.cdl**) processo lateral caudal; (**proc.lat.crn**) processo lateral cranial; (**proc.med.prx**) processo medial proximal; (**sal.cdl**) saliência caudal; (**sal.crn**) saliência cranial; (**sulc**) sulco; (**tub.cdl.prx**) tuberosidade caudal proximal; (**tub.cdmd.prx**) tuberosidade caudomedial proximal; (**tub.crn.fib**) tuberosidade cranial da fíbula; (**tub.crn.prx**) tuberosidade cranial proximal; (**tub.med**) tuberosidade medial. (Fotos das vistas A, B, C, D e E foram retiradas de Mastrantonio, 2010, p. 189, Fig. 104)

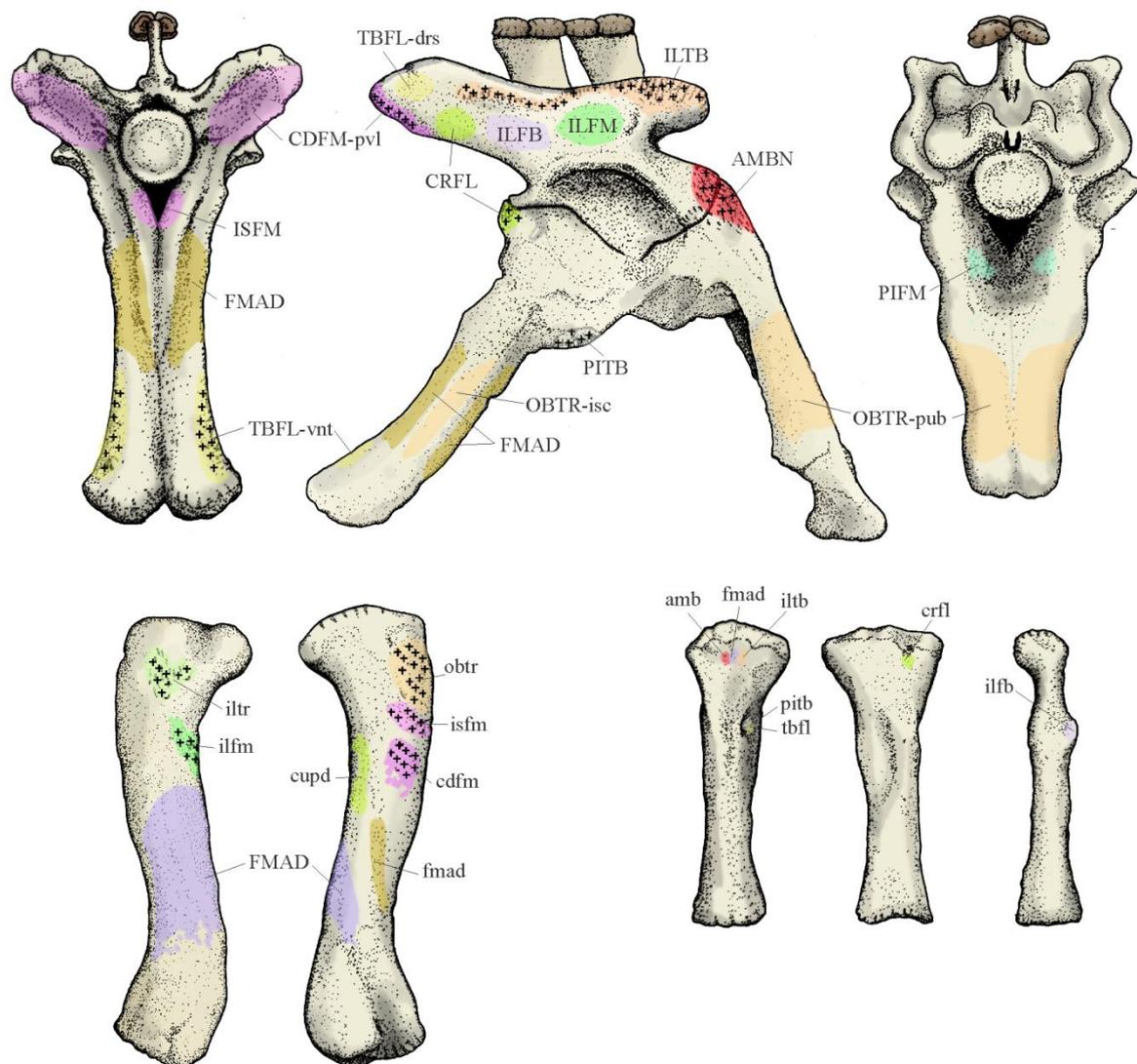
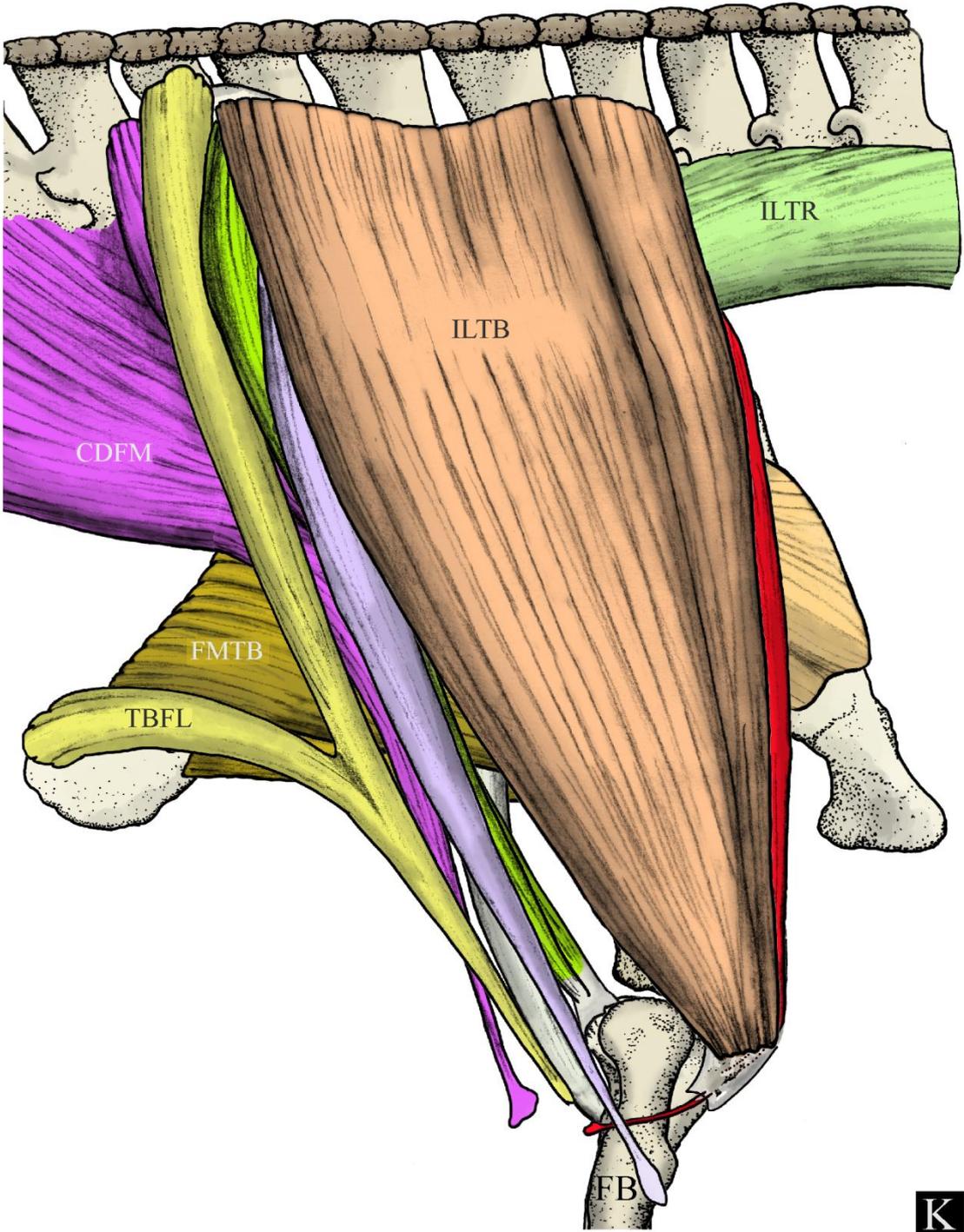
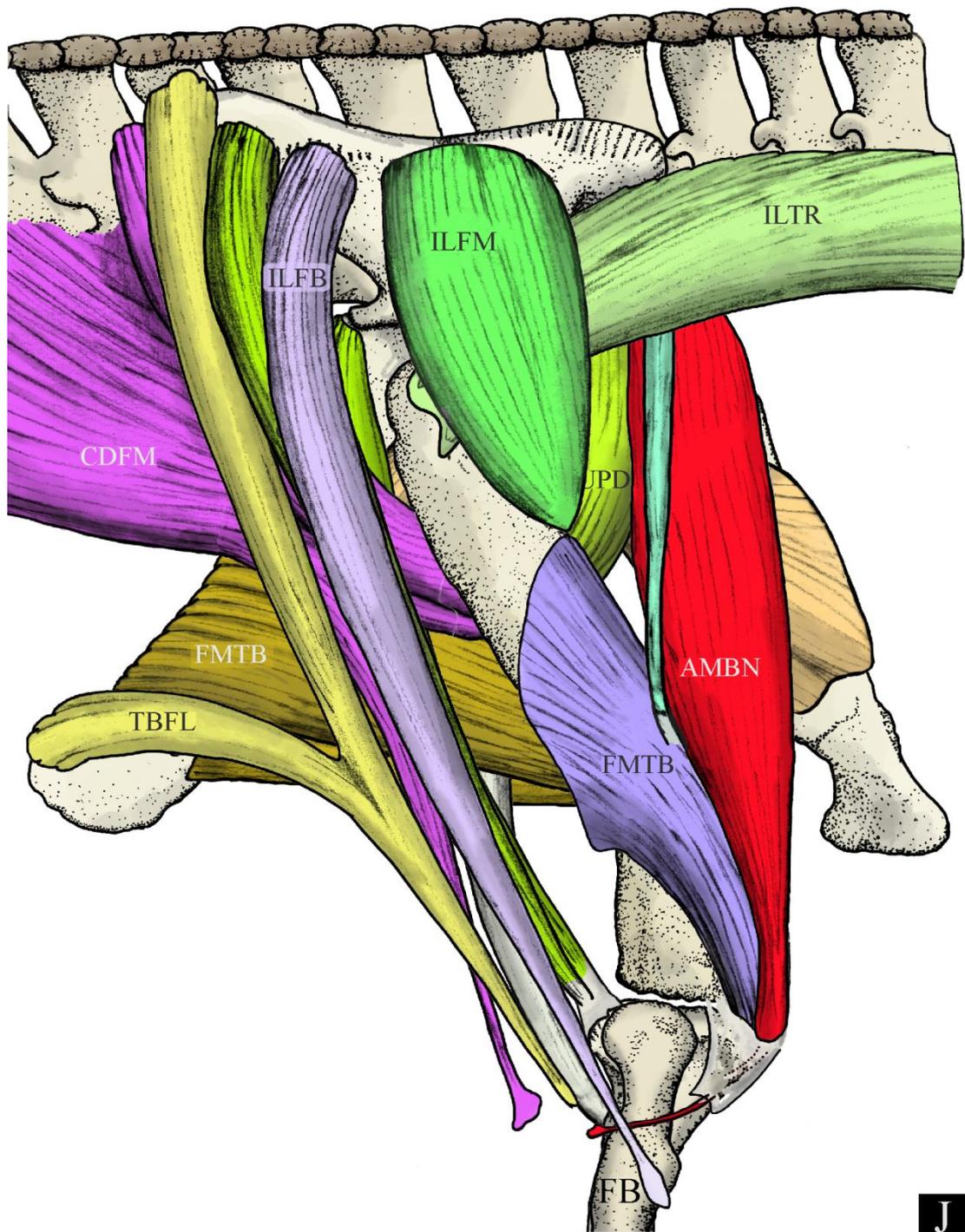
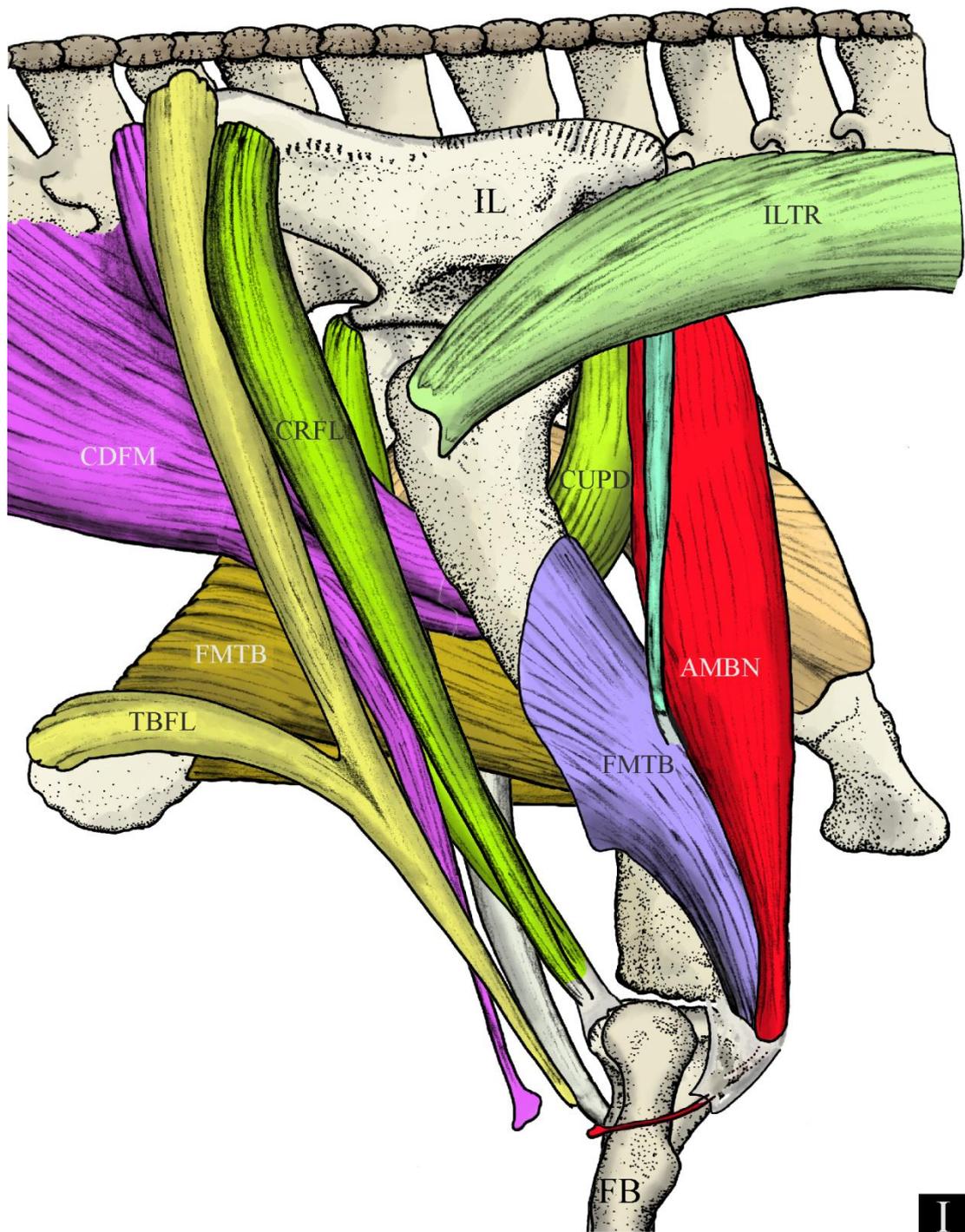


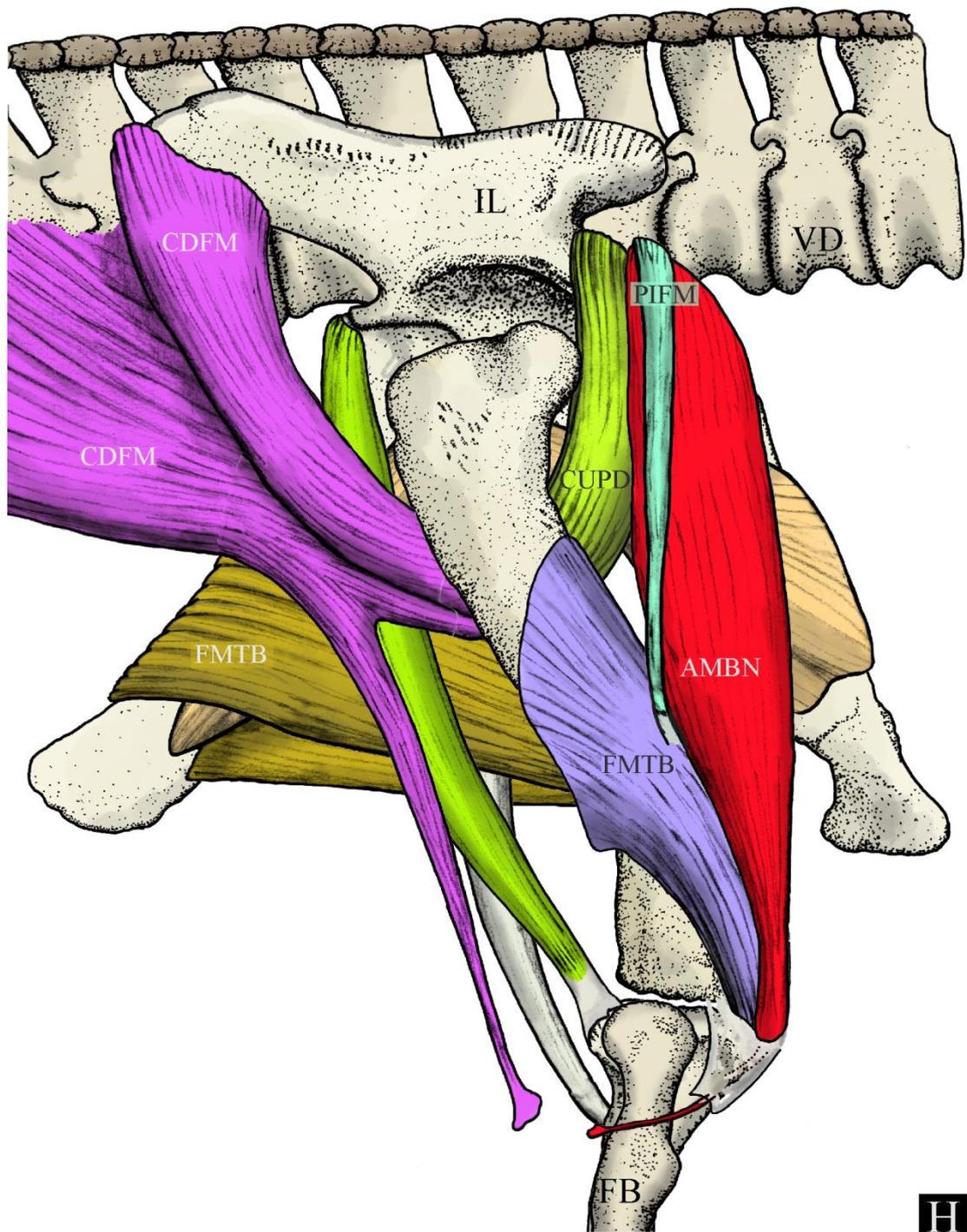
Figura 47 – Sítios de origens (siglas em maiúsculo) e inserções (siglas em minúsculo) para a musculatura da coxa reconstruída para o espécime UFRGS-PV-0629-T de *Prestosuchus chiniquensis*. Imagens da linha superior são referentes à cintura pélvica em vista caudal, lateral direita e cranial (da esquerda para a direita). Na linha inferior, observa-se, da esquerda para a direita: fêmur direito em vista craniolateral, fêmur direito em vista caudomedial, tíbia direita em vista cranial seguida pela mesma peça em vista caudal, e por último, encontra-se a fibula direita em vista lateral. Na representação dos ossos tentou-se desconsiderar as deformações da peça original. Imagem sem escala (para referência o fêmur tem 46 cm de comprimento total). **Abreviaturas:** (+) presença de cicatrizes musculares; (AMB) *M. ambiens*; (CDFM-pvl) *M. caudofemoralis pelvica*; (CRFL) *M. cruoflexorius*; (CUPD) *M. cuppedicus*; (FMAD) *M. femoroadductorius*; (ILFB) *M. iliofibularis*; (ILFM) *M. iliofemoralis*; (ILT) *M. iliotibialis*; (ILTR) *M. iliotrochantericus*; (ISFM) *M. ischiofemoralis*; (OBTR) *M. obturatorius*; (OBTR-isc) *M. obturatorius ischiadicus*; (OBTR-pub) *M. obturatorius pubicus*; (PIFM) *M. puboischiofemoralis*; (PITB) *M. puboischiotibialis*; (TBFL) *M. tibioflexorius*; (TBFL-drs) *M. tibioflexorius dorsalis*; (TBFL-vnt) *M. tibioflexorius ventralis*. Os créditos das ilustração são de Voltaire Dutra Paes Neto.

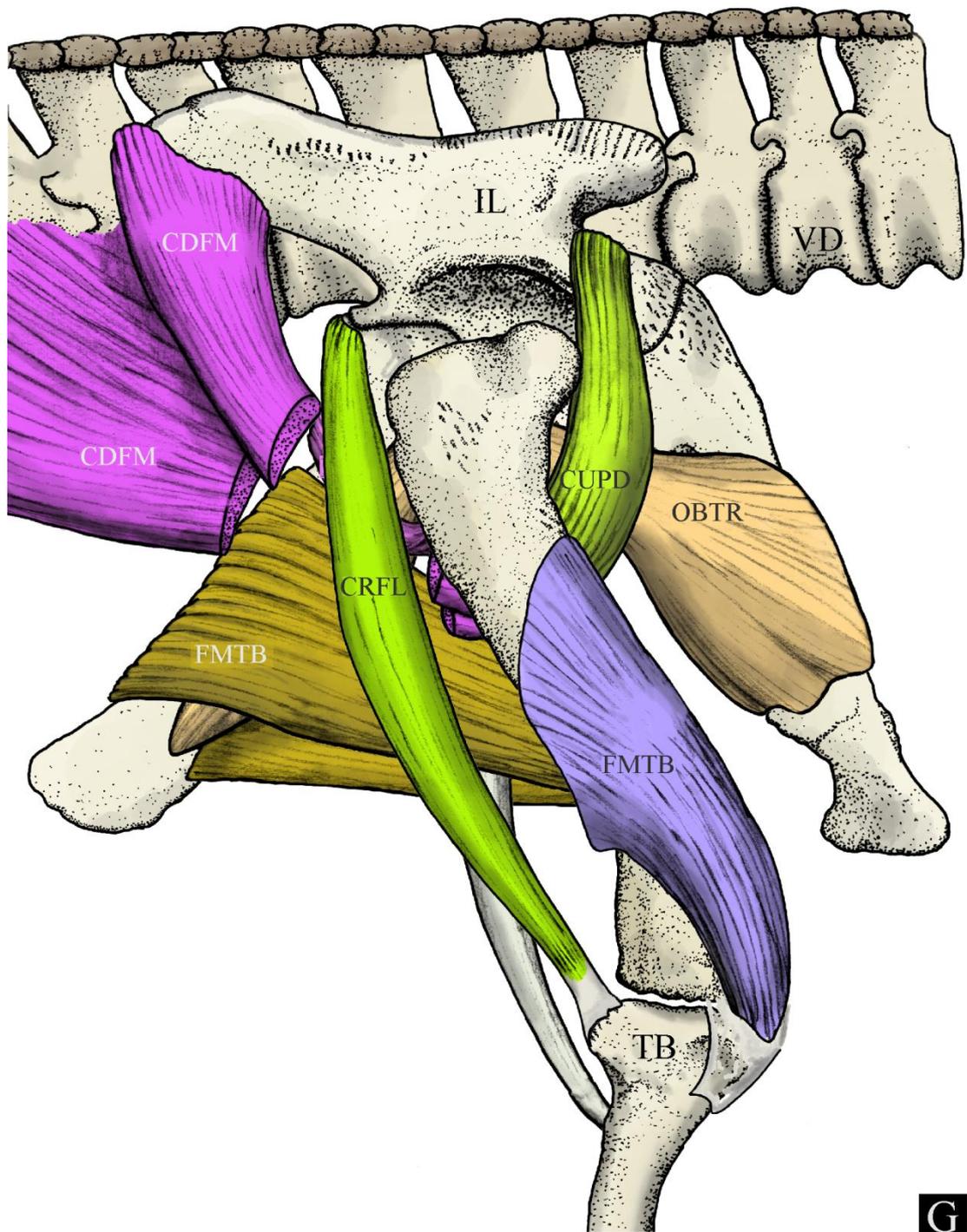


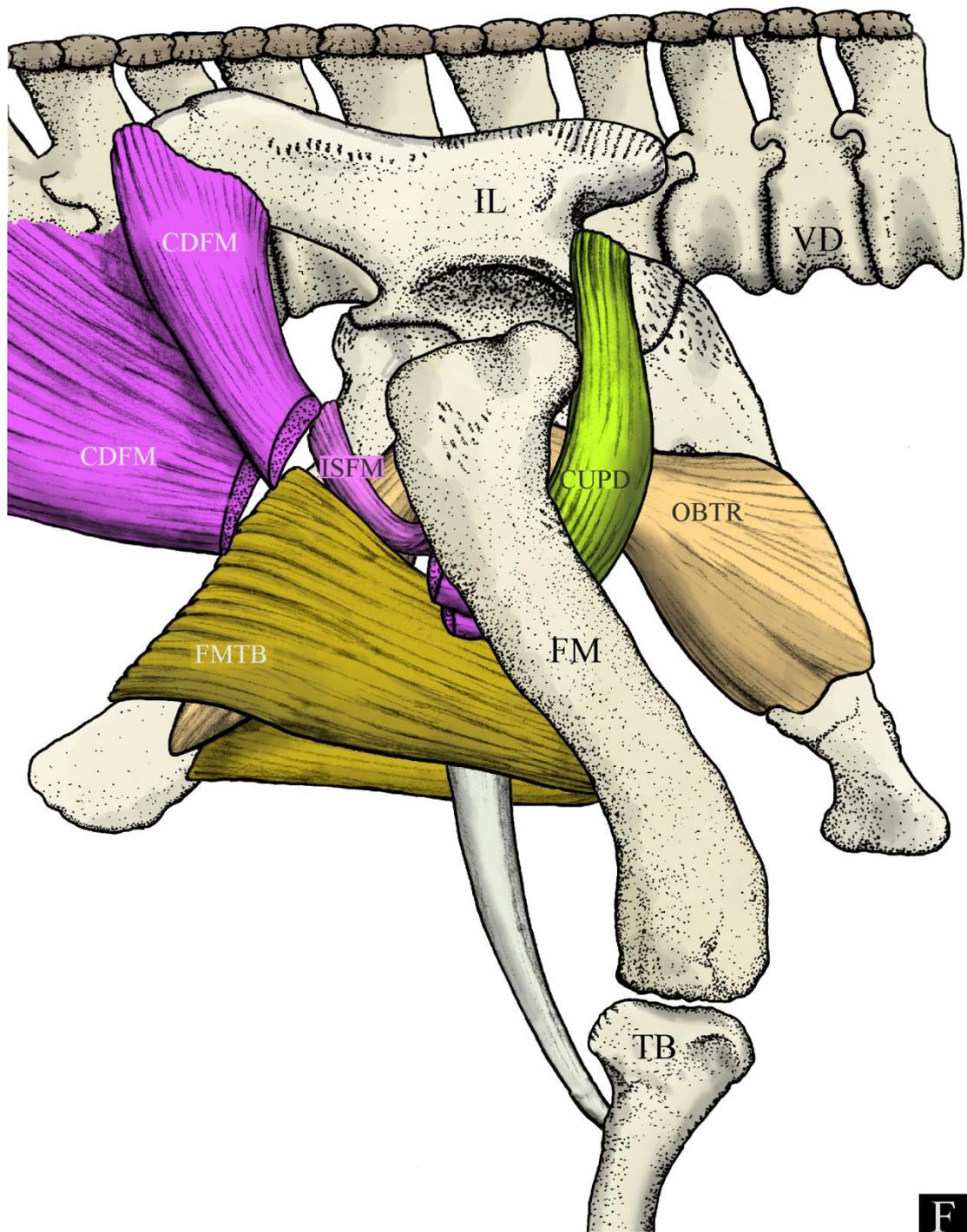


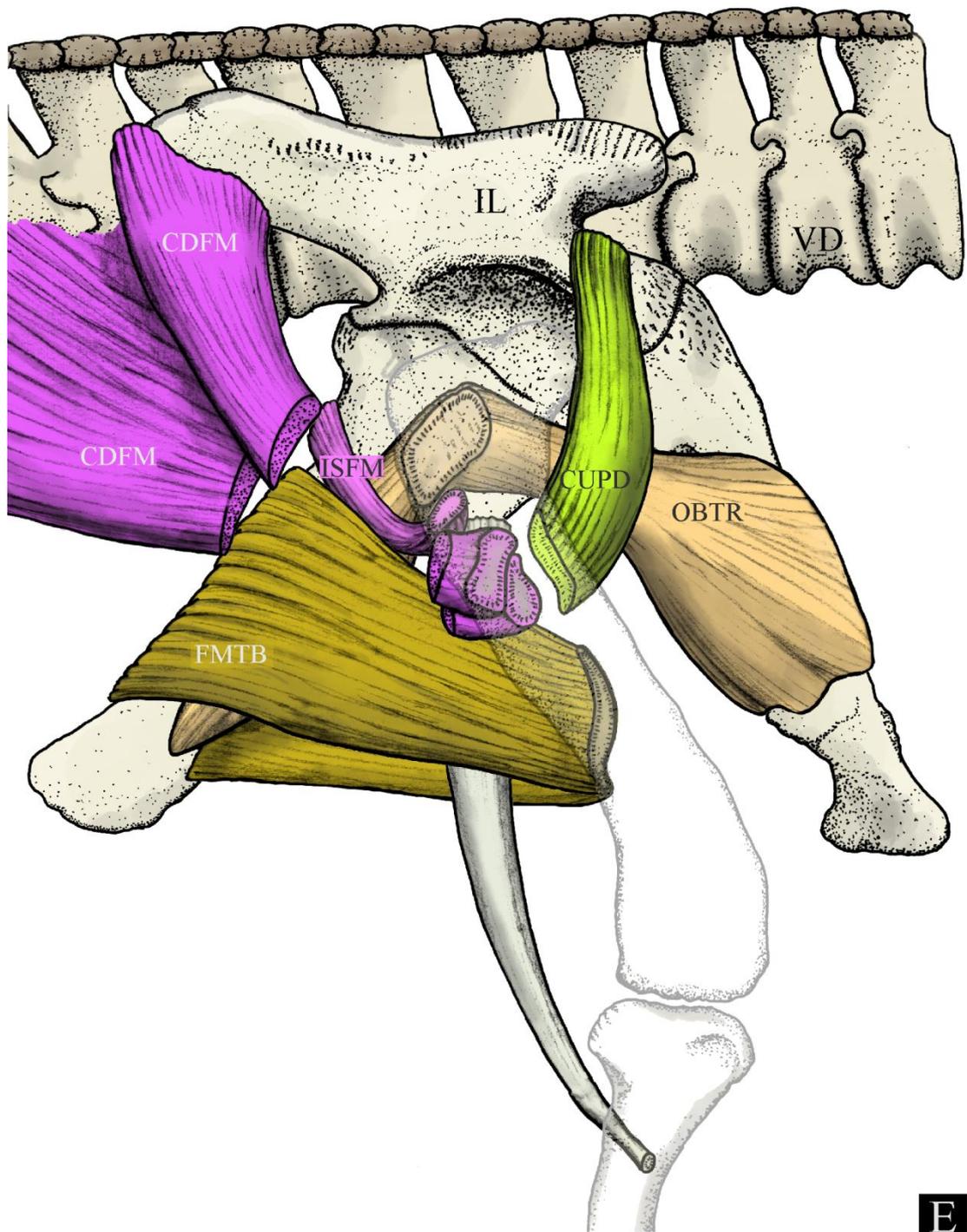


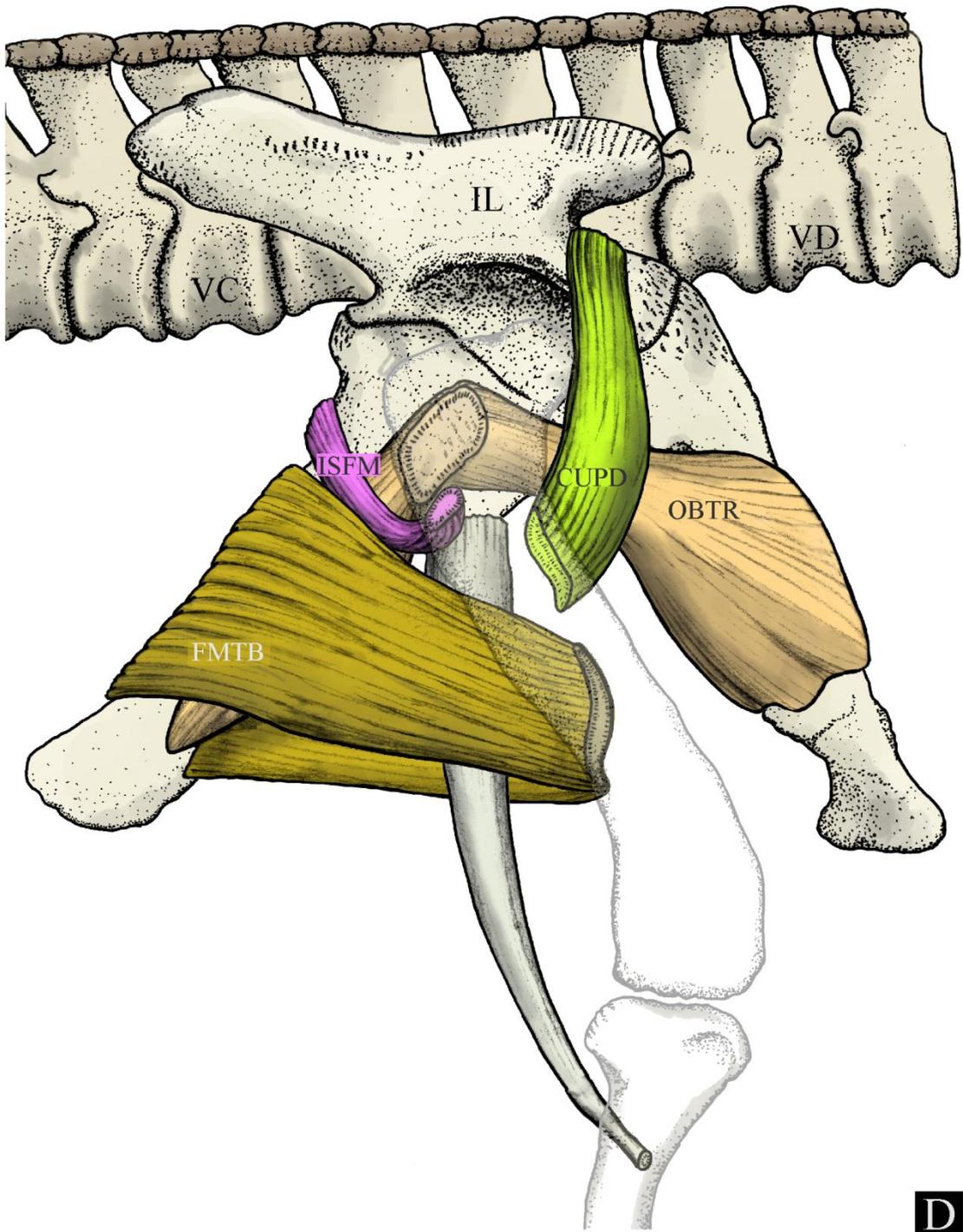




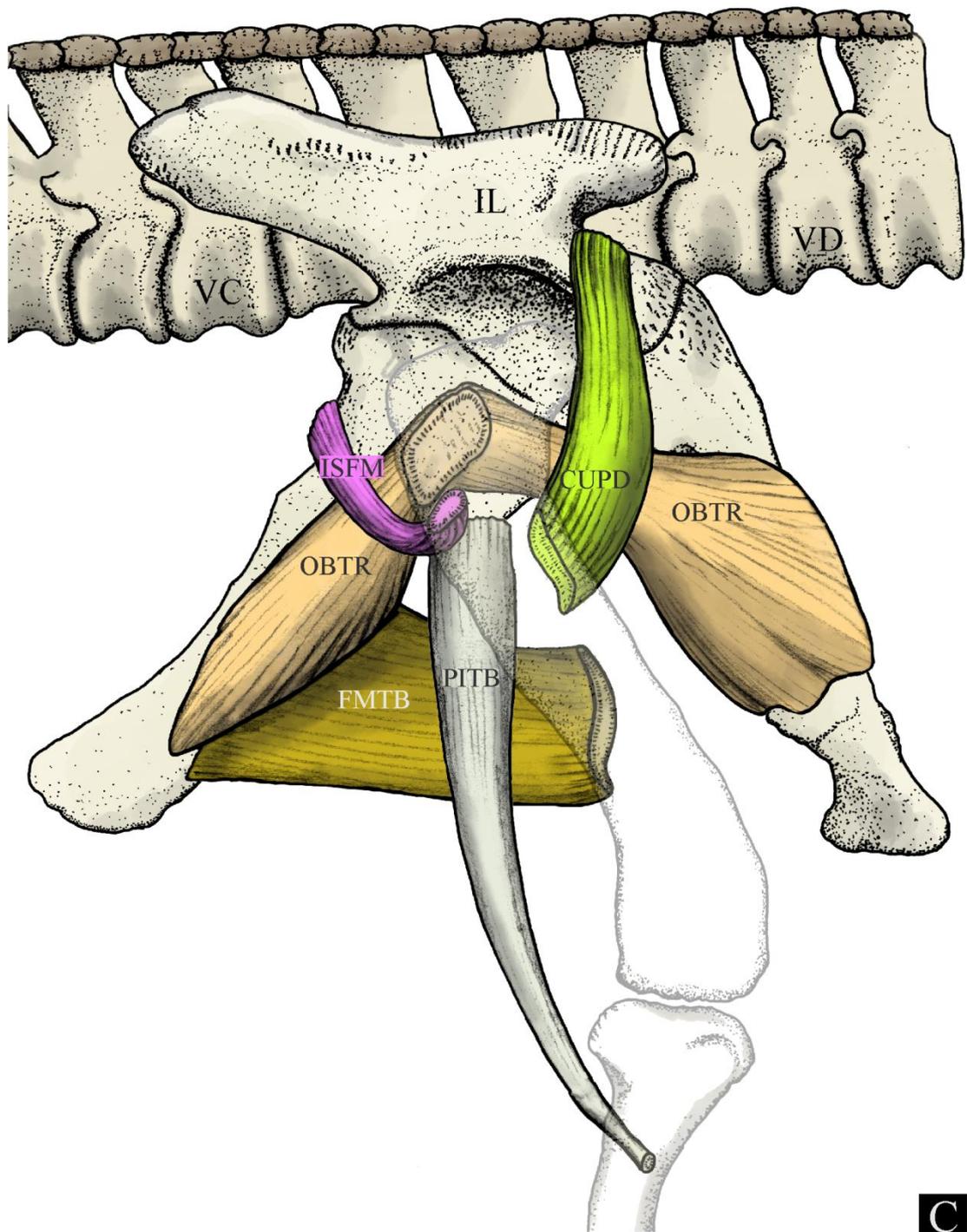




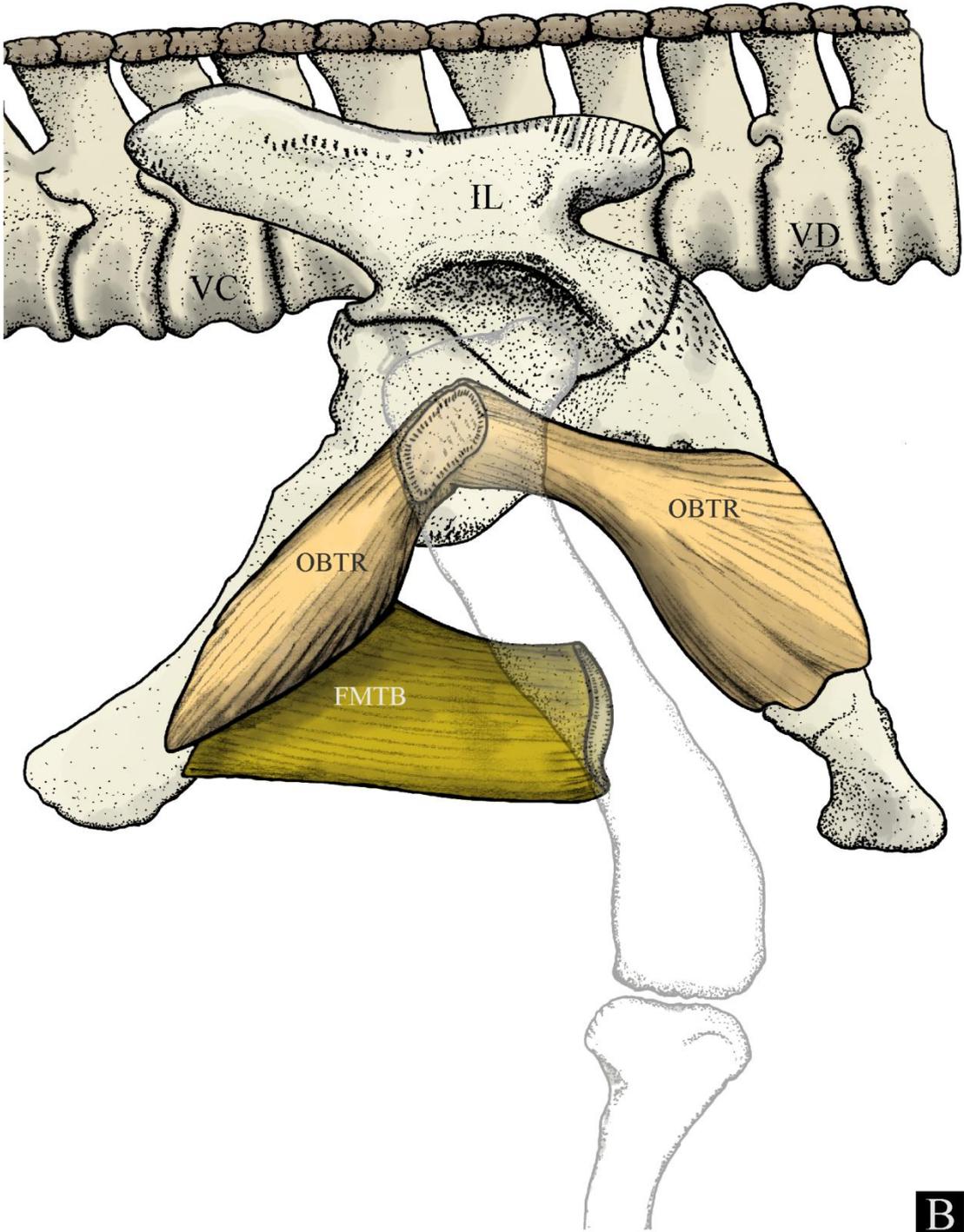


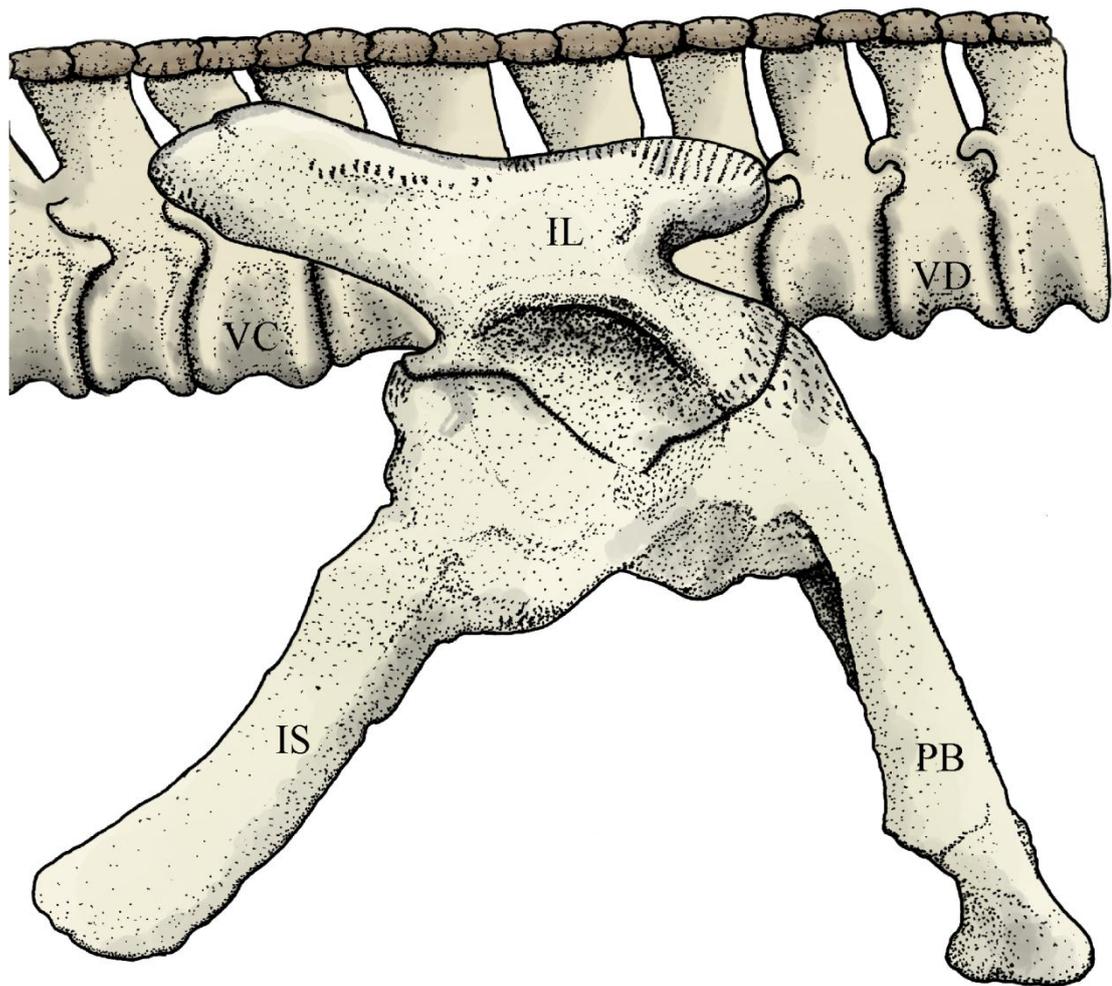


D



C





A

Figura 48 – Representação de 12 camadas ilustrando a sobreposição da musculatura (A-L) inferida para o espécime UFRGS-PV-0629-T de *Prestosuchus chiniquensis*. As origens do CUPD e do ILTR não foram esclarecidas através das metodologias empregadas neste trabalho, sendo igualmente correto representar as suas origens sobre a margem ventral da asa pré-acetabular do ílio. A opção de representar o CUPD se originando da face medial do ílio e o ILTR das últimas vértebras dorsais foi arbitrário. Volumes musculares são especulativos. **Abreviaturas:** (AMBN) *M. ambiens*; (CDFM) *M. caudofemoralis*; (CRFL) *M. cruoflexorius*; (CUPD) *M. cuppedicus*; (FB) Fíbula; (F) Fêmur; (FMAD) *M. femoroadductorius*; (FMTB) *M. femorotibialis*; (IL) Ílio; (ILFB) *M. iliofibularis*; (ILFM) *M. iliofemoralis*; (ILTB) *M. iliotibialis*; (ILTR) *M. iliotrochantericus*; (IS) Ísqúio; (ISFM) *M. ischiofemoralis*; (OBTR) *M. obturatorius*; (PB) Púbis; (PIFM) *M. puboischiofemoralis*; (PITB) *M. puboischiotibialis*; (TB) Tíbia; (TBFL) *M. tibioflexorius*; (VC) Vértebras caudais; (VD) Vértebras dorsais. Os créditos das ilustrações são de Voltaire Dutra Paes Neto.

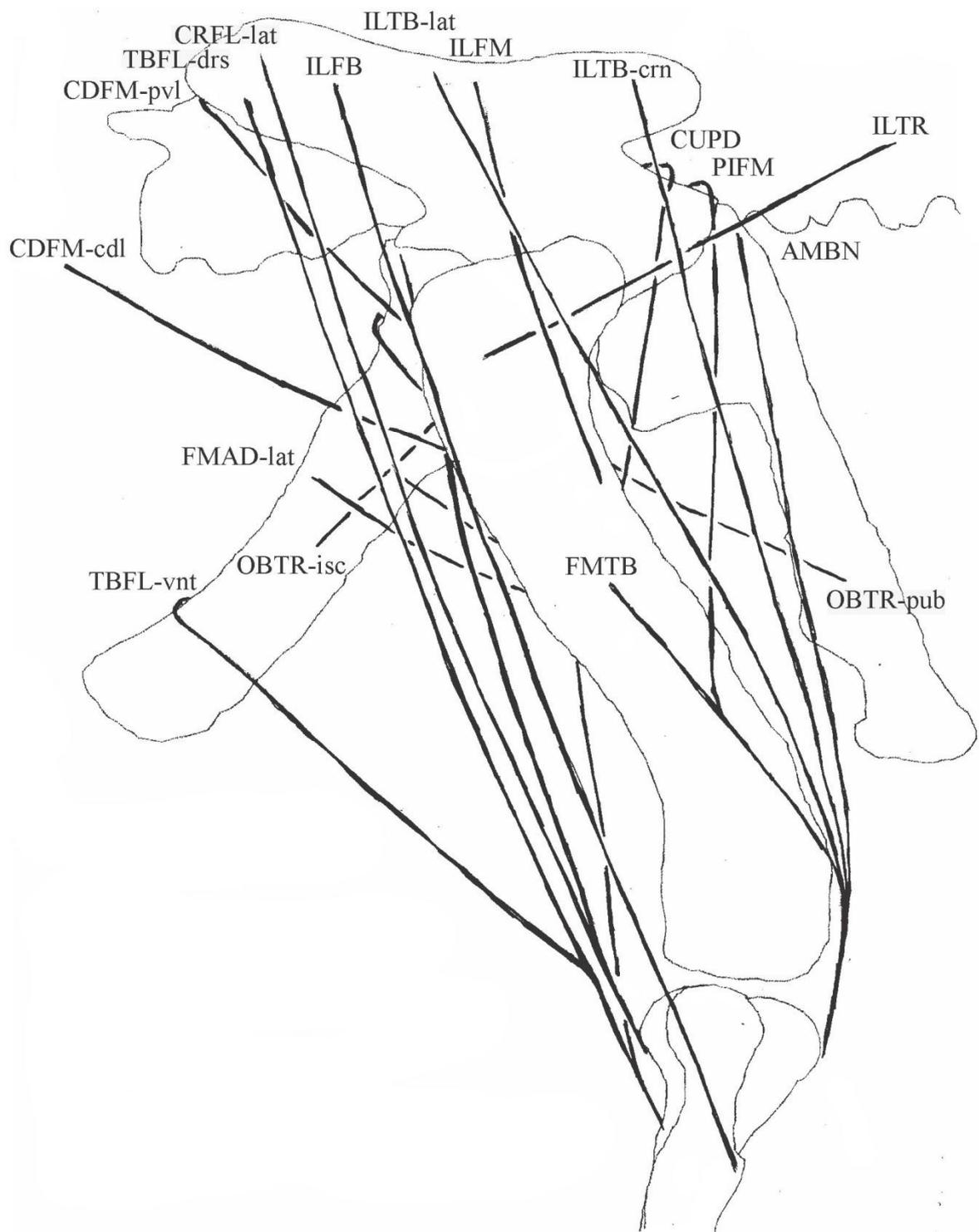


Figura 49 – Principais linhas de ação da musculatura reconstruída para *Prestosuchus chiniquensis*. As siglas para os músculos estão relacionadas na Tabela 3, p. 67, v. 1.

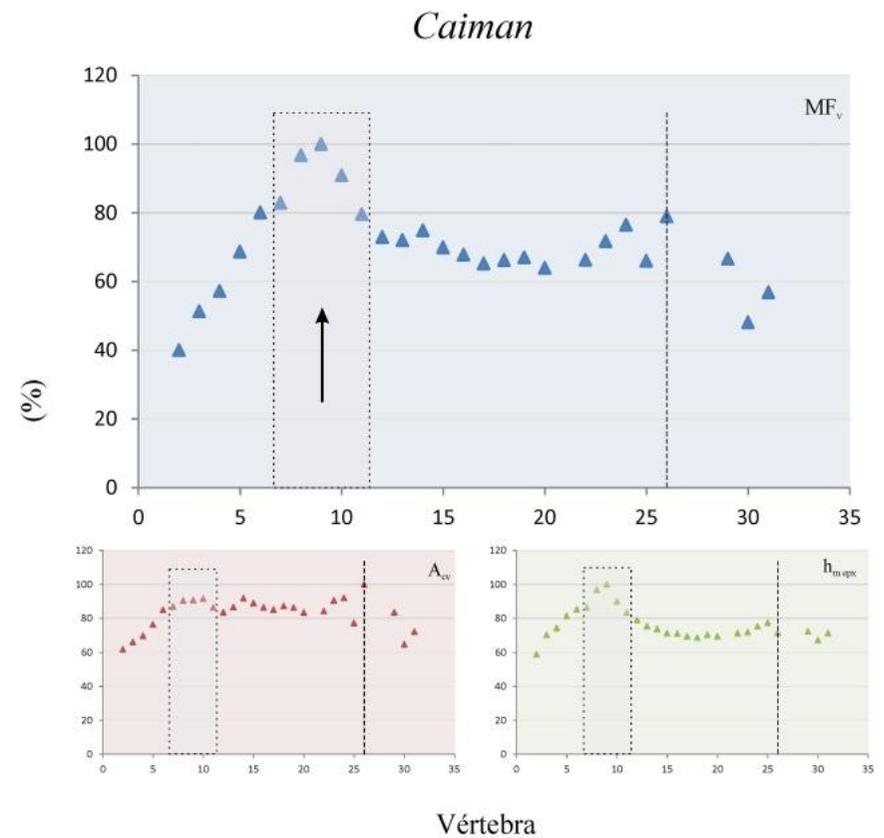
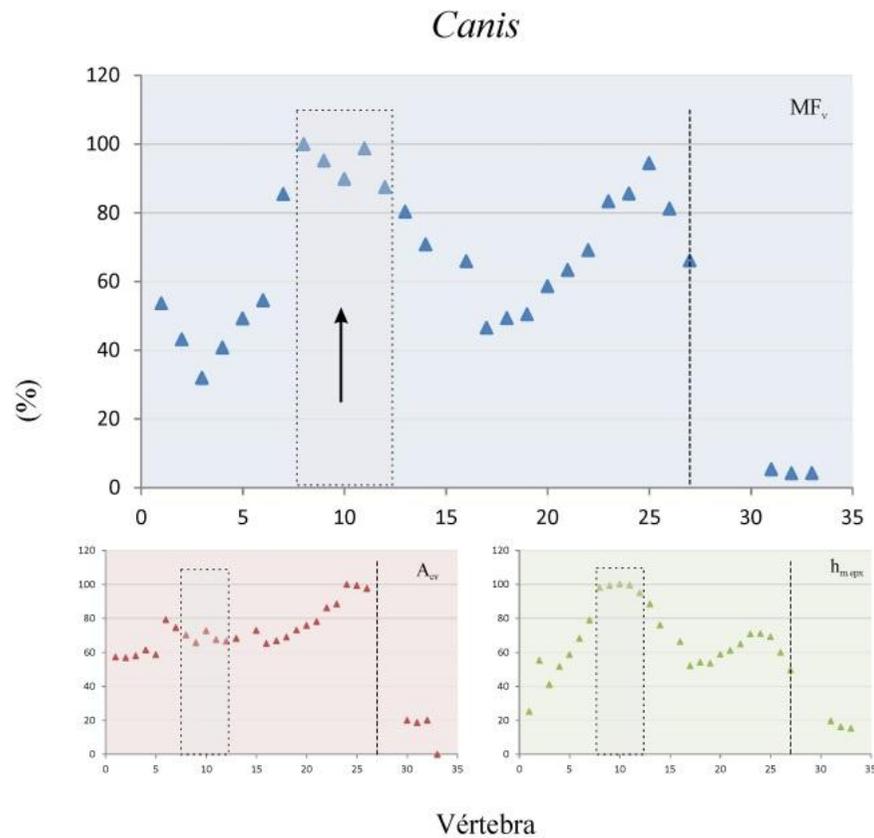


Figura 50 – Momentos de flexão relativo (MF_v) sobre as vértebras pré-sacrais em quadrúpedes. Retângulo indica região escapular, linha vertical indica a última vértebra pré-sacral e setas realçam o pico próximo à região escapular. Gráficos menores indicam o efeito independente de cada variável da equação, *i.e.* área caudal do centro vertebral (A_{cv} , em vermelho) e altura do caudal da vértebra ($h_{m_{epx}}$, em verde). Triângulos à direita da linha vertical representam os valores para as primeiras vértebras sacrais e vértebras caudais. Triângulos ausentes para alguma vértebra específica indicam que não foi possível registrar as medidas para aquela vértebra.

cf. *Diomedea*

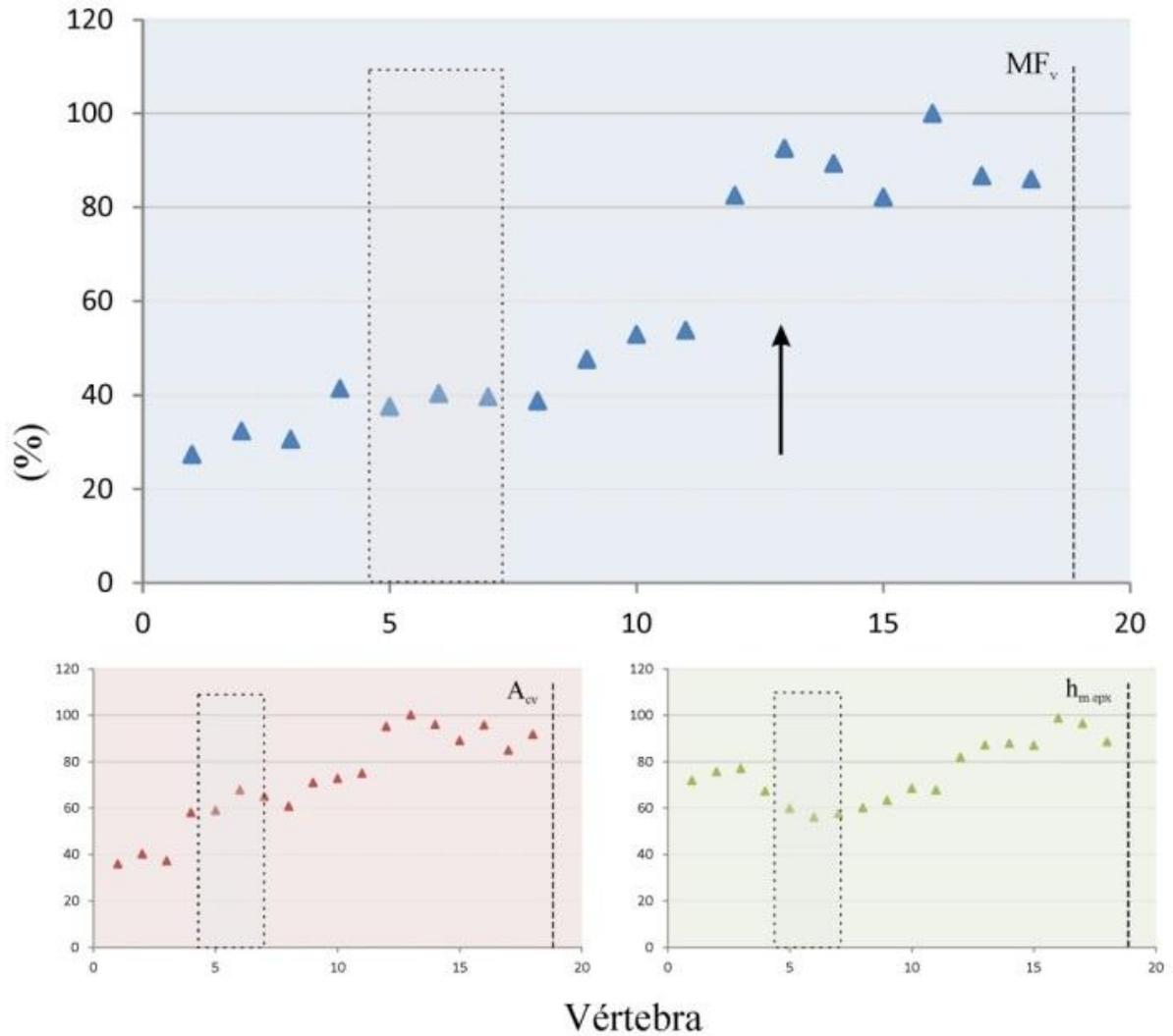


Figura 51 - Momentos de flexão relativo (MF_v) sobre as vértebras pré-sacrais em bípedes. Retângulo indica região escapular, linha vertical indica a última vértebra pré-sacral e seta realça o pico próximo à cintura pélvica. Gráficos menores indicam o efeito independente de cada variável da equação, *i.e.* área caudal do centro vertebral (A_{cv} , em vermelho) e altura do caudal da vértebra ($h_{m.epx}$, em verde). Triângulos ausentes para alguma vértebra específica indicam que não foi possível registrar as medidas para aquela vértebra.

Prestosuchus chiniquensis

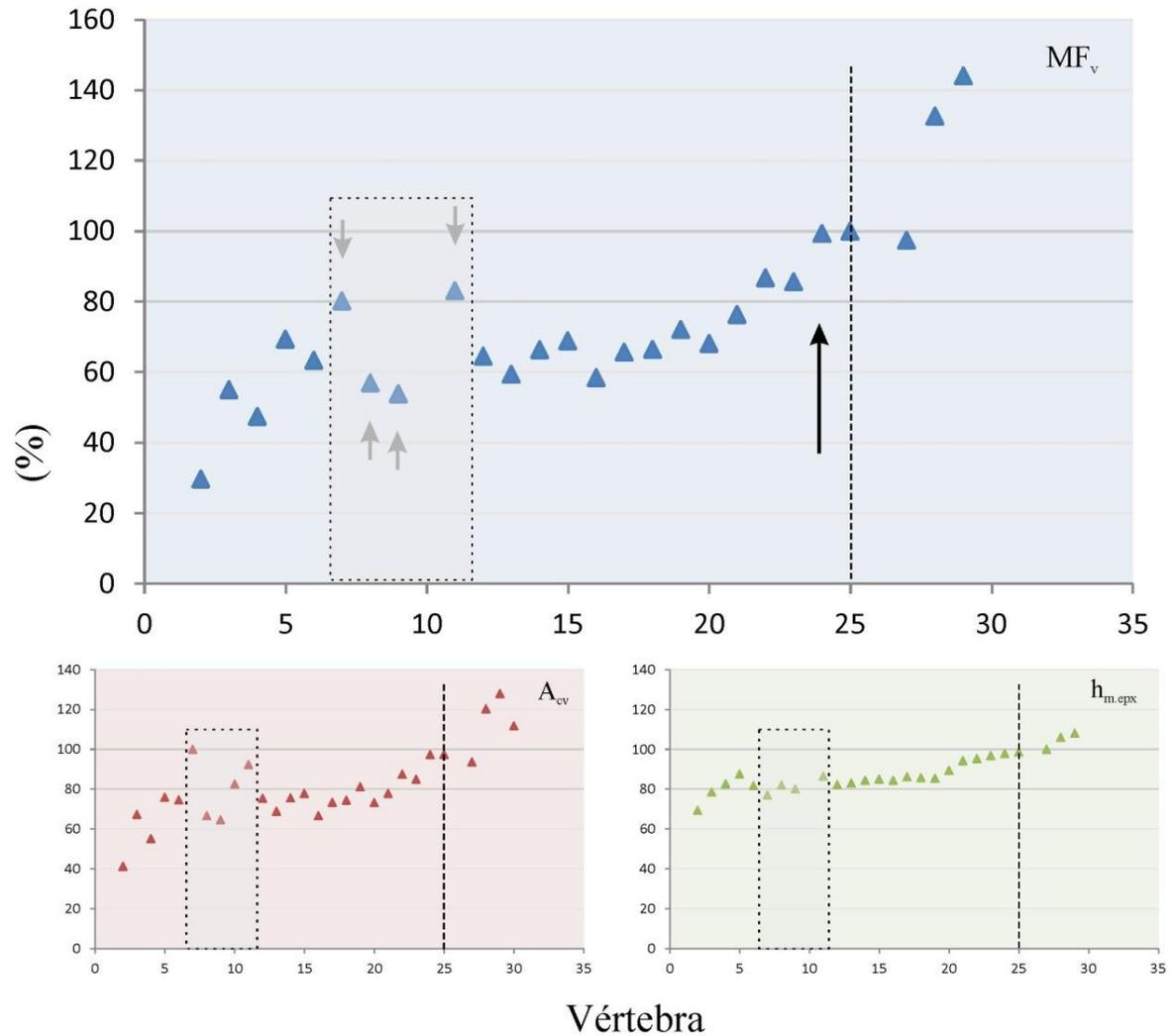


Figura 52 – Momentos de flexão relativo (MF_v) sobre as vértebras pré-sacrais do exemplar UFRGS-PV 0629-T de *P. chiniquensis*. Retângulo e setas menores indicam região escapular, linha vertical indica a última vértebra pré-sacral e seta maior realça o pico observado próximo à cintura pélvica. Gráficos menores indicam o efeito independente de cada variável da equação, *i.e.* área caudal do centro vertebral (A_{cv} , em vermelho) e altura do caudal da vértebra ($h_{m.epx}$, em verde). Triângulos ausentes para alguma vértebra específica indicam que não foi possível registrar as medidas para aquela vértebra.

Hyperodapedon sp.

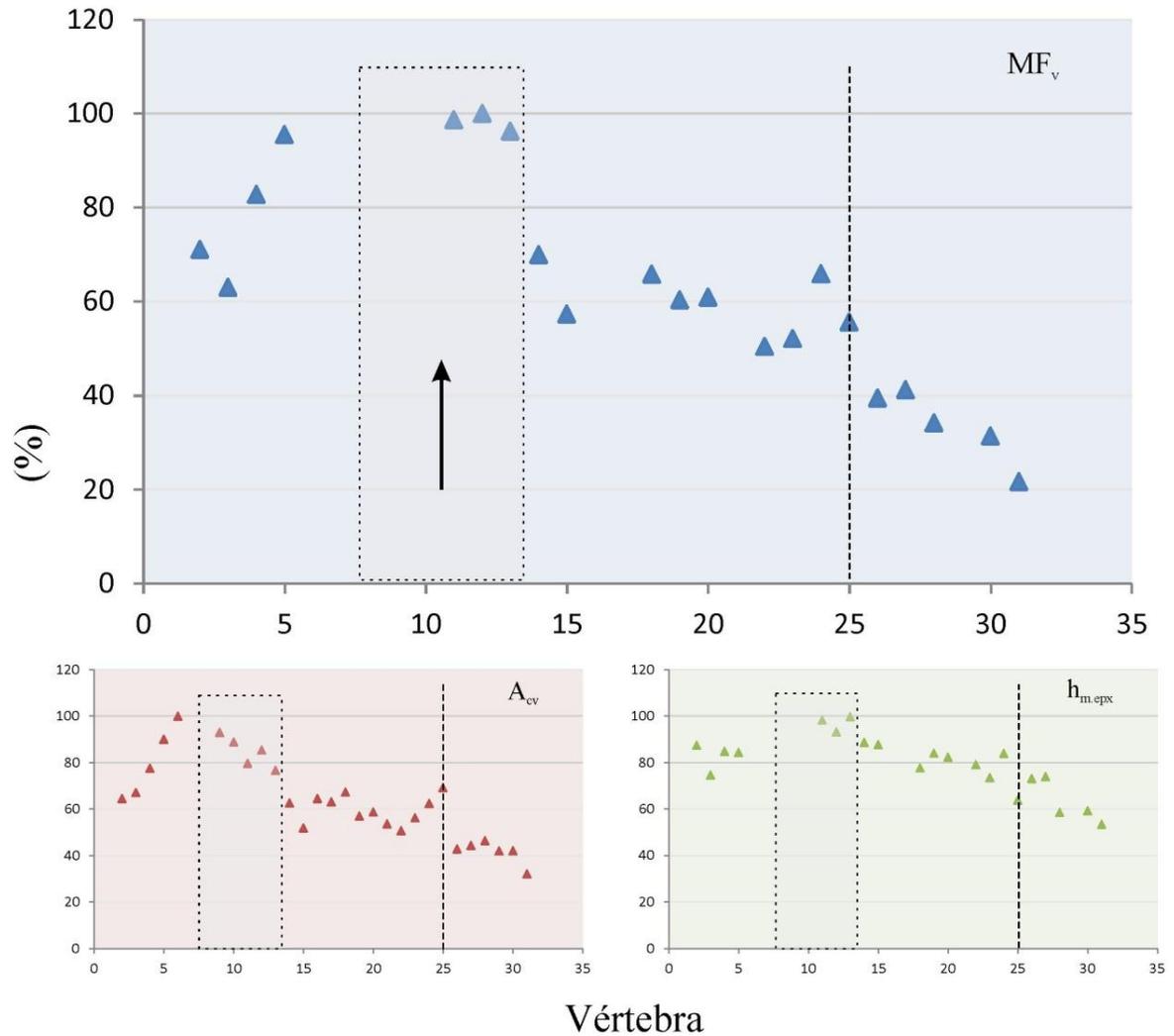


Figura 53 – Momentos de flexão relativo (MF_v) sobre as vértebras pré-sacrais do espécime UFRG-PV-0408-T. Retângulo indica região escapular, linha vertical indica a última vértebra pré-sacral e seta realça o pico próximo à cintura escapular. Gráficos menores indicam o efeito independente de cada variável da equação, *i.e.* área caudal do centro vertebral (A_{cv} , em vermelho) e altura do caudal da vértebra ($h_{m.epx}$, em verde). Triângulos ausentes para alguma vértebra específica indicam que não foi possível registrar as medidas para aquela vértebra.

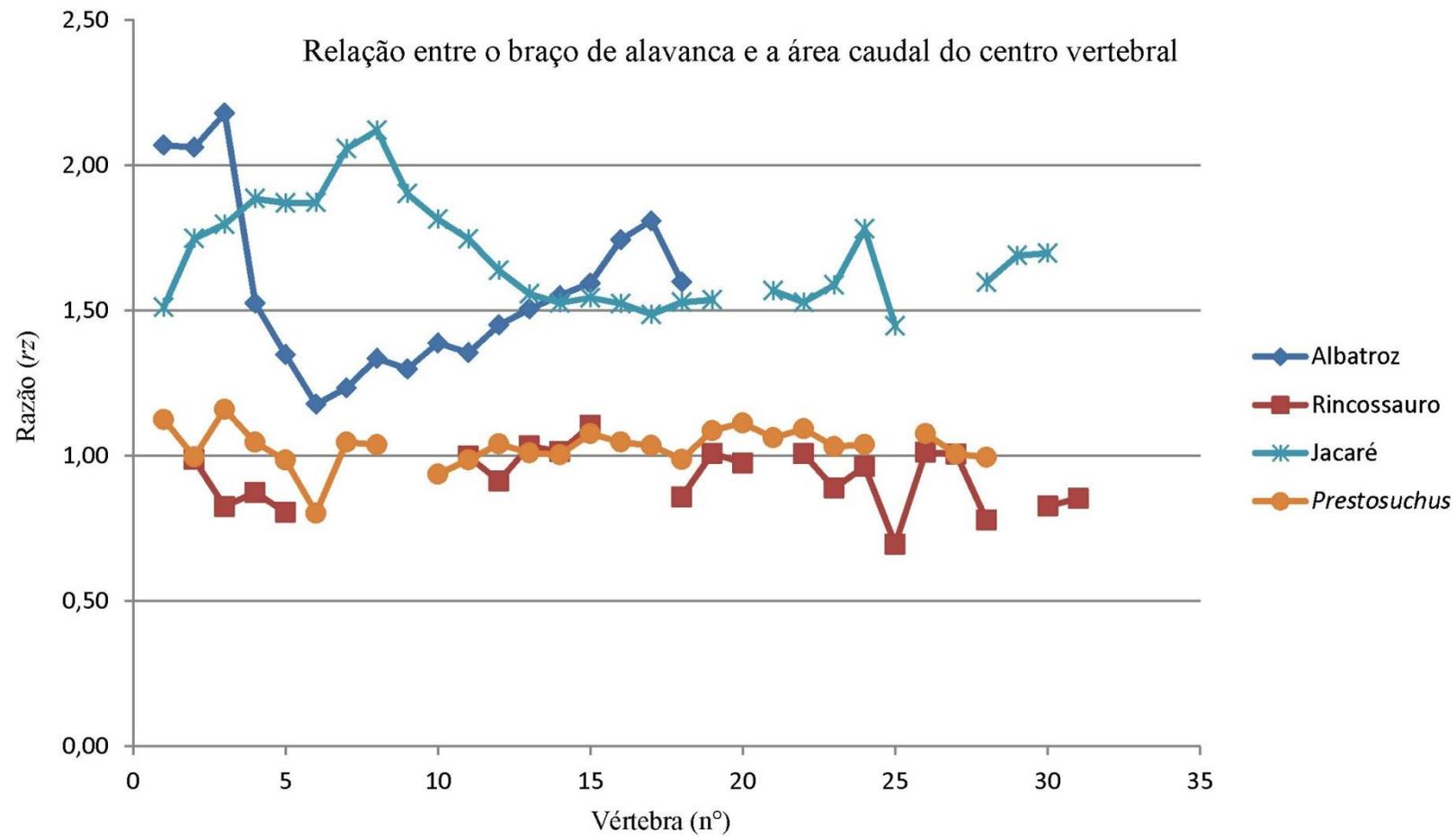


Figura 54 – Gráfico comparativo entre estabilidade (rz maiores) e agilidade (rz menores) para os movimentos da coluna vertebral no plano sagital.

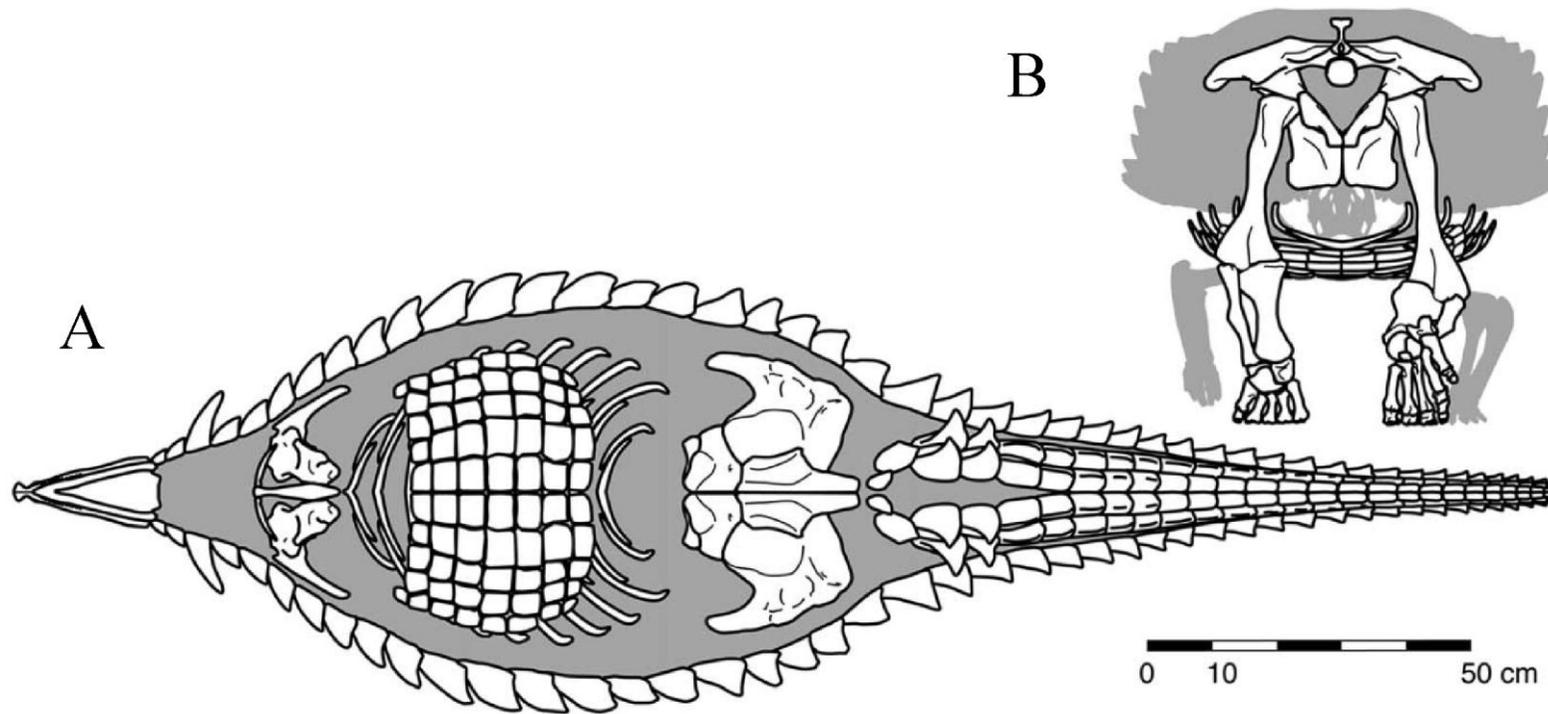


Figura 55 – Representação de uma postura ortógrada colunar para *Typothorax coccinarium* em vista ventral (A) e em vista caudal (B). (Modificado de Heckert *et al.*, 2010, p. 630, Fig. 9)

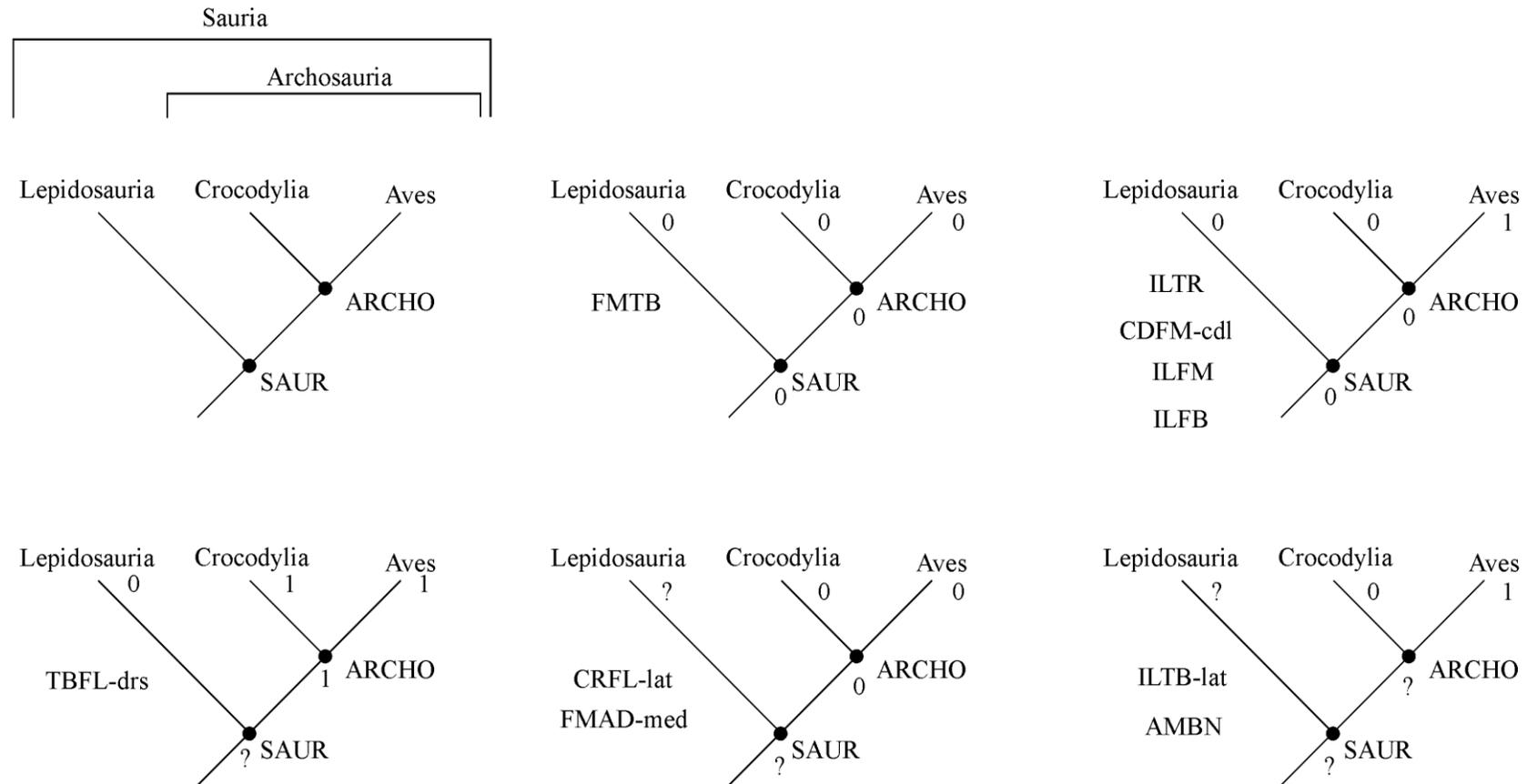


Figura 56 – Relação entre os padrões de ativação dos músculos e sua ocorrência nos táxons atuais de lagartos, crocodilos e aves. Números iguais indicam um mesmo padrão observado. Número no nó indica o padrão inferido para o ancestral hipotético de Sauria (SAUR) e Archosauria (ARCHO). “?” se refere a uma condição desconhecida. **Abreviaturas:** (AMBN) *M. ambiens*; (CDFM-cdl) *M. caudofemoralis caudalis*; (CRFL) *M. cruroflexorius*; (FMAD-med) *M. femoroadductorius medialis*; (ILFB) *M. iliofibularis*; (ILFM) *M. iliofemoralis*; (ILTB-lat) *M. iliotibialis lateralis*; (ILTR) *M. ilioprochantericus*; (TBFL-drs) *M. tibioflexorius dorsalis*. (Modificado de Gatesy 1999b, p. 139 Fig. 6)

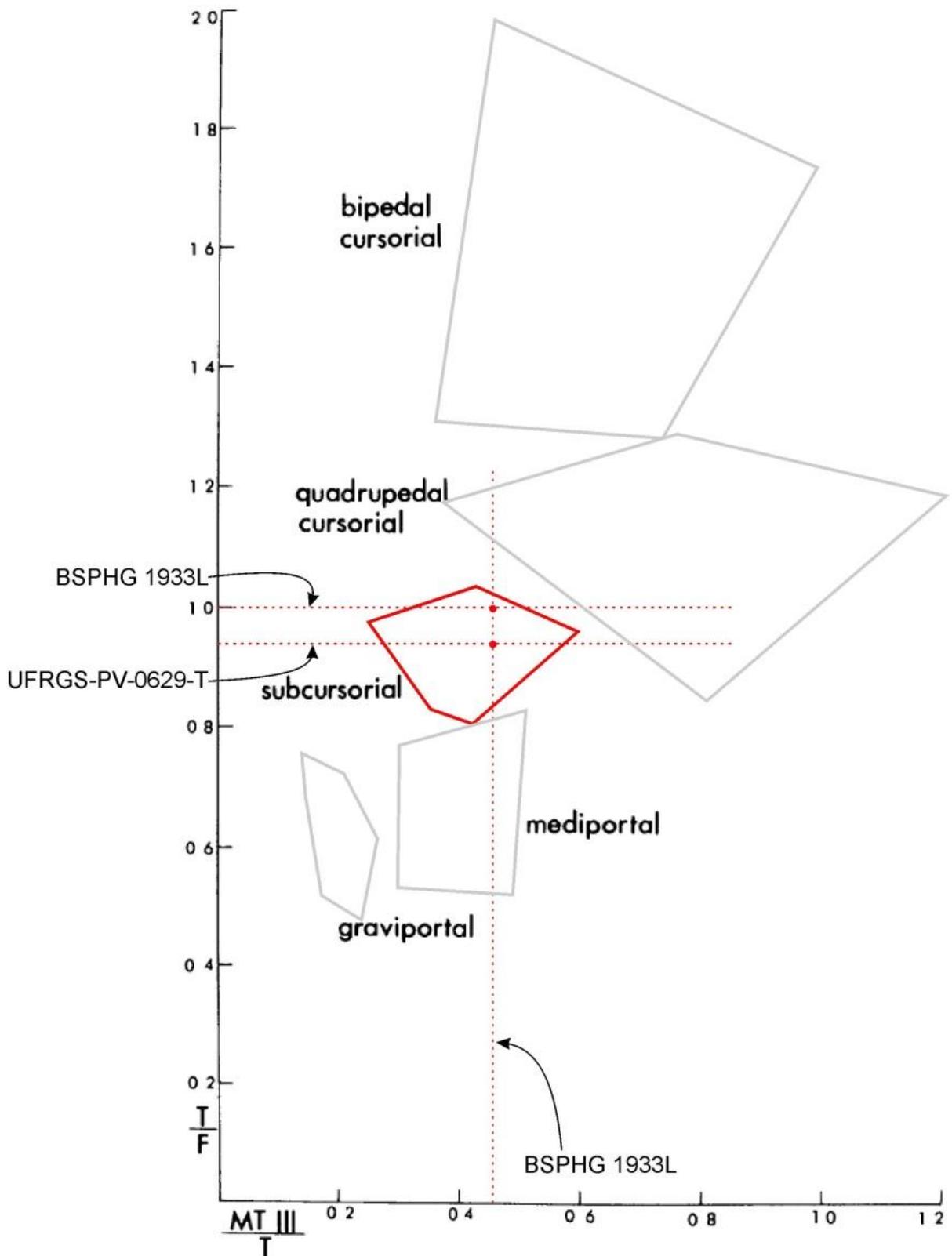


Figura 57 – Diferentes graus de cursorialidade agrupados conforme a relação entre o comprimento total da tíbia e fibula, e do metatarsal III e tíbia. BSPHG 133L – espécime de *Prestosuchus chiniquensis* depositado na Alemanha. (Modificado de Coombs, 1978, p. 403, Fig. 5.)

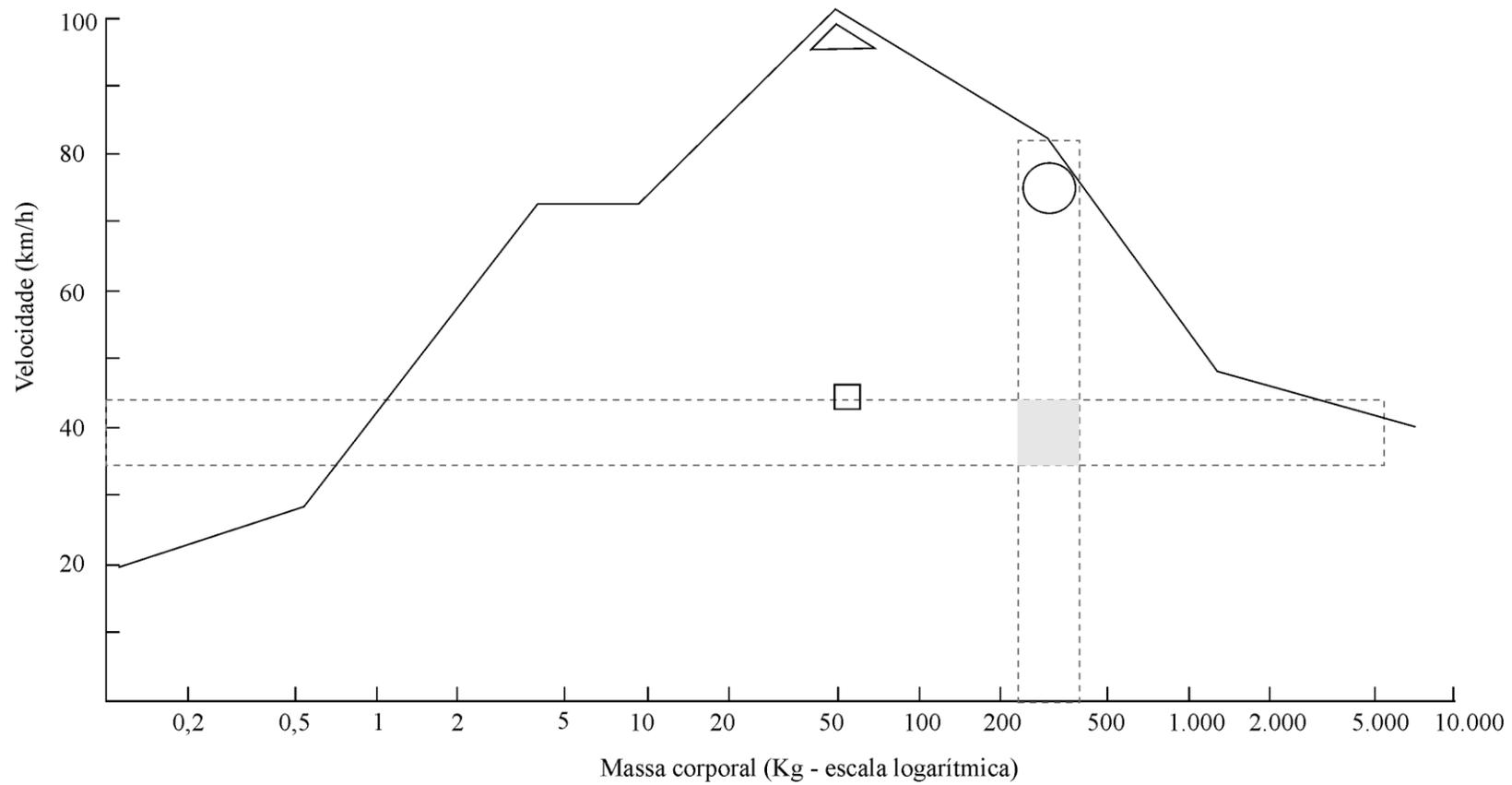


Figura 58 – Potencial cursorial em relação ao peso corporal. Melhores corredores, normalmente apresentam pesos próximos a 50 kg. Triângulo indica região ocupada por bons corredores (guepardos e gazelas). Quadrado faz referência aos cangurus, círculo a animais como os cavalos, onças, zebras e bisões. *Prestosuchus chiniquensis* possivelmente se encontraria dentro do quadrado preenchido, pois apesar de ter um peso ainda compatível com o de animais corredores, esta espécie não apresenta as adaptações morfológicas de um bom corredor. Aproximadamente nesta mesma faixa se encontra o asno que apesar de mais leve do que *P. chiniquensis*, não chega a atingir velocidades maiores do que 50 km/h. (Modificado de Coombs, 1978, p. 404, Fig. 6)

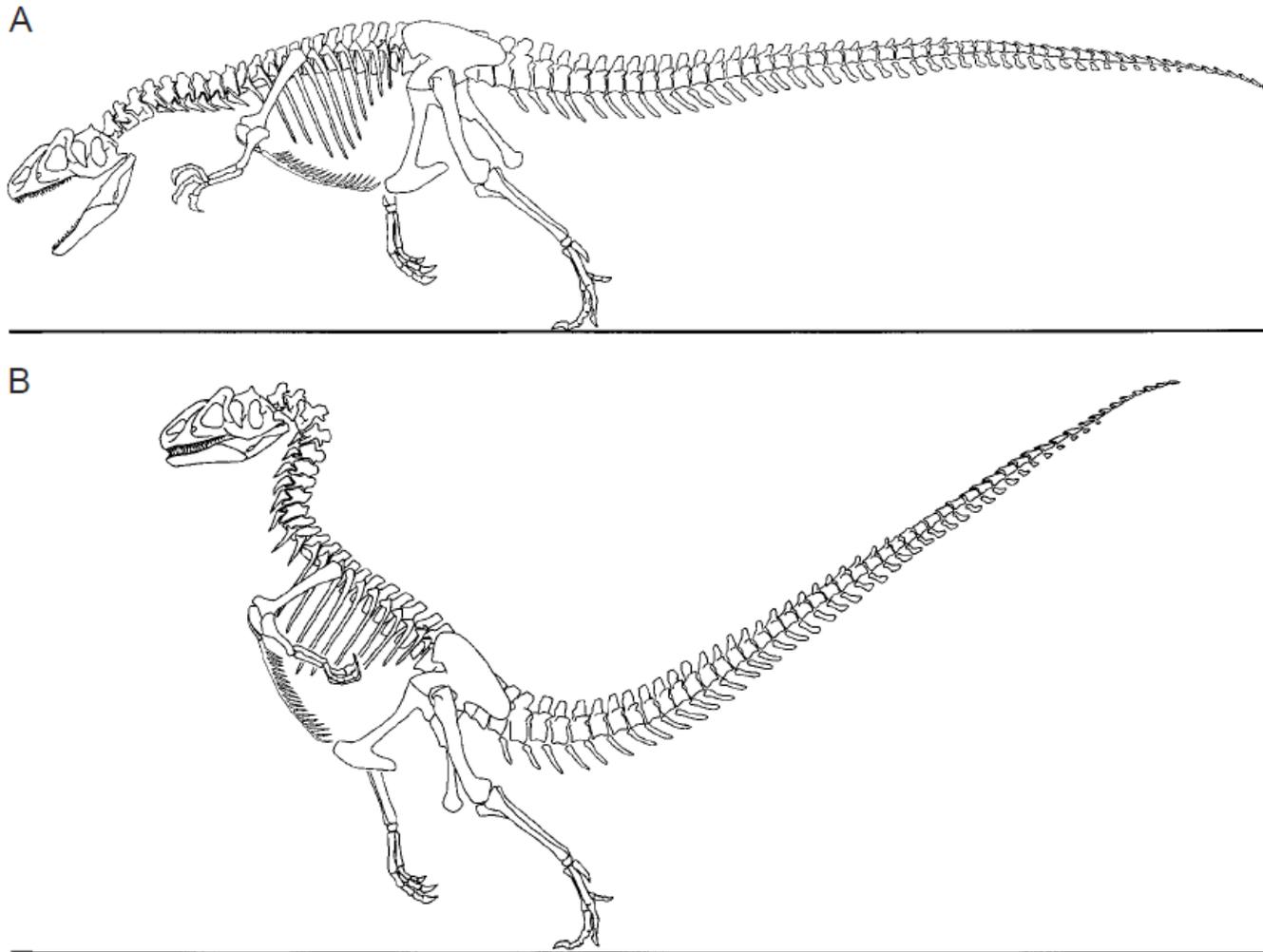


Figura 59 – Reconstruções de posturas distintas possivelmente assumidas por um *Allosaurus* juvenil. (A) possivelmente em um momento de ataca na tentativa de arrancar algum pedaço da presa, e (B) postura que diminuiria drasticamente o momento de inércia em torno do eixo vertical permitindo maiores desvios laterais durante a corrida. (Retirado de Carrier *et. al.* 2001, p. 3924, Fig. 6)

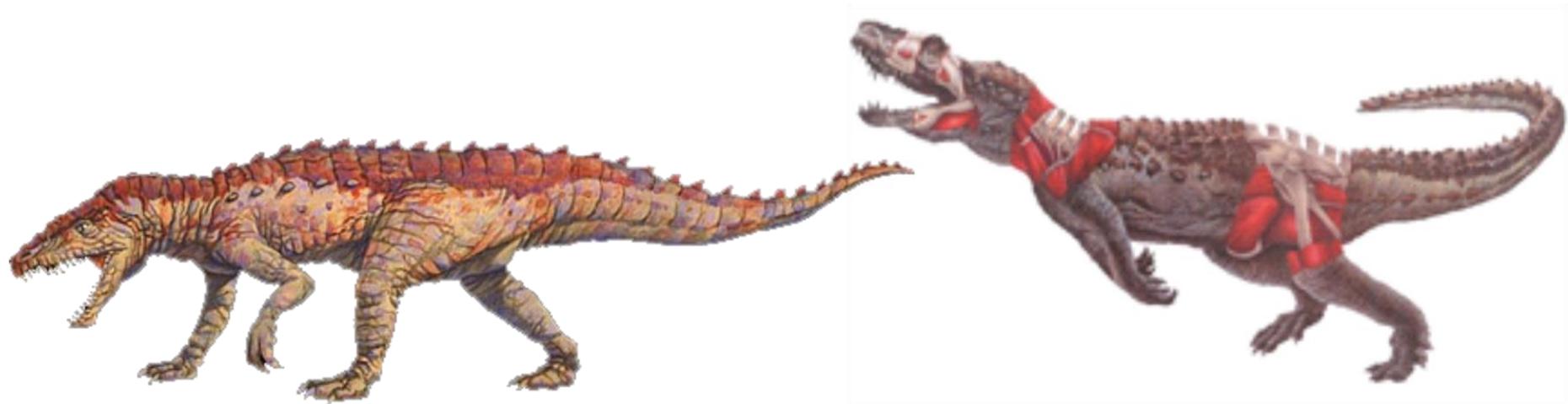


Figura 60 – Representações artísticas de diferentes posturas assumidas por *Postosuchus sp.*, compatíveis com as posturas inferidas para *Prestosuchus chiniquensis*. Imagem à esquerda de Joe Tucciarone (artwork copyright Joe Tucciarone – <http://www.joetucciarone.com/post.html>), e à direita de Steve White (<http://steve-white-thunderlizard.blogspot.com/2007/06/portfolio-allosaurus.html>).

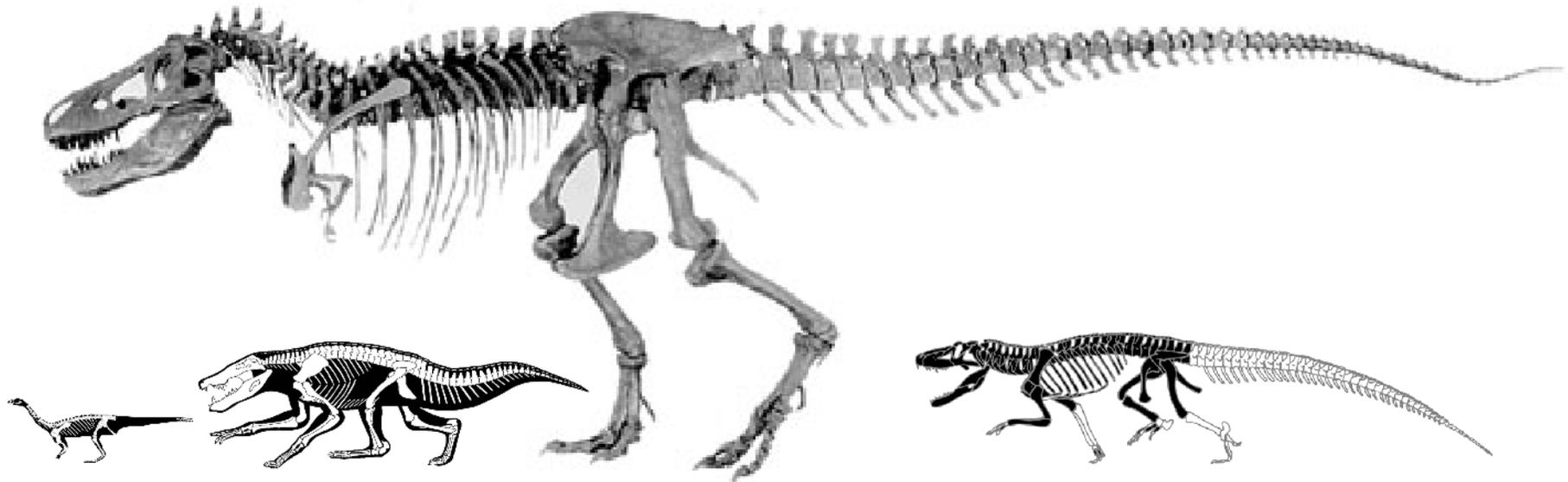


Figura 61 – Tamanho relativo entre as espécies fósseis comparadas. *Tyrannosaurus rex* é o maior deles com aproximadamente doze metros, seguido por *Prestosuchus chiniquensis* (primeiro da direita para a esquerda) com o comprimento total estimado em quatro metros e meio. *Stratiotosuchus maxhecti* representado por um espécime de três metros e meio e o menor deles, com aproximadamente dois metros, está representado pelo dinossauro basal *Saturnalia tupiniquim*. (*S. maxhecti* retirado de Riff, 2007, p. 7, Fig. 5)